

*Les Fourmis :
Comportement, Organisation
Sociale et Évolution*

Programme des monographies du CNRC

Directeur scientifique : P.B. Cavers (Université de Western Ontario)

Conseil de rédaction : W.G.E. Caldwell, OC, FRSC (Université de Western Ontario); K.G. Davey, OC, FRSC (Université York); S. Gubins (Président, *Annual Reviews*); B.K. Hall, FRSC (Dalhousie University), P. Jefferson (Agriculture et agroalimentaire Canada); W.H. Lewis (Washington University); A.W. May, OC (Memorial University of Newfoundland); N.R. Morgenstern, CM, AOL, FRSC (Université d'Alberta); B.P. Dancik, *Éditeur en chef*, Les Presses scientifiques du CNRC (Université d'Alberta)

Renseignements : Programme des monographies, Les Presses scientifiques du CNRC, Ottawa (Ontario) Canada K1A 0R6.
Site web : <http://pubs.nrc-cnrc.gc.ca>

Photo de la couverture : Fourrageuses de la fourmi champignoniste *Acromyrmex* sp.
© par D. Stoffel avec son autorisation.

Référence correcte pour cette publication : Passera, L., et Aron, S. 2005. *Les Fourmis : Comportement, Organisation Sociale et Évolution*. Les Presses scientifiques du CNRC, Ottawa, Canada. 441+ pp.

UNE PUBLICATION DU
PROGRAMME DE MONOGRAPHIES DU CNRC
CONSEIL NATIONAL DE RECHERCHES DU CANADA

Les Fourmis : Comportement, Organisation Sociale et Évolution

Luc Passera

*Centre de Recherches sur la Cognition Animale
CNRS-Université Paul-Sabatier
118, route de Narbonne
31062 Toulouse Cédex 4
France*

Serge Aron

*Service d'Eco-Ethologie Evolutive
Université Libre de Bruxelles
50, av. F.D. Roosevelt
1050 Bruxelles, Belgique*

CNRC-NRC

Les Presses scientifiques du CNRC
Ottawa 2005

© 2005 Conseil national de recherches Canada

Tous droits réservés. Aucune partie du présent ouvrage ne peut être reproduite sur système de recherche documentaire, photocopiée, enregistrée ou transmise par un moyen électronique, mécanique ou autre à moins d'autorisation écrite du Conseil national de recherches du Canada, Ottawa, Canada K1A 0R6.

Imprimé au Canada sur papier sans acide. ∞

ISBN 0-660-97021-X

N° de CNRC : 46846

Catalogage avant publication de Bibliothèque et Archives Canada

Passera, Luc

Les fourmis : comportement, organisation sociale et évolution

Comprend des références bibliographiques.

Comprend un résumé en anglais.

Disponible également sur l'Internet.

Publ. par le Conseil national de recherches du Canada.

ISBN 0-660-97021-X

No de cat. NR16-82/2005F

1. Fourmis.
 2. Fourmis — Évolution.
 3. Fourmis — Mœurs et comportement.
 4. Sociétés d'insectes.
- I. Aron, Serge.
 - II. Conseil national de recherches du Canada.
 - III. Titre.

*Dans ma pensée,
on ne se substitue
pas au passé,
on y ajoute seulement
un nouveau chaînon*

Paul Cézanne, 1905

Table des matières

Avant-propos	xv
Préface Laurent Keller	xvi
Remerciements	xvii
Chapitre 1. Omniprésence et particularités anatomiques des fourmis	1
1. Succès écologique	1
2. Systématique	4
3. Structures anatomiques particulières	7
3.1. Jabot social et trophallaxie	7
3.2. Le filtre à particules et sa vidange	12
3.3. Le cannibalisme non destructif	13
3.4. Adaptations mandibulaires	14
3.4.1. Adaptations morphologiques	14
3.4.2. Adaptations physiologiques	16
3.5. Le saut	19
3.6. Perception acoustique	21
Chapitre 2. Origine de la socialité chez les fourmis	25
1. Altruisme et sélection de la parentèle	26
1.1. Théorie de la sélection de la parentèle ou théorie d'Hamilton : un égoïsme génétique dissimulé	27
1.2. La sélection de la parentèle est une théorie sociobiologique	28
2. Origine de l'eusocialité chez les fourmis	29
2.1. Les chemins de l'eusocialité	29
2.2. L'haplodiploïdie des hyménoptères	29
2.3. Limites de l'haplodiploïdie	32
2.4. Les prérequis de la socialité chez les hyménoptères	32
2.5. Hypothèses alternatives de la socialité chez les hyménoptères	33
2.5.1. Manipulation parentale	33
2.5.2. Parasitisme social	34
2.5.3. Théorie épigénétique.	34
2.5.4. Bactéries endosymbiotiques	34
2.5.5. Contraintes écologiques	35
3. La fourmi de feu : un exemple de structure sociale sous contrôle génétique	35
4. Le succès des gènes, des individus ou des groupes ?	36
5. Stabilité de l'eusocialité	38
Chapitre 3. Dissémination des gènes	40
1. Dissémination lointaine	40
1.1. Vol nuptial et accouplement	40
1.1.1. Fondation claustrale	44
1.1.2. Fondation semi-claustrale	46
1.2. Fondation par pléomérose	47
1.2.1. Difficultés de la fondation solitaire	48
1.2.2. La solution : la fondation par coopération	49
1.3. Infiltration	52
1.4. Aide à la fondation	55

2. Dissémination de proximité	56
2.1. Réduction du vol et bouturage	60
2.2. Absence de vol nuptial	61
3. Passage de la monogynie à la polygynie	62
4. Disséminer ou saturer	63
5. Rôle des mâles	65
5.1. Mâles ailés	65
5.2. Mâles aptères	66
Chapitre 4. Développement des sociétés	70
1. Le nid	70
1.1. Structures dissimulées	70
1.2. Structures aériennes	73
1.3. Accumulations de matériaux importés	74
1.4. Constructions avec des matériaux élaborés	75
1.4.1. Les nids cousus des fourmis tisserandes	75
1.4.2. Les ouvrières fileuses des <i>Melissotarsus</i>	77
2. Un cycle moyen : la forme monogyne de la fourmi de feu	78
3. Production de mâles diploïdes	81
4. Élevage des reines	82
4.1. Facteurs sociaux et environnementaux	82
4.2. Déclat alimentaire et facteurs hormonaux	83
4.3. Facteurs génétiques	84
5. Ponte des ouvrières	88
5.1. Parthénogenèse arrhénotoque	88
5.2. Parthénogenèse thélytoque	89
5.3. Œufs alimentaires	91
6. Croître ou se reproduire ?	92
7. La longévité exceptionnelle des fourmis	92
Chapitre 5. Conflits et alliances chez les fourmis.	96
1. Conflits entre reines et ouvrières quant au sexe ratio	97
1.1. Théorie du sexe ratio.	97
1.2. Conflit entre reines et ouvrières quant au sexe ratio de la descendance sexuée	98
1.3. Architecture génétique, asymétries de parenté et sexe ratio	99
1.3.1. Effet de la polygynie sur le sexe ratio	99
1.3.2. Effet de la polyandrie sur le sexe ratio	99
1.3.3. Éclatement du sexe ratio	101
1.4. Contribution respective des reines et des ouvrières dans l'établissement du sexe ratio	103
1.4.1. Contrôle du sexe ratio par les ouvrières	103
1.4.2. Manipulation du sexe par les ouvrières	104
1.4.2.1. Élimination sélective du sexe mâle	104
1.4.2.2. Alimentation préférentielle du couvain diploïde	105
1.4.2.3. Le coût de la manipulation du sexe ratio	105
1.4.3. Contrôle royal du sexe ratio	105
1.5. Autres déterminants du sexe ratio	107
1.5.1. Effet des contraintes écologiques sur le sexe ratio	107
1.5.2. Effet du mode de dispersion des sexués sur le sexe ratio	107
1.5.2.1. Compétition locale pour l'accouplement	107
1.5.2.2. Compétition locale pour l'accès aux ressources	108
1.5.3. Effet du degré de polygynie et de la compétition entre reines pour la reproduction	109

2. Conflits entre reines et ouvrières et entre ouvrières quant à l'origine des mâles	110
2.1. Conflits reines — ouvrières quant à l'origine des mâles	110
2.1.1. Productivité des sociétés	111
2.1.2. Duperie sexuelle	111
2.1.3. Inhibition de l'ovogenèse des ouvrières	112
2.1.4. Phéromones royales : manipulation ou message loyal ?	113
2.2. Conflits entre ouvrières quant à l'origine des mâles	114
2.2.1. Architecture génétique et reproduction des ouvrières.	114
2.2.2. Comportement de police des ouvrières	115
2.2.2.1. Facteurs génétiques	115
2.2.2.2. Facteurs associés à la productivité des sociétés	116
3. Conflits entre reines et mâles quant au nombre d'accouplements et au sexe ratio	119
4. Conflits entre reines pour la reproduction	120
4.1. Monopole de la reproduction	120
4.2. Népotisme	121
Chapitre 6. Organisation du travail	123
1. Facteurs internes	123
1.1. Une société organisée en castes	123
1.2. Division du travail selon la caste	126
1.2.1. Polymorphisme et transport des solides	126
1.2.1.1. Fourmis nomades	126
1.2.1.2. Fourmis coupeuses de feuilles	130
1.2.1.3. Fourmis moissonneuses	133
1.2.2. Polymorphisme et transport des liquides	135
1.2.2.1. Les tankers	135
1.2.2.2. Les bonbonnes	136
1.2.3. Polymorphisme et les fonctions défensives	138
1.3. Division du travail selon l'âge	144
1.4. Origine génétique de la division du travail	145
1.5. Flexibilité du travail	147
1.6. Idiosyncrasie et « individus clefs »	147
1.7. Mécanismes proximaux	149
1.7.1. Maturation physiologique	149
1.7.2. Expérience précoce.	150
2. Facteurs externes	150
2.1. Changements rapides d'activité	150
2.2. De l'individualisme au travail d'équipe	151
2.3. Mécanismes proximaux	154
2.3.1. Interactions.	154
2.3.2. Seuils de réponse	154
2.3.3. Le modèle du « <i>foraging for work</i> »	155
Chapitre 7. Information chimique	157
1. Communication et signaux chimiques	157
2. Phéromones royales : attraction et signalisation	160
3. Phéromones sexuelles	162
3.1. Le « <i>male-aggregation syndrome</i> »	162
3.2. Le « <i>female-calling syndrome</i> »	162
4. Recrutement alimentaire et fourragement.	162
4.1. Recrutement par tandem	163
4.2. Recrutement de groupe	164

4.3. Recrutement de masse	166
4.3.1. Diversité des modalités à travers les sous-familles	166
4.3.2. Pistes permanentes	168
4.4. Origine, nature et mode d'action des phéromones de piste	168
4.4.1. Localisation des glandes responsables	168
4.4.2. Nature chimique des phéromones de piste et leur spécificité	170
4.4.3. Mode d'action des phéromones de piste.	172
4.4.3.1. Informations quantitatives et qualitatives	172
4.4.3.2. Fonctions d'orientation et de recrutement	173
4.4.3.3. Polarité de la piste	173
4.4.3.4. Durée de vie de la piste	174
4.5. Flexibilité et stratégies de fourragement	174
4.6. Évolution du fourragement	177
5. Comportement d'alarme	177
5.1. De l'alarme à l'agression	178
5.2. Localisation et contenu des glandes responsables	178
5.3. Un effet indésirable.	180
6. Phéromones de reconnaissance	181
6.1. Importance des hydrocarbures cuticulaires	181
6.2. Origine et circulation des hydrocarbures cuticulaires	183
6.3. Ontogenèse des hydrocarbures cuticulaires	186
6.4. Origine du label colonial	187
6.4.1. Signaux exogènes et endogènes	187
6.4.2. Label royal ou label ouvrière ?	189
Chapitre 8. Adaptation à l'environnement	191
1. Orientation	191
1.1. Stimuli mineurs.	191
1.2. Orientation visuelle	192
1.2.1. Navigation par pilotage.	194
1.2.2. Intégration du trajet	197
1.2.2.1. Orientation et compas céleste	198
1.2.2.2. Mesure es parcours et odomètre	200
1.2.3. Navigation par carte vectorielle	201
1.3. Choix d'une stratégie d'orientation	201
2. Gestion du temps	203
2.1. Activité rythmique et horloge biologique	203
2.2. Apprentissage spatio-temporel	204
3. Adaptation aux conditions extrêmes	206
4. Identifier et soigner le couvain	208
4.1. Apprentissage précoce	208
4.2. Phéromones du couvain.	209
5. Choix de la nourriture	210
6. Fidélité spatiale à une source alimentaire	212
7. Choix du site de nidification.	213
7.1. Fourmis arboricoles et familiarisation	213
7.2. Fourmis terricoles et appréciation du nid	214
Chapitre 9. Compétition.	217
1. La compétition pour les ressources et le comportement territorial	218
1.1. Interactions agonistiques	218
1.1.1. Armes chimiques	218

1.1.2. Conduites agressives	223
1.2. Interférences	226
1.2.1. Interférence chimique et répulsion	226
1.2.2. Interférences physiques	227
1.2.2.1. Ensevelir le compétiteur	228
1.2.2.2. Les parasites — arbitres	229
1.3. Comportements ritualisés	230
1.3.1. Combats fictifs	230
1.3.2. Offrandes d'apaisement	233
1.4. Stratégies de fourragement et évaluation des risques	233
1.5. Le « cher ennemi »	234
1.6. Vol de nourriture et cleptobiose	234
2. Évitement de la compétition	235
2.1. Ségrégation spatiale	235
2.1.1. Espacement des territoires	235
2.1.2. Séparation des pistes de fourragement	237
2.1.3. Déménagement et la protection de la reine	238
2.2. Ségrégation spatio-temporelle	239
2.3. Sélection des proies et polymorphisme	240
2.3.1. Adaptation des modalités du fourragement	240
2.3.2. Sélection des proies	240
2.3.3. Modification du polymorphisme	240
3. Compétition intranidale et phénomènes hiérarchiques	240
3.1. Hiérarchie sociale chez les ouvrières	240
3.2. Phénomènes de dominance chez les reines	244
Chapitre 10. Les fourmis sans reine.	245
1. Remplacement de la gamergate	246
1.1. Conduites agonistiques et chaînes hiérarchiques	246
1.2. Comportements agonistiques et marquage chimique	250
1.3. Les intérêts des mâles	253
2. Gamergates et polygynie	255
3. Dissémination	256
4. Origine et évolution des fourmis sans reine	257
Chapitre 11. Relations entre les fourmis et les plantes	259
1. Fourmis et plantes myrmécophytes	259
1.1. Bénéfices pour la fourmi	260
1.1.1. Logements végétaux	260
1.1.2. Structures alimentaires	261
1.2. Adaptations des fourmis en rapport avec la vie arboricole	262
1.3. Bénéfices pour le végétal	263
1.3.1. Protection contre les insectes phytophages	263
1.3.2. Protection contre les mammifères	264
1.3.3. Protection contre les plantes	265
1.3.4. Apport alimentaire	265
1.3.5. Propagation des graines des épiphytes	266
1.4. Mutualisme facultatif	266
1.5. Du mutualisme au parasitisme	267
1.6. Origine de la symbiose plantes — fourmis	267

2. Les fourmis et les plantes myrmécochores	267
2.1. Récolte et transport des graines	268
2.2. Avantages de la myrmécochorie pour les plantes	268
3. Pollinisation.	269
3.1. Facteurs limitant la pollinisation.	269
3.2. Facteurs facilitant la pollinisation	270
4. Symbiose et protéines	270
Chapitre 12. Relations entre les fourmis et les mycètes	273
1. Les fourmis et l'agriculture : le sens d'une symbiose.	273
2. Culture du champignon	274
3. Coopération trophique	275
4. Coopération physiologique	276
5. Coopération sanitaire	277
6. Transmission des symbiotes	277
7. Le champignon symbiotique peut-il mener une vie libre ?	279
8. Conflits entre la fourmi et le champignon	280
9. Évolution et origine du mutualisme fourmis — champignons	281
Chapitre 13. Relations intermyrmécéennes	283
1. Nids composés	283
2. Sociétés mixtes et parasitisme social.	284
2.1. Xénobiose	284
2.2. Parasitisme social temporaire	285
2.3. Esclavagisme	287
2.3.1. Les diverses formes de l'esclavagisme	288
2.3.2. Reproduction des sociétés	289
2.3.2.1. Rencontre des sexes et accouplement	289
2.3.2.2. Usurpation des nids-cibles	291
2.3.3. Raids de pillage	293
2.3.3.1. Recrutement de masse	293
2.3.3.2. Recrutement de groupe	295
2.3.3.3. Recrutement par tandem running	295
2.3.3.4. Recrutement par portage	296
2.3.4. Spécificité des ouvrières esclaves	296
2.3.5. Relations olfactives entre les ouvrières esclavagistes et l'hôte	298
2.4. Le parasitisme social permanent.	299
2.4.1. Le syndrome de l'inquilinisme	300
2.4.2. Perte des ouvrières	301
2.4.3. Inquilines sans ouvrières	302
2.4.4. Élimination de la reine-hôte	304
2.5. Impact du parasitisme sur les espèces-hôtes	305
2.6. Miniaturisation et facteurs proximaux	307
2.7. Évolution du parasitisme social	308
2.7.1. La règle d'Emery et ses conséquences	308
2.7.2. Origine de l'esclavagisme	309
2.7.2.1. Prédation.	309
2.7.2.2. Territorialité	309
2.7.2.3. Transport de couvain	309
2.7.3. L'origine de l'inquilinisme	309
2.7.3.1. Transitions évolutives.	310
2.7.3.2. Origine indépendante des diverses formes du parasitisme	311

Chapitre 14. Relations avec les autres taxons animaux	314
1. Trophobioses	314
1.1 Trophobioses fourmis – hémiptères	314
1.1.1. Comportements liés à la trophobiose – hémiptères	315
1.1.2. Bénéfices procurés par la présence des fourmis	316
1.1.3. Du mutualisme facultatif au mutualisme obligatoire	319
1.1.4. Du mutualisme au parasitisme	320
1.2. Les trophobioses fourmis – lépidoptères	321
1.2.1. Mécanismes des interactions fourmis – lépidoptères	323
1.2.2. Associations mutualistes fourmis – lépidoptères	323
1.2.3. Du mutualisme au parasitisme	324
1.2.4. Lépidoptères parasites	324
2. Myrmécophiles	327
2.1. Diversité	328
2.2. Processus d'intégration	329
2.2.1. Mimétisme morphologique	329
2.2.1.1. Mimétisme agressif	330
2.2.1.2. Mimétisme batésien	330
2.2.1.3. Mimétisme wasmannien	331
2.2.2. Le mimétisme comportemental et les sécrétions odorantes	332
2.2.3. Mimétisme et camouflage chimiques	337
2.2.3.1. Mimétisme chimique	337
2.2.3.2. Camouflage chimique	338
Chapitre 15. Fourmis envahissantes	341
1. Syndrome des fourmis envahissantes	343
1.1. Invasion et colonisation	343
1.1.1. Fourmi d'Argentine	343
1.1.2. Petite fourmi de feu	344
1.1.3. Fourmis de feu	346
1.1.4. <i>Lasius neglectus</i>	347
1.2. Unicolonialité	348
1.2.1. Fourmi d'Argentine	349
1.2.2. Petite fourmi de feu	351
1.2.3. Fourmi de feu rouge	351
1.3. Commensalisme humain	352
1.3.1. Fourmi d'Argentine	352
1.3.2. Fourmi du pharaon	353
1.3.3. Petite fourmi de feu	353
1.3.4. <i>Lasius neglectus</i>	353
1.3.5. Autres fourmis vagabondes	353
1.4. Polygynie	353
1.5. Accouplement intranidal et bouturage	354
1.6. Durée de vie des reines	355
1.7. Stérilité des ouvrières	356
1.8. Régime alimentaire	356
1.9. Potentiel de régénération à partir des propagules	357
1.10. Monomorphisme et taille des fourmis envahissantes	357
2. Causes proximales du succès des fourmis envahissantes	357
3. Impact des fourmis envahissantes sur la faune des fourmis locales	358
3.1. Fourmi d'Argentine	359
3.2. Petite fourmi de feu	360

3.3. Fourmis de feu	360
4. Impact des fourmis envahissantes sur les autres faunes	361
4.1. Fourmi d'Argentine	361
4.2. Petite fourmi de feu	362
4.3. Fourmis de feu	362
4.4. Autres fourmis-pestes	363
5. Des fourmis-pestes	363
Chapitre 16. Auto-organisation	364
1. Les structures collectives chez les insectes sociaux : complexité ou simplicité individuelle ?	364
2. Propriétés de l'auto-organisation	365
2.1. Auto-organisation et choix collectifs.	366
2.1.1. Sélection de l'itinéraire le plus court chez <i>Linepithema humile</i>	366
2.1.2. Sélection de l'itinéraire le plus court chez <i>Lasius niger</i>	368
2.1.3. Sélection d'une source de nourriture chez <i>Tetramorium caespitum</i>	369
2.1.4. Formation des colonnes de chasse chez les fourmis nomades <i>Eciton</i>	370
2.1.5. Rotation des colonnes de récolte chez <i>Messor pergandei</i>	372
2.1.6. Nombre d'individus, amplification de la communication et auto-organisation	373
2.2. Auto-organisation et structures spatiales	374
2.2.1. Formation des cimetières chez <i>Messor sanctus</i>	374
2.2.2. Comportement d'agrégation chez <i>Lasius niger</i>	375
3. Schémas alternatifs de l'organisation collective	375
Chapitre 17. Super-organisme	377
1. Les analogies et l'homéostasie sociale	377
2. Phénomène social de masse et sociogenèse	380
3. Super-organisme ou communauté d'intérêts ?	381
4. Les raisons d'un succès	382
Bibliographie.	385
Index des auteurs
Index thématique
Index taxinomique et des noms vernaculaires

Avant-propos

L'étude scientifique des fourmis a sans doute été amorcée par les observations de René-Antoine Ferchault, seigneur de Réaumur. Depuis le XVIII^e siècle des dizaines de milliers de publications ont enrichi nos connaissances sur ces insectes sociaux. Nul ne peut prétendre les avoir toutes lues. Pourtant, la nécessité d'établir périodiquement des synthèses sur le sujet est indiscutable. La dernière en date est un monument d'érudition et de réflexion (*The Ants*, par Bert Hölldobler et Edward O. Wilson, Springer-Verlag, 1990). Écrite par les meilleurs myrmécologues de notre temps, elle a permis l'émergence d'une nouvelle génération de spécialistes. Tel était son but. Depuis 1990 ces jeunes chercheurs ont exploité, approfondi et actualisé les idées de leurs prédécesseurs. Les progrès réalisés dans le cadre des théories de la sélection de la parentèle ou de la sociobiologie en sont d'excellents exemples. Il en est de même en ce qui concerne l'écologie comportementale qui éclaire d'un jour nouveau les conduites animales en accordant beaucoup d'importance à la façon dont le milieu influence les comportements sociaux. Ils ont aussi innové en adaptant aux phénomènes biologiques des notions initialement développées dans d'autres champs scientifiques. C'est le cas du concept d'auto-organisation, issu de la physique et de la chimie, qui permet de comprendre comment des comporte-

ments individuels simples peuvent être à l'origine de réalisations collectives complexes et robustes.

Mais, c'est sans conteste l'irruption de la biologie moléculaire qui a propulsé l'étude des insectes sociaux vers de nouveaux sommets. La connaissance que l'on peut obtenir aujourd'hui de la généalogie d'une société de fourmis permet de mieux comprendre comment les individus disséminent leurs gènes, ou encore pourquoi ils utilisent une communication sophistiquée reposant sur l'emploi de messages chimiques. Les relations nouées par les fourmis avec leur environnement, qu'il soit animal ou végétal, trouvent aussi de nouvelles explications grâce aux techniques d'analyses moléculaires.

Cette somme d'acquisitions justifiait que l'on tente de faire le point sur les connaissances actuelles, en s'appuyant bien sûr sur des données plus anciennes dont l'intérêt n'a pas faibli. Nous présentons ici une synthèse des mécanismes physiologiques, comportementaux et évolutifs qui ont permis aux fourmis d'accéder à l'un des sommets de la socialité animale. Un tel travail ne peut être exhaustif. Mais nous nous sommes efforcés d'inclure les thèmes majeurs pour lesquels les avancées nous ont semblé les plus spectaculaires.

Préface

Remerciements

Ils s'adressent d'abord aux centaines de collègues qui, avant la révolution informatique et la diffusion *en ligne* de la littérature scientifique, nous ont adressé régulièrement les tirés-à-part de leurs travaux dont l'analyse a permis la rédaction de cet ouvrage. D'autres chercheurs n'ont pas hésité à nous céder généreusement certains des clichés reproduits dans ce livre. Leur nom apparaît en regard de chaque illustration. Qu'ils en soient ici remerciés. Ces illustrations rendent plus agréable à parcourir un ouvrage scientifique qui, par nature, peut parfois paraître aride. Les illustrations au trait sont dues au talent et à l'enthousiasme du D^r D. Gourdin. Lui aussi doit être remercié pour avoir passé de longues heures à agrémentez cette publication.

Pendant la rédaction, des collègues et amis ont accepté de relire et de commenter certains chapitres. Leurs remarques ont toujours été pertinentes. D'autres, par leur présence amicale ont entretenu un climat propice à la rédaction et nous ont souvent aidé à résoudre des soucis matériels. C'est pourquoi nous devons beaucoup à Cesare Baroni Urbani, Guy Beugnon, Annie Bonavita-Cougourdan, Annik Bouché, Daniel Cherix, Jean-Christophe de Biseau, Jean-Louis Deneubourg, Alain Dejean, Armelle Gourdin, Christian Jost, Laurent Kel-

ler, Jean-Paul Lachaud, Éric Le Bourg, Georges Le Masne, Alain Lenoir, Jacques M. Pasteels, Jérôme Ori-vel, Christian Peeters, Christine Renault, Jean-Jacques Troubat. Merci également aux rapporteurs de la Fondation Univesitaire de Belgique pour leur lecture critique du manuscrit. Que tous trouvent ici l'expression de notre gratitude.

Le soutien sans faille de Martin Giurfa, directeur du Centre de Recherches sur la Cognition Animale (Université Paul-Sabatier, Toulouse) et celui de Jacques M. Pasteels, directeur du Service d'Écoéthologie Évolutive (Université Libre de Bruxelles) ont permis que ce projet d'écriture arrive à son terme. Nous leur devons beaucoup.

Luc Passera remercie l'UMR 5169 du CNRS pour son aide. Serge Aron remercie le Fonds National de la Recherche Scientifique (FNRS — Communauté Française de Belgique) pour l'attribution d'un mandat de Maître de Recherches et de plusieurs conventions de recherches.

Luc Passera et Serge Aron
Toulouse et Bruxelles

1

Omniprésence et particularités anatomiques des fourmis

1. Succès écologique

S'il est un insecte facile à trouver, c'est bien une fourmi. Des forêts finlandaises qui s'étendent au-delà du Cercle polaire, jusqu'aux régions équatoriales, elles sont partout. Espaces urbanisés, terres cultivées, landes incultes ou déserts, tout constitue un biotope favorable à l'établissement de ces insectes sociaux dont 11 815 espèces sont répertoriées aujourd'hui (Agosti et Johnson, www.antbase.org). Seuls, le Groenland et l'Antarctique manquent de fourmis et quelques îles sont dépourvues de fourmis endémiques (Wilson et Taylor, 1967). Des biotopes longtemps considérés comme inhospitaliers, comme les grottes, sont colonisés même si cette localisation reste exceptionnelle. *Leptogenys khammouanensis* a été trouvée à plusieurs kilomètres de l'entrée de la grotte de Tham-Nam-Non au Laos, la plus grande cavité de l'Asie du Sud-Est, avec sa galerie longue de 22 km. Cette fourmi présente toutes les caractéristiques des vrais animaux cavernicoles : des yeux réduits, des appendices, pattes et antennes, fortement allongés et une couleur très pâle (Roncin et Deharveng, 2003). En Europe, des populations d'*Hypoponera ragusai* semblent s'être adaptées à la vie cavernicole en Espagne et en Sardaigne, mais ailleurs d'autres populations de la même espèce sont simplement hypogées (Tinaut, 2001). Il reste sûrement encore des milliers d'espèces à découvrir, des milieux comme la canopée des forêts tropicales étant largement inconnus.

On sait que la répartition de la biodiversité des animaux met en évidence un gradient de diversité latitudinal. Le nombre des espèces décline avec l'augmentation de la latitude, de l'altitude et de la sécheresse (Kusnezov, 1957). Aussi le succès écologique des fourmis est encore plus éclatant quand on se dirige vers les tropiques. Si l'Europe recèle 429 espèces, on en trouve 2 233 en Amérique du Sud et dans les Antilles (Folgarait, 1998). On sait que les forêts humides tropicales recèlent les communautés animales les plus riches au monde. Concernant les fourmis, le record appartient

pour le moment au parc National de Kinabalu, dans l'île de Bornéo. En ratissant les trois strates, la litière du sol, la végétation basse et la canopée, Brühl *et al.* (1998) ont récolté sur une surface de 4 hectares, étagés entre 350 et 800 mètres d'altitude, 668 espèces différentes appartenant à 82 genres et à huit sous-familles. L'Amérique du Sud n'est pas en reste. Un seul arbre de la forêt amazonienne au Pérou abrite 43 espèces, soit presque autant que toute la Finlande ou l'ensemble des îles britanniques (Wilson, 1988). Deux cent soixante-douze espèces appartenant à 71 genres peuvent se bousculer sur 2,7 km² d'une forêt brésilienne (Kempf, 1964).

La démesure est fréquente quand on considère le nombre d'ouvrières. Une seule société de fourmis nomades d'Afrique (*Dorylus*) contient plus de 20 millions d'individus, soit plus que la population humaine de la Belgique. Ceci ne pouvait que frapper l'esprit des pères Raignier et van Boven (1955), les auteurs de ce dénombrement, puisqu'ils étaient belges. Une structure sociale particulière sur laquelle nous reviendrons, la colonie de colonies ou super-colonie, permet d'associer dans la même population les habitants de milliers de nids, accroissant de manière vertigineuse le nombre des occupants. La super-colonie de *Formica yessensis* compte 306 millions d'ouvrières et environ 1 080 000 reines réparties dans les 45 000 nids qui se partagent 2,7 km² de l'île d'Hokkaido au Japon (Higashi et Yamauchi, 1979). Une autre colonie de colonies (*Formica paralugubris*) occupe dans le Jura suisse 1 200 nids, soit 70 à 110 millions d'ouvrières disséminées sur 70 hectares (Gris et Cherix, 1977). La fourmi d'Argentine *Linepithema humile*, qui envahit progressivement les régions à climat méditerranéen du monde entier, y grouille à raison de 200 millions d'ouvrières par hectare accompagnées de 130 000 reines (Horton, 1918). Cette espèce envahissante est, elle aussi, une adepte de la super-colonie. Celle qui occupe le sud de l'Europe s'étend depuis le golfe de Gênes en Italie jusqu'à la côte Cantabrique au nord-ouest de l'Espagne ! Un ruban de 6 000 km, le long des côtes méditerranéennes

Figure 1.1 ■ *L'importance écologique des fourmis.* Les fourmis sont présentes depuis le Cercle polaire jusqu'aux forêts équatoriales, en passant par les déserts les plus arides. C'est dans les milieux tropicaux et néotropicaux que leur densité est la plus élevée. Par exemple dans la forêt humide amazonienne, le poids sec de toutes les fourmis est approximativement égal à quatre fois celui de tous les vertébrés terrestres : mammifères, oiseaux, reptiles et batraciens. Ce rapport de force est figuré ici par la taille quatre fois plus grande attribuée à une fourmi, comparée à celle d'un jaguar. Redessiné d'après Hölldobler B. et Wilson E.O., 1996. *Voyage chez les Fourmis.* Éditions du Seuil, Paris.



italienne, française et espagnole et le long de la façade atlantique portugaise (Giraud *et al.*, 2002). Combien de milliards d'individus, tous coopératifs, occupent-ils une telle structure ?

Le nombre des espèces se conjuguant avec celui des individus, on parvient à des densités remarquables. Lévieux (1966) a compté sur un hectare de savane de Côte d'Ivoire, 7 000 colonies appartenant à différentes espèces et totalisant 20 millions d'individus. À elles seules trois espèces de fourmis arboricoles africaines comptent 47 millions d'individus par hectare (Baroni Urbani *et al.* 1978).

On pense qu'il y a à chaque instant sur la terre un milliard de milliards d'insectes (10^{18}) vivants (Williams, 1964). Si, comme Wilson (1971 *a*) et Hölldobler et Wilson (1996), on estime que les fourmis représentent entre 0,1 et 1 p. 100 de tous les insectes, leur population s'établit entre un et 10 millions de milliards d'individus. Bien qu'une fourmi ne pèse en moyenne qu'un à 10 mg, soit environ 10 millions de fois moins qu'un être humain, la biomasse de la myrmécofaune excède le poids de toute l'humanité. Dans les habitats tropicaux, la masse des fourmis plus celle des termites représente le tiers de la biomasse animale totale, des acariens ou des nématodes jusqu'aux jaguars ou aux singes. Si l'on s'en tient aux seules fourmis de la forêt amazonienne, leur poids sec est environ quatre fois supérieur à celui de tous les vertébrés terrestres (mammifères, oiseaux, reptiles, amphibiens), comme l'ont montré Hölldobler et Wilson (1994) (*figure 1.1*).

Si les fourmis sont anciennes, il semble qu'elles aient encore de beaux jours devant elles. En cas de catastrophe nucléaire majeure, les animaux les plus aptes à

résister seront sans doute ceux dont la survie ne dépend pas immédiatement de la photosynthèse. Il faudra en effet attendre longtemps avant que la lumière solaire puisse à nouveau traverser les nuages en quantité suffisante, pour permettre à la végétation de se développer à nouveau. Les organismes qui se nourrissent principalement de matière organique en décomposition, ainsi que leurs prédateurs, seront privilégiés. Et parmi eux, ceux capables de récupérer de petits fragments de ces ressources éparpillées, qui iront en s'amenuisant, seront avantagés. Les insectes, et bien sûr les fourmis, entrent tout spécialement dans cette arche de Noé (Janzen, 1995). Bien que l'on manque encore de données expérimentales, les fourmis semblent parmi les insectes les mieux protégés contre des irradiations prolongées, du fait de leur nidification souterraine. La myrmécofaune d'une région méditerranéenne exposée pendant 11 mois à l'irradiation d'une source radioactive de césium-137, a reçu selon la distance entre 8 400 et 84 000 rads, sans que la moindre perturbation apparaisse. Pendant ce même laps de temps, la végétation montrait des signes d'altération (Le Masne et Bonavita-Cougourdan, 1972). Dix-huit ans plus tard, trois espèces de fourmis se sont installées très près de la source radioactive toujours fonctionnelle, dont deux étaient absentes lors du relevé originel (Perrault et Castet, 1988). Ces résultats confirment une bonne radiorésistance de ces insectes.

Le rôle écologique joué par les fourmis est à la mesure de leur nombre. Pavan (1959) estime que l'ensemble des fourmis rousses des Alpes italiennes capturent en 200 jours d'activité 24 000 tonnes de nourriture, dont 14 500 tonnes d'insectes. En Allemagne, la prédation annuelle exercée par un seul nid d'importance moyenne de *Formica polyctena* est estimée à huit millions d'insectes (Wellenstein, 1952). Leur action est bénéf-

fique pour l'hygiène des forêts : en détruisant les chenilles défoliatrices de *Panolis flammea*, elles maintiennent de véritables îlots de verdure autour de leurs nids (Wellenstein, 1954). Les fourmis tisserandes *Oecophylla* exercent une protection encore plus importante. Cela est dû au nombre de leurs ouvrières, les nids dépassant le million d'individus ne sont pas rares, mais aussi au fait qu'à la différence des fourmis des bois, elles sont actives toute l'année puisqu'elles sont répandues à travers l'Afrique, l'Asie et l'Australie. Elles protègent avec efficacité les plantations de cocotiers, de caféiers ou d'eucalyptus (Way et Khoo, 1992). D'autres espèces compensent la faiblesse de leurs effectifs par leur densité. C'est le cas d'*Ectatomma tuberculatum* et *E. ruidum* dans les cacaoyères et les champs de café du Mexique. À raison de 2 700 à 11 200 nids à l'hectare, ces Ectatomminae capturent environ 260 millions de proies par hectare et par an (Lachaud *et al.*, 1996). Il n'est donc pas surprenant que l'on ait songé à utiliser les fourmis pour protéger les récoltes (Way et Khoo, 1992). Ce sont sans doute les chinois qui furent les premiers à utiliser la lutte biologique dès le III^e siècle. On trouvait sur les marchés de Jiao-Zhi des paniers remplis de fourmis tisserandes. Transportées plus au sud, une région dépourvue d'*Oecophylla*, les fourmis de ces paniers, suspendus aux branches des orangers, protégeaient les fruits des attaques de divers insectes (Huang et Yang, 1987). L'idée a été reprise pour les fourmis des bois. Tant en Allemagne qu'en Italie, des nids entiers de fourmis des bois ont été introduits dans des forêts qui en étaient dépourvues (Gösswald, 1956 ; Pavan 1961). L'expérience a été renouvelée avec succès au Canada (Finnegan, 1975).

En accumulant dans leur nid les restes des animaux et des plantes qu'elles consomment, les fourmis contribuent à enrichir le sol en carbone, azote et phosphore. Leur rôle de remueur de terre et de distributeur de nutriments a été mesuré dans les forêts du Massachusetts (Lyford, 1963). Il est aussi important que celui des lombrics dont on connaît l'impact, depuis les observations de Darwin. Cette redistribution des nutriments conditionne la vie et dirige l'évolution d'innombrables plantes et animaux.

Les fourmis sont également les principaux prédateurs des insectes et des araignées. Leur rôle nécrophage est important puisque 90 p. 100 des cadavres des petits insectes qui meurent dans la nature sont ramenés à une fourmilière. Leur activité est encore plus impressionnante dans les forêts et les savanes tropicales. Par exemple, les nids des fourmis champignonnistes *Atta*, qui occupent chacun une surface pouvant atteindre 600 m², contiennent 40 tonnes de terre excavée par les ouvrières et répartie dans un réseau de galeries et de chambres souterraines qui s'enfoncent jusqu'à 6 m de

profondeur. Chaque nid récolte et traite annuellement des centaines de kilogrammes de végétaux, soit l'équivalent de la consommation d'une vache. On estime que 10 tonnes de terre par hectare et par an sont remontées à la surface dans les biotopes les plus actifs (Paton *et al.*, 1995). Dans les forêts humides, où moins de 0,1 p. 100 des nutriments pénètre naturellement à plus de 5 cm de profondeur, on comprend le rôle des *Atta* dans la redistribution des éléments essentiels. Même des espèces dont la taille et les effectifs sont plus modestes, comme *Camponotus punctulatus*, contribuent de manière considérable à la redistribution des sols. Dans les prairies d'Argentine, ces fourmis remuent 2 100 kg de terre par hectare et par an (Folgarait, 1998).

Le paysage peut être totalement modifié par la présence des fourmis. Les espèces moissonneuses du genre *Pogonomyrmex*, vivant dans les zones arides du continent américain, construisent des dômes avec la terre excavée. Ces dômes, qui peuvent atteindre 5,5 m de diamètre pour 1,10 m de haut, sont totalement dépourvus de végétation. Leur densité est telle qu'ils peuvent occuper 20 p. 100 de la surface du sol (MacMahon *et al.*, 2000). Ces travaux de terrassement modifient sensiblement les caractères chimiques des sols. En général, la terre des monticules qui constituent les nids épigés est enrichie en matière organique, ainsi qu'en potassium, azote, phosphore, calcium, sodium et magnésium (Petal, 1978 ; Folgarait, 1998). Les apports sont bien sûr dépendants de la taille de la colonie et de son activité et ils sont plus importants dans les sols les plus pauvres (Petal, 1992).

L'omniprésence des fourmis a toujours impressionné l'Homme, faisant naître quantité de légendes. À côté d'observations exactes concernant par exemple les interactions antennaires, Pline l'Ancien dans son « *Histoire naturelle* » mentionne l'existence, en Inde ou en Éthiopie, de fourmis aussi grandes que des chiens. Elles extraient l'or du sable avec leurs pattes et le gardent avec assiduité, tuant les hommes qui tentent de s'en emparer. Les Indiens Mayas du Guatemala voyaient dans un serpent le géniteur des fourmis *Ectatomma tuberculatum*. La culture précolombienne a peut-être été marquée par l'allure extravagante des Céphalotines : certaines figurations géantes de Nazca au Pérou, interprétées comme étant des araignées, semblent plutôt des fourmis (de Andrade et Baroni Urbani, 1999). Les fourmis sont les épouses du Dieu Amma, pour les Dogons d'Afrique Centrale, alors que les Grecs de l'Antiquité en faisaient les Myrmidons, métamorphosés en hommes à la prière d'Éaque pour repeupler l'île d'Égine. Enrôlés par Achille, ils participèrent à la guerre de Troie ce qui dénote que le tempérament belliqueux des fourmis n'avait pas échappé aux faiseurs de légendes.

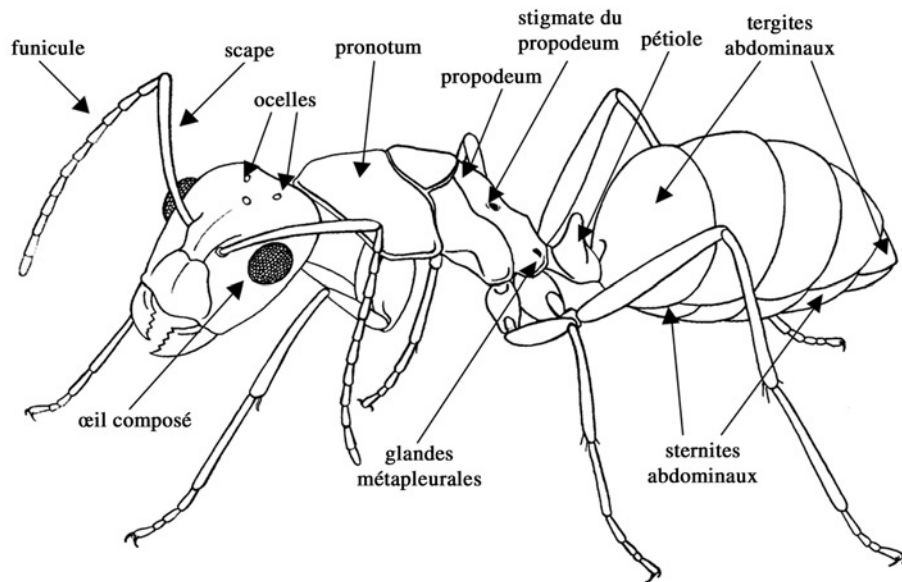


Figure 1.2 ■ Morphologie générale d'une fourmi. Cette ouvrière appartient à la sous-famille des Formicinae caractérisée par son pétiole en forme d'écaille. Les glandes métapleurales sont une structure particulière présente chez presque toutes les Formicidae. © par H. Müller avec son autorisation.

2. Systématique

Les fourmis constituent donc un des organismes *dominants* de la planète par leur abondance, leur répartition mondiale et leur impact sur la vie et l'évolution des autres constituants de la biomasse (Wilson, 1990). En dépit du fait que la famille des Formicidae est le groupe le plus homogène de tous les insectes sociaux, il n'est pas aisé de définir clairement ce taxon (figure 1.2). Bolton (1994) considère que les Formicidae se séparent des autres hyménoptères aculéates (ceux qui possèdent un aiguillon) par l'existence d'une caste de femelles *aptères* (sans ailes), les ouvrières, assurant la pérennité des sociétés pendant plusieurs années. Il faut y ajouter quelques caractères externes, comme l'existence d'un article basal de l'antenne très long, le *scape*. La longueur de cet article donne toute sa mobilité au restant de l'antenne ou *funicule*, d'où les fréquents attouchements antennaires dont l'ouvrière use pour identifier congénères, adversaires ou proies. Le rapport longueur du scape/longueur du funicule est, même chez les fourmis dont les antennes sont les plus courtes comme les *Leptanilla*, toujours supérieur à 0,35 (Baroni Urbani, 1989). La longueur du scape permet aux ouvrières de replier leurs antennes vers l'arrière, tout en permettant aux funicules de se toucher au cours des échanges trophallactiques qui, nous le verrons plus loin, sont d'une importance capitale chez ces insectes. Cette disposition est sans doute un prérequis d'une grande importance

dans l'évolution de la socialité des fourmis (Dlussky, 1983 ; Baroni Urbani, 1989).

Comme chez tous les hyménoptères, la région postérieure du thorax est singulière car elle englobe la moitié supérieure du 1^{er} segment de l'abdomen : le segment médiaire ou *propodeum*, parfois porteur d'épines. Ainsi, quand on fait référence au thorax des fourmis, on considère en réalité, un *mesosoma* ou *alitronc* constitué du thorax plus le *propodeum*. Le *mesosoma* est séparé du gastre par un pétiole en forme de nœud, simple ou double, ou en forme d'écaille. Ce pétiole correspond, lui, au 2^e segment abdominal transformé. Le pétiole est très utilisé pour caractériser diverses sous-familles.

Il faut aussi mentionner l'existence fréquente d'une *glande métapleurale*, qui s'ouvre à l'arrière du thorax, mais elle est plus difficile à voir. On reparlera de cette structure qui émet des composés antibiotiques et anti-septiques, que la fourmi utilise pour maintenir son nid dans un état de propreté parfaite. Enfin, une glande est caractéristique de la famille des Formicidae car elle n'existe que chez les fourmis qui en sont toutes pourvues. Il s'agit de la *glande postpharyngienne* logée dans la tête. En plus d'une action assez modeste liée à la digestion, sa sécrétion joue un rôle fondamental dans les phénomènes de reconnaissance coloniale. Nous y reviendrons ultérieurement.

Tableau 1.1 ■ *Les sous-familles des Formicidae*. On reconnaît actuellement 21 sous-familles vivantes, auxquelles il faut ajouter quatre sous-familles fossiles (marquées d'une croix). L'ancienne sous-famille des Ponerinae a été éclatée en six sous-familles regroupées sous le terme de ponéromorphes. D'après Bolton B., 2003. *Mem. Am. Entomol. Inst.*, 71 : 1–370.

Sphecomyrminae	†
Armaniinae	†
Formiciinae	†
Pseudomyrmecinae	
Myrmicinae	
Agrocomyrmeccinae	
Myrmeciinae	
Formicinae	
Dolichoderinae	
Aneuretinae	
Apomyrminae	
Amblyoponinae	Ponéromorphes
Ectatomminae	Ponéromorphes
Heteroponerinae	Ponéromorphes
Paraponerinae	Ponéromorphes
Ponerinae	Ponéromorphes
Proceratiinae	Ponéromorphes
Brownimeciinae	†
Leptanillinae	
Leptanilloidinae	
Cerapachyinae	
Ecitoninae	
Aenictogitoninae	
Dorylinae	
Aenictinae	

La classification la plus récente des Formicidae (Bolton, 2003) fait apparaître 21 sous-familles actuelles, auxquelles il faut ajouter quatre sous-familles fossiles (tableau 1.1). Elle a considérablement modifié la systématique contemporaine puisque la précédente classification (Baroni Urbani, 1989 ; Grimaldi *et al.*, 1997) ne reconnaissait que 16 sous-familles vivantes et deux sous-familles fossiles. L'augmentation du nombre des sous-familles vient principalement de l'éclatement de l'ancienne sous-famille des Ponerinae en six sous-familles qui ont le mérite d'être monophylétiques. Dans un souci de simplification, nous qualifierons souvent dans la suite de cet ouvrage les représentants de ces six

sous-familles ancestrales, à nombreux caractères pléiomorphiques, de fourmis *ponéromorphes*. Toujours dans un but de simplification, nous ne prendrons pas en compte les nombreux changements génériques proposés par Bolton. Par exemple, le genre *Leptothorax*, un des plus riches en espèces de la faune septentrionale, s'est considérablement vidé de sa substance au profit du genre *Temnothorax*. Ce n'est que dans quelques années que l'on saura si la communauté myrmécologique accepte ces nombreux changements. La complexité du travail du systématicien vient d'abord de la difficulté à trouver ou retrouver des espèces rares. L'exemple le plus célèbre est celui de la « fourmi dinosaure » *Prionomyrmex (Nothomyrmecia) macrops*. Découverte dans le sud-ouest de l'Australie en 1930, il a fallu attendre presque 50 ans pour qu'elle soit retrouvée à 1 000 km plus à l'est (Taylor, 1978). Pour se persuader encore de la difficulté que présente l'étude de la systématique des Formicidae, il suffit d'envisager leur caryotype. On peut considérer comme seulement anecdotique le fait que les fourmis couvrent presque complètement l'éventail le plus large du nombre de chromosomes du règne animal : $2n = 2$ chez *Myrmecia croslandi* et $2n = 94$ chez *Prionomyrmex (Nothomyrmecia) macrops* (Imai *et al.*, 1991). Mais comment expliquer que des spécimens morphologiquement semblables de *Myrmecia piliventris* possèdent un caryotype de $2n = 4$ ou de $2n = 68$ (Imai et Taylor, 1986) ? S'il s'agit d'une seule espèce, comment admettre une telle amplitude dans son caryotype ? Et s'il s'agit d'espèces séparées, morphologiquement identiques, il est tout aussi inconcevable d'observer une telle divergence dans le nombre de chromosomes (Majer *et al.*, 2004).

Le travail de Bolton (2003) ne comprend pas de reconstruction phylogénique. C'est pourquoi nous faisons figurer dans cet ouvrage l'étude cladistique réalisée par Baroni Urbani *et al.* (1992) (figure 1.3). Bien qu'antérieure et ne faisant donc apparaître que 16 sous-familles actuelles, elle garde sa valeur en montrant les relations entre les Vespidae et les Formicidae. Les nouvelles sous-familles proposées par Bolton (2003) devraient occuper une position encore inconnue à l'intérieur du clade des « Ponerinae ». La phylogénie fait aussi apparaître une division fondamentale en deux ensembles, le complexe des *formicoïdes* et celui des *ponéroides*. L'étude de Baroni Urbani *et al.* (1992) a pris en compte 68 caractères examinés chez les reines, les ouvrières et les mâles. La plupart sont d'ordre morphologique (présence ou absence d'yeux, d'organe stridulant, d'aiguillon...). D'autres concernent l'anatomie (présence ou absence de diverses glandes exocrines). Quelques-uns concernent les larves. Un caractère physiologique a trait à la métamorphose qui se déroule ou non à l'intérieur d'un cocon.

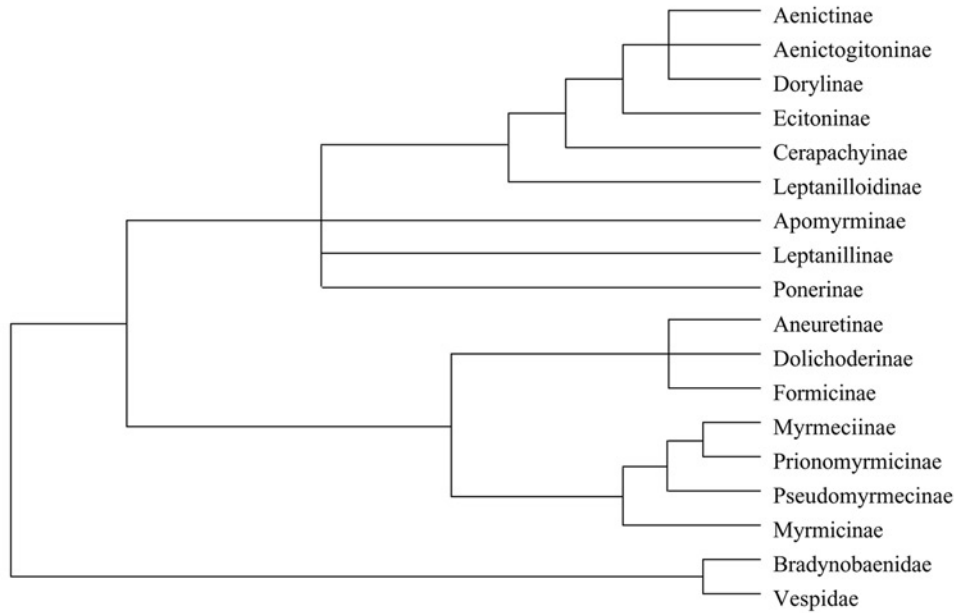


Figure 1.3 ■ *Phylogénie des Formicidae*. Arbre phylogénique des Formicidae et articulation de ces dernières avec les Vespidae tel qu'il résulte de l'analyse cladistique. Redessiné d'après Baroni Urbani C. *et al.*, 1992. *Syst. Entomol.*, **17** : 301–329 et Baroni Urbani C., 2000. *Eclogae geol. Helv.*, **93** : 471–480.

La taxinomie des fourmis reste encore un domaine où les interprétations personnelles ont un rôle important. Nous n'en donnerons qu'un seul exemple. Clark (1951) a proposé la création de la sous-famille des Nothomyrmeciinae, une idée reprise par Taylor (1978) lors de la re-découverte de la célèbre fourmi australienne *Nothomyrmecia macrops*. Il s'agit d'un véritable fossile vivant, qualifié de « fourmi dinosaure » par Hölldobler. Pour des raisons d'antériorité le genre *Nothomyrmecia* doit s'appeler *Prionomyrmex* et la sous-famille correspondante Prionomyrmecinae (Baroni Urbani, 2000, 2005). Toutefois, Ward et Brady (2003) considèrent qu'il n'y a pas synonymie et que les deux genres (*Nothomyrmecia* et *Prionomyrmex*) appartiennent en fait à la sous-famille des Myrmeciinae. Baroni Urbani maintient son point de vue en présentant d'autres arguments (2005). Nous appellerons donc la fourmi australienne *Prionomyrmex macrops* sans oublier qu'elle a longtemps été appelée *Nothomyrmecia macrops*.

Le succès des fourmis tient aussi à leur ancienneté géologique. Leur origine est à rechercher chez les guêpes Vespidae qui constituent un groupe frère (figure 1.3). On a assisté ces dernières années à une explosion dans la découverte de fourmis fossiles, ou à tout le moins, de formes proches des fourmis. L'unanimité est loin d'être de mise. Actuellement, la forme la plus ancienne présentée comme une fourmi est *Gerontofornica cretica*. Elle a été découverte dans l'ambre de l'Albien Supérieur de Charente-Maritime (Nel *et al.*, 2004). Ce

fossile est donc âgé d'une centaine de millions d'années. La tête est prognathe et le scape est relativement long, bien que n'atteignant pas le bord occipital de la tête. Ce sont là des caractères de Formicidae, mais malheureusement l'ouverture de la glande métapleurale n'est pas visible.

Les *Sphecomyrma* trouvées dans le Turonien du New Jersey sont à peine plus récentes (Agosti *et al.*, 1997). La présence d'une glande métapleurale rapproche ces individus des fourmis, mais d'autres caractères (antennes et mandibules vespoides) les en éloignent. La place exacte des *Sphecomyrma* a donné lieu à des controverses passionnées (Wilson *et al.*, 1967 *a* et *b* ; Baroni Urbani, 1989). Ce même morceau d'ambre, vieux d'environ 92 millions d'années, contenait aussi une ouvrière ponéromorphe.

Dans un autre échantillon, toujours originaire du Turonien, Grimaldi et Agosti (2000) ont trouvé un représentant de la sous-famille des Formicinae. Ainsi, des lignées majeures des fourmis actuelles (ponéromorphes et formicines) existaient déjà au Crétacé. On peut penser qu'elles se sont séparées des *Sphecomyrma* à l'Albien, l'origine des fourmis remontant alors au début du Crétacé, il y a donc environ 100 à 130 millions d'années (Rust et Andersen, 1999 ; Grimaldi et Agosti, 2000). Quant aux sphécomyrmes, elles ont probablement disparu à la fin du Crétacé, ou au début du Tertiaire. Les études phylogéniques basées sur

l'examen des fourmis actuelles et fossiles (Brown, 1954 ; Baroni Urbani *et al.*, 1992 ; Grimaldi *et al.*, 1997 ; Rust et Andersen, 1999 ; Grimaldi et Agosti, 2000 ; Ward et Brady, 1992) complétées par celles de séquences d'ADN (Crozier *et al.*, 1997 ; Astruc *et al.*, 2004) ont permis à Wilson et Hölldobler (2005) de proposer une évolution des Formicidae synthétisée dans la *figure 1.4*. L'événement majeur est l'existence d'une radiation explosive initiale vers le milieu du Crétacé. Elle est contemporaine de l'apparition des plantes à fleurs (angiospermes) et se produit dans la litière des forêts tropicales. Les quatre sous-familles qui dominent la faune actuelle (Ponerinae, Myrmicinae, Formicinae, Dolichoderinae) sont toutes présentes. L'expansion se poursuit au Paléogène, parallèlement à celle des angiospermes, les plantes à fleurs permettant aux fourmis d'élargir l'éventail de leur régime alimentaire : en colonisant la canopée les formes nouvelles peuvent passer d'un régime carnivore à un régime à base de carbohydrates offerts à la fois par les plantes (nectaires extra-floraux) et les sucres de sèves qu'elles supportent.

Les 21 sous-familles actuelles sont réparties en 276 genres actuels et 64 genres fossiles (Bolton, 2003). Les noms de certaines sous-familles reviendront fréquemment dans cet ouvrage, soit parce qu'elles sont bien fournies en espèces et possèdent de nombreux caractères apomorphiques (Dolichoderinae, Myrmicinae, Formicinae), soit parce qu'elles ont conservé des caractères plésiomorphiques (Myrmecinae, espèces ponéromorphes), soit encore parce qu'elles ont des mœurs sortant de l'ordinaire (Leptanillinae, Ecitoninae, Dorylinae, Cerapachyinae).

Enfin, peut-être faut-il déjà insister sur un caractère biologique remarquable des fourmis. On a plusieurs fois évoqué la vie coloniale de ces insectes. C'est assurément un caractère fondamental, puisque les Formicidae sont la seule famille d'hyménoptères à ne compter en son sein que des espèces vivant en société. Si l'on connaît des guêpes ou des abeilles vivant isolément, il n'existe aucune fourmi solitaire, hormis quelques espèces vivant en parasites sociaux.

3. Structures anatomiques particulières

L'anatomie générale des fourmis est conforme au schéma commun aux insectes. Il existe toutefois des spécificités affectant quelques organes et qui sont en relation étroite avec le comportement élaboré de ces animaux.

3.1. Jabot social et trophallaxie

Le système digestif des fourmis comprend trois parties, comme chez tous les insectes. Après le pharynx, le sto-

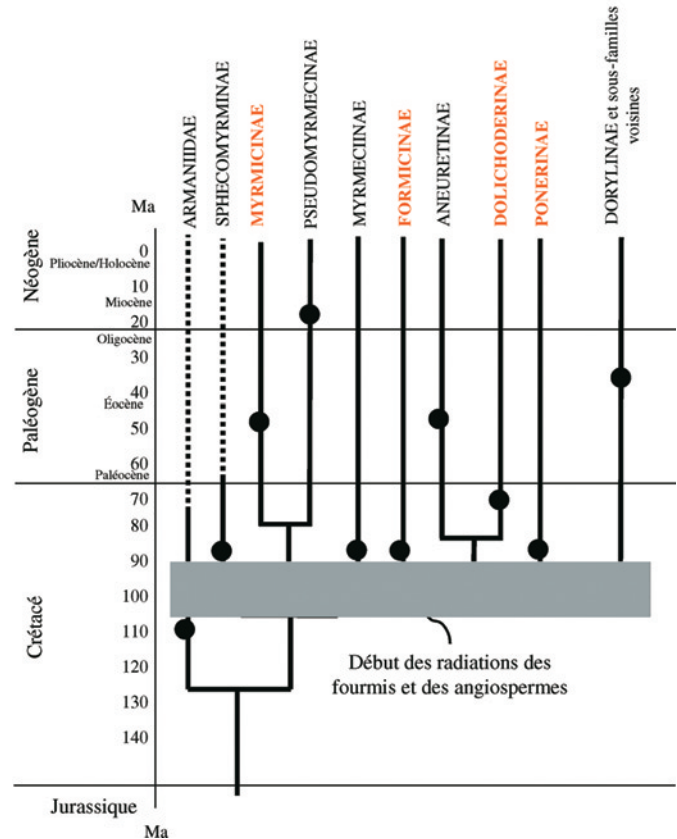


Figure 1.4 ■ *Évolution des Formicidae*. Ce schéma hypothétique proposé par Wilson et Hölldobler est basé sur l'ensemble des reconstructions phylogénétiques connues à ce jour. Il ne prend en compte que les sous-familles les plus importantes, les plus riches en espèces et les plus largement répandues apparaissant en rouge. Les points noirs signalent la position du fossile le plus ancien pour la sous-famille concernée. On remarquera la radiation explosive des fourmis concomitante de celle des plantes à fleurs au milieu du Crétacé (marquée par la zone en gris). Redessiné d'après Wilson E.O. et Hölldobler B., 2005. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **102** : 7411–7414.

modeum forme un œsophage, puis un jabot suivi d'un gésier. Le mésentéron forme un estomac dont la fonction digestive est sans surprise. Le proctodeum se termine tout naturellement par un rectum, qui s'ouvre dans un cloaque.

L'intestin antérieur (le stomodeum) présente une particularité, liée à la présence dans le nid d'individus qui n'en sortent jamais : la reine, occupée à temps complet par ses fonctions de reproductrice, et les larves, sans pattes et quasiment immobiles. Les ouvrières du service extérieur sont donc tenues de ramener de la nourriture pour ces individus reclus. Si chez des espèces moins spécialisées comme les ponéromorphes, les lar-

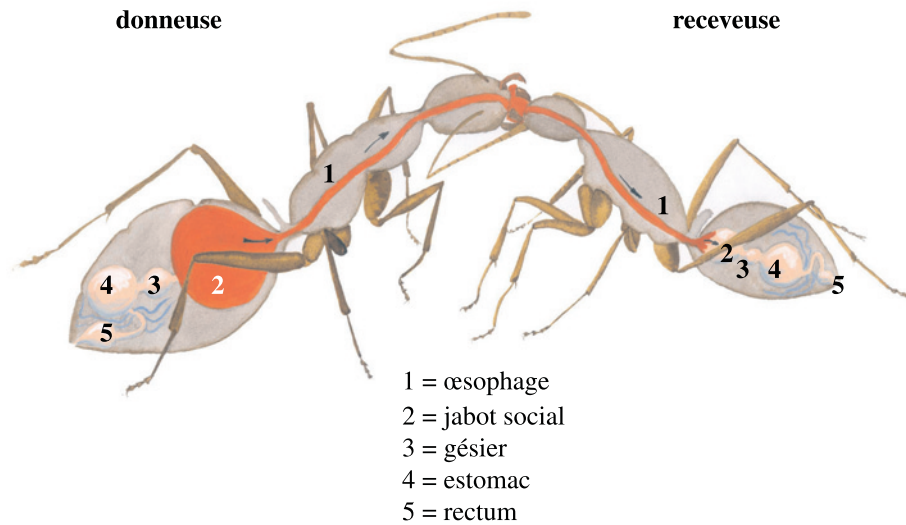


Figure 1.5 ■ *La trophallaxie*. La nourriture circule entre les ouvrières d'un nid sous la forme de gouttes liquides échangées bouche-à-bouche. La trophallaxie permet aussi de nourrir les larves et la reine. Ce schéma d'une trophallaxie entre deux ouvrières permet de suivre le cheminement de la goutte alimentaire. L'ouvrière de gauche a stocké des jus sucrés dans son jabot social. Le gésier qui lui fait suite est muni d'une valve qui le maintient fermé sans effort musculaire et empêche donc passivement la nourriture de passer dans l'estomac. Lorsque la donneuse rencontre une ouvrière affamée (ouvrière de droite), cette dernière sollicite un échange trophallactique en caressant de ses antennes la tête de la donneuse. La donneuse réagit en ouvrant largement ses mandibules et en régurgitant la goutte trophallactique selon le sens des flèches. Pour les deux ouvrières, la nourriture pourra passer dans l'estomac par une action volontaire ouvrant la valve entre jabot social et estomac.

ves sont capables de consommer des proies solides que les ouvrières déposent près d'elles, chez les autres espèces l'aliment doit être liquide. Ceci implique que les ouvrières récolteuses stockent des liquides, le plus souvent sucrés, dans leur jabot (appelé aussi *jabot social* ou *proventricule*), puis les régurgitent à des ouvrières nourrices, qui elles-mêmes les transmettront bouche-à-bouche aux larves et à la reine. Cet échange de nourriture liquide, bouche-à-bouche, entre adultes ou entre adultes et larves, découvert par Réaumur il y a 250 ans, mais publié seulement en 1928, est connu sous le terme de *trophallaxie* (figure 1.5).

Le transport des liquides est rendu possible par l'existence au niveau du gésier de lamelles cuticulaires qui ferment le passage entre intestin antérieur et intestin moyen, à la manière d'une valve. La fermeture est passive et ne nécessite aucun effort musculaire. Le jabot est en quelque sorte un récipient individuel, destiné à l'alimentation collective, d'où le nom de *jabot social* qu'on lui donne souvent. Bien entendu, les ouvrières ont la possibilité d'utiliser une partie du contenu du jabot social à leur profit. Il leur suffit de commander l'ouverture entre l'intestin antérieur et l'intestin moyen pour remplir leur estomac.

Les échanges trophallactiques sont un caractère propre aux insectes sociaux et ne se retrouvent qu'exceptionnellement chez les autres animaux. En multipliant les interactions entre occupants d'un même nid, ils ont été certainement un puissant moteur de l'évolution sociale (Marchal, 1897 ; Hunt et Nalepa, 1994).

Les trophallaxies entre adultes s'accompagnent d'échanges antennaires entre donneuse et receveuse, auxquels s'ajoutent souvent des mouvements effectués par les pattes antérieures (Lenoir, 1971). On a longtemps pensé que les mouvements antennaires avaient valeur de véritable langage (Huber, 1810 ; Wasmann, 1899). La réalité est plus complexe. L'ajout de radioéléments à la nourriture permet d'obtenir des données qualitatives et quantitatives sur son passage de fourmi à fourmi. En couplant les enregistrements cinématographiques des battements antennaires et ceux du flux de la substance alimentaire, on peut analyser les relations entre les deux comportements (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1979 ; Bonavita-Cougourdan, 1983). Les résultats obtenus chez une grande fourmi méridionale, *Camponotus vagus*, montrent qu'il n'est pas possible d'établir pour l'activité antennaire des deux protagonistes un schéma net de stimulations et de réponses qui rende compte du

déroulement du contact trophallactique. Les seuls actes ayant valeur de signal sont des balayages rapides des antennes de la solliciteuse sur la tête de la donneuse : ils entraînent l'ouverture des mandibules de cette dernière et donc le démarrage de la trophallaxie. La transmission alimentaire sera ensuite maintenue, grâce à la persistance des contacts antennaires de la receveuse sur la tête de la donneuse (Bonavita-Cougourdan et Morel, 1984, 1986). Ces observations vont dans le même sens que celles réalisées par Lenoir et Jaisson (1982) chez *Myrmica rubra* : il est difficile de prévoir les mouvements antennaires d'un partenaire en observant les caresses qu'il reçoit. Si l'ensemble des mouvements antennaires a une valeur informative, une unité comportementale isolée n'a pas à elle seule de signification sémantique. Le comportement varie d'ailleurs d'une espèce à l'autre, puisque chez *Lasius flavus* c'est la donneuse qui stimule la receveuse en balayant sa tête avec ses antennes (Cammaerts, 1995) (figure 1.6). L'aliment trophallactique, après sa circulation d'adulte en adulte, finira *in fine* dans le tube digestif des larves. On ne sait pas encore très bien comment les ouvrières reconnaissent les larves affamées. Chez des *Camponotus* et des *Leptothorax*, les larves semblent solliciter une régurgitation en agitant leurs mandibules ou leur tête, spontanément ou après un effleurement antennaire. Les ouvrières réagissent par le don d'une goutte alimentaire (Le Masne, 1953, 1980). De tels signaux physiques ont été considérés également comme ayant valeur de sollicitation chez *Solenopsis invicta* (O'Neal et Markin, 1973) et *Myrmica rubra* (Brian, 1977). Pour cette dernière espèce, la signification des mouvements céphaliques a été remise en cause. Une étude impli-

quant le dénombrement des régurgitations montre que la larve sollicite en étirant l'avant du corps et en redressant sa tête qui reste immobile. Les contorsions céphaliques sont ignorées (Creemers *et al.*, 2003). *Gnamptogenys striatula* est un Ectatomminae qui ne pratique pas la trophallaxie pour les raisons exposées plus loin. Ses larves consomment des fragments de proies. Quand elles sont affamées, elles balancent l'avant de leur corps vers la nourriture, un signal sans doute lié à une demande puisque les ouvrières répondent en mettant en contact la proie et la larve, en déplaçant l'une ou l'autre. Chez les larves affamées le balancement dure plus longtemps que chez les larves rassasiées (Kaptein *et al.*, 2005).

Les trophallaxies s'effectuant dans le noir, il n'est pas exclu que des signaux chimiques interviennent. Les sécrétions salivaires des larves pourraient attirer les ouvrières (Le Masne, 1953). Chez une espèce dérivée, comme la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, des signaux chimiques s'ajoutent sans doute à la posture de sollicitation. Chaque larve du nid est inspectée toutes les 5 secondes, soit 700 fois par heure. Selon Cassill et Tschinkel (1995, 1996, 1999 *a*), la larve ne reçoit de la nourriture que si elle la sollicite par l'émission d'une substance chimique non volatile, sans jamais remuer ses mandibules (figure 1.7). Très curieusement, les ouvrières ne sont pas en mesure d'ajuster le volume délivré en fonction du degré d'affamement de la larve. Par exemple, une larve du quatrième stade reçoit 0,0675 nL de nourriture quelles que soient les circonstances. Parvenue au cinquième et dernier stade, elle aura droit à un volume de 1,5 nL par trophallaxie. Le



Figure 1.6 ■ *Echange alimentaire.* Au cours des trophallaxies, les mouvements antennaires ont une valeur informative limitée. Dans cet échange entre deux ouvrières de *Lasius flavus*, c'est la donneuse (à droite) qui stimule la receveuse (à gauche) en balayant sa tête avec ses antennes. La donneuse a les mandibules largement ouvertes, alors que la receveuse garde les siennes fermées. © par R. Cammaerts avec son autorisation. In Cammaerts R., 1995. *Behav. Processes*, **34** : 241–264. © 1995 et autorisation de Elsevier.



Figure 1.7 ■ *Le nourrissage des larves.* Les larves de la fourmi de feu, comme celles de beaucoup d'autres fourmis, sont nourries par trophallaxie. Elles sont inspectées environ une fois toutes les 5 secondes par les ouvrières nourrices. Si elles sont affamées, elles émettent un signal chimique qui déclenche le don d'une goutte alimentaire trophallactique. La fourmi donneuse se positionne de façon typique, en s'alignant selon l'axe antéro-postérieur de la larve (ouvrière marquée d'une flèche), mais il peut y avoir des variantes. La quantité de nourriture transmise au cours d'une trophallaxie est fixe et dépend du stade larvaire concerné. Ici, la larve étant de troisième stade, elle reçoit 0,0675 nL de nourriture. © par C. Baddland avec son autorisation. In Cassill D.L. et Tschinkel W.R., 1995. *Anim. Behav.*, **50** : 801–813. © 1995 et autorisation de Elsevier.

seul moyen pour une ouvrière d'ajuster la quantité de nourriture délivrée aux besoins d'une larve est de varier la fréquence des trophallaxies. Ainsi, de deux larves parvenues au même stade de développement, l'une recevra neuf trophallaxies à l'heure si elle est repue et l'autre 35 si elle est affamée.

Non seulement les larves régulent le volume de la nourriture qu'elles ingèrent, mais elles régulent aussi la qualité de la nourriture absorbée (Cassill et Tschinkel, 1999 *b*). Elles manifestent un appétit variable selon le type de nourriture, préférant par exemple une solution d'acides aminés à une solution de sucrose, ce qui se traduit par plus de trophallaxies concernant les acides aminés que le sucrose. Pour un type d'aliments donné, elles préfèrent toujours la présentation la plus concentrée : elles absorbent six fois plus de sucrose concentré que de sucrose dilué. Le fait d'avoir été nourries à satiété avec un type d'aliments (une solution sucrée par exemple) n'altère pas leur appétit pour un autre type d'aliments : elles réclameront des trophallaxies d'ouvrières distributrices d'acides aminés.

Les besoins nutritionnels, quantitatifs et qualitatifs, des larves sont à l'origine du comportement alimentaire des ouvrières. Ce sont elles qui règlent la circulation du flux alimentaire par le biais des trophallaxies. Quand les larves sont affamées, elles quêtent de la nourriture aux ouvrières nourrices, qui s'adressent elles-mêmes à des ouvrières « réserves » stationnant dans le nid, ces dernières sollicitant à leur tour des ouvrières fourrageuses. Les ouvrières fourrageuses sortent du nid et vont chercher de la nourriture. À l'inverse, quand les larves sont rassasiées, les ouvrières fourrageuses ne

peuvent plus transférer leur provende vers les ouvrières « réserves », puisque ces dernières ont le jabot plein. La réaction en chaîne s'interrompt et les ouvrières fourrageuses restent au nid jusqu'à la prochaine demande des larves (Sorensen *et al.*, 1985). Les trophallaxies déterminent donc l'activité extérieure des fourmis, grâce à une division du travail au sein des ouvrières sur laquelle nous reviendrons longuement au chapitre 6.

Les relations trophiques entre les adultes et les larves ne sont pas à sens unique. Les larves sont capables d'offrir des liquides alimentaires à leurs ouvrières. Le Masne (1953) a noté que les larves d'*Hypoponera eduardi* rejettent spontanément par l'anus des gouttelettes qui sont enlevées par les ouvrières, puis déposées sur le sol où elles disparaissent par absorption. Il ne s'agit donc là que de simples *excreta* liquides et non des substances alimentaires. Il en va différemment pour les larves de divers *Leptothorax* ou *Myrmica*. Le même auteur remarque que les ouvrières caressent activement la région anale des larves, pour obtenir l'émission d'une gouttelette qu'elles absorbent avidement. Il est d'ailleurs facile avec un cheveu d'obtenir l'émission de telles gouttes par les larves d'une autre Myrmicinae, *Pheidole pallidula* (Passera, non publié).

Des sécrétions orales sont également émises par les larves de nombreuses espèces, après sollicitation des ouvrières. Chez *Myrmica rubra*, Ohly-Wüst (1977 in Hölldobler et Wilson, 1990) a montré qu'une seule régurgitation larvaire représente jusqu'à 28 p. 100 du poids de la larve. Cette salive larvaire, originaire d'énormes glandes labiales, contient des acides aminés,

des protéases, des carbohydrases et des lipases. En plus d'un rôle alimentaire, la salive larvaire est une source d'enzymes à disposition des ouvrières. Chez la fourmi de feu, la concentration de la salive larvaire en acides aminés est deux à trois fois plus riche que celle de l'hémolymphe (Sorensen *et al.*, 1983). Les sécrétions émises par les larves âgées, qu'elles soient d'origine labiale ou anale, sont indispensables au maintien de la vitellogenèse des reines de la fourmi du pharaon (Borgesen et Jensen, 1995).

La présence du dispositif anatomique — la valve — qui ferme sans effort le passage entre le jabot et l'estomac n'est pas universelle. La trophallaxie est absente de sous-familles ancestrales comme celle des *Priomyrmicinae* (Jaisson *et al.*, 1992). Chez les ponéromorphes, on ne la rencontre que très rarement, comme chez *Mesoponera caffraria* (Bonavita et Le Masne, 1970). Les fourmis de ces sous-familles présentent en plus une soudure au niveau du deuxième segment du gastre, qui limite la dilatation de l'abdomen et donc le remplissage du jabot (Peeters, 1997). C'est pourquoi, chez les *Hypoponera*, la trophallaxie est réduite à la transmission de quantités infimes d'aliments (Le Masne, 1952 *a* ; Hashimoto *et al.*, 1995). La trophallaxie prend alors une autre signification : celle de signal d'apaisement (voir chapitre 9). Même chez des fourmis appartenant à la sous-famille dérivée des *Myrmicinae*, la valve proventriculaire peut avoir disparu secondairement, interdisant du même coup la trophallaxie. C'est le cas des *Pogonomyrmex* américains, des *Messor* ou des fourmis champignonnistes *Attini* (Wilson et Eisner, 1957). Chez les granivores, chaque ouvrière est obligée de s'alimenter individuellement à partir des graines récoltées (voir chapitre 6). La trophallaxie n'évoluerait vers une fonction clairement trophique que lorsque l'anatomie du proventricule permet la rétention sans effort de liquides dans le jabot et que la morphologie abdominale autorise la dilatation de l'abdomen, comme chez les *Dolichoderinae*, les *Formicinae* ou les *Myrmicinae*.

La capacité à stocker des quantités plus ou moins importantes de liquides dans le jabot social a sans doute amené les représentants de ces sous-familles à adopter des méthodes de fourrage adaptées (Davidson *et al.*, 2004). Les formicines semblent à cet égard capables des meilleures performances. C'est une des raisons qui en font des fourrageuses le plus souvent à la recherche de sources éphémères, comme le sont les productions des nectaires extrafloraux abondants dans les forêts tropicales. De nombreuses espèces de *Camponotus* circulent sur le feuillage récoltant individuellement, de jour, la sécrétion de ces sources sucrées temporaires qu'il convient d'exploiter au plus vite avant leur tarissement ou l'arrivée de concurrents. À taille égale, les dolichodérines ont des capacités de stockage stomacal

moindres. Aussi les trouve-t-on le plus souvent fréquentant des sources sucrées de longue durée comme le miellat produit par les colonies de pucerons. L'exploitation des homoptères mobilise nuit et jour de nombreuses fourmis, ce qui protège efficacement les trophobiontes (voir chapitre 14). La forme et la fonction du proventricule sont donc des facteurs déterminants de la distribution des différents taxons de fourmis à travers les habitats (Davidson *et al.*, 2004).

Chez les ponéromorphes, la trophallaxie peut être remplacée par ce que Jaisson et Fresneau (1978 *a*) ont appelé une *pseudotrophallaxie*. Les ouvrières ramènent au nid des gouttes de liquides sucrés, qu'elles tiennent entre leurs mandibules (*figure 1.8*). L'espace intermandibulaire est fermé, par en dessous, par des soies arquées et l'extension du labium, le tout formant un « social bucket » ou « récipient social » selon l'expression d'Hölldobler (1985). La tension superficielle suffit à maintenir la goutte en place. *Platythyrea conradti* est une *Ponerinae* arboricole africaine, qui peut même se passer d'adaptations morphologiques pour se saisir du nectar. Après avoir récupéré une première goutte à l'aide de ses mandibules, elle effectue des « pompes » au-dessus de la source sucrée. À chaque flexion des pattes, elle touche la source avec le dessous de sa tête, ce qui suffit à la charger d'une goutte supplémentaire qui reste en place par la vertu de la seule tension superficielle (*figure 1.9*). Elle peut ainsi revenir vers son nid avec une énorme goutte qui s'étend jusqu'au premier segment thoracique. C'est cette adaptation qui permet sans doute à *P. conradti* d'être une des rares ponéromorphes arboricoles, puisque les sources de nectar sont évidemment plus nombreuses dans la végétation qu'au sol (Dejean et Suzzoni, 1997). Le récipient social a la même valeur que le jabot social, car les gouttes sucrées sont offertes aux compagnes de la société. L'offrande est accompagnée d'échanges antennaires intenses, comparables à ceux observés lors des trophallaxies des fourmis des sous-familles dérivées (Hölldobler, 1985).

Les larves appartenant aux sous-familles pratiquant la trophallaxie reçoivent exclusivement de l'aliment liquide régurgité pendant les premiers stades de leur développement (Le Masne, 1953). Plus tard l'alimentation devient mixte, surtout quand les espèces sont prédatrices, nécrophages ou granivores (Hölldobler et Wilson, 1990). Chez plusieurs *Myrmicinae*, les larves des *Myrmica*, *Aphaenogaster* ... ont un cou mobile qui leur permet de tourner la tête vers un fragment de proie, dont elles s'emparent pour le dévorer. D'autres larves sont immobiles, comme celles des *Leptothorax*. Leurs larves âgées consomment pourtant des fragments d'insectes, parfois aussi gros qu'elles, pourvu qu'ils aient été déposés à proximité de leurs mandibules (Le Masne, 1953). Il arrive même que les larves soient trans-



Figure 1.8 ■ *La pseudotrophallaxie*. De nombreuses espèces ponéromorphes ne peuvent pratiquer la trophallaxie, car le sphincter qui empêche la nourriture de passer du jabot social dans l'estomac ne peut rester fermé qu'au prix d'efforts musculaires coûteux en énergie. Certaines espèces, comme *Ectatomma tuberculatum*, pallient cette difficulté en pratiquant des pseudotrophallaxies. Elles ramènent au nid des gouttes de liquides sucrés, que la tension superficielle maintient entre les mandibules. Ces gouttes seront offertes aux congénères dans les mêmes conditions qu'une trophallaxie normale. © par J.P. Lachaud avec son autorisation.

portées sur la proie dont elles vont se nourrir (Buschinger, 1973). Chez les Formicinae, les larves de certaines espèces (*Plagiolepis*) s'alimentent exclusivement de régurgitations liquides (Le Masne, 1953 ; Passera, non publié). D'autres, comme les *Lasius* ou les *Formica*, consomment des aliments carnés en fin de vie larvaire, mais sans doute en moins grande quantité que les larves



Figure 1.9 ■ *Récolte du nectar*. Certaines fourmis ponéromorphes pratiquent des pseudotrophallaxies originales. *Platythyrea conradti* (Ponerinae) est une des rares ponéromorphes arboricoles. Ses ouvrières patrouillent sur les arbres, ici *Albizia zygia*, à la recherche des nectaires extrafloraux qui sécrètent des gouttes sucrées. L'ouvrière se positionne au-dessus de la goutte et, en effectuant des flexions répétées de ses pattes, amène le dessous de sa tête au contact de la goutte. La simple tension superficielle suffit pour qu'à chaque flexion, elle se charge d'un peu plus de liquide. La goutte récupérée devient volumineuse et s'étend jusqu'au premier segment thoracique. Elle sera offerte aux compagnes du nid. © par A. Dejean avec son autorisation. In Dejean A. et Suzzoni J.P., 1997. *Naturwissenschaften*, **84** : 76–79. © 1997 et autorisation de Springer-Verlag.

de Myrmicinae (Le Masne, 1953). Dans tous les cas, les ouvrières découpent les proies en petits fragments plus ou moins grands, le plus souvent non malaxés. Ils sont simplement léchés et reçoivent donc un peu de salive, avant d'être offerts aux larves les plus âgées.

L'alimentation solide est de mise chez les espèces incapables de pratiquer la trophallaxie, comme les ponéromorphes qui sont entomophages. Toutefois, les premiers stades larvaires sont souvent nourris avec des œufs, qu'ils soient embryonnés ou non (Wilson, 1971 *a* ; Passera, 1984 ; Hölldobler et Wilson, 1990 ; Fresneau, 1994). Chez l'Amblyoponinae *Amblyopone silvestrii*, les deux premiers stades larvaires sont nourris exclusivement avec des œufs embryonnés pondus par la reine. Leur appétit est tel, que jusqu'à 75 p. 100 de la production royale disparaît ainsi quand les larves sont nombreuses. Ce n'est qu'à partir du troisième stade qu'elles peuvent commencer à consommer des proies (Masuko, 2003 *a*).

3.2. Le filtre à particules et sa vidange

Si les larves sont pourvues de mandibules leur permettant, au moins chez certaines espèces, de déchiqueter et

de consommer des proies animales, il en va différemment pour les ouvrières. Comme on l'a vu, elles s'alimentent à partir de liquides distribués par trophallaxie. Le diamètre de leur œsophage est d'ailleurs très faible, de l'ordre de quelques dizaines de μm . Il ne permet donc pas le passage des particules alimentaires solides. Les fourmis sont contraintes de lécher la nourriture qu'elles trouvent lors de leurs sorties du nid. Les mandibules, qui sont parfois des armes remarquables pour capturer des proies, peuvent éventuellement les tronçonner en morceaux plus facilement transportables, mais elles ne sont pas adaptées à la mastication. Dans le cas de proies solides, ce sont leurs humeurs qui seront aspirées. Le rôle des mandibules est plus celui d'un outil de manutention pour transporter les larves, les matériaux de construction, voire celui de ciseaux pour découper végétaux et proies dont les sucs seront léchés.

Le tube digestif des ouvrières comporte des dispositifs anatomiques destinés à favoriser l'absorption d'éléments liquides et leur filtration. Le plus universel est formé par une *poche infrabuccale* (Janet, 1899). La cavité buccale occupée par une langue présente deux débouchés. Le premier, la poche infrabuccale, est en cul-de-sac. Le deuxième est le pharynx musculéux qui se comporte comme une pompe aspirante. Son accès est contrôlé par deux petites crêtes porteuses de soies très raides (Febvay et Kermarrec, 1981). La nourriture plus ou moins liquide, léchée par la langue, sera filtrée au niveau des soies et les particules solides iront s'accumuler dans la poche infrabuccale, alors que la partie liquide s'engagera dans le pharynx. De la sorte, le fonctionnement du gésier, dont on a vu le rôle dans la trophallaxie, ne risque pas d'être obturé par des particules solides. L'utilisation de micro-sphères de latex a permis de montrer que les ouvrières de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* arrêtent les particules d'un diamètre supérieur à $0,88 \mu\text{m}$ (Glancey *et al.*, 1981). D'autres espèces, comme *Camponotus americanus*, acceptent des particules allant jusqu'à $150 \mu\text{m}$ de diamètre. Dans tous les cas, les ouvrières sont amenées à vidanger périodiquement la poche infrabuccale, laissant sur le plancher de leur nid des pelotes de régurgitation bien visibles. La poche infrabuccale peut aussi être utilisée à d'autres fins. On verra que chez les fourmis champignonnistes, elle joue un rôle très particulier : la femelle fondatrice y stocke avant l'envol un fragment de champignon qui assurera le démarrage de la myciculture.

Un autre dispositif de filtration se rencontre plus loin dans le tube digestif, au niveau du gésier ou proventricule (Forel, 1878 ; Eisner, 1957). Il permet à des fourmis consommatrices de pollen de redistribuer cette nourriture à leurs congénères comme s'il s'agissait d'une nourriture liquide. Les *Cephalotes* du Brésil habitent le bois mort. Les ouvrières s'alimentent de façon

curieuse (Baroni Urbani et de Andrade, 1997) : elles récoltent le pollen que le vent dépose sur les feuilles. Les grains de pollen sont ingérés, puis stockés dans le jabot. Ils ne peuvent aller plus loin, car le proventricule qui fait suite est en partie fermé par un dispositif complexe dont l'élément principal est constitué par des poils très raides et très serrés. Revenue au nid, l'ouvrière régurgite les grains de pollen. Les compagnes et les larves peuvent alors mastiquer ces boulettes et en extraire un suc nourricier qui traversera sans entrave le filtre proventriculaire.

3.3. Le cannibalisme non destructif

Comme on l'a vu plus haut, la trophallaxie n'est pas un phénomène universel chez les fourmis. Elle est pratiquée avec beaucoup de difficultés par de nombreuses ponéromorphes, en raison de l'absence de valve entre le jabot et l'intestin moyen. Aussi, de nombreuses ponéromorphes préfèrent une alimentation carnée, qui ne pose pas de problèmes particuliers à l'alimentation des larves munies de mandibules fonctionnelles. La difficulté toutefois reste entière pour nourrir les reines qui n'acceptent qu'une nourriture liquide. Si ces fourmis ne pratiquent pas non plus la pseudotrophallaxie, la reine se trouve en grand péril. La seule source liquide à portée de ses mandibules est le contenu des larves, toujours turgescents et dodues. Le cannibalisme est une option choisie par de nombreuses espèces en cas de disette sévère, lorsque les ouvrières pourvoyeuses n'ont pu remplir leur jabot social. Les larves sont alors considérées comme un réservoir de nourriture. Mais cette possibilité ne peut être retenue quand, d'une manière récurrente, il n'y a aucune rentrée de nourriture liquide dans la colonie. La fourmi *Amblyopone silvestrii* utilise alors un cannibalisme adapté, non destructif. Cette espèce japonaise de 4 à 5 mm de long a des mœurs souterraines qui en font un animal particulièrement discret. En l'observant au laboratoire, Masuko (1986) a découvert le mode d'alimentation de la reine. Incapable de se nourrir de proies animales, elle est totalement dépendante de la présence de grosses larves parvenues au terme de leur croissance. La reine perce le tégument larvaire en le pinçant à l'aide de ses mandibules acérées. Elle choisit les endroits où la cuticule est la plus fine, entre deux segments abdominaux. La gouttelette d'hémolymphe, qui sourd au niveau de la blessure, est immédiatement absorbée par la reine. La blessure se referme rapidement par coagulation et bientôt il ne reste qu'une cicatrice brune à son emplacement. Sur un effectif contrôlé de 106 larves du dernier stade, 44 (soit 43 p. 100) sont porteuses d'une à plusieurs cicatrices, car la reine peut utiliser plusieurs fois la même larve. Ce cannibalisme maîtrisé n'empêche nullement les larves d'effectuer leur nymphose à l'abri de l'habituel cocon de soie et de donner naissance à de nouvelles ou-

vrières. Cette alimentation particulière a été retrouvée chez d'autres fourmis archaïques comme les *Procera-tium* (Masuko, 1986), les *Mystrium* (Wegener in Wheeler et Wheeler, 1988) ou encore les *Prionopelta* (Ito et Billen, 1998).

D'autres reines de fourmis se nourrissent aussi de l'hémolymph larvaire, mais la prise alimentaire est facilitée par l'apparition de dispositifs anatomiques particuliers. *Leptanilla japonica* est une minuscule fourmi d'à peine 1,2 mm formant des colonies souterraines de taille réduite, puisque la reine unique est accompagnée d'environ 120 ouvrières (Masuko, 1989). Elle présente des mœurs très comparables à celles des fourmis nomades d'Amérique ou d'Afrique. C'est une fourmi prédatrice ultra-spécialisée, car son régime alimentaire se limite aux géophiles, un mille-pattes de la classe des Chilopodes. Comme chez les fourmis nomades, son cycle est marqué par l'alternance de périodes consacrées à la ponte et de périodes dévolues à l'élevage des larves. Durant la période d'élevage du couvain, les ouvrières chassent activement les géophiles qui constituent un aliment permettant la croissance rapide des larves. Pendant ce temps, les reines ne pondent pas, leur abdomen reste amaigri et leurs besoins alimentaires sont sans doute réduits. Lorsque les larves ont atteint le dernier stade de leur développement, la colonie entre dans la phase d'oviposition. La reine rencontre alors de grands besoins alimentaires et l'hémolymph des grosses larves est la bienvenue, puisqu'elle ne s'alimente jamais sur des proies animales. La reine saisit une larve à l'aide de ses pattes antérieures et la manipule à la recherche d'une minuscule paire de fentes situées sur les côtés du 4^e segment abdominal. Ces fentes, d'à peine 10 µm de long, s'ouvrent au milieu d'une aire circulaire nue, frangée de petites soies raides et signalée par une autre soie beaucoup plus longue (figure 1.10). Ces fentes sont le débouché d'un canal interne, contourné en forme de S, qui s'ouvre directement dans la cavité interne de la larve (figure 1.11). Ce dispositif anatomique va fonctionner comme un « robinet à hémolymph », permettant à la reine de s'alimenter aussi souvent qu'elle le souhaite, sans causer la moindre blessure à la larve. Ainsi nourrie, la reine grossira très rapidement, son abdomen devenant distendu sous l'effet de l'activité intense des ovaires. En trois jours, elle pond une cinquantaine d'œufs, avant que la société entame une nouvelle période d'élevage. L'absence de trophallaxies buccales est ainsi palliée d'une manière particulièrement élégante.

3.4. Adaptations mandibulaires

Les mandibules sont parmi les organes ayant été les plus modifiés au cours de l'évolution. Quant elles ne

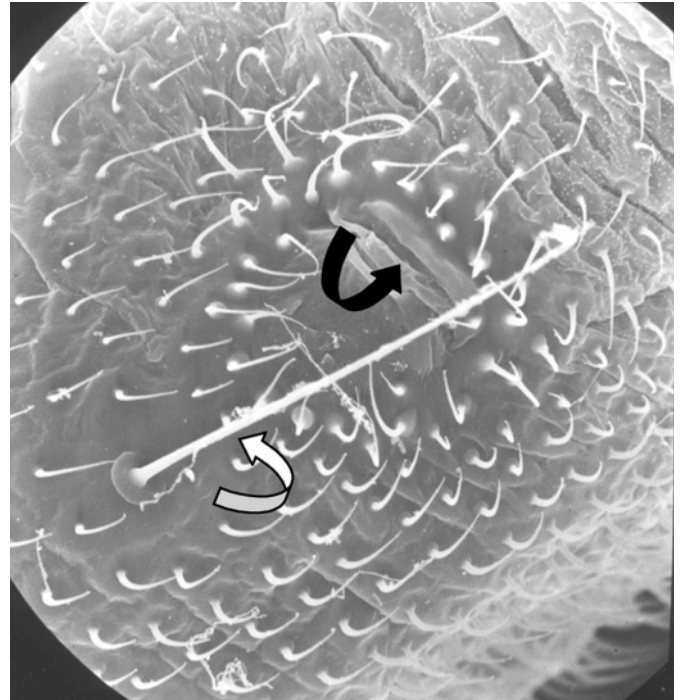


Figure 1.10 ■ Les larves « distributrices » d'hémolymph. Quelques espèces de fourmis ne pratiquent pas la trophallaxie. Les larves s'alimentent directement sur des proies fournies par les ouvrières. Les reines pour leur part ont trouvé une solution originale, comme ici chez la fourmi japonaise *Leptanilla japonica*. Les larves du dernier stade présentent une paire de fentes latérales situées sur la marge postérieure de leur quatrième segment abdominal. Chaque fente (flèche noire) se trouve au milieu d'une aire glabre, entourée de petites soies raides et surmontée d'une soie plus longue (flèche blanche). La reine vient s'abreuver à cette fente qui donne accès à l'hémolymph larvaire. © par K. Masuko avec son autorisation. In Masuko K., 1989. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24 : 127–132. © 1989 et autorisation de Springer-Verlag.

servent pas à transporter le couvain, les matériaux de construction ou diverses ressources alimentaires ramenées au nid, elles se transforment en une arme de combat, dont on verra l'efficacité chez les soldats chargés de défendre la société. Elles peuvent aussi subir des modifications en relation avec la capture et la manipulation des proies, en particulier quand ces dernières sont dangereuses.

3.4.1. Adaptations morphologiques

La ponéromorphe *Thaumatomyrmex contumax* est immédiatement identifiable à ses mandibules bizarres. Légèrement asymétriques, porteuses chacune de quatre ou cinq dents acérées, elles ressemblent vaguement à une fourche dont une dent serait plus longue que les autres (figure 1.12). Les sociétés de *T. contumax* sont parmi les moins peuplées de toutes les espèces de fourmis,

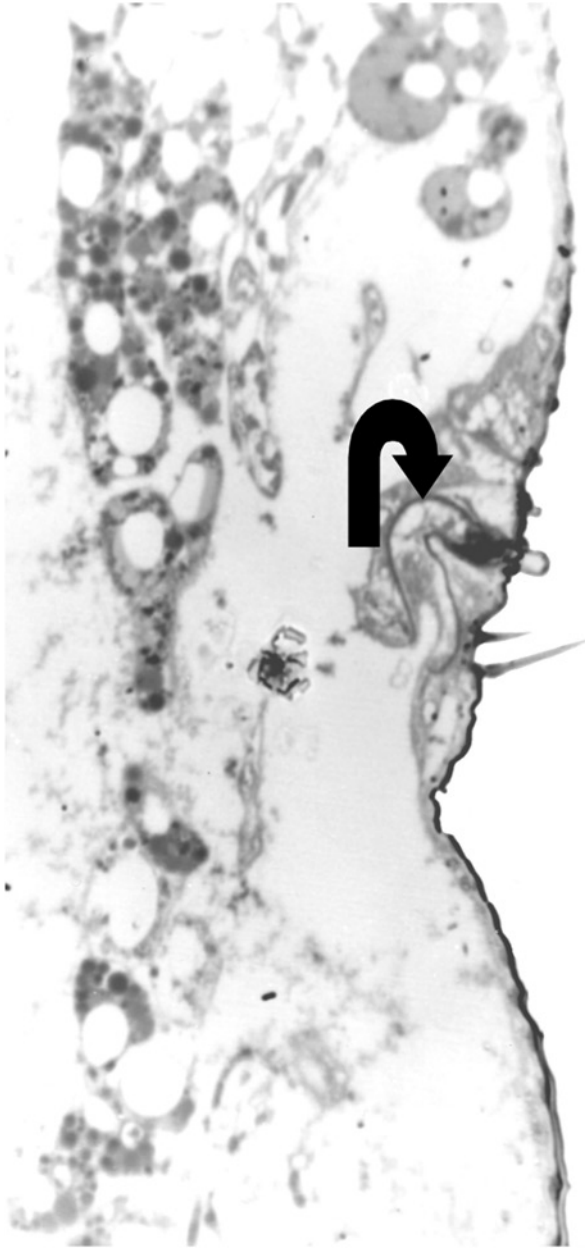


Figure 1.11 ■ *Le robinet larvaire à hémolymphe*. Ce cliché représente une coupe longitudinale au niveau du dernier segment d'une larve de *Leptanilla japonica*. Le tube contourné, marqué d'une flèche, sectionné selon sa longueur, débouche à l'extérieur par une ouverture de la cuticule. Il permet à l'hémolymphe de s'écouler par cette sorte de robinet, chaque fois que la reine vient s'alimenter. © par K. Masuko avec son autorisation. In Masuko K., 1989. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **24** : 127–132. © 1989 et autorisation de Springer-Verlag.

puisqu'elles ne possèdent au mieux que neuf individus, la moyenne s'établissant à trois (Jahyny *et al.*, 2002). Il s'agit d'une espèce sans reine, un caractère que nous examinerons au chapitre 10. Cette fourmi ne se nourrit que de myriapodes de la famille des Polyxenidae (Bran-

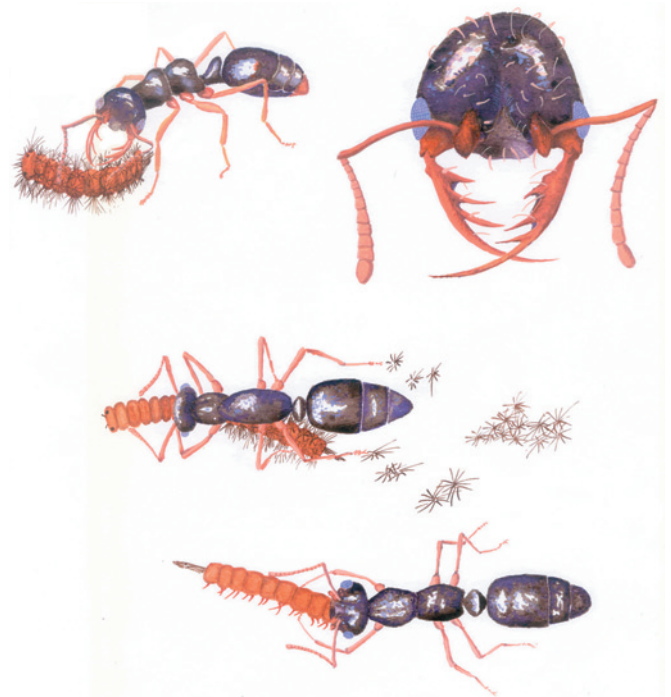


Figure 1.12 ■ *Préparation des proies par Thaumatomyrmex contumax*. Cette fourmi brésilienne ne se nourrit que de myriapodes de la famille des Polyxenidae. Ces mille-pattes sont protégés par un revêtement fait de soies imprégnées de substances toxiques. Après avoir été tué d'un coup d'aiguillon, le myriapode est manipulé avec précaution. Grâce à des mandibules porteuses de très longues dents, les ouvrières de *T. contumax* peuvent dénuder la proie, sans que les poils dangereux viennent à son contact. Ce n'est que lorsque le mille-pattes est complètement débarrassé de son revêtement pileux qu'il est consommé par la fourmi. Redessiné d'après Brandao C.R.F. *et al.*, 1991. *Insectes Soc.*, **38** : 335–344.

dao *et al.*, 1991). Ces mille-pattes possèdent, comme de nombreux autres diplopedes, des glandes répugnatoires métamérisées. Bien que n'ayant pas d'appareil permettant l'injection de leur poison, les diplopedes sécrètent des produits toxiques comme le camphre, l'acide cyanhydrique ou encore la quinone. Chez les Polyxenidae, les produits toxiques imprègnent des touffes de grosses soies creuses qui recouvrent le corps d'une sorte de fourrure. Cette spécialisation explique que, bien qu'ils soient abondants dans la litière des forêts néotropicales, les polyxénides semblent avoir peu de prédateurs. La fourmi mène sa chasse en solitaire, localisant sans doute le myriapode à son odeur. La proie n'est jamais saisie par le corps, mais toujours par une antenne ce qui évite tout contact avec les soies. Un coup d'aiguillon assure son immobilité définitive et permet le transport vers le nid. Le myriapode est déposé sur le sol, sa face ventrale maintenue vers le haut par les mandibules, de telle sorte que leurs dents tou-

chent à peine le tégument. Le revêtement pileux de la proie est alors soigneusement arraché par les pattes antérieures de la fourmi ; ces pattes portent des petits poils très raides, agissant comme une brosse. Pour faciliter la manœuvre, le myriapode toujours maintenu par les mandibules est déplacé vers l'avant et vers l'arrière en un aller-retour permanent (*figure 1.12*). La séance de « déshabillage » dure une vingtaine de minutes, à l'issue de laquelle la proie est totalement nue. De temps en temps, la fourmi procède à un auto-toiletage complet. Elle évite tout contact entre les poils et ses pièces buccales. Souvent, les touffes de soies sont transportées, toujours à l'aide des pattes antérieures, à l'extérieur du nid. Une fois « plumé », le myriapode, qui ne porte aucune blessure, peut être consommé. Les ouvrières commencent toujours par la tête, l'ingestion étant achevée en 30 minutes. La mise au point de cette technique très sophistiquée de neutralisation d'une proie dangereuse assure à la fourmi un approvisionnement aisé, car elle rencontre peu de concurrents.

La possibilité de « déshabiller » le mille-pattes est certainement due à la forme spéciale des mandibules. Elle est peut-être due aussi au fait que la proie des *Thaumatomyrmex* semble dépourvue d'une arme possédée par d'autres représentants des Polyxenidae. Chez *Polyxenus fasciculatus* par exemple, il existe deux bouquets de soies à l'extrémité du corps. Examinées au microscope électronique à balayage, ces soies montrent une série de barbelures sur toute leur longueur et elles se terminent par un crochet en forme de hameçon (Eisner *et al.*, 1996). Quand il est attaqué, ce mille-pattes balaie le corps de la fourmi avec ses pinceaux caudaux. Les soies se détachent et s'accrochent aux propres soies de la fourmi, qui se trouve empêtrée comme dans les mailles d'un filet. Ses efforts pour se nettoyer ne font qu'aggraver le mal, en distribuant ces poils sur tout son corps. Non seulement l'attaque cesse, mais l'ouvrière finit par mourir tant ses mouvements sont entravés. Quant au mille-pattes, il retrouve à nouveau des poils caudaux à la prochaine mue.

3.4.2. Adaptations physiologiques

De nombreuses espèces de fourmis sont prédatrices, détectant leurs proies à l'aide de leurs yeux ou de stimuli chimiques. La proie découverte et identifiée, encore faut-il la capturer. Les mandibules sont bien sûr une arme parfaitement adaptée à cette fonction, à condition d'être mises en mouvement avant que la proie ne s'enfuit. Dans le monde des fourmis comme dans celui des vertébrés, une véritable course aux armements entre prédateurs et proies s'est mise en place au cours de l'évolution : à chaque fois que la vitesse de fuite de la proie augmente, celle du prédateur doit augmenter d'un cran. La rapidité de fermeture des mandibules

est donc une condition essentielle au succès de la chasse. Plusieurs espèces de fourmis disposent d'un ensemble de caractéristiques sensorielles, musculaires et nerveuses qui leur permettent un taux de captures élevé.

Les *Odontomachus* sont des Ponerinae largement répandues dans les milieux tropicaux. Les ouvrières de grande taille mesurent un à deux cm et sont des prédateurs efficaces, par exemple de termites (Dejean et Bashingwa, 1985). Lorsqu'elles sont en chasse, les ouvrières avancent, leurs robustes mandibules largement ouvertes à 180°. Quand elles se referment sur une proie, les dents acérées transpercent la victime. Si le termite s'agite encore, il est achevé d'un coup d'aiguillon. Quels sont les mécanismes morphologiques, sensoriels et nerveux qui sont mis en jeu au cours de la capture ? Pour analyser le comportement des fourmis pendant une séquence de chasse, Gronenberg *et al.* (1993) ont réalisé des enregistrements vidéo à l'aide d'une caméra à haute fréquence, à raison de 400 images par seconde. Un examen attentif des mandibules révèle la présence sur la marge interne de chacune d'elles de deux soies tactiles longues de plus d'un millimètre (*figure 1.13*). Lorsque l'une de ces soies vient à toucher une proie, les mandibules se referment à une vitesse foudroyante, comme les mâchoires d'un piège. En un temps variant de 0,33 à une milliseconde, la capture est achevée. Ce réflexe est peut-être le plus rapide que l'on connaisse dans le monde animal. Chaque soie sensorielle est une sensille mécanoréceptrice. Elle est en relation avec des cellules sensorielles qui envoient des fibres nerveuses le long du nerf mandibulaire et pénètrent dans le ganglion sous-œsophagien, où se trouvent les quatre neurones sensoriels correspondants (Gronenberg, 1995 *a* et *b*). Ces neurones sensoriels ont une taille anormalement grande et ils émettent une énorme arborisation dendritique qui vient au contact des terminaisons nerveuses de quatre neurones moteurs, eux aussi géants. Neurones moteurs et neurones sensoriels sont en contact étroit, ce qui laisse supposer l'existence d'une connexion monosynaptique dont on sait qu'elle est à l'origine des arcs réflexes les plus rapides. La vitesse de la transmission de l'information tient aussi au diamètre imposant (15 à 20 μm) des axones sensoriels.

La suite du travail d'investigation demande d'examiner en détail l'anatomie des mandibules et leur musculature (Gronenberg *et al.*, 1997). Leur articulation avec la capsule céphalique se fait au moyen de condyles et de fossettes, le tout évoquant un engrenage. Le mouvement est assuré par le jeu de trois muscles. On trouve ainsi un énorme muscle adducteur commandant la fermeture. Il occupe à lui seul près de la moitié du volume de la capsule céphalique. Un muscle abducteur, de

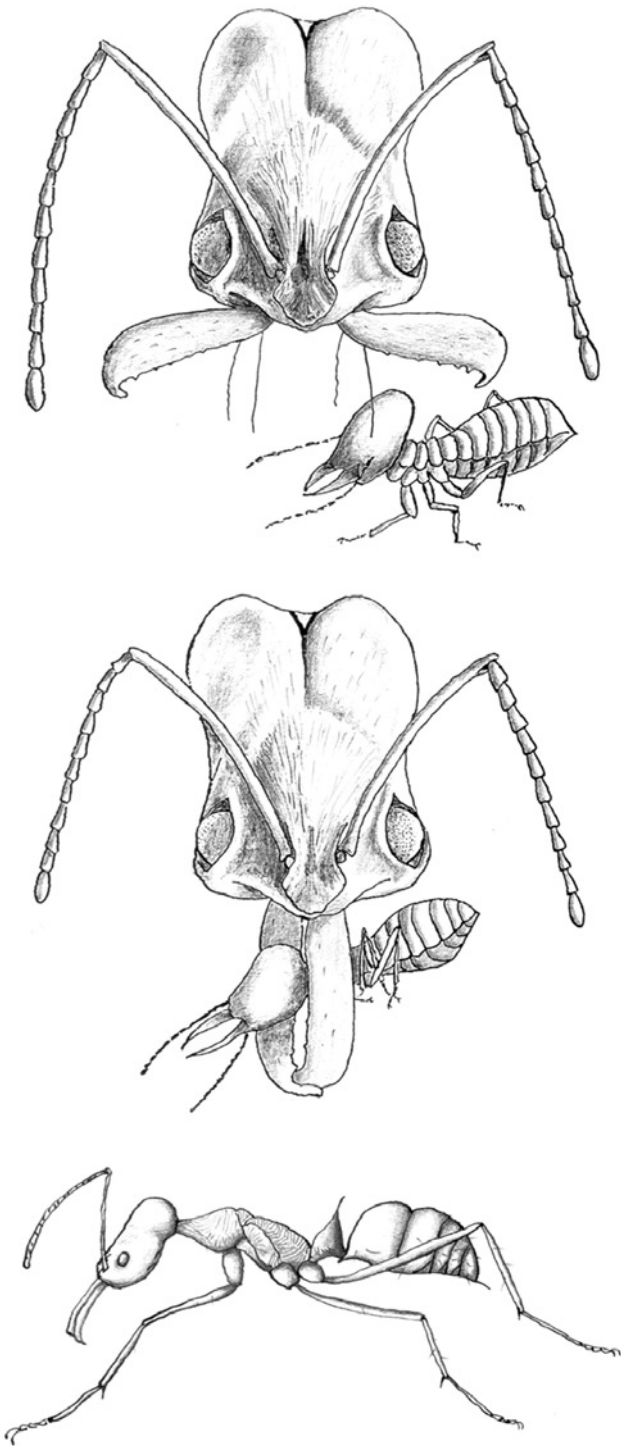


Figure 1.13 ■ Capture d'une proie par une ouvrière d'*Odontomachus* sp. Ces fourmis tropicales chassent en maintenant leurs mandibules grandes ouvertes. Lorsque l'une des quatre soies tactiles qui sont implantées à la base des mandibules vient à frôler une proie, les mandibules se referment en un tiers de milliseconde. La proie, ici un soldat de termite, a bien peu de chances d'échapper à ce phénomène réflexe, qui est le plus rapide que l'on connaisse dans le monde animal. Redessiné d'après Gronenberg W. et al., 1993. *Science*, 262 : 561-563.

taille plus modeste, est chargé de l'ouverture des mandibules. Enfin, un troisième muscle, le plus petit, est qualifié de muscle déclencheur. C'est lui qui est relié aux neurones moteurs géants. Le travail des muscles est analysé par l'expérimentateur, grâce à l'enregistrement des potentiels d'action électriques qu'ils émettent lors de leur contraction. Lorsque l'ouvrière patrouille, elle ouvre ses mandibules. Ce mouvement résulte de l'action du muscle abducteur. Quand l'ouverture maximale est atteinte, l'articulation de la mandibule avec la capsule céphalique est telle, qu'une sorte de cale chitineuse se met en place, maintenant les mandibules béantes, sans intervention musculaire, les trois muscles restant ainsi au repos. Si au cours de son déplacement, l'ouvrière en chasse détecte une proie potentielle, en la touchant par exemple avec ses antennes, elle va armer son piège mandibulaire. Le muscle adducteur de fermeture se contracte, mais les mandibules restent verrouillées en position ouverte. La contraction du muscle adducteur est banale, lente, le muscle étant classique. L'énergie mécanique générée par la lente contraction du muscle adducteur est stockée dans les éléments cuticulaires et dans le muscle lui-même. On est alors dans la situation d'un piège à loup dont les mâchoires sont ouvertes et le ressort bandé. Lorsqu'une sensille vient à toucher la proie, l'information parvient à une vitesse record aux neurones sensoriels et moteurs, ces derniers ordonnant la contraction du petit muscle déclencheur. En se contractant, ce muscle tire sur l'élément chitineux qui maintenait les mandibules en position ouverte. Débloquées, les mandibules qui bénéficient de l'énergie stockée dans le muscle de fermeture se rabattent violemment sur la proie. Le choc est tellement fort qu'il risquerait d'endommager les mandibules si, manquant la proie, elles se fermaient l'une contre l'autre. L'enregistrement cinématographique permet de constater que dans ce cas, les mandibules ralentissent leur mouvement avant de se heurter. La cause de ce dernier mécanisme est encore inconnue.

L'existence de mandibules-piège se retrouve chez diverses sous-familles de fourmis, montrant qu'il y a eu une évolution indépendante d'un mécanisme original et performant. Elle se rencontre chez les Ponerinae avec les *Odontomachus*, comme on vient de le voir, mais aussi chez les Formicinae avec le genre *Myrmoteras* et chez les Myrmicinae au sein de la tribu des Dacetini. Dans ce dernier taxon, deux genres sont concernés : *Daceton* et *Strumigenys*. Ce sont des petites fourmis fréquentes en milieu tropical. Si les *Daceton* possèdent des yeux volumineux, les *Strumigenys* sont presque aveugles. Ceci n'empêche pas ces fourmis de capturer des collemboles, qui constituent leurs proies exclusives (Dejean, 1986). Ces fourmis qui ne dépassent pas 1,5 mm se déplacent lentement sur leur territoire de chasse,

les antennes pointées vers l'avant. Leurs mandibules sont fermées. La détection intervient quand un collembole se trouve à moins de 3 mm. La fourmi « arme » alors ses mandibules en les ouvrant à 180° et achève sa marche d'approche, jusqu'à ce que ses antennes viennent au contact du collembole, la palpation confirmant l'identification de la proie. Le piège mandibulaire se referme alors violemment sur la proie, qui peut être achevée d'un coup d'aiguillon. Le claquement des mandibules, sans être aussi rapide que chez les *Odontomachus*, ne prend que 2,5 millisecondes (Gronenberg, 1996).

Le mécanisme qui préside à la fermeture des mandibules est semblable, dans ses grandes lignes, à ce que nous avons vu chez les *Odontomachus*. En particulier, on retrouve chez les Dacetini les mêmes commandes nerveuses avec des neurones sensoriels et moteurs géants. Les différences concernent l'implantation des sensilles qui sont portées par le labre et non par les mandibules. Comme chez les *Odontomachus*, leur contact avec la proie détermine la fermeture des mandibules. Une autre différence concerne le dispositif de blocage des mandibules en position ouverte. Ici, c'est le labre qui fait office de verrou, maintenant le piège ouvert, même quand le muscle de fermeture se contracte pour armer le dispositif (Gronenberg, 1996).

Des mouvements mandibulaires extrêmement rapides, impliquant des dispositifs nerveux et anatomiques comparables à ceux que l'on vient d'évoquer, peuvent se rencontrer au cours de comportements qui ne concernent pas la capture. C'est le cas chez les fourmis du genre *Myrmiomys* (Gronenberg *et al.*, 1998). Elles appartiennent à la sous-famille des Amblyoponinae et recherchent leurs proies dans la litière des forêts de Madagascar. Elles sont quasiment aveugles et doivent donc localiser leurs proies potentielles en utilisant des signaux chimiques ou mécaniques. On ignore à peu près tout des modalités de la capture, qui doit bien sûr impliquer l'usage des mandibules, mais ce qui nous intéresse ici c'est leur utilisation dans le comportement défensif (*figure 1.14*). Ces mandibules sont allongées et leur extrémité est élargie en forme de cuiller porteuse d'une bosse. Lorsque les ouvrières patrouillent à l'entrée de leur nid, les mandibules sont fermées, les deux bosses venant en contact. C'est la position de repos qui ne demande aucune tension musculaire. On peut simuler l'arrivée d'un ennemi, en approchant une épingle de la patrouilleuse. L'ouvrière arme alors son outil mandibulaire en le mettant sous tension musculaire : les deux mandibules se rapprochent un peu plus, si bien que la bosse d'une mandibule chevauche celle de l'autre, formant un équilibre instable. Dès que l'antenne touche ce qui peut être un intrus, la tension augmente d'un cran, ce qui a pour effet de rompre

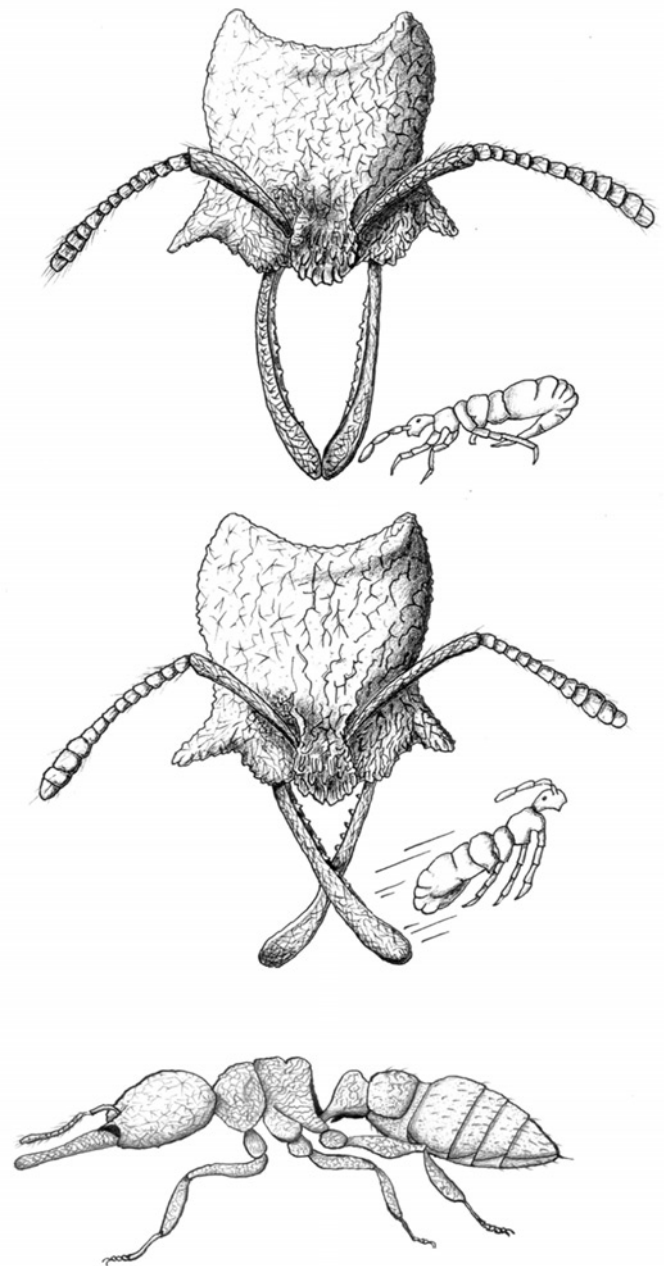


Figure 1.14 ■ *Mouvements mandibulaires et défense.* Outre la capture des proies, les mandibules peuvent servir à éloigner des insectes indésirables. Les *Myrmiomys* sont des Amblyoponinae quasiment aveugles de la faune de Madagascar. En position de repos, les extrémités émoussées de leurs mandibules viennent au contact l'une de l'autre, mais elles sont en équilibre instable car elles se chevauchent légèrement. Si l'animal veut balayer un intrus, il croise violemment les mandibules si bien que c'est la face interne de l'une d'elles qui projette l'insecte à bonne distance. Le mouvement ne demande que 0,5 milliseconde. Redessiné d'après Gronenberg W. *et al.*, 1998. *J. Insect Physiol.*, **44** : 241–253.

l'équilibre et une mandibule passe au-dessus de l'autre. C'est au cours du croisement des mandibules que le bord interne de l'une d'elles heurte alors avec violence l'intrus qui est projeté à une dizaine de centimètres. Comme chez les *Odontomachus*, le mouvement s'effectue à grande vitesse puisque le claquement mandibulaire ne requiert que 0,5 milliseconde.

3.5. Le saut

On connaît d'assez nombreux cas de fourmis « sauteuses », comme les *Odontomachus*. Ces fourmis possèdent de longues mandibules qui, nous venons de le voir, se referment violemment sur les proies. Si elles se referment sur un élément dur, le choc projette la fourmi à plusieurs centimètres. Le bruit qu'elles font à cette occasion leur a valu le surnom de « tic-ants » dans l'Afrique anglophone.

Gigantiops destructor vit dans les forêts néotropicales. Alors que le nombre moyen d'ommatidies par œil chez les fourmis est de l'ordre de 750 (figure 1.2), on en compte une moyenne de 4 137 chez *G. destructor*. Les yeux de cette espèce sont les plus gros que l'on puisse rencontrer chez les ouvrières ce qui la place en tête de toutes les fourmis « visuelles ». Les lobes optiques de son cerveau sont d'ailleurs énormes, puisqu'ils en occupent le tiers, alors que ceux de *Myrmica rogeri*, une espèce quasi-aveugle avec ses 15 ommatidies, ne repré-

sentent que 0,004 p. 100 de la masse cérébrale (Gronenberg et Hölldobler, 1999). *G. destructor* est donc un chasseur performant, qui peut effectuer des bonds de 30 cm, même avec un termitier entre ses mandibules (Beugnon *et al.*, 2001). Il saute à la manière banale des puces, grâce au dépliement de ses tibias postérieurs très allongés. Les pattes antérieures s'étirent vers l'avant pendant le saut, grâce à l'extension de l'articulation tibio-fémorale (Tautz *et al.*, 1994). Il existe d'autres exemples de fourmis sauteuses, comme *Polyrhachis laboriosa*, sans que la fonction s'accompagne de modifications anatomiques ou physiologiques particulières (Mercier et Lenoir, 1999 *a*). Le saut est utilisé ici uniquement pour accéder à un nouveau territoire et non pour capturer des proies.

Les bonds effectués par la fourmi indienne *Harpegnathos saltator* ont une autre origine (Baroni Urbani *et al.*, 1994). À l'efficacité d'une circulation extrêmement rapide de l'information nerveuse, elle joint une synchronisation remarquable entre divers muscles. Les ouvrières de cette grande espèce possèdent déjà deux particularités anatomiques adaptées à la prédation. Comme les *Odontomachus*, les *Myrmica* ou les *Daceton*, elles possèdent une paire de mandibules très longues en forme de pinces, munies de sensilles sensorielles sur le bord interne (figure 1.15). Ces mandibules se referment brusquement quand les sensilles heurtent la proie. Ces fourmis possèdent aussi, latéralement, des



Figure 1.15 ■ Une fourmi sauteuse. *Harpegnathos saltator* est une fourmi du sous-continent indien, parfaitement armée pour la chasse grâce à des yeux volumineux, un aiguillon venimeux efficace et de longues mandibules qui lui permettent de saisir les proies. La capture est facilitée par son aptitude à sauter. © par C. Baroni Urbani avec son autorisation.

yeux proéminents pourvus de 1 600 ommatidies, ce qui en fait une excellente espèce « visuelle ». Ces yeux sont judicieusement situés, la vision binoculaire étant centrée symétriquement au niveau des mandibules. Pour augmenter ses chances de succès dans la capture des proies, la fourmi indienne a ajouté à sa panoplie de prédatrice un comportement particulier : le saut. Elle possède des pattes banales, pourvues de fémurs ordinaires. Par contre, elle est le seul insecte connu à utiliser pour sauter non pas deux pattes comme les puces ou les sauterelles, mais quatre. C'est en effet en mobilisant les pattes médianes et postérieures que la fourmi bondit (Baroni Urbani *et al.*, 1994). L'enregistrement cinématographique à 1 000 images par seconde permet de décomposer le mouvement en quatre parties (*figure 1.16*). Au cours d'une phase préparatoire au saut, la fourmi abaisse l'arrière de son abdomen et soulève l'avant du corps, de telle sorte qu'il fasse environ un angle de 14° avec le substrat. À la différence des autres insectes sauteurs, ni les pattes postérieures, ni les pattes médianes ne sont totalement fléchies avant le saut. Cette phase préparatoire dure environ 4 millisecondes. Le décollage dure au plus une milliseconde. L'articulation tibio-fémorale des quatre pattes s'ouvre totalement, alignant le tibia dans le prolongement du fémur, ce qui a pour effet de projeter l'animal vers l'avant selon un angle variant de 21 à 42° , les pattes responsables du saut s'allongeant vers l'arrière. Au cours de la phase trois, qui est le vol proprement dit, la fourmi ramène les pattes postérieures et médianes vers l'avant du corps. Ce mouvement va déplacer le centre de gravité du corps de l'arrière vers l'avant, préparant l'atterrissage. La phase de vol dure environ 40 millisecondes. L'atterrissage est marqué par l'allongement des pattes antérieures vers l'avant pour préparer la réception au sol, qui n'est pas toujours parfaite, l'animal touchant parfois le substrat en premier avec son aiguillon. Cette éventualité est la marque d'un manque de maîtrise de

l'équilibre du corps lors de la phase du vol. Les paramètres quantitatifs ne sont pas exceptionnels. Le saut dure au total environ 88 millisecondes, pour une vitesse maximale de 70 cm par seconde. Les meilleurs sauts épousent une parabole qui atteint deux cm de haut pour 20 cm de long.

La physiologie du saut est plus surprenante. Baroni Urbani et ses collaborateurs (1994) ont pu réaliser des enregistrements électrophysiologiques, en implantant de fins fils de cuivre de $25 \mu\text{m}$ de diamètre dans les pattes médianes et postérieures. L'animal est fixé sur le dos, sur un support, afin que les pattes puissent se mouvoir librement. Pour induire un saut fictif, il suffit d'illuminer brutalement l'animal. Les fils reliés à un oscilloscope enregistrent l'activité électrique dans les muscles et les nerfs impliqués lors du saut. Les enregistrements concernent soit les deux pattes médianes et postérieures situées d'un même côté, soit les deux pattes médianes et postérieures situées sur les côtés opposés. Dans tous les cas, les potentiels d'action enregistrés sur les muscles et sur les nerfs montrent une remarquable synchronisation des quatre pattes : les salves des potentiels d'action se superposent parfaitement. C'est là l'origine du succès du saut des *Harpegnathos* : les quatre pattes se détendent exactement au même moment.

Le saut est utilisé pour capturer aussi bien de menus insectes s'enfuyant à la course comme des petites blattes, que des insectes en plein vol comme des mouches (Muthak Ali *et al.*, 1992). Le succès de la capture dépend étroitement de la distance. Pour des proies éloignées de 3 ou 4 cm, le succès dépasse 80 p. 100. Pour des distances plus longues, de l'ordre d'une dizaine de centimètres, moins de 10 p. 100 des tentatives sont positives. Les *Harpegnathos* sautent aussi dans d'autres circonstances. C'est d'abord un moyen très sûr d'échapper à un

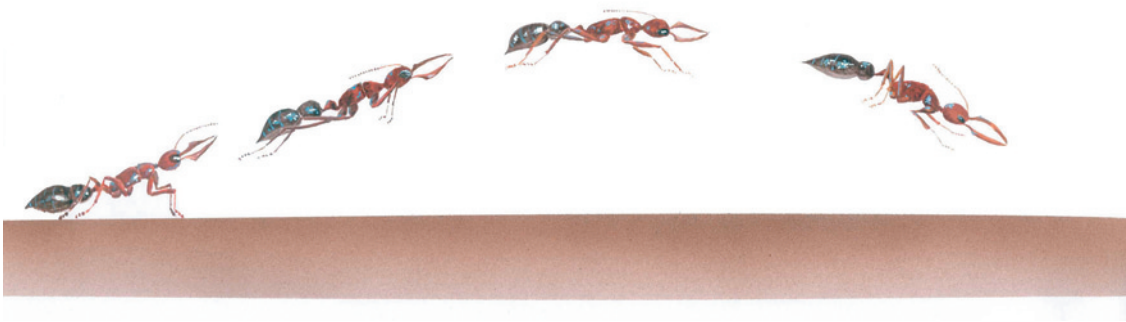


Figure 1.16 ■ Les séquences du saut de la fourmi indienne. Grâce à des enregistrements cinématographiques, le saut d'*Harpegnathos saltator* qui atteint une longueur de 20 cm peut être décomposé en quatre phases. Il est dû à la détente parfaitement synchronisée des pattes postérieures et médianes. Les pattes antérieures sont utilisées pour amortir l'atterrissage. Redessiné d'après Baroni Urbani C. *et al.*, 1994. *Experientia*, **50** : 63–71 et Tautz J. *et al.*, 1994. *Zoology*, **98** : 1–6.

prédateur. C'est dans ces circonstances que les sauts atteignent une longueur maximale de 20 cm. Un autre comportement que l'on peut qualifier de saut groupé se rencontre plus rarement. Il est marqué par des sauts répétitifs dans toutes les directions, pendant plusieurs minutes, sans que l'on puisse clairement en identifier les causes. Peut-être ont-ils pour objectif d'affoler de minuscules proies cachées dans la litière du sol, afin de les faire sortir de leur cachette ? Ou peut-être s'agit-il d'échapper à des parasites (mouches phorides) qui pondent en vol un œuf sur le corps de la fourmi.

3.6. Perception acoustique

Les fourmis sont dépourvues d'organes tympaniques capables d'être ébranlés par les vibrations transmises par l'air. Les seuls mécanorécepteurs que possèdent les fourmis sont portés par l'organe de Johnston, situé à la base des antennes, entre le scape et le funicule. Or, pour faire vibrer le funicule de l'antenne et donc stimuler les mécanorécepteurs, il faut un son d'une intensité de 100 décibels émis à moins d'un cm de distance. Aucune fourmi n'est capable d'émettre un tel son. Les vibrations qu'elle est susceptible de fournir en stridulant avec l'organe décrit plus loin ne dépassent pas deux décibels. Est-ce à dire que les fourmis sont sourdes ? Oui, si nous nous plaçons dans le contexte physiologique qui est le nôtre, c'est-à-dire la stimulation de cellules neurosensorielles par des vibrations véhiculées par l'air. Non, si l'énergie qui émane de la vibration est envoyée vers le substrat : les ébranlements du sol sont parfaitement perçus par les fourmis (Roces et Tautz, 2001).

L'existence d'un organe stridulatoire chez la plupart des myrmicines et la moitié des ponéromorphes est connue depuis longtemps (Janet, 1894 ; Markl, 1973). Le post-pétiole porte en position dorsale une crête de frottement ou grattoir. Ce grattoir vient frotter sur une plaque stridulatoire, située sur la partie médio-dorsale antérieure de l'abdomen (figure 1.17). La plaque stridulatoire se présente sous la forme d'une surface bombée marquée par des stries parallèles (figure 1.18). Chez la fourmi champignoniste *Atta cephalotes*, on compte ainsi de 78 à 104 stries, espacées de 2 à 3 µm. Le gastre s'élève et s'abaisse, déterminant le passage du grattoir sur les stries de la plaque stridulatoire. Les deux mouvements sont très rapides, durant respectivement 61 et 75 ms chez *Myrmica laevinodis* (Le Roux, 1976). Chez les fourmis champignonistes, les fréquences d'émission varient de 20 à 60 kHz, souvent bien au-dessus de la limite de l'audible pour une oreille humaine (20 kHz). Chez d'autres fourmis, la hauteur des émissions est différente. Elle est de 0,5 à 5 kHz chez des *Myrmica*, de 84 kHz chez un *Pachycondyla* (De Carli *et al.*, 1996) et varie de 41 à 98 kHz chez des *Messor* (Grasso *et al.*, 2000 a).

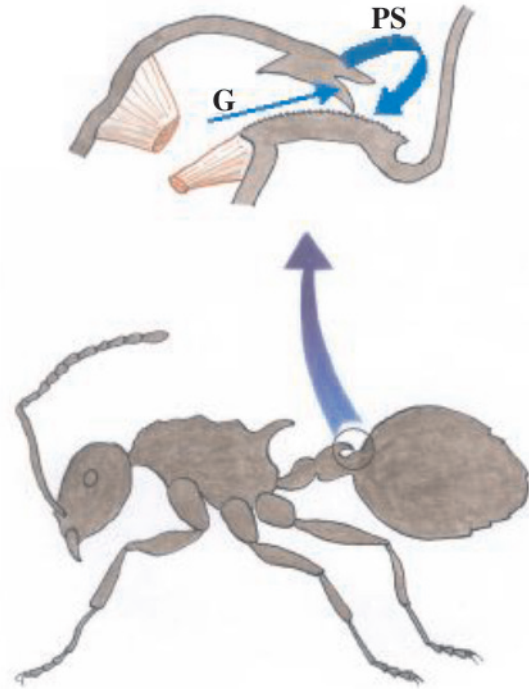


Figure 1.17 ■ L'appareil stridulatoire des fourmis. Le post-pétiole de la plupart des myrmicines, comme celui de cette ouvrière de la fourmi champignoniste *Atta cephalotes*, porte un grattoir (G). Quand l'ouvrière redresse son gastre, cette crête de frottement vient au contact d'une plaque stridulatoire (PS) située sur la partie dorsale du premier segment abdominal. La plaque stridulatoire porte une série de stries très fines. Redessiné d'après Markl H., 1968. *Z. vergl. Physiol.*, **60** : 103–150.

De quelle utilité peuvent être ces émissions sonores ? Tout d'abord elles peuvent constituer un signal de détresse. Les ouvrières de plusieurs espèces de *Messor* privées de leurs mouvements font vibrer leur abdomen. Ces mêmes ouvrières strident quand elles sont attaquées par des ouvrières étrangères (Grasso *et al.*, 2000 a). Des ouvrières d'*Atta cephalotes* ensevelies par un éboulement de leur nid strident afin que les congénères alertés par les ébranlements du substrat viennent les libérer (Markl, 1983). Les stridulations sont aussi impliquées dans le recrutement alimentaire. Les ouvrières de la fourmi moissonneuse *Messor capitatus* qui viennent de trouver des graines font vibrer leur abdomen. Baroni Urbani *et al.* (1988) ont comparé l'efficacité du recrutement dans deux arènes distantes de 70 cm de leur nid. Le sol de la première est constitué d'une plaque métallique, un excellent conducteur des vibrations. Celui de la seconde est formé de laine de roche, un matériau bien connu pour ses qualités d'isolant acoustique. Si le nombre de fourmis recrutées est semblable dans les deux situations, leur mobilisation est beaucoup plus rapide quand les vibrations acousti-

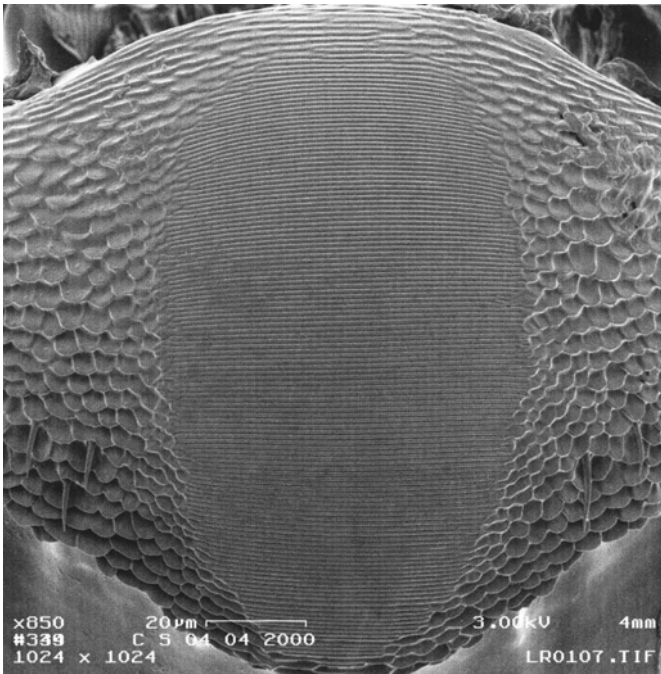


Figure 1.18 ■ La plaque stridulatoire. Photographie en microscopie électronique de la plaque stridulatoire d'une ouvrière de *Crematogaster*. On distingue environ 120 stries séparées les unes des autres de quelques μm . © par G. et A. Le Roux avec leur autorisation.

ques parviennent jusqu'au nid. Si l'on empêche les vibrations en coulant de la cire sur la plaque stridulatoire, le recrutement n'est pas interrompu mais il est différé de 5 à 10 minutes. Les stridulations conduites par le sol ne sont pas indispensables au recrutement de congénères, mais le favorisent en l'accéléralant. Le gain de temps peut procurer un avantage considérable dans le cadre de la compétition intraspécifique, en permettant à la colonie de monopoliser rapidement une nouvelle source alimentaire.

Le rôle joué par la communication acoustique peut se révéler fort complexe. C'est le cas chez les fourmis champignonnistes. Les ouvrières ramènent vers leur nid des fragments de feuilles destinés à la culture de leur champignon (cf. chapitre 6). Elles suivent une piste chimique qui permet d'atteindre facilement le lieu de la récolte, mais parvenues au bon arbre, les ouvrières ont des choix délicats à effectuer. Une observation attentive permet de voir que certaines feuilles sont totalement découpées, alors que d'autres sont ignorées. Peut-être certaines feuilles sont-elles plus goûteuses que d'autres ? C'est l'hypothèse faite par Roces et Hölldobler (Roces *et al.*, 1993 ; Hölldobler et Roces, 2001). Dans ces conditions, à l'information à longue distance fournie par la piste chimique, doit se substituer une information à courte distance, beaucoup plus souple et

rapide. Il faut donc changer de canal sensoriel de communication. La communication acoustique se prête bien à une information de proximité. Les auteurs ont offert à des ouvrières d'*Atta cephalotes* des feuilles de laurier, les unes jeunes et tendres, les autres vieilles et coriaces. Les deux types de feuilles peuvent être ou non trempées dans un sirop de sucre. Alors que seulement 40 p. 100 des ouvrières découpant une feuille coriace font vibrer leur abdomen, ce pourcentage atteint 70 p. 100 si la feuille est plus mince et plus tendre. Si les feuilles, qu'elles soient minces ou épaisses, sont enrobées de sucre, ce sont 100 p. 100 des ouvrières qui strident. On peut d'ailleurs enregistrer les vibrations transmises à la feuille par la stridulation de l'abdomen, en utilisant un vibromètre à effet Doppler. Ce sont les vibrations transmises par les mandibules engagées dans la découpe qui sont les plus efficaces, et non celles transmises au support par les pattes (figure 1.19). La stridulation semble bien informer les congénères de la qualité du feuillage. Attire-t-elle les congénères ? Le dispositif expérimental suivant permet de le vérifier (figure 1.19). Les membranes de deux haut-parleurs sont reliées par des baguettes à deux rameaux portant des feuilles de laurier. On peut diffuser à volonté les enregistrements de stridulations par l'un ou l'autre des haut-parleurs. Le résultat est sans ambiguïté. Les fourmis ne viennent que sur la tige reliée à un haut-parleur en fonction et ignorent le rameau connecté à un haut-parleur silencieux. Les stridulations émises par une ouvrière, transmises au support, alertent les congénères et les déterminent à rejoindre la source des vibrations pour découper les meilleures feuilles. La stridulation est bien un outil de communication à courte distance, qui vient compléter la communication chimique utilisée plutôt sur de longues distances. La récolte des feuilles par les ouvrières des fourmis champignonnistes illustre parfaitement l'utilisation simultanée de plusieurs canaux de communication, une constante chez les fourmis (Hölldobler, 1999).

La stridulation des ouvrières d'*Atta* occupées à découper les feuilles a une autre conséquence, totalement inattendue (Tautz *et al.*, 1995). Comme on vient de le voir, les ouvrières préfèrent découper des feuilles minces et tendres. C'est alors qu'elles font vibrer leur abdomen. Contrairement à ce que l'on pourrait penser, les ouvrières n'utilisent pas leurs mandibules en les croisant comme le font les lames d'une paire de ciseaux. Une seule mandibule est engagée dans le processus de découpage et elle reste presque immobile (figures 1.21 et 1.22). L'autre mandibule, mobile, s'ouvre largement et sa pointe vient s'ancrer dans le tissu foliaire. La tête effectue une légère rotation dans un plan vertical, ce qui permet à la mandibule coupeuse de décrire un angle qui l'amène de 70° à 90° par rapport à la surface de la feuille. C'est au cours de cet arc

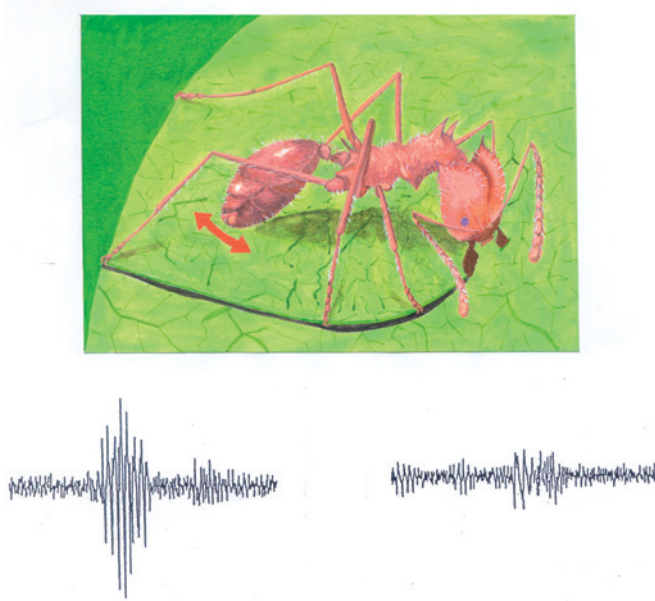


Figure 1.19 ■ Stridulation d'une ouvrière de la champignon-niste *Atta cephalotes* pendant le découpage d'une feuille. L'ouvrière agrippée par ses pattes à une feuille, en découpe un fragment avec ses mandibules. En même temps, elle fait vibrer son abdomen en le relevant et l'abaissant vivement selon le mouvement indiqué par la flèche. Ces vibrations sont transmises au support végétal, comme le montrent les enregistrements des mouvements de la feuille réalisés par un vibromètre à effet Doppler, placé à 20 mm de la morsure. Les vibrations sont essentiellement transmises au végétal par les mandibules pendant la morsure (enregistrement de gauche). Les vibrations transmises par les pattes, alors que les mandibules ne touchent pas la feuille, sont bien plus faibles (enregistrement de droite). Ces vibrations transmises par le support alertent les congénères et les incitent à récolter le même végétal. Il s'agit d'une communication à courte distance. Redessiné d'après Roces F. *et al.*, 1993. *Naturwissenschaften*, **80** : 521–524.

de cercle que les dents de la mandibule tranchent la feuille. En même temps que la tête effectue le mouvement de rotation, elle effectue un mouvement latéral qui rapproche la mandibule coupeuse de la mandibule mobile et ancrée dans le tissu. Lorsque les mandibules viennent à se toucher, la tête a repris sa position normale, perpendiculaire à la surface foliaire. Un nouveau cycle commence, la mandibule mobile s'ouvrant à nouveau pour aller s'ancrer un peu plus loin. Lorsque le végétal est mince, il doit être rigidifié pour que la feuille ne se dérobe pas sous la morsure des dents. Ce sont les vibrations de l'abdomen, transmises par les dents de la mandibule coupeuse, qui rendent la feuille rigide. L'ensemble peut être comparé à l'action du vibratome des histologistes. Les vibrations que cet instrument transmet au couteau ont pour effet de rigidifier le tissu et de permettre sa coupe. L'énergie engagée dans

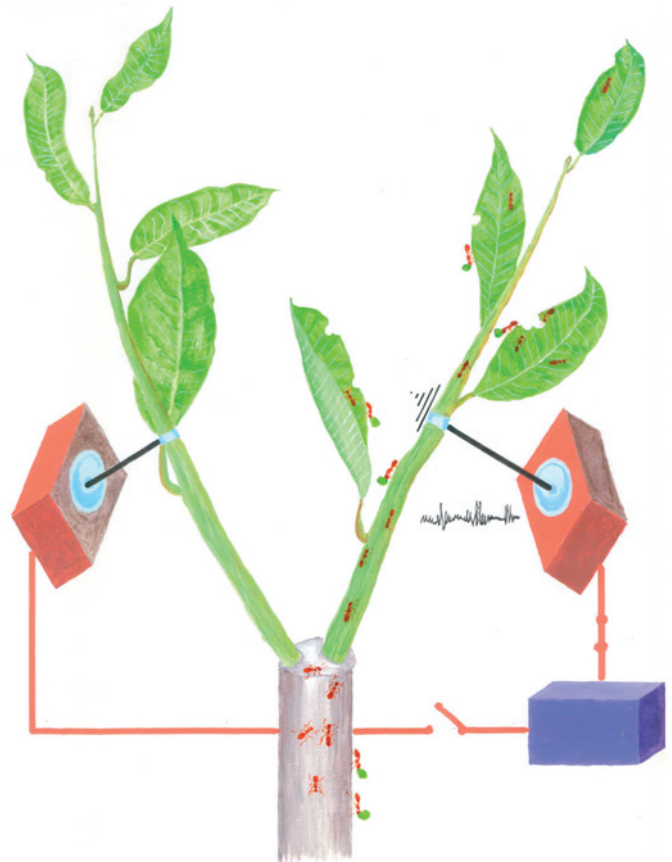


Figure 1.20 ■ Recrutement des ouvrières à courte distance par la communication acoustique. La membrane vibrante de deux haut-parleurs est reliée par des baguettes à deux rameaux de laurier, eux-mêmes connectés par une autre baguette à un nid de la fourmi champignon-niste *Atta cephalotes*. Grâce à un générateur de signaux, on peut diffuser l'enregistrement de la stridulation d'une ouvrière occupée à découper un fragment de feuille. Les ouvrières du nid se dirigeront uniquement vers le rameau connecté au haut-parleur en service. Elles ignoreront le rameau relié au haut-parleur silencieux. Les signaux acoustiques émis par une ouvrière qui a trouvé un feuillage appétissant, transmis par le support et non par l'air, permettent de recruter des congénères, qui viendront à leur tour exploiter le site privilégié. Redessiné d'après Roces F. *et al.*, 1993. *Naturwissenschaften*, **80** : 521–524.

la découpe des feuilles est énorme. Les muscles mandibulaires représentent à eux seuls plus de la moitié de la masse de la tête et environ le quart de celle du corps entier. On sait que l'activité métabolique d'un vertébré ou d'un invertébré aptère, en plein effort, ne dépasse jamais 12 fois celle du même individu au repos. Des mesures effectuées lors du découpage des feuilles montrent que chez les *Atta* l'activité métabolique atteint 30 fois celle de la même ouvrière inactive. Ces dépenses énergétiques considérables pèsent sur le choix des stra-



Figure 1.21 ■ Découpage d'un pétale de rose par une ouvrière d'*Atta sexdens*. Ici, c'est la mandibule de droite qui effectue le travail, la fourmi champignonniste étant solidement maintenue au substrat par ses pattes, dont elle se sert comme de la pointe d'un compas pour décrire un arc de cercle. Le fragment de pétale, ramené au nid, sera incorporé au « jardin » sur lequel pousse le champignon destiné à l'alimentation des larves et des ouvrières. © par G. Le Masne avec son autorisation.

tégies de fourragement, afin d'en augmenter l'efficacité (Roces et Lighton, 1995).

L'existence de stridulations chez les fourmis coupeuses de feuilles pose un problème d'ordre évolutif. Comme on vient de le voir, ces stridulations ont un rôle double : d'une part elles permettent le recrutement de congénères, d'autre part elles facilitent le découpage des feuilles. Lequel de ces deux comportements est-il apparu le premier ? Selon Roces et Hölldobler (1996), l'action mécanique des stridulations pourrait avoir été sélectionnée en premier, pour permettre une meilleure efficacité lors du découpage des feuilles tendres. Mais il se trouve que ces feuilles minces sont les préférées des champignonnistes et que les stridulations ne se produisent que lors de leur récolte. Les vibrations du

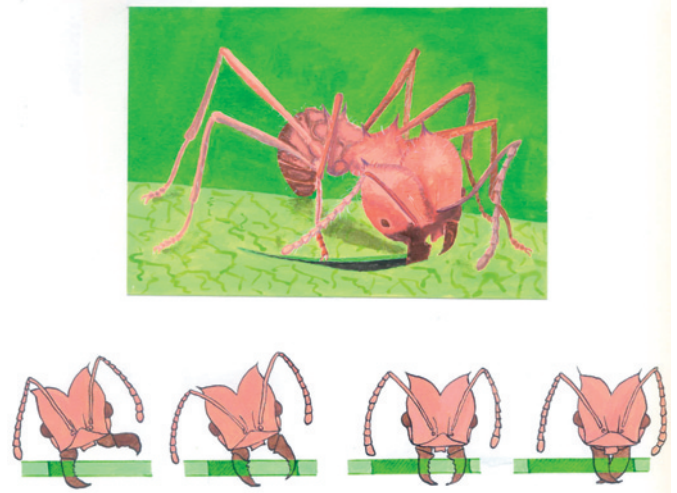


Figure 1.22 ■ Le travail des mandibules lors du découpage des feuilles par l'ouvrière champignonniste. Seule la mandibule droite (à gauche sur le dessin), qui reste fixe, est impliquée dans le découpage. Elle est animée d'un mouvement de bascule, dû à la rotation de la tête dans un plan vertical, qui permet à ses dents de trancher la feuille. La mandibule gauche est mobile. En s'ouvrant, elle vient se planter dans le tissu foliaire, ce qui crée un point d'ancrage permettant à la tête d'effectuer une translation horizontale qui augmente la dimension de la coupure. Quand les deux mandibules se rejoignent, un nouveau cycle commence. Redessiné d'après Tautz J. *et al.*, 1995. *Science*, **267** : 84-87.

gastre auraient alors acquis un deuxième rôle : celui de recruter des congénères. Ainsi, les fourmis strident et émettent des vibrations quand elles récoltent des feuilles tendres, afin de favoriser leur découpage. Ces vibrations transmises par le substrat sont perçues par des ouvrières se trouvant à proximité. Ces dernières sont attirées vers les feuilles sélectionnées. Les stridulations deviennent alors un comportement ritualisé, utilisé dans le recrutement à courte distance.

Si le succès écologique des fourmis est dû avant tout à la perfection de leur vie sociale, marquée comme on le verra par un partage des rôles entre les membres de la colonie, l'existence de particularités anatomiques couplées avec des performances physiologiques étonnantes a certainement contribué à le rendre encore plus éclatant.

2

Origine de la socialité chez les fourmis

L'apparition de la vie sociale, remplaçant la vie solitaire au sein de colonies plus ou moins complexes, est une des transitions majeures de l'évolution, au même titre que l'apparition du code génétique, le développement d'un noyau bien délimité renfermant l'ADN au sein des cellules (correspondant au passage des procaryotes aux eucaryotes), ou encore la substitution de la reproduction sexuée à la reproduction asexuée (Szathmáry et Maynard Smith, 1995). La vie sociale est apparue à de nombreuses reprises au cours de l'évolution et toujours de manière indépendante, atteignant des degrés variables de spécialisation et de complexité. Trois taxons occupent aujourd'hui le sommet de l'évolution sociale : les insectes sociaux, les vertébrés non humains et en particulier les primates, et l'Homme. Mais le comportement social se retrouve également dans d'autres taxons, certains pour le moins inattendus : on a récemment découvert des crevettes sociales appartenant au genre *Synalpheus*. Ces crevettes partagent plusieurs comportements avec les insectes sociaux, comme l'existence d'une division du travail au sein du groupe (Duffy, 1996). De même, certains microorganismes entreprennent des actions communes pour s'abriter, se reproduire et communiquer (Crespi, 2001).

Le caractère commun à tous les organismes sociaux, animaux ou végétaux, est l'existence d'une *coopération* dans la réalisation de tâches, coopération dont le résultat procure un bénéfice net à chacun des individus du groupe. Bien entendu, le degré de cette coopération, c'est-à-dire l'implication des participants dans un acte commun, varie fortement selon les espèces. Elle s'étend des simples effets de groupe, comme l'agression collective non coordonnée d'un prédateur par des oiseaux appartenant à différentes espèces, jusqu'à la manifestation de stratégies complexes et organisées, comme la capture collective de proies ou l'élevage communautaire des jeunes chez certains oiseaux et mammifères. Ceci a conduit à l'établissement d'une échelle de la socialité faisant apparaître divers caractères de la vie sociale (Jaisson, 1995), comme les soins parentaux l'existence d'un site d'élevage commun ou la spécialisation des individus dans la réalisation d'activités dis-

tinctes (*tableau 2.1*). Le degré ultime de la socialité est représenté par *l'eusocialité* ; il s'agit du mode de vie sociale le plus élaboré. L'eusocialité est atteinte lorsque trois critères biologiques sont remplis (Michener 1969 ; Wilson 1971 *a*) :

- l'existence d'une coopération dans les soins aux jeunes ;
- le chevauchement d'au moins deux générations d'individus, si bien que les descendants aident leurs parents pendant au moins une partie de leur vie ;
- l'existence d'une division du travail en ce qui concerne la reproduction, certaines femelles étant spécialisées dans la reproduction et d'autres femelles étant plus ou moins stériles. On observe alors un biais reproducteur entre les femelles d'un même groupe, certaines se reproduisant et d'autres peu ou pas du tout.

Il existe parmi les animaux eusociaux un *continuum* qui s'étend des espèces qualifiées de primitivement eusociales à celles qualifiées de hautement eusociales, selon le degré de permanence du biais reproducteur (Sherman *et al.*, 1995). Par exemple, le pic des glands *Melanerpes formicivorus* forme des groupes sociaux où la reproduction est l'apanage d'un couple unique aidé par des assistants (communément appelés *helpers*) (Koenig et Stacey, 1990). Ces derniers sont des individus sexuellement matures qui, pendant un temps variable de leur vie, parfois plusieurs saisons consécutives, participent à la reproduction d'autres individus, le plus souvent apparentés, ceci au détriment de leur propre reproduction. De même, dans les sociétés de rats-taupes *Heterocephalus glaber*, un vertébré insectivore vivant dans les zones arides d'Éthiopie, du Kenya et d'Afrique du Sud, une seule femelle assure la reproduction. Cette unique reproductrice est la plus grosse femelle du groupe. Elle est assistée dans sa fonction par un à trois mâles privilégiés (Sherman *et al.*, 1991, 1992). Les autres individus de la colonie (mâles et femelles) n'ont toutefois pas perdu la faculté de se reproduire si la génitrice vient à disparaître. Un tel biais reproducteur s'observe également dans plusieurs autres

Tableau 2.1 ■ *Les degrés de la socialité.* Le passage de la vie solitaire à la vie eusociale est marqué par le franchissement de diverses étapes marquées par l'apparition de paramètres de complexité croissante. D'après S. Aron et L. Passera, 2000. In *Les Sociétés Animales*. De Boeck Université, Bruxelles.

Degré de socialité	Inter-attraction	Comportements parentaux	Site d'élevage commun	Coopération dans les soins aux jeunes	Élevage communautaire des jeunes ; spécialisation des tâches	Individus spécialisés dans la reproduction (castes)
Solitaire						
Grégaire	oui					
Subsocial	oui	oui				
Colonial	oui	oui	oui			
Communal	oui	oui	oui	oui		
Eusocial archaïque	oui	oui	oui	oui	oui	
Eusocial spécialisé	oui	oui	oui	oui	oui	oui

taxons, comme les araignées sociales, les mangoustes naines, les chiens de prairie ou les lycas. Dans les exemples qui précèdent, seuls un ou quelques individus privilégiés se reproduisent, mais tous possèdent les organes dévolus à la reproduction. Tous ont donc conservé la potentialité de se reproduire.

Le stade ultime de l'eusocialité est, lui, caractérisé par un biais reproducteur dû à l'existence d'individus semi-stériles, voire dans bien des cas totalement stériles, au sein du groupe. Chez plusieurs espèces, cette stérilité se traduit physiquement par une atrophie partielle ou complète des organes reproducteurs. Les individus stériles forment alors une *caste d'ouvriers et/ou d'ouvrières*, tandis que les individus ayant conservé des organes reproducteurs fonctionnels constituent la *caste royale*. Ce phénomène s'observe chez les hyménoptères sociaux (toutes les fourmis, certaines guêpes, certaines abeilles), les termites, quelques aphides du genre *Pemphigus* et les thrips.

La propriété la plus marquante de l'eusocialité est donc la division des activités reproductrices. Il existe d'une part des individus fertiles, et d'autre part des individus qui ne se reproduisent pas et contribuent à l'élevage des jeunes issus de congénères aux dépens de leur propre reproduction (Crozier, 1979 ; Starr, 1979 ; Trivers, 1985 ; Crespi et Yanega, 1995). Cette disposition traduit l'existence d'un comportement remarquable : l'*altruisme de reproduction* (Hamilton, 1964, Alexander, 1974). Dans son acception biologique, ce concept recouvre l'existence d'individus qui se comportent de manière à augmenter la survie et/ou la descendance d'autres individus, aux dépens de leur propre survie et/ou de leur propre descendance. En d'autres termes, un comportement altruiste est un comportement qui

augmente le succès reproductif de celui qui en bénéficie, tout en diminuant le succès reproductif de son auteur. L'exemple le plus classique d'altruisme de reproduction est celui de l'abeille, qui meurt après avoir piqué son agresseur pour défendre sa société. Bien sûr, la notion d'altruisme telle qu'elle est utilisée par les biologistes du phénomène social n'a aucune connotation morale. En termes évolutifs, la notion de coopération ne recouvre pas exactement celle d'altruisme. La première peut apparaître dans un groupe d'individus où tous se reproduisent et élèvent la descendance de manière communautaire. La seconde ne peut apparaître que dans un contexte social, c'est-à-dire lorsque les individus manifestent déjà des comportements sociaux.

1. Altruisme et sélection de la parentèle

L'altruisme de reproduction a longtemps constitué un des plus importants paradoxes de l'évolution. Si la sélection naturelle favorise les organismes les mieux adaptés à leur environnement, dont le succès reproductif individuel est par conséquent le plus avantageux, comment expliquer l'évolution de comportements qui tendent à augmenter les chances de survie et le succès reproductif d'autres individus, alors que ces actes diminuent l'aptitude de leurs auteurs ? L'altruisme de reproduction est précisément le type de comportement qui ne devrait pas être sélectionné au cours de l'évolution. En effet, le succès reproductif des individus altruistes étant inférieur à celui de leurs bénéficiaires, la fréquence des altruistes au sein des populations devrait rapidement décroître et devenir nulle. Ce problème n'avait pas échappé à Darwin, pour lequel l'altruisme de reproduction représentait une difficulté majeure pour sa théorie de l'évolution. Il souligna que l'apparition d'une caste d'ouvrières stériles, comme elle s'observe

chez les fourmis, représentait « *one special difficulty, which at first appeared to me insuperable, and actually fatal to my whole theory* » (Darwin, 1859, p. 236). Il faut dire que Darwin avait formulé sa théorie de l'évolution biologique en considérant que la sélection naturelle agissait sur les individus. Comment dès lors le caractère stérile des ouvrières de fourmis pouvait-il être transmis dans les générations futures, puisque justement les ouvrières ne se reproduisent pas ? Bien qu'embarrassé, Darwin avait entrevu une solution en proposant la notion de sélection familiale : le sacrifice des ouvrières devait profiter à la communauté, par exemple en produisant un surplus de reproducteurs mâles et femelles.

Actuellement, plusieurs hypothèses ont été avancées pour justifier l'évolution de l'altruisme de reproduction par sélection naturelle chez les animaux (Dugatkin, 1997 ; Aron et Passera, 2000). La plus importante d'entre elles, tant par ses conséquences que par le support expérimental dont elle jouit à travers tout le règne animal, est la théorie de la sélection de la parentèle.

1.1. Théorie de la sélection de la parentèle ou théorie d'Hamilton : un égoïsme génétique dissimulé

La théorie de la *sélection de la parentèle* ou « *kin selection* », initialement ébauchée par le généticien anglais Haldane (1932) et ensuite largement développée par Hamilton (1964, 1972), marque le début des recherches modernes consacrées à l'évolution de la coopération chez les animaux. Elle représente un événement phare dans l'avènement de l'écologie comportementale et de l'étude contemporaine de la biologie des sociétés animales.

Hamilton a eu deux idées de génie. La première consistait à raisonner en termes de gènes plutôt que d'individus. Il était à bonne école pour ce genre de gymnastique intellectuelle, puisqu'il côtoyait un certain Richard Dawkins lequel, un brin provocateur, ne voyait dans les organismes biologiques que de simples enveloppes totalement manipulées par leurs gènes (Dawkins, 1978). Hamilton envisage alors l'existence d'un gène qui code pour des comportements altruistes (pour simplifier, il postule que l'acte altruiste est codé par un seul gène) et détermine dans quelles conditions un tel gène peut se répandre dans une population. Supposons un individu manifestant un acte altruiste à l'égard d'un bénéficiaire, par exemple en l'aidant à élever ses jeunes. Cet acte altruiste confère un bénéfice b à celui qui en est l'objet (le temps et l'énergie consacrés aux jeunes par l'altruiste augmentent leur chance de survie et, par conséquent, accroissent le succès reproductif du bénéficiaire). Mais il représente simultanément un coût c

pour l'altruiste (car le temps et l'énergie consacrés aux jeunes du bénéficiaire auraient pu être exploités par l'altruiste pour améliorer son propre succès reproductif individuel). Concrètement, coûts et bénéfices correspondent à la réduction et à l'augmentation du nombre de descendants respectivement produits par l'altruiste et le bénéficiaire de l'acte. En termes génétiques, le coût infligé au gène responsable de l'altruisme se traduit par une réduction d'une valeur c du nombre de ses copies dans la descendance. Si le bénéficiaire de l'acte altruiste est totalement étranger à son auteur, tout acte altruiste entraîne un coût tel, que la fréquence du gène responsable de l'altruisme décroît progressivement dans la population. L'altruisme ne peut donc se maintenir au cours de l'évolution. Par contre, si l'altruiste et son bénéficiaire sont issus d'un ancêtre commun, il est probable que le bénéficiaire a , lui aussi, hérite d'une copie du gène de l'altruisme. Cette probabilité est fonction de la corrélation génétique r entre les deux individus. La corrélation génétique est définie comme la probabilité qu'un gène nouveau et rare, comme celui responsable de l'altruisme, présent chez un individu, se trouve également chez un autre individu par hérédité commune. Plus le degré de parenté r entre l'acteur et le bénéficiaire est important, plus grande est la probabilité que le bénéficiaire soit également porteur du gène codant pour des comportements altruistes. Dès lors, lorsque l'altruiste et le bénéficiaire sont apparentés, ce dernier peut également transmettre des copies du gène de l'altruisme dans sa descendance. La théorie d'Hamilton, également appelée *théorie de la sélection de la parentèle*, prédit que la fréquence du gène de l'altruisme augmentera dans une population lorsque le coût infligé au gène altruiste (c) sera inférieur à l'accroissement de sa fréquence via la reproduction du bénéficiaire de l'acte. En d'autres termes, la sélection naturelle favorisera l'altruisme quand :

$$c_A < b_B \times r_{A-B}$$

où c_A correspond au coût subi par le gène altruiste, coût qui se traduit par une réduction de la dispersion du gène altruiste liée à la diminution du succès reproductif de son porteur ; b_B correspond au bénéfice dont jouit le destinataire de l'acte altruiste, ce gain se traduisant par une augmentation de son succès reproductif, donc par la dispersion de ses gènes — dont éventuellement le gène de l'altruisme — dans les générations futures ; et r_{A-B} est la corrélation génétique entre les individus et correspond à la probabilité que le destinataire de l'acte altruiste porte aussi le gène responsable de l'altruisme.

La théorie d'Hamilton implique donc que l'évolution de l'altruisme est influencée par des facteurs génétiques (la corrélation génétique r entre les individus) et par des facteurs écologiques et ergonomiques (pouvant

affecter les coûts et les bénéfiques). Comme l'indique l'équation ci-dessus, la probabilité d'apparition de l'altruisme sera d'autant plus grande que la parenté génétique sera élevée entre l'altruiste et son bénéficiaire. Mais si la théorie d'Hamilton exige une certaine parenté entre les individus, il n'est cependant pas nécessaire que la valeur de r soit élevée. L'altruisme peut évoluer même lorsque la corrélation génétique est faible entre les individus : il suffit simplement que $r > 0$. Cette situation peut apparaître, par exemple, lorsque le coût c subit par l'individu altruiste est très faible ou lorsque le bénéfice b qu'il procure à un parent est très élevé.

La seconde idée de génie d'Hamilton a été d'appliquer la logique de sa théorie à l'ensemble des gènes d'un individu. Si le gène de l'altruisme peut être transmis par un parent bénéficiaire de l'acte altruiste, ce raisonnement s'applique également à n'importe quel autre gène ou allèle de gène (les allèles correspondent aux différentes formes d'un gène ; ils sont responsables des différentes variétés d'une même protéine). La sélection naturelle ne fait pas la distinction entre les allèles transmis par filiation directe et ceux transmis par d'autres individus apparentés, comme les frères, les sœurs ou les neveux. Par conséquent, tout individu A peut propager des copies de ses gènes dans les générations suivantes, non seulement via sa propre reproduction, mais également en favorisant la reproduction d'individus B qui lui sont génétiquement proches (puisque les individus B possèdent un certain nombre de gènes en commun avec A). Ceci conduit Hamilton à définir le succès reproductif d'un individu, comme étant la somme de son succès personnel en matière de reproduction (son propre succès reproductif) *et* du bénéfice génétique qu'il peut tirer de la reproduction d'un tiers apparenté. La somme du succès reproductif direct de l'individu altruiste et du bénéfice génétique indirect qu'il tire de son altruisme à l'égard d'un parent est appelée par Hamilton « *inclusive fitness* » que l'on peut tenter de traduire par *adéquation adaptative globale* ou *succès reproductif global* de l'individu. Il formalisa ce concept dans l'équation suivante :

$$S_{TA} = S_A + b_B r_{A-B}$$

où S_{TA} est le succès reproductif global (total) d'un individu A, altruiste à l'égard d'un parent B ; S_A est égal au succès reproductif personnel de A ; b_B correspond au bénéfice dont jouit le bénéficiaire B de l'acte altruiste ; et r_{A-B} est la corrélation génétique entre les individus A et B. Le deuxième terme de cette équation (S_A) correspond au succès reproductif *direct* de l'individu et le troisième terme ($b_B r_{A-B}$) à son succès reproductif *indirect*.

En résumé, pour que les comportements altruistes aient été retenus au cours de l'évolution, ils doivent procurer un avantage à leurs acteurs. La théorie de la sélection de la parentèle définit cet avantage comme un bénéfice génétique. Ce que le gène de l'altruisme (ou n'importe quel autre gène) perd en termes de fréquence dans la population, par le sacrifice de son porteur, est compensé par l'augmentation du succès reproductif des bénéficiaires de l'altruisme. Par conséquent, le gène de l'altruisme se propage parce qu'il favorise des copies de lui-même via les individus apparentés à son porteur. La sélection de la parentèle est donc bien une sélection qui agit sur les gènes. Elle constitue une théorie fondamentale de la biologie évolutive : la sélection de la parentèle permet non seulement d'expliquer l'évolution des comportements altruistes et de la socialité entre des individus apparentés, mais elle est aussi à l'origine de la révolution idéologique qui a consisté à expliquer l'effet de la sélection naturelle en terme génétique et la transition du concept de sélection sur les individus à celui de sélection sur les gènes. L'analyse des différents niveaux auxquels la sélection naturelle peut agir est relativement complexe à appréhender. Cet aspect est développé plus en détail à la fin de ce chapitre. Ajoutons que plusieurs exemples témoignent de l'expression de la sélection de la parentèle dans la nature, tant chez les mammifères que chez les oiseaux, les insectes, les vers, les crustacés et même certains unicellulaires comme les amibes acrasiales (Aron et Passera, 2000 ; Queller *et al.*, 2003).

1.2. La sélection de la parentèle est une théorie sociobiologique

La théorie de la sélection de la parentèle met en avant des causes génétiques pour justifier l'évolution des comportements altruistes. À ce titre, elle constitue un concept phare de la sociobiologie. Élaborée au milieu des années 1970 par E.O. Wilson, la *théorie sociobiologique* se veut une étude systématique des fondements biologiques des comportements et de leur évolution (Wilson, 1975 *c*). Cette théorie présuppose que les comportements sont l'expression des gènes. Ils sont donc soumis à la sélection naturelle, au même titre que d'autres caractères phénotypiques comme l'anatomie et la physiologie. Le comportement social n'échapperait pas à cette logique. Il présenterait lui aussi une base génétique et serait le fruit de l'évolution biologique *sensu stricto*.

Devant l'accumulation des évidences, l'implication de la génétique dans les manifestations du comportement ne soulève plus d'objections, au moins en ce qui concerne les animaux. Plusieurs travaux ont en effet démontré que des différences génétiques sont responsables de différences dans la mobilité des larves de drosophiles (de Belle et Sokolowski, 1987), dans le

comportement migratoire des fauvettes à tête noire (Berthold *et al.*, 1992 ; Berthold et Pulido, 1994) ou encore dans les capacités d'apprentissage chez les souris (Silva *et al.*, 1992). Ce n'est que lorsqu'on étend l'implication des gènes au comportement humain que l'on entre dans le champ du « politiquement incorrect ». Pourtant, les études réalisées dans le champ de la génétique du comportement et de la génétique médicale chez l'Homme apportent des arguments convaincants (voir Plomin *et al.*, 1999). Ceci étant, les sociobiologistes les plus convaincus ne prétendent pas expliquer *tous* les comportements par la génétique. Le passage du génotype au phénotype est incontestablement influencé par les conditions de l'environnement : expériences prénatales et postnatales, environnement hormonal, environnement social ... Contrairement à ce que d'aucuns, souvent mal informés (sinon de mauvaise foi) lui reprochent, la sociobiologie ne nie pas cette évidence (Jaisson, 1993 ; Alcock, 2001). L'énorme capacité d'apprentissage de l'Homme, l'existence d'un langage symbolique et la facilité avec laquelle l'information est transmise, non seulement verticalement des parents aux enfants, mais aussi horizontalement entre individus de même génération, font douter certains du rôle des gènes dans le comportement (Gould, 1980, 1997). Cette transmission horizontale permet aux idées de diffuser bien plus vite que les gènes. C'est une propriété de l'évolution culturelle (Cavalli-Sforza et Feldman, 1981 ; Aron et Passera, 2000). Il est donc crédible de contester la base génétique des comportements *culturels* humains. Encore que l'on puisse trouver des explications génétiques à des pratiques culturelles. Par exemple, les asiatiques supportent mal les produits laitiers car ils sont dépourvus de l'enzyme capable de dégrader le lactose. Il n'est donc pas surprenant que les produits laitiers ne fassent pas partie de la cuisine asiatique traditionnelle (Balloux et Keller, 1999). De même, l'évitement de l'inceste, qui est une constante chez les plantes et les animaux, peut être expliqué en termes anthropologiques reposant sur le risque de déstructuration de la cellule familiale (Lévi-Strauss, 1967). Mais ce comportement peut aussi s'expliquer par des arguments sociobiologiques. La consanguinité est souvent dévastatrice quant à sa répercussion sur les anomalies physiques ou mentales et même sur la survie des individus. Les effets délétères de la consanguinité sont certainement à l'origine de l'évolution de mécanismes conduisant à l'aversion sexuelle entre individus de la même fratrie. Si l'environnement social reste un facteur primordial déterminant le comportement humain, l'influence des facteurs génétiques n'est donc pas à négliger, quand bien même il est difficile d'admettre que nos comportements puissent être dictés par nos gènes. Au total, tout individu est le produit d'une interaction entre la biologie et l'environnement ou, pour reprendre

une expression de Wilson, le fruit de la « co-évolution des gènes et de la culture ».

2. Origine de l'eusocialité chez les fourmis

Compte tenu de l'origine polyphylétique de la socialité animale, son évolution ne résulte certainement pas d'un processus unique. Elle est le fruit de plusieurs pressions sélectives — génétiques et environnementales — certaines agissant probablement de manière synergique. Il en est de même en ce qui concerne l'origine de l'eusocialité chez les fourmis.

2.1. Les chemins de l'eusocialité

On distingue deux voies à partir desquelles l'eusocialité aurait pu évoluer chez les hyménoptères (Michener, 1969 ; Lin et Michener, 1972 ; Wilson, 1975 *c*). La première est qualifiée de *route subsociale*. Selon cette conception, les descendants restent dans le nid maternel et participent à l'élevage de leurs jeunes frères et sœurs. L'absence de dispersion des descendants aboutit à un emboîtement des générations qui est un caractère de l'eusocialité. Avec la route *semi-sociale*, ce sont des femelles de même âge et provenant de divers nids qui se regroupent. Il n'existe alors plus de parenté entre les cohabitants. Quelques individus se comportent en auxiliaires et élèvent les descendants de leurs congénères. On peut assister, ici aussi, à un emboîtement des générations. Les deux voies subsociale et semi-sociale concernent des espèces initialement solitaires, mais manifestant des comportements parentaux. Les individus présentent donc déjà un comportement altruiste à l'égard de leur propre descendance. Cette situation pourrait avoir représenté un terrain favorable à l'apparition de gènes codant pour des comportements altruistes dirigés vers d'autres individus apparentés, comme des frères ou des sœurs.

En ce qui concerne les fourmis, la route de la subsocialité semble plus crédible, car elle anticipe le schéma réalisé par les sociétés aujourd'hui. Une grande majorité des espèces de fourmis actuelles se développent en effet à partir d'une reine fondatrice, dont les descendants incluent des ouvrières sans ailes qui ne dispersent pas. Ces dernières consacrent l'essentiel de leur existence à l'élevage de jeunes issus de la reproduction de la reine.

2.2. L'haplodiploïdie des hyménoptères

Selon la théorie de la sélection de la parentèle, la probabilité d'apparition de l'altruisme est d'autant plus forte que la corrélation génétique r entre l'altruiste et le bénéficiaire est élevée. Les hyménoptères sociaux constituent à cet égard un remarquable modèle d'applica-

tion de la théorie d'Hamilton. Ils présentent en effet un mode de détermination du sexe qualifié d'*haplodiploïde*, par lequel les mâles sont presque toujours obtenus à partir du développement d'un œuf vierge par *parthénogenèse arrhénotoque*. Les œufs fécondés sont, pour leur part, à l'origine d'individus de sexe femelle. La découverte de ce déterminisme particulier du sexe est ancienne et remonte au XIX^e siècle. Elle est due à Dzierzon (1845), un prêtre apiculteur d'origine allemande vivant en Silésie. Il en résulte que si les femelles sont diploïdes, les mâles sont, eux, haploïdes puisqu'ils se développent à partir d'un ovule (à n chromosomes) non fécondé. L'haplodiploïdie est assez largement répandue dans la nature ; elle concerne environ 20 p. 100 du monde animal. Elle existe non seulement chez les insectes, mais également chez les rotifères et les acariens. Chez les insectes, outre les hyménoptères, les aleurodes (les « mouches blanches » des serres), les thysanoptères (thrips) et quelques coléoptères présentent aussi ce mode atypique de déterminisme du sexe.

Le mécanisme moléculaire impliqué dans l'haplodiploïdie repose sur le principe du déterminisme complémentaire du sexe (« *complementary sex determination* » ou *csd* : Cook, 1993 ; Cook et Crozier, 1995). Chez les hyménoptères, il n'existe pas de chromosomes sexuels de type X/Y (comme chez les mammifères) ou W/Z (comme chez les oiseaux). La détermination du sexe est sous la dépendance d'un ou plusieurs loci multialléliques (Crozier, 1977; Crozier et Pamilo, 1996). Si lors de la fécondation de l'ovule, les loci codeurs du sexe apportés par le mâle sont différents de ceux portés par la femelle (hétérozygotie pour les loci, A_iA_j), l'œuf sera toujours de sexe femelle (*figure 2.1*). Par contre, s'il y a homozygotie (A_iA_i ou A_jA_j), il en résultera un mâle diploïde. Comme nous l'avons évoqué précédemment, lorsque l'œuf n'est pas fécondé, il est hémizygoté (A_i ou A_j) et se développe en un mâle haploïde. Ce n'est que très récemment que le gène responsable de la différenciation sexuelle a été isolé chez un hyménoptère social, l'abeille domestique *Apis mellifera*

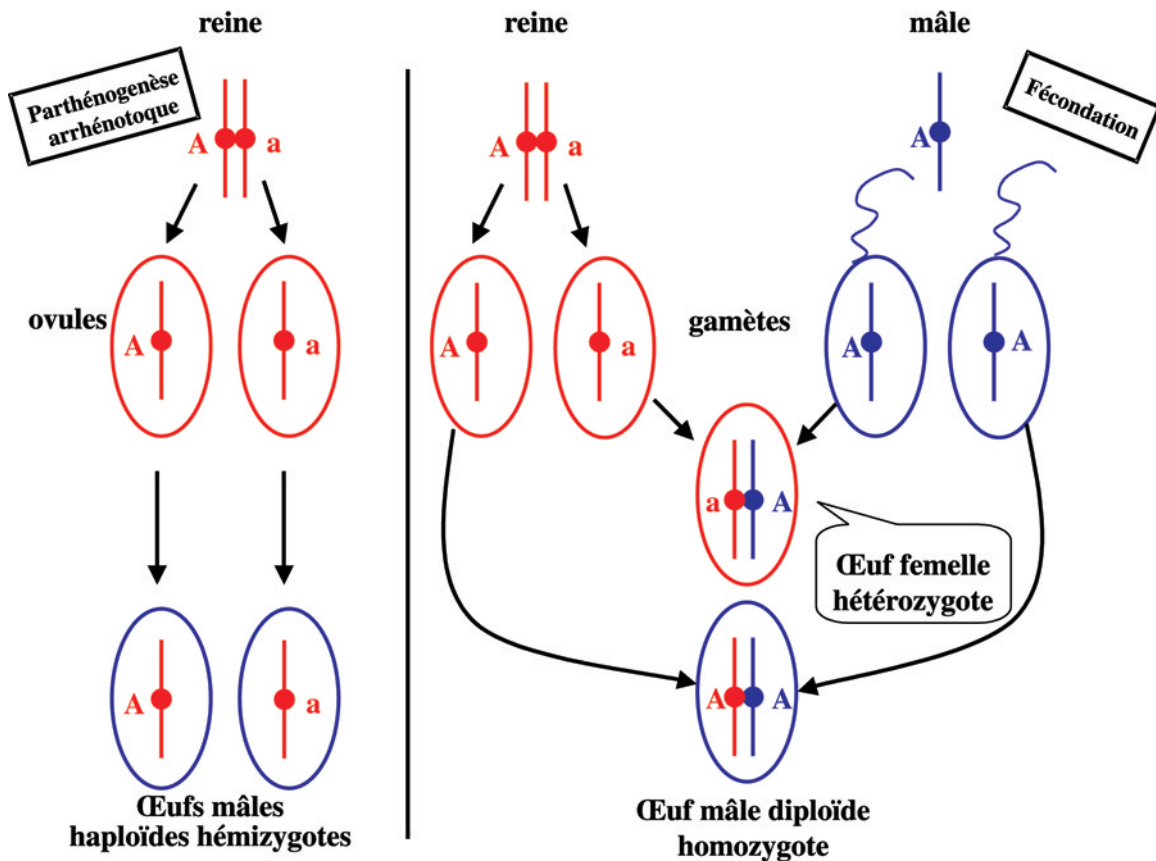


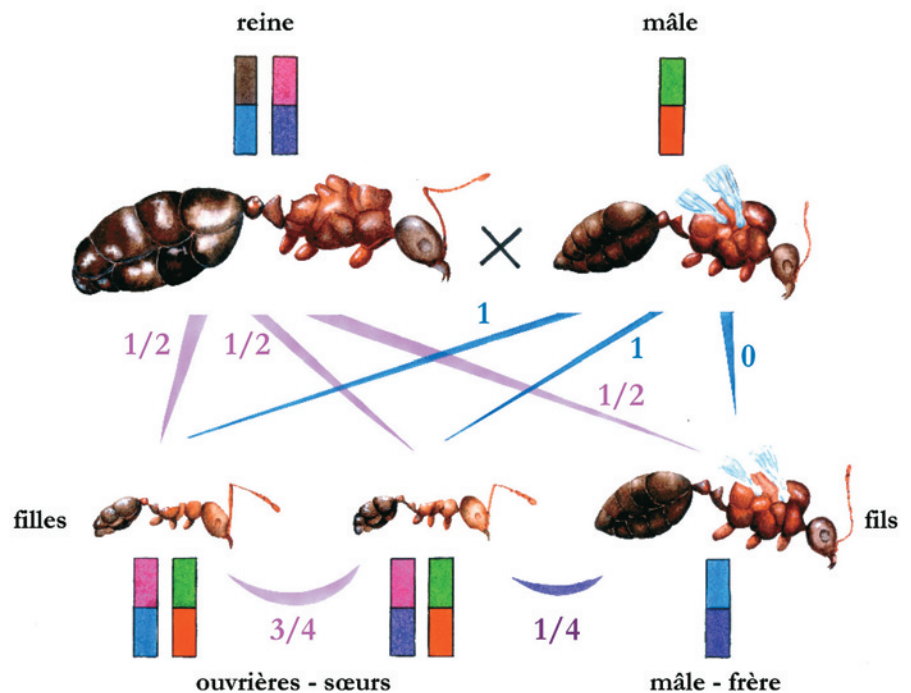
Figure 2.1 ■ L'origine des mâles chez les fourmis. Chez la plupart des fourmis, la détermination du sexe semble sous la dépendance d'un locus unique porteur de trois allèles. Presque tous les mâles sont issus du développement par parthénogenèse arrhénotoque d'un ovule émis par la reine ou des ouvrières. L'œuf haploïde qui en résulte est toujours hémizygoté concernant les allèles portés par le locus responsable du déterminisme du sexe. Quand il y a fécondation, deux cas se présentent. Si l'œuf est hétérozygote pour ces allèles, il évoluera pour donner une femelle diploïde. S'il y a homozygotie, on obtiendra un mâle diploïde. Ce dernier cas est rare.

(Beye *et al.*, 2003). Ce gène, appelé *csd*, code pour la synthèse d'une protéine très riche en deux acides aminés naturels, l'arginine et la sérine. Il est caractérisé par l'existence d'un grand nombre d'allèles, responsables du très fort polymorphisme de la protéine quant à sa séquence en acides aminés. Cette protéine induit la différenciation sexuelle des embryons. Chez les individus hétérozygotes pour le gène *csd*, le produit du gène entraîne la différenciation des embryons en femelles. Chez les individus hémizygotés ou homozygotes pour le gène *csd*, l'embryon se développe en un mâle respectivement haploïde ou diploïde. Les mâles diploïdes étant toujours des homozygotes au locus du sexe, leur apparition est grandement favorisée par la consanguinité (Cook et Crozier, 1995). Ces mâles sont généralement stériles, car dépourvus de spermatozoïdes (Hung *et al.*, 1974). Dans les rares cas où ils ne le sont pas, ils produisent des gamètes diploïdes et engendrent par conséquent des femelles triploïdes qui sont toujours stériles (Krieger *et al.*, 1999). Les mâles diploïdes représentent donc un *fardeau* pour la colonie en raison du coût énergétique que leur élevage occasionne alors que leur fonction reproductrice est nulle. Ils sont pourtant connus chez plusieurs espèces de fourmis (Crozier et Pamilo, 1996).

Revenons au système classique caractérisé par l'existence de mâles haploïdes, de loin le plus répandu chez les fourmis. Les mâles étant issus d'œufs non fécondés, ils n'ont donc pas de père (et, *a fortiori*, les pères n'ont pas de fils). En outre, comme ils sont haploïdes, leurs cellules sexuelles ne subissent pas de méiose réductionnelle, de telle sorte que tous leurs spermatozoïdes sont génétiquement semblables. Comme nous allons le voir, ces particularités ont des conséquences considérables en ce qui concerne la corrélation génétique entre les individus au sein d'une même famille.

Considérons un couple d'hyménoptères (reine et mâle) et sa descendance (*figure 2.2*). La reine étant diploïde, elle possède donc $2n$ chromosomes ; le mâle, haploïde, ne possède que n chromosomes. Du fait du hasard de la méiose, la probabilité que deux filles héritent de leur mère les mêmes chromosomes varie de 0 p. 100 (si les deux ovules dont elles sont issues portent des chromosomes différents) à 100 p. 100 (si les deux ovules dont elles sont issues portent des chromosomes rigoureusement identiques). En moyenne, les filles ont donc 50 p. 100 de chances d'hériter des mêmes chromosomes maternels. Comme la part maternelle ne représente que la moitié du génome des filles (l'autre moitié étant héritée

Figure 2.2 ■ *Asymétries génétiques liées à l'haplodiploïdie. Corrélations génétiques entre les descendants d'un couple de fourmis. La reine, diploïde, est supposée posséder $2n = 2$ chromosomes. Le mâle, haploïde, possède $n = 1$ chromosome. Chaque chromosome porte deux gènes, qui sont représentés par des rectangles de couleurs différentes. Dans la réalité, chaque individu est bien entendu une mosaïque constituée de milliers de gènes. Le degré de parenté — ou corrélation génétique — entre deux individus correspond à la proportion de gènes identiques par descendance, illustrée ici par la proportion des rectangles de même couleur. Les filles reçoivent la moitié du stock génétique de leur mère par le biais de l'ovule et la totalité du génome paternel par le biais du spermatozoïde. Les fils, eux, n'héritent que la moitié du génome maternel. Par conséquent, les femelles-filles (ouvrières comme ici, ou reines) présentent entre elles une corrélation génétique de $3/4$. Cette corrélation génétique est de $1/2$ entre une femelle et ses descendants et de $1/4$ entre une fille et ses frères.*



du père), la part commune que les filles héritent de leur mère représente en moyenne 25 p. 100 du total de leurs gènes. À cela il convient d'ajouter la contribution paternelle. Les spermatozoïdes d'un même mâle étant génétiquement identiques, les filles héritent toutes des mêmes chromosomes de leur père, si bien que 50 p. 100 de leur génome est identique. Par conséquent, les filles auront entre elles un coefficient de parenté moyen r de 0,75 (0,5 issu du père + 0,25 issu de la mère), alors que ce même coefficient de parenté sera de 0,5 entre une mère et ses filles ou ses fils. De la même manière, la corrélation génétique r entre frères et sœurs sera de 0,25 et celle entre une ouvrière et son neveu (fils issu de la ponte d'une ouvrière-sœur) sera de 0,375. Les liens de parenté observés chez les animaux haplodiploïdes apparaissent donc très différents de ce qu'ils sont chez les organismes diplodiploïdes, comme l'Homme par exemple.

C'est l'existence de ces asymétries génétiques entre les individus qui a conduit Hamilton (1964) à considérer que l'haplodiploïdie pouvait avoir grandement facilité l'évolution de l'altruisme de reproduction par sélection de la parentèle chez les hyménoptères sociaux. En effet, chez ces insectes, les ouvrières ont plus de gènes en commun avec leurs sœurs qu'elles n'en auraient avec des filles éventuelles. Dans cette situation, le succès reproductif indirect des ouvrières, qui élèvent leurs sœurs, est supérieur au succès reproductif direct dont elles jouiraient en ayant elles-mêmes des filles. L'altruisme de reproduction manifesté par les ouvrières qui renoncent à pondre, restent avec la mère, et soignent leurs sœurs, est donc du point de vue strictement génétique très *égoïste*, puisqu'il permet aux ouvrières d'optimiser leur propre succès reproductif global.

2.3. Limites de l'haplodiploïdie

Le rôle de l'haplodiploïdie dans l'évolution de l'eusocialité chez les hyménoptères a été fortement contesté (Alexander, 1974 ; Anderson, 1984). La première objection formulée à son encontre est que de nombreux animaux caractérisés par un mode de détermination du sexe de type haplodiploïde ne sont nullement sociaux : par exemple, ni les cochenilles, ni les rotifères ne présentent une forme de vie sociale. À l'inverse, le stade eusocial a été atteint par plusieurs organismes diplodiploïdes, comme les crevettes *Synalpheus* ou les rats-taupes. Mais l'exemple le plus frappant d'évolution sociale chez un organisme diplodiploïde concerne les termites, lesquels ont atteint le sommet de l'eusocialité, au même titre que les fourmis ou les abeilles. Certes, l'haplodiploïdie ne conduit pas inévitablement à l'eusocialité et l'évolution de l'eusocialité n'exige pas un déterminisme du sexe de type haplodiploïde. Néanmoins, on ne peut nier le rôle des asymétries génétiques indui-

tes par l'haplodiploïdie sur l'évolution de l'eusocialité par sélection de la parentèle chez les hyménoptères. Cela apparaîtra très clairement dans le chapitre 5 consacré aux conflits reproductifs au sein des sociétés.

Une seconde objection relative au rôle de l'haplodiploïdie dans l'évolution de l'eusocialité concerne les variations possibles de la structure génétique des sociétés. Les valeurs de corrélation génétique telles qu'elles figurent dans la *figure 2.2* ne sont valides qu'en situation de monogynie (une seule reine par société) et de monandrie (la reine n'est fécondée que par un seul mâle). Or, de nombreuses espèces de fourmis sont polygynes (plusieurs reines fécondes dans le nid) ou polyandres (accouplements de la reine avec plusieurs mâles différents). Polygynie et polyandrie ont pour effet de réduire la corrélation génétique entre les femelles d'une société, jusqu'à ce qu'elle devienne inférieure à celle qui existe entre une ouvrière et ses propres filles (si les ouvrières se reproduisaient). La polygynie et la polyandrie diminuent par conséquent l'intérêt génétique des ouvrières pour les larves qu'elles élèvent. La situation peut même devenir problématique chez des espèces comme la fourmi vagabonde *Linepithema humile*. À cause du degré extrême de polygynie et des échanges continuels de reines et de couvain (œufs et larves) entre les différentes fourmilières d'une même population, le degré de parenté entre les individus est proche de zéro (Kaufmann *et al.*, 1992 ; Keller et Fournier, 2002). Comment la sélection de la parentèle peut-elle encore agir dans ces conditions ? En fait, la corrélation génétique plus faible qui résulte de la polygynie ou de la polyandrie ne représente pas un véritable problème pour la sélection de la parentèle. Il suffit seulement que la valeur de r soit supérieure à zéro et/ou que le coût associé à l'altruisme soit relativement faible. Soulignons, par ailleurs, que la polygynie et la polyandrie s'observent presque exclusivement chez les espèces présentant le plus de caractères apomorphiques. Il est donc probable que polygynie et polyandrie sont apparus secondairement au cours de l'évolution, après l'acquisition de l'eusocialité (Crozier et Pamilo, 1996).

2.4. Les prérequis de la socialité chez les hyménoptères

Aucune des critiques formulées ci-dessus n'est fatale à la théorie de la sélection de la parentèle, ni au rôle joué par l'haplodiploïdie dans l'évolution de la socialité chez les fourmis. Cela ne signifie pas pour autant que d'autres mécanismes ne puissent prédisposer à la vie sociale. L'exemple des hyménoptères est édifiant. Dans cet ordre immense qui compte 280 000 espèces, seules quelques milliers d'entre elles sont sociales. Elles appartiennent toutes à onze familles de l'infra-ordre des

aculéates. Quels sont donc les caractères communs à ces onze familles, qui agissent comme autant de prérequis ? Ils sont au nombre de deux : toutes les femelles possèdent un appareil vulnérant, l'aiguillon, et presque tous leurs représentants élèvent leur progéniture dans un nid (Seger, 1991 ; Jaisson, 1993).

Tous les aculéates sont pourvus d'un aiguillon venimeux, même s'il a été perdu secondairement par quelques sous-familles de fourmis, comme les Formicinae ou les Dolichoderinae. Cet aiguillon peut représenter un facteur d'évolution sociale pour deux raisons. Tout d'abord, il permet à la femelle de placer à portée de mandibules des larves du nid des proies vivantes, mais paralysées par le venin. Ensuite, cet aiguillon vulnérant participe à la protection du nid, en tuant les prédateurs éventuels. Rappelons que de nombreux animaux sociaux possèdent des armes, depuis la pince monstrueuse des crevettes sociales jusqu'aux mandibules extrêmement efficaces des termites, en passant par les pattes antérieures hypertrophiées des thrips ou le rostre piqueur épaissi des pucerons sociaux.

L'édification d'un nid va de pair avec l'approvisionnement en nourriture des futures larves. Ce comportement parental est un encouragement à rester groupées pour les larves qui trouvent leur nourriture sur place, sans courir le risque de s'exposer à la prédation pour s'alimenter à l'extérieur. L'existence d'un abri commun est constante, non seulement chez les hyménoptères eusociaux (abeilles, guêpes, fourmis) mais aussi bien sûr chez les termites ou encore les thrips, les crevettes sociales ou le rat-taupe. Le biofilm microbien élaboré par de nombreuses bactéries joue le rôle protecteur analogue au nid des hyménoptères et favorise la coopération pour les mêmes motifs (Crespi, 2001). S'il est difficile de prouver que l'existence d'un nid est un facteur socialisant, on dispose toutefois de données indiquant qu'il est un facteur évolutif capable de modifier le comportement reproducteur. La fourmi indienne *Harpegnathos saltator* construit un nid sophistiqué, destiné à protéger ses habitants des pluies diluviennes de la mousson. La sauvegarde de cette construction, qui représente un investissement coûteux, a amené cette fourmi à modifier son mode de reproduction (Peeters et Hölldobler, 1995). La reine ayant une durée de vie relativement brève, les ouvrières ont acquis la possibilité d'être fécondées et d'assurer la pérennité de l'édifice.

2.5. Hypothèses alternatives de la socialité chez les hyménoptères

2.5.1. Manipulation parentale

La théorie de la manipulation parentale, initialement proposée par Alexander (1974) et Michener et Brothers

(1974), suggère que les descendants d'une femelle deviennent des ouvrières sous la force contraignante de la mère. Par exemple, la mère pourrait sous-alimenter ses filles pour réduire leur potentiel reproducteur, rendant impossible la fondation indépendante de nouvelles sociétés. Les filles ne pourraient alors devenir que des ouvrières, œuvrant au bénéfice de leur mère. Cette théorie propose donc une *exploitation des enfants par les parents*. Elle a souvent été présentée comme une alternative à la théorie de la sélection de la parentèle pour justifier l'évolution de l'eusocialité chez les hyménoptères. Il s'agit là d'un raisonnement erroné, pour au moins deux raisons. Premièrement, la manipulation parentale implique des interactions sociales entre des individus apparentés ; elle relève par conséquent de la théorie de la sélection de la parentèle. Elle peut en effet se justifier par des arguments génétiques. Ainsi, ses promoteurs estiment que tout gène d'un descendant conduisant ce dernier à se rebeller contre ses parents, deviendrait désavantageux quand le descendant deviendrait lui-même parent, puisque ce gène passerait dans sa descendance. Seules les lignées comportant des descendants dociles pourraient alors se maintenir, permettant la manipulation parentale. Deuxièmement, en situation de manipulation parentale, on doit s'attendre à ce que les descendants soient sélectionnés au cours de l'évolution pour résister à la pression maternelle. Une mutation permettant de déjouer les effets de la manipulation parentale se répandrait en effet rapidement dans les populations. La force de la pression sélective dépendra des trois paramètres clés qui caractérisent la sélection de la parentèle : les coûts, les bénéfices et la corrélation génétique entre les individus. En d'autres termes, le concept de manipulation parentale doit être considéré comme faisant partie intégrante de la théorie d'Hamilton.

La théorie de la manipulation parentale n'a été que rarement validée par l'expérimentation ou l'observation. L'exemple le plus remarquable est celui d'une petite abeille sociale archaïque, *Lasioglossum zephyrum*, qui vit dans des nids souterrains (Michener et Brothers, 1974). La reine contrôle les autres femelles adultes au moyen d'un comportement très simple : elle bouscule systématiquement ses congénères lors d'interactions agressives, ce qui aurait pour effet d'inhiber leur développement ovarien. Les individus les plus fréquemment battus sont justement ceux dont les ovaires sont les plus développés, donc ceux qui pourraient entrer en compétition avec la reine. Cette dernière s'efforce ensuite d'entraîner les ouvrières bousculées vers les profondeurs du nid, afin qu'elles participent à la construction et à l'approvisionnement des cellules où la reine a pondu. Chez les espèces plus spécialisées, les reines n'auraient plus à contraindre les ouvrières par la force. Ainsi, chez l'abeille domestique et la majorité des

espèces de fourmis, les reines émettent une phéromone royale inhibitrice, composé chimique qui empêche l'ovogenèse chez les ouvrières (cf. chapitre 4).

L'existence d'une phéromone agissant directement sur la physiologie des ouvrières, en inhibant leur développement ovarien, a longtemps constitué un argument crucial pour les adeptes de la manipulation parentale. Une fois encore, une telle interprétation semble aujourd'hui erronée. Il est en effet probable que l'émission du signal inhibiteur royal ne relève pas d'un phénomène de manipulation parentale, mais qu'il corresponde à un *signal honnête* informant les ouvrières de la présence d'une reine hautement fertile dans le nid (Keller et Nonacs, 1993). Dans ces conditions, compte tenu de la fertilité incomparablement supérieure de la reine à celle potentielle des ouvrières, il serait alors plus bénéfique pour la reine *et* pour les ouvrières que ces dernières ne se reproduisent pas directement, mais optimisent la productivité de la colonie en réalisant les tâches logistiques nécessaires à son essor. À ce jour, aucun argument empirique tangible ne permet de faire la distinction entre l'hypothèse de la manipulation parentale et celle selon laquelle la sélection naturelle aurait favorisé des descendants qui se laissent manipuler par leur mère, de façon à mieux propager leurs gènes via leurs sœurs. Cependant, la plus grande valeur heuristique de la sélection de la parentèle rend cette hypothèse la plus crédible.

2.5.2. Parasitisme social

Certains auteurs ont ajouté à la manipulation parentale une dimension parasitaire par le biais d'un autre scénario (Charnov, 1978 ; Craig, 1979). Profitant de l'éloignement de ses filles (par exemple à la recherche de nourriture), une mère pourrait substituer ses œufs à ceux de ses descendants, remplaçant ainsi ses petits-enfants par ses enfants. Les filles ainsi « parasitées » ne seraient pas perdantes en fin de compte, puisqu'elles sont plus apparentées à leurs sœurs qu'à leurs propres descendants. Dans ces conditions, le désir des filles de résister à l'exploitation de la mère serait plus faible que celui de la mère à exploiter ses filles, si bien que les bénéfiques à rester dans le nid maternel seraient plus forts que le coût représenté par la conversion en ouvrière.

2.5.3. Théorie épigénétique

La *théorie épigénétique* proposée par West-Eberhard (1987 *b*) se veut une alternative à la théorie de la sélection de la parentèle, puisqu'elle écarte l'implication d'un gène de l'altruisme. S'appuyant sur sa connaissance des guêpes, l'auteur propose que l'eusocialité puisse évoluer à partir de groupes mutualistes, dans lesquels une forte compétition pour la reproduction suffirait à faire émerger une caste d'ouvrières stériles.

Les femelles dominantes amèneraient des femelles dominées à résorber leurs ovocytes, tout en continuant à soigner les larves du groupe. Dans ce contexte, la sélection de la parentèle ne jouerait aucun rôle dans la dissémination « d'allèles altruistes », mais elle se manifesterait par contre plus tard, pour maintenir le phénotype ouvrière. La sélection de la parentèle ne serait donc plus qu'un effet postérieur à l'apparition de la caste ouvrière.

2.5.4. Les bactéries endosymbiotiques

Certains auteurs ont également insisté sur le rôle potentiel des bactéries endosymbiotes sur l'évolution de la socialité (Hurst, 1997). Parmi celles-ci, les bactéries du genre *Wolbachia* appartenant au groupe des Rickettsies (ou alpha-protéobactéries) sont présentes chez plusieurs espèces d'arthropodes (Werren, 1997), dont un grand nombre de fourmis (Wenseleers *et al.*, 1998). Ces bactéries ont pour effet de modifier profondément le comportement reproducteur de leurs hôtes, afin d'accroître leur propre propagation. Leurs effets sont multiples ; elles peuvent induire des incompatibilités cytoplasmiques entre les cellules sexuelles, entraînant la production d'une descendance exclusivement mâle ou femelle, une reproduction strictement par parthénogenèse thélytoque, la féminisation d'embryons génétiquement mâles ou encore leur mort (Hurst, 1993 ; Stouthamer, 1997 ; Werren, 1997 ; Bourtzis et O'Neill, 1998 ; Charlat *et al.*, 2003). Chez les organismes à reproduction haplodiploïde, l'induction d'une incompatibilité cytoplasmique entre cellules sexuelles, suite à la présence de *Wolbachia*, conduit à la production quasi-exclusive de descendants mâles. Dans ces conditions, les femelles infectées auraient alors intérêt à rester dans le nid maternel et à élever leurs sœurs, avec lesquelles elles partagent un coefficient de parenté très élevé de 0,75. Quoique fort séduisante, cette hypothèse n'a reçu à ce jour aucun support expérimental. Par exemple, chez *Formica truncorum*, la plus ou moins grande abondance des *Wolbachia* chez les ouvrières est sans conséquence sur la valeur du sexe ratio bien que la production totale des sexués soit affectée (Wenseleers *et al.*, 2002 *a*). De plus l'infection est fréquemment perdue. Chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile*, une espèce envahissante, la disparition de la bactérie semble associée à la colonisation des nouveaux territoires. En effet, on la trouve en abondance dans les populations d'origine en Argentine alors qu'elle n'existe plus dans sept des huit populations étudiées dans des territoires envahis en Amérique, en Europe ou en Australie (Reuter *et al.*, 2005). Cette disparition pourrait résulter de modifications intervenues dans l'organisation sociale pendant ou après la migration (voir chapitre 15). Les paramètres permettant l'infection d'un nid à l'autre seraient rendus inefficaces.

2.5.5. Contraintes écologiques

Les contraintes écologiques expliquent l'émergence de la vie communautaire chez un grand nombre d'animaux (Aron et Passera, 2000). La saturation de l'habitat, la rareté des ressources, expliquent le comportement d'assistance chez les oiseaux mais aussi chez les mangoustes, les lycaons ou les chacals. Les rats-taupes vivent dans des milieux où règnent des conditions écologiques rigoureuses : températures excessives, ressources alimentaires limitées, sol sec difficile à creuser. Tous ces facteurs concourent à favoriser le groupement, puis l'élevage communautaire. Il est par conséquent fort probable que les contraintes écologiques aient aussi joué un rôle dans l'évolution de la coopération chez les hyménoptères. Toutefois, leur influence précise sur l'apparition et l'expression de la socialité chez ces derniers reste très mal connue.

3. La fourmi de feu : un exemple de structure sociale sous contrôle génétique

Au cours des deux dernières décennies, les progrès fulgurants de la biologie moléculaire ont permis de déterminer le ou les gènes impliqués dans la manifestation de certains comportements. Cependant, la correspondance directe entre les gènes et le comportement reste encore délicate à mettre en évidence. La difficulté est d'autant plus grande qu'il est rare qu'un comportement soit codé par un gène unique. Les gènes interagissent et l'expression d'un comportement est en règle générale le résultat d'un groupe de gènes. L'implication d'un processus génétique dans un comportement social n'a que très rarement été mise en évidence. Rothenbuhler (1964) a, le premier, démontré l'existence d'un comportement social sous effet génétique : le « comportement hygiénique » des abeilles. Certaines souches d'*Apis mellifera* savent lutter avec efficacité contre une maladie bactérienne du couvain, la loque américaine. Ces abeilles hygiéniques sont les seules à posséder deux gènes particuliers. L'un est responsable de la désoperculation (l'ouverture) des cellules contenant une larve infectée, l'autre de l'élimination de la larve malade.

C'est toutefois chez la fourmi de feu que l'implication d'un processus génétique dans un comportement social s'est révélée être la plus spectaculaire. Cette espèce a été introduite dans les années 1950 dans le sud des États-Unis, à partir du continent sud-américain. Alors que pendant plusieurs décennies seuls des nids monogynes ont été recensés, une forme polygyne possédant de nombreuses reines est apparue dans les années 1970. Monogynie et polygynie entraînent des variations considérables dans les traits de vie des deux formes

(Ross et Fletcher, 1985 *b* ; Ross et Keller, 1995 *a* et *b*). Le plus apparent est le mode de fondation. Les jeunes sexuées femelles des nids de la forme monogyne participent à de puissants vols nuptiaux au cours desquels a lieu l'accouplement, suivi d'une fondation de type indépendant. À l'inverse, les jeunes reines des nids de la forme polygyne s'accouplent volontiers dans leur nid de naissance et y restent, augmentant ainsi le nombre de reproductrices. Elles peuvent aussi participer à des vols nuptiaux, à l'issue desquels elles s'infiltrèrent dans une autre société polygyne pour s'y faire adopter. Leur fondation est donc toujours de type dépendant. D'autres différences existent entre reines des sociétés monogynes et reines des sociétés polygynes : par exemple, les premières sont toujours plus grosses que les dernières et leur fécondité individuelle est plus élevée.

Des analyses génétiques ont montré la présence d'un groupe de gènes, peut-être même d'un seul, codant pour une protéine *Gp-9* possédant deux allèles, dont la distribution obéit à une loi mendélienne simple. Curieusement, les reines de la forme monogyne sont toutes homozygotes pour l'allèle *B*. Elles sont donc de la forme *BB*. La situation est plus contrastée pour la forme polygyne. En effet, les jeunes reines ailées qui sont élevées dans ces nids présentent les trois génotypes possibles : *BB*, *Bb* ou *bb*. Pourtant, toutes les reines fécondées et fonctionnelles de la forme polygyne sont hétérozygotes *Bb* (Ross, 1992, 1997). Les reines homozygotes *bb* n'ont pas l'énergie nécessaire pour accomplir un vol nuptial et meurent très jeunes, avant d'être fécondées (DeHeer *et al.*, 1999). Quant aux reines homozygotes *BB*, elles sont éliminées par les ouvrières des nids polygynes dans lesquels elles cherchent à s'introduire après le vol nuptial. Keller et Ross (1993 *b*) ont récupéré de nombreuses reines fraîchement fécondées issues d'un nid polygyne, après le vol nuptial. Parmi ces reines, ils ont trouvé un mélange d'individus présentant le génotype *Bb* et *BB* pour le gène *Gp-9*. Ils ont alors introduit ces jeunes reines dans un nid de la forme polygyne. Quelques jours plus tard, toutes les reines homozygotes *BB* ont effectivement disparu et seules les reines hétérozygotes *Bb* ont été adoptées. Les causes de l'élimination brutale des jeunes reines *BB* ont été élucidées ultérieurement par Keller et Ross (1995, 1998) et Ross et Keller (1998). Puisque les reines fonctionnelles des sociétés polygynes sont hétérozygotes *Bb* et qu'elles s'accouplent avec des mâles porteurs de l'un ou l'autre allèle (*b* ou *B*), les ouvrières-filles appartiendront aux trois formes génotypiques possibles : *BB*, *Bb* ou *bb*. Comme pour les reines, celles qui sont homozygotes pour l'allèle *b* meurent très vite. Les ouvrières survivantes se répartissent en deux groupes comportementaux. Les unes qui portent l'allèle *b* (hétérozygotes *Bb*) sont des tueuses. Celles qui sont dépourvues de l'allèle *b* (homozygotes *BB*) sont tolérantes. Tout porte

à croire que les ouvrières porteuses de l'allèle *b* sont aptes à détecter cet allèle chez les reines et s'acharnent à éliminer celles qui en sont dépourvues (les reines *BB*) pour ne garder que celles qui le possèdent (les reines *Bb*). La raison pour laquelle les ouvrières *Bb* ne s'attaquent pas aux ouvrières *BB* est inconnue.

La capacité des ouvrières porteuses de l'allèle *b* à détecter les reines qui en sont dépourvues s'effectue dans un contexte chimique. Le gène *Gp-9* a été séquencé et s'avère tout à fait semblable aux gènes qui codent pour une protéine liée aux phéromones chez des papillons (Krieger et Ross, 2002). Ces protéines sont des constituants moléculaires qui jouent un rôle crucial dans le processus de reconnaissance chimique des partenaires. Elles sont actives dans le transport des molécules odorantes, entre les pores cuticulaires et leurs récepteurs. Il est donc tout à fait vraisemblable que les ouvrières de la fourmi de feu détectent les reines homozygotes pour l'allèle *B*, sur la base d'une production trop importante de phéromone. La production de phéromone constituerait donc le phénotype utilisé par les ouvrières dans le processus de reconnaissance (Keller et Ross, 1993 *b*, 1998). C'est la première fois que l'on peut ainsi identifier un gène *unique* responsable d'un comportement social complexe. Les ouvrières déterminent par le biais d'une action collective, marquée par la tolérance ou l'agression, quelles reines et combien parmi celles-ci seront autorisées à survivre et à se reproduire. Il est d'ailleurs possible de manipuler l'organisation sociale, en modifiant la fréquence des ouvrières porteuses de l'allèle *b*. Ross et Keller (2002) ont remplacé la reine d'une colonie monogyne (*BB*) par une reine issue d'une colonie polygyne (*Bb*), et vice-versa. L'adoption réussie, il faut attendre que la descendance de la reine adoptée se développe et remplace un certain nombre d'ouvrières d'origine. Pour vérifier si l'organisation sociale a été modifiée, les auteurs ont introduit une reine surnuméraire dans une colonie initialement monogyne mais devenue « comportementalement polygyne » grâce à la naissance d'ouvrières porteuses de l'allèle *b*. Cette société accepte de nouvelles reines, dès que le pourcentage des ouvrières *b* dépasse 10 p. 100. À l'inverse, une société qui à l'origine était polygyne se comporte comme une société monogyne lorsque la reine adoptée aura produit suffisamment d'ouvrières *BB* pour que le taux d'ouvrières résiduelles *b* tombe en dessous de 5 p. 100. Cette société élimine en effet toute reine surnuméraire. La structure sociale monogyne ou polygyne de la fourmi de feu est donc bien sous contrôle génétique et dépend de la fréquence de l'allèle *b* du gène *Gp-9* dans la colonie.

Les séquences *Gp-9* sont également responsables de l'organisation sociale polymorphique des espèces de *Solenopsis* présentes en Amérique du Sud (Krieger,

2004). En plus de *S. invicta*, trois autres espèces du même genre forment un clade sud-américain. Ce clade est divisé en deux clades frères. L'un comprend des espèces possédant l'allèle *b*, l'autre l'allèle *B*. D'une manière constante les reines des sociétés polygynes des quatre espèces sont porteuses d'un allèle très proche de l'allèle *b*. Celles des sociétés monogynes ne possèdent qu'un allèle voisin de la forme *B*.

4. Le succès des gènes, des individus ou des groupes ?

Le niveau d'organisation biologique auquel agit la sélection naturelle est resté longtemps controversé, parfois de façon virulente. Si la polémique est aujourd'hui modérée, le sujet reste néanmoins encore parfois disputé (Reeve et Keller, 1999). La question des niveaux de sélection est complexe. Elle fait intervenir des concepts et des développements mathématiques parfois confus, et toujours difficiles à appréhender. Nous simplifions ici à l'extrême son explication.

En théorie, la sélection naturelle peut agir à tous les niveaux de l'organisation biologique, depuis les gènes jusqu'aux communautés d'espèces. Elle peut aussi parfois agir simultanément à plusieurs niveaux. La question des entités sélectionnées se pose uniquement lorsqu'il existe un conflit d'intérêt entre les différents niveaux d'organisation. Si une adaptation est bénéfique pour un individu, celle-ci peut aussi bien profiter à l'espèce à laquelle il appartient, qu'aux organes qui constituent cet individu. La sélection naturelle agit alors simultanément à tous les niveaux : sur les gènes, les cellules, les organes, l'individu et le groupe auquel il appartient. À l'inverse, si un gène se reproduisant anormalement vite puise toutes les ressources cellulaires, ceci peut être avantageux pour le gène lui-même (au moins à court terme), mais peut mettre la cellule et éventuellement le porteur du gène en danger. La sélection naturelle agit alors au niveau de la cellule, ou de l'individu porteur de cette cellule, de manière à supprimer un tel comportement « égoïste » de la part du gène.

Longtemps, l'hypothèse de la sélection au niveau du groupe telle qu'elle a été formulée par Wynne-Edwards (1962, 1986) a prévalu. Selon cette théorie, le comportement des animaux est destiné à assurer le bien-être de l'espèce. Par exemple, une population qui surexploite son biotope court le risque d'en diminuer le niveau des ressources alimentaires, ce qui peut conduire à la disparition de la population. L'évolution aurait mis en place des mécanismes qui contribuent à limiter les naissances, les individus produisant alors moins de descendants qu'ils n'en sont potentiellement capables. Pour Wynne-Edwards, les groupes sont des populations (appelées *dèmes*) structurées, indépendantes et isolées, au

sein desquelles ont lieu les accouplements. Certains de ces dèmes sont constitués en majorité d'individus altruistes, qui limitent leur production pour le bien de l'espèce, alors que d'autres sont composés principalement d'individus égoïstes, qui refusent le contrôle des naissances. Selon Wynne-Edwards, la sélection est *interdémique*, c'est-à-dire qu'elle repose sur une compétition entre les dèmes. Les populations qui possèdent un maximum d'individus altruistes survivent mieux que celles composées en majorité d'individus égoïstes. Plusieurs évolutionnistes ont violemment critiqué cette conception de la sélection de groupe (Williams, 1966 ; Maynard Smith, 1964, 1976). Une des critiques majeures formulée à son encontre est que la sélection de groupe, telle que proposée par Wynne-Edwards, ne peut être stable au cours de l'évolution. Les tricheurs se comportant de manière égoïste, en ne respectant pas la règle du contrôle des naissances, se reproduiront mieux que les individus altruistes. Leur génotype se répandra plus rapidement dans chaque dème et conduira à l'élimination progressive des individus porteurs du génotype altruiste. À terme, chaque dème sera constitué d'individus égoïstes. Quant aux groupes formés uniquement d'individus altruistes, comment imaginer qu'ils ne seront jamais infiltrés par un immigrant égoïste?

En réaction à la théorie de Wynne-Edwards, plusieurs chercheurs prirent le parti inverse et accordèrent beaucoup d'intérêt à la sélection au niveau du gène. Comme nous l'avons évoqué précédemment, le plus farouche défenseur de cette conception a été Dawkins (1978). L'argument déterminant des avocats de la sélection sur les gènes repose sur le principe que ce qui change au cours de l'évolution, c'est la fréquence relative des gènes dans une population. Tout changement évolutif manifesté à un autre niveau de l'organisation biologique n'est que le résultat de la sélection naturelle sur les gènes. En effet, la sélection naturelle n'a aucune prise sur des caractères acquis car, par définition, ils ne sont pas héréditaires. La sélection naturelle ne peut modifier que la fréquence d'unités qui sont transmises de génération en génération. L'unité de sélection doit par conséquent être un instrument de l'hérédité qui soit très stable au cours du temps : il faut que cette unité de sélection soit transmise sous une forme identique de génération en génération. Ni le génome dans son ensemble, ni les chromosomes pris individuellement ne répondent à cette exigence, car ils peuvent être modifiés par les recombinaisons génétiques qui se produisent au cours de la méiose. Ce n'est pas le cas des gènes qui, excepté quelques cas rares de mutations, sont copiés de façon exacte à chaque génération.

L'observation raisonnée des sociétés d'insectes, et des fourmis en particulier, a pourtant fait rebondir le balan-

cier vers la sélection de groupe. Il est clair que pour une société, la valeur adaptative globale dépend de la performance de la totalité de ses composants et pas uniquement de celle de ses membres considérés individuellement. La société est un groupe d'individus dont les intérêts reproductifs convergent, même si des conflits peuvent parfois surgir au sein du groupe. C'est à Wade (1978) et D.S. Wilson (1975, 1980) que l'on doit une nouvelle conception de la sélection de groupe. Pour Wilson, à la différence de Wynne-Edwards, les groupes ne correspondent plus à des dèmes (ou populations) isolés les uns des autres. Chaque dème est composé de plusieurs groupes d'individus et la sélection procède entre ces groupes, *au sein* de chaque dème. Il s'agit par conséquent d'un processus de sélection *intradémique* (par opposition au modèle interdèmes de Wynne-Edwards). Ces groupes ne sont pas homogènes quant à leur composition en altruistes et en égoïstes. Au moment de la reproduction, des échanges se font entre les individus issus des différents groupes. Au gré de ce brassage, certains de ces groupes s'enrichissent aléatoirement en individus altruistes et d'autres en individus égoïstes. Dans ces conditions, D.S. Wilson et ses collaborateurs ont démontré mathématiquement que l'altruisme peut évoluer lorsque la productivité des groupes riches en individus porteurs du gène altruiste est supérieure à celle des groupes composés en majorité d'individus égoïstes. Individuellement, toutefois, un individu égoïste a plus de descendants qu'un individu altruiste. Il faut donc que le nombre des altruistes dans un groupe dépasse de beaucoup celui des égoïstes pour que la productivité de ce groupe l'emporte sur celle des autres groupes et permette au gène de l'altruisme de se répandre. La sélection entre les groupes au sein d'un dème doit l'emporter sur la sélection dans les groupes.

Si l'on considère les sociétés de fourmis, on doit se souvenir qu'il s'agit (presque) toujours de groupes familiaux, donc apparentés. La majeure partie de l'année, ces groupes sont relativement fermés aux individus issus des sociétés avoisinantes. Cependant, au moment de la reproduction, les sexués produits par toutes les sociétés de la population procèdent à un vol nuptial dont résulte un brassage génétique important. Par conséquent, chez les hyménoptères sociaux, la sélection de groupe implique de prendre en compte les liens de parenté et le fait qu'elle est intradémique. Sélection de groupe et sélection de parentèle ne doivent donc pas être opposées, mais considérées comme équivalentes ou complémentaires, comme le suggèrent les deux exemples qui suivent.

De nombreuses espèces de fourmis présentent un polymorphisme de la caste ouvrière : il existe au sein d'une même colonie des ouvrières de taille fort différente. On

peut considérer que la fréquence des tailles est le fruit d'une évolution issue d'une sélection au niveau du groupe (Oster et Wilson, 1978). La reine fondatrice et le(s) mâle(s) l'ayant fécondée sont porteurs de gènes qui amènent le couple à produire une proportion d'ouvrières de chaque taille (ou *caste-ratio*) optimale, en fonction de conditions écologiques particulières. Les sociétés qui respectent ce *caste-ratio* optimal sont avantagées et produisent plus de sexués que celles qui ne le respectent pas. La fréquence des gènes responsables du *caste-ratio* optimal va alors s'accroître au sein de la population. C'est exactement ce qui s'observe chez la fourmi champignoniste *Trachymyrmex septentrionalis*. Comme toutes les fourmis champignonistes, cette espèce se nourrit exclusivement d'un champignon cultivé dans le nid, sur une meule composée pour l'essentiel de feuilles broyées. La production en sexués est directement affectée par la distribution des tailles des ouvrières qui assurent la récolte des feuilles alimentant le champignon (Beshers et Traniello, 1994). Le profil du *caste-ratio* est donc la propriété du groupe dans son ensemble.

Le second exemple montre que l'évolution de l'altruisme peut être due à une sélection entre groupes, sans intervention de la sélection de la parentèle. Les reines fraîchement fécondées de la fourmi champignoniste *Acromyrmex versicolor* s'associent temporairement lors de la fondation (Rissing *et al.*, 1989). Ces reines ne sont pas apparentées et l'une d'elles sort régulièrement du nid pour fourrager (cf. chapitre 3). Cette tâche est bien sûr dangereuse pour son auteur, mais le surplus de nourriture qu'elle ramène au nid permet à la fondation d'obtenir plus rapidement ses premières ouvrières. La fondation est alors mieux armée pour lutter contre les fondations rivales, ce qui augmente ses chances de succès (Cahan et Julian, 1999). La reine altruiste subit un coût lié à ses sorties et au risque de prédation qu'elles représentent, mais son comportement favorisera son propre succès reproductif puisque la fondation à laquelle elle appartient a toutes les chances de perdurer.

5. Stabilité de l'eusocialité

Si l'eusocialité, marquée par un partage des rôles liés à la reproduction, atteint un sommet de l'évolution, il est légitime de s'interroger sur la possibilité de retours en arrière vers des structures sociales plus simples. Pour Wilson (1971 *a*), une telle éventualité semble peu probable, car les insectes eusociaux ont perdu des éléments de leur répertoire comportemental, sans doute très difficiles à reconquérir. La question d'une réversion possible a pourtant été posée par Gadagkar (1997). On peut imaginer avec cet auteur que rembobiner le film de l'évolution passerait par trois étapes : les ouvrières contestent le monopole reproducteur de la reine,

elles acquièrent le statut de reproductrices et finalement retournent à l'état solitaire.

Un tel scénario semble s'être produit chez les halictes. Ces petites abeilles peuvent être qualifiées de primitivement eusociales, car toutes les femelles sont susceptibles de s'accoupler et de se reproduire. Au sein d'un même genre, on rencontre des espèces pratiquant la vie solitaire et d'autres optant pour la vie eusociale avec partage de la reproduction. Parfois, la même espèce peut mener une vie solitaire ou une vie sociale, selon les conditions de l'environnement. C'est le cas d'*Halictus rubicundus* ou de *Lasioglossum (Evyllaenus) calceatum* (Yanega, 1997 ; Wcislo et Danforth, 1997). En montagne, la femelle pond dans des cellules qu'elle approvisionne en pollen, puis cesse toute activité. Les jeunes femelles et les mâles issues de cette génération unique s'accouplent et les femelles fécondées hivernent avant d'approvisionner et de pondre dans de nouvelles cellules au printemps suivant, d'une manière solitaire. Ces femelles ne dépassent pas le stade subsocial. En plaine, l'organisation sociale est typique de l'eusocialité. Les jeunes femelles issues de la première ponte se comportent en ouvrières. Elles récoltent du pollen et approvisionnent des cellules dans lesquelles la fondatrice continue à déposer un œuf. Plusieurs couvains d'ouvrières se succéderont ainsi avant l'hiver. Ce n'est qu'à partir des pontes les plus tardives qu'émergeront des femelles qui, après fécondation, hiverneront pour fonder une nouvelle société eusociale au printemps suivant. La phylogenèse de ces halictes a été étudiée à l'aide d'allozymes. Packer (1991) a montré que si l'eusocialité est un état ancestral, des réversions vers l'état solitaire ont pu se réaliser, en particulier pour l'espèce *Evyllaenus calceatum* (Wcislo et Danforth, 1997).

Cette éventualité n'est pas connue chez les fourmis et à vrai dire, semble difficilement envisageable chez de telles espèces hautement eusociales. En effet, si les halictes ont conservé une spermathèque et peuvent donc s'accoupler, cette possibilité est exclue pour la grande majorité des espèces de Formicidae. Selon Gadagkar (1997), il s'agirait d'un mécanisme préventif mis en place par l'évolution pour éviter un retour en arrière. Ce même auteur dénombre quatre autres mécanismes préventifs : l'existence d'un contrôle de la reproduction des ouvrières par les reines, celle d'une spécialisation morphologique poussée, celle d'un polyéthisme de caste et celle de l'homéostasie, c'est-à-dire la possibilité pour de nombreux insectes sociaux de réguler l'environnement de leur nid. Existe-t-il des espèces chez lesquelles ces mécanismes préventifs ne sont pas encore mis en place ? De nombreuses ponéromorphes pourraient être candidates à ce statut. Comme on le verra au chapitre 10, ces fourmis ont souvent perdu leur reine qui est remplacée physiologiquement par une

ouvrière capable de s'accoupler puisque ayant conservé une spermathèque. L'étude phylogénique réalisée par Baroni Urbani *et al.* (1992) montre que l'absence de reine est un état dérivé, justifiant de considérer ces fourmis comme représentant une étape intermédiaire dans une évolution réverse.

On connaît d'autres fourmis chez lesquelles les ouvrières se sont « révoltées » avec succès contre l'hégémonie royale en devenant les seuls reproducteurs de la société. Cette fois, les ouvrières ayant perdu leur spermathèque, leur reproduction passe par l'existence d'une

parthénogenèse thélytoque qui fait naître des ouvrières à partir d'œufs vierges. Deux de ces espèces, *Pristomyrmex pungens* et *Cerapachys biroi* ont perdu leur reine. La parthénogenèse thélytoque des ouvrières y est obligatoire. Chez *Cataglyphis cursor*, elle n'est que facultative car la reine existe encore. Leur cas sera étudié plus longuement au chapitre 4. Mais l'étape finale, qui à partir d'insectes hautement eusociaux comme le sont les fourmis conduirait à l'état solitaire, n'a jamais été réalisée. Ces fourmis ne représentent que des étapes intermédiaires dans la voie d'une réversion jamais atteinte.

3

Dissémination des gènes

La multiplication et la dispersion de leurs gènes constituent pour tous les êtres vivants un impératif. Ces processus essentiels pour la propagation de l'espèce sont responsables de multiples stratégies de reproduction chez les fourmis (Peeters et Ito, 2001). Schématiquement, on peut ranger ces stratégies en deux grands ensembles (Hölldobler et Wilson, 1977 a). D'une part, on connaît des espèces pratiquant la *fondation indépendante*, c'est-à-dire qu'une reine fraîchement fécondée, nourrissant elle-même ses premières larves est à l'origine d'une nouvelle société. À l'inverse, dans la *fondation dépendante*, la jeune reine se fait aider par des ouvrières. La fondation indépendante est le plus souvent associée à l'existence dans le nid d'une seule reine fonctionnelle ; c'est le système *monogyne*. Inversement, la fondation dépendante se rencontre généralement chez les espèces dont les sociétés possèdent plusieurs reines pondueuses ; c'est le système *polygyne*.

Les deux stratégies que l'on vient de définir obéissent à des buts opposés : disperser ses gènes le plus loin possible pour conquérir de nouveaux biotopes, plutôt espacés les uns des autres, ou au contraire densifier l'occupation d'un territoire plus restreint, en occupant toutes les niches disponibles. Disperser le plus loin possible passe par l'existence d'un *vol nuptial*, seul capable de transporter les sexués femelles loin de leur nid de naissance. Les dangers rencontrés pendant le vol et les premières étapes de la fondation indépendante amènent les sociétés à produire un grand nombre de sexués, dont seuls quelques-uns établiront une nouvelle colonie. À l'inverse, la fondation dépendante est souvent associée à une impossibilité de pratiquer un vol nuptial puissant, soit pour des raisons anatomiques (réduction, voire absence des ailes chez au moins un sexe), soit pour des raisons physiologiques (manque de substances énergétiques). Les risques étant moins grands dans la fondation dépendante, les espèces qui la pratiquent n'ont pas besoin d'investir dans un aussi grand nombre de sexués.

Cette dualité dans les stratégies de reproduction, disséminer au loin ou saturer son environnement proche, se retrouve partout dans le monde animal, mais elle est

rarement aussi apparente que chez les fourmis. Alors qu'un seul nid de la fourmi de feu, comptant environ 200 000 ouvrières, envoie à la conquête de nouveaux territoires des milliers de reines vierges en un seul été, une colonie de fourmis voyageuses d'Amérique tropicale, de même importance, n'élève jamais plus de six nouvelles reines, dont une ou deux survivront pour participer à la fission du nid-mère en seulement deux entités.

1. Dissémination lointaine

Historiquement, c'est la fondation indépendante qui a été découverte la première. C'est à Réaumur que l'on doit en 1731 la découverte de la signification du vol nuptial. Dans un mémoire qui ne sera publié qu'en 1928, il décrit les évolutions des sexués d'une fourmi rouge, sans doute *Myrmica rubra*. Il comprit tout à la fois que les reines prêtes à l'accouplement et les mâles étaient ailés, que « *c'est donc au milieu des airs que se doivent célébrer les nopces de ces fourmis* » ; revenues au sol les reines fécondées perdent leurs ailes et enfermées dans un « *poudrier* », elles pondent des œufs et soignent les premières larves. Réaumur avait même subodoré que durant cet élevage, les reines ne s'alimentaient pas, puisqu'elles « *ne semblèrent donc pas se soucier d'aller chercher les mets que je leur avois offerts...* ».

1.1. Vol nuptial et accouplement

Les observations de Réaumur ont été confirmées par de nombreux chercheurs. Le vol nuptial est un phénomène intrigant par la synchronisation avec laquelle il se produit pour un biotope particulier. Comme si toutes les sociétés d'une même espèce s'étaient donné le mot, elles laissent s'envoler leurs sexués le même jour, au même moment. Il en résulte des nuages de fourmis ailées, d'une extrême densité, que tout le monde a pu remarquer. Et qui ne sont pas parfois sans inquiéter : il y a quelques années, les responsables du pèlerinage du 15 août à Lourdes faisaient part du dégoût éprouvé par les fidèles irlandais ... quand les fourmis ailées (*Lasius niger*) tombaient en masse dans

les verres de bière des pèlerins les moins assidus, désertant pour quelques moments le sanctuaire sacré au profit des bistrotts du coin.

La synchronisation du vol nuptial est due à la conjonction de plusieurs paramètres climatiques (Kannowski, 1959). Chez la fourmi de feu, une espèce bien étudiée (Morrill, 1974 ; Milio *et al.*, 1988), le vol nuptial a lieu principalement au printemps et en automne, 24 heures après qu'une pluie abondante ait rendu l'atmosphère très humide. En début d'après-midi, quand la température de l'air oscille entre 25 et 29 °C et que l'humidité varie de 45 à 55 p. 100, les ouvrières ouvrent des trous au sommet des dômes qui abritent leurs colonies. Encore faut-il que le vent ne souffle pas au-delà de 8 km à l'heure. Elles sortent en masse, excitées par une phéromone émise par les glandes mandibulaires des sexués (Alonso et Vander Meer, 1997). Chez *Camponotus herculeanus*, les mâles doivent émettre une phéromone analogue puisqu'il suffit de leur écraser la tête pour provoquer l'envol des femelles (Hölldobler et Maschwitz, 1965). Les glandes mandibulaires des mâles d'*Atta* et d'*Acromyrmex* émettent une phéromone semblable (Vander Meer et Alonso, 1998). Suivant de peu leurs ouvrières, les ailés de la fourmi de feu sortent à leur tour et grimpent sur des brins d'herbe qui leur serviront de piste d'envol. Pendant une vingtaine de

minutes les sexués, d'abord les mâles, s'élançant dans les airs. Le nombre de sexués émergeant de tous les nids est tel, que la densité de ces ailés est estimée à 462 000 individus par hectare (Morrill, 1974). Les mâles forment des nuages ovoïdes d'environ 2 mètres de large sur 5 de long. Ces nuages s'élèvent jusqu'à une centaine de mètres d'altitude, tout en étant déplacés horizontalement par les courants d'air. Les *gynes* volent entre 60 et 120 mètres d'altitude (Markin *et al.*, 1971). C'est lorsque les sexués sont à environ 2 mètres du sol que l'accouplement a lieu. Les femelles pénètrent individuellement dans le nuage des mâles et planent sur place, jusqu'à ce qu'un mâle les saisisse. Le couple s'abat immédiatement au sol où la copulation dure moins de 10 secondes (Wuellner, 2000) (*figure 3.1*). Les femelles retombent au sol à environ 1,5 km de leur point d'envol, mais peuvent parcourir jusqu'à 10 km. Les observations de Duelli *et al.* (1989) concernent *Myrmica ruginodis* et deux espèces de *Lasius*, *L. brunneus* et *L. flavus*, qui forment aussi des essaims compacts, de femelles pour la *Myrmica*, de mâles pour les *Lasius*. En disposant des pièges à glu sur un pylône de 150 m de haut, ces auteurs montrent que l'altitude atteinte par les sexués se répartit sur toute la hauteur avec une fréquence plus forte pour les 50 premiers mètres. Les mâles volent toujours plus haut pour les trois espèces.



Figure 3.1 ■ *L'accouplement*. C'est pendant le vol nuptial que la plupart des fourmis s'accouplent comme ici la fourmi rousse des bois *Formica paralugubris*. Le mâle, noir, est dessus. La femelle, rouge et noire, est dessous. Noter que chez cette espèce les deux sexes ont à peu près la même taille. © par L. Keller avec son autorisation.

La synchronisation des vols d'accouplement peut être déclenchée également par la tombée du jour chez quelques espèces qui s'accouplent de nuit. C'est le cas d'*Atta texana* dont les sexués quittent leur nid très exactement 15 minutes avant le crépuscule (Moser *et al.*, 2004). Ces sexués possèdent des ommatidies et des yeux composés plus grands que ceux de l'espèce voisine *Atta sexdens* qui vole de jour et dont l'heure d'envol est moins précise. Le surdimensionnement de l'appareil optique a sans doute évolué pour assurer au vol nuptial nocturne un meilleur succès. Le vol d'accouplement nocturne et une synchronisation parfaite saturant l'environnement en sexués sont supposés diminuer les risques de prédation. Encore que les Indiens d'Amazonie capturent de nuit les sexués d'*Atta texana* à des fins alimentaires.

Ces types de vol nuptiaux, caractérisé par de grandes concentrations de mâles, sont qualifiés de « *male aggregation syndrome* » (Hölldobler et Bartz, 1985). Chez la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, 95 p. 100 des gynés sont ainsi fécondées (Markin *et al.*, 1971). Chacune reçoit environ huit millions de spermatozoïdes d'un seul mâle (Glancey et Lofgren, 1985 ; Tschinkel, 1987, 1998 a). Il est probable que les interactions entre mâles et femelles sont régies par des phéromones. On a pu montrer que les glandes mandibulaires des mâles de plusieurs espèces (*Acanthomyops*, *Lasius*, *Pogonomyrmex*) émettent des phéromones attractives. Chez les *Pogonomyrmex*, le composé dominant est le 4-méthyl-3-heptanone (McGurk *et al.*, 1966). Il est vraisemblable que lorsque les femelles se rapprochent des mâles, elles émettent à leur tour une phéromone qui attire et stimule ces derniers (Hölldobler, 1976 c).

Presque tous les insectes s'accouplent avec plusieurs mâles, pratiquant la *polyandrie* (Arnqvist et Nilsson, 2000). La plupart des insectes sociaux sont au contraire monandres, la femelle n'acceptant qu'un seul accouplement. Cette affirmation, d'abord fondée sur l'observation, a été confirmée par l'emploi de la génétique moléculaire. Brown et Schmid-Hempel (2003) recensent 85 espèces fourmis pour lesquelles la fréquence des accouplements est connue. Presque toutes s'accouplent une seule fois. Quelques espèces acceptent la contribution de deux mâles, mais la moyenne pour ces fourmis est toujours inférieure à deux accouplements (Boomsma et Ratnieks, 1996). La polyandrie pourrait alors être liée au phénotype de la reine : chez *Lasius niger*, ce sont les reines ailées les plus lourdes qui ont le plus de chances de s'accoupler plusieurs fois (Fjerdingstad et Keller, 2004).

La polyandrie régulière et obligatoire concerne quatre taxons. Les femelles des fourmis champignonnistes appartenant aux genres *Atta* et *Acromyrmex* sont toujours

multifécondées. Certaines reines d'*Acromyrmex octospinosus* s'accouplent avec 4 à 10 mâles (Boomsma *et al.*, 1999). Le genre *Pogonomyrmex* comprend quatre espèces majeures qui récoltent des graines dans les régions désertiques ou semi-désertiques du sud-ouest des États-Unis et du nord-est du Mexique. Toutes ces espèces monogynes pratiquent la multifécondation : *P. occidentalis* (Cole et Wiernasz, 2000 ; Wiernasz *et al.*, 2004), *P. barbatus* (Helms Cahan *et al.*, 2002 a), *P. rugosus* (Gadau *et al.*, 2003). La quatrième espèce du genre, *P. badius* est la seule à ne pas pratiquer le vol nuptial : les reines vierges sont fécondées à l'entrée de leur nid par des mâles de passage. C'est pourtant elle qui s'accouple avec la fréquence la plus élevée : jusqu'à 27 fois avec une moyenne de 11 partenaires (Rheindt *et al.*, 2004). Il faut noter que les ouvrières de *P. badius* sont les plus polymorphes du genre ce qui explique peut-être la forte polyandrie de cette espèce (voir chapitre 6). Le comportement reproducteur de *Cataglyphis cursor* est semblable à celui de *P. badius*. Les reines vierges ne s'envolent pas. Elles sont fécondées par au moins quatre mâles qui visitent les entrées de nids où elles stationnent (Percy *et al.*, 2004). Le record semble appartenir au taxon des fourmis nomades. En Amérique, la reine d'*Eciton burchelli* s'accouple entre 12 et 63 fois, la moyenne du nombre de partenaires s'établissant à 33 (Denny *et al.*, 2004). La fourmi légionnaire africaine *Dorylus (Anomma) molestus* est fécondée en moyenne par 17 partenaires (Kronauer *et al.*, 2004). Quel intérêt ces espèces ont-elles trouvé à s'écarter de la monandrie qui semble être l'état ancestral (Strassmann, 2001) ?

Il faut d'abord remarquer que les accouplements multiples nombreux concernent essentiellement des taxons dont les représentants forment de grandes (*Pogonomyrmex*) ou même d'immenses colonies aux mœurs hautement complexes (fourmis champignonnistes et fourmis nomades). Deux groupes d'hypothèses ont été proposés pour rendre compte de l'évolution de la polyandrie chez les hyménoptères sociaux (Crozier et Fjerdingstad, 2001).

Le premier met en évidence les avantages d'une diversité génétique accrue au sein des colonies (Crozier et Page, 1985 ; Keller et Reeve, 1994 ; Brown et Schmid-Hempel, 2003). Une variabilité génétique élevée permettrait d'augmenter la performance des colonies (1) en augmentant la résistance aux pathogènes (Sherman *et al.*, 1998 ; Schmid-Hempel et Crozier, 1999), (2) en assurant une division du travail plus efficace entre les individus de la société (Crozier et Page, 1985 ; Robinson et Page, 1988 ; Page *et al.*, 1995), et/ou (3) en facilitant l'adaptation aux modifications et aux contraintes écologiques (Crozier et Page, 1985). Ces hypothèses supposent donc l'existence d'une base

génétique à l'interaction hôte – parasites et un déterminisme génétique des performances des ouvrières dans les différentes tâches au sein des colonies. Chez *Pogonomyrmex occidentalis*, les colonies où les ouvrières sont les moins apparentées ont effectivement le plus fort taux de croissance (Cole et Wiernasz, 1999 ; Wiernasz *et al.*, 2004). La cause précise de ce phénomène n'est cependant pas encore déterminée. Wiernasz *et al.* (2004) suggèrent que la résistance aux agents pathogènes et de meilleures performances dans la division du travail peuvent expliquer les résultats observés. Des études expérimentales sur les bourdons ont montré que les colonies caractérisées par une forte variabilité génétique ont une production de sexués supérieure et un taux d'infestation par différentes espèces de parasites inférieur aux sociétés présentant une variabilité génétique réduite (Baer et Schmid-Hempel 1999). Des expérimentations réalisées chez la fourmi champignoniste *Acromyrmex echinator* qui pratique les accouplements multiples, montrent comme chez les bourdons ou chez l'abeille que la polyandrie améliore la résistance à des agents pathogènes. Hughes et Boomsma (2004) ont appliqué sur le corps d'ouvrières issues d'une même société des suspensions de spores de *Metarhizium anisopliae*, un organisme hautement pathogène. La durée de survie des ouvrières montre des différences qui ne peuvent être attribuées qu'à un degré de résistance variable aux spores. Les ouvrières ayant la même mère, la même taille, le même âge, leur seule différence est liée à l'origine paternelle comme le révèlent des analyses génétiques. Bien que l'on ignore les mécanismes qui rendent telle ou telle lignée paternelle plus sensible qu'une autre aux pathogènes, il est clair que la polyandrie joue un rôle favorable. On verra au chapitre 12 que les fourmis champignonistes utilisent la sécrétion antibiotique de leurs glandes métapleurales pour lutter contre les infections. On peut penser que les sécrétions produites par les ouvrières de la lignée paternelle résistante diffusent dans l'ensemble de la société par le biais des toilettes entre individus. Elles renforcent alors la résistance de l'ensemble des ouvrières. Denny *et al.* (2004) mettent aussi en avant la résistance aux infections pour expliquer le nombre exceptionnel d'accouplements chez la fourmi voyageuse *Eciton burchelli*. Les fourmis nomades, du fait de leurs déplacements permanents et de leur régime alimentaire constitué par d'innombrables proies, sont particulièrement exposées aux maladies et aux parasites. De plus, leur mode de reproduction par fission ne leur permet pas de se débarrasser des parasites encombrants. Exactement comme chez l'abeille, l'augmentation de la variabilité génétique pourrait être une contre-mesure favorisée par l'évolution pour résister à des agents délétères (Schmid-Hempel, 1998 ; Denny *et al.*, 2004). On remarquera aussi avec Kronauer *et al.* (2004) que les

fourmis nomades et l'abeille ont en commun deux particularités : les sociétés se reproduisent par fission et le sexe ratio est extrêmement biaisé en faveur des mâles. Ces caractères minimisent le coût des accouplements multiples : les mâles abondent ce qui limite le temps consacré à la recherche du partenaire et donc les dangers liés au temps passé en vol chez l'abeille. Chez les fourmis nomades, ce risque est nul puisque l'accouplement a lieu dans le nid.

L'augmentation de la variance génétique au sein des sociétés permettrait également (4) de limiter le fardeau génétique lié à la production de mâles diploïdes stériles (Page, 1980, 1986), ou (5) de réduire les conflits reproductifs opposant les reines aux ouvrières en ce qui concerne le sexe ratio de la descendance sexuée et l'origine des mâles (Starr, 1984 ; Woyciechowski et Lomnicki, 1987 ; Ratnieks et Boomsma, 1995). Cette dernière hypothèse est largement développée au chapitre 5, lequel est consacré aux conflits sociaux.

Le second groupe d'hypothèses suggère que la polyandrie aurait été sélectionnée (6) afin d'accroître la réserve de sperme (Cole, 1983) ou (7) pour augmenter la compétition spermatique et, par-là, optimiser la qualité des gènes paternels dans la descendance (Crozier et Page, 1985 ; Keller et Reeve, 1995). Chez *Atta colombica*, l'accouplement multiple permet en effet aux reines d'augmenter la quantité de sperme disponible et leur productivité (Fjerdingstad et Boomsma, 1998). En revanche, chez l'abeille domestique *Apis mellifera*, les reines sont très productives, mais elles ne retiennent pas davantage de sperme que la quantité fournie par un unique mâle (Crozier et Page, 1985). L'hypothèse de la réserve spermatique semble également peu probable chez les espèces dont les reines ont une durée de vie courte ou une productivité limitée. Selon l'hypothèse de la compétition spermatique, la polyandrie devrait être associée à un biais de paternité dans la descendance de la reine. Un tel biais dans la représentation des différents pères parmi les filles a été décrit chez les fourmis *Acromyrmex octospinosus* (Boomsma *et al.*, 1999) et *A. echinator* (Bekkevold *et al.*, 1999), mais il semble absent chez les abeilles (Haberl et Tautz, 1998). Enfin, la polyandrie pourrait avoir été retenue au cours de l'évolution (8) car il peut être plus coûteux de résister aux avances des mâles que de s'accoupler (Thornhill et Alcock, 1983). Plusieurs observations suggèrent que cette hypothèse est peu probable chez les hyménoptères sociaux. Chez la fourmi *Cataglyphis cursor*, les jeunes femelles sexuées sortent du nid à plusieurs reprises pour s'accoupler avec différents mâles (Lenoir *et al.*, 1988). Dans la même optique, les reines d'*Apis dorsata* effectuent plusieurs vols nuptiaux successifs (Tan *et al.*, 1999). L'accouplement multiple semble donc relever d'un choix plutôt que de la contrainte par

les mâles. Chez le bourdon *Bombus terrestris*, les reines sont d'ailleurs capables de chasser les mâles indésirables ainsi que de fermer leur orifice génital (Duvoisin *et al.*, 1999).

À ce jour, l'influence spécifique de ces différentes interprétations quant à l'évolution de la polyandrie chez les insectes sociaux et les fourmis en particulier reste encore largement méconnue. Peut-être la résistance aux maladies et l'amélioration des performances comportementales grâce au polymorphisme sont-ils actuellement les facteurs les plus crédibles (Keller, 1995 *a*).

1.1.1. Fondation claustrale

La fondation d'une nouvelle société est l'événement le plus risqué de l'histoire de la fourmilière. Parmi les centaines ou les milliers de gynes qui participeront à un vol nuptial, combien parviendront à établir leur colonie ? La prédation exercée pendant la phase aérienne par les oiseaux est importante. Sur les îlots de la lagune de Venise, le vol nuptial de la fourmi jaune *Lasius flavus* est marqué par l'apparition de concentrations de mouettes, qui font un festin des fourmis ailées (Tagliapietra, 1992). L'atterrissage est encore une nouvelle épreuve. Sur le Campus de l'Université Paul-Sabatier à Toulouse, les femelles de *Solenopsis fugax* qui se posent sur le capot d'une voiture de couleur sombre stationnée depuis plusieurs heures en plein soleil, grillent sur place. Celles qui ont la chance d'atterrir sur une voiture blanche, dont les tôles sont un peu moins chaudes, sont épargnées. D'ailleurs ces sexués sont plus attirés par des structures claires (allées cimentées, bordures de trottoir, voitures etc.) que par un environnement sombre. Au sol, les jeunes reines fraîchement fécondées rencontrent d'autres prédateurs, dont les plus redoutables sont des ouvrières de fourmis. Les araignées, les lézards ne sont pas en reste. Débarrassée de ses ailes, la jeune reine se met en quête d'un trou ou d'une crevasse dans laquelle elle s'engouffre (figure 3.2). Même une fois dans son terrier, la jeune fondatrice a toutes les chances d'être attaquée par divers prédateurs dont les plus importants sont encore les fourmis. Dans des expériences de terrain, Nichols et Sites (1991) ont montré que les ouvrières de plus de 15 espèces de fourmis attaquent et tuent des fondatrices de la fourmi de feu, les plus dangereuses étant d'ailleurs des ouvrières conspécifiques. Les reines survivantes peuvent aussi subir un excès de sécheresse ou au contraire d'humidité, pour peu que le nid soit mal situé. Dans l'expérimentation que l'on vient de rapporter, aucune des 800 reines de la fourmi de feu surveillées n'a survécu plus de 28 jours. En milieu aride, la dessiccation est un risque mortel. Elle affecte particulièrement les espèces granivores souvent inféodées à ces biotopes. Les reines fondatrices de *Pogonomyrmex barbatus* qui creusent un sol sablonneux pour aménager leur ter-

rier subissent une abrasion de la cuticule. Il en résulte une perte d'eau considérable qui ne pourra être compensée par un apport extérieur. C'est une cause importante de mortalité (Johnson, 2000 ; Johnson et Gibbs, 2004).

Lorsque la jeune fondatrice a échappé à tous ces périls, le plus difficile reste à faire : pondre une première vague d'œufs, les faire éclore et nourrir les larves à partir de ses propres réserves, car la jeune reine mène désormais une vie cloîtrée (figure 3.3). Le terrier a été scellé par ses soins et elle n'en sortira plus. Cette claustration complète ayant pour corollaire une absence totale d'approvisionnement extérieur, la fondatrice doit trouver en elle-même, sans s'alimenter, les nutriments qui transmis aux larves, permettront l'alimentation et la croissance des larves.

La connaissance des mécanismes fondamentaux qui permettent le nourrissage de la première couvée est due à Janet (1907). Les muscles alaires désormais inutiles sont histolysés pour être recyclés dans le métabolisme. La fondatrice a également accumulé dans les semaines qui ont précédé l'envol des réserves sous forme de corps gras. Sa capacité à stocker est stupéfiante. Les graisses qui à l'émergence constituent 11 p. 100 du poids des femelles ailées de *Lasius flavus* en constituent 61 p. 100 le jour du vol nuptial, soit une augmentation de 45 p. 100 (Keller et Passera, 1989). Le poids sec des reines de la forme monogyne de la fourmi de feu passe de 4 mg à l'émergence, à 15,5 mg au moment du vol nuptial. Dans le même laps de temps, la teneur en lipides a augmenté de 78 p. 100 (Keller et Ross, 1993 *a*). D'ailleurs, les reines des espèces qui ne peuvent accumuler plus de 40 p. 100 de corps gras changent de stratégie et fondent de manière dépendante, comme on le verra plus loin.

Muscles alaires et corps gras sont le siège d'une intense activité métabolique qui produit des acides aminés utilisés non seulement pour nourrir les larves, mais aussi pour fournir l'énergie nécessaire aux activités d'accouplement, de dispersion ou de creusement du terrier. Les protéines de stockage localisées dans le corps gras et que l'on retrouve chez de nombreux insectes produisent autant, voire plus, d'acides aminés que les muscles thoraciques (Wheeler et Martinez, 1995). Ces mécanismes physiologiques sont sans doute déterminés génétiquement. Tian *et al.* (2004) ont identifié des gènes qui semblent impliqués dans l'apoptose programmée des cellules des muscles alaires ou dans le développement du système reproducteur, concomitant de la perte des ailes.

Les acides aminés destinés à nourrir le couvain suivent un chemin parfois détourné. Une minorité est régur-

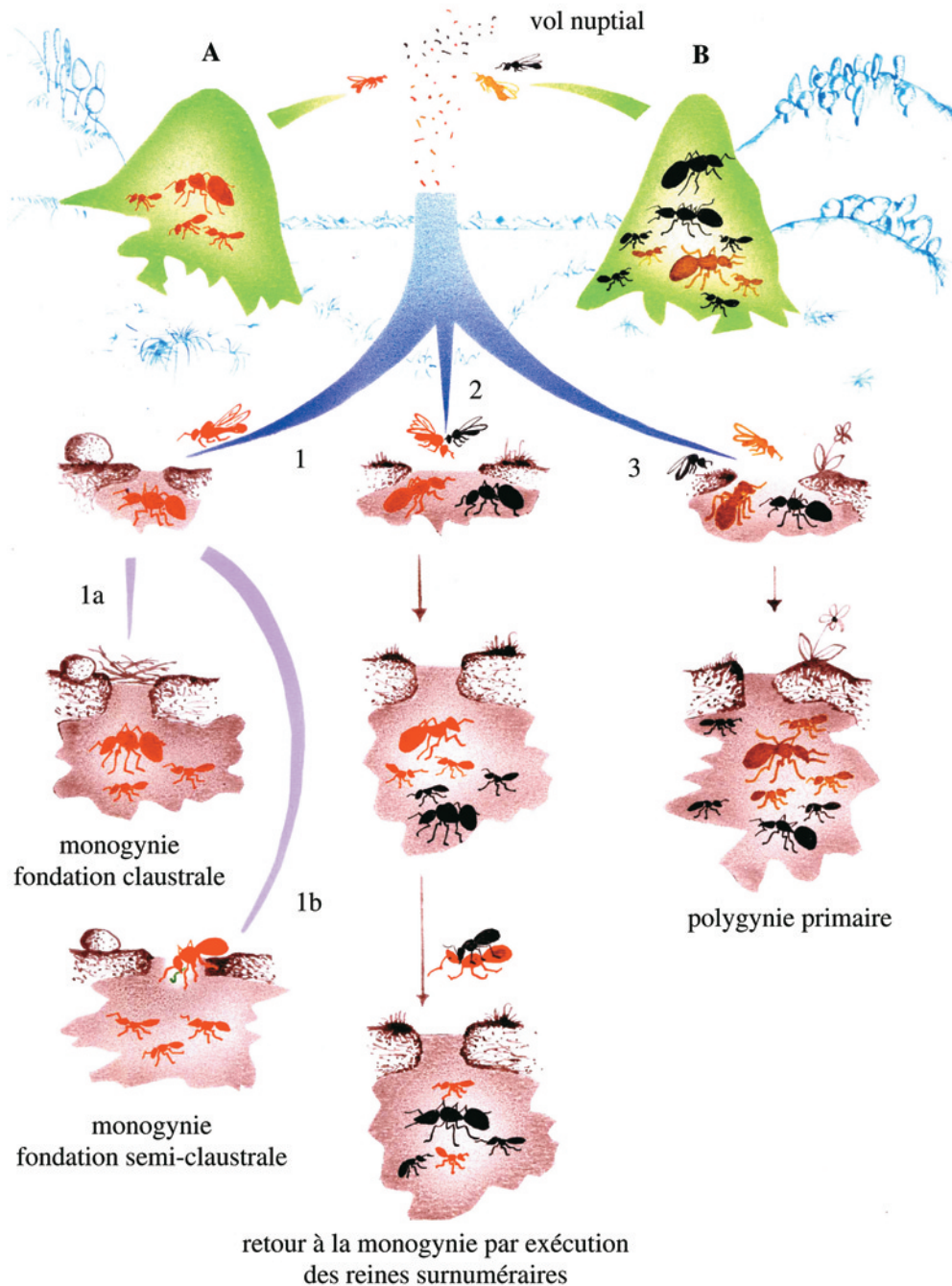


Figure 3.2 ■ *La fondation indépendante.* Dans la fondation indépendante, fréquente chez les espèces dont le nid présente une seule reine (monogynie), la jeune reine élève elle-même sa première couvée d'ouvrières en nourrissant les larves à partir de ses réserves énergétiques. La fondation est précédée par un vol nuptial qui permet l'accouplement des sexués ailés issus des nids verts A et B. Retombée au sol, la reine nouvellement fécondée peut suivre trois stratégies différentes.

1. Elle s'isole dans une chambre souterraine. C'est la fondation indépendante par *haplométrie*. Si elle ne ressort plus du nid, la fondation est qualifiée de *claustrale* (1a). Si elle sort régulièrement du nid pour chasser des proies, la fondation est qualifiée de *semi-claustrale* (1b).
2. Deux ou plusieurs reines s'associent dans une chambre souterraine. C'est la fondation indépendante par *pléométrie*. Bien que généralement non apparentées, les reines coopèrent jusqu'à l'émergence des premières ouvrières. Des combats les opposent alors jusqu'au retour à la monogynie.
3. Plus rarement, les reines unies dans une fondation par pléométrie ne se battent pas après la réussite de la fondation. On obtient une société à bourdon plusieurs reines par *polygynie primaire*.



Figure 3.3 ■ *La fondation claustrale.* Cette reine de la forme monogyne de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* entreprend de fonder de manière indépendante sa société. Elle a pondu une première vague d'œufs dont elle assure seule le développement. Elle nourrit les larves que l'on voit à droite de sa tête en leur régurgitant des nutriments et en leur offrant des œufs alimentaires. La fondation est assez avancée puisqu'il y a les premières nymphes dont une est manipulée par la reine. Les plus âgées sont de couleur brune. © par D. Cassill avec son autorisation.

gitée aux larves, mais la plus grande partie est convertie en œufs alimentaires. Le processus a été bien suivi chez la fourmi de feu (Cassill, 2002). La reine fondatrice pond donc deux sortes d'œufs. Les uns sont embryonnés et évoluent en larves, alors que les œufs alimentaires sont incapables d'éclore. À peine pondus, ils sont ingérés par les reines et leur contenu sera redistribué aux larves, à l'occasion des échanges trophallactiques. La reine est fort occupée par les soins aux œufs et aux larves. Elle lèche fréquemment les premiers et nourrit les dernières. Ces tâches occupent 65 p. 100 de son budget temps. Après l'émergence des premières ouvrières, son comportement changera rapidement : elle ne consacrera plus que 1 p. 100 de son temps au couvain et deviendra une « machine à pondre ».

D'autres modifications physiologiques marquent les premiers temps de la fondation. La partie du cerveau concernée par le traitement des images diminue de volume. La reine fondatrice ne verra plus la lumière du jour. Il est donc inutile qu'elle engage des dépenses métaboliques pour maintenir l'intégrité de cette partie du système nerveux (Julian et Gronenberg, 2002).

1.1.2. Fondation semi-claustrale

Toutes les reines n'ont pas la capacité de stocker suffisamment de réserves énergétiques avant le vol nuptial. C'est particulièrement vrai pour les représentants des sous-familles archaïques : chez les Prionomyrmecinae, les Myrmeciinae ou les ponéromorphes, le thorax des reines n'est guère plus large que celui de leurs ouvrières. De plus, ces reines n'ont pas les dispositifs anatomiques leur permettant de pratiquer des trophallaxies (cf. chapitre 1). Aussi, lors de la fondation, ces reines doivent sortir régulièrement de leur nid pour chasser de menues proies qui seront offertes aux larves (Peeters, 1997). Ce type de fondation qualifié de *semi-claustral* (Haskins, 1970) a été découvert par Wheeler (1933) en Australie chez des *Myrmecia* (figure 3.2). La quantification des protéines de stockage a permis à Hahn *et al.* (2004) de montrer combien le niveau des réserves énergétiques est lié au mode de fondation. Ces auteurs ont sélectionné cinq espèces de *Pogonomyrmex* qui récoltent des graines dans les biotopes arides de la Californie et de l'Arizona. *P. rugosus* et *P. maricopa* qui sont toujours totalement claustrales sont aussi les espèces qui possèdent le taux le plus élevé de protéines de stockage. *P. californicus* a une fondation toujours semi-claustrale. C'est elle, avec l'espèce parasite *P. anergismus*, qui a le taux le plus faible. Quant à *P. occidentalis* qui est facultativement semi-claustrale, le niveau de ses réserves est intermédiaire.

La fondation semi-claustrale est typique des ponéromorphes. Ainsi, la reine fondatrice d'une Amblyoponinae australienne, *Amblyopone australis*, ouvre périodiquement son nid et court sur le sol à la recherche de petites proies qu'elle tue ou paralyse d'un coup d'aiguillon. La proie ramenée au nid, la reine en donne des morceaux aux larves (Haskins et Haskins, 1951). La sortie des fondatrices est parfois programmée. Celle de *Myrmecia regularis* a lieu tous les soirs à 18 heures, la reine ne regagnant son nid qu'au petit matin, sans oublier de fermer l'ouverture derrière elle (Haskins et Haskins, 1950 a). Ce n'est que bien après l'émergence des premières ouvrières que les reines resteront confinées dans leur nid, occupées à la seule ponte. Même dans le cas de *Brachyponera senaarensis*, une espèce qui se nourrit essentiellement de graines, ce qui est rarissime chez les ponéromorphes, la fondatrice doit pouvoir s'alimenter sur des proies animales et du miel

pour mener à bien l'élevage de la première génération d'ouvrières (Dejean et Lachaud, 1994).

Le régime alimentaire des larves est généralement complété par des œufs produits en grande quantité. Mais la plupart des ponéromorphes ne pratiquant pas la trophallaxie, ces œufs sont directement offerts aux larves et non ingérés d'abord par la reine, comme on l'a évoqué précédemment. Ces œufs ne sont d'ailleurs sans doute pas des œufs alimentaires, mais des œufs embryonnés en quelque sorte sacrifiés pour nourrir les larves. *Pachycondyla apicalis* est une Ponerinae néotropicale commune dans l'état du Chiapas au Mexique. Soigneusement étudiée au laboratoire par Fresneau (1994), la fondation des nouvelles sociétés révèle que jusqu'à 94 p. 100 des œufs sont ainsi dévorés par les larves, qui s'entredévorent aussi entre elles. Fresneau estime que la reine doit pondre et élever environ 70 œufs avant d'obtenir sa première ouvrière. C'est dire combien la fondation est difficile chez ces fourmis.

La difficulté de la fondation semi-claustrale est augmentée par les dangers auxquels s'expose la reine lors de ses sorties, même si elle préfère parfois des chasses nocturnes. Elle peut à tout moment faire une mauvaise rencontre, les prédateurs étant nombreux dans son environnement. Les risques de ne pas retrouver son nid diminuent encore les chances de succès. Il est clair que cette situation est certainement une condition ancestrale et que l'évolution a amené les fourmis des sous-familles plus récentes à sélectionner la fondation par claustration (Haskins et Haskins, 1950 *b* ; Peeters, 1997). Il s'agit d'une innovation retenue par les fourmis des sous-familles les plus évoluées (Bourke et Franks, 1995 ; Brown et Bonhoeffer, 2003). On ne peut qu'être frappé par la ressemblance de ce phénomène avec la fondation observée chez les guêpes sociales (Wheeler, 1933 ; Le Masne et Bonavita, 1969 *a*), ce qui rappelle la proximité phylogénique des Vespidae et des Formicidae.

Si l'évolution a favorisé le passage de la fondation semi-claustrale à la fondation claustrale, elle peut opérer aussi de manière rétrograde. On connaît en effet quelques espèces appartenant à des sous-familles dérivées (Formicinae, Myrmicinae), qui sont revenues à la fondation semi-claustrale. C'est le cas de *Manica rubida*, une myrmicine fréquente sur les terrasses caillouteuses qui bordent les torrents, dans le sud des Alpes françaises (Le Masne et Bonavita, 1969 *a* et *b*). Les fondatrices errent fréquemment à la surface du sol, s'emparant d'une proie qu'elles tuent d'un coup d'aiguillon. Ces proies sont ramenées au nid, déposées sur les larves, mais aussi consommées parfois par les fondatrices. L'avantage d'une telle situation pourrait se trouver dans

la taille plus petite de ces reines semi-claustrales puisqu'elles possèdent moins de réserves (Stille, 1996). Leurs sociétés pourraient produire un plus grand nombre de sexués pour une dépense énergétique équivalente (Hahn *et al.*, 2004). Cette claustration partielle, qui semblait exceptionnelle chez les sous-familles dérivées, se révèle en fait assez fréquente. Brown et Bonhoeffer (2003) ont listé 12 genres de myrmicines et deux genres de formicines groupant au total 28 espèces pratiquant ce mode de fondation. Elle semble obligatoire chez de nombreuses fourmis champignonnistes (Weber, 1972 ; Fowler, 1992). La fondation semi-claustrale se rencontre aussi chez des Formicinae des genres *Polyrhachis* (Lenoir et Dejean, 1994) et *Cataglyphis* (Fridman et Avital, 1983), sans que l'on sache avec certitude si elle est alors obligatoire ou facultative. C'est un mode de fondation régulier chez plusieurs Myrmicinae moissonneuses comme *Pogonomyrmex californicus* (Johnson, 2002) ou *Messor andrei* (Brown, 1999 *a*). Chez *Pogonomyrmex occidentalis*, la fondation semi-claustrale est obligatoire et son succès dépend de la taille de la reine. Wiernasz et Cole (2003) ont pu suivre sur le terrain (Colorado) le devenir des femelles essaimantes. Plus elles sont grosses et plus leur chance de survie est importante, sans que l'on sache très bien pourquoi. Peut-être les reines les plus grosses résistent-elles mieux à la dessiccation, la sécheresse étant importante dans le biotope étudié. Peut-être aussi leur grande taille les rend-elles moins vulnérables aux prédateurs lors de leurs sorties de fourrage (Gordon, 1999 *a*) ? Mais alors pourquoi les sociétés n'élèvent-elles pas uniquement de grandes femelles, gage de succès ? La réponse est peut-être à chercher dans les conditions qui président au vol nuptial. Les reines ailées parcourent des distances assez importantes pour s'accoupler sur des élévations de terrain. Des reines trop lourdes auraient des difficultés à parvenir à ces sites particuliers.

Dans d'autres circonstances, la fondation semi-claustrale apparaît secondairement, comme une réponse adaptative à des conditions écologiques locales (Peeters, 1997). Brown et Bonhoeffer (2003) ont utilisé dans un modèle mathématique divers paramètres, comme le risque de mortalité lors du fourrage ou la valeur des ressources alimentaires ramenées au nid. Ce modèle explique pourquoi le retour vers la fondation semi-claustrale est une option possible, dont la pertinence sera sans doute vérifiée chez un nombre de plus en plus grand d'espèces appartenant aux sous-familles dérivées.

1.2. Fondation par pléométrie

Lorsque les ouvrières issues du premier couvain d'une fondation claustrale ou semi-claustrale font leur appari-

tion, elles doivent sortir du nid pour récolter de la nourriture. Ces premières ouvrières, que l'on appelle des *minimes* car elles sont toujours de très petite taille, sont facilement tuées par les ouvrières des nids voisins, surtout ceux de la même espèce, puisqu'elles entrent en compétition directe avec ces nids. Elles recherchent en effet la même nourriture, aux mêmes endroits et aux mêmes heures. Au total, moins de 1 p. 100 des reines participant à un vol nuptial seraient en mesure de réussir leur fondation (Wiernasz et Cole, 1995). Chez la fourmi de feu, on estime que moins d'une reine sur mille conduira son nid à la maturité sexuelle et produira de nouveaux sexués (McInnes et Tschinkel, 1995). Le travail plus précis de Tschinkel (1992) donne une idée de la difficulté de l'entreprise. Cet auteur a surveillé la croissance des colonies de la fourmi de feu, sur un terrain d'environ 1 200 m² totalement vide de *Solenopsis*. Il estime entre 10 000 et 20 000 le nombre de jeunes reines fécondées qui ont atterri sur ce terrain. Quatre ans plus tard, il restait moins d'une douzaine de sociétés parvenues à maturité.

1.2.1. Difficultés de la fondation solitaire

Face à la difficulté de mener à bien une fondation solitaire, l'évolution a amené les fourmis à sélectionner diverses stratégies qui minimisent les dangers tout en autorisant la dispersion. La première consiste à bien choisir l'emplacement de son terrier. Offrons à des fondatrices de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* la possibilité d'installer leur fondation dans deux tubes contenant un peu de terre de rempotage (Kaspari et Vargo, 1994). Dans l'un des tubes, on a mélangé à la terre un peu de la terre excavée par une colonie adulte de la fourmi de feu. Soixante-dix-neuf p. 100 des fondatrices évitent le tube contenant la terre chargée de l'odeur d'une fourmière étrangère. On peut aussi mélanger à la terre de rempotage de la terre prélevée cette fois à l'entrée d'un nid de *Pheidole dentata*, un compétiteur des fourmis de feu. Cette fois l'effet est encore plus net. Aucune fondatrice ne s'installe dans un tube contenant la terre foulée par le *Pheidole*. Manifestement, les fondatrices choisissent une terre sans odeur de fourmis, donc un emplacement dépourvu de compétiteurs.

S'il est relativement aisé d'éviter la trop grande proximité du nid d'un compétiteur dont l'odeur a imprégné le sol avoisinant, il n'est pas possible d'éviter la présence proche des autres fondations. Or, la compétition est vive entre deux fondations. Logiquement, le vainqueur sera la société qui possède le plus grand nombre d'ouvrières à envoyer fourrager au moment des premières sorties. Pour se mettre dans cette situation favorable, plusieurs espèces pillent le couvain de leurs

concurrents (figure 3.4). Ce comportement, dont la réalité a été établie pour la première fois chez des fourmis granivores des déserts de l'Arizona (Rissing et Pollock, 1987 ; Gadau *et al.*, 2003), se retrouve chez la fourmi cosmopolite *Lasius niger*, mais aussi chez la fourmi de feu. Il intervient aussi bien lors de fondations par haplomérose que par pléomérose.

Chez *Lasius niger*, le phénomène a été suivi à la fois au laboratoire et sur le terrain, ce qui donne du crédit à l'information (Tschinkel, 1992). Au laboratoire, on place les reines fondatrices dans des tubes de verre fermés par du coton. Après la naissance des premières ouvrières, on introduit deux tubes dans une même arène et l'on ôte le bouchon de coton. Très vite, les minuscules ouvrières s'aventurent dans l'arène et découvrent le tube de l'autre fondation. Presque toujours, ce sont les ouvrières de la fondation la plus peuplée qui pénètrent dans le tube étranger. Les ouvrières résidentes n'offrent pas ou peu de résistance et les ouvrières intruses repartent en emportant entre leurs mandibules une nymphe, une larve et même parfois une ouvrière qui vient juste d'effectuer sa mue adulte. Le pillage du nid le plus faible s'accélère, car les ouvrières initiant le raid laissent derrière elles une trace chimique qui permet le recrutement de nouveaux congénères. Il arrive même que les ouvrières du nid pillé volent au secours de la victoire : elles rejoignent d'elles-mêmes le nid vainqueur, en emportant les dernières nymphes. Quant à la reine du nid vaincu, privée de sa cohorte de jeunes récolteuses, elle est condamnée à disparaître. Sa seule chance de laisser une descendance consiste à rejoindre elle aussi le nid vainqueur, ce qu'elle réalise parfois.

Les nymphes volées qui éclosent dans leur nouveau nid sont dépourvues d'odeur coloniale (cf. chapitre 7). Elles vont acquérir l'odeur du nid vainqueur, ce qui parachève leur intégration et augmente la force de fourragement. Un tel nid aura alors toutes les chances de remporter une seconde victoire, s'il vient à être confronté à une autre fondation. Et bien évidemment, plus un nid remportera de victoires, plus il augmente sa population et plus il est susceptible de remporter la prochaine confrontation. Tschinkel (1992) a localisé sur le terrain environ 80 fondations de la fourmi de feu, juste après un vol nuptial. D'emblée, trois nids se montrent particulièrement actifs dans les raids de pillage. Au fur et à mesure que les jours s'écoulent, le nombre de fondations diminue, pillées les unes après les autres. Au plus fort des combats, les pistes suivies par les ouvrières mesurent 70 mètres de long. Trente-huit jours plus tard, les opérations de pillage cessent. Des 80 fondations de départ, il ne subsiste plus que deux nids qui ont donc agrégé le contenu des 78 nids vaincus.

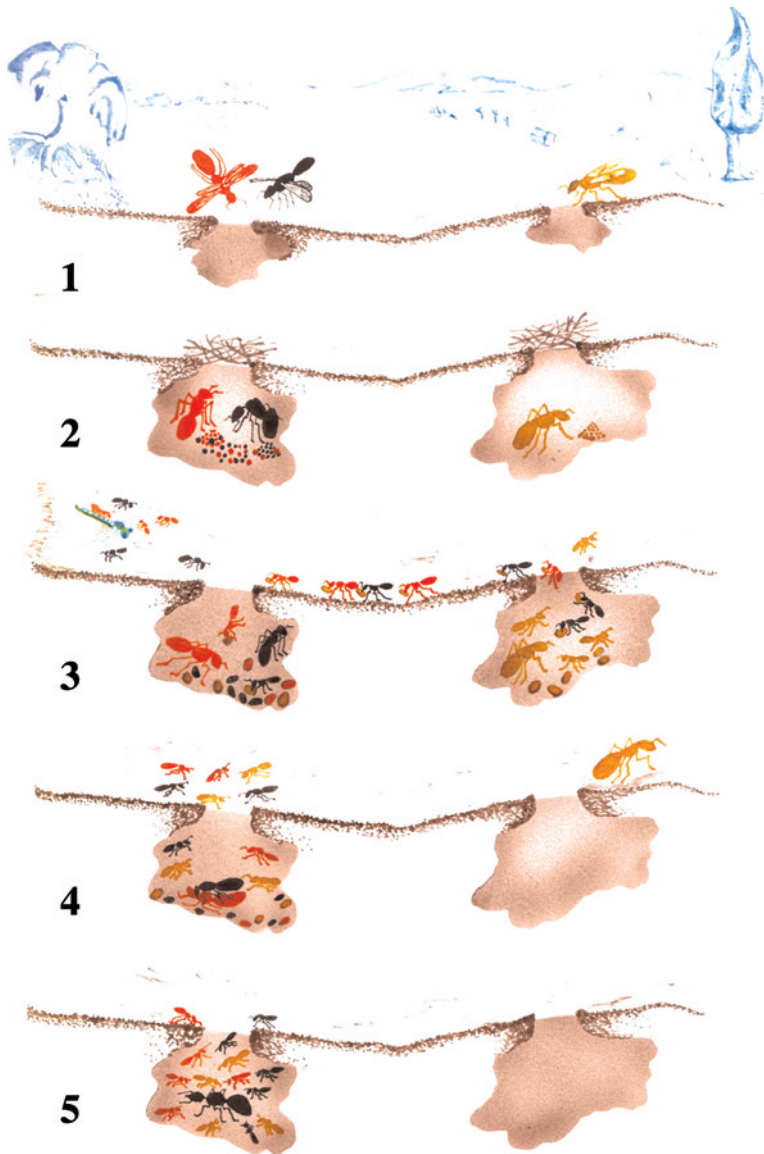


Figure 3.4 ■ Pillage du couvain et pléométrie. La concurrence est vive entre fondations voisines. Pour améliorer leurs chances de succès, plusieurs fondatrices appartenant à la même espèce peuvent s'associer temporairement, le temps de la fondation (*fondation par pléométrie*). C'est ce que font les reines rouge et noire du dessin (étapes 1 et 2). Cette coopération permet d'obtenir des ouvrières plus rapidement et en plus grand nombre que les fondations concurrentes et donc de monopoliser les sources de nourriture. Pour obtenir encore plus d'ouvrières, les jeunes ouvrières de la fondation pléométrique de gauche peuvent pénétrer dans une fondation moins avancée (fondatrice jaune à droite) et en voler les nymphes qu'elles ramènent dans leur propre nid (étape 3). La fondation réussie, les reines de la fondation pléométrique cessent leur coopération et s'entrebattent jusqu'à la mort des reines excédentaires (étape 4). Il y a ainsi retour à la monogynie. Ici, c'est la reine noire qui a triomphé (étape 5), démarrant son nid avec l'aide de ses propres filles (ouvrières noires), de celles de la co-fondatrice malheureuse (ouvrières rouges) et de celles de la fondation pillée (ouvrières jaunes). Quant à la reine (jaune) de la fondation pillée, elle quitte son nid et essaye de se faire adopter par une autre société (étape 4).

1.2.2. La solution : la fondation par coopération

L'élément clef de la réussite d'une fondation indépendante est donc le nombre d'ouvrières issues de l'élevage du premier couvain. Pour y parvenir les reines venant de s'accoupler et de perdre leurs ailes se rejoignent dans une seule chambre pour tenter une fondation par *pléométrie* (figures 3.4 et 3.5). Habituellement, comme on le verra plus loin, la coopération des fondatrices est limitée à l'élevage des premières ouvrières. Dès leur émergence, les reines se battent jusqu'au retour à la monogynie.

La pléométrie est un phénomène courant chez la fourmi à miel *Myrmecocystus mimicus*. Cette espèce est bien connue pour posséder des ouvrières spécialisées dans le stockage des matières sucrées, qu'elles

emmagasinent dans leur abdomen gonflé comme un petit grain de raisin. Cette espèce rigoureusement monogyne est commune dans des biotopes semi-désertiques de l'Arizona. Un ou deux jours après le vol nuptial, plus de 80 p. 100 des chambres creusées, puis fermées par les fondatrices, contiennent non pas une seule reine mais deux à quatre (Bartz et Hölldobler, 1982). Ces reines ne sont pas apparentées et l'on peut facilement créer une association au laboratoire en réunissant deux ou trois femelles capturées à des kilomètres de distance. La cohabitation est parfaite. Les œufs pondus sont regroupés en un seul amas et toutes les femelles en prennent soin en les léchant. Il y a donc une coopération totale dans l'élevage de cette première couvée. Les choses changent brutalement lors de l'émergence des premières ouvrières. Les reines apparaissent s'ordonner selon une ligne qui s'étire du cœur



Figure 3.5 ■ *La pléométrie*. Afin d'obtenir un meilleur succès reproductif, plusieurs reines peuvent s'associer temporairement pendant les premiers stades de la fondation. C'est la pléométrie. C'est ce que viennent de faire trois jeunes fondatrices de la forme monogyne de la fourmi de feu *Solenopsis invicta*. Elles élèveront en commun les larves issues de leur ponte commune ce qui accélérera l'émergence des premières ouvrières et en augmentera le nombre. La jeune société sera ainsi mieux armée pour faire face à la compétition des autres sociétés. Toutefois, dès l'émergence des premières ouvrières, les reines se battront entre elles et il y aura très rapidement un retour à la monogynie par exécution des reines surnuméraires. © par D. Cassill avec son autorisation.

du nid, à proximité du couvain, jusqu'à son entrée. Plus les reines sont éloignées du couvain, moins elles sont alimentées par les jeunes ouvrières. Les plus maigres seront même expulsées du nid et finiront par mourir de faim. Au bout de quelques semaines, il ne reste plus qu'une seule reine dans le jeune nid.

Le retour à la monogynie est une règle générale dans ces fondations pléométriques, même si les conditions qui accompagnent ce phénomène sont souvent plus violentes. Chez la fourmi noire de nos jardins (Sommer et Hölldobler, 1995), chez la fourmi de feu (Rissing et Pollock, 1988) ou chez de nombreuses moissonneuses (Tschinkel et Howard, 1983 ; Rissing et Pollock,

1987), les ouvrières agressent les reines surnuméraires, les mordent et les tuent. Il arrive même que les reines se battent entre elles. Quoiqu'il en soit, que l'opération s'effectue en douceur ou au contraire avec violence, on retrouve après quelques semaines une société possédant une seule reine reproductrice.

Quels sont les avantages procurés par la fondation coopérative ? Au laboratoire, le plus apparent concerne la survie de la fondation. Chez la fourmi à miel, la mortalité touche 71 p. 100 des fondations solitaires, mais seulement 16 p. 100 des fondations agrégeant trois reines (Bartz et Hölldobler, 1982). Le deuxième avantage concerne le nombre d'ouvrières produites à partir du premier couvain. Si les fondatrices solitaires qui survivent n'élèvent qu'une seule ouvrière à partir de leur premier couvain, les associations groupant trois reines en élèvent en moyenne huit. De plus, l'élevage est accéléré, puisque les premières naissances d'ouvrières ont lieu en moyenne 122 jours après le vol nuptial dans les fondations pléométriques, contre 206 jours dans les fondations haplométriques. Au total, la coopération pendant la fondation permet une meilleure survie, produit plus d'ouvrières et permet d'occuper le terrain plus tôt. C'est un avantage indéniable qui conduit les fondations par coopération à être les premières à entreprendre les raids de pillage du couvain. Habituellement victorieuses lors de ces raids qui les opposent à des fondations moins puissantes, elles augmenteront encore leur effectif, un gage de nouveaux succès.

Un scénario identique a été retrouvé chez la fourmi noire des jardins (Sommer et Hölldobler, 1995), la fourmi de feu (Adams et Tschinkel, 1995 c), ou encore une moissonneuse américaine (Rissing et Pollock, 1987). Il n'est pourtant pas le seul qui justifie la coopération temporaire entre des reines non apparentées. Le grain de sable est venu d'une observation faite dans la nature, à propos de la fondation d'une grosse moissonneuse américaine, *Messor pergandei*. Dans le désert du Sonoran, les fondatrices de cette espèce pratiquent la fondation par haplométrie ou par pléométrie. Grâce à des astuces d'élevage, Pfennig (1995) a eu la possibilité de suivre *in situ* l'avenir de ces fondations. D'une manière surprenante, les fondations coopératives ne survivent pas mieux que les fondations solitaires. De plus, Pfennig n'a jamais pu observer de raids de pillage. Pourquoi les reines unissent-elles alors leurs efforts, sans que cela améliore les chances de succès et sachant que toutes, sauf une, perdront la vie dans cette fondation ? L'hypothèse de Pfennig se réfère à ce qui se passe entre l'atterrissage des femelles ailées et leur plongeon dans une amorce de trou. Ces quelques minutes sont extrêmement dangereuses : petits rongeurs, lézards, fourmis, araignées et mille-pattes sont de redoutables prédateurs. De plus la chaleur est intense

dans ce milieu aride, où la température au sol dépasse souvent 45° C, ce qui augmente les risques de dessiccation. La meilleure chance de survie pour une jeune reine est donc de se précipiter dans un trou amorcé par une autre reine et de joindre ses efforts à ceux de la propriétaire du terrier, pour disparaître au plus vite de la surface du sol. La propriétaire partage le même souci de s'enfoncer au plus tôt sous terre et accepte l'aide au creusement. Cette hypothèse pourrait bien être la bonne, au moins dans le cas de *Messor pergandei*, car un autre travail montre que le degré de fondation par pléomérose varie selon un gradient qui épouse l'importance des précipitations. C'est dans les régions les plus sèches, donc les plus dangereuses, que l'on rencontre le plus de fondations coopératives (Helms Cahan, 2001). Une variation géographique comparable existe de manière encore plus nette pour *Pogonomyrmex californicus* (Rissing *et al.*, 2000). Dans l'Arizona, toutes les fondations sont haplomérotiques alors que dans le sud de la Californie, une région plus sèche, elles sont toujours pléomérotiques. L'existence de faibles précipitations pourrait bien être la force de sélection responsable des fondations groupées (Helms Cahan et Fewell, 2004), encore qu'une étude à une échelle plus fine ne vérifie pas cette hypothèse (Johnson, 2004).

Le retour habituel à la monogynie pose bien sûr la question du « bénéfice » obtenu par les reines qui disparaissent à ce moment de la fondation. On ne peut invoquer un rôle joué par la sélection de la parentèle puisque les reines associées ne sont pas apparentées. Il faut alors avec Adams et Tschinkel (1995 *c*) avancer que la probabilité de survivre pour une reine dans une association de n reines doit être supérieure à celle d'une reine fondant solitairement. C'est le cas de *Messor pergandei* que l'on vient de voir. Pour d'autres auteurs (Bartz et Hölldobler, 1982 ; Adams et Tschinkel, 1995 *b* ; Jerome *et al.*, 1998 ; Bernasconi et Strassmann, 1999), c'est l'existence d'une compétition intercoloniale vive qui justifie le maintien de la pléomérose.

Si globalement les reines d'une fondation pléomérotique ont ainsi plus de chances de survivre que leurs homologues d'une fondation solitaire, la survie à l'échelle individuelle passe par la réalisation d'un compromis. Lors des combats, c'est la reine la plus lourde qui a le plus de chances de l'emporter. Mais d'autre part, elle doit s'investir au maximum dans le succès de la fondation en engendrant le plus grand nombre possible de descendants, ce qui ne peut que la faire maigrir. Obtenir un grand nombre d'ouvrières pour dominer les fondations voisines, tout en perdant un minimum de poids pour remporter les batailles individuelles, conduit à ce que le nombre de descendants *per*

capita soit plus faible dans les fondations par pléomérose que dans les fondations solitaires (Waloff, 1957 ; Bartz et Hölldobler, 1982 ; Tschinkel, 1993 *b* ; Bernasconi et Keller, 1998). C'est pourquoi ces reines perdent proportionnellement moins de masse que leurs homologues solitaires. Les conditions qui permettent de désigner la reine vainqueur ont été analysées avec beaucoup de précisions chez la fourmi de feu *Solenopsis invicta* (Bernasconi et Keller, 1996 ; Bernasconi *et al.*, 1997). Comme chez les autres fourmis pratiquant la fondation pléomérotique, des combats opposent les reines peu après l'émergence des premières ouvrières, qui peuvent éventuellement achever la reine blessée. Quand on initie une fondation comprenant deux reines de poids égal, c'est celle qui a le moins maigri pendant la fondation, donc celle qui est la plus lourde le jour du combat, qui l'emporte. Mais c'est aussi cette reine qui a produit le plus de descendants. La reine victorieuse se trouve à la tête de deux cohortes d'ouvrières, dont la plus importante est constituée par ses filles. Comment expliquer que la reine la plus lourde, qui devrait donc avoir le moins investi dans la descendance, engendre le plus d'ouvrières ? Pour réduire la perte de poids, la reine victorieuse n'a qu'une solution : dévorer davantage d'œufs alimentaires que son associée—adversaire. En consommant les œufs alimentaires produits par les deux reines, le futur vainqueur trouve l'énergie nécessaire pour à la fois pondre plus que sa concurrente et perdre moins de poids. Cette hypothèse a le mérite de ne pas figer à l'avance le résultat. On comprendrait mal que des reines s'associent et coopèrent dans une fondation, si l'une des deux avait la certitude d'être éliminée plus tard. En fait, chaque partenaire entrant dans une association (1) diminue les risques d'être éliminé avant même de démarrer la fondation, (2) augmente considérablement les chances de succès de la fondation, et (3) peut espérer être le vainqueur d'une union provisoire, en manœuvrant pour perdre un minimum de poids.

La fondation par pléomérose se termine parfois de manière moins violente. On connaît quelques exemples, rares, où les reines associées continuent leur coopération après l'émergence des ouvrières. La société devient alors polygyne par *polygynie primaire*. Le premier exemple est expérimental, puisqu'il a été réalisé au laboratoire. Mintzer (1987) a groupé par deux ou par trois de jeunes femelles de la fourmi champignoniste *Atta texana*, juste après le vol nuptial. Deux ans plus tard, la plupart de ces tandems ou triplettes ont réussi leur fondation, ayant élevé environ 10 000 ouvrières, sans jamais s'agresser. Bien sûr le nombre de réussites est supérieur à celui enregistré chez des fondations solitaires. De même, l'utilisation de marqueurs génétiques a permis de vérifier que des fondations pléomérotiques de *Pachycondyla cf. inversa* (Pone-

rinae), initiées sur le terrain, peuvent aussi aboutir à l'obtention de nids polygynes (Kolmer *et al.*, 2002).

L'existence de la polygynie primaire chez les ponéromorphes, dont on se souvient qu'elles pratiquent la fondation semi-claustrale caractérisée par la sortie régulière de la reine pour chasser, a permis aussi de découvrir un comportement curieux. Quand on réalise des fondations associant deux ou trois reines de *Pachycondyla villosa*, on remarque que c'est toujours la même reine qui sort régulièrement du nid pour ramener une proie, alors que les autres assurent la garde du couvain. Toutes les reines pondent, mais on comprend aisément que les reines qui restent au nid courent moins de risques que celle qui assure l'intendance au cours de ses sorties. C'est à l'issue de combats à coups d'antennes qu'une hiérarchie se met en place pour désigner la reine la moins chanceuse (Trunzer *et al.*, 1998). Quant à celles qui restent au nid, pour être mieux identifiées, elles produisent des hydrocarbures particuliers. Comme on le verra au chapitre 6, ces substances portées par la cuticule jouent un rôle fondamental dans la reconnaissance coloniale, celle des individus et celle de leur statut reproducteur. Ici, les reines dominantes synthétisent beaucoup plus d'hydrocarbures comportant 15 ou 17 atomes de carbone, que la reine promise à des activités dangereuses d'approvisionnement (Tentschert *et al.*, 2001). Cette spécialisation n'empêche pas la fondation d'évoluer favorablement, pour aboutir à une société polygyne par polygynie primaire avec disparition des combats (Trunzer *et al.*, 1998).

Le comportement des reines de la fourmi champignoniste *Acromyrmex versicolor* est semblable (Rissing *et al.*, 1989). C'est toujours la même reine qui sort du nid pour récolter des végétaux, qui serviront à confectionner le jardin sur lequel pousse le champignon symbiotique. Le succès de cette fondation par polygynie primaire est supérieur à celui obtenu par des fondations individuelles. Il est dû à une moindre mortalité des reines et non comme on aurait pu le penser, à l'obtention d'un plus grand nombre d'ouvrières (Cahan et Julian, 1999). Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, l'altruisme de la reine fourrageuse s'explique par les bénéfices qu'elle peut espérer d'un tel comportement. Ce comportement peut prendre, au moins expérimentalement, des aspects inattendus. On peut éliminer la reine fourrageuse, simulant un événement naturel : la disparition accidentelle de cette reine lors d'une sortie. Quelques jours plus tard, elle est remplacée dans sa fonction de fourrageuse par une des co-fondatrices. Mais si l'on empêche par un artifice expérimental la fourrageuse désignée de sortir, tout en maintenant les ouvertures du nid libres, cette reine apparaît alors comme un individu « tricheur ». Dans cette situation

les autres co-fondatrices refusent de sortir fourrager, ce qui entraîne la mort du nid par dépérissement du champignon. Pollock *et al.* (2004) assimilent ce comportement à une « punition suicidaire » dirigée contre l'individu tricheur. À première vue ce comportement est aberrant puisqu'il détermine la disparition de toutes les co-fondatrices. Toutefois, une simulation montre qu'à terme ce comportement est en réalité altruiste, car il empêche la multiplication des individus tricheurs dans la population ce qui aurait au cours de l'évolution des conséquences néfastes pour l'ensemble de la population concernée.

La complexité maximale se rencontre chez *Pogonomyrmex californicus*. À San Diego, en Californie, la population de cette moissonneuse pratique à la fois la fondation semi-claustrale et la pléométrie (Johnson, 2002). De plus, il n'y a pas retour à la monogynie mais obtention d'une société polygyne par polygynie primaire. Il s'agit chez cette espèce d'une évolution secondaire puisque les autres populations américaines pratiquent la fondation solitaire. On ignore encore les causes écologiques qui ont conduit cette population très limitée à adopter à la fois pléométrie, fondation semi-claustrale et polygynie primaire. Quoi qu'il en soit, ces comportements s'avèrent avantageux. Des mesures effectuées au laboratoire montrent que l'absence d'élimination des reines surnuméraires conduit ces dernières à élever un nombre d'ouvrières directement proportionnel à leur nombre dans la fondation, à la différence de ce qui est observé quand il y a retour à la monogynie. De même, la perte de poids est identique pour toutes les reines. Elle dépend uniquement de la quantité de nourriture trouvée lors des sorties de fourrage. Enfin, la survie est positivement associée au nombre de reines participant à la fondation (Johnson, 2004).

1.3. Infiltration

On a longtemps pensé que les sociétés de fourmis avaient une structure sociale simple, avec une ou plusieurs reines pondeuses et leurs ouvrières-filles. Ce schéma familial est largement remis en question, depuis que les techniques de la biologie moléculaire permettent d'établir de façon certaine la généalogie d'une fourmière. Dans de nombreux cas, il n'existe aucun lien de parenté entre les ouvrières du nid et la reine présente. On doit donc admettre qu'il y a eu remplacement de la reine ou des reines de la société considérée (Heinze et Keller, 2000) (*figure 3.6*). Le remplacement des reines est assez habituel chez des espèces modérément polygynes. Les reines polygynes ont une espérance de vie limitée, parfois moins longue que celle de leurs ouvrières. D'autre part, les reines recrutées sont souvent apparentées aux reines disparues, ce qui est la preuve que ce sont des filles de la société d'accueil

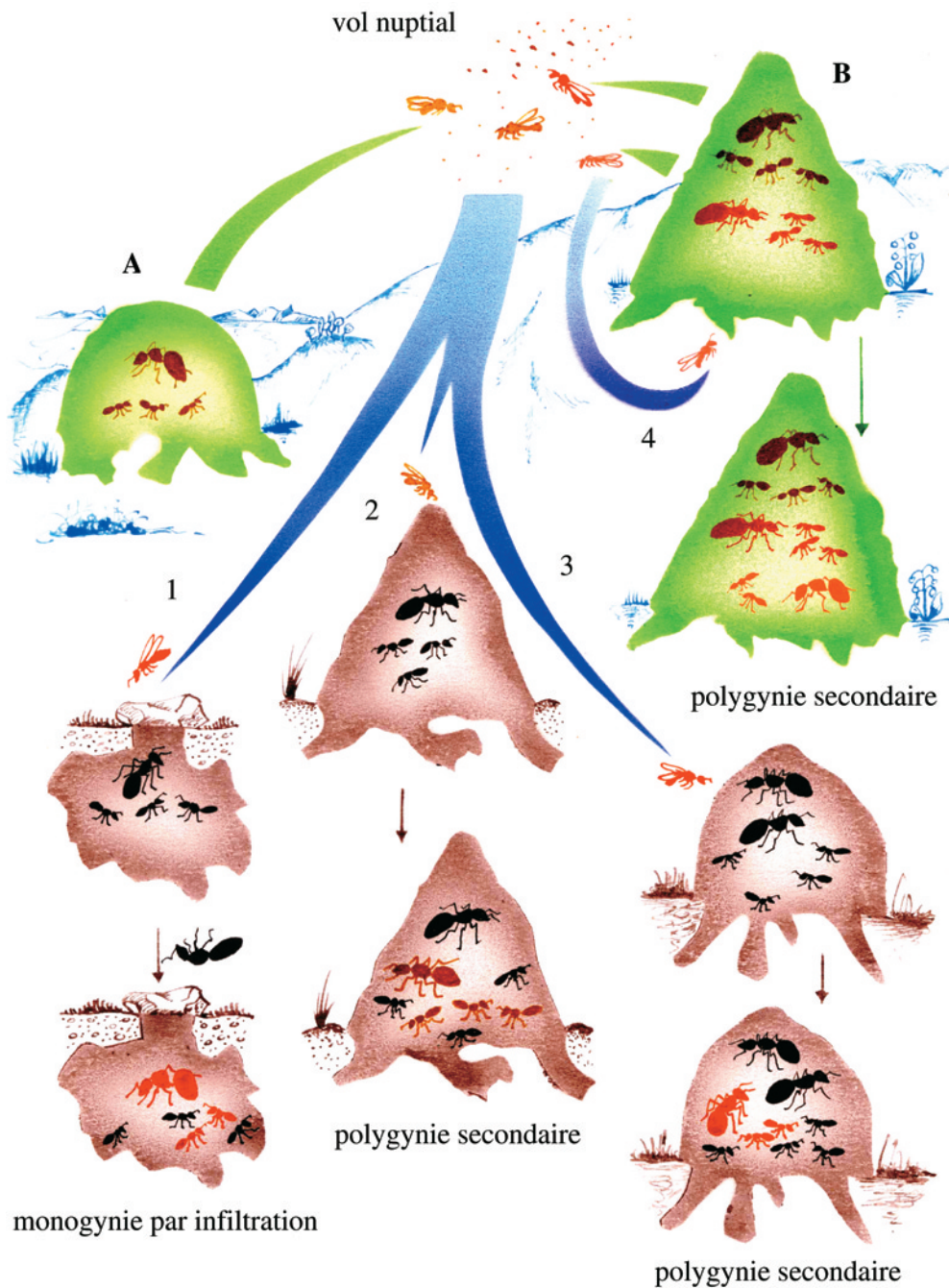


Figure 3.6 ■ La fondation dépendante et la dissémination de proximité. Les sociétés monogynes (A) et surtout polygynes (B) ne réalisent parfois qu'un vol nuptial de faible ampleur. La jeune reine fécondée a quatre possibilités.

1. Si elle provient d'un nid monogyne, elle peut s'infiltrer dans un autre nid monogyne dont la reine a disparu ou en éliminer la reine résidante.
2. Elle peut cohabiter avec la reine résidante ce qui conduit à une polygynie secondaire.
3. Quand elle provient d'un nid polygyne, elle est recueillie par un nid étranger polygyne dont elle augmente le degré de polygynie. C'est une polygynie secondaire.
4. Cette même reine peut faire retour à son nid d'origine dont elle augmente le nombre de reines. C'est encore une polygynie secondaire. Dans tous les cas, la jeune reine est prise en charge par des ouvrières, ce qui est la caractéristique d'une fondation dépendante.

(Herbers, 1993). Mais les reines d'une société polygyne peuvent être aussi non apparentées, comme c'est le cas chez *Iridomyrmex purpureus* (Carew *et al.*, 1997) ou *Pheidole pallidula* (Fournier *et al.*, 2003).

L'usurpation est plus inattendue, surtout lorsqu'elle concerne des sociétés monogynes. Ainsi, 15 p. 100 des sociétés de *Leptothorax nylanderii* possèdent plusieurs lignées maternelles d'ouvrières (Plateaux, 1970 ; Foitzik et Heinze, 1998). Ce pourcentage peut atteindre 20 p. 100 chez *L. tuberculatum* (Pearson *et al.* 1997) et même 35 p. 100 chez *Solenopsis geminata* (McInnes et Tschinkel, 1995). Plusieurs raisons peuvent expliquer le comportement des reines cherchant à infiltrer une société établie. La première est liée à la rareté des sites de nidification dans certains biotopes. Le manque de menus morceaux de bois tombés au sol, dans lesquels les *Leptothorax* nidifient, amène de jeunes reines à s'infiltrer dans un nid établi. Bien qu'accueillie plutôt fraîchement (Strätz *et al.* 2002), la nouvelle reine parvient parfois à se faire adopter et à éliminer la reine résidente. La difficulté à fonder une nouvelle société indépendante, que nous avons évoquée plus haut, peut aussi conduire de jeunes reines à tenter l'usurpation. Dans d'autres cas, le cycle annuel entraîne l'élevage à certaines époques de l'année de reines manquant de réserves énergétiques. C'est ce que l'on rencontre chez la fourmi de feu monogyne. Si les reines élevées au printemps sont parfaitement aptes à tenter la fondation indépendante, celles élevées tardivement passent l'hiver dans le nid et effectuent leur vol nuptial au printemps suivant. Ces reines sont petites et surtout manquent de réserves énergétiques. Avec seulement 37 p. 100 de corps gras, elles ne peuvent fonder solitairement une nouvelle société. Leur seule chance de succès est d'infiltrer une société étrangère qui vient de perdre sa reine. On estime que le taux de remplacement des reines vieillissantes est d'environ 0,7 p. 100 par an et que 3 p. 100 des sociétés monogynes de cette espèce possèdent une reine de remplacement (Tschinkel, 1996 ; DeHeer et Tschinkel, 1998).

Si l'on comprend la stratégie des jeunes fondatrices qui trouvent un avantage reproductif à s'installer dans un nid prêt à élever leur descendance, le comportement des ouvrières résidentes est plus obscur. Quelles sont les forces sélectives qui amènent ces ouvrières à accepter une reine étrangère ? Une réponse satisfaisante existe, si l'opération leur permet de mener à son terme l'élevage d'un couvain sexué issu de la reine disparue. C'est le cas chez *Camponotus ligniperda*. Chez cette fourmi, l'élevage des sexués excède la durée de vie d'une ouvrière. En cas de disparition de la reine-mère, il ne peut être mené à bien qu'avec l'aide de nouvelles ouvrières-filles issues d'une reine usurpatrice (Gadau *et al.*, 1998).

L'infiltration peut également s'avérer adaptative pour les ouvrières lorsqu'une fille de la reine défunte prend sa place. Cette situation se rencontre chez la fourmi « fossile vivant » *Prionomyrmex* (*Nothomyrmecia*) *macrops* (Sanetra et Crozier, 2002). L'utilisation de marqueurs génétiques révèle que dans 10 p. 100 des sociétés, la reine fonctionnelle est la sœur d'une partie des ouvrières et la mère des autres ouvrières. Cette reproduction, bien connue chez les guêpes, est qualifiée de *polygynie en série*. On est donc dans le cas où des ouvrières élèvent leurs nièces. C'est une situation favorable au succès reproductif des co-habitanes, puisque l'apparement théorique doit être égal à 0,375. En situation de monogynie et de monandrie, la corrélation génétique entre deux filles est de 0,75 et celle entre une tante et sa nièce de 0,75/2, soit 0,375. L'apparement tel qu'il a été mesuré est très proche de cette dernière valeur, puisqu'il atteint 0,33. Toutefois, la reine de cette fourmi peut s'accoupler deux ou trois fois, ce qui fait chuter le degré de parenté entre les ouvrières et le couvain femelle qu'elles élèvent à respectivement 0,25 et 0,1875 (Sanetra et Crozier, 2001). La polygynie en série existe aussi chez la Ponerinae *Diacamma cyaneiventre* (André *et al.*, 2001). Elle pourrait donc représenter un caractère archaïque. Mais il se pourrait aussi que ce soit une modification secondaire, due au brachyptérisme de *P. macrops* qui limite son aptitude à disperser au loin. Quelle qu'en soit l'explication évolutive, de telles sociétés, comme du reste les sociétés polygyennes qui recrutent des reines-filles, sont potentiellement immortelles.

La situation est différente quand la société monogyne conserve sa reine. Si la reine infiltrée est étrangère, les ouvrières résidentes n'ont aucun gain génétique à espérer de l'élevage des descendants de cette reine non apparentée. Certains auteurs considèrent alors que la reine infiltrée se comporte en parasite social intraspécifique. Ce pourrait être le cas chez *Leptothorax nylanderii* (Foitzik et Heinze, 1998), chez la fourmi de feu (DeHeer et Tschinkel, 1998) ou encore chez *Pheidole pallidula* (Aron *et al.*, 1999 a). Chez *Leptothorax tuberculatum*, il semble même que la reine usurpatrice se déplace de nid en nid, en laissant à chaque fois quelques œufs dont certains évolueront en sexués, ce qui assure son succès reproductif (Pearson *et al.*, 1997).

Il arrive aussi que les reines infiltrées soient beaucoup plus petites que les reines pratiquant la fondation indépendante. On peut alors y voir un stade intermédiaire conduisant à l'évolution de parasites sociaux, dépourvus d'ouvrières, comme nous les étudierons au chapitre 13 (Buschinger, 1990 ; Bourke et Franks, 1991). C'est le cas des petites reines trouvées chez *Myrmica rubra*. Ce sont en réalité des parasites sociaux sans ouvrières, vivant aux dépens des ouvrières produites par les reines

de grande taille qui ont fondé leur colonie de manière indépendante (Pearson et Child, 1980). L'évolution pourrait avoir favorisé la miniaturisation de reines allant de pair avec la disparition des ouvrières, afin qu'il soit moins coûteux pour les ouvrières de l'hôte d'élever les sexués du parasite que leurs propres ouvrières. C'est ce que l'on rencontre dans le couple *Plagiolepis xene* (l'espèce parasite sans ouvrières) et *P. pygmaea* (l'espèce hôte) (Aron *et al.*, 1999 *b*).

1.4. Aide à la fondation

La fondation indépendante peut rencontrer un autre type de difficultés, quand l'espèce est soumise à un régime alimentaire particulier dont les éléments se trouvent dans le nid. Cette nourriture, fournie le plus souvent par des insectes homoptères producteurs de substances sucrées, est la conséquence d'une relation mutualiste entre la fourmi et l'homoptère. On a déjà signalé l'existence dans les forêts tropicales d'associations entre les arbres et les fourmis. L'arbre à fourmis (ou *myrmécophyte*) abrite dans les cavités (les *domaties*) de ses branches creuses des fourmis qui en contrepartie défendent le feuillage de l'appétit de nombreux insectes phytophages. Le mutualisme va encore plus loin, puisque l'arbre offre la nourriture aux fourmis, soit directement sous la forme d'organes spéciaux, les nectaires extrafloraux producteurs de substances surtout sucrées, soit indirectement en faisant prospérer des colonies de cochenilles. Les cochenilles sont des insectes voisins des pucerons qui s'alimentent à partir de la sève des végétaux qu'elles prélèvent en implantant de longs stylets piqueurs dans le liber de la plante. L'excès de sève est excrété par l'anus sous forme de gouttelettes riches en sucres, qui constituent la part la plus importante de l'alimentation des fourmis associées aux myrmécophytes.

Lors de la fondation, la jeune reine pénètre dans une domatie vide de cochenilles. Comment procéder alors à « l'ensemencement » en cochenilles du nouveau nid ? Simplement en prenant soin de quitter le nid maternel en emportant une larve de la cochenille. Les *Tetraponera* sont des fourmis qui vivent en Malaisie, en association avec un bambou géant qui peut atteindre 25 m de hauteur. Les fourmis vivent dans les entre-nœuds, qui constituent des domaties accueillantes. Lors du vol nuptial, on peut voir les reines ailées de *Tetraponera* participer à l'essaimage, en serrant une ou deux larves d'une cochenille rouge entre leurs mandibules (Klein *et al.*, 1992). Après la fécondation, la jeune reine, toujours chargée de son fardeau, cherche un entre-nœud à sa convenance, percé d'un trou d'entrée foré par un autre insecte. Elle peut donc pénétrer dans son nouveau logis sans lâcher sa cochenille. Au laboratoire, on a constaté que la reine peut conserver la larve entre ses

mandibules plus de 32 heures. Une fois installée dans sa domatie, la reine de *Tetraponera* commence l'élevage de ses premières filles, en nourrissant les jeunes larves à partir de ses propres réserves corporelles mais aussi à partir du miellat excrété par les cochenilles. Ces dernières étant parthénogénétiques, une seule larve pourra engendrer toute une colonie dont l'effectif s'accroîtra parallèlement à celui de fourmis.

Le comportement d'*Aphomomyrmex afer* des forêts camerounaises est assez semblable (Gaume *et al.*, 2000). Cette fourmi est hébergée dans les domaties d'un arbre appartenant à la famille des légumineuses. Mais cette fois, il n'y a pas de trou d'entrée dans la domatie permettant à la jeune reine d'y pénétrer. Elle doit forer elle-même une ouverture à l'aide de ses mandibules. Ce comportement est incompatible avec le transport d'une larve de cochenille entre les pièces buccales. La coévolution des deux organismes a doté les premiers stades larvaires de la cochenille associée à *Aphomomyrmex afer* de longues pattes, qui lui permettent de grimper sur le thorax de la reine ailée. La cochenille pourra s'y cramponner car la fourmi est velue. C'est dans cet équipage que s'effectuera le vol nuptial, puis le forage du trou d'accès. La fourmi camerounaise peut aussi tisser des liens symbiotiques avec une autre espèce de cochenille, mais cette dernière n'a pas les pattes nécessaires à son transport. La fourmi s'envole donc seule, perce son trou et s'installe dans la domatie. Là, il lui faudra attendre qu'un coup de vent chanceux apporte une minuscule larve de la cochenille convoitée, qui pénétrera à son tour par l'orifice que la fourmi aura pris soin de ne pas fermer complètement.

D'autres fourmis mènent une vie entièrement souterraine sans jamais sortir à la recherche de nourriture. Elles sont totalement inféodées à la présence de cochenilles, qui leur fournissent l'aliment sucré nécessaire au développement de la société. Parmi ces fourmis, le genre *Acropyga* est surtout fréquent dans les forêts tropicales de l'Amérique du Sud ou de l'Asie du Sud-Est. Un représentant se rencontre aussi en Grèce. Au Brésil, les ouvrières construisent des galeries aveugles autour des racines des bananiers, caféiers ou cacaoyers, dans lesquelles elles soignent les coccides. Pour ensemencher un nouveau domicile, les reines essaimantes quittent leur nid natal en emportant une jeune cochenille serrée entre leurs mandibules (Johnson *et al.*, 2001). Elles s'accoupleront sans lâcher la cochenille. Ce phénomène doit être ancien, puisque l'évolution a eu le temps d'agir sur la morphologie des deux protagonistes. Les mandibules des reines sont creusées en cuiller, ce qui permet de transporter sans les blesser les cochenilles dont le corps a une forme ovoïde (*figure 3.7*). Après la fécondation, les reines perdent leurs ailes et errent sur le sol, la cochenille entre les mandibules, à la recherche



Figure 3.7 ■ *L'aide à la fondation.* Certaines espèces de fourmis se nourrissent du miellat produit par des homoptères (cochenilles et pucerons) qu'elles élèvent dans les galeries de leur nid. Pour « ensemençer » son nouveau nid en cochenilles dont la production sucrée est indispensable à l'élevage des premières larves, la fondatrice d'*Acropyga* effectue son vol nuptial en emportant une larve de l'homoptère entre ses mandibules. Ces mandibules sont creusées en cuiller afin de ne pas blesser la cochenille qui elle-même a une forme ovoïde se prêtant particulièrement bien au transport. C'est un exemple de coévolution morphologique de deux partenaires engagés dans une relation mutualiste. © par C. Johnson avec son autorisation.

d'un orifice du sol qui leur permettra de s'enfoncer sous terre et de démarrer leur fondation (Buschinger *et al.*, 1987).

La fondation des fourmis champignonnistes se heurte aux mêmes exigences que celles rencontrées chez les fourmis associées aux arbres myrmécophytes. Ces fourmis se nourrissent presque exclusivement des fructifications d'un champignon qu'elles font pousser dans leur nid, dans un jardin spécialement aménagé à cet effet. Là encore, la femelle ailée est à l'origine de la culture. Avant de quitter sa société natale, la femelle essaimante emporte dans sa poche infrabuccale une boulette formée d'un fragment du champignon. C'est à partir de ce fragment du champignon que le nouveau jardin se développera, d'abord soigné par la fondatrice. Cette dernière assure sa croissance en lui apportant une fumure par le biais de ses fèces. Les premières larves sont nourries à la fois à partir d'éléments du jardin mais aussi grâce à des œufs trophiques produits par la reine. Ce n'est qu'après l'émergence des premières ouvrières que ces dernières prendront en charge la culture du jardin en récoltant des végétaux. Elles assumeront aussi l'élevage des larves (Weber, 1966, 1982) (*figure 3.8*).

Dans les deux types d'associations, fourmis — cochenilles ou fourmis — champignon, les divers organismes trouvent un bénéfice mutuel : les fourmis ont de quoi s'alimenter, les cochenilles ou le champignon sont protégés par les fourmis et leur dissémination est assurée. Ce sont des exemples du mutualisme qui ont amené les partenaires à coévoluer comportementalement et mor-

phologiquement, pour faciliter le maintien de leurs liens privilégiés.

L'existence d'une assistance à la fondation a parfois entraîné les chercheurs à conclure trop rapidement, sur la foi d'observations mal interprétées. Les *Carebara* sont des fourmis tropicales marquées par un polymorphisme extrême entre la reine et ses ouvrières. Voyant que quelques minuscules ouvrières s'accrochaient aux pattes velues des gynes de *Carebara vidua* lors du vol nuptial, on a pensé, sans le vérifier expérimentalement, que ces ouvrières étaient chargées d'élever les premières larves de la fondation. Il n'en est rien. Effectivement, dans la bousculade qui précède le vol nuptial, quelques ouvrières peuvent parfois s'envoler avec leur mère. Mais il s'agit d'un phénomène sans signification et les reines sont parfaitement à même de mener à son terme l'élevage de la première couvée, ceci sans aucune aide (Lepage et Darlington, 1984 ; Robertson et Villet, 1989).

2. Dissémination de proximité

Le vol nuptial de grande ampleur est lié à la production de milliers de sexués par des sociétés fortement peuplées. Quand les colonies sont de petite taille, le faible nombre des sexués élevés ne justifie généralement pas un vol nuptial. Chez certains *Leptothorax*, la jeune reine ailée quitte son nid, grimpe sur un support quelconque, dresse son abdomen à la verticale et attire les mâles en émettant à l'extrémité de son aiguillon dévaginé une minuscule goutte de phéromone sexuelle ori-



Figure 3.8 ■ *La fondation des fourmis champignonnistes.* Les fourmis champignonnistes vivent en symbiose avec un champignon qui seul est capable de dégrader la cellulose qui est le constituant essentiel des végétaux récoltés par ces fourmis. Les champignonnistes pratiquent donc une agriculture souterraine en cultivant le champignon. Elles lui apportent des fragments végétaux qu'il digère. Les nutriments assimilables sont ensuite ingérés par les fourmis qui récoltent les structures spéciales qui les contiennent. Lors du vol nuptial, la reine essaimante d'*Atta sexdens* emporte dans sa poche infrabuccale une minuscule pelote formée des hyphes du champignon. Dans sa loge de fondation, la reine cultivera ce minuscule fragment de mycélium afin de nourrir ses premières larves. Sur ce cliché, la reine veille sur le jardin à champignon sur lequel se trouvent les larves. Une minuscule ouvrière dont on aperçoit l'abdomen vient d'émerger (flèche jaune). Les ouvrières prendront bientôt le relais de la reine dans les soins à la culture et au couvain. © par F. Roces avec son autorisation.

ginaire de la glande à poison. Elle pratique ainsi un *appel sexuel* (Buschinger, 1968 *b*, 1976 ; Buschinger et Alloway, 1979). Les mâles du voisinage arrivent en volant, localisent la femelle et l'un d'eux la féconde. L'accouplement se termine souvent quand la femelle mord l'abdomen du mâle, qui se dégage rapidement. La femelle s'éloigne alors à pied de quelques mètres et entreprend une fondation indépendante, à faible distance de son nid d'origine. Comme dans le cas du vol nuptial, mâles et femelles s'accouplent généralement une seule fois. Quelques exceptions sont connues. Le mâle de *L. gredleri* peut s'accoupler jusqu'à quatre fois avec des femelles différentes. Toutefois, les études gé-

néalogiques montrent que la reine utilise la semence d'un seul mâle (Heinze et Oberstadt, 2003).

La dissémination de proximité trouve le plus souvent son origine dans la fondation dépendante. Dans cette seconde grande option, nous l'avons déjà dit, la reine n'est plus seule, mais se fait aider par des ouvrières. Cette stratégie passe par le recueil des reines nouvellement fécondées par la colonie-mère ou par une société voisine appartenant à la même espèce. Le vol nuptial est alors beaucoup moins puissant que précédemment et il peut même être absent. Les nouvelles reines resteront donc dans leur biotope de naissance. La jeune

reine issue d'un nid monogyne ou polygyne peut s'infiltrer dans un nid orphelin où elle est adoptée (*figure 3.6*). Elle peut aussi éliminer la reine résidante. Si elle cohabite pacifiquement avec la reine locale, on est conduit à une polygynie dite secondaire. Le nombre des reines n'est alors jamais élevé, une situation qualifiée d'*oligogynie*. C'est sans doute ce qui se passe chez *Pheidole pallidula*, où l'on rencontre des fourmières monogynes et d'autres avec deux à quatre reines (Aron *et al.*, 1999 a ; Fournier *et al.*, 2002). Toutefois, le plus souvent, les reines ailées sont issues d'un nid polygyne et sont recueillies par un autre nid polygyne, situé à proximité, dont elles augmentent le degré de polygynie. C'est cette *polygynie secondaire* qui est le plus souvent à l'origine des sociétés polygynes (*figure 3.6*).

La dissémination des sociétés résultant d'une polygynie secondaire se fera par le biais du départ à pied, à partir du nid-mère, d'un fragment de société formé d'une ou plusieurs reines pondueuses accompagnées d'un nombre suffisant d'ouvrières pour que le « bourgeon » puisse mener sa propre vie. Ce processus d'éclatement de la société, qui concourt à l'établissement d'une nouvelle société à seulement quelques mètres du nid-mère, donne lieu à une terminologie ambiguë. Lorsque la société qui se divise est polygyne, on parle de *bouturage* (ou de *budding* selon la terminologie anglo-saxonne) (Hölldobler et Wilson, 1977 a, 1990 ; Franks et Hölldobler, 1987 ; Heinze et Tsuji, 1995 ; Ruppell et Heinze, 1999) (*figure 3.9*). La relation polygynie – bouturage apparaît clairement quand on compare le mode de fondation des fourmis regroupées par paires d'espèces proches phylogénétiquement (Keller, 1991). Pour chaque paire, l'espèce monogyne fonde de manière indépendante après un vol nuptial, alors que l'espèce polygyne dissémine par le biais d'un bouturage. Peeters et Ito (2001) ajoutent que le bouturage n'est pas le mode exclusif de dissémination de l'espèce considérée puisque ces fourmis doivent pouvoir aussi se disperser par le biais d'une fondation indépendante. Le cas le plus typique est sans doute celui de *Monomorium* sp. (Briese, 1983). Après avoir produit des reines ailées qui s'envolent et fondent une nouvelle société de manière indépendante, la colonie ne produit plus que des reines brachyptères. Ces reines à ailes courtes démarrent de nouveaux nids par bouturage après s'être éloigné à pied de leur nid d'origine.

Lorsque la société qui se divise par un départ à pied de ses membres est elle-même monogyne, on parlera de *fission* (Bourke et Franks, 1995). Les deux sociétés qui résultent de la fission sont elles-mêmes monogynes. La fission est associée à la production annuelle de quelques reines en nombre limité, toujours aptères. Elle exclut tout autre mode de dissémination, en particulier la fondation indépendante (Peeters et Ito, 2001). Cette

dissémination se rencontre chez les fourmis nomades, comme on le verra plus loin, mais elle concerne aussi la reproduction de nombreuses ponéromorphes dont la reine a disparu au cours de l'évolution (cf. chapitre 10). Dans ces derniers cas, c'est une ouvrière fécondée ou *gamergate* qui remplace fonctionnellement la reine. Le phénomène n'est pas sans rappeler la formation des nouvelles colonies chez l'abeille.

Les sociétés résultant du bouturage peuvent garder des relations étroites entre elles et avec le nid mère. On obtient alors une colonie *polydomique* (à plusieurs nids), par opposition aux sociétés *monodominiques*, formées d'un seul nid, fréquentes lors des fondations indépendantes (Hölldobler et Wilson, 1977 a). La polydomie est réservée aux fourmis chez les hyménoptères sociaux, sans doute à cause de l'aptérisme des ouvrières. Elle est à l'origine d'une complexité supplémentaire de la structure sociale. Elle est responsable du fait que certains traits de l'organisation sociale s'expriment au niveau de la colonie et non plus au niveau du nid. Par exemple, si la fermeture sociale est forte au niveau colonial, elle est faible entre les diverses fourmières qui constituent la colonie. La polydomie, bien que favorisée par la polygynie, n'est toutefois pas absente des espèces monogynes, chez lesquelles elle a été longtemps sous-estimée (Pamilo et Rosengren, 1983). C'est particulièrement vrai pour les fourmis monogynes arboricoles. La fourmi tisserande *Oecophylla longinoda* établit souvent ses nombreux nids sur plusieurs arbres contigus (Hölldobler, 1983) tout comme diverses *Azteca* (Delabie *et al.*, 1991 ; Adams, 1994). *Dolichoderus quadripunctatus* disperse ses nids sur un seul arbre (Torossian, 1968). La pseudomyrmicine *Tetraponera* sp. occupe jusqu'à 36 entre-nœuds, répartis sur neuf pousses d'un bambou géant en Malaisie (Buschinger *et al.*, 1994). *Cataulacus mckeyi*, une espèce africaine, est facultativement polydomique ; il lui arrive de coloniser plusieurs arbres du myrmécophyte *Leonardoxa africana*. Cette stratégie s'avère sans doute avantageuse dans le cadre de sa compétition avec la fourmi *Petalomyrmex phylax*, qui entretient des relations mutualistes avec la plante. Alors que *C. mckeyi* produit peu de sexués, l'occupation des arbres voisins par ses ouvrières lui assure une dispersion plus étendue (Debout *et al.*, 2003). La polydomie se rencontre également chez des fourmis monogynes terricoles : *Lasius neoniger* (Traniello et Levings, 1986) ou *Cataglyphis iberica* (Cerdá *et al.*, 1994). Chez quelques espèces dites *unicoloniales*, les frontières entre les divers nids disparaissent totalement. On obtient alors une énorme super-colonie. Des exemples impressionnants se rencontrent chez les fourmis des bois, comme *Formica paralugubris*, qui forme dans le Jura suisse une population regroupant 1 200 nids sur 70 hectares (Gris et Cherix, 1977). Le record appartient peut-être à la fourmi

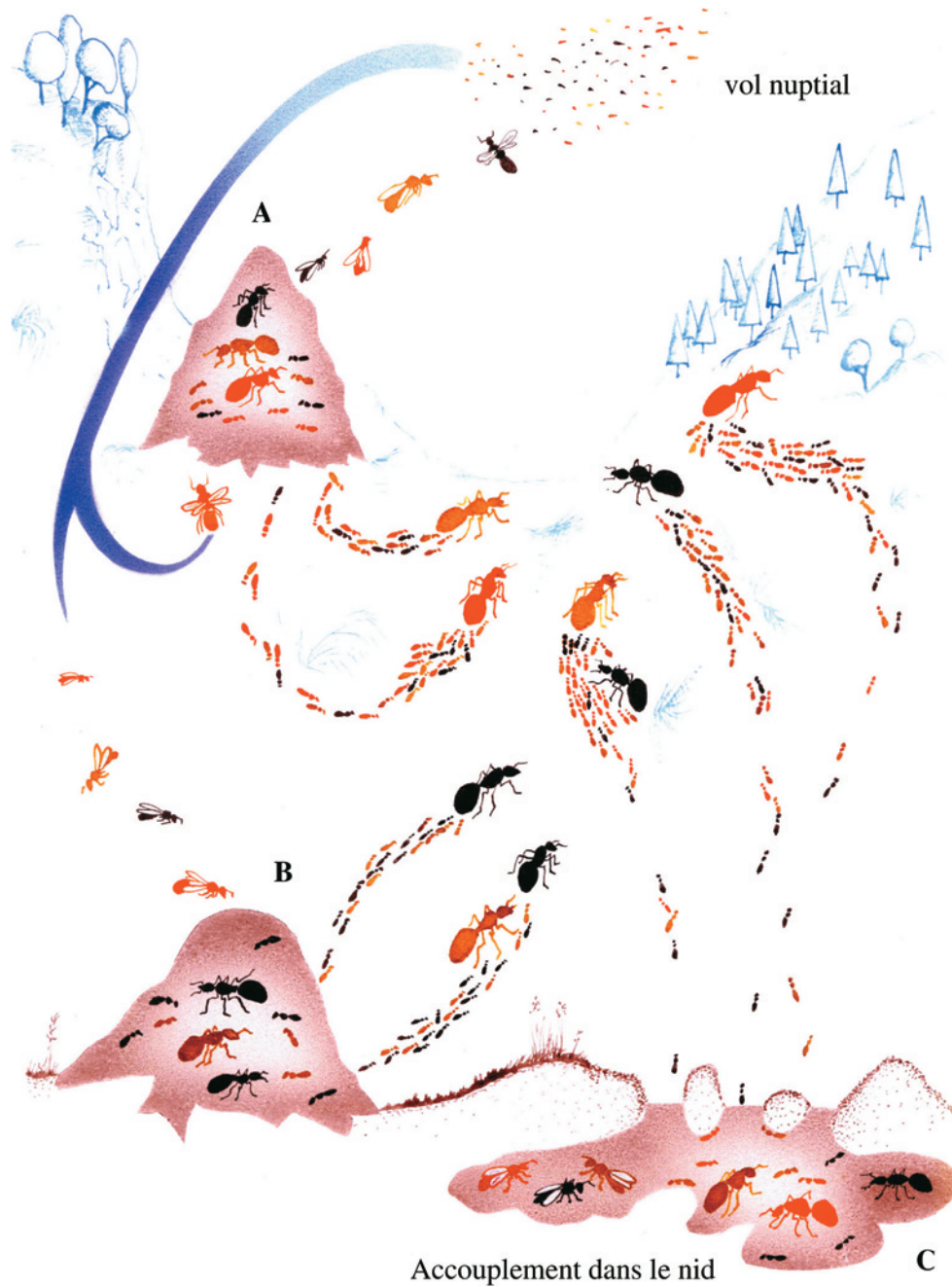


Figure 3.9 ■ *La fondation dépendante et le bouturage.* La fondation dépendante se rencontre chez les espèces dont le nid contient plusieurs reines auxquelles on a attribué ici des couleurs différentes dans la société marquée A (*système polygyne*). Dans la fondation dépendante, la jeune reine manque des ressources énergétiques nécessaires pour élever elle-même ses premières larves. La tâche sera donc confiée à des ouvrières. Lorsque la reine a conservé un système alaire normal, elle effectue un vol nuptial de faible amplitude. Elle peut revenir dans son nid de naissance « A » ou être recueillie par un nid voisin de la même espèce (nid B). Dans les deux cas, la multiplication des nids passe par le *bouturage*. Une ou plusieurs femelles fécondées s'éloignent du nid-mère (nids A et B) accompagnées d'ouvrières et vont s'installer dans un nouveau nid à courte distance du nid d'origine. Lorsque les reines vierges ne peuvent effectuer un vol nuptial pour des raisons morphologiques (ailes réduites ou absentes) ou physiologiques (manque de substances énergétiques), l'accouplement a lieu à proximité du nid ou dans le nid (nid C). Là encore, la multiplication des sociétés passe par un *bouturage*.

d'Argentine, une espèce envahissante polygyne dont une gigantesque super-colonie s'étire sur 6 000 km le long des côtes méditerranéenne et atlantique, depuis le golfe de Gênes en Italie jusqu'à la côte Cantabrique au Nord-Ouest de l'Espagne (Giraud *et al.*, 2002).

2.1. Réduction du vol nuptial et bouturage

La forme polygyne de la fourmi de feu et les fourmis des bois constituent les meilleurs modèles pour étudier la dispersion à courte distance, après un vol nuptial qui ne concerne d'ailleurs pas toutes les femelles. La possibilité récente d'utiliser des marqueurs génétiques a permis d'accomplir d'énormes progrès dans la connaissance des stratégies reproductrices de ces espèces, en permettant de connaître la généalogie de la fourmilière.

Concernant la fourmi de feu, grâce aux marqueurs nucléaires et mitochondriaux (ces derniers sont transmis seulement par la voie maternelle), on sait à présent que les nids polygyes recueillent des femelles issues d'autres sociétés, qui viennent de participer à un vol nuptial de faible amplitude (*figure 3.6*). Ces nouvelles femelles représentent environ 1,7 p. 100 de l'effectif des vieilles reines. Comme le degré de parenté entre les vieilles reines et les jeunes étrangères ne se distingue pas de zéro, cela signifie que les reines élevées dans un nid n'y restent pas. Les reines d'un nid polygyne sont donc étrangères les unes aux autres (Goodisman et Ross, 1998, 1999). En même temps que les nids polygyes de la fourmi de feu recueillent des reines étrangères, qui viennent d'essaimer, ils donnent naissance à de nouveaux nids par bouturage. Puisque les reines de ces nids sont étrangères les unes aux autres, la génétique moléculaire sera cette fois inefficace à prouver le bouturage, les reines de nids voisins étant aussi étrangères qu'elles le sont à l'intérieur d'un même nid. C'est donc grâce à l'expérimentation que Vargo et Porter (1989) ont démontré son existence. Plusieurs nids possédant leurs reines fécondes et des reines vierges sont transportés au laboratoire, où chaque reine est munie d'une minuscule ceinture métallique de couleur assortie à sa colonie d'origine. Les nids sont alors ramenés dans la nature et installés dans une prairie, au préalable totalement débarrassée de ses fourmis de feu. Cette opération est relativement facile à réaliser, au moins dans sa conception : les fourmis construisant toujours un dôme aérien qui marque leur présence, il suffit d'ébouillanter cette structure épigée pour supprimer les ouvrières, sans nuire à l'environnement. Quatre à cinq mois plus tard, l'inventaire des nids de la prairie montre que les reines originaires d'une même société sont à présent réparties entre trois à huit colonies différentes, séparées par quelques dizaines de mètres. Il y a bien eu bouturage, la colonisation du biotope à partir de nids-mères

s'effectuant à la vitesse moyenne de 35 mètres par an (Porter *et al.*, 1988).

Avec leurs dômes faits des aiguilles des conifères, les fourmis rousses des bois constituent un matériel de choix pour l'étude de la reproduction et de la multiplication des nids. Il est en effet aisé de prélever les reines et les ouvrières de ces nids polygyes et, grâce à l'outil de la génétique moléculaire, de suivre les déplacements des reproducteurs. On se souvient que l'espèce *Formica paralugubris* forme une immense super-colonie dans le Jura suisse. Contrairement à ce que l'on observe pour la fourmi de feu, les reines d'un même nid de *Formica paralugubris* sont apparentées, ce qui démontre qu'il y a un recrutement interne : les gynes s'accouplent dans le nid, ou à proximité, et restent ou reviennent dans leur dôme de naissance (Chapuisat *et al.*, 1997 a). Ceci explique que le degré de polygynie peut atteindre des valeurs impressionnantes. Cherix (1980) a dénombré presque 1 500 reines dans un seul nid. On a même pu établir que 99,8 p. 100 des nouveaux reproducteurs proviennent de ce recrutement de proximité (Chapuisat et Keller, 1999 a). Comme les coefficients de parenté sont plus forts entre nids voisins qu'entre nids éloignés au sein de la super-colonie, il est clair que des bouturages, effectués par des déplacements à pied, sont à l'origine de nombreux nids (*figure 3.9*). À côté de cette reproduction de proximité, il existe chez cette fourmi des bois une seconde stratégie, qui permet de disséminer les gènes plus loin (Cherix *et al.*, 2004). Cette stratégie passe par un vol nuptial un peu particulier, puisque les sexués ailés se dirigent tous vers un emplacement déterminé. Il s'agit de clairières à l'herbe rase, dispersées dans la forêt jurassienne. Dès leur arrivée, les femelles atterrissent, tandis que les mâles s'efforcent de les localiser en volant en rase-mottes (Cherix *et al.*, 1991). Manifestement, les mâles sont attirés par une phéromone émise par les femelles, car ils viennent se regrouper sur le grillage qui ferme une boîte dans laquelle on a enfermé des reines. Cette phéromone sexuelle femelle a été identifiée comme étant un mélange d'undécane, de tridécane et de Z-4-tridécène, produit par la glande de Dufour (Walter *et al.*, 1993). On remarquera qu'à la différence des vols nuptiaux puissants rencontrés chez les espèces qui pratiquent la fondation indépendante, ce ne sont pas les mâles qui sont attractifs ici, mais les femelles. Après l'accouplement, certaines reines s'éloignent en marchant à la recherche d'un nid de leur super-colonie. D'autres s'envolent à nouveau et quittent la forêt. Il leur faut alors s'infiltrer dans un nid étranger et se faire accepter par les ouvrières locales, puisqu'elles sont dans l'incapacité de fonder individuellement. L'utilisation de marqueurs microsatellites montre que cela est possible (Chapuisat, 1997 a).

Les fourmis des bois présentent souvent des populations séparées dans lesquelles prédomine une organisation monogyne ou polygyne. Cela a été vérifié chez *Formica exsecta* (Pamilo et Rosengren, 1984 ; Liautard et Keller, 2001 ; Seppä *et al.*, 2004), *F. truncorum* (Sundström, 1993), *F. lugubris* (Pamilo *et al.*, 1994). Ce polymorphisme social a donné lieu à de nombreuses études ayant pour but de comparer les structures génétiques qui dépendent étroitement des conditions d'accouplement et de dispersion. Les femelles monogynes s'écartent beaucoup plus de leur nid maternel que ne le font les reines polygynes. D'une manière générale, la consanguinité est plus forte chez les reines monogynes car elles s'accouplent avec des mâles issus de nids adjacents avant de s'envoler et de fonder un nouveau nid de manière indépendante dans les environs. Inversement, la consanguinité sera plus faible entre reines polygynes car elles s'accouplent au hasard avec un des nombreux mâles locaux (Pamilo et Rosengren, 1984 ; Sundström *et al.*, 2003 ; Seppä *et al.*, 2004). Concernant *F. exsecta*, on dispose de plusieurs indices génétiques qui montrent que des populations polygynes peuvent s'être établies localement à partir de colonies de type monogyne suite à une dispersion limitée des femelles (Seppä *et al.*, 2004). La structure génétique de la forme polygyne de cette espèce a été étudiée par Liautard et Keller (2001). Les reines fécondées préfèrent leur pré à celui du voisin, même quand il est situé à moins d'un km. Le plus souvent, les nids qui occupent une même prairie ont un haplotype mitochondrial unique, ce qui démontre que les reines passent rarement d'une prairie à une autre. La plupart des nouvelles reines sont donc des femelles recrutées par leur propre nid après la fécondation. Comme les nids voisins sont plus proches génétiquement que les nids plus éloignés, on est fondé à admettre que la multiplication des nids se réalise par bouturage. Toutefois, les nids de quelques prairies possèdent plusieurs haplotypes. C'est la preuve que quelques reines parviennent à disperser à longue distance par la voie des airs. Les femelles qui manifestent une propension à s'envoler au loin sont d'ailleurs généralement plus lourdes, peut-être parce qu'elles ont plus de réserves énergétiques (Schneider, 2002).

Formica selysi est une espèce pionnière qui colonise les rives sablonneuses et sèches des grandes rivières. Son organisation sociale est particulière puisque l'on trouve des sociétés monogynes et des sociétés polygynes au sein d'une même population. Alors que le renouvellement fréquent des reines d'un nid est la norme chez les fourmis des bois polygynes formant des populations séparées, c'est l'inverse qui se rencontre chez *F. selysi* (Chapuisat *et al.*, 2004). Peut-être est-ce dû à la cohabitation dans la même population de sociétés monogynes et polygynes ?

2.2. Absence de vol nuptial

La fondation dépendante est souvent de mise lorsque les femelles ne peuvent pas disperser faute de vol nuptial (figure 3.9). Cette éventualité s'impose quand les jeunes femelles sont aptères ou faiblement ailées. L'aptérisme peut concerner des sous-familles entières comme les Dorylinae, les Ecitoninae ou les Leptanillinae (Buschinger et Heinze, 1992). Il se rencontre aussi épisodiquement dans toutes les autres sous-familles. Aptérisme et *brachyptérisme* (réduction des ailes) sont en réalité des phénomènes assez largement répandus chez les fourmis. Ils ont conduit à la réalisation d'un polymorphisme des reines, générateur d'une nomenclature compliquée et controversée (Peeters, 1991 a ; Buschinger et Heinze, 1992). Ils sont la conséquence d'une vie souterraine chez certaines ponéromorphes, ou d'une adaptation au nomadisme chez les fourmis voyageuses que sont les Dorylinae, les Ecitoninae ou les Leptanillinae. Ils peuvent aussi résulter de contraintes écologiques : la vie dans les déserts et les milieux arides, où les vents sont souvent violents, favorise la perte ou la réduction des ailes (Tinaut et Heinze, 1992). En outre, ces derniers milieux possèdent des ressources limitées, rendant la fondation indépendante aléatoire. On estime que 5 à 8 p. 100 de toutes les espèces de fourmis d'Espagne et d'Algérie produisent des sexués femelles incapables d'effectuer des vols nuptiaux.

Proformica longiseta est une de ces espèces vivant dans des conditions extrêmes, puisqu'on la trouve à 2 400 m d'altitude dans la Sierra Nevada, près de Grenade. Les gynes sont totalement aptères. L'accouplement se déroule à proximité du nid avec des mâles ailés. Après l'insémination, les reines retournent dans leur société (Fernández-Escudero et Tinaut, 1999 ; Fernández-Escudero *et al.*, 2001). Très curieusement, le bouturage a lieu avant l'accouplement. Il a pu être suivi *in situ*, ce qui est une observation rare (Fernández-Escudero *et al.*, 2001). C'est en juin – juillet, pendant seulement trois à quatre jours, que l'on peut voir les colonnes de déménagement. Ce sont des ouvrières spécialisées dans le transport qui effectuent plusieurs allers-retours, en se chargeant de larves, d'ouvrières et de reines adultes ou de reines encore à l'état de nymphes. Ces dernières seront fécondées au mois d'août, dans le nid-fille après leur émergence. Le nid-fille résultant du bouturage regroupe un peu moins du quart des ouvrières du nid-mère ; il s'installe en moyenne à 3 mètres de ce dernier et mène rapidement une vie totalement autonome.

Malgré la réduction des ailes, les reines de quelques espèces parviennent à s'éloigner du nid-mère pour fonder de manière indépendante. La fourmi *Prionomyrmex*

(*Nothomyrmecia*) *macrops* adopte cette stratégie. Ce sont alors les mâles, normalement ailés, qui assurent le flux génique, comme le révèle l'étude des marqueurs de l'ADN mitochondrial et celle des marqueurs microsatellites (Sanetra et Crozier, 2003).

Chez certaines espèces, le vol nuptial peut être absent bien que les reines soient parfaitement ailées. La raison en est alors physiologique. Ces fourmis manquent de glycogène, le carburant utilisé par les muscles alaires pendant leur fonctionnement. C'est le cas de la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* dans les zones où elle s'est introduite, en Europe (Passera et Keller, 1990). Les reines sont parfaitement ailées, mais elles ne possèdent que 3 p. 100 de glycogène, alors que des fourmis « bons voiliers » en possèdent entre 4 et 12 p. 100. Elles ne peuvent donc pas décoller. À l'inverse, les mâles, avec plus de 10 p. 100 de ce sucre pourront effectuer de brefs vols à la recherche de nids contenant des femelles. L'accouplement se déroule sous terre, dans les profondeurs du nid, entre les gynes locales et des mâles, certains étant locaux et d'autres étrangers (Passera et Keller, 1994). Ces accouplements souterrains garantissent une totale sécurité aux reines, qui échappent aux dangers d'un rapprochement des sexes en pleine lumière, auxquels s'exposent les reines à fondation indépendante. Après avoir perdu leurs ailes, les jeunes reines peuvent participer au bouturage. Comme elles sont capables de détecter la phéromone de piste déposée par les ouvrières (Aron, 1992), elles suivent à pied la trace phéromonale et s'installent un peu plus loin dans un nid-fille. Mais à la différence de *Proformica longiseta*, les nids-filles gardent des contacts étroits avec le nid-mère ce qui conduit à la réalisation d'une super-colonie.

Cataglyphis cursor est une fourmi monogyne méditerranéenne qui, comme son nom l'indique, se déplace à grande vitesse à la recherche de cadavres d'insectes. Comme chez la fourmi d'Argentine, ses reines sont ailées mais manquent du carburant nécessaire à l'envol. Produites en petit nombre, elles seront fécondées dans leur nid par des mâles étrangers, mieux pourvus en glycogène, et qui arrivent par la voie aérienne. Quelques semaines après l'accouplement, les jeunes reines accompagnées d'ouvrières installeront un nouveau nid à quelque distance du nid natal qui retrouve sa monogynie d'origine. Les relations entre les deux structures, d'abord régulières, iront en s'amenuisant, puis cesseront (Lenoir *et al.*, 1988). Puisque les sociétés sont monogynes et les reines incapables de voler, la partition du nid s'apparente plus à une fission qu'à un bouturage.

Les fourmis nomades d'Amérique et d'Afrique ont des mœurs tellement particulières que chaque aspect de

leur biologie constitue une curiosité dans le monde des fourmis. La reproduction n'échappe pas à leur singularité (Schneirla, 1956 ; Franks et Hölldobler, 1987). Ces fourmis, dont on sait qu'elles n'ont pas de nids fixes mais des bivouacs temporaires, forment des sociétés qui chez *Eciton hamatum* d'Amérique regroupent de 50 000 à 250 000 individus. Au début de la saison sèche, chaque société élève environ 3 000 mâles ailés et jamais plus de six reines aptères. Après l'émergence de ces jeunes reines, l'énorme boule d'ouvrières se divise en trois parties. Les deux plus peuplées, d'égale force, s'engagent dans un raid d'émigration, suivant des directions opposées. Chacune des deux colonies emporte une seule reine, souvent une jeune, et va établir un nouveau bivouac à quelque distance de l'ancien dans lequel sont abandonnées les reines excédentaires et quelques ouvrières. Les deux moitiés mobiles de la société restent unies par l'intermédiaire de l'ancien bivouac jusqu'à l'émergence des mâles qui se répartissent pour moitié dans chacune des deux nouvelles colonies, qui rompent alors tout contact. Dans les jours qui suivent, les mâles s'envolent à la recherche d'un bivouac étranger. Ils y pénètrent en grand nombre et, phénomène unique chez les fourmis, perdent leurs ailes exactement comme le font les reines à la suite d'un vol nuptial. Les mâles s'accouplent avec la reine présente dans le bivouac. S'il s'agit d'une jeune reine vierge, le processus est classique bien que le degré de polyandrie soit le plus élevé que l'on puisse rencontrer chez des fourmis. S'il s'agit d'une reine âgée, déjà multifécondée lors d'un partage précédent, les mâles s'accouplent quand même, augmentant encore le degré de polyandrie. L'existence de reines ainsi fécondées plusieurs fois au cours de leur vie — un accouplement sérial — est un phénomène qui est unique non seulement chez les fourmis, mais aussi pour l'ensemble des hyménoptères sociaux (Denny *et al.*, 2004). Une fois l'insémination réalisée, on a donc deux nouvelles sociétés indépendantes, issues de la fission d'une vieille société. Quant aux ouvrières de l'ancien bivouac, elles finissent par disparaître avec les reines résiduelles. La reproduction est très comparable chez les fourmis nomades africaines. Elle ressemble beaucoup à la fission observée chez l'abeille. Les jeunes reines restent dans le nid-mère tandis que la vieille reine s'éloigne avec des ouvrières pour établir un nouveau nid (Raignier, 1972).

3. Passage de la monogynie à la polygynie

On possède encore peu d'éléments permettant de comprendre comment une espèce passe d'une organisation monogyne à une structuration polygyne. Rappelons que chez la fourmi de feu, la variation du nombre de reines est déterminée par un polymorphisme génétique qui

amène les ouvrières à accepter ou refuser de nouvelles reines (cf. chapitre 2). Chez d'autres espèces cette caractérisation phénotypique de la société pourrait être largement influencée par des facteurs écologiques. La polygynie devient alors une réponse adaptative à des contraintes écologiques. Cette hypothèse présente l'avantage de bénéficier d'observations et de permettre l'expérimentation, aussi a-t-elle beaucoup de partisans (Hölldobler et Wilson, 1977 a, 1990). La limitation des sites propres à assurer un abri aux femelles essaimantes est le paramètre écologique le mieux connu. *Leptothorax longispinosus* est une frêle fourmi fréquente dans les forêts à feuilles caduques des régions tempérées des États-Unis. Elle niche dans des fragments végétaux comme les petites tiges tombées au sol, les glands des chênes ... La densité des populations du Vermont est faible et la plupart des nids sont monogynes. Plus au nord, dans l'état de New York, la densité des nids est multipliée par 10 et environ 40 p. 100 des nids sont polygynes car ils accueillent régulièrement de jeunes reines essaimantes (Herbers 1986, 1989). En offrant à des populations de l'État de New York des sites de nidifications supplémentaires (des petits morceaux de bois percés d'un trou), Herbers a pu faire diminuer le nombre de reines par nid. Les observations de Bourke et Heinze (1994) concernent aussi des *Leptothorax*. Comme cela avait été suggéré par Herbers (1993), ces auteurs accordent beaucoup d'importance aux difficultés attachées à la fondation solitaire. La limitation du nombre de sites disponibles, le froid, l'habitat groupé, sont autant de facteurs écologiques qui incitent les jeunes reines à rester dans leur nid de naissance plutôt que de tenter une fondation solitaire risquée. Le froid peut constituer une contrainte écologique forte : les ouvrières et les reines de *Leptothorax canadensis* survivent mieux quand elles hivernent groupées que quand on leur inflige une hibernation individuelle (Heinze *et al.*, 1996 b). Pedersen et Boomsma (1999) ont comparé au Danemark la démographie des nids de *Myrmica sulcinodis* implantés dans deux landes adjacentes dont l'une avait subi les ravages du feu. Dans la lande intacte, tous les sites disponibles sont occupés et les nids sont fortement polygynes. On rencontre jusqu'à 41 reines par nid, la moyenne s'établissant à 5,2. Dans la lande brûlée voisine, de très nombreux sites sont vides et ceux qui sont occupés hébergent des sociétés possédant au plus sept reproductrices pour une moyenne de 1,8. La saturation de l'habitat explique la répartition des reines dans les nids. L'importance de l'habitat se rencontre aussi à l'échelle de la colonie. *Myrmica rubra* forme des colonies polydômes qui occupent donc plusieurs fourmières regroupées en deux ou trois groupes. Le nombre de reines est corrélé avec le nombre de fourmières dans le groupe (Walín *et al.*, 2001). L'augmentation du nombre de nids sur une surface restreinte

détermine une augmentation du degré de polygynie. D'une manière semblable, le degré de polygynie de la forme polygyne de *Solenopsis invicta* est corrélé avec le degré de saturation de l'habitat (Ross *et al.*, 1996). L'abondance de la nourriture peut aussi influencer le nombre de reines. Ingram (2002) a noté qu'à Hawaï, les nids de la fourmi envahissante *Linepithema humile* situés à la périphérie du biotope conquis contiennent moins de reines que ceux situés au centre de ce même territoire. Pourtant, il reste des sites de nidification disponibles dans les zones à forte densité. D'autres facteurs écologiques pourraient intervenir : par exemple la diminution des ressources alimentaires dans le cœur des espaces envahis.

4. Disséminer ou saturer

Disséminer ses gènes au loin par le biais du vol nuptial ou saturer son environnement immédiat par des bouturages, tel est en quelque sorte le dilemme que doivent trancher les fourmis. Chaque stratégie présente des avantages et des inconvénients. C'est sans doute pour concilier les deux modes de reproduction que la pression évolutive a amené quelques fourmis à réaliser un *polymorphisme* au sein des femelles reproductrices. C'est à travers des reines à la morphologie différente et cohabitant dans une même espèce, que quelques fourmis gardent deux fers au feu (Rüppell et Heinze, 1999). Ainsi *Technomyrmex albipes* est une espèce dont les énormes colonies occupent plusieurs nids dans les forêts de l'île d'Okinawa, à l'extrême sud de l'archipel du Japon. On y trouve deux types de femelles reproductrices : des reines ailées et des individus aptères, ressemblant à des ouvrières, mais pourvus d'une spermathèque autorisant l'accouplement. Ce sont des *intercastes*. Les mâles sont eux-mêmes polymorphes : les uns sont ailés, les autres aptères. Les femelles ailées participent à des vols nuptiaux, au cours desquels elles sont fécondées par les mâles ailés. Après l'accouplement, elles perdent leurs ailes et fondent de manière indépendante, à distance de leur nid d'origine. Les intérêts génétiques de l'espèce sont ainsi défendus par le biais d'une dissémination. Quant aux intercastes, aptères, ils s'accouplent dans leur nid de naissance avec les mâles aptères. Ils contribuent donc à augmenter le degré de polygynie des sociétés, dont ils assurent la multiplication locale par bouturage (Yamauchi *et al.*, 1991).

Le polymorphisme au sein du sexe femelle est à l'origine d'un autre exemple de fourmis augmentant sa valeur adaptative globale en s'efforçant de gagner sur les deux tableaux. *Leptothorax rugatulus* se trouve en abondance aux États-Unis, dans les forêts de chênes des régions montagneuses du Colorado ou de l'Arizona

(Rüppell *et al.*, 1998). Les sociétés qui ne comptent qu'une centaine d'individus logent sous les pierres. Les reines sont de deux types : les unes de grande taille, sont qualifiées de reines *macrogyne*, alors que les autres, plus petites, sont des reines *microgyne* (Rüppell et Heinze, 1999) (*figure 3.10*). Lorsque l'on dresse un histogramme d'une dimension quelconque de leur corps, largeur de la tête, longueur ou largeur du thorax, on obtient des courbes bimodales. Il s'agit donc de femelles dont les dimensions sont parfaitement séparées. Les reines de petite taille apparaissent comme la réduction en tous points semblables des reines de grande taille. Ce sont des reines miniatures, isométriques des reines macrogyne. Il est intéressant de constater que les deux formes royales ne cohabitent généralement pas dans la même fourmilière. Dans une moitié des nids, on ne trouve qu'une seule reine et il s'agit d'une reine macrogyne. Dans les autres nids, on ne trouve que des microgyne, au nombre moyen de deux ou trois. Donc à la forme macrogyne est associée la monogynie, alors qu'à la forme microgyne est associée la polygynie. Les stratégies de fondation semblent différentes pour les deux morphes. On a déjà vu que lors d'une fondation indépendante, les fondatrices mobilisent leurs réserves en corps gras pour nourrir elles-mêmes les larves de leur première ponte. Or le poids sec des macrogyne de *L. rugatulus* est formé de 48 p. 100 de graisses, contre seulement 23 p. 100 pour les microgyne (Rüppell *et al.*, 2001 *a et b*). C'est une indication que les nids avec macrogyne, dont il faut rappeler qu'ils sont monogynes, pratiquent la fondation indépendante à longue distance. À l'inverse, les reines microgyne manquent des réserves énergétiques nécessaires à la fondation indépendante. Leur physiologie les destine à s'accoupler dans le nid. D'ailleurs, des recherches génétiques ont montré que les microgyne d'un même nid sont apparentées, les unes étant les filles des autres (Rüppell *et al.*, 2001 *c*). Il semble donc que cette fourmi concilie les avantages procurés par la monogynie et la polygynie. Les sociétés monogynes permettent la dissémination lointaine de l'espèce, grâce au vol nuptial et à la fondation indépendante des reines macrogyne. Les sociétés polygynes, qui hébergent plusieurs reines microgyne, sont spécialisées dans la densification de l'habitat qu'elles occupent. Leurs reines n'effectuent pas de vol nuptial et s'accouplent dans le nid. La multiplication se fera alors grâce à des bouturages à courte distance. Le choix de la stratégie retenue tient sans doute aux paramètres écologiques des biotopes occupés. Si l'on retient une échelle supérieure à 50 km, les forêts utilisables par cette fourmi sont dispersées et séparées par des régions semi-désertiques. La colonisation d'un aire nouvelle ne peut s'effectuer que par la voie aérienne, d'où l'importance des reines macrogyne. Une échelle plus fine, inférieure à 5 km, révèle aussi que les biotopes exploitables sont séparés par de



Figure 3.10 ■ *Polymorphisme des reines*. Certaines espèces parviennent à réaliser les deux fonctions essentielles de la reproduction qui sont de disséminer leurs gènes à longue distance tout en occupant au mieux les niches locales. Elles réussissent à associer la fondation indépendante et la fondation dépendante. Cette stratégie optimale passe chez *Leptothorax rugatulus* par l'existence de reines à la morphologie différente. La forme *microgyne* est une réduction isométrique de la forme *macrogyne*. La forme macrogyne, bien pourvue en réserves énergétiques, fonde de manière indépendante après un vol nuptial. Elle est donc spécialisée dans la dissémination lointaine. La forme microgyne est incapable de fonder par claustration car elle manque des ressources énergétiques nécessaires. Elle s'accouple dans le nid et permet à l'espèce de densifier sa présence localement grâce à des bouturages à faible distance du nid-mère. © par O. Rüppell avec son autorisation. In Rüppell O. et Heinze J., 1999. *Insectes Soc.*, **46** : 6–17. © 1999 et autorisation de Birkhäuser Verlag, Basel.

larges aires où la fourmi ne peut survivre. Là encore, la colonisation d'un nouveau biotope exige l'existence de vols nuptiaux. Par contre la conquête d'un biotope où vient de s'installer une nouvelle société pourra se faire de proche en proche, sans danger pour les reines, grâce à l'accouplement intranidal suivi d'un bouturage. L'existence de reines macrogyne et microgyne au sein d'une même espèce est un gage de succès reproductif et une adaptation aux contraintes écologiques.

Le polymorphisme des reines dont on vient d'évoquer l'importance qu'il exerce sur le mode de fondation peut parfois avoir une origine génétique. Les femelles reproductrices de *Formica truncorum* sont fécondées par un ou deux mâles. Certaines années, les nids des reines multifécondées élèvent des gynes dont le polymor-

phisme est beaucoup plus étendu que celui des gynes récoltées dans les nids dont la reine se révèle être monandre (Bargum *et al.*, 2004). Le polymorphisme royal résulte alors d'une composante génétique apportée par les mâles. Ce polymorphisme a d'importantes conséquences puisque les gynes les plus petites ont tendance à s'accoupler dans leurs nids de naissance, conduisant ainsi à des structures polygynes. À l'inverse, les gynes les plus grandes pratiquent le vol nuptial à la suite duquel elles initient une société monogyne (Sundström, 1995 a). Il faut toutefois remarquer que d'autres années il n'y a plus de différences entre le polymorphisme des gynes nées de reines accouplées deux fois et celui des gynes nées des reines accouplées une seule fois. Les facteurs de l'environnement semblent dès lors parfois l'emporter sur les facteurs génétiques (Bargum *et al.*, 2004).

5. Rôle des mâles

5.1. Mâles ailés

Les paragraphes précédents ont accordé beaucoup d'importance aux stratégies déployées par les reines. C'est que la fourmilière est une société matriarcale, au sein de laquelle les mâles ne jouent quasiment pas de rôle social. On peut les considérer comme de simples véhicules, destinés à produire, transporter et transmettre les spermatozoïdes. Leur morphologie est adaptée à leur futur rôle : ils sont ailés et possèdent de gros yeux saillants, ce qui suppose que la vision sera utilisée à un moment de leur cycle vital. Pourvus de mandibules rudimentaires, ils sont incapables de s'alimenter de leur propre initiative. Les ouvrières les nourrissent par régurgitation, mais en leur accordant une ration alimentaire juste suffisante pour les maintenir en état de s'envoler, le jour du vol nuptial. À la différence des reines vierges, qui pendant les jours précédents le vol nuptial sont gavées par les nourrices et doublent ou triplent leur poids, les mâles ne grossissent pas (Keller et Passera, 1988). La vie des mâles de fourmis est donc d'une grande simplicité. Leur seule activité est consacrée à des auto-toilettages. Le jour de l'essaimage ils s'envolent, attirent ou sont attirés par les femelles qu'ils fécondent. La fin de l'accouplement est souvent le fait des femelles, qui peuvent se dégager en mordant le mâle. S'il s'éloigne sans dommage, ce sera pour mourir quelques heures plus tard.

L'absence d'activité sociale des mâles découle peut-être de leur constitution haploïde. L'hétérozygotie est souvent considérée comme un facteur augmentant la résistance aux parasites et aux agents pathogènes (Schmid-Hempel, 1998). L'absence de variation allélique qui caractérise les mâles haploïdes des hyménoptères en fait des individus susceptibles de véhiculer des agents infectieux plus facilement que les femelles

diploïdes. Cette « *susceptibilité haploïde* » selon le concept d'O'Donnell et Beshers (2004) a peut-être modelé l'évolution de leur comportement social. Cela pourrait être une des causes qui fait que les mâles ne récoltent pas de nourriture. En restant au nid, ils évitent toute contamination extérieure. Ce serait aussi une des raisons pour lesquelles ils ne reviennent jamais dans leur nid après le vol nuptial.

La seule mention d'un rôle social concerne les mâles d'une fourmi septentrionale, *Camponotus herculeanus*, qui vit en Europe du Nord jusqu'à la limite du cercle arctique. Ce biotope particulièrement froid amène les sexués mâles qui naissent en fin d'été à passer l'hiver dans le nid, avant d'entreprendre le vol d'accouplement au printemps suivant. Cette longue survie, inhabituelle pour des mâles de fourmis, les conduit à quémander des liquides nourriciers après leur émergence. Ils en redistribuent une partie par régurgitation à des congénères et à des ouvrières (Hölldobler, 1964, 1966).

Produits habituellement en plus grand nombre que les gynes, les mâles sont donc peu nombreux à espérer obtenir une descendance. Pourtant la compétition semble le plus souvent absente de leur comportement reproducteur. Une exception se rencontre chez les *Pogonomyrmex*, des moissonneuses nord-américaines. Dans le Colorado, le vol nuptial de *P. occidentalis* a lieu en principe une seule fois dans l'année, au cours des journées ensoleillées qui suivent de fortes pluies. Les mâles qui s'envolent les premiers viennent se regrouper en des endroits précis, réutilisés année après année, les sommets des collines par exemple. C'est là qu'ils attirent et attendent les reines ailées (Hölldobler et Wilson, 1990). Au cours d'une mêlée confuse les mâles essaient de s'assurer la possession d'une femelle. Comme il a été dit plus haut, les femelles de *Pogonomyrmex* s'accouplent plusieurs fois. Lorsque leur spermathèque est pleine, elles émettent un « signal de libération ». Il s'agit d'une stridulation qui fait cesser les assauts des mâles et leur permet de sortir plus facilement de l'enchevêtrement formé par les sexués (Markl *et al.*, 1977). En comparant le poids des mâles accouplés au poids des mâles formant l'essaim, on constate que les plus gros ont plus de chances de s'accoupler que les plus légers. C'est vrai pour *P. occidentalis* (Wiernasz *et al.*, 1995 ; Abell *et al.*, 1999 ; Wiernasz *et al.*, 2001) comme pour *P. desertorum* et *P. barbatus* (Davidson, 1982). Les gros mâles sont bien sûr plus aptes à s'emparer d'une femelle au sein de la mêlée des sexués cherchant à copuler. Leur taille les rend aussi plus endurants et résistants à la dessiccation, forte dans ces biotopes arides. Le thorax des vainqueurs est aussi plus allongé que celui de leurs concurrents, ce qui facilite sans doute leur déplacement au sein de la pelote d'accouplement. Enfin, on a noté que

la longueur et la largeur de leurs mandibules, comparées au reste de leur corps, sont plus faibles. Abell *et al.* (1999) expliquent ce résultat en faisant remarquer que des mandibules courtes sont plus puissantes par unité de surface que des mandibules longues. Lors de l'accouplement, le mâle agrippe la reine par le pétiole. Les mâles à mandibules courtes lâchent moins facilement prise lors de la mêlée. L'accouplement par les gros mâles augmente le succès reproducteur de l'espèce (Wiernasz *et al.*, 2001). En effet, les gros mâles de *P. occidentalis*, qui pèsent environ 6 mg, possèdent et transfèrent cinq fois plus de spermatozoïdes que leurs concurrents plus légers ne pesant que 2 mg. L'abondance du sperme leur permet aussi de copuler plusieurs fois, ce qui augmente leur valeur adaptative globale. Pour la colonie, il est donc avantageux de produire des gros mâles. Wiernasz *et al.* (2001) ont calculé que le bénéfice par unité d'investissement pour les gros mâles de 6 mg est deux fois plus élevé que pour les petits mâles de 2 mg bien que ces derniers soient moins coûteux à produire. Au total, il est plus avantageux pour une société de produire, à coût d'investissement équivalent, des mâles de grande taille en petite quantité que des mâles de petite taille en grande quantité.

Chez les autres espèces, la compétition, si elle existe, est feutrée et ne donne pas lieu à une agressivité observable. Le sexe ratio déséquilibré que l'on vient d'évoquer a d'autres conséquences. Il est peu probable qu'un mâle ayant eu l'opportunité de trouver une femelle libre puisse en trouver une deuxième dans le même vol nuptial. D'autre part, au cours de l'accouplement, le mâle vide totalement ses vésicules séminales, les spermatozoïdes qu'elles contiennent remplissant exactement la spermathèque de la femelle. Cette tactique est peut-être risquée, car si la femelle disparaît l'investissement du mâle dans sa descendance est perdu. Mais d'un autre côté, économiser ses spermatozoïdes pour féconder plusieurs femelles n'est pas une garantie de succès. La femelle peut très bien utiliser les gamètes du mâle pour produire uniquement des ouvrières et non des reines, ce qui prive encore le mâle de descendance. D'autre part, nous verrons au chapitre 5 que les intérêts génétiques des mâles sont mieux préservés si les femelles ne s'accouplent qu'avec un seul partenaire.

L'accouplement unique des mâles est favorisé par une particularité physiologique. À la différence de ce que l'on observe chez tous les insectes solitaires et beaucoup d'autres animaux, les testicules des fourmis fonctionnent seulement pendant la vie nymphale. C'est donc pendant la fin de la nymphose que la spermatogénèse est active et permet le remplissage des vésicules séminales. Dès l'émergence, les testicules régressent, s'atrophient et disparaissent en quelques jours (Hölldobler et Bartz, 1985 ; Passera et Keller, 1992). Un mâle

qui s'est accouplé et qui a vidé ses vésicules séminales ne peut donc les remplir à nouveau. Il n'y a alors aucune raison évolutive à ce qu'il survive après l'accouplement.

Si l'accouplement unique est la règle pour les mâles ailés, il existe cependant quelques exceptions. Des mâles ailés capables de s'accoupler plusieurs fois sont connus chez quelques fourmis à mœurs particulières. On peut citer *Epimyrma kraussei*, une espèce esclavagiste. Bien que les deux sexes soient ailés, l'accouplement se déroule entre frères et sœurs au sein du nid maternel. Les femelles étant plus nombreuses que les mâles, ces derniers s'accouplent en moyenne une dizaine de fois (Winter et Buschinger, 1983). On peut supposer qu'ils économisent leur semence pour féconder toutes les reines.

5.2. Mâles aptères

L'accouplement unique que l'on observe chez les nombreuses espèces pratiquant le vol nuptial est remis en cause chez les espèces produisant des mâles aptères. Dépourvus d'ailes, leurs petits yeux les font ressembler à des ouvrières, d'où le nom d'*ergatoïdes* dont on les désigne. L'accouplement ne peut avoir lieu que dans le nid. Quand ces sociétés élèvent plus de femelles que de mâles, il n'y a pas de compétition entre mâles et ces derniers s'accoupleront plusieurs fois. Chez *Plagiolepis xene*, une fourmi parasite social, un mâle peut féconder jusqu'à sept femelles (Passera, non publié).

Chez d'autres fourmis, il existe deux morphes mâles, l'une ailée, l'autre aptère. Cette situation est fréquente chez les espèces du genre *Cardiocondyla*. La forme ailée participe au vol nuptial et peut disséminer. La forme aptère s'accouple obligatoirement dans son nid d'origine. Ces deux formes morphologiques ne sont pas génétiquement déterminées. Ce sont les conditions environnementales qui déterminent les sociétés à élever l'une, l'autre, ou les deux morphes (Cremer et Heinze, 2003). Les basses températures ou la raréfaction des ouvrières nourrices induisent l'élevage de la forme ailée qui pourra s'éloigner de ces conditions médiocres. À l'inverse, dans de très bonnes conditions d'élevage, les mêmes œufs haploïdes évolueront en mâles aptères qui se reproduisent sur place. Cette plasticité est particulièrement bienvenue pour une espèce comme *Cardiocondyla obscurior*, qui est une espèce envahissante (cf. chapitre 15). Elle aide évidemment la fourmi à tirer le meilleur parti de son environnement et permet d'expliquer en partie son succès.

La production de mâles aptères, si elle permet d'éviter le vol de dispersion, occasionne d'autres difficultés. Ces mâles restant sur place, la compétition pour l'accès aux femelles va devenir intense et conduit à l'expression

de conduites agressives. Elle s'accompagne de l'apparition de mandibules redoutables en forme de sabre, ou fortement dentées. C'est le cas de *Cardiocondyla wroughtonii*, une petite myrmicine polygyne et arboricole. À côté des mâles ergatoïdes, on rencontre chez cette fourmi des mâles ordinaires ailés. Chaque type de mâle adopte une stratégie en accord avec sa morphologie. Les mâles ailés parvenus à maturité s'envolent à la recherche de femelles ailées, qui ont elles-mêmes quitté un nid. Ils contribuent ainsi à la dispersion de l'espèce. Par contre, les mâles ergatoïdes restent dans le nid et s'accouplent sur place, augmentant ainsi le nombre de femelles fécondées. Mais le nombre de femelles produites dans un nid est forcément réduit et cette relative pénurie induit une conduite agressive chez les mâles ergatoïdes (Stuart *et al.*, 1987). Au cours de leur déambulation dans le nid, des mâles ergatoïdes qui sont parvenus à la vie adulte à peu près au même moment finissent par se rencontrer. Ils procèdent à une inspection mutuelle à l'aide de leurs antennes, grimpent l'un sur l'autre, entremêlent leurs appendices et finissent par rouler en une boule compacte. Un des deux protagonistes saisit son adversaire au niveau du cou ou du pétiole et le soulève pour le priver d'appui. Cette prise peut durer plusieurs heures et se termine par la mort du plus faible (figure 3.11). Les mandibules en forme de sabre du mâle ergatoïde sont bien adaptées à la prise de l'adversaire, mais elles sont incapables de le démembrer. Les ouvrières interviennent souvent à ce moment et ce sont elles qui arrachent antennes et pattes à la victime. Les mâles ergatoïdes n'attaquent jamais leurs congénères ailés, mais focalisent leurs attaques sur leurs homologues, essentiellement lors de leur émergence. Le combat est alors beaucoup plus bref, les jeunes mâles étant incapables d'initier une attaque.

Chez *C. obscurior* (d'abord confondu avec *C. wroughtonii*), on retrouve les mêmes mâles polymorphes et le combat est marqué par un autre événement remarquable. Au cours de l'empoignade des deux combattants, on peut remarquer que le futur vainqueur émet des gouttelettes par l'anus. Ces émissions liquides sont appliquées sur le corps de l'adversaire et étalées grâce à de rapides mouvements des pattes antérieures. Yamauchi et Kawase (1992) ont émis l'hypothèse que ces substances manipulent les ouvrières. Elles les attirent et les amènent à mordre et démembrer l'individu ainsi marqué. Pour s'en assurer, ils frottent le corps d'une ouvrière avec l'extrémité abdominale d'un mâle ergatoïde. Cette ouvrière, relâchée dans le nid, est immédiatement attaquée et mordue par ses congénères. Il est clair que la sécrétion émise par les mâles ergatoïdes lors des combats contient une substance induisant les ouvrières à mordre et à exécuter les mâles excédentaires. On verra plus loin le rôle fondamental joué par de telles substances ou *phéromones* dans le comporte-



Figure 3.11 ■ *Combat de mâles*. Les mâles de fourmis sont habituellement ailés et s'accouplent lors du vol nuptial sans manifester d'agressivité. Toutefois, chez certaines espèces comme ici *Cardiocondyla wroughtonii* deux morphes se côtoient. Une morphe ailée qui participe au vol nuptial et une morphe aptère ressemblant fortement à une ouvrière. Ces mâles ergatoïdes qui doivent s'accoupler sur place sont pourvus de mandibules sans dents et arquées. Le nombre de femelles disponibles étant réduit, les mâles ergatoïdes engagent entre eux des combats mortels. Ils s'efforcent de se saisir à des endroits vulnérables comme le cou. La prise est facilitée par la forme arquée des mandibules. © par S. Cremer avec son autorisation.

ment des fourmis. Celle-ci semble produite par des glandes annexées à l'intestin postérieur.

Le comportement agressif des mâles ergatoïdes se rencontre chez d'autres espèces de fourmis du genre *Cardiocondyla*. *C. nuda* est une fourmi *vagabonde* à large répartition, puisqu'on la trouve à la fois dans le Nouveau Monde (Texas) et l'Ancien Monde (îles Canaries). À la différence de *C. (wroughtonii) obscurior*, on ne trouve chez *C. nuda* que des mâles ergatoïdes. Leurs mandibules ne sont plus en forme de sabre, mais elles sont robustes et fortement dentées. Là encore, les combats font rage entre mâles et bientôt il ne reste qu'un seul survivant qui patrouille fréquemment dans son nid à la recherche d'autres prétendants nouvellement éclos. Saisi par le mâle dominant, ils sont écrasés entre ses mandibules, leur cuticule encore fragile ne résistant pas à la pression (Heinze *et al.*, 1993 a). Après avoir éliminé tous ses rivaux, le mâle vainqueur de *C. nuda* est à présent en situation de monopole et doit féconder toutes les femelles qui apparaissent dans son nid. On se

souvent que les mâles ne peuvent utiliser que les spermatozoïdes stockés dans leurs vésicules séminales, ce qui est suffisant pour effectuer un accouplement unique ou quelques accouplements. Lorsque le sexe ratio est profondément déséquilibré en faveur des femelles, la pression de sélection a modifié la physiologie du mâle. Des études histologiques montrent qu'au lieu d'être réduite à la période nymphale, l'élaboration des spermatozoïdes se poursuit pendant toute la vie adulte du mâle, les testicules restant actifs jusqu'à sa mort (Heinze et Hölldobler, 1993). Ainsi, le mâle ergatoïde vainqueur de la compétition avec ses homologues, peut féconder jusqu'à 36 femelles. Pour inséminer tout son « harem », le mâle est assez avare de spermatozoïdes : à peine quelques centaines de gamètes mâles sont transférés à chaque accouplement, alors qu'un mâle de fourmi de feu *Solenopsis invicta* peut transmettre huit millions de cellules reproductrices au cours de son unique accouplement. Il est remarquable d'observer que chez les espèces de *Cardiocondyla* qui possèdent des mâles appartenant aux deux morphes, ailée et aptère, seuls les représentants de la seconde morphologie ont une spermatogenèse de longue durée. Les mâles ailés se comportent comme les mâles des autres espèces de fourmis : leur spermatogenèse est limitée à la vie nymphale.

La compétition chez les mâles de *Cardiocondyla* a conduit certaines espèces à adopter un comportement singulier. Revenons à *C. obscurior* chez laquelle les mâles ergatoïdes sont très combattifs. À la différence de ce que l'on observe chez les autres espèces du genre *Cardiocondyla*, les mâles ailés de *C. obscurior* s'intéressent aussi aux femelles vierges qui éclosent dans leur nid. La compétition implique alors les mâles appartenant aux deux morphes. Pour éviter un combat perdu d'avance contre les mâles ergatoïdes, les mâles ailés utilisent une ruse chimique. Les hydrocarbures qui recouvrent leur cuticule sont semblables à ceux portés par les femelles vierges (Cremer *et al.*, 2002). On verra au chapitre 7 que ces substances sont des signaux de reconnaissance. Les mâles ailés se « déguisent » donc en reines vierges, en imitant leur bouquet d'odeurs. La confusion est totale pour les mâles ergatoïdes. Non seulement, ils n'attaqueront pas leurs rivaux ailés, mais les confondant avec des femelles, ils tentent de s'accoupler avec eux. Ce comportement ne dure d'ailleurs que quelques jours. Quand les mâles ailés sont âgés d'une dizaine de jours et prêts à s'envoler, ils perdent leur ressemblance odorante avec les reines, suite à la modification du profil de leurs hydrocarbures cuticulaires. Quittant le nid, ils laissent les mâles ergatoïdes se battre entre eux. Après avoir assuré leur reproduction dans la colonie, ils essaieront d'assurer la diffusion de leurs gènes à longue distance, à l'occasion du vol nuptial. Comme nous l'avons vu pour les femelles repro-

ductrices, les mâles sont donc parfois aussi capables d'utiliser des stratégies reproductrices alternatives.

Chez d'autres espèces de fourmis, les mâles aptères sont moins belliqueux et d'autres stratégies d'accouplement peuvent être exploitées dans le cadre de la compétition sexuelle. Le genre *Hypoponera* est présent dans le monde entier, mais reste toujours discret en raison de la petite taille des ouvrières, qui ne dépasse pas 3 mm, et de l'effectif de leur colonie souvent réduit à quelques dizaines d'individus. C'est le cas d'*Hypoponera opacior*, une espèce fréquente dans les montagnes de l'Arizona. On trouve deux types de sociétés (Foitzik *et al.*, 2002). Les unes produisent des reines et des mâles ailés qui s'engagent dans un vol nuptial et sont à l'origine de nouvelles fondations indépendantes. Les autres sont plus originales puisque l'on n'y rencontre que des reines aptères très semblables à des ouvrières. Seuls leurs yeux plus grands, et bien sûr une anatomie interne propre à la reproduction, permet de les identifier. On y rencontre aussi des mâles ergatoïdes, donc aptères. Puisqu'il n'y a pas possibilité de quitter le nid, l'accouplement se déroulera sur place. Mais la stratégie utilisée par les mâles pour conquérir les femelles sera très différente de celle rencontrée chez les *Cardiocondyla*. Ici les mâles n'ont pas de mandibules acérées, ce qui interdit les combats. Pour assurer leur succès reproductif, ces mâles s'accouplent avec les femelles encore emprisonnées dans leur cocon de nymphe (*figure 3.12*). L'accouplement est précédé par une inspection minutieuse de la nymphe, afin de s'assurer que la femelle présente la maturité sexuelle requise. À ce stade, le cocon présente une petite déchirure à l'arrière. Le mâle pourra ainsi introduire son appareil copulateur par l'ouverture et atteindre le sexe de la femelle. En copulant avec une reine encore prisonnière de son cocon, le mâle a toutes les chances d'être le premier. Mais s'il abandonne la place, rien ne s'oppose à ce qu'un autre mâle s'accouple à son tour, ce qui pourrait diminuer le succès reproductif du premier. Cette éventualité est d'autant plus forte que la reine encoconnée ne peut fuir et éviter les assauts d'un deuxième mâle. Aussi, le premier mâle restera en position de copulation jusqu'à l'émergence de la reine. Ce « gardiennage » peut durer ainsi plus de 40 heures. Lorsque la reine se libère du cocon, sa période de réceptivité sexuelle est achevée et elle n'acceptera plus aucun accouplement, assurant le plein succès du mâle copulateur. Ce dernier peut alors tenter et réussir d'autres accouplements. Bien que n'élaborant plus de spermatozoïdes, il peut rester fécond plus de 24 jours, ce qui est un record chez les fourmis. Il doit utiliser ses gamètes avec parcimonie, ce qui lui permet d'inséminer jusqu'à six reines.

Ce souci d'empêcher un mâle rival d'accéder à la femelle se retrouve aussi chez *Hypoponera nubatama*,

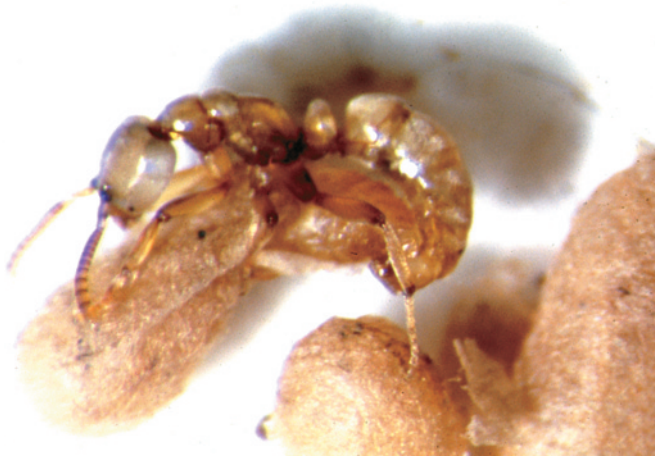


Figure 3.12 ■ *Accouplement précoce*. Dans les sociétés d'*Hypoconera opacior*, une espèce américaine de Ponerinae, les mâles, sont aptères. Ils doivent s'accoupler dans le nid. Pour assurer leur succès reproductif et éviter la compétition avec les autres mâles, ils s'accouplent avec les reines alors qu'elles sont encore dans leur cocon de nymphose. De plus, afin d'empêcher que la femelle encoconnée ne soit fécondée plus tard par un rival, le premier mâle reste en place jusqu'à l'émergence de la reine. © par S. Foitzik avec son autorisation. In Foitzik S. *et al.*, 2002. *Anim. Behav.*, **63** : 597–604. © 2002 et autorisation de Elsevier.

une espèce japonaise à mœurs souterraines (Yamauchi *et al.*, 2001). Ici les mâles aptères ergatoïdes attendent que la reine, elle-même aptère, sorte de son cocon pour s'accoupler. Si ce mâle est seul, la copulation dure une vingtaine de minutes. Si des rivaux sont dans les parages, l'accouplement durera trois fois plus longtemps.

Les spermatozoïdes étant transmis à la femelle pendant les premières minutes de l'accouplement, sa durée a bien une autre signification : celle d'empêcher l'approche d'un rival. Le mâle joue lui-même le rôle de bouchon vaginal. Cette stratégie se rencontre sous une forme légèrement différente chez une fourmi sans reine du genre *Diacamma* (Allard *et al.*, 2002). Le mâle reste accroché pendant plusieurs heures par son appareil copulateur profondément enfoncé. La femelle ou les ouvrières tuent souvent le mâle ainsi lié, le pénis restant en place et faisant office de bouchon.

L'accouplement d'un mâle avec la reine encore enfermée dans son cocon ou la durée de la copulation montrent que dans le cadre de la compétition entre mâles, les pressions de sélection ont fait émerger un comportement qui assure au géniteur le meilleur succès reproductif. Cette stratégie est peut-être plus répandue qu'on ne le pense puisqu'elle avait été partiellement découverte, il y a 50 ans, chez l'espèce européenne *Hypoconera eduardi* (Le Masne, 1956 a).

On mesure combien les connaissances relatives aux stratégies de reproduction se sont accrues depuis les observations de Réaumur au milieu du XVIII^e siècle. Les contraintes écologiques ont pesé de tout leur poids pour faire émerger des réponses originales, multiples et adaptatives. On peut raisonnablement penser que les progrès de la biologie moléculaire autoriseront la découverte d'autres processus de multiplication. L'infiltration, pour s'en tenir à ce seul exemple, est certainement moins rare qu'on ne le suppose. L'étude d'espèces exotiques permettra certainement aussi de découvrir des adaptations comportementales originales chez les mâles, trop longtemps considérés comme le « sexe pauvre » des fourmis.

4

Développement des sociétés

Une fois la fondation réussie, la nouvelle société vivra plusieurs années. Cette *pérennité* constitue un point commun à toutes les fourmis, si l'on excepte quelques espèces parasites sociaux. Ce caractère est souvent couplé avec l'*itéroparité*, c'est-à-dire l'élevage répété des sexués tout au long de la vie. Les organismes présentant ce mode de vie sont plutôt avantagés par rapport à ceux qui ne vivent qu'une saison et ne se reproduisent qu'une fois. La période de la reproduction de ces derniers peut être mal choisie ou l'année particulièrement défavorable. La stratégie adoptée par les fourmis permet de répartir les risques sur plusieurs saisons. Il paraît peu probable que chaque année, le vol nuptial se produise par un bel après-midi et se finisse par un orage noyant toutes les jeunes fondations. La contrepartie est évidemment la prolongation d'une période juvénile, pendant laquelle l'organisme peut disparaître avant de s'être reproduit (Bourke et Franks, 1995).

1. Le nid

Compte tenu de la pérennité des sociétés, l'existence d'un abri protecteur est encore plus importante que pour des insectes solitaires. À part quelques espèces très particulières, comme les fourmis nomades qui sont dépourvues de nid, toutes les espèces de fourmis s'abritent dans une structure protectrice. Bien que beaucoup moins élaborées que les constructions entreprises par les abeilles, les guêpes ou les termites, les fourmis parviennent parfois à édifier des constructions qui répondent parfaitement à des impératifs de protection contre les ennemis ou les aléas du climat. Le nid n'est pas seulement un abri : son architecture conditionne l'activité de ses habitants, exactement comme l'architecture d'une usine détermine l'organisation du travail des ouvriers.

1.1. Structures dissimulées

Ce sont les moins connues, puisqu'elles sont cachées aux yeux de l'observateur. Leur particularité fondamentale est qu'elles n'impliquent pas une construction, mais le creusement et l'élimination d'une substance dure, la terre ou le bois. Lorsque la société ne comporte

que quelques dizaines d'individus, comme chez les *Leptothorax*, elle peut loger dans des structures creuses, coquilles d'escargot, glands de chêne ou menus rameaux tombés au sol. Les galles du chêne sont des zoocécidies résultant de la piqûre de petits hyménoptères apocrites, les Cynipidae. De la taille d'une balle de ping-pong, ces galles sont garnies intérieurement d'un tissu spongieux qui constitue un isolant efficace contre le froid et le chaud. Le trou de sortie du cynips est utilisé par les femelles fondatrices pour pénétrer dans la galle, dont l'intérieur est facile à creuser. Ces galles hébergent ainsi, soit des sociétés encore peu développées d'espèces à effectif moyen (*Dolichoderus quadripunctatus*, *Colobopsis truncatus*, *Crematogaster scutellaris* ...) qui coloniseront plus tard les rameaux voisins, soit des sociétés entières de fourmis à faible effectif (*Leptothorax*) (Torossian, 1972).

Les fourmis arboricoles comme *Cataulacus parallelus* ou *Crematogaster scutellaris* choisissent souvent d'excaver le bois mort et vermoulu (Casewitz-Weulersse, 1972). *C. scutellaris* affectionne aussi les matériaux d'isolation, à base de polystyrène, utilisés dans la construction. Dans le Midi de la France où cette fourmi prospère, les plaintes des propriétaires sont de plus en plus nombreuses. Dans la région parisienne, ce sont les *Lasius* qui s'installent dans les protections des compteurs à eau au grand dam des préposés à la relève des consommations ! Les nuisances sont plus sérieuses avec les espèces capables d'attaquer le bois dur, comme les fourmis charpentières du genre *Camponotus*. Elles peuvent abîmer sérieusement les bois ouvrés. *Camponotus vagus* est une grande espèce méridionale qui vit dans les vieux troncs d'arbre. Elle peut pénétrer dans les habitations et s'attaquer à la charpente, profitant de trous déjà percés par des xylophages. En quelques années, la poutre sera totalement rongée. *Camponotus ligniperda* est aussi un gros Camponote que l'on trouve dans l'Europe septentrionale ou dans les forêts d'altitude. Ses ouvrières enlèvent le bois tendre de printemps et respectent le bois plus dur, formé plus tard dans la saison. Le nid qui en résulte présente un système de chambres concentriques, séparées par des cloisons laissées intactes (Sudd, 1982).



Figure 4.1 ■ Le nid de la fourmi moissonneuse *Pogonomyrmex badius*. Cette espèce nidifie dans les terrains sablonneux de la Floride, ce qui permet d'obtenir un moulage du nid en y coulant du plâtre à prise rapide. Il est formé de trois ou quatre puits verticaux reliant des chambres où s'entassent les ouvrières et le couvain. Ces structures atteignent 3,5 m de profondeur. L'auteur du moulage et de la photo, le myrmécologue américain W.R. Tschinkel, mesure 1 m 78. © par W.R. Tschinkel avec son autorisation.

Beaucoup d'espèces nichent dans le sol. Une structure très commune est formée d'un simple tunnel vertical, qui relie une série de chambres horizontales aplaties dans lesquelles s'entassent les fourmis. L'ensemble ressemble vaguement à une brochette de morceaux de viande enfilés sur une pique. Lorsque le terrain s'y prête, il est possible de couler du plâtre à prise rapide dans ces nids et d'en obtenir un moulage, ce qui permet d'en étudier la structure (Tschinkel, 2003). Selon les espèces, la taille des nids varie fortement, de 20 cm de profondeur avec une seule chambre pour les espèces comprenant quelques dizaines d'individus, jusqu'à de véritables forteresses souterraines atteignant 4 mètres de profondeur pour les grosses sociétés de fourmis moissonneuses. Celles de *Pogonomyrmex badius* comprennent ainsi trois ou quatre puits verticaux, unissant chacun une quarantaine de chambres disposées de fa-

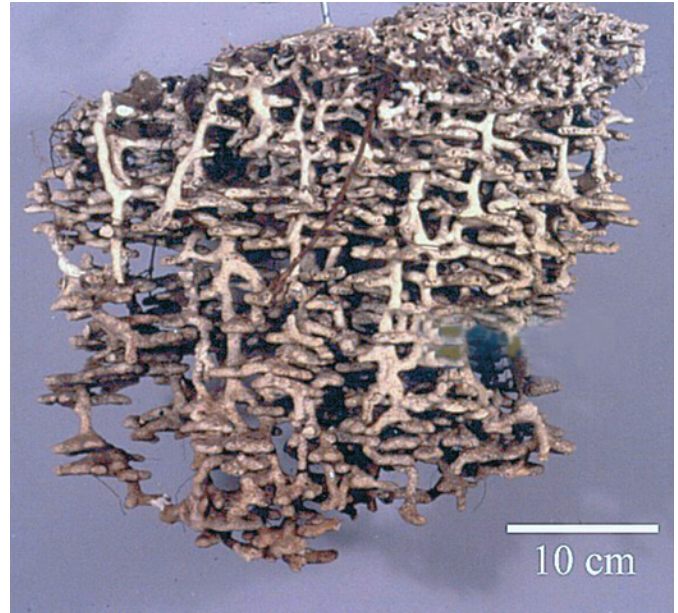


Figure 4.2 ■ Le nid de la fourmi de feu. Le nid peut se complexifier par la multiplication du nombre des tunnels verticaux qui s'anastomosent en créant des centaines de chambres. La structure représentée ici résulte du moulage d'un nid encore jeune. Les sociétés matures qui comptent 250 000 individus s'enfoncent jusqu'à 2 mètres de profondeur. © par W.R. Tschinkel avec son autorisation.

çon hélicoïdale sur 3,5 mètres de profondeur (figure 4.1). Le nombre de tunnels verticaux peut être bien plus élevé. Ils s'anastomosent entre eux, reliant des centaines de chambres dans les sociétés matures de *Solenopsis invicta* qui regroupent 200 000 à 250 000 individus et s'enfoncent jusqu'à 2 mètres de profondeur (figure 4.2).

L'activité de creusement fait apparaître un phénomène de « feed-back » résultant d'un processus de recrutement. Un individu a tendance à creuser là où d'autres individus ont déjà creusé (Hangartner, 1969 *b* ; Rasse, 1999). L'émission de phéromones d'alarme ou la concentration en CO₂ pourraient être responsables du recrutement. Buhl *et al.* (2004) ont montré que la dynamique de l'enlèvement du sable chez *Messor sanctus* n'est pas linéaire mais logistique. Elle est exponentielle au début du creusement puis s'arrête au bout de trois jours quel que soit le nombre d'ouvrières impliquées. Les fourmis obtiennent sans doute des informations sur leur cheminement souterrain, grâce aux variations du taux du gaz carbonique (Hangartner, 1969 *b*). Il existe en effet un gradient de concentration de ce gaz, depuis la surface jusqu'aux chambres les plus profondes. Or l'activité d'excavation des ouvrières est plus forte en surface, là où la concentration est plus faible (Tschinkel, 2003). Chez *Lasius niger*, le CO₂ oriente l'activité

d'excavation et augmente l'activité des ouvrières (Rasse, 1999).

De nombreuses espèces terricoles font déboucher les galeries d'accès sous une pierre plate, quand la géologie s'y prête. Dans les Causses Jurassiques du Quercy, le dessous des dalles calcaires abrite des chambres supérieures où les ouvrières de *Pheidole pallidula*, de *Plagiolepis pygmaea* ou de *Camponotus aethiops* viennent réchauffer leur couvain au printemps, tandis que les reines y accélèrent la maturation ovarienne. Quand la chaleur devient trop forte au gros de l'été, la société utilise des chambres plus profondes. Le nid de *Crematogaster sordidula* est semblable, mais l'entrelacs des galeries et des chambres ressemble à une éponge de toilette (Passera, 1967 a).

Les chambres souterraines peuvent augmenter de volume dans des proportions gigantesques chez les fourmis champignonnistes qui doivent y loger les jardins à

champignon. Les nids des sociétés d'*Atta* avec leurs trois millions d'individus occupent un volume souterrain de plusieurs mètres cubes. La structure peut atteindre 3 ou 4 mètres de profondeur, pour un diamètre supérieur à 10 mètres (figure 4.3). On a vu des vaches disparaître dans les profondeurs de nids, dont le toit avait cédé sous leur poids ! Dans des nids aussi profonds, le CO₂ produit par le métabolisme des fourmis et de leur champignon symbiote est un déchet qu'il faut évacuer. On a longtemps pensé que le phénomène de convection thermique suffisait à assurer une ventilation correcte (Weber, 1972 ; Hölldobler et Wilson, 1990). Son principe repose sur l'existence d'un gradient de température, depuis les parties profondes du nid jusqu'au sommet. Mais le champignon ne supportant pas une température supérieure à 30 °C, ce mécanisme ne semble pas le mieux approprié. Les observations de Kleineidam et Roces (2000) et Kleineidam *et al.* (2001) conduisent à une autre hypothèse : la ventilation du nid se ferait naturellement, grâce à une série d'ouverture



Figure 4.3 ■ Le nid d'une fourmi champignonniste. Cette coupe dans un nid stylisé adulte d'*Atta vollenweideri* donne une idée de l'importance de la structure. La partie aérienne est représentée par la coupole qui dépasse 10 m de diamètre. Dans la partie souterraine, les centaines de chambres contenant le champignon dont se nourrissent les fourmis sont situées à la partie supérieure. Les déchets sont stockés dans les chambres inférieures. Redessiné d'après N.A. Weber 1979. In *Insect-Fungus Symbiosis. Nutrition, Mutualism and Commensalism*. (L.R. Batra Ed.), J. Wiley & Sons Ltd. Chichester Sussex, pp. 77–116.

pratiquées dans la coupole qui forme la partie épigée du nid. Ces ouvertures sont effectivement très nombreuses dans les nids géants d'*Atta*. C'est ainsi qu'un nid d'*Atta vollenweideri* installé dans une savane d'Argentine était pourvu de 169 ouvertures (figure 4.4). Seules 18 d'entre elles étaient clairement utilisées pour la circulation des fourmis. Les autres ont pour fonction d'activer la circulation de l'air dans les chambres du nid, cette ventilation naturelle étant facilitée par le modelage en forme de coupole de la terre excavée. Des anémomètres permettent de constater que l'air s'échappe par les ouvertures supérieures, percées au centre de la coupole, tandis qu'il pénètre dans le nid par les ouvertures latérales, percées plus bas. Le tirage est facilité par la construction de tourelles hautes d'une vingtaine de cm, munies d'ouvertures latérales et coiffant les ouvertures centrales. L'efficacité de la ventilation passive est correcte, puisque la concentration du CO₂ ne dépasse jamais 2,8 p. 100 à 2 mètres de profondeur, là où se trouvent les chambres à champignon. Les ouvertures étant régulièrement bouchées et ouvertes, ce comportement suppose que les fourmis sont à même de contrôler le taux de CO₂ et la température dans leur nid. On sait que les antennes des fourmis portent de nombreuses sensilles qui perçoivent et transmettent les stimuli chimiques et mécaniques. Ces organes sensoriels sont particulièrement nombreux sur les antennes d'*Atta*, puisqu'on en dénombre environ 1 400 par antenne (Kleineidam et Tautz, 1996). Beaucoup de ces sensilles sont flanquées d'un poil sensoriel dont le rôle est primordial dans la communication chimique (cf. chapitre 7). D'autres sensilles, situées sur le dernier segment antennaire, sont dépourvues de poils sensoriels. Elles sont formées d'une ampoule profondément enfoncée dans la lumière de l'antenne. L'ampoule est reliée à une cavité logée dans l'épaisseur de la cuticule antennaire par un canal long et étroit. Ces sensilles sont associées à la fois à un neurone détecteur de chaleur et à une cellule réceptrice sensible au CO₂. Des enregistrements électrophysiologiques montrent que leur sensibilité est de l'ordre de 0,2 °C pour la température et 0,05 p. 100 pour le CO₂. Ainsi informées, les ouvrières champignonnistes sont capables de gérer la ventilation de leur nid géant. Elles sont aussi capables de détecter la chambre dont l'humidité convient le mieux à la culture du champignon. En présence de chambres dont l'humidité varie de 33 p. 100 à 98 p. 100, elles installent la culture mycélienne dans la chambre la plus humide (Roces et Kleineidam, 2000).

Les nids souterrains dont la structure est la plus simple, c'est-à-dire un puits d'accès s'élargissant en une chambre unique, sont comparables à ceux réalisés par les guêpes solitaires, dont on a de bonnes raisons de penser qu'elles pourraient être à l'origine des premières fourmis du Secondaire. Il est donc intéressant de noter



Figure 4.4 ■ La ventilation des nids des fourmis champignonnistes. La partie souterraine de ces nids atteint plusieurs m³ de volume car elle contient des centaines de chambres où se pratique la culture du champignon symbiotique. Le métabolisme des millions d'ouvrières du nid et celui de la culture mycélienne produit beaucoup de CO₂ qu'il faut évacuer. La ventilation est assurée au niveau de l'énorme coupole qui rassemble en surface la terre excavée. La coupole de ce nid d'*Atta vollenweideri* de la savane argentine mesure environ 6 m de diamètre et représente un volume d'environ 16 m³. Elle est percée de 169 ouvertures dont très peu servent au passage des fourmis. Elles ont pour fonction d'activer la circulation de l'air dans le nid. L'air pénètre par les ouvertures percées au bas de la coupole et ressort par les ouvertures ménagées au centre de cette structure. Le tirage est amélioré par la construction de cheminées coiffant les ouvertures supérieures comme on le voit sur ce cliché. © par C. Kleineidam avec son autorisation.

que l'évolution a conservé, en l'améliorant, la manière dont les fourmis se protègent. On connaît d'ailleurs des traces fossiles, qui auraient été des nids de fourmis, en particulier des chambres où les *Atta* cultivaient leur champignon (Tschinkel, 2003).

1.2. Structures aériennes

La terre résultant des excavations est ramenée à la surface où elle constitue souvent un dôme en forme de taupinière. C'est le cas chez la fourmi de feu ou les fourmis champignonnistes que l'on vient d'évoquer. L'importance du dôme est proportionnelle à la quantité de terre excavée et donc au volume des structures souterraines. Le dôme résulte seulement de l'accumulation de terre et il n'est pas maçonné, restant friable sous le doigt (Wheeler et Wheeler, 1983). Ce dôme joue le même rôle d'accumulateur de chaleur que les pierres qui recouvrent les nids décrits plus haut. Dans nos régions, ce sont les nids de la fourmi des jardins *Lasius niger* qui prennent le plus volontiers cette apparence.

D'autres espèces préfèrent disposer le matériel excavé sous la forme d'un cratère entourant l'ouverture du nid. Ce cratère peut mesurer de 25 mm de diamètre chez les *Pheidole* jusqu'à 2 mètres chez *Messor pergandei*. Les particules de terre ou de sable sont arrachées avec les mandibules et remontées à la surface. Si la terre est assez fine, l'ouvrière accumule les débris sous son thorax, les tasse avec les pattes et remonte à la surface avec une charge plus lourde (Sudd, 1969). Certaines fourmis des déserts, comme *Messor arenarius*, possèdent de longs poils implantés sous la tête, sur les mandibules et le clypéus. Ces longues soies ou *psammophores* ressemblent à une barbe. Les fourmis sahariennes font une boulette de sable avec leurs pattes antérieures et leurs mandibules, puis la tassent contre la face inférieure de leur tête où elle reste coincée par les *psammophores* qui fonctionnent comme une pelle. Le sable provenant du creusement, mais aussi celui accumulé par le vent bouchant régulièrement les ouvertures du nid est ainsi plus facilement évacué (Délye, 1971).

1.3. Accumulations de matériaux importés

Les fourmis des bois sont parmi les espèces qui accumulent le plus de matériaux, souvent d'origine végétale, au dessus de leur nid. D'une hauteur de 60 à 80 cm pour un diamètre de plus d'un mètre, ces nids ne passent pas inaperçus (figure 4.5). La structure des dômes de *Formica paralugubris* a été bien étudiée par Cherix (1982). Dans les forêts de conifères du Jura, le dôme est appuyé à une souche d'arbre. En partant du sommet, on assiste à un remplacement progressif des aiguilles d'épicéa, par des brindilles et des branchettes liées à des particules de terre. Très curieusement, une couronne de tourbe compacte entoure le nid jusqu'à environ la moitié de sa hauteur. La tourbe et les matériaux du dôme assurent une isolation thermique remarquable puisque la neige les recouvre sans dommage pendant plusieurs mois. De plus, les dômes sont orientés préférentiellement au sud-est, ce qui leur procure un maximum d'ensoleillement, au moins pendant les premières heures de la journée.

Parmi les matériaux du dôme, on trouve presque toujours de minuscules fragments de résine produite par les conifères. Si chaque fragment ne pèse que 0,05 g, le total de cette résine peut atteindre 20 kg pour un dôme dont le volume est de 3 m³. Cette résine révèle des propriétés anti-bactériennes et anti-fongiques (Christe *et al.*, 2003). Elle pourrait dès lors jouer un rôle important dans le maintien sanitaire des nids des fourmis des bois. La vie sociale, par la promiscuité qu'elle induit, constitue un cadre idéal pour le développement de microorganismes pathogènes (Hölldobler et Wilson, 1990). Le rôle de la résine est à rapprocher de celui de



Figure 4.5 ■ Le nid de la fourmi des bois. Les fourmis rouses des bois, comme ici l'espèce *Formica paralugubris* commune dans le Jura, abritent leur nid sous un dôme réalisé principalement avec des matériaux d'origine végétale. L'accumulation des aiguilles d'épicéa et de brindilles atteint couramment 80 cm de haut. Ces nids sont situés souvent en lisière de la forêt pour bénéficier d'un bon ensoleillement. On distingue au premier plan, une route de fourragement que les ouvrières ont tracée sur le sol herbeux par leur passage répété. © par D. Cherix avec son autorisation.

la sécrétion des glandes métapleurales, dont les propriétés antimicrobiennes seront étudiées au chapitre 11.

Les *Iridomyrmex purpureus* d'Australie préfèrent accumuler des petits graviers que les ouvrières disséminent sur la terre excavée (Greenslade, 1974). À première vue, ces cailloux semblent « décorer » les environs du nid. Leur rôle est discuté : s'agit-il d'un matériau prêt à l'emploi pour boucher les ouvertures du nid en cas de danger ? D'une sorte de marquage de l'entrée de la colonie ? Ou bien jouent-ils un rôle dans la protection thermique du nid ? Cette dernière hypothèse pourrait

être la bonne, car on retrouve fréquemment cette accumulation dans les terrains désertiques d'Amérique ou d'Australie. Au lever du soleil, ces graviers se réchauffent plus rapidement que l'environnement et agiraient comme des capteurs solaires. Plus tard dans la journée, ils joueraient au contraire un rôle dans la protection thermique. Dans le désert australien, la température à la surface du nid est toujours inférieure de quelques degrés à celle de la terre surchauffée environnante. On peut y voir aussi une origine à la légende rapportée par Hérodote et ses fourmis mineuses, gardiennes d'un tas d'or. Il se peut que, par hasard, quelques fourmis granivores aient disposé des pépites autour du cratère, si le biotope est situé dans une zone aurifère ...

1.4. Constructions avec des matériaux élaborés

Bien que moins habiles que les guêpes, on connaît quelques fourmis cartonnières. Sous nos climats, *Lasius fuliginosus* aménage des cavités dans les arbres vivants en les cloisonnant avec des parois en carton. Ce carton est fabriqué en agglomérant de menus morceaux de bois avec un liquide provenant de l'estomac des ouvrières (Maschwitz et Hölldobler, 1970).

Les *Crematogaster* arboricoles tropicaux sont d'habiles constructeurs. Au Cambodge, ils nidifient à la surface des arbres-hôtes, à l'aide de matériaux empruntés souvent au règne végétal et plus ou moins transformés par leurs propres moyens (Soulié, 1961 a). Le nid de *Crematogaster ledouxi*, construit au point de départ de trois rameaux qui servent de poutres maîtresses, a la taille et la forme d'un œuf d'autruche. Il est formé d'une multitude de fines brindilles mélangées à de la terre rouge. Celui de *C. vandeli* est encore plus grand. Les matériaux, un mélange de terre et de débris végétaux, sont hissés à plus de 30 m de haut par les ouvrières. Les trous de sortie sont protégés de la pluie par une sorte d'auvent. L'intérieur a un aspect spongiforme ménageant des centaines de chambres.

1.4.1. Nids cousus des fourmis tisserandes

La sophistication en matière de construction est atteinte quand les fourmis élaborent elles-mêmes une partie des matériaux de construction. C'est ce que pratiquent des fourmis capables d'utiliser de la soie produite de manière endogène.

Les fourmis tisserandes partagent avec les fourmis nomades, les fourmis esclavagistes ou les fourmis champignonnistes des mœurs qui sortent du commun. Elles exploitent de manière routinière la production de soie de leurs larves pour construire leur nid. Production animale, la soie est une fibre protéinique contenant des séquences répétitives d'acides aminés. Stockée à l'état

liquide dans des glandes séricigènes, semblables à celles du ver à soie, elle devient d'une solidité à toute épreuve par rapport au diamètre infime du fil quand elle est sécrétée. Toutes les fourmis qui effectuent leur nymphose à l'abri d'un cocon produisent de la soie, puisque c'est cette substance qui enveloppe la nymphe. Ce sont alors les larves qui produisent la matière première. Chez les fourmis tisserandes du genre *Oecophylla*, la soie larvaire est détournée de sa fonction originelle. La première description, relatée dès 1905 par Doflein, a été complétée bien plus tard par les observations d'Hölldobler et Wilson (1990). Les *Oecophylles*, bien que monogynes, occupent de nombreux nids répartis sur plusieurs arbres des forêts tropicales africaines ou indiennes. La société devient facilement énorme et peut compter 500 000 individus. Leurs larves, un peu avant d'atteindre le dernier stade, produisent de la soie dans leurs glandes labiales hypertrophiées. C'est un phénomène habituel chez les formicines qui effectuent leur nymphose à l'abri du cocon de soie qu'elles tissent. Mais chez les *Oecophylles*, les nymphes restent nues et la soie est détournée vers un autre usage. La construction du nid commence par un travail mettant en jeu une coopération particulièrement évoluée. Le nid étant formé par l'assemblage de plusieurs feuilles d'un même rameau ou de rameaux voisins, il convient d'abord de courber ces feuilles et de les rapprocher. Les ouvrières s'alignent au bord d'une feuille et saisissent la feuille voisine avec leurs mandibules (figure 4.6). Elles tirent alors ensemble, dans le même sens, rapprochant ainsi les feuillages. C'est une tâche qui exige une coordination parfaite des mouvements, unique chez les fourmis. Lorsque la distance qui sépare deux feuilles est supérieure à la longueur d'une fourmi, l'intervalle est comblé par la mise en place d'une chaîne. Plusieurs individus s'accrochant les uns aux autres, en saisissant chacun le pétiole d'un congénère à l'aide de leurs mandibules, parviennent à saisir les deux feuilles. La réalisation de telles chaînes se rencontre aussi quand les ouvrières veulent passer d'une branche à l'autre. On a pu montrer que cette structure collective obéit à certaines règles : la probabilité pour qu'une ouvrière rejoigne ou quitte une chaîne dépend du nombre d'ouvrières déjà engagées dans la chaîne (Lioni *et al.*, 2001). Lorsque les feuilles sont suffisamment rapprochées et courbées pour former une sorte de tente, l'opération de tissage commence. Tandis que les premières ouvrières maintiennent leur prise, d'autres surgissent des nids voisins, une larve entre leurs mandibules. Les ouvrières tisserandes sont toutes des ouvrières *major*, selon une division du travail que l'on verra plus loin. La larve se maintient dans une position immobile, qui contraste avec les mouvements que sa tête décrit quand elle file son cocon chez les autres formicines. À chaque fois que la tête de la larve vient au



Figure 4.6 ■ Une coopération exemplaire : les chaînes de fourmis. Les ouvrières d'*Oecophylla longinoda* installent leur nid entre des feuilles d'arbres qu'elles réunissent par un tissu soyeux dont les fils sont produits par leurs larves. Il convient d'abord de rapprocher les feuilles. C'est ce que sont occupées à faire les fourmis situées à droite de la photo. Tirant toutes ensemble sur le bord de la feuille opposée qu'elles agrippent avec leurs mandibules, elles la rapprochent suffisamment de celle sur laquelle elles sont perchées pour que les ouvrières tisserandes commencent leur travail. On voit d'ailleurs la nappe blanche de la soie qui se met en place. À gauche de la photo, l'intervalle entre les deux feuilles est trop important pour que les fourmis puissent individuellement s'accrocher aux deux feuilles. Une chaîne coordonnée se met alors en place qui, par les efforts conjugués de ses participants, parviendra à rapprocher suffisamment le feuillage. © par G. Théraulaz avec son autorisation.

contact d'une feuille, les glandes labiales émettent une minuscule quantité de soie qui adhère à sa surface. L'ouvrière se déplace alors vers le bord de l'autre feuille, étirant un fil de soie dont l'extrémité se collera sur la marge de la deuxième feuille quand la tête de la larve viendra à son contact. L'analogie avec le mouvement que le tisserand effectue avec sa navette est tout à fait réaliste (figure 4.7). Le passage de nombreuses fourmis tisserandes aux mêmes endroits conduit à la réalisation d'un tissu soyeux qui réunit solidement les feuilles et ferme le nouveau nid.

Le tissage de la soie chez les Oecophylles fait apparaître une autre singularité. On sait que les mâles des fourmis n'ont quasiment aucun comportement social (cf. chapitre 3). Séjournant très peu de temps dans leur nid, ils se contentent habituellement de recevoir de la nourriture des ouvrières avant de s'envoler pour participer au vol nuptial. Chez les Oecophylles, tous les mâles à l'état larvaire participent à l'effort collectif de construction, puisqu'ils sont utilisés comme navette au même titre que les larves ouvrières (Wilson et Hölldo-

bler, 1980). Toutefois, leur contribution à la production de la soie est 10 fois plus faible que celle des ouvrières, leurs glandes labiales étant plus petites. On peut voir dans cette différence un argument supplémentaire en faveur de la sélection de la parentèle : les mâles sont moins apparentés au reste de la colonie que les femelles. Leur intérêt génétique est donc de limiter leur apport à l'effort commun, pour mieux utiliser à leur usage personnel les produits de leur métabolisme.

L'utilisation de la soie larvaire dans la construction des nids n'est pas exceptionnelle. Elle est surtout connue chez les Formicinae et en particulier dans le genre *Polyrhachis*, dont les 460 espèces sont réparties sous les tropiques de l'Ancien-Monde. Leur habileté est moindre que celle des Oecophylles, car elles n'utilisent jamais de chaînes pour rapprocher des feuilles. Le grand nombre d'espèces permet d'établir l'existence d'une évolution dans l'art d'utiliser la soie (Liefke *et al.*, 1998). Certaines d'entre elles construisent des nids en soie pure. Ce sont des tentes translucides, attachées à la face inférieure de larges feuilles. Le comportement des

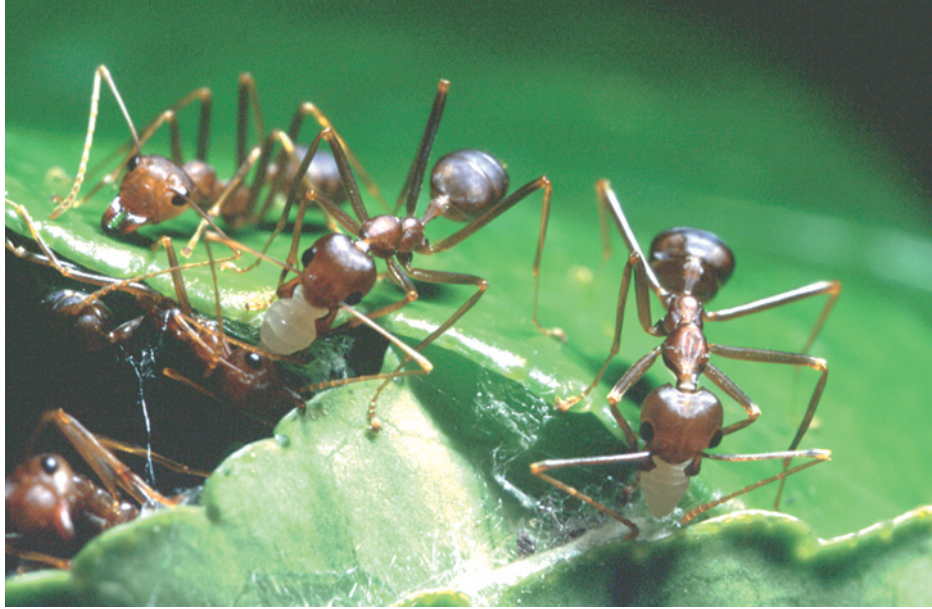


Figure 4.7 ■ *Les fourmis tisserandes*. Lorsque les feuilles sont assez proches l'une de l'autre, les ouvrières d'*Oecophylla longinoda* soudent les au moyen d'un tissu de soie fabriqué par les larves. Les ouvrières maintiennent la larve entre leurs mandibules et la déplacent entre les bords de deux feuilles. Ce mouvement est comparable à celui qu'effectue le tisserand avec sa navette. La larve émet alors un fil de soie. Les passages répétés des ouvrières avec leurs larves fileuses créent une nappe de soie qui maintient fermement les feuilles entre elles et clôt le nid. On distingue deux ouvrières occupées à cette tâche de tissage. Le tissu soyeux en cours d'élaboration est visible dans le bas du cliché. © par G. Théraulaz avec son autorisation.

larves fileuses se rapproche beaucoup de celui manifesté par les larves de Formicinae tissant leur cocon. Leur tête est animée de mouvements en 8 qui compliquent la tâche des ouvrières tisserandes. À l'opposé, d'autres espèces nidifient directement dans des cavités du sol sans utiliser de soie (Hölldobler et Wilson, 1983 a). D'autres fourmis se montrent encore plus parcimonieuses. L'espèce arboricole *Dendromyrmex chartifex*, en Amérique Centrale, utilise bien la soie larvaire pour renforcer la structure de son nid, mais les larves ne donnent pas toute leur production. La plupart gardent suffisamment de soie pour tisser leur cocon de nymphe (Wilson, 1981). Cette fourmi est sans doute à la racine du continuum qui a permis à l'évolution de parvenir à l'utilisation la plus parfaite de la soie, telle qu'on l'observe chez les *Oecophylles*.

1.4.2. Ouvrières fileuses des *Melissotarsus*

On connaît des fourmis à mœurs souterraines qui, trouvant dans le sol tout ce dont elles ont besoin, ne se hasardent jamais à l'extérieur, si ce n'est au moment de la reproduction. De telles fourmis à mœurs clandestines,

mais logeant dans le bois, sont beaucoup plus rares. C'est le cas du genre *Melissotarsus*, dont la dizaine d'espèces est distribuée en Afrique et à Madagascar. Les sociétés sont très difficiles à localiser en raison de leur habitat. C'est en effet un genre que l'on peut qualifier de *corticicole* puisque ses représentants creusent leurs nids entre l'écorce et le liber. Leur découverte est toujours fortuite, car les *Melissotarsus* ne patrouillent jamais à l'extérieur. Aucune construction ou excavation ne signale leur présence. Ce n'est donc qu'en débitant les arbres des savanes et forêts-galeries de la Côte d'Ivoire, ceux du « fynbos » sud-africain, ou des mangroves du Burundi, que l'on trouve les nids discrets de ces fourmis. Ils sont constitués par de très nombreuses galeries reliées entre elles et ne dépassant jamais 1 à 2 mm de diamètre. Ces tunnels sont creusés par les ouvrières. On peut distinguer les individus jeunes de leurs aînés, par le degré d'usure des dents portées par les mandibules, en particulier la dent apicale qui est la plus acérée lors de l'émergence des adultes. L'usure est telle, qu'on a longtemps pensé que la population ouvrière était représentée par deux sous-castes, des ou-

vières et des soldats. En réalité, tous les intermédiaires existent entre les deux extrêmes, la modification de la mandibule rendant seulement compte du degré d'usure et donc de l'âge de son propriétaire.

La biologie des *Melissotarsus* présente une autre originalité. Les galeries sont tapissées d'un fin revêtement soyeux. Si l'écorce est craquelée ou fendue, la soie obture ces ouvertures et isole le nid du monde extérieur. L'écorce est aussi percée de minuscules orifices permettant l'envol des sexués ailés. Ces trous sont maintenus fermés par un tampon de soie mêlée à de la sciure. Cette soie n'est pas produite par les larves, comme chez les fourmis tisserandes, mais par les adultes (Fisher et Robertson, 1999). Les ouvrières possèdent des glandes séricigènes qui tapissent la surface de la cavité buccale et s'ouvrent à l'extérieur par deux minuscules pores (figure 4.8). Les fibres produites par trois ou quatre glandes sont associées en un fil unique, un peu à la manière des torons d'un cordage. Le fil est tiré par le jeu des pattes antérieures. Comme chez tous les insectes, ces pattes sont terminées par un tarse formé de plusieurs articles. Les articles deux à quatre des tarsi des pattes antérieures, revêtus de poils courts et raides, sont fortement aplatis et servent de brosses applicatrices de la soie. Le mouvement de ces appendices contribue à enrouler les fibres élémentaires, exactement comme dans le filage de la laine.

Cette fourmi étrange et peu connue présente une autre singularité. Alors que les pattes avant et arrière sont orientées normalement vers le sol et servent au déplacement sur le plancher de leur galerie, les pattes médianes sont dressées vers le haut et tâtent le plafond

(Delage-Darchen, 1972). Les fourmis sont tellement adaptées à ce mode de déplacement qu'elles ne peuvent se mouvoir convenablement sur une surface plane. Sorties de leur nid et posées sur le fond d'un cristalliseur, elles culbutent sans cesse et finissent par mourir d'épuisement. C'est pour cela qu'une espèce de Côte d'Ivoire a été appelée *Melissotarsus titubans*. Il est nécessaire que les galeries dans lesquelles elles circulent soient calibrées à l'écartement de leurs pattes. Celui-ci étant d'un mm, le diamètre des tunnels ne doit pas excéder 1 à 2 mm.

2. Un cycle moyen : la forme monogyne de la fourmi de feu

À la différence des bourdons ou de nombreuses espèces de guêpes, il n'existe pas de sociétés de fourmis annuelles ne produisant des sexués qu'en fin de période active, juste avant l'extinction de la colonie. Les sociétés de fourmis sont pérennes, ce qui est en principe lié à un élevage de sexués s'étalant sur plusieurs années. Comme on l'a signalé au début de ce chapitre, la production répétée de sexués chez les fourmis correspond au modèle qualifié d'*itéroparité*, par opposition au modèle de *semelparité* rencontré chez les bourdons par exemple.

La fondation réussie et les premières étapes de l'édification du nid amorcées, la société va pouvoir se développer et assurer son cycle vital. Ce dernier passe par quatre étapes principales (Oster et Wilson, 1978) : la *fondation* que nous avons étudiée au chapitre 3, une *phase ergonomique* marquée par l'élevage de nombreuses ouvrières, une *phase de reproduction* au cours de

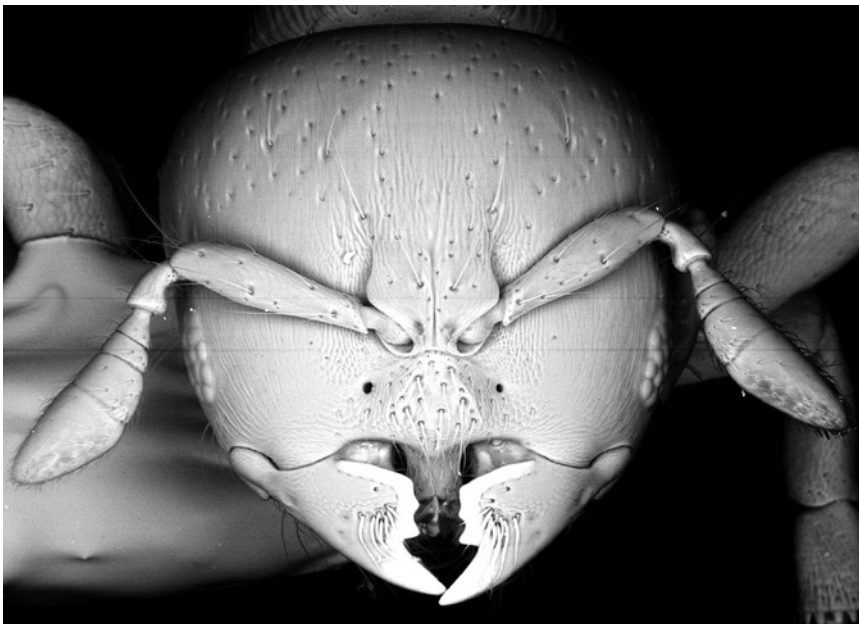


Figure 4.8 ■ Une fourmi productrice de soie : *Melissotarsus emeryi*. Cette espèce africaine a des mœurs corticoles puisqu'elle creuse son nid entre l'écorce et le liber des arbres. Elle ne sort jamais à l'extérieur des galeries qu'elle a forées car elle dévore des cochenilles qu'elle élève à cet usage. Le nid est tapissé d'une soie produite par les ouvrières. Les glandes séricigènes sont logées dans la tête, le fil sortant par les deux pores minuscules que l'on voit sur le clypéus, au-dessus des mandibules. © par B.L. Fisher avec son autorisation.

laquelle la société produit des sexués mâles et femelles et enfin une *phase d'orphelinage*, au moins chez les espèces monogynes, marquée par la mort de la reine et le déclin de la société. Cela n'exclut pas la diversité et la complexité quand les cycles s'écartent d'un modèle « moyen ». La succession des quatre étapes qui constitue l'*ontogenèse* de la société a été qualifiée de *sociogenèse* par Wilson (1985 b), pour mieux rendre compte des modifications démographiques qui accompagnent ce processus.

Nous verrons dans le chapitre 5 que très souvent les ouvrières d'une même société ont des tailles différentes en fonction de leur « emploi ». Il nous suffit à présent de savoir que l'on distingue habituellement des ouvrières *minor*, *media*, *major* et des *soldats*, ces qualificatifs faisant référence à la taille des individus.

La fourmi de feu *Solenopsis invicta* est une espèce particulièrement bien étudiée en raison des problèmes causés par sa prolifération aux États-Unis. Elle existe sous deux formes : la forme monogyne et la forme polygyne. C'est le développement des nids de la forme monogyne qui nous servira d'exemple. Bien que représentatif de celui des fourmis monogynes en général, il est toutefois marqué par une succession des premiers stades plus rapide que chez la plupart des autres espèces, ce qui explique d'ailleurs en partie le succès de cette fourmi (Markin et Dillier, 1971 ; Markin *et al.*, 1973). L'évolution démographique est de type *logistique* (courbe d'allure sigmoïde). Les premières ouvrières apparaissent environ un mois après la ponte des premiers œufs par la reine (figure 4.9). Ce sont des individus extrêmement petits, appelés ouvrières *minimes*. Ils ne pèsent que 0,2 mg, alors que les ouvrières *minor*

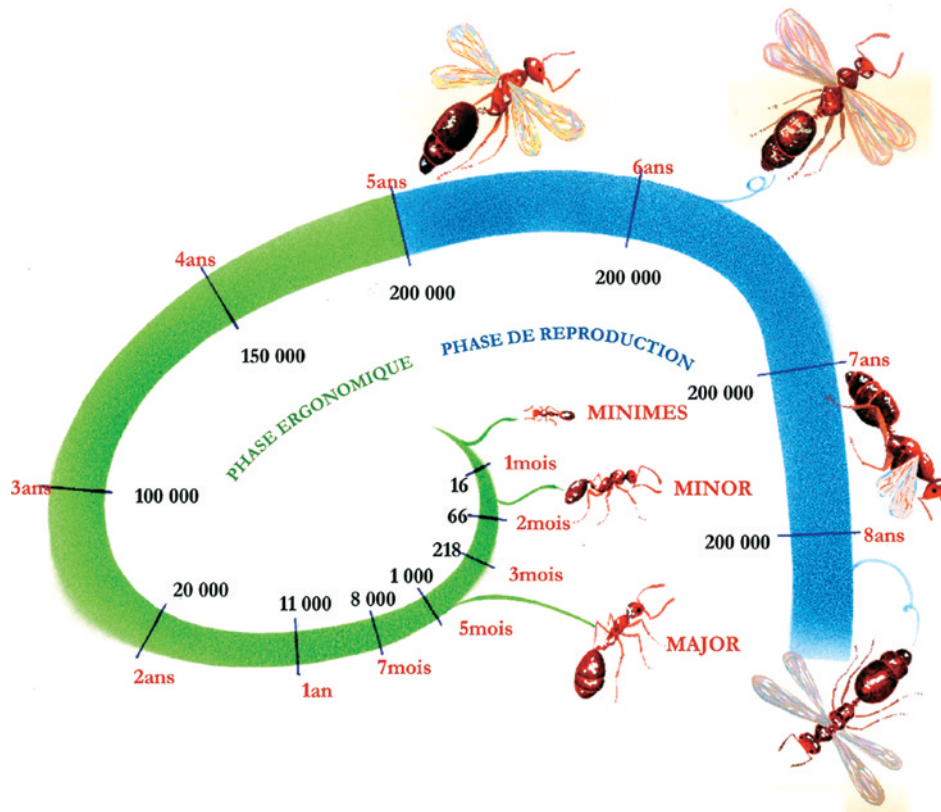


Figure 4.9 ■ Sociogenèse et évolution démographique des sociétés de la fourmi de feu. Comme il est de règle chez la plupart des espèces monogynes, les différentes sous-castes d'ouvrières apparaissent successivement (en commençant par les ouvrières les plus petites) en même temps qu'augmente le nombre des individus (chiffres en gras) selon une courbe logistique. La phase de croissance ou phase ergonomique dure environ cinq ans, la société possédant à ce moment à peu près 200 000 individus dont 35 p. 100 d'ouvrières *major*. À partir de la quatrième ou de la cinquième année, le nombre des ouvrières n'augmente plus et la société élève annuellement de nombreux sexués. C'est le début de la phase de reproduction. D'après les données de Markin G.P. *et al.*, 1973. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **66** : 803–808 et Tschinkel W.R., 1988 a. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **22** : 103–115.

atteignent en moyenne 0,5 à 2 mg. C'est une constante que les premières ouvrières d'une fondation sont des individus particulièrement petits (sauf chez les champignonnistes). Plutôt que de voir dans cet événement une conséquence de la difficulté rencontrée par la reine à élever la première génération d'ouvrières, on préfère y voir un avantage résultant d'une pression de sélection (Bourke et Franks, 1995). Avec la même quantité de réserves alimentaires, la reine a avantage à obtenir plus et plus vite des ouvrières naines, qui pourront s'investir très rapidement dans l'élevage de leurs sœurs. Vers le soixantième jour, on compte environ 65 ouvrières, essentiellement des *minimes* mais aussi les premières *minor* qui sont les premières ouvrières « régulières ». À l'âge de cinq mois, la colonie compte déjà 1 000 ouvrières *minor* et les premiers *major*. Les *minimes* ont alors disparu. Au bout de sept mois, il y a de 6 500 à 14 000 ouvrières dont 3 p. 100 de *major*. La démographie des *major* obéit à la même croissance logistique que celle de la population générale, mais elle est plus rapide. Chaque fois que la population totale est multipliée par 10, celle des *major* est multipliée par 21,4. Au bout de cinq ans, le pourcentage des *major* atteint 35 p. 100 et restera à ce niveau jusqu'à la disparition de la société. Quant au nombre total d'individus, il augmente très vite pendant cette phase ergonomique : environ 11 000 après un an, 20 000 à 30 000 après deux ans, 100 000 après trois ans. La croissance numérique se poursuit et le nombre maximum d'individus, environ 200 000 à 230 000, est atteint quand la société est âgée de quatre à six ans (Tschinkel, 1988 *a*, 1993 *a* ; Williams, 1990). Dans une telle société, le polymorphisme est continu et l'on passe graduellement de l'ouvrière *minime* ou *minor* à l'ouvrière *major*. La colonie vivra encore de longues années, puisque la reine qui a une longévité d'environ huit ans est souvent remplacée lors de sa disparition. Ces sociétés sont donc potentiellement immortelles. Toutefois, à partir de l'âge de six à huit ans, la démographie reste stable (Tschinkel, 1988 *a*).

La phase ergonomique, marquée par la croissance démographique, dure donc quatre à six ans. Quand la population atteint environ 10 p. 100 de son maximum, la société parvient au stade mature caractérisé par la production des sexués (Vargo, 1988 ; Tschinkel, 1993 *a*). Trente pour cent de l'énergie consacrée à la croissance est investie dans l'élevage des reproducteurs (Tschinkel, 1993 *a*). Les colonies produiront d'autant plus de sexués qu'elles sont plus peuplées. En moyenne, 4 400 individus ailés sont produits annuellement à partir de l'âge de quatre, cinq ou six ans. Les premiers sont élevés quand la société est âgée d'environ sept mois. Une autre constante de la phase ergonomique est l'augmentation de taille des ouvrières. Une étude réalisée par Tschinkel (1993 *a*) montre que le poids moyen des ouvrières est multiplié par quatre entre la fondation et le

stade reproducteur. D'un peu moins de 0,2 mg, on passe en quelques années à 0,75 mg par individu. Ceci est dû pour partie à l'augmentation du nombre d'ouvrières *major*, dont le pourcentage croît durant cette période, mais aussi à l'augmentation de la taille des individus de chacune des sous-castes : *minor*, *media* et *major* (figure 4.10).

Cette croissance de la taille des ouvrières avec le développement de la colonie s'observe aussi chez la fourmi granivore *Pogonomyrmex badius*. La largeur de la tête des ouvrières *minor* passe de 1,15 mm dans les sociétés en cours de fondation, à 1,90 mm dans les sociétés adultes comptant 7 000 à 8 000 individus (Tschinkel, 1998 *b*). Le phénomène n'est pas limité aux espèces polymorphes. On le retrouve aussi chez les espèces monomorphes, comme des *Myrmica* ou des *Tetramorium*.

À la variation du nombre d'individus pendant la vie entière d'une société se superpose une variation annuelle. C'est encore la fourmi de feu qui est la mieux étudiée à cet égard (Tschinkel, 1988 *a*, 1993). L'échantillonnage montre que la population annuelle évolue en dents-de-scie, avec un maximum d'individus en décembre et un minimum au milieu de l'été. La baisse du nombre d'ouvrières au printemps correspond à l'effort d'investissement annuel consacré à cette époque à l'élevage des sexués. Celui-ci terminé, la colonie n'investit plus que dans l'élevage des ouvrières, ce qui en fait augmenter à nouveau le nombre. Un autre paramètre fluctue aussi annuellement. C'est le taux des lipides que l'on trouve dans chaque ouvrière. La quantité de corps gras diminue au printemps, pendant l'élevage des sexués. Elle augmentera à partir de la fin juillet, quand les sexués quitteront le nid.

L'existence d'un stade ergonomique, précédant le stade reproductif, est une constante chez les fourmis monogynes. Pour se limiter à un autre exemple, citons celui de l'espèce granivore *Pogonomyrmex badius*, chez laquelle les premiers sexués ne sont produits que lorsque la population ouvrière dépasse 2 500 ouvrières (Tschinkel, 1999). Lorsque le stade reproducteur est atteint, la production annuelle des sexués est concentrée sur une période limitée de la période d'activité. Ceci permet à la colonie de se consacrer, généralement en début de saison, à la production d'ouvrières qui seront nécessaires à l'élevage des sexués. Si l'ontogenèse d'une société fait donc se succéder une période ergonomique et une période reproductive, on observe une alternance de ces activités au cours d'une même année. C'est ce que Oster et Wilson (1978) appellent une stratégie « bang bang », pour souligner l'existence d'une séparation complète sur le long terme et d'une alternance au cours d'une même année de l'élevage des deux types de descendants.

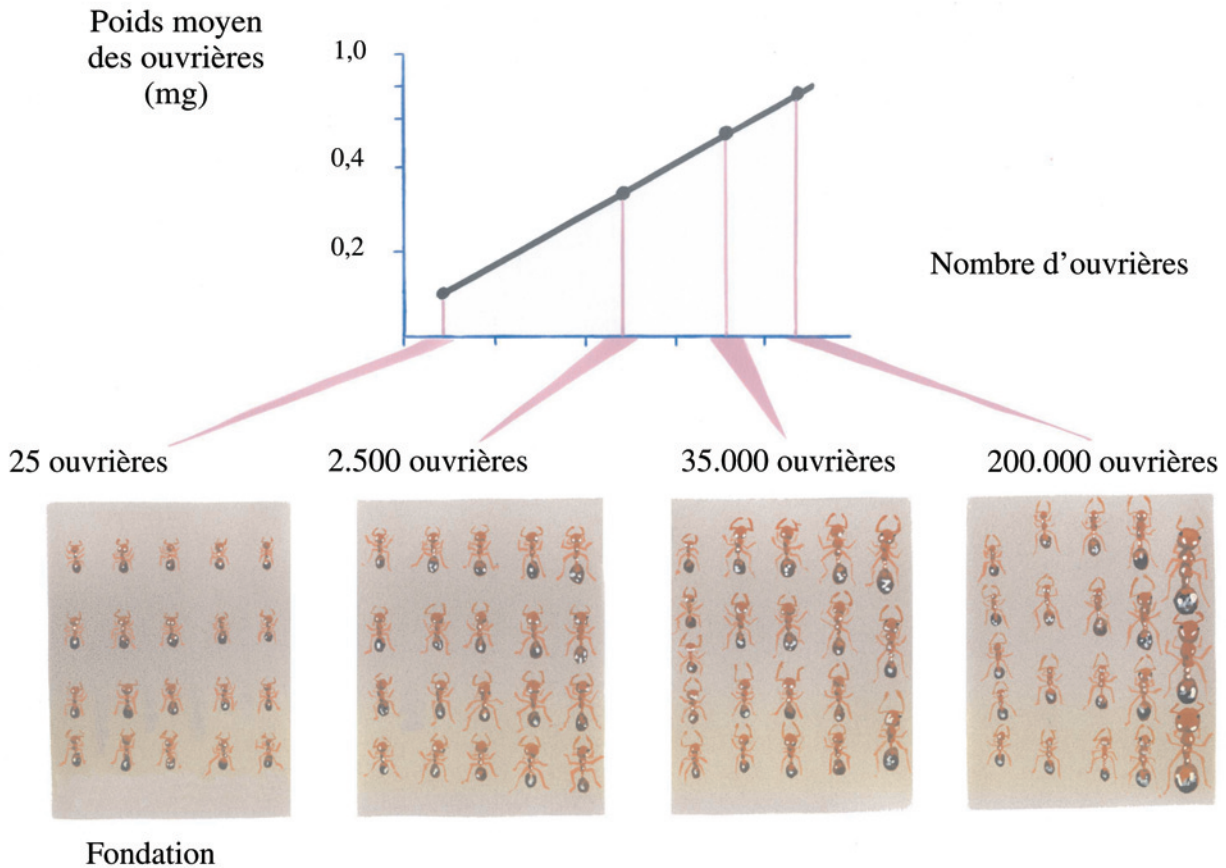


Figure 4.10 ■ Croissance de la colonie et croissance des individus. Une des règles de la sociogenèse des sociétés de fourmis est que la taille des individus élevés augmente pendant la phase de croissance (phase ergonomique) de la société. Par exemple chez la fourmi de feu, le poids moyen des ouvrières est multiplié par quatre pendant cette période. Ceci concerne les représentants de toutes les sous-castes d'ouvrières, les *minor* comme les *major*. Pour illustrer ce phénomène chaque « boîte » contient une sélection représentative de 20 individus prélevés dans des nids d'âges croissants, donc possédant de plus en plus d'ouvrières. D'après Tschinkel W.R., 1993 *a. Ecol. Monographs*, 63 : 425–457.

3. Production des mâles diploïdes

Chez les insectes haplodiploïdes, lorsque la fécondation d'un ovule conduit à une homozygotie pour les allèles du locus codant le sexe, l'individu se développe en mâle diploïde (*figure 2.1*). De tels mâles sont connus chez diverses espèces de *Leptothorax* (Loiselle *et al.*, 1990), de *Formica* (Pamilo *et al.*, 1994) ou chez la fourmi de feu (Ross et Fletcher, 1985 *b*).

La survie des mâles diploïdes est favorisée par deux facteurs. Le premier est la consanguinité, la femelle ayant alors plus de chance d'être fécondée par un mâle porteur des mêmes allèles que les siens au locus du sexe. De nombreux mécanismes permettent d'éviter la consanguinité. Le plus commun est l'existence d'un vol nuptial puissant, qui brasse les sexués originaires de nids éloignés. C'est parce que les vols nuptiaux de *Lep-*

tothorax nylanderii sont de faible puissance que la consanguinité reste possible et explique la présence de quelques mâles diploïdes (Foitzik et Heinze, 2001). Les accouplements à l'intérieur des nids sont aussi un facteur promouvant la consanguinité. L'existence d'accouplements multiples de la reine représente une deuxième cause de croisements homozygotes (Ratnieks, 1990 *a et b*). Mais nous avons vu au chapitre précédent que la polyandrie est limitée chez les fourmis.

La fourmi de feu représente une exception par la fréquence des mâles diploïdes qui constituent 73 à 100 p. 100 des mâles produits par les sociétés polygynes (Ross et Fletcher, 1985 *a*). Cette fréquence exceptionnelle est due à une perte de diversité génétique au niveau du locus responsable de la détermination du sexe lors de l'introduction de l'espèce aux États-Unis (Ross *et al.*, 1993). Les sociétés monogynes émettent

aussi de très nombreux œufs diploïdes à devenir mâle, mais la charge énorme qu'ils représentent lors de la fondation indépendante fait périr toutes les sociétés qui en produisent. Les sociétés survivantes sont celles qui sont épargnées par la ponte d'œufs homozygotes. Les sociétés polygynes, qui pratiquent le bouturage, échappent à cette contrainte et trouvent assez de ressources pour survivre et élever jusqu'au stade adulte les mâles diploïdes. Il se trouve que 2,4 p. 100 de ces mâles sont fonctionnels et peuvent s'accoupler. C'est ce qui explique que 12 p. 100 des reines ailées produites par les sociétés polygynes sont triploïdes (Krieger *et al.*, 1999). Ces reines étant stériles, elles seront éliminées par les ouvrières, si bien qu'on ne les rencontre qu'à l'état vierge.

Si les mâles diploïdes, à l'exception de la fourmi de feu, sont aussi rares, c'est peut-être dû au fait qu'ils sont détectés et éliminés à un stade précoce de leur développement. C'est en effet le cas chez l'abeille où les mâles diploïdes sont cannibalisés au premier stade larvaire (Woyke, 1963).

4. Élevage des reines

Lors de la période annuelle de production des sexués, les sociétés consacrent une grande part de leur énergie à élever les mâles et les femelles reproductrices. Concernant les mâles, nous savons que la plupart sont issus des œufs vierges émis par la reine. Les femelles, tant les reines que les ouvrières, sont issues d'œufs fécondés. La différenciation des larves femelles évoluant vers la voie royale est un phénomène complexe. De très nombreuses études ont permis de démontrer que les larves à devenir royal ou ouvrière sont issues des mêmes œufs fécondés. Le pool génique de ces œufs étant identique, un génome unique est donc susceptible de produire au moins deux phénotypes différents, selon que certains gènes sont exprimés ou non. Cette possibilité n'est pas réservée aux fourmis, ni même aux insectes sociaux en général. Elle est largement connue chez les plantes et les animaux sous le nom de *polyphénisme* (Schlichting et Pigliucci, 1998).

Concernant les insectes sociaux, l'abeille, de par sa facilité d'élevage, constitue un modèle privilégié dont pourront s'inspirer les chercheurs spécialisés sur d'autres modèles biologiques. Chez *Apis mellifera*, les gènes s'expriment à six moments différents pendant le développement de l'embryon et de la larve indifférenciée. Sept loci sont impliqués dans le processus de différenciation dont deux jouent un rôle principal dans le déterminisme de la caste (Evans et Wheeler, 1999, 2001 ; Evans *et al.*, 2004). Chez les fourmis, les recherches ont concerné le polyphénisme des ailes puisqu'il

s'agit du polyphénisme le plus commun chez les insectes. Exactement comme pour d'autres insectes holométaboles (drosophile, lépidoptères), on trouve chez les reines et les mâles de la fourmi *Pheidole morrisi* six gènes dont l'expression régule le développement des ailes. Chez les soldats de cette espèce, dont les larves possèdent des disques alaires antérieurs, cinq des gènes hortologues de ceux de la drosophile s'expriment. Le gène qui reste silencieux suffit à interrompre la morphogenèse de l'aile. Quant aux larves ouvrières, dépourvues de disques alaires, aucun des six gènes ne s'exprime (Abouheif et Wray, 2002).

L'expression différentielle de tous les gènes responsables du phénotype royal est sous le contrôle de signaux environnementaux et/ou hormonaux qui se manifestent pendant le développement embryonnaire et larvaire. L'environnement larvaire joue donc un rôle primordial. Les facteurs sociaux et hormonaux auxquels les larves sont soumises les feront évoluer vers l'un des deux phénotypes. Toutefois, nous verrons que dans quelques cas de déterminisme de la caste au sein des femelles, c'est un facteur génétique qui est responsable de l'orientation.

4.1. Facteurs sociaux et environnementaux

Chez de nombreuses espèces appartenant aux principales sous-familles (Formicinae, Myrmicinae, Dolichoderinae, ponéromorphes) la présence des reines reproductrices empêche les larves femelles de se sexualiser (Aron et Passera, 2000). *Plagiolepis pygmaea*, une minuscule Formicinae méridionale, est un bon matériel d'étude. Le couvain d'hiver, élevé au printemps par des ouvrières orphelines, fournit de nouvelles reines. Il suffit d'introduire une seule reine vivante dans l'élevage, ou un cadavre royal, pour empêcher toute sexualisation du couvain (Passera, 1969, 1980). Par des artifices d'élevage, on peut aussi autoriser les ouvrières à lécher une surface plus ou moins importante du corps de leur reine vivante. Plus la surface accessible sera étendue, plus l'inhibition de l'élevage de nouvelles femelles reproductrices sera puissante. Chez la fourmi d'Argentine, une Dolichoderinae polygyne, l'élevage des sexués se produit au printemps, juste après l'exécution de la plupart des reines par leurs ouvrières. Il est tentant de voir là un mécanisme visant à supprimer radicalement l'inhibition royale. Cette inhibition a d'ailleurs été vérifiée par Vargo et Passera (1991). Il suffit d'introduire une seule reine dans un petit élevage de printemps pour n'obtenir que des ouvrières. On peut aussi remplacer la reine vivante par des cadavres renouvelés chaque jour : l'effet inhibiteur est maintenu. Par contre, le cadavre est sans effet s'il a été lavé dans un solvant organique comme le pentane.

Le rôle inhibiteur de la reine a été vérifié chez les représentants d'autres sous-familles : *Myrmica rubra*, *Leptothorax nylanderi*, *Monomorium pharaonis*, *Solenopsis invicta* (Myrmicinae), *Odontomachus haematodes* (Ponerinae). Chez *Amblyopone silvestrii* (Amblyoponinae), il se traduit par un déménagement des larves royales proches de la nymphose vers des chambres spéciales, situées à une cinquantaine de cm du nid principal. C'est là, à bonne distance de la reine, que les cocons sexués, soignés par quelques rares ouvrières, finiront leur maturation avant d'éclore (Masuko, 2003 *b*).

Ces expériences, en particulier celles faisant intervenir les cadavres des reines lavés ou non par un solvant organique, vont dans le sens de l'existence d'une ou plusieurs phéromones d'amorçage ou primer phéromones. Ces phéromones sont des substances chimiques émises par un individu afin de modifier la physiologie d'un individu récepteur. Dans le cas présent, la production des phéromones d'amorçage est liée au fonctionnement de l'ovaire puisque les reines vierges ne sont pas inhibitrices. Chez la fourmi de feu, elles semblent produites à la fois par la glande à poison et des glandes céphaliques (Vargo et Hulsey, 2000). Malgré les efforts des biochimistes, on ne connaît toujours pas la nature chimique de cette phéromone royale inhibitrice.

Le stade larvaire susceptible de se sexualiser représente un autre facteur social d'importance. Le nombre de stades larvaires chez les fourmis n'est pas simple à déterminer, car les mues passent presque toujours inaperçues. La taille est un facteur assez peu fiable, les larves d'un même stade pouvant être plus ou moins turgescents selon leur état d'affaiblissement. De plus, les adultes étant souvent polymorphes, les larves qui leur donnent naissance sont aussi de taille variable. Néanmoins, une étude précise de la chétotaxie et de la forme des mandibules montre que l'on rencontre de trois à cinq stades selon les espèces (Onoyama, 1982 *a* ; Wheeler et Wheeler, 1986). Par exemple, il existe trois stades larvaires chez la Myrmicinae *Pheidole pallidula* (Passera, 1974) et cinq stades chez l'Amblyoponinae *Amblyopone silvestrii* (Masuko, 2003 *a* et *b*) ou la Formicinae *Plagiolepis pygmaea* (Passera 1968 *a*). Chez les espèces des régions tempérées, dont le cycle comporte un couvain hivernant, seules les larves ayant subi la diapause hivernale sont aptes à se sexualiser. Il s'agit souvent des larves les plus avancées dans leur développement, comme on le constate chez *Myrmica rubra*, *Tetramorium caespitum*, *Leptothorax nylanderi* ou *Plagiolepis pygmaea*. Chez cette dernière espèce, le couvain hivernant est formé des trois premiers stades larvaires. Seules les larves du troisième, donc le plus âgé, sont aptes à évoluer au printemps en larves royales (Passera, 1969). L'hivernation n'est plus une contrainte absolue

chez les fourmis importées. On peut sexualiser des larves à tous moments chez la fourmi d'Argentine, mais les larves hivernantes conservent une plus grande compétence à évoluer en reine (Vargo et Passera, 1992). La dormance hivernale est aussi obligatoire pour les ouvrières nourrices. Seules les ouvrières sortant d'hivernation chez *Plagiolepis pygmaea* ont la capacité d'entreprendre un élevage de larves sexuées. De même, les ouvrières de printemps de *Myrmica rubra* sont bien plus efficaces que leurs homologues d'été (Brian, 1962).

La nutrition des larves est un élément fondamental du processus de sexualisation. Parmi les larves compétentes, seules celles qui ont reçu un important apport alimentaire se sexualisent. C'est ce qui explique que seules les sociétés comptant un nombre important d'ouvrières élèvent de nouvelles reines. Chez *Myrmica ruginodis*, la colonie doit produire 900 à 3 000 ouvrières avant d'élever des femelles ailées (Brian, 1979). On a déjà vu plus haut comment la phase ergonomique précède obligatoirement la phase reproductrice. La quantité d'aliments reçus par les larves de *Plagiolepis pygmaea* au cours de la période de sexualisation est spectaculaire. On peut la mesurer en offrant aux ouvrières nourrices du miel contenant un élément marqué. Au plus fort de la croissance larvaire, les larves royales reçoivent par unité de poids six fois plus de nourriture régurgitée que les larves à destinée ouvrière (Bonavita-Cougourdan et Passera, 1978). Il n'est pas sûr que le choix des larves devant être sexualisées, donc suralimentées, soit fait par les ouvrières. Chaque individu tentant de maximiser sa valeur adaptative en accédant au statut de reproducteur (Bourke et Ratnieks, 1999), chaque larve est sans doute amenée à solliciter plus de nourriture que sa voisine. Les larves de *Gnamptogenys striatula* qui sollicitent le plus de nourriture sont les mieux nourries. À l'émergence elles possèdent plus d'ovarioles que leurs homologues moins bien alimentées (Kaptein *et al.*, 2005). Chez cette espèce dont les ouvrières ont conservé une spermathèque, les individus devenant des reproducteurs après accouplement (gamergates) possèdent plus d'ovarioles que ceux qui restent vierges (Blatrix et Jaisson, 2001). En sollicitant les ouvrières pour obtenir davantage de nourriture, les larves de cette fourmi prennent une sérieuse option pour devenir des reproductrices. Elles manipulent ainsi leur avenir (Kaptein *et al.*, 2005).

4.2. Décliv alimentaire et facteurs hormonaux

Le lien entre l'alimentation et le développement morphologique conduisant au phénotype royal est constitué par des signaux endocrines qui coordonnent les diffé-

rents modèles de différenciation (Wheeler, 1986, 1994). L'hormone juvénile, bien connue par ailleurs pour son rôle dans le développement larvaire des insectes, joue un rôle primordial. Selon le modèle développé par Wheeler, il existe des moments sensibles pendant le développement larvaire, au cours desquels, sous l'effet d'un *déclat alimentaire*, les corps allates libèrent de l'hormone juvénile (JH) qui favorisera l'engagement de la larve dans le processus de développement royal. On dispose de plusieurs études rendant crédible ce scénario. Une ligature posée en arrière du cerveau des larves de *Myrmica rubra* à potentialité royale isole les corps allates du reste du corps. Dans ces conditions, les larves développent normalement les bourgeons des pattes, alors que leurs bourgeons alaires n'évoluent pas. Toutefois, une application de JH de synthèse sur ces larves ligaturées restaurera la croissance des bourgeons alaires, marqueurs du développement royal (Brian, 1976).

Chez *Plagiolepis pygmaea*, des études histologiques montrent que le volume cellulaire des corps allates augmente considérablement chez les larves qui se transforment en larves royales (Passera et Suzzoni, 1991). Chez *Pheidole pallidula*, l'application d'hormone juvénile directement sur la reine amène cette dernière à pondre des œufs dont l'orientation sera définie en fonction de leur teneur hormonale. Ainsi, grâce à la transmission directe dans l'ovule en vitellogenèse d'un effet maternel placé sous influence hormonale, on obtient des œufs préorientés sexuellement (Passera et Suzzoni, 1978).

Le modèle biologique le plus complet faisant intervenir à la fois les facteurs émanant des reines (phéromones et potentialité des œufs), de la saison (hibernation), de la nourriture (périodes sensibles) et de la physiologie hormonale est sûrement celui de *Myrmica rubra*, une espèce à laquelle Brian a consacré de nombreuses années d'étude (Brian, 1979). On peut le résumer ainsi (*figure 4.11*). Les œufs pondus au printemps sont de petite taille et subissent tous un développement rapide (couvain rapide), qui les fait se développer en ouvrières au cours de la même saison. C'est la reine qui, par sa présence, amène les ouvrières à nourrir copieusement ces larves et donc à accélérer leur développement. Les œufs pondus en été ont un développement plus lent. Malgré cela, un nombre appréciable d'entre eux, toujours sous la pression de la reine et via l'alimentation donnée par les ouvrières, évoluent en larves qui se métamorphosent en ouvrières avant l'automne. Certaines larves se développant plus lentement, atteignent l'automne sans avoir franchi une première taille critique qui conduit à la nymphose. Elles vont entrer en hibernation et seront les seules à conserver une bipotentialité. Au printemps, les reines, par le biais de leur phéromone inhibitrice, amènent les ouvrières à réduire

l'alimentation de nombreuses larves du troisième stade qui sortent d'hibernation. Chez ces larves pauvrement nourries, le taux de l'hormone juvénile reste bas, ce qui empêche l'activation du programme de développement menant à la voie sexuée, qui ne s'enclenche que si la larve atteint une seconde taille critique. Les larves qui franchissent ce second seuil critique peuvent encore être freinées dans leur développement par les morsures que leur infligent les ouvrières. Arrêtant de s'alimenter, elles évolueront alors en ouvrières. Finalement, seules les larves qui ont franchi la seconde taille critique et qui, soustraites à l'influence royale, seront correctement alimentées, atteindront la taille à partir de laquelle le programme menant à la voie sexuée peut s'exprimer, grâce à l'élévation du taux de l'hormone juvénile. Elles donneront une nouvelle génération de reines. Au total, les reines fécondes inhibent l'élevage des gynes en associant le contrôle du comportement nourricier des ouvrières aux effets physiologiques de l'hibernation.

4.3. Facteurs génétiques

Bien que le déterminisme de la caste soit largement sous l'influence des facteurs alimentaires, on connaît quelques cas où la génétique prend le pas sur les causes environnementales. La première découverte d'un déterminisme génétique, au sein même de la caste royale, est due à Buschinger (1975). Les reines de la fourmi esclavagiste *Harpagoxenus sublaevis* existent sous plusieurs morphes : certaines reines sont normalement ailées à leur émergence, alors que d'autres sont aptères et ont une allure d'ouvrière. Des expériences impliquant des croisements entre les mâles et des femelles de ces deux morphes suggèrent que l'absence d'ailes est liée à la présence d'un allèle dominant E. En son absence, les sexués femelles sont du type ailé. Quant aux individus porteurs d'un seul allèle E, ils sont intermédiaires. Le même mécanisme a été retrouvé chez *Leptothorax* sp., qui possède aussi les deux morphes sexuées (Heinze et Buschinger, 1987, 1989).

C'est l'utilisation de l'outil moléculaire qui a permis d'identifier le premier cas d'un déterminisme génétique réglant l'orientation des larves vers la caste royale ou vers la caste ouvrière (Julian *et al.*, 2002 ; Volny et Gordon, 2002). *Pogonomyrmex barbatus* occupe de vastes régions désertiques dans le Sud-Ouest des États-Unis. Le locus responsable du déterminisme de la caste porte deux allèles, A et B. Les reines sont toujours homozygotes et les ouvrières toujours hétérozygotes pour ce locus. Prenons le cas d'une reine de type AA, qui transmettra l'allèle A à tous ses descendants. Si elle s'accouple avec un mâle porteur lui aussi de l'allèle A, toutes ses filles seront homozygotes AA et se développeront en reines, ce qui condamne sa société puisqu'il

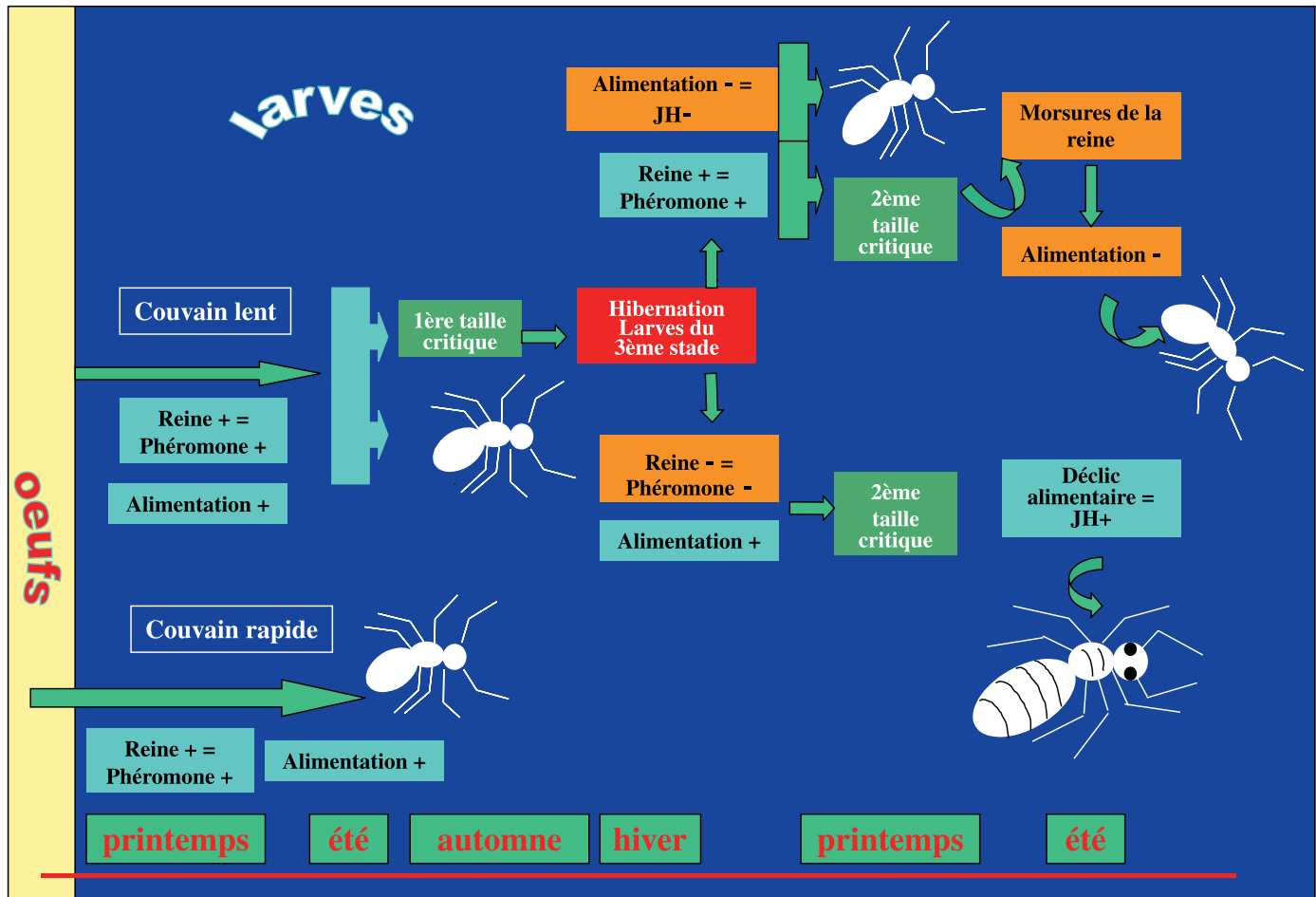


Figure 4.11 ■ Un déterminisme de la caste complexe : le cas de *Myrmica rubra*. La reine, grâce à sa phéromone inhibitrice qui détermine la quantité d'aliments délivrés aux larves par les ouvrières, intervient à plusieurs moments critiques. Les œufs pondus au printemps subissent un développement rapide et donnent toujours des ouvrières. Ceux pondus plus tard dans la saison donnent des larves dont le développement est ralenti. Les larves qui parviennent à se nymphoser avant l'automne donnent aussi des ouvrières. Les autres atteignent une première taille critique qui détermine l'entrée en hibernation. Au printemps suivant, ces larves vernalisées ont la compétence à se développer en reines. En l'absence de reine-mère, elles atteignent une seconde taille critique au cours de laquelle se produit un *déclat alimentaire* qui active les corps allates. Le programme phénotypique royal est initié et la société produit de nouvelles reines. Si la reine-mère est présente à la sortie de l'hibernation, elle détermine les ouvrières à sous-alimenter les larves qui évolueront en ouvrières. Toutefois, les larves hivernantes les plus grosses atteignent quand même le second seuil critique. Les ouvrières devront les mordre pour freiner leur prise de nourriture et les contraindre ainsi à évoluer aussi en ouvrières. D'après les données de M.V. Brian, 1979. In *Social Insects* (H.R. Herman, Ed.) Acad. Press, New York., 1 : 122–222.

n'y aura pas d'ouvrières. La seule solution viable pour une reine AA est de s'accoupler avec un mâle porteur de l'allèle B. On a donc deux types de reines : celles dont le génotype est AA et celles dont le génotype est BB. Pour survivre et fonder une société viable, qui produira à la fois des ouvrières et des gynes, chaque reine doit s'accoupler avec au moins deux mâles : l'un de sa propre lignée qui lui permettra de pondre des œufs homozygotes à devenir royal, l'autre d'une lignée différente qui lui permettra de pondre des œufs hétérozygotes à devenir ouvrière. Bien sûr, chacune des reines de ces deux types pourra pondre des œufs vierges qui,

par parthénogenèse arrhénotoque, donneront des mâles porteurs soit de l'allèle A, soit de l'allèle B. Des résultats semblables concernent une autre espèce de fourmi moissonneuse, *Pogonomyrmex rugosus* (Helms Cahan *et al.*, 2002 a). La plupart des colonies contiennent une reine fécondée par les deux types de mâles. Comme dans le cas précédent, ces sociétés élèvent des ouvrières, des reines et des mâles. Il existe toutefois quelques sociétés dont la reine a été fécondée par un seul mâle, appartenant à l'autre pool génétique (reine AA fécondée par un mâle B ou reine BB fécondée par un mâle A). Ces sociétés sont capables d'avoir des ouvrières,

puisque leurs œufs seront hétérozygotes pour le locus responsable du déterminisme de la caste. Elles pourront aussi produire des mâles, par parthénogenèse arrhénotoque. Mais elles seront incapables d'engendrer de nouvelles reines, puisque leurs œufs fécondés ne seront jamais homozygotes.

Ce n'est que dans la zone où cohabitent les deux espèces *P. rugosus* et *P. barbatus* que l'on rencontre ce déterminisme génétique particulier. Tout laisse donc penser qu'il est le résultat d'une hybridation complexe entre ces fourmis. Ce système d'hybridation permanent et spécifique de la caste a été qualifié d'*hybridogenèse sociale* par Julian *et al.* (2002). Parker (2004) préfère utiliser le terme d'*hybridogenèse sociale symétrique* pour la différencier de l'hybridation classique qui est orientée vers les ouvrières dans une seule direction.

La confirmation de l'origine génétique des deux castes a été apportée par l'étude expérimentale d'Helms Cahan *et al.* (2004). Ces auteurs capturent sur le terrain des reines vierges qui sont toutes issues d'une même lignée génétique. Elles sont accouplées avec un seul mâle issu de la même lignée génétique que les femelles ou d'une lignée différente. Le suivi au laboratoire des reines fondatrices accouplées avec un mâle issu d'une autre lignée génétique montre que 87 p. 100 d'entre elles élèvent des ouvrières. Si elles ont été accouplées avec un mâle de leur lignée, seules 17 p. 100 parviennent à élever des ouvrières. Leurs œufs n'éclosent pas ou bien la plupart des larves meurent. Alors que ces reines, tout comme leurs homologues croisées avec un mâle d'une lignée différente, pondent environ 60 œufs seuls 0,3 p. 100 d'entre eux donneront une ouvrière adulte. Le déterminisme de la caste sous le contrôle de facteurs environnementaux a été perdu chez ces fourmis. Il a été remplacé par un mécanisme génétique contraignant qui a permis de sauvegarder l'existence des castes et de préserver l'eusocialité.

Une des conséquences de ce système est que les reines doivent s'accoupler avec au moins un mâle de chaque lignée. C'est sans doute possible, puisque le nombre moyen d'accouplements s'élève à 3,34 pour *P. barbatus*. Une autre conséquence, étonnante, de ce mécanisme est d'offrir une nouvelle origine à l'expression de la stérilité ouvrière et du comportement social. Enfin, ce déterminisme soulève une question intrigante : celui du choix du sperme (Hosken et Pitnick, 2002 ; Ashe et Oldroyd, 2003). La reine, pour mener à bien le succès de sa colonie, doit produire une grande quantité d'ouvrières, ce qui l'amène à pondre des œufs fécondés par le sperme du mâle issu de la lignée différente de la sienne dans le but d'obtenir des œufs hétérozygotes. Sur quelles bases peut-elle choisir le sperme ? Ce sperme est-il porteur d'un caractère phénotypique ? Si

oui, l'autre mâle doit lui aussi pouvoir maquiller son sperme afin qu'il soit aussi utilisé.

Une étude moléculaire a révélé l'existence de quatre lignées distinctes, formées chacune d'une combinaison unique des génomes des deux espèces (Helms Cahan et Keller, 2003). L'existence de quatre pools génétiques séparés a conduit Parker (2004) à formuler une proposition audacieuse. Depuis les travaux de Fisher (1930), on considère que les différents systèmes reproducteurs faisant intervenir la sexualité comptent deux sexes. Une approche fonctionnelle et intuitive du nombre de sexes résulte du décompte des types de gamètes qui doivent s'unir pour former chaque individu fertile d'une population. Une autre approche, démographique, consiste à considérer la stabilité du système sexué étudié : la population envisagée arrive à son extinction quand un sexe a disparu. Dans ces conditions, toutes les populations sexuées connues sont caractérisées par un système impliquant seulement deux sexes. Si l'on applique ce raisonnement au déterminisme génétique des *Pogonomyrmex*, il apparaît qu'il existe quatre « sexes » chez ces fourmis. Il y a en effet quatre types de gamètes, deux chez les mâles et deux chez les femelles, dont l'existence est obligatoire pour engendrer des individus fertiles. D'autre part, la disparition des individus porteurs de l'un des quatre types de gamètes ferait s'écrouler tout le système. Ainsi, la prise en compte de la définition du sexe, tant sur le plan fonctionnel que d'un point de vue démographique, amène Parker à suggérer l'existence de quatre sexes chez ces fourmis. Cette conception iconoclaste de l'évolution de la sexualité n'est sans doute valable que pour quelques espèces du genre *Pogonomyrmex*.

Un autre mécanisme de détermination de la caste royale a été mis au jour chez la fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor*. Il s'agit d'une espèce monogyne établissant des sociétés dont l'effectif est réduit à quelques centaines d'ouvrières. Les jeunes femelles de cette espèce n'effectuent pas de vol nuptial. Elles sont fécondées au sol, à proximité immédiate du nid maternel, par des mâles étrangers issus de colonies voisines (Lenoir *et al.*, 1988). La fondation de nouvelles colonies est réalisée par bouturage. Après l'accouplement, les sociétés se scindent en plusieurs sous-unités composées chacune d'une reine fécondée accompagnée d'une escorte d'ouvrières. Les ouvrières de *C. cursor* ont conservé leurs ovaires et sont capables de pondre des œufs donnant naissance à des mâles (par parthénogenèse arrhénotoque) et à des femelles sexuées ou des ouvrières (par parthénogenèse thélytoque ; cf. ci-dessous) lorsque les sociétés sont orphelines (Cagniant, 1979). L'analyse de la structure génétique des sociétés indique l'existence d'un taux élevé de polyandrie chez cette espèce (Pearcy *et al.*, 2004). La fréquence

moyenne d'accouplements par reine est égale à $5,6 \pm 1,3$, les femelles s'accouplant avec quatre à huit partenaires différents. Les travaux de Percy *et al.* (2004) révèlent un phénomène étonnant. Alors que la majorité des ouvrières sont issues d'une reproduction sexuée, puisqu'elles présentent à chaque locus étudié des allèles issus de la mère et d'un des pères, les gynes sont, elles, presque exclusivement produites par parthénogenèse thélytoque. Plus de 96,4 p. 100 des gynes élevées dans les colonies présentent en effet uniquement des allèles maternels à tous les loci analysés. Cette stratégie reproductrice se traduit par une corrélation génétique très élevée entre les reines et leurs filles sexuées ($r = 0,86$) significativement différente de la valeur théorique de $r = 0,5$ attendue dans le cas de la reproduction sexuée. La clonalité n'est toutefois pas atteinte car la reproduction inclut de nombreux cas de *crossing-over* résultant d'une parthénogenèse automictique avec fusion de deux noyaux haploïdes provenant du même individu (voir plus loin). Il y a toutefois un accroissement du taux d'homozygotes. Comme on s'y attend, le taux d'homozygotie est plus élevé chez les gynes que chez les ouvrières. Deux mécanismes semblent réduire les effets potentiels délétères de l'homozygotie chez cette espèce. Le premier concerne la production occasionnelle (3,6 p. 100) de gynes par reproduction sexuée. Le second est la production de gynes par les ouvrières dans les sociétés naturellement orphelines. Les ouvrières étant issues de la reproduction sexuée, leur participation à la production de gynes contribue à maintenir un certain taux d'hétérozygotes chez les reines, exactement comme si ces dernières étaient issues de la reproduction sexuée.

Bien que les reines de *C. cursor* sont capables de produire des descendants mâles et femelles par parthénogenèse, elles conservent toutefois un mode de reproduction sexué pour produire les ouvrières. En outre, le nombre d'accouplements observés chez cette espèce est un des plus élevés connus chez les fourmis (Strassmann, 2001). Ceci suggère que la reproduction sexuée associée à la polyandrie représente un avantage substantiel pour le succès de la colonie (Percy *et al.*, 2004). Une hypothèse est que les bénéfices issus de la polyandrie compensent les effets néfastes de l'homozygotie des reines sur la diversité génétique. La production d'ouvrières par parthénogenèse se traduirait par une chute drastique de la diversité génétique au sein des sociétés, entraînant dans son sillage une réduction de la résistance aux parasites et aux contraintes écologiques, ou encore une division du travail moins efficace (Crozier et Pamilo, 1996 ; cf. aussi chapitre 3). Par ailleurs, l'utilisation des deux modes de reproduction, sexuée et asexuée, permettrait de limiter les conflits reproductifs potentiels entre reines et ouvrières quant à l'origine des femelles sexuées. La production par voie asexuée de

gynes par les reines implique que les ouvrières sont en moyenne plus étroitement apparentées à leurs sœurs parthénogénétiques ($r = 0,59$) qu'elles ne le sont à l'égard de sœurs issues de la reproduction sexuée ou de sœurs parthénogénétiques produites par d'autres ouvrières (ces deux valeurs de corrélations génétiques sont identiques à celle entre les ouvrières d'une même société, c'est-à-dire $r = 0,42$). Par conséquent, les ouvrières trouvent un plus grand bénéfice génétique dans l'élevage de leurs sœurs parthénogénétiques que dans celui d'éventuelles nièces issues de la reproduction des autres ouvrières de la société. Ce qui est également dans l'intérêt des reines. L'absence quasi totale de femelles sexuées issues de la reproduction des ouvrières dans les sociétés contenant une reine semble cohérente avec cette hypothèse.

Le déterminisme de la caste chez *C. cursor* n'est donc pas à proprement parler d'origine génétique. Il est d'ailleurs possible d'obtenir des gynes à partir d'œufs fécondés et des ouvrières par parthénogenèse (Percy et Aron, non publié). Cependant, en produisant les femelles sexuées par parthénogenèse et les ouvrières par reproduction sexuée, les colonies de cette espèce tirent bénéfice des avantages de la reproduction sexuée et de la reproduction asexuée. La combinaison de ces deux modes de reproduction permet en effet aux reines de transmettre deux fois plus de copies de gènes dans leur descendance sexuée (gynes), tout en maintenant une diversité génétique et une cohésion sociale dans la force ouvrière (Percy *et al.*, 2004).

Une autre fourmi semble avoir franchi une étape supplémentaire dans la direction de la reproduction clonale. La petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* est une espèce polygyne envahissante dont on reparlera plus longuement au chapitre 15. Dans un de ses biotopes d'origine (Guyane française), on trouve une moyenne de quatre reines par nid. Fournier *et al.*, (2005) ont analysé 11 microsatellites hautement polymorphes. Toutes les reines d'un même nid ainsi que leurs filles sexuées (les gynes) ont un génome identique aux 11 loci. Elles forment donc un clone car toutes ces reines résultent d'une parthénogenèse thélytoque sans doute améiotique. Très souvent les reines des nids voisins présentent aussi le même génome ce qui traduit l'existence d'un bouturage. Par contre, comme chez *Cataglyphis cursor*, les ouvrières résultent d'un œuf fécondé. En utilisant des modes de reproduction différents pour obtenir les deux castes femelles, ces fourmis augmentent le taux de transmission de leurs propres gènes quand elles engendrent les reproducteurs femelles tout en maintenant la diversité génétique au sein des ouvrières. Comme chez *C. cursor* la diversité génétique chez les ouvrières doit permettre de lutter contre les parasites et rend le partage des tâches plus efficace. La

petite fourmi de feu présente une autre particularité unique dans le monde animal. Les mâles eux-mêmes sont clonaux. L'analyse génétique montre que le génotype des mâles apparus dans un nid est identique à celui des spermatozoïdes contenus dans la spermathèque royale (Fournier *et al.*, 2005). Ceci ne peut s'expliquer que par l'élimination du génome maternel dans l'ovule lors de la fécondation. Tous les mâles nés dans un même nid possédant le même génome, on est amené à penser que la dispersion des mâles est un phénomène extrêmement limité avec un accouplement intranidal. Finalement, l'existence d'une reproduction clonale à la fois pour les reines et pour les mâles a une conséquence sur la répartition de la variabilité génétique et l'évolution du génome. Puisque les gènes sont transmis seulement entre individus d'un même sexe, il n'y a aucun flux génétique entre les pools de gènes maternels et paternels.

5. Ponte des ouvrières

L'existence d'une division du travail au niveau de la reproduction est un paradigme des sociétés d'insectes. À côté des femelles (reines) fécondées et pondueuses d'œufs haploïdes et diploïdes, on trouve des femelles stériles (ouvrières), qui ont en charge l'élevage des jeunes. En règle générale ces ouvrières sont dépourvues de spermathèque. Elles sont dans l'impossibilité de s'accoupler et de produire des œufs fécondés à devenir femelle. Toutefois, les ouvrières d'un grand nombre d'espèces ont conservé leurs ovaires ; elles ont alors la possibilité physiologique de pondre des œufs par parthénogenèse arrhénotoque ou, beaucoup plus rarement, par parthénogenèse thélytoque.

Si l'on se réfère à la théorie de la parentèle telle qu'elle a été exposée dans le chapitre 2, la perte de la ponte d'œufs diploïdes par les ouvrières s'explique aisément. Du fait des asymétries de parenté induites par le déterminisme haplodiploïde du sexe, les ouvrières présentent une corrélation génétique supérieure avec leurs sœurs ($r = 0,75$) qu'avec des filles éventuelles ($r = 0,5$). Par contre, le coefficient de parenté avec d'éventuels fils ($r = 0,5$) reste supérieur à celui qu'elles ont avec leurs frères ($r = 0,25$) (figure 2.2). C'est là l'origine d'un conflit avec la reine quant à la valeur du sexe ratio et à la maternité des mâles, comme on le verra au chapitre suivant. Mais c'est aussi un excellent argument pour que l'évolution ait retenu la fonction reproductrice des ouvrières.

5.1. Parthénogenèse arrhénotoque

Plusieurs dizaines d'espèces de fourmis possèdent des ouvrières susceptibles d'émettre des œufs à développement mâle (Choe, 1988 ; Bourke, 1988 a). Toutefois,

cet événement ne se produit habituellement que lorsque la reine est absente, donc dans des unités orphelines. Ce phénomène est aisé à vérifier quand les reines et les ouvrières pondent des œufs d'une taille différente. C'est le cas de *Plagiolepis pygmaea*, une espèce chez laquelle seules les ouvrières orphelines pondent des œufs à développement mâle, à condition d'avoir subi une période d'hibernation (Passera, 1962). Lorsque les œufs pondus par les deux castes sont identiques, seule la dissection permet de vérifier si l'ovaire des ouvrières est fonctionnel. Bien sûr, l'utilisation des marqueurs moléculaires permet aussi, depuis quelques années, des recherches en « maternité » relatives aux œufs présents dans un nid.

Lorsque les ouvrières sont monomorphes, elles semblent toutes aptes à la reproduction si quelques conditions sont remplies. L'une des plus fréquentes est l'âge des individus. D'une manière générale, ce sont les ouvrières encore jeunes qui sont susceptibles d'avoir des ovaires fonctionnels. Chez *Myrmica rubra*, on peut séparer les ouvrières en quatre groupes d'âge croissant : seules les ouvrières nourrices, qui stationnent dans le nid et alimentent les larves, ont des ovaires capables d'émettre des œufs. Plus tard, ces ouvrières deviennent des fourrageuses et leurs ovaires régressent (Smeeton, 1982 ; Minkenberg et Petit, 1985). Le même phénomène se rencontre aussi chez d'autres espèces de *Myrmica*, chez *Plagiolepis pygmaea* (Passera, 1969), chez *Formica sanguinea* (Billen, 1982) ou encore chez *Ectatomma ruidum* (Fénéron et Billen, 1996). La capacité à pondre recoupe donc le polyéthisme. C'est encore plus flagrant quand il existe du polymorphisme parmi les ouvrières, dont on verra qu'il s'accompagne toujours de polyéthisme. Par exemple, chez *Camponotus aethiops*, les ouvrières les plus grosses sont les meilleures pondueuses, voire les seules (Dartigues et Passera, 1979). Il peut même exister une sous-caste ouvrière spéciale, à laquelle est dévolue la tâche de produire des œufs à devenir mâle. On la rencontre chez *Crematogaster smithi*, une fourmi des montagnes Chiricahua dans l'Arizona (figure 4.12). Au nombre de deux ou trois par société, ces ouvrières spécialisées ont une taille intermédiaire entre celle des ouvrières « normales » et celle de la reine. Elles ne sont jamais impliquées dans une tâche de nourrice ou de fourrageuse. Par contre leur fécondité est forte, puisqu'elles émettent une vingtaine d'œufs à développement mâle en 72 heures (Heinze *et al.*, 1995).

Il arrive parfois que les ouvrières imposent leur ponte d'œufs haploïdes en présence de la reine. Les ouvrières de *Leptothorax allardycei*, dont on a coloré les œufs pour les différencier de ceux pondus par la reine, contribuent pour plus de 20 p. 100 à la ponte globale de la



Figure 4.12 ■ Une ouvrière pondreuse. Les ouvrières de nombreuses espèces sont capables de pondre des œufs non fécondés, surtout en l'absence de la reine. Ces œufs subissent une parthénogenèse arrhénotoque et se développent en larves mâles puis en mâles adultes. L'origine des mâles peut donc être double : à partir de la ponte de la reine ou à partir de la ponte des ouvrières, ce qui génère une occasion de conflit entre les deux castes. Chez *Crematogaster smithi*, les ouvrières pondreuses d'œufs reproducteurs appartiennent à une caste spécialisée dont la taille est intermédiaire entre celle des ouvrières ordinaires et celle de la reine. Le cliché montre un représentant des trois catégories de femelles reconnaissables à leur taille. © par J. Heinze avec son autorisation. In Heinze J. *et al.*, 1999. *Naturwissenschaften*, **86** : 93–95. © 1999 et autorisation de Springer-Verlag.

colonie (Cole, 1981). Bourke *et al.* (1988), utilisant la technique des allozymes, montrent que les ouvrières esclavagistes d'*Harpagoxenus* pondent des œufs dans tous les nids devenus orphelins après la mort naturelle de leur reine, mais également dans 58 p. 100 de ceux qui ont conservé leur reine. La présence de la reine inhibe donc en partie la reproduction des ouvrières. Un résultat identique a été obtenu chez *Lasius niger* (van der Have *et al.*, 1988). D'autres méthodes de la biologie moléculaire ont permis de déterminer avec certitude l'origine des œufs chez *Crematogaster smithi* (Heinze *et al.*, 2000). Environ 13 p. 100 d'entre eux proviennent de la ponte des ouvrières. Chez l'espèce esclavagiste *Protomognathus (Harpagoxenus) americanus*, ils sont même la principale source des mâles de la colonie. Les ouvrières échappent au contrôle exercé par la reine, parce que la colonie est formée de plusieurs nids distants les uns des autres. Cette structure polydomique fait que la reine est cantonnée dans son nid, ce dont profitent les ouvrières des autres nids pour échapper à son inhibition. Dans ces conditions, 72 p. 100 des

mâles de la société sont issus de la ponte des ouvrières (Foitzik et Herbers, 2001 *a*). La polydomie est supposée jouer le même rôle chez *Dolichoderus quadripunctatus*. Les mâles de cette fourmi arboricole, trouvés dans les nids les plus éloignées de celui de la reine, pourraient être les descendants d'ouvrières soustraites par la distance à la phéromone royale inhibitrice (Torossian, 1968). Le même processus se rencontrerait aussi chez un *Crematogaster* africain, *C. impressa* (Delage-Darchen, 1974). Toujours en Afrique, *Cataulacus mckeyi* présente aussi une nidification arboricole de type polydomique. Pourtant, la dissection d'ouvrières prélevées dans des nids éloignés de celui de la reine montre qu'elles restent stériles bien qu'ayant des ovaires (Debout *et al.*, 2003). Il en est de même chez *Plagiolepis pygmaea*. Cette espèce polygyne occupe plusieurs nids terricoles reliés par de fins canaux. Les sexués femelles sont élevés dans les nids orphelins, ce qui montre que les ouvrières échappent au contrôle royal (Passera, 1969). Mais malgré cette circonstance favorable, les ovaires des ouvrières restent au repos (Passera, non publié). La polydomie ne favorise donc pas toujours la ponte des ouvrières.

La phéromone royale peut même bloquer l'ovaire d'ouvrières appartenant à une autre espèce. Les ouvrières de divers *Leptothorax*, asservis par une espèce esclavagiste appartenant au genre *Harpagoxenus*, restent stériles dans leur nouveau nid, leurs ovaires étant inhibés par la présence de la reine esclavagiste, exactement comme ils le sont par la reine de leur propre espèce dans les nids libres (Bourke *et al.*, 1988).

5.2. Parthénogenèse thélytoque

À côté de l'émission d'œufs haploïdes évoluant en mâles, les ouvrières de quelques rares espèces sont susceptibles de pondre des œufs non fécondés dont le développement donne une forme femelle par *parthénogenèse thélytoque*. Ce type de parthénogenèse se rencontre chez différents taxons d'hyménoptères, ce qui traduit des origines multiples et indépendantes. On distingue habituellement deux types de parthénogenèse thélytoque, selon que des processus meiotiques interviennent ou non (Suomalainen *et al.*, 1987) : la *parthénogenèse apomictique* et la *parthénogenèse automictique*. La parthénogenèse *apomictique* est considérée comme le système le plus simple sur le plan évolutif et génétique. La méiose est totalement absente : il n'y a pas de recombinaisons génétiques. Le génotype de la mère est transmis tel quel à ses filles et conduit à la formation de structures clonales. Une population se reproduisant par parthénogenèse apomictique maintient sa variation originelle. Elle peut acquérir de nouvelles variations par mutation ou par d'autres mécanismes potentiels,

comme les *crossing-over* somatiques et les transpositions (addition d'un gène en l'absence d'homologie de séquence nucléotidique). Bien que fréquente chez les hyménoptères, la parthénogenèse apomictique n'a été vérifiée que dans des pontes sans doute accidentelles des ouvrières de la fourmi tisserande *Oecophylla longinoda* (Ledoux, 1954). Dans la parthénogenèse thélytoque *automictique*, la méiose est préservée. La fusion des deux noyaux d'individus de sexe opposé est remplacée par la fusion de deux noyaux haploïdes provenant du même individu. Les paires de chromosomes peuvent subir des *crossing-over* assurant un brassage intrachromosomique du matériel génétique. Théoriquement, la plupart des cas d'automixie renforcent l'homozygotie. Néanmoins, une certaine variabilité génétique est maintenue au sein de la population grâce à des arrangements chromosomiaux comme les *crossing-over*, les inversions ou encore les translocations. Plusieurs mécanismes cytologiques différents de parthénogenèse automictique peuvent être observés. Faisant intervenir la fusion de deux cellules haploïdes, ils impliquent toujours la restauration de la diploïdie :

- *la duplication gamétique* : une des quatre cellules haploïdes obtenues suite à la deuxième division méiotique se duplique et les deux cellules résultantes fusionnent. Tous les descendants sont homozygotes, mais différents génotypes sont possibles ;
- *la fusion terminale* : deux cellules haploïdes résultant de la deuxième division méiotique d'une même cellule fusionnent. Si la mère est homozygote, elle ne produira que des homozygotes. Si elle est hétérozygote, sans *crossing-over*, tous les descendants seront homozygotes mais différents génotypes seront possibles. Des *crossing-over* permettent la formation d'hétérozygotes, si la mère est elle-même hétérozygote ;
- *la fusion centrale* : deux noyaux polaires, formés à partir de cellules différentes issues de la première division méiotique, fusionnent. Si la mère est homozygote, tous les descendants seront homozygotes. Si la mère est hétérozygote, sans *crossing-over*, tous les descendants seront hétérozygotes. Si la mère est hétérozygote, avec *crossing-over*, il y aura des zones homozygotes dans le génome des descendants.

Chez plusieurs espèces de fourmis, la parthénogenèse thélytoque ne se produit que de manière sporadique et accidentelle. C'est par exemple le cas de *Lasius niger* (Reichenbach, 1902), de quelques espèces d'*Aphaenogaster* (Haskins et Enzmann, 1945 ; Ledoux, 1984), d'*Oecophylla longinoda* (Ledoux, 1949, 1954) ou encore de *Crematogaster scutellaris* (Soulié, 1961 b). Ces observations ne sont d'ailleurs pas toujours fiables. Ainsi, la thélytoque rapportée chez *Aphaenogaster senilis* (Ledoux, 1984) résulterait d'une observation erronée (Lenoir, com. personnelle).

À l'inverse, la parthénogenèse thélytoque est commune chez cinq fourmis. Le cas de *Pristomyrmex pungens* est bien connu, car cette Myrmicinae japonaise est banale. Les sociétés sont uniquement constituées d'ouvrières dépourvues de spermathèque. Il n'y a pas de reine. On y trouve toutefois quelques individus d'une taille plus grande, pourvus de quatre ovarioles contre deux chez les autres ouvrières. Toutes les femelles, au début de leur vie, sont capables de pondre des œufs diploïdes qui donnent naissance à des ouvrières-filles (Itow *et al.*, 1984 ; Tsuji 1988 a, 1994). Plus tard, elles cessent de pondre et deviennent des fourrageuses. Puisqu'il n'existe pas de division du travail en ce qui concerne la reproduction, un caractère qui permet de définir justement l'eusocialité, on peut se demander si *P. pungens* n'est pas la première fourmi non eusociale (Tsuji, 1990 a). Cette interprétation n'a pas fait l'unanimité. Furey (1992) remarque que le biais reproducteur existe sous une forme temporelle, puisque toutes les ouvrières ne pondent pas en même temps. La structure génétique de cette espèce est encore mal connue, mais la thélytoque obligatoire peut impliquer que chaque colonie constitue un clone unique ou soit composée de plusieurs clones (Hasegawa *et al.*, 2001). Les grandes ouvrières que l'on trouve chez cette fourmi pourraient être les représentants d'une espèce parasite, puisqu'elles semblent appartenir à une lignée clonale différente (Sasaki et Tsuji, 2003). Autre particularité biologique de *P. pungens* : les colonies voisines devraient être très fortement apparentées puisque le seul moyen de multiplication est le bouturage. Ce n'est pourtant pas le cas, sans doute parce que les sociétés déménagent sans cesse, à la recherche des colonies de pucerons qu'elles exploitent.

Une autre fourmi asiatique présente de nombreux points communs avec *P. pungens*. Il s'agit de *Cerapachys biroi*, un représentant de la sous-famille des Cerapachyinae. Cette espèce manifeste également une thélytoque obligatoire, du moins pour les sociétés des îles Rioukiou et de Formose (Tsuji et Yamauchi, 1995 ; Ravary et Jaisson, 2002 ; Ravary, 2003). La sous-famille des Cerapachyinae est très proche de celle des Ecitoninae, ce qui explique son comportement de fourmi nomade (cf. chapitre 6). C'est au cours de la phase stationnaire que les ouvrières les plus jeunes pondent d'une manière synchrone leurs œufs diploïdes. La phase nomade commence lors de l'éclosion des œufs, qui coïncide avec l'émergence des ouvrières issues du cycle précédent. Pendant cette phase, les ouvrières cessent de pondre et les individus plus âgés, dont les ovaires ont régressé, se consacrent au fourrage. La nourriture est constituée par des larves d'autres espèces de fourmis dont *C. biroi* pille les nids (Ravary et Jaisson, 2002 ; Ravary, 2003 ; Ravary et Jaisson, 2004). Il existe donc un polyéthisme centrifuge tel qu'on le rencontre classiquement chez les fourmis.

Comme *Pristomyrmex pungens*, *C. biroi* possède quelques individus (trois à six p. 100 de l'effectif) d'une taille légèrement plus élevée. Leur thorax montre des traces de sutures tergaux, invisibles chez les ouvrières plus petites. Surtout, ils possèdent quatre à six ovarioles, alors que les individus plus petits n'en ont jamais plus de trois. Leur fécondité est donc supérieure et ils ne participent pas aux activités de fourragement. Ces individus, assimilés par Ravary et Jaisson (2004) à des intercastes, n'ont pas de spermathèque. Ils pourraient représenter une réminiscence du passé biparental de ces espèces thélytoques puisque l'on connaît des reines ergatoïdes chez les Cerapachyinae. Ils représenteraient alors des reines vestigiales. Il n'est pas impossible non plus que ces grands individus soient les représentants d'une espèce parasite, comme l'hypothèse en a été faite pour *P. pungens*.

L'existence d'une similitude dans l'organisation sociale entre *C. biroi* qui appartient à une sous-famille archaïque et *P. pungens* classé dans une sous-famille dérivée est intrigante. Peut-être faut-il y voir une adaptation à l'habitat occupé par ces deux espèces. Les îles de l'Asie subtropicale où elles sont installées représentent des habitats perturbés, en particulier par la fréquence des typhons. D'autre part, les deux espèces ont une propension marquée au nomadisme. L'absence de vols nuptiaux et la parthénogenèse pourraient être des réponses adaptées à ces contraintes écologiques et ces traits de vie qui menacent la survie des reines (Ravary et Jaisson, 2004).

Contrairement aux espèces précédentes, *Platythyrea punctata* présente une thélytoquie occasionnelle. On trouve en effet trois sortes de colonies. Les premières sont pourvues d'une reine et se reproduisent selon la voie sexuée. Les autres sont formées uniquement d'ouvrières. En Floride ou à Porto Rico, les ouvrières pondent des œufs diploïdes à l'origine d'autres ouvrières mais aussi de reines, ainsi que des œufs haploïdes qui se développent en mâles (Heinze et Hölldobler, 1995 ; Schilder *et al.*, 1999 *a*). Chez cette fourmi, la parthénogenèse est de type apomictique (Schilder *et al.*, 1999 *a*). La structure des sociétés est alors parfaitement clonale (Schilder *et al.*, 1999 *b*). En dépit de cette parfaite similitude du génome, les ouvrières thélytoques établissent des hiérarchies reproductrices à la suite de conduites agonistiques (Heinze et Hölldobler, 1995). L'intérêt de tels combats en l'absence d'intérêts génétiques à défendre est encore inexpliqué. Enfin, dans une colonie récoltée au Costa Rica, Hartmann et Heinze (2003) ont trouvé trois ouvrières fécondées, fonctionnant à la manière des gamergates.

On connaît aussi deux espèces chez lesquelles la thélytoquie est cette fois facultative : *Cataglyphis cursor*

(Cagniant, 1979) et *Messor capitatus* (Grasso *et al.*, 2000 *b*). Chez ces fourmis, toutes les sociétés possèdent une reine. En l'absence de cette dernière, les ouvrières émettent des œufs à devenir femelle. Pour la première espèce, la thélytoquie permettrait à des sociétés ayant perdu leur reine de remplacer celle-ci à partir de la ponte d'ouvrières (Lenoir *et al.*, 1988). Ajoutons que chez *C. cursor* les reines sont également aptes à pondre des œufs parthénogénétiques diploïdes (Pearcy *et al.*, 2004).

5.3. Œufs alimentaires

À côté des œufs reproducteurs, les ouvrières sont souvent capables d'émettre une production ovarienne qui a l'allure d'un œuf mou, flasque, dépourvu d'un véritable chorion. Son vitellus est totalement désorganisé, si bien que cet œuf ne peut effectuer son développement embryonnaire (Passera *et al.*, 1968). Sa paroi très fine est facilement percée par les mandibules des habitants du nid, adultes ou larves. Il s'agit d'un œuf alimentaire ou trophique, dont le destin est d'être consommé. La ponte de tels œufs s'observe chez de très nombreuses espèces, ce qui exclut un mauvais fonctionnement occasionnel de l'ovaire (Voss *et al.*, 1988 ; Crespi, 1992).

L'origine des œufs trophiques reste controversée. Pour Trivers et Hare (1976), ils seraient la trace résiduelle d'une ponte beaucoup plus abondante d'œufs à devenir mâle, contemporaine de l'évolution de la socialité, avant que les reines aient repris le contrôle de la situation. Pour Baroni Urbani (1991), leur origine est à rechercher dans le fait qu'ils constituent une part importante de la nourriture consommée par les jeunes larves. La pression de sélection aurait amené les reines (lors de la fondation) et les ouvrières à pondre de tels œufs pour éviter le cannibalisme d'œufs embryonnés, une perte coûteuse pour la société. Les œufs alimentaires sont un concentré de protéines et jouent effectivement un rôle fondamental dans le nourrissage des jeunes larves (Wheeler, 1994). Une troisième hypothèse fait référence au contexte conflictuel, dans lequel les œufs reproducteurs sont émis. Si l'émission des œufs reproducteurs des ouvrières s'effectue dans un contexte d'affrontement génétique entre ouvrières et reines, il existe une situation où les deux parties retrouvent des intérêts convergents. C'est à l'occasion de la mort de la reine. Dans cette circonstance, la reine disparue peut encore disséminer indirectement quelques copies de ses gènes, via la ponte d'œufs haploïdes par ses filles. Encore faut-il que « l'outil de travail », c'est-à-dire l'ovaire de l'ouvrière, soit fonctionnel. Pour le maintenir en état de fonctionner, l'évolution aurait favorisé un mécanisme singulier. En présence de la reine, l'appareil reproducteur des ouvrières fonctionnerait en quelque sorte au ralenti, en produisant des œufs dont le

but est d'être consommé par les divers membres de la société, en particulier la reine et les larves. La dépense énergétique associée à la ponte d'œufs alimentaires serait largement compensée par l'apport nutritif qu'ils représentent pour la société. Il s'agirait donc d'un comportement hautement adaptatif (West-Eberhard, 1981 ; Hölldobler et Carlin, 1989).

Cette dernière hypothèse trouve quelque crédit dans le fait que chez plusieurs fourmis les ouvrières pondent des œufs alimentaires en présence de leur reine. C'est le cas de *Plagiolepis pygmaea*. Dès que l'on éloigne la reine, les ouvrières pondent un mélange d'œufs alimentaires et reproducteurs (Passera, 1966). Chez *Temnothorax recedens*, les reines, qui en sortie d'hibernation sont faiblement inhibitrices, laissent les ouvrières pondre quelques œufs reproducteurs mélangés à des œufs alimentaires. Plus tard, l'inhibition se renforçant, les ouvrières cessent de produire des œufs reproducteurs, mais pondent en plus grande quantité des œufs trophiques (Dejean et Passera, 1974). La situation est assez comparable chez *Pachycondyla apicalis*. En présence de la reine, les ouvrières dont les ovaires montrent une faible activité ne pondent que des œufs alimentaires qui sont offerts à la femelle reproductrice. En situation d'orphelinage, l'activité ovarienne augmente et la ponte d'œufs alimentaires est remplacée par celle d'œufs reproducteurs (Dietemann et Peeters, 2000). La conversion de l'œuf alimentaire en œuf reproducteur se rencontre aussi chez les fourmis sans reine (cf. chapitre 10). Ainsi chez l'Ectatomminae *Gnamptogenys menadensis*, la reproduction sexuée est dévolue à des ouvrières capables de s'accoupler, les gamergates. En leur présence, les ouvrières vierges pondent des œufs alimentaires. Si on éloigne les gamergates, quelques-unes des ouvrières vierges modifient leur vitellogenèse et pondent des œufs reproducteurs à devenir mâle (Gobin *et al.*, 1998 *a*, 1999), exactement comme chez *P. apicalis*.

Enfin, les œufs alimentaires peuvent être considérés comme une forme de stockage de la nourriture. On verra dans le chapitre 6 que les ouvrières *major*, chez plusieurs espèces, se comportent comme de véritables réservoirs conservant une nourriture liquide qui sera régurgitée à la demande. Mais cette nourriture peut d'abord être convertie en œufs alimentaires. C'est ce qui se passe chez *Acanthomyrmex ferox*. Bien que l'on ne trouve dans chaque société que deux ou trois ouvrières *major*, ces dernières sont responsables de la ponte de 42 p. 100 des œufs alimentaires. Les *minor*, bien plus nombreuses, pondent beaucoup moins. (Gobin et Ito, 2000).

6. Croître ou se reproduire ?

Les sociétés sont amenées à prendre annuellement une décision importante : vaut-il mieux élever de nombreu-

ses ouvrières et assurer la croissance de la société ou investir dans la production de sexués ? La décision d'opter pour l'élevage des sexués ou celui des ouvrières résulte peut-être d'intérêts divergents opposant la reine pondeuse à ses ouvrières. Comme l'a fait remarquer Pamilo (1991 *a*), les ouvrières pourraient bénéficier de l'élevage des larves femelles en reines, ce qui permet d'assurer au mieux leur succès reproductif indirect. Par contre, les reines ont besoin d'une société florissante, possédant de nombreuses ouvrières, si elles veulent survivre et rester un reproducteur efficace. Herbers et ses collaborateurs (2001) mettent aussi l'accent sur les stratégies reproductrices optimales propres à chaque caste. Des modèles mathématiques montrent que les oppositions à propos de l'élevage des sexués surgissent quand il existe déjà un conflit à propos du sexe ratio conduisant à l'existence de colonies élevant les unes des gynes et les autres des mâles. Le point de vue de Reuter et Keller (2001) est proche et prédit la même divergence d'intérêt si aucune des deux parties n'est en mesure de contrôler totalement la valeur du sexe ratio.

À l'opposé, Bourke et Chan (1999) font remarquer que les ouvrières, surtout quand elles sont stériles, ont des intérêts qui convergent avec ceux des reines. Leur propre succès reproductif indirect passe par l'élevage d'un maximum de sexués qui sont la progéniture de la reine. Il n'y aurait donc pas d'opposition entre reine et ouvrières quant à la décision d'élever ou non des sexués.

7. La longévité exceptionnelle des fourmis

Le cycle vital de la fourmière se termine inévitablement par sa disparition. C'est l'occasion de remarquer que la vie sociale des fourmis, pour la mort comme pour la vie, entraîne des singularités surprenantes. La longévité des fourmis, comme celle des autres organismes, s'inscrit dans le cadre des diverses théories du vieillissement (Stearns, 1992 ; Le Bourg, 1998 *a*). La théorie évolutive s'articule autour de deux hypothèses. La première, dite *pléiotropique*, propose que des allèles de certains gènes favorisent la fitness à âge jeune, puis entraînent des effets nuisibles sur la longévité à un âge avancé. La seconde hypothèse, dite de *l'accumulation des mutations*, avance que des mutations délétères ne s'expriment qu'à un âge avancé. Une prédiction importante, valable pour les deux hypothèses, postule qu'une élévation de la mortalité extrinsèque, due à des événements extérieurs, fait augmenter le taux du vieillissement et raccourcit sur le long terme la durée de vie intrinsèque des espèces. En opposition avec les théories évolutives, la théorie physiologique attache beaucoup d'importance à la valeur du métabolisme des individus.

Selon cette hypothèse, les organismes de petite taille, qui présentent un métabolisme par unité de masse plus élevé que celui des animaux de grande taille, vivraient moins longtemps. L'importance du métabolisme est, toutefois, aujourd'hui très controversée et la relation entre la taille des espèces et leur longévité semble pouvoir s'expliquer bien mieux dans le cadre de la théorie de l'évolution (Stearns, 1983).

La durée de vie d'un reproducteur fonctionnel est un élément d'importance pour son succès reproductif. Chez les insectes solitaires, la vie adulte est brève et limitée à quelques semaines ou quelques mois. Les adultes des « mouches de mai » ou éphémères, comme leur nom l'indique, ne vivent que les quelques heures nécessaires à l'accouplement et à la ponte. L'observation de la longévité de 87 espèces d'insectes solitaires appartenant à différents ordres (coléoptères, lépidoptères, diptères...) a permis d'estimer que leur durée de vie moyenne est de l'ordre de 6 semaines, les plus robustes pouvant vivre jusqu'à 14 semaines (Keller et Genoud, 1997).

Chez les fourmis, le marquage dès la naissance d'ouvrières de *Solenopsis invicta* révèle qu'à la température optimale de 24 °C, la longévité moyenne varie de 18 à 36 semaines selon la taille des individus (Porter et Tschinkel, 1985). C'est considérablement plus long que la durée de vie d'un insecte solitaire. D'autre part, les ouvrières *major* de cette espèce vivent deux fois plus longtemps que les ouvrières *minor*. Calabi et Porter (1989) attribuent cette différence au fait que le métabolisme des *minor* est plus élevé que celui des *major*. Il n'est cependant pas certain que cela soit la meilleure explication (Le Bourg, 1998 a). En effet, si des comparaisons interspécifiques montrent que les animaux de grande taille (dont le métabolisme est faible) vivent plus longtemps que ceux de petite taille (dont le métabolisme est élevé), l'inverse s'observe dans les études intraspécifiques. Les chiens des petites races ont souvent une durée de vie supérieure à celle des chiens des grandes races. D'autre part, nous verrons au chapitre 6 que les castes morphologiques effectuent des tâches différentes. Oster et Wilson (1978) ont fait remarquer que les ouvrières *minor* de la fourmi de feu, quand elles ont atteint l'âge de fourrager, sortent quotidiennement du nid, s'exposant alors à de nombreux dangers. Au contraire, les grosses ouvrières *major*, dont le rôle est de défendre la société (cf. chapitre 5) sortent plus rarement, ce qui pourrait augmenter leur durée de vie.

Toutefois, chez d'autres espèces de fourmis, les ouvrières *major* ont une vie plus risquée que celle des ouvrières *minor*. C'est le cas chez la fourmi tisserande *Oecophylla longinoda*. Alors que les ouvrières *minor* restent dans le nid où elles soignent le couvain, les ou-

vières *major* fourragent à l'extérieur et assurent la défense du territoire. Ce sont des tâches dangereuses et les confrontations avec des compétiteurs, intra ou interspécifiques, sont nombreuses (Hölldobler et Wilson, 1977 b et c ; Hölldobler et Lumsden, 1980). On doit alors s'attendre à ce que la mortalité des ouvrières *major* soit élevée. Pour des raisons différentes, la théorie évolutive du vieillissement prédit également que les ouvrières *minor* doivent avoir une durée de vie intrinsèque plus longue que celle des *major*. C'est en effet ce qui est vérifié quand Chapuisat et Keller (2002) élèvent les deux castes ouvrières dans un environnement protégé indemne de prédateurs. Pour ces auteurs, la durée de vie semble plus dépendre des différences associées aux risques extrinsèques de la mortalité qu'à des contraintes physiologiques liées à la taille et par conséquent au métabolisme.

L'importance des risques encourus apparaît de façon encore plus marquée en ce qui concerne la longévité des reines. L'espérance de vie des femelles reproductrices des insectes sociaux est surprenante. On dispose d'une bonne trentaine de rapports confirmant que la longévité des reines dépasse 10 ans et souvent 20 ans (Keller, 1998). Le record appartient sans doute à une reine de la banale fourmi noire des jardins, *Lasius niger*. Née dans un laboratoire suisse en août 1921, elle est morte en avril 1950, ce qui donne une longévité de 28 ans et 8 mois (Kutter et Stumper, 1969). On peut objecter que la vie en captivité introduit une source d'erreur, la fourmilière étant alors parfaitement nourrie et protégée. C'est pourquoi, d'autres observations ont été réalisées dans la nature. S'il n'est alors pas possible de marquer la reine, il est aisé de surveiller la fourmilière et de noter le moment de son extinction. Ce travail est réalisable uniquement pour les espèces qui édifient une structure aérienne. Les valeurs obtenues confirment les précédentes. Plusieurs nids de fourmis moissonneuses américaines (*Pogonomyrmex barbatus*, *P. owyheeii*) ainsi suivis, montrent une longévité moyenne de 17 ans avec une durée de vie maximale de 30 ans (Porter et Jorgensen, 1988 ; Gordon, 1991).

Toutefois, ces estimations sont à considérer avec précaution, car on sait qu'une société dont la reine meurt, peut adopter une nouvelle reine. Dès lors, l'âge d'un nid ne correspond pas obligatoirement à celui de la reine. Les travaux de Pamilo (1991 b) sont plus rigoureux. Il a sélectionné une population de la fourmi des bois *Formica exsecta* installée sur une île de la Baltique. Pamilo prélève chaque année un échantillon d'ouvrières afin d'en déterminer le génotype. Ce travail exécuté pendant 10 ans révèle que le génotype reste stable, ce qui signifie que c'est toujours la même mère qui se trouve dans les profondeurs de la fourmilière. Sur un total de 16 nids, 11 étaient toujours actifs 10 ans

plus tard, ce qui donne un taux annuel de mortalité de 3,7 p. 100 et une durée moyenne de vie de 27 ans.

Une autre technique a été mise à contribution pour déterminer la longévité des reines de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* (Tschinkel, 1987). Après avoir totalement détruit au moyen d'un insecticide puissant toutes les colonies d'une aire déterminée, l'auteur a attendu la recolonisation du biotope, grâce à l'arrivée naturelle de nouvelles reines par la voie des airs. Il a ensuite déterminé à intervalles réguliers le nombre de spermatozoïdes contenus dans la spermathèque des reines. Ce nombre va bien sûr en diminuant, au fur et à mesure que la reine utilise les gamètes mâles pour féconder les ovules qu'elle produit. On peut alors construire une abaque qui rend compte de la vitesse à laquelle la spermathèque se vide. Les reines de la fourmi de feu ont ainsi une vie fonctionnelle estimée à 6 ou 7 ans.

Il est donc parfaitement démontré que les reines de toutes ces espèces vivent de nombreuses années, fréquemment au moins 10 ans et souvent de 20 à 30 ans. Cette longévité, exceptionnelle pour des insectes, n'est partagée qu'avec les reines des termites. Or, ces reines ont un caractère commun. Elles appartiennent toujours à des espèces monogynes ne possédant qu'une seule reine fonctionnelle. Après le vol nuptial et l'accouplement, ces reines ne reviennent jamais à la surface. Elles restent au cœur du nid, parfaitement protégées de tout agresseur par la garde vigilante des ouvrières. La mortalité extrinsèque est alors réduite, ce qui conforte l'hypothèse de la théorie évolutive du vieillissement de Keller et Genoud (1997).

Keller et Genoud (1997) trouvent un argument supplémentaire, dans le fait que les reines des espèces polygynes ont une durée de vie plus brève. Elle se compte en mois et non plus en années, en particulier chez les fourmis dites vagabondes (Passera, 1994). Les reines de la fourmi d'Argentine qui naissent au mois de juin, disparaissent au mois de mai de l'année suivante. Elles ne survivent donc qu'une dizaine de mois (Keller *et al.*, 1989). Celles de *Cardiocondyla emeryi* ont une durée de vie moyenne de quatre mois et celles de *Tapinoma sessile* de quelques semaines. Or, ces reines sont appelées à déménager fréquemment, au gré des événements climatiques ou anthropiques. Lors des migrations, elles sont exposées à de nombreux dangers. Les sociétés monogynes déménagent moins souvent et leur reine fait l'objet d'une protection particulière de la part de leurs ouvrières.

La longévité des reines, toujours supérieure à celle de leurs ouvrières, s'oppose pourtant à un phénomène général observé chez les animaux, qui veut que le coût de

la reproduction entraîne une réduction de la durée de vie. C'est un phénomène bien connu chez la drosophile (Partridge *et al.*, 1987), bien qu'il ne soit sans doute pas applicable à l'homme (Le Bourg 2001), en dépit des travaux de Westendorp et Kirkwood (1998). Le coût de la reproduction pourrait représenter un compromis dans l'allocation des ressources destinées à la fécondité et celles réservées à la maintenance ou à la croissance de l'individu (Stearns, 1992). En plus du développement ovarien, les reines diffèrent de leurs ouvrières par de nombreux autres traits qui pourraient avoir un rôle dans la longévité. Les reines sont plus grandes, leur comportement est différent, elles reçoivent une alimentation particulière et elles possèdent des spermatozoïdes dans leur spermathèque. La taille pourrait avoir un rôle déterminant puisque les dépenses métaboliques diminuent avec la masse corporelle.

Des événements physiologiques pourraient aussi expliquer la longévité des individus reproducteurs. *Platythya punctata* est une fourmi dont certaines populations sans reine se reproduisent par parthénogenèse thélythoque des ouvrières (voir plus haut). Ces sociétés sont de véritables clones. Dans d'autres populations, c'est une ouvrière inséminée (gamergate) qui est la reproductrice. On peut donc comparer la longévité d'individus identiques en tous points, dont certains sont clonaux et qui se reproduisent avec ou sans fécondation, alors que d'autres restent stériles (Hartmann et Heinze, 2003). Dans un environnement sécurisé (le laboratoire), les individus reproducteurs vivent plus longtemps que les non-reproducteurs, fécondés ou non, ce qui montre que la présence de spermatozoïdes est sans effet. Bien que les activités des diverses catégories d'individus diffèrent, les ouvrières non reproductrices fourragent hors du nid alors que les reproducteurs restent dans le nid, le total des actes locomoteurs est identique pour tous les congénères. Ce n'est donc pas dans les dépenses énergétiques qu'il convient de chercher la solution. Le fonctionnement de l'ovaire reste l'élément le plus important séparant les individus à longue vie de ceux à vie brève chez cette fourmi. L'hormone juvénile pourrait ne pas être étrangère à ce phénomène. En effet, le fonctionnement de l'ovaire requiert généralement une augmentation du taux de l'hormone juvénile selon un schéma classique chez les insectes (Bloch *et al.*, 2000). La situation semble plus complexe chez l'abeille et les fourmis. Chez ces dernières, la fonction gonadotrope de l'hormone juvénile s'est déplacée vers un rôle dans la régulation de la division du travail (Robinson, 1992). Comme on le verra au chapitre 6, le passage des activités intérieures aux activités extérieures s'accompagne de modifications du taux de l'hormone juvénile. Que l'hormone juvénile ait un rôle dans le fonctionnement de l'ovaire et/ou une action sur l'ontogenèse du polyéthisme, elle constitue une différence physiolo-

gique importante entre les individus pondueurs, confinés au nid, et les individus non-pondueurs affectés aux tâches extérieures. Elle est peut-être en partie responsable des mécanismes proximaux qui interviennent dans le processus du vieillissement des insectes sociaux (Hartmann et Heinze, 2003).

Une autre approche physiologique a été tentée par Parker *et al.* (2004). On sait que la théorie des « radicaux libres » postule que leur production liée à l'activité métabolique normale des organismes contribue à la destruction des constituants cellulaires (Harman, 1956). Ces radicaux libres représentent selon cet auteur un facteur de vieillissement contre lesquels l'organisme a développé des moyens de protection sous la forme de systèmes enzymatiques tel que la superoxyde dismutase. Toutefois, chez *Lasius niger* le gène qui code pour la production de la superoxyde dismutase n'est pas plus exprimé chez les reines qui vivent plus de 10 ans que chez les ouvrières qui ne vivent qu'un à deux ans (Parker *et al.*, 2004).

D'autres mécanismes doivent aussi jouer un rôle. La ponéridine *Harpegnathos saltator* possède deux types de sociétés. Chez les unes, ce sont des reines qui pondent, alors que chez les autres on ne trouve que des ouvrières fécondées (gamergates). Les premières sociétés vivent environ quatre fois plus longtemps que les secondes, sans que l'on puisse incriminer ici une différence physiologique liée à l'action de l'hormone juvénile (Liebig et Poethke, 2004).

D'autres contraintes, liées aux traits de vie des espèces, peuvent tout autant rendre compte de la longue durée

de vie des reines des fourmis (Le Bourg, 1998 *b*). La construction des nids, souvent très volumineux et complexes chez les espèces monogynes, exige la participation de nombreuses ouvrières. Une fourmilière de fourmis champignonnistes peut occuper plusieurs mètres cubes. La production d'un grand nombre d'ouvrières n'est compatible qu'avec l'existence d'une reine à durée de vie prolongée. On peut aussi avancer que la perte d'une reine pour une société polygyne n'a qu'une importance limitée, alors que celle de la reine unique des sociétés monogynes est fatale à la société. Une forte longévité est donc indispensable à la survie des espèces monogynes, alors qu'elle ne l'est pas pour les espèces polygyes. On peut donc comprendre que l'évolution ait favorisé la forte longévité des reines des espèces monogynes.

Enfin, la vie sociale elle-même modifie la physiologie des individus. Des ouvrières isolées de *Camponotus fellah*, bien qu'alimentées, survivent en moyenne 60 jours. Il suffit de leur adjoindre une compagne pour que la longévité atteigne 74 jours (Boulay *et al.*, 1999). Ces données confirment ce que Grassé et Chauvin (1944) ont appelé l'*effet de groupe* : les échanges sociaux modifient profondément la physiologie des animaux qui vivent en groupe.

Quelles que soient les hypothèses explicatives retenues, il n'en reste pas moins que les reines des espèces monogynes ont une durée de vie exceptionnelle et inégalée dans le monde des insectes, les termites mis à part. Ceci contribue à la production d'un grand nombre de sexués et, partant, à assurer une dissémination maximale des copies des gènes des individus.

5

Conflits et alliances chez les fourmis

Les hyménoptères sociaux représentent le paradigme de la vie coopérative dans le règne animal. Ceci repose en grande partie sur leur extraordinaire organisation sociale, caractérisée par une division des activités reproductrices entre des individus fertiles — les reines et les mâles — et des ouvrières généralement stériles, qui sacrifient leur propre reproduction et assument l'ensemble des tâches logistiques nécessaires au bon développement de leur société. La suppression partielle, voire souvent totale, de la reproduction des ouvrières afin de participer à la reproduction d'autres individus est l'expression la plus extrême d'un comportement altruiste.

Comme nous l'avons développée au chapitre 2, la théorie de la sélection de la parentèle, ou théorie d'Hamilton, reste aujourd'hui l'explication la plus probable de l'évolution de la stérilité des ouvrières et de leur comportement altruiste. Cette théorie stipule que les individus peuvent transmettre des copies de leurs propres gènes non seulement en se reproduisant, mais également en favorisant la reproduction d'individus apparentés, par exemple des sœurs, des frères ou des cousins. En d'autres termes, bien que les ouvrières stériles ne transmettent pas leurs gènes directement via leur propre reproduction, elles assurent néanmoins leur succès reproductif *indirectement* en favorisant la reproduction de leur mère par l'intermédiaire d'une participation active à l'élevage de leurs frères et sœurs fertiles (les mâles et les futures reines). Les ouvrières trouvent donc là un excellent moyen de transmettre des copies de leurs propres gènes à la génération suivante. Aujourd'hui, il est bien admis que la sélection de la parentèle est une force majeure ayant favorisé l'évolution de la coopération et de la socialité, non seulement chez les insectes mais également chez les vertébrés (Aron et Passera, 2000).

Paradoxalement, la théorie d'Hamilton permet également de prédire l'apparition de conflits au sein des sociétés. Robert Trivers fût le premier à souligner cet aspect fondamental de l'organisation sociale (Trivers, 1974 ; Trivers et Hare, 1976). Les individus d'une co-

lonie n'étant pas tous génétiquement identiques, leurs intérêts en matière de reproduction peuvent en effet s'avérer fort différents et chacun peut être amené à optimiser son propre succès reproductif, parfois au détriment de celui des autres membres du groupe. Ces conflits sont de natures diverses et dépendent directement de la structure de parenté des sociétés. Par conséquent, la sélection de la parentèle prédit l'existence d'un subtil équilibre entre coopération et conflits dans les sociétés animales (Trivers, 1974 ; Bourke et Franks, 1995 ; Queller et Strassmann, 1998 ; Keller et Chapuisat, 1999 ; Sundström et Boomsma, 2001).

Au cours de ces 20 dernières années, les conflits d'intérêt reproductif au sein des sociétés d'hyménoptères sont devenus des modèles d'études pour tester les prédictions de plusieurs concepts majeurs de la biologie et de l'écologie évolutive, dont les théories du sexe ratio (Fisher, 1930) et de la sélection de la parentèle (Hamilton, 1964). En particulier, c'est l'étude de tels conflits qui a permis de démontrer la grande valeur heuristique de la théorie de la sélection de la parentèle (Keller et Chapuisat, 1999). Cet intérêt pour les hyménoptères sociaux a pour origine deux aspects étroitement associés de leur biologie : la division des activités reproductrices et le mode de détermination du sexe. La division des activités reproductrices (entre des reines fertiles et des ouvrières généralement stériles) implique que la stratégie reproductrice des sociétés est sous le contrôle de deux parties : les reines reproductrices et les ouvrières éleveuses de la descendance. Ce double contrôle est exceptionnel dans le règne animal. Il est d'autant plus attrayant que les reines et les ouvrières d'une même société ont généralement des intérêts reproductifs divergents. Cette divergence d'intérêts reproductifs est issue du mode de détermination du sexe par haplodiploïdie qui caractérise les hyménoptères (cf. chapitre 2). Rappelons seulement que dans un tel système sexuel, les mâles se développent généralement à partir d'œufs vierges, non fertilisés et sont haploïdes, alors que les femelles sont issues d'œufs fertilisés et sont diploïdes. Ce système de détermination du sexe a des conséquences génétiques importantes : il induit des asymétries de

parenté entre les membres d'une même société (figure 5.1). Par exemple, en situation de monogynie (une seule reine reproductrice) et de monandrie (accouplement unique), les ouvrières présentent une corrélation génétique supérieure avec leurs sœurs ($r = 0,75$) qu'avec leurs propres descendants ($r = 0,50$) ou leurs frères ($r = 0,25$). Les reines, pour leur part, sont toujours apparentées de manière équivalente avec leurs filles et leurs fils ($r = 0,50$). De telles inégalités de corrélations génétiques sont la source de conflits d'intérêts entre les individus d'une même société quant à l'origine et à la composition du couvain. Ces conflits sont multiples :

- ils opposent les reines aux ouvrières quant au sexe ratio de la descendance sexuée ;
- lorsque les ouvrières ne sont pas totalement stériles, ils opposent les reines aux ouvrières et parfois les ouvrières entre elles quant à la paternité des mâles ;
- ils concernent les reines et les mâles quant à la fréquence des accouplements des femelles et la valeur du sexe ratio ;
- dans les systèmes polygynes, ils opposent les reines pour le monopole de la reproduction ou encore les ouvrières issues de différentes lignées maternelles quant à l'origine des sexués à élever ;
- d'autres types de conflits, que nous ne développerons pas ici, opposent les reines aux ouvrières en ce qui concerne (1) l'investissement dans la production de sexués *versus* l'investissement dans la production

d'ouvrières (voir chapitre 4), (2) le remplacement des reines, ou encore (3) le déterminisme de la caste (Heinze *et al.*, 1994 *a* ; Bourke et Franks, 1995 ; Crozier et Pamilo, 1996 ; Bourke et Ratnieks, 1999).

L'issue de ces conflits dépend du pouvoir respectif des opposants dans le contrôle de la reproduction des sociétés. Ce pouvoir est lui-même fonction de facteurs proximaux, comme la présence et/ou la force physique des protagonistes, l'accès à la nourriture ou la qualité de l'information disponible pour chacune des parties en conflit (Beekman et Ratnieks, 2003 ; Beekman *et al.*, 2003).

1. Conflits entre reines et ouvrières quant au sexe ratio

Chez les fourmis, le conflit social le plus aigu oppose les reines aux ouvrières quant à la valeur du sexe ratio de la descendance sexuée. Pour bien cerner les causes d'un tel conflit, il convient de le replacer dans le cadre de la théorie générale du sexe ratio.

1.1. Théorie du sexe ratio

Initialement développée par Fisher (1930) pour les organismes diploïdes, la théorie du sexe ratio est aujourd'hui au centre d'un grand nombre d'études en biologie évolutive. La théorie de Fisher prédit que le sexe ratio (proportion d'adultes de chaque sexe dans la descendance) doit être équilibré à l'échelle de la popula-

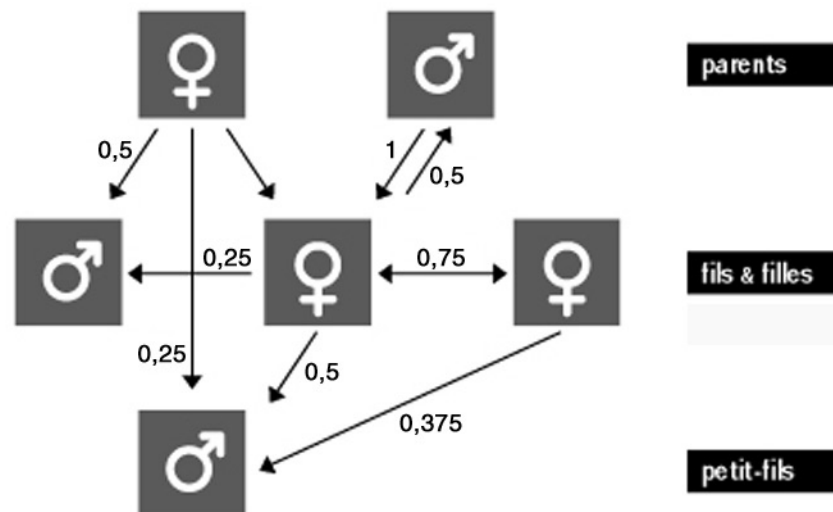


Figure 5.1 ■ Asymétries génétiques associées à l'haplodiploïdie dans une société d'hyménoptères en présence d'une unique reine reproductrice (monogynie), fécondée par un seul mâle (monandrie), en l'absence de consanguinité. Les valeurs des corrélations génétiques correspondent à la fraction de gènes identiques par hérédité entre un individu focal et un bénéficiaire (indiqué par l'extrémité de la flèche).

tion. La raison de cet équilibre repose sur le principe de *sélection dépendante de la fréquence*, selon lequel le succès reproductif d'un type dépend de sa fréquence relative dans la population (Fisher, 1930 ; Ayala et Campbell, 1974). Supposons une population caractérisée par un biais en faveur du sexe mâle. Une femelle produisant plus de filles aura par conséquent un succès reproductif accru, puisque ces dernières auront en moyenne plus de chances de s'accoupler que les mâles de la population (elles trouveront plus aisément un partenaire pour la reproduction). Si la tendance à produire plus de descendants du sexe « rare » (femelle) a une origine génétique, la fréquence des individus porteurs d'un tel caractère s'accroît dans la population par sélection naturelle. Rapidement, une majorité de mères aura alors une descendance biaisée en faveur du sexe femelle. Le sexe « rare » devenant de plus en plus commun au sein de la population, les avantages reproductifs qui lui sont associés disparaissent progressivement. Dans ces conditions, les mères produisant essentiellement des fils seront avantagées. Un sexe ratio numérique équilibré d'une femelle pour un mâle (1:1) est par conséquent le seul qui soit stable sur le plan évolutif.

Le raisonnement qui précède considère que les coûts de production d'un mâle et d'une femelle sont équivalents. Cette situation est rare dans le règne animal, car les mâles sont souvent plus lourds que les femelles. Il est donc plus coûteux en termes d'investissement énergétique d'élever un mâle qu'une femelle. Or, le coût de production des descendants est un facteur déterminant du sexe ratio, car l'énergie investie dans un individu limite d'autant les ressources disponibles pour l'élevage des autres individus de la descendance. Lorsque les coûts de production des deux sexes ne sont pas identiques, l'estimation la plus précise du sexe ratio repose sur l'analyse de la proportion d'énergie investie dans chaque sexe, appelée le *sexe ratio énergétique*. La théorie générale de Fisher établit que le sexe ratio à l'échelle des populations est à l'équilibre pour un parent, lorsque le bénéfice génétique (le nombre de copies de gènes disséminées) tiré de la reproduction des descendants *par unité d'énergie investie dans leur élevage* est égale pour les deux sexes. Ainsi, si la production d'un fils requiert deux fois l'investissement nécessaire à la production d'une fille, le nombre de femelles sera deux fois plus élevé que le nombre de mâles dans la population. Dans cette situation, le sexe ratio numérique sera de 2:1 (femelles : mâle), mais le sexe ratio *énergétique* sera de 1:1, et donc à l'équilibre. En pratique, l'investissement énergétique est proportionnel au nombre d'individus de chaque sexe et à leur poids sec respectif. Le sexe ratio énergétique correspond, lui, à l'investissement énergétique en faveur du sexe considéré divisé par l'investissement total dans la

descendance. Ce n'est donc que si les coûts de production des deux sexes sont identiques que la théorie de Fisher s'applique au sexe ratio numérique.

La théorie du sexe ratio de Fisher exige que trois conditions soient remplies. Il faut : (1) que la population soit panmixtique (les accouplements ont lieu au hasard), (2) que les adultes de chaque sexe aient une chance équivalente de s'accoupler (pas de compétition sexuelle), et (3) qu'il n'y ait pas de compétition locale entre des individus apparentés pour l'accès aux ressources. Dans la mesure où ces paramètres sont responsables de différences quant aux chances d'accouplement entre les deux sexes, ils influencent en effet directement l'intérêt reproductif des parents.

1.2. Conflit entre reines et ouvrières quant au sexe ratio de la descendance sexuée

La théorie du sexe ratio telle qu'elle a été développée par Fisher s'applique parfaitement à des populations composées d'organismes dont le système de reproduction est diplo-diploïde. Dans cette situation, et pour autant que les trois conditions d'application évoquées ci-dessus soient rencontrées, la valeur reproductrice des mâles et des femelles (c'est-à-dire le gain génétique issu de la reproduction d'un fils ou d'une fille) est équivalente. Pour un parent, la valeur reproductrice d'un individu est directement proportionnelle à son degré de parenté avec celui-ci, puisque la corrélation génétique représente la proportion de copies de gènes que les individus fertiles transmettront à la génération suivante. Chez les organismes diploïdes, la reproduction sexuée entraîne une corrélation génétique identique avec les descendants des deux sexes ($r = 0,50$ avec les fils et avec les filles, ainsi qu'avec les frères et les sœurs).

La situation apparaît fort différente chez les organismes haplodiploïdes, comme les fourmis. Les ouvrières sont génétiquement trois fois plus apparentées à leurs sœurs ($r = 0,75$) qu'elles ne le sont à leurs frères ($r = 0,25$) (figures 2.2 et 5.1). Il existe donc une *asymétrie de parenté* des ouvrières à l'égard des mâles et des femelles élevés dans la société. Cette asymétrie de parenté (RA) des ouvrières correspond au rapport entre la corrélation génétique avec leurs sœurs et la corrélation génétique avec leurs frères. Pour les ouvrières, la valeur de l'asymétrie génétique est de $0,75/0,25$, soit $RA = 3:1$. Par conséquent, les ouvrières peuvent optimiser leur succès reproductif *indirect* en biaisant le sexe ratio en faveur du sexe femelle auquel elles sont plus étroitement apparentées. La combinaison des théories de la sélection de la parentèle et du sexe ratio prédit qu'en situation de monogynie et de monandrie, l'investissement énergétique doit être biaisé à raison de trois femelles pour un

mâle puisque les ouvrières partagent trois fois plus de gènes en commun avec leurs sœurs qu'avec leurs frères (Trivers et Hare, 1976). C'est en effet la seule valeur du sexe ratio qui soit évolutivement stable pour les ouvrières. Supposons, pour simplifier, que le coût de production d'un mâle est équivalent à celui d'une femelle (absence de dimorphisme sexuel). Dans une population où le sexe ratio femelle : mâle est biaisé à 3:1, les mâles ont trois fois plus de chances de s'accoupler que les femelles. Mais ces dernières disséminent chacune trois fois plus de copies de gènes que les mâles, de telle sorte que le bénéfice génétique pour les ouvrières est, en moyenne, identique pour chaque sexe. Contrairement aux ouvrières, les reines sont apparentées de manière équivalente à leurs filles et leurs fils ($r = 0,5$ avec les deux sexes). Elles ne présentent donc aucune asymétrie de parenté à l'égard des sexués élevés et elles sont sélectionnées au cours de l'évolution (par sélection dépendante de la fréquence) pour favoriser un sexe ratio énergétique équilibré de 1:1. Par conséquent, on doit s'attendre à ce que le sexe ratio soit biaisé en faveur du sexe femelle s'il est sous le contrôle des ouvrières, alors qu'il doit être équilibré s'il est sous le contrôle des reines (Trivers et Hare, 1976).

Il convient ici de considérer deux aspects importants de la biologie des insectes sociaux en ce qui concerne l'estimation du sexe ratio. D'une part, chez les fourmis, le dimorphisme sexuel est souvent très marqué, les futures reines étant beaucoup plus grosses que les mâles. La production d'une femelle est alors plus coûteuse en termes d'investissement énergétique ; cet investissement différentiel doit être pris en considération lors de l'estimation du sexe ratio. D'autre part, comme les ouvrières ne se reproduisent pas, l'énergie investie dans leur élevage n'est généralement pas prise en considération dans le calcul du sexe ratio.

Chez les deux espèces de fourmis *Colobopsis nipponicus* et *Leptothorax tuberum*, des analyses génétiques ont permis d'acquiescer la certitude que l'on a affaire à des espèces monogynes, monandres et dont les ouvrières sont stériles (Hasegawa, 1994 ; Pearson *et al.*, 1995). Le sexe ratio énergétique (proportion d'énergie investie dans le sexe femelle) est exactement de 0,750 pour *C. nipponicus* et de 0,747 pour *L. tuberum*. Chez ces deux espèces, l'investissement dans le sexe femelle est donc trois fois supérieur à celui dans le sexe mâle, comme le prédit la théorie de la sélection de la parentèle si le sexe ratio est sous le contrôle des ouvrières. D'autres mesures ont été réalisées par Boomsma (1989) et Pamilo (1990) sur une quarantaine d'espèces monogynes. Pour presque toutes le sexe ratio est effectivement biaisé en faveur des femelles, ce qui crédibilise la réalité d'un contrôle des ouvrières. Mais on doit remarquer que pour plus de la moitié des échantillons le sexe

ratio énergétique, bien que favorisant le sexe femelle, n'atteint pas la valeur de 3:1. Nous reviendrons plus loin sur la signification de ces valeurs.

1.3. Architecture génétique, asymétries de parenté et sexe ratio

L'importance des asymétries de parenté et l'intensité des conflits entre les différentes parties qui en découle dépendent directement de la structure génétique des sociétés. Pour que les ouvrières soient trois fois plus apparentées à leurs sœurs qu'à leurs frères, il convient que la société ne possède qu'une seule reine reproductrice (condition monogyne), accouplée avec un seul mâle (condition monandre) et que les ouvrières soient totalement stériles afin que leurs fils éventuels ne fassent pas partie de la cohorte des mâles élevés. La non-satisfaction de l'une de ces trois règles entraîne des variations dans l'architecture génétique des colonies, ce qui modifie l'intérêt reproducteur des ouvrières (Boomsma et Grafen, 1990, 1991 ; Pamilo, 1991 *c* ; Keller et Vargo, 1993 ; Bourke et Franks, 1995 ; Crozier et Pamilo, 1996). Par exemple, la polygynie lorsque les reines sont apparentées et la polyandrie réduisent les asymétries génétiques au sein des sociétés. En théorie, les intérêts reproductifs des reines et des ouvrières peuvent même converger vers un sexe ratio équilibré de 1:1 lorsque le degré de polygynie ou de polyandrie est très élevé.

1.3.1. Effet de la polygynie sur le sexe ratio

La monogyne est une situation qui n'est sans doute pas la plus fréquente chez les fourmis. Chez de nombreuses espèces, plusieurs reines associent leurs efforts et contribuent collectivement à assurer la descendance. Cette polygynie détermine l'existence d'ouvrières appartenant à des lignées maternelles différentes qui, si elles restent fortement apparentées à l'intérieur d'une même lignée, n'ont souvent plus grand chose en commun d'une lignée à l'autre. La corrélation génétique entre les individus au sein d'un tel nid dépend du degré d'apparement entre les mères. Dans tous les cas, cependant, la polygynie diminuera la corrélation génétique moyenne entre les ouvrières et le couvain qu'elles élèvent. Dans les systèmes polygynes, la corrélation génétique entre les reines est le facteur primordial influençant l'intensité des conflits entre reines et ouvrières quant au sexe ratio (Boomsma, 1993).

Considérons une société faiblement polygyne composée de deux reines, chacune accouplée avec un seul mâle (monandrie). Si les reines sont non apparentées ($r = 0$), la société est alors structurée en deux lignées familiales indépendantes, chacune issue d'une mère. La corrélation génétique entre femelles issues d'une même

mère est de $r = 0,75$ et celle entre les femelles issues de mères différentes est de $r = 0$. La corrélation génétique moyenne entre les femelles au sein de la colonie est alors de $(0,75 + 0)/2$, soit $0,375$. Le même calcul doit être effectué en ce qui concerne les mâles. La corrélation génétique moyenne entre les ouvrières et les mâles est égale à $(0,25 + 0)/2$, soit $0,125$. Bien que les degrés d'apparement moyens entre les individus soient réduits, il est remarquable de constater que la valeur des *asymétries génétiques* ne change pas et reste maximale. Au sein de chaque lignée maternelle, l'asymétrie génétique est égale à $0,75/0,25$, soit $RA = 3:1$. Au sein de la société, l'asymétrie génétique globale est de $0,375/0,125$, soit aussi de $3:1$. Appliquons maintenant le raisonnement qui précède à une société présentant deux reines apparentées, par exemple des sœurs ($r = 0,75$). Les femelles sont alors sœurs et cousines. Chez les espèces haplodiploïdes, la corrélation génétique entre cousin(e)s est de $r = 3/16$ ($0,188$). La corrélation génétique étant de $0,75$ entre sœurs et de $0,188$ entre cousines, sa valeur moyenne entre les femelles de la société est égale à $(0,75 + 0,188)/2$, soit $0,469$. De la même manière, celle entre les ouvrières et les mâles est de $(0,25 + 0,188)/2$, soit $0,219$. La valeur des asymétries génétiques dans un tel nid est alors $RA = 0,469/0,219$, soit proche de $2:1$. En résumé, en situation de polygynie, lorsque les reines sont non apparentées, les asymétries génétiques sont maximales et le conflit reines – ouvrières est exacerbé. Lorsque les reines sont apparentées, les asymétries génétiques sont réduites et le conflit reines – ouvrières décroît rapidement avec le taux de polygynie.

L'influence de la polygynie sur le sexe ratio a clairement été démontrée chez la fourmi des bois *Formica truncorum*, une espèce occupant les îles de la côte finlandaise. Chez cette fourmi, certaines populations sont constituées en majorité de nids monogynes caractérisés par de fortes asymétries de parenté, alors que d'autres populations sont principalement composées de nids polygynes au sein desquelles les asymétries de parenté sont réduites (Sundström, 1995 *b*). Dans les îles peuplées par la forme monogyne, le sexe ratio des sociétés est fortement biaisé avec un investissement énergétique moyen dans le sexe femelle égal à $0,70$ (soit plus de deux fois supérieur dans les femelles). À l'inverse, dans les îles peuplées de la forme polygyne, le sexe ratio des sociétés est biaisé en faveur du sexe mâle, avec un investissement énergétique proportionnel dans le sexe femelle égal à $0,16$ à l'échelle des populations (soit plus de cinq fois supérieur dans les mâles). Une fois encore, ces valeurs apparaissent cohérentes avec un ajustement du sexe ratio par les ouvrières en fonction de la structure génétique des sociétés.

1.3.2. Effet de la polyandrie sur le sexe ratio

Quoique moins fréquente que la polygynie, la polyandrie est relativement commune chez les fourmis. L'accroissement du nombre d'accouplement des reines entraîne inévitablement une chute générale des asymétries génétiques au sein des sociétés. Lorsque la reine s'accouple avec plusieurs mâles, les ouvrières sont des demi-sœurs appartenant à autant de lignées paternelles qu'il y a eu de pères différents. La corrélation génétique moyenne entre filles est alors déterminée par l'équation :

$$r = 1/4 + 1/2k$$

où k représente le nombre effectif de pères. Plus le nombre de pères augmente, plus la corrélation génétique entre une ouvrière et ses sœurs diminue : alors que la corrélation génétique moyenne entre deux vraies sœurs (issues du même père, $k = 1$) est de $0,75$, elle tombe à $0,50$ lorsque la reine est fécondée par deux mâles différents ($k = 2$), à $0,42$ si elle est fécondée par trois mâles ($k = 3$), et ainsi de suite (figure 5.2). Dans la situation imaginaire où toutes les femelles seraient issues d'un père différent, k étant égal à l'infini, les ouvrières ne possèderaient alors en commun que la contribution maternelle de leur génome, soit $0,25$. Pour leur part, les mâles n'ayant pas de père, la corrélation génétique entre une ouvrière et ses frères reste toujours équivalente à $r = 0,25$, quel que soit le nombre d'accouplements de la reine. À l'accroissement du taux de polyandrie correspond donc une chute des asymétries génétiques : $RA = 3:1$ ($0,75/0,25$) lorsque $k = 1$; $RA = 2:1$ ($0,50/0,25$) lorsque $k = 2$; $RA = 1,7:1$ ($0,42/0,25$) lorsque $k = 3$... et $RA = 1:1$ lorsque k est très élevé. Cette chute des asymétries génétiques doit se traduire par un intérêt décroissant des ouvrières dans l'élevage des sœurs sexuées relativement à celui des frères. L'intérêt génétique des ouvrières rencontre alors progressivement celui des reines (figure 5.3). Selon la théorie d'Hamilton, la valeur du sexe ratio doit marquer cette évolution. Les études menées par Sundström (1994) et Sundström et Ratnieks (1998) sur la fourmi des bois *Formica truncorum* donnent du crédit à l'hypothèse selon laquelle le sexe ratio doit être largement biaisé en faveur du sexe femelle dans les sociétés où la reine s'accouple avec un unique mâle et beaucoup moins lorsque la reine s'accouple avec plusieurs mâles. Dans les populations monogynes de cette espèce, les sociétés dont la reine est monandre ($k = 1$) produisent un sexe ratio moyen de $2,9$ femelles pour un mâle, alors que dans les sociétés où la reine est polyandre ($k = 2$ ou 3), il n'y a plus que $1,7$ femelles pour 1 mâle. Une fois encore, ces données sont très proches des valeurs théoriques attendues si les ouvrières biaisent le sexe ratio en réponse aux valeurs des asymétries de parenté.

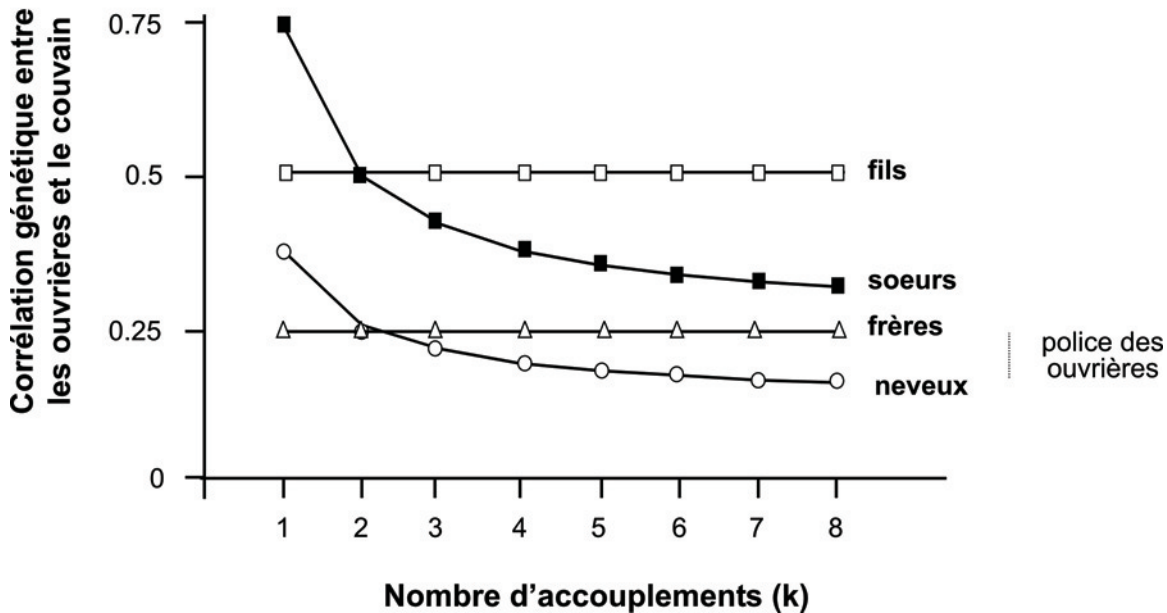


Figure 5.2 ■ Effet de la polyandrie sur la corrélation génétique entre les ouvrières et le couvain élevé dans une société d'hyménoptères. On a indiqué la corrélation génétique entre les ouvrières et leurs sœurs, ainsi qu'entre les ouvrières et les mâles produits par chaque individu (fils), par la reine (frères) et par d'autres ouvrières (neveux) en fonction du nombre d'accouplements de la reine. La corrélation génétique entre une ouvrière et ses neveux est égale à $(1/4 + 1/2k)/2$, où k = nombre d'accouplements de la reine.

1.3.3. Éclatement du sexe ratio

Les valeurs du sexe ratio mentionnées ci-dessus concernent les *populations*. En effet, les chances d'accouplements dépendent de l'abondance relative de chaque sexe dans la population (Kolman, 1960 ; Benford, 1978). Il n'est pourtant pas nécessaire que chaque société produise un sexe ratio qui soit proche de l'équilibre de la population. L'observation du sexe ratio au sein des sociétés révèle parfois un phénomène remarquable : certaines colonies élèvent principalement — si non exclusivement — des reines, alors que d'autres élèvent principalement — si non exclusivement — des mâles (Nonacs, 1986 *a* et *b*). Une telle spécialisation sexuelle peut s'exprimer de manière spectaculaire : dans les populations monogynes de la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, il est fréquent que les sociétés produisent moins d'un mâle ou d'une femelle par milliers de sexués (Aron *et al.*, 1995 ; Passera *et al.*, 2001 *a*). Plusieurs hypothèses, écologiques ou sociales, ont été proposées pour rendre compte de cet *éclatement* du sexe ratio chez les hyménoptères sociaux. Citons la disponibilité en sources de nourriture (Nonacs, 1986 *a* et *b* ; Rosenheim *et al.*, 1996), la compétition locale pour l'accouplement entre individus apparentés (Hamilton, 1967 ; Yamaguchi, 1985 ; Frank, 1987) ou pour l'accès

aux ressources (Clark, 1978 ; Frank, 1987), la nécessité de réapprovisionner les sociétés polygynes en reines (Brown et Keller, 2000, 2002) ou encore la compétition pour la reproduction entre reines dans les systèmes polygynes (Fournier *et al.*, 2003). Ces différentes hypothèses seront développées plus loin.

Chez les hyménoptères sociaux et les fourmis en particulier, l'existence d'un sexe ratio éclaté a fréquemment été expliquée par le concept très rationnel des asymétries de parenté relatives (Boomsma et Grafen, 1990, 1991). Son fondement théorique est que les sociétés appartenant à une même population peuvent présenter des structures génétiques très variables. Ces variations sont elles-mêmes issues de différences entre sociétés quant au nombre de reines, à leur fréquence d'accouplements ou encore au degré de stérilité des ouvrières. L'hypothèse de Boomsma et Grafen prédit que les ouvrières ajusteraient le sexe ratio conformément à leurs propres intérêts génétiques, ces derniers dépendant directement de la différence entre les asymétries de parenté au sein des colonies et les asymétries de parenté au sein de la population.

Supposons pour simplifier (1) une population où la majorité des sociétés sont monogynes et monandres, et (2) l'absence de dimorphisme sexuel (l'aves-

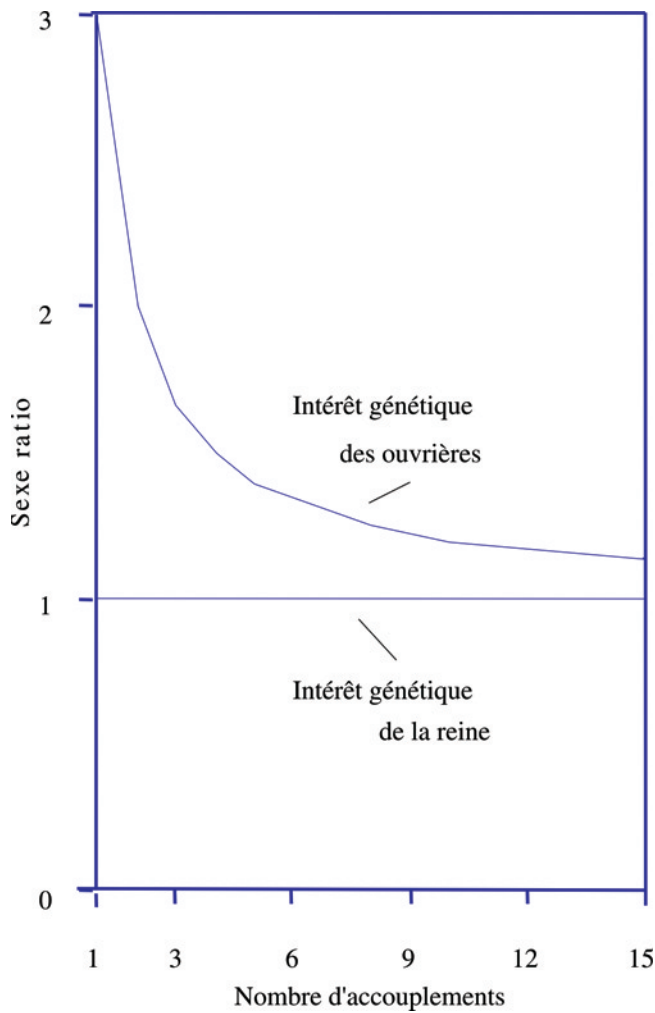


Figure 5.3 ■ *Sexe ratio optimal pour les reines et les ouvrières en fonction du nombre d'accouplements de la reine.* La corrélation génétique entre les ouvrières et le couvain femelle est donnée par l'équation $r = 1/4 + 1/2k$, où k = nombre d'accouplements de la reine; celle entre les ouvrières et le couvain mâle est constante et toujours égale à $r = 1/4$. À l'accroissement du nombre d'accouplements de la reine correspond une diminution des asymétries génétiques, de telle sorte que le sexe ratio optimal du point de vue des ouvrières tend vers 1:1. Les reines ne présentent pas d'asymétries génétiques à l'égard de leurs filles et fils ($r = 1/2$ pour les deux sexes) et le seul sexe ratio stable du point de vue des reines est 1:1. D'après Bourke A.F.G. et Franks N.R., 1995. In *Social Evolution in Ants*. Princeton University Press.

tissement énergétique nécessaire à l'élevage d'un mâle et d'une femelle sexuée est identique, ce qui permet de raisonner en termes de sexe ratio numérique). Dans ces conditions, l'asymétrie de parenté au sein de chaque société est de 3:1 (figure 5.4). Il en est de même à l'échelle de la population. S'il est

sous le contrôle exclusif des ouvrières, le sexe ratio sera proportionnel aux asymétries génétiques et sera alors proche de trois femelles pour un mâle. Supposons maintenant qu'un petit nombre de sociétés dans cette même population présentent une reine accouplée avec deux mâles différents ($k = 2$). Dans ces sociétés, les asymétries de parenté tombent alors à 2:1. Bien que les ouvrières soient en moyenne deux fois plus apparentées à leurs sœurs reproductrices qu'à leurs frères, elles n'ont pourtant plus intérêt à produire un sexe ratio proportionnel aux asymétries génétiques, mais bien un sexe ratio fortement biaisé en faveur du sexe mâle. Ceci s'explique par la chute de la valeur reproductrice des femelles relativement à celle des mâles. En effet, si le sexe ratio dans la population est de 3:1, les mâles ont une probabilité de s'accoupler qui est en moyenne trois fois supérieure à celle des femelles. Cependant, dans les sociétés polyandres, les ouvrières ne sont en moyenne que deux fois plus apparentées à leurs sœurs qu'à leurs frères. Chaque femelle reproductrice ne transmet donc que deux fois plus de copies des gènes que chaque mâle. Mais comme les mâles ont trois fois plus de chances de s'accoupler que les femelles, il est alors plus avantageux pour les ouvrières de produire beaucoup de mâles. En d'autres termes, les ouvrières d'une société où la reine est polyandre transmettront plus de copies de leurs gènes en investissant dans la production de mâles plutôt que dans celle de femelles reproductrices. Par *compensation*, les ouvrières des sociétés monandres peuvent alors optimiser leur succès reproductif indirect en se spécialisant dans la production de femelles. La prédiction générale de ce modèle est que les ouvrières devraient favoriser un sexe ratio biaisé en faveur du sexe femelle dans les sociétés au sein desquelles les asymétries de parenté sont élevées, et un sexe ratio biaisé en faveur du sexe mâle dans les sociétés au sein desquelles les asymétries de parenté sont réduites pour une population donnée (Boomsma et Grafen, 1990).

L'existence d'une spécialisation sexuelle induite par les asymétries de parenté a été démontrée chez plusieurs espèces d'hyménoptères sociaux, parmi lesquelles des fourmis, des abeilles et des guêpes (Queller et Strassmann, 1998 ; Chapuisat et Keller, 1999 b). Comme le prédit le concept des asymétries relatives de Boomsma et Grafen (1990, 1991), les sociétés caractérisées par de fortes asymétries génétiques produisent essentiellement des femelles et celles présentant des asymétries génétiques faibles produisent essentiellement des mâles. Ce qui démontre, une fois encore, un fort contrôle du sexe ratio par les ouvrières.

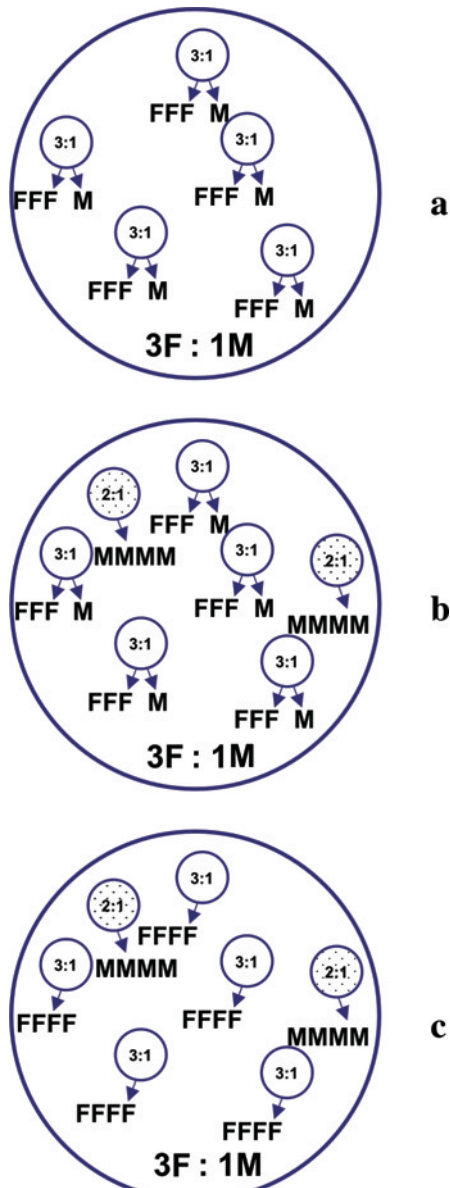


Figure 5.4 ■ Éclatement du sexe ratio chez les hyménoptères selon l'hypothèse des asymétries de parenté relatives. (a) Dans une population composée essentiellement de sociétés monogynes et monandres, et en l'absence de contraintes sur la dispersion des sexués, le sexe ratio doit être proportionnel aux asymétries génétiques (3:1) s'il est sous le contrôle des ouvrières. Ceci est vrai au sein de chaque société et par conséquent à l'échelle de la population. (b) Dans les quelques sociétés où la reine est polyandre (par exemple, accouplée avec deux mâles différents), l'asymétrie génétique décroît et est égale à 2:1, mais les ouvrières trouvent un plus grand bénéfice génétique dans l'élevage de mâles que de femelles reproductrices car les mâles ont trois fois plus de chances de s'accoupler que les femelles alors que ces dernières ne disséminent que deux fois plus de copies de gènes des ouvrières que les mâles. (c) Par compensation, les ouvrières des sociétés monandres optimiseront leur succès reproductif en se spécialisant dans la production quasi-exclusive de femelles.

1.4. Contribution respective des reines et des ouvrières dans l'établissement du sexe ratio

Les exemples qui précèdent indiquent que les ouvrières exercent un contrôle déterminant sur le sexe ratio des sociétés. Ils ne donnent toutefois pas la mesure de la contribution respective des reines et des ouvrières dans l'établissement de ce rapport. La réponse à cette question requiert une estimation du pouvoir respectif dont disposent les parties en conflit (Beekman et Ratnieks, 2003 ; Beekman *et al.*, 2003). L'haplodiploïdie permet aux reines de contrôler le sexe de la descendance en fertilisant — ou non — les œufs qu'elles pondent. Cette aptitude a en effet été démontrée chez plusieurs espèces de fourmis (Keller *et al.*, 1996 *a* et *b* ; Aron et Passera, 1999 ; Aron *et al.*, 1999 *a* ; Cremer et Heinze, 2002). Les reines pourraient alors limiter le nombre d'œufs diploïdes pondus, afin de forcer les ouvrières à élever plus de mâles. Bien que les reines puissent déterminer le sexe ratio primaire (au stade œuf), les ouvrières sont responsables de l'élevage du couvain. Intervenant après les reines, elles peuvent manipuler le sexe ratio secondaire (au stade adulte) également appelé sexe ratio opérationnel. Pour cela, elles ont la possibilité d'éliminer une partie des mâles au cours de leur développement. Elles peuvent aussi nourrir de façon préférentielle le couvain diploïde afin qu'une plus grande proportion de larves femelles se développe en reproductrices plutôt qu'en ouvrières stériles. Qui des reines ou des ouvrières remporte ce conflit de reproduction ?

1.4.1. Contrôle du sexe ratio par les ouvrières

À l'heure actuelle, la démonstration la plus précise de l'existence d'un conflit entre reines et ouvrières quant au sexe ratio repose sur la comparaison entre le sexe ratio primaire, c'est-à-dire la proportion d'œufs haploïdes initialement pondus par les reines, et le sexe ratio secondaire ou opérationnel, c'est-à-dire la proportion de ces œufs haploïdes effectivement élevés en mâles adultes par les ouvrières. Chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile*, l'étude réalisée pendant toute la saison de ponte qui s'étend de mars à novembre révèle que les reines produisent des œufs haploïdes en permanence, selon un pourcentage qui varie de 30 p. 100 à 50 p. 100 (Aron *et al.*, 1994). Or, chez cette espèce, la période d'élevage des sexués s'étend de la mi-mai à la mi-juillet. À cette période de l'année, la proportion de mâles élevés jusqu'au stade adulte (34 p. 100) est inférieure à la proportion d'œufs haploïdes produits par les reines (50 p. 100). En dehors de la période de production des sexués, aucun mâle n'est élevé par les sociétés, alors que les reines produisent 30 p. 100 d'œufs haploïdes. Par conséquent, les ouvrières exercent un très fort

contrôle sur le sexe ratio, en cannibalisant sélectivement une partie des larves mâles à la période de production des sexués et l'intégralité des larves mâles en dehors de cette période.

Une telle comparaison entre le sexe ratio primaire et secondaire a été effectuée chez plusieurs espèces de fourmis. Dans la grande majorité des cas étudiés, la proportion de mâles atteignant le stade adulte est largement inférieure à la proportion d'œufs haploïdes pondus par les reines, ce qui traduit un contrôle décisif des ouvrières sur le sexe ratio des sociétés (Aron *et al.*, 1994, 1995, 1999 ; Keller *et al.*, 1996 *a* ; Sundström *et al.*, 1996 ; Chapuisat *et al.*, 1997 *b* ; Aron et Passera, 1999 ; Passera *et al.*, 2001 *a*).

L'aptitude des ouvrières à ajuster le sexe ratio en fonction des asymétries de parenté au sein de leur société a été démontrée de manière spectaculaire chez la fourmi des bois *Formica exsecta*. Les nids de cette espèce présentent une très forte spécialisation sexuelle, certains produisant des mâles et d'autres des femelles reproductrices. Dans la population étudiée, chaque nid possède une unique reine. Des analyses génétiques ont permis de démontrer que dans certaines colonies les reines sont monandres, alors que dans d'autres elles sont polyandres. Il existe par conséquent une variation de la structure génétique des sociétés composant la même population. Lorsque la reine s'est accouplée une seule fois, les ouvrières sont trois fois plus apparentées à leurs sœurs qu'à leurs frères. L'asymétrie de parenté est maximale du point de vue des ouvrières et le conflit les opposant aux reines quant au sexe ratio est intense. En revanche, lorsque la reine a été fécondée par plusieurs mâles, la société est composée de sœurs et de demi-sœurs, ce qui diminue les asymétries de parenté et réduit l'intensité du conflit (*figure 5.3*). En comparant les variations du sexe ratio entre le stade œuf (sexe ratio primaire) et le stade adulte (sexe ratio secondaire), Sundström *et al.* (1996) ont montré que les ouvrières issues de colonies monandres éliminent une proportion considérable de leurs frères afin d'obtenir un sexe ratio biaisé en faveur de leurs sœurs. À l'inverse, lorsque les reines sont polyandres, les mâles sont épargnés et le couvain diploïde est orienté vers la voie ouvrière, ce qui conduit à un sexe ratio fortement biaisé en faveur du sexe mâle. En d'autres termes, les ouvrières gagnent le conflit qui les oppose à la reine en ajustant la proportion de mâles et de femelles élevés en fonction du nombre d'accouplements de leur mère.

1.4.2. Manipulation du sexe ratio par les ouvrières

En théorie, deux mécanismes principaux permettent aux ouvrières d'exercer un contrôle direct sur le sexe

ratio : l'élimination sélective d'une partie des larves mâles au cours de leur développement et l'alimentation préférentielle du couvain diploïde. Nous savons aujourd'hui que ces deux mécanismes coexistent chez les fourmis (Aron *et al.* 1994, 1995 ; Passera et Aron, 1996 ; Sundström *et al.*, 1996 ; Hammond *et al.* 2002 ; Jemielity et Keller, 2003).

1.4.2.1. Élimination sélective du sexe mâle

Comme nous l'avons vu, les ouvrières de la fourmi d'Argentine et de la fourmi des bois reconnaissent le sexe du couvain et procèdent à un comportement fratricide en éliminant sélectivement le sexe mâle qui leur est moins apparenté. À quel stade de développement le couvain mâle est-il identifié et sélectivement évincé par les ouvrières ? Cette question a une importance théorique capitale. Si les ouvrières ne reconnaissent le sexe du couvain que tardivement, c'est-à-dire après avoir investi une importante quantité d'énergie aveuglément dans les deux sexes de la descendance, le coût associé à l'élimination des mâles devient prohibitif. Au contraire, plus la reconnaissance des sexes est précoce, plus les ouvrières peuvent biaiser le sexe ratio en faveur de leurs propres intérêts génétiques et ce, à un moindre coût énergétique. Malgré ses conséquences ergonomiques, le stade de développement auquel les mâles sont supprimés reste mal étudié chez les fourmis. Chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile*, il a été démontré que les ouvrières reconnaissent et éliminent sélectivement les larves mâles à un stade très précoce de leur développement : 50 p. 100 des mâles sont éliminés lorsqu'ils atteignent le premier stade larvaire, c'est-à-dire immédiatement à l'éclosion des œufs (Passera et Aron, 1996). Les larves temporairement épargnées sont éliminées plus tard, lorsqu'elles atteignent le stade grande larve. Un autre travail consacré à la reconnaissance du sexe du couvain, centré cette fois sur l'élimination des larves femelles sous l'effet des phéromones royales inhibitrices, a également été réalisé chez *L. humile* (Passera *et al.*, 1995). Les résultats obtenus sont identiques à ceux concernant l'élimination des larves mâles : les ouvrières reconnaissent et éliminent principalement les larves petites et moyennes. Les ouvrières de la fourmi d'Argentine reconnaissent donc très tôt le sexe et la caste du couvain. Cette précocité dans la reconnaissance du couvain confère aux ouvrières un avantage considérable, puisqu'il leur permet de biaiser le sexe ratio à un coût énergétique réduit.

Des résultats similaires ont été obtenus chez au moins une autre espèce de fourmis, *Plagiolepis pygmaea* (Aron *et al.*, 2004). Par contre, chez la fourmi des bois *Formica exsecta*, des analyses génétiques ont démontré que la manipulation du sexe ratio par les ouvrières s'effectue beaucoup plus tardivement, lorsque les mâles

atteignent le dernier stade larvaire (Chapuisat *et al.*, 1997 *b*). Il a été suggéré que l'élimination tardive du couvain mâle chez cette espèce permet de nourrir les larves femelles en développement lorsque les ressources énergétiques sont limitées.

Les signaux impliqués dans l'identification du sexe et de la caste du couvain par les ouvrières sont encore inconnus. Plusieurs auteurs ont proposé que les ouvrières reconnaissent le sexe du couvain sur la base d'une information chimique, probablement des hydrocarbures cuticulaires (Ratnieks, 1990 *a* ; Evans, 1995 ; Passera et Aron, 1996). Ces hypothèses n'ont cependant pas encore été vérifiées expérimentalement. L'identification pourrait aussi reposer sur des différences morphologiques. Les larves sexuées mâles et femelles de *Monomorium pharaonis* sont dépourvues de soies, à la différence de celles évoluant en ouvrières. Comme les lipides cuticulaires sont identiques pour toutes ces larves, Edwards (1991) pense que l'exécution du couvain sexué lors de son introduction dans une société pourvue d'une reine repose sur cette variation dans la chénotaxie.

1.4.2.2. Alimentation préférentielle du couvain diploïde
 Contrairement aux espèces précédentes, le contrôle du sexe ratio par les ouvrières de la fourmi *Leptothorax acervorum* ne repose pas sur un comportement fratricide. Il s'agit d'une espèce monandre, mais facultativement polygyne : des sociétés monogynes et polygynes co-habitent au sein d'une même population. En outre, les reines des sociétés polygynes sont apparentées (Hammond *et al.*, 2001, 2002). Les variations du nombre de reines entre les colonies se traduisent par d'importantes différences dans les asymétries de parenté, ces dernières étant significativement supérieures dans les systèmes monogynes. Conformément aux prédictions de la théorie des asymétries de parenté relatives (Boomsma et Grafen, 1990, 1991), les sociétés monogynes sont spécialisées dans la production de femelles reproductrices et les sociétés polygynes dans la production de mâles. Chez cette fourmi, des analyses génétiques révèlent que les reines des sociétés monogynes et polygynes produisent un sexe ratio primaire identique, qui est de l'ordre de 16 p. 100, et que cette valeur n'est pas différente de la proportion d'individus haploïdes (mâles) parmi tous les adultes produits (mâles + femelles reproductrices + ouvrières) (Hammond *et al.*, 2002). Ce résultat indique donc que les ouvrières n'éliminent pas les larves mâles au cours de leur développement. Par contre, si l'on considère la production de mâles adultes parmi les sexués uniquement (mâles + femelles reproductrices), la proportion de mâles apparaît nettement supérieure dans les sociétés polygynes (64 p. 100) à ce qu'elle est dans les sociétés monogy-

nes (32 p. 100). Cela signifie qu'une plus grande proportion de larves diploïdes se développe en femelles sexuées dans les systèmes monogynes. Ce contrôle des ouvrières est possible en nourrissant préférentiellement le couvain diploïde. Par conséquent, les ouvrières de *L. acervorum* biaisent de manière adaptative le sexe ratio en fonction des asymétries génétiques propres à leur société, via l'ajustement de la proportion de couvain diploïde qui sera orienté en femelles reproductrices ou en ouvrières stériles.

Notons que chez certains hyménoptères sociaux, comme la guêpe *Polistes dominulus*, l'alimentation préférentielle des femelles se traduit par un comportement surprenant. Lorsqu'une ouvrière revient au nid après un vol de ravitaillement, des compagnes contraignent physiquement les mâles présents dans le guêpier à s'introduire la tête la première dans une cellule vide. Morsures et menaces obligent les mâles à rester dans cette position inconfortable pendant que l'ouvrière chargée de nourriture la distribue aux larves femelles (Starks et Poe, 1997).

1.4.2.3. Le coût de la manipulation du sexe ratio

Les deux mécanismes par lesquels les ouvrières contrôlent la valeur du sexe ratio représentent un coût énergétique (Reuter *et al.*, 2004). Même si l'élimination des larves mâles conduit à un recyclage de leur contenu au profit de l'élevage de sexués femelles, la conversion ne saurait être totale. Son degré dépend du moment choisi par les ouvrières pour exécuter le couvain mâle. C'est particulièrement vrai chez *Formica exsecta* où le sacrifice des mâles intervient à un stade avancé de leur développement larvaire (Chapuisat *et al.*, 1997 *b*). Quant à la manipulation du couvain diploïde visant à favoriser l'élevage de gynes, elle se réalise aux dépens de la production d'ouvrières. La croissance de la colonie en est affectée ainsi que sa productivité globale (Reuter et Keller, 2001). Les coûts associés à la manipulation du sexe ratio pourraient expliquer pourquoi les valeurs observées par Boomsma (1989) et Pamilo (1990) n'atteignent pas toujours la valeur théorique de 3:1. Un modèle mathématique proposé par Reuter *et al.* (2004) montre que le coût de la manipulation du couvain peut être considéré comme une fonction continue augmentant avec l'importance de la manipulation. Ce coût s'oppose à la réalisation d'un sexe ratio biaisé en faveur des femelles selon la valeur théorique de 3:1. Il explique l'existence dans la nature de fourmilières monogynes dont le biais femelle n'atteint pas la valeur attendue.

1.4.3. Contrôle royal du sexe ratio

Les ouvrières sont donc capables de biaiser en leur faveur l'investissement de la société en mâles et en fe-

nelles, aux dépens des intérêts de la reine. S'il est généralement bien admis que les ouvrières gagnent le conflit qui les oppose à la reine chez les fourmis, le contrôle du sexe ratio par les ouvrières ne semble toutefois pas toujours acquis. Par exemple, chez la fourmi de feu *Solenopsis invicta* les reines maîtrisent largement le sexe ratio de leur société.

La fourmi de feu est caractérisée par des reines toujours monandres et des ouvrières totalement stériles (Ross et Fletcher, 1985 *b*). Certaines populations sont monogynes et d'autres polygynes. Les populations monogynes de l'espèce présentent un sexe ratio fortement éclaté, avec des sociétés spécialisées dans la production de mâles ou de femelles reproductrices. Aucune des explications généralement proposées pour rendre compte de la spécialisation sexuelle des sociétés chez les hyménoptères ne permet de justifier l'éclatement du sexe ratio chez cette espèce. Toutes les sociétés présentent une structure génétique identique (monogynie, monandrie et absence de reproduction des ouvrières) et des asymétries de parenté de 3:1. Les contraintes écologiques sont comparables pour toutes les sociétés (Vargo et Fletcher, 1987) et le mode de dispersion des sexués n'entraîne pas de compétition locale entre individus apparentés (Markin et Dillier, 1971 ; Bass et Hays, 1979). Fait exceptionnel chez les fourmis, les sociétés de *S. invicta* rendues orphelines acceptent après quelques semaines une nouvelle reine étrangère (Fletcher et Blum, 1983 *b*). Passera *et al.* (2001 *a*) ont exploité cette opportunité en échangeant les reines issues des deux types de sociétés : les reines issues de nids spécialisés dans la production de femelles ont été introduites dans des nids produisant des mâles, et vice-versa. Le résultat de ces permutations est sans appel : toutes les sociétés initialement spécialisées dans la production de mâles entreprennent l'élevage de femelles, alors que les sociétés spécialisées dans la production de femelles se spécialisent dans la production de mâles. Les expériences témoins montrent que lorsque les reines sont échangées entre sociétés spécialisées dans la production du même sexe, le sexe ratio ne change pas. Chez la fourmi de feu, le sexe ratio des sociétés est donc essentiellement sous le contrôle des reines, non des ouvrières. Les analyses du sexe ratio primaire, réalisées à partir de marqueurs génétiques, révèlent que les reines des sociétés produisant des mâles pondent une beaucoup plus grande proportion d'œufs haploïdes que les reines des sociétés à femelles. En d'autres termes, les reines de la fourmi de feu biaisent le sexe ratio en faveur du sexe mâle en limitant la proportion d'œufs diploïdes pondus.

La capacité des reines à contrôler le sexe ratio secondaire des sociétés en ajustant le sexe ratio primaire a

également été suggérée chez la fourmi américaine *Pheidole desertorum*. À l'instar de la fourmi de feu, les sociétés de *P. desertorum* sont strictement monogynes, les reines sont monandres et les ouvrières sont totalement stériles. Cette espèce présente un sexe ratio fortement éclaté et le sexe ratio à l'échelle des populations est proche de 1:1, ce qui correspond à l'optimum des reines (Helms, 1999). Lorsque des ouvrières orphelines issues de sociétés spécialisées dans la production de mâles reçoivent du couvain des deux sexes, elles élèvent presque exclusivement des femelles reproductrices. Ceci indique que les ouvrières préfèrent élever des femelles lorsqu'elles en ont la possibilité, mais qu'elles sont normalement contraintes à élever des mâles par les reines (Helms *et al.*, 2000).

Les reines peuvent aussi gagner le conflit en quelque sorte par défaut, lorsque les ouvrières n'ont aucun intérêt génétique en jeu. C'est le cas dans les sociétés esclavagistes. Comme on le verra au chapitre 13, les ouvrières de ces sociétés, par exemple *Harpagoxenus sublaevis*, sont incapables d'élever le couvain de leur mère, une tâche qui est confiée à des ouvrières esclaves d'une espèce étrangère appartenant au genre *Leptothorax*. Ces ouvrières esclaves ne sont pas concernées par la valeur du sexe ratio de la fourmi qu'elles élèvent puisqu'elles n'ont aucune parenté génétique avec elle. Elles élèvent alors strictement le couvain selon les préférences génétiques de la reine esclavagiste, c'est-à-dire selon une valeur du sexe ratio égale à l'unité (Bourke *et al.*, 1988).

Ces résultats montrent que les conflits au sein des sociétés quant au sexe ratio de la descendance sexuée sont bien réels. Il existe une forte variabilité interspécifique de la contribution respective des reines et des ouvrières dans l'établissement du sexe ratio. Cette variabilité reflète des différences entre espèces en ce qui concerne le pouvoir respectif des parties en conflit. Afin de rencontrer leurs propres intérêts génétiques, les ouvrières éliminent une partie de la descendance mâle et/ou orientent une plus grande proportion du couvain diploïde vers la voie sexuée. Souvent, la manipulation du sexe ratio par les ouvrières procède de manière conditionnelle en fonction la structure génétique des sociétés, comme le prédit la théorie de la sélection de la parentèle. Cependant, l'amplitude de cette manipulation peut être contrainte par le sexe ratio primaire produit par les reines. C'est sans doute la raison pour laquelle la grande majorité des populations de fourmis sont caractérisées par des valeurs du sexe ratio comprises entre 3:1 (optimum des ouvrières) et 1:1 (optimum des reines) (Bourke et Franks, 1995 ; Crozier et Pamilo, 1996).

1.5. Autres déterminants du sexe ratio

La structure génétique des sociétés n'est pas le seul paramètre déterminant le sexe ratio optimal des reines et des ouvrières. Chez de nombreuses espèces d'hyménoptères — sociaux ou non — le sexe ratio est le fruit de l'effet conjoint des asymétries génétiques, des contraintes écologiques et du mode de dispersion des sexués. Un sexe ratio biaisé en faveur du sexe femelle n'est donc pas forcément le reflet d'un conflit opposant les reines aux ouvrières.

1.5.1. Effet des contraintes écologiques sur le sexe ratio

L'existence d'une forte spécialisation sexuelle des sociétés peut s'expliquer par les variations dans la qualité et/ou la quantité des ressources alimentaires disponibles (Nonacs, 1986 *a et b* ; Rosenheim *et al.*, 1996). Chez les fourmis, les femelles sexuées sont généralement plus grosses — donc plus coûteuses à produire — que les mâles. Lorsque les sociétés ont un apport énergétique réduit (par exemple, quand l'environnement est pauvre ou l'effectif de la société est faible), le couvain diploïde se développe en ouvrières plutôt qu'en femelles sexuées alors que le couvain haploïde se développe en mâles adultes. À l'inverse, lorsque les ressources sont abondantes, les mâles et une grande proportion des femelles se développent en sexués adultes. Les ouvrières biaiseraient alors le sexe ratio en faveur des femelles sexuées. Ces dernières ont en effet une grande valeur reproductrice pour les ouvrières : non seulement les ouvrières sont plus étroitement apparentées aux femelles qu'aux mâles de leur société (voir précédemment), mais en outre la production de femelles représente un avantage dans une population où les sociétés d'effectif réduit se spécialisent dans la production de mâles. L'influence de la disponibilité des ressources alimentaires sur le sexe ratio a clairement été démontrée chez plusieurs espèces de fourmis, comme par exemple *Formica podzolica* (Deslippe et Savolainen, 1994, 1995), *Myrmica longispinosus* (Herbers et Banschbach, 1998), *Leptothorax nylanderii* (Foitzik et Heinze, 1998), *Myrmica brevispinosa* (Bono et Herbers, 2003), *Aphaenogaster rudis* (Morales et Heithaus, 1998) ou *Pheidole pallidula* (Aron *et al.*, 1999 *a* ; Fournier *et al.*, 2003). Dans la grande majorité des cas, les auteurs ont observé une corrélation positive entre la productivité totale en sexués (reflet de l'état alimentaire des sociétés) et un sexe ratio biaisé en faveur du sexe femelle.

Plus que l'abondance des ressources, il semble que la qualité de la nourriture ait un effet déterminant sur l'investissement en sexués et le sexe ratio des sociétés. Bono et Herbers (2003) ont comparé en milieu naturel l'effet respectif d'un apport en sources protéinées et en

sources sucrées sur les stratégies reproductrices de la fourmi *Myrmica brevispinosa*. Leurs résultats indiquent un accroissement significatif du nombre de femelles sexuées produites et un sexe ratio plus fortement biaisé en faveur du sexe femelle dans les sociétés ayant bénéficié d'un supplément en sources sucrées que dans celles supplémentées en protéines. À l'inverse, un supplément de nourriture protéinée n'a aucune influence sur le sexe ratio des sociétés. Un détail important de leur étude est que l'investissement dans le sexe mâle n'est pas influencé par le traitement alimentaire. Par conséquent, les modifications du sexe ratio ne résultent pas de l'élimination facultative du couvain mâle en fonction de la qualité des ressources alimentaires, mais bien d'une plus grande proportion du couvain diploïde se développant en femelles sexuées.

Remarquons aussi que l'abondance et la qualité de l'alimentation sont elles-mêmes dépendantes du climat, variable d'une année à l'autre. Ces variations climatiques peuvent expliquer la fluctuation du nombre de nouvelles reines élevées chaque année. Ainsi, le printemps 1999 a été particulièrement froid dans le Jura suisse avec un ensoleillement exceptionnellement faible. On peut y voir la raison pour laquelle les nids de *Formica exsecta* ont produit très peu de sexués femelles cette année là (Liautard *et al.*, 2003). En Allemagne, en 1997, 29 colonies de *Stenamma debile* récoltées sur le terrain ont fourni 251 mâles et une seule reine ailée (Buschinger, 1999). Ce sexe ratio aberrant ne peut s'expliquer que par des conditions climatiques locales qui ont interféré avec l'élevage du couvain sexué. Sans doute faut-il répéter les recensements pendant de nombreuses années pour gommer des résultats dus à des circonstances météorologiques particulières et pas toujours identifiables (Buschinger et Heinze, 2001).

1.5.2. Effet du mode de dispersion des sexués sur le sexe ratio

1.5.2.1. Compétition locale pour l'accouplement

Chez certaines espèces de fourmis, les mâles dispersent peu, voire parfois pas du tout. Cette faible dispersion peut être à l'origine d'une compétition sexuelle entre mâles apparentés pour l'accès aux femelles (Hamilton, 1967 ; Alexander et Sherman, 1977). Cette compétition locale pour l'accouplement réduit la valeur reproductrice moyenne des mâles, car tous n'auront pas la chance de se reproduire. Dans cette situation, le conflit opposant les reines aux ouvrières quant au sexe ratio se voit atténué car les deux parties trouvent un plus grand bénéfice génétique dans l'élevage des femelles qui disperseront mieux les copies de gènes des autres membres de la société. La compétition locale pour l'accouplement induit donc un sexe ratio biaisé en faveur du sexe femelle.

Les exemples de compétition sexuelle pour l'accouplement sont rares chez les fourmis. À l'exception de quelques espèces parasites où les mâles sont aptères, les mâles dispersent généralement bien et s'engagent dans des vols nuptiaux auxquels participent les sexués issus de plusieurs colonies, de telle sorte que l'accouplement s'effectue de manière aléatoire (Hölldobler et Wilson, 1990). Des cas de compétition sexuelle pour l'accouplement ont néanmoins été décrits chez quelques espèces de fourmis, dont l'espèce *Messor aciculatus* (Hasegawa et Yamaguchi, 1995). Cette fourmi japonaise établit des nids monogynes, les reines sont monandres et les ouvrières ne se reproduisent pas. Les asymétries génétiques au sein de ces sociétés sont donc maximales et le conflit entre reines et ouvrières quant au sexe ratio est en théorie élevé. Cependant, des analyses génétiques ont démontré que les vols nuptiaux sont constitués d'individus issus d'un très petit nombre de colonies. Par conséquent, les mâles d'un même nid se rencontrent fréquemment et entrent en compétition pour l'accouplement. Chez cette espèce, l'investissement énergétique est extrêmement biaisé en faveur du sexe femelle, puisqu'il atteint 0,83, une valeur significativement supérieure à celle de 0,75 attendue en absence de compétition sexuelle.

Un second exemple de compétition sexuelle concerne la fourmi *Cardiocondyla obscurior* (Cremer et Heinze, 2002). Cette espèce présente des sociétés monogynes et polygynes. En outre, elle produit deux types de mâles : des mâles ailés, spécialisés dans la dispersion, et des mâles aptères qui ne dispersent pas, spécialisés dans la compétition avec les autres mâles de la société (cf. chapitre 3). Les premiers se comportent de façon très pacifique à l'égard de leurs congénères et quittent le nid natal au moment de la reproduction pour participer à des vols nuptiaux. Au contraire, les seconds se reproduisent dans le nid natal et engagent des combats mortels avec leurs rivaux apparentés pour accéder aux femelles vierges (Kinomura et Yamauchi, 1987 ; Stuart *et al.*, 1987). En situation de monogynie, les mâles sont frères, donc étroitement apparentés, de telle sorte que la compétition sexuelle est élevée. Inversement, dans les systèmes polygynes, la corrélation génétique moyenne entre mâles est diluée et la compétition sexuelle est plus faible. Par conséquent, la proportion de mâles combattants doit être plus faible dans les systèmes monogynes que dans les systèmes polygynes. En manipulant le nombre de reines dans les sociétés élevées, Cremer et Heinze (2002) ont montré que les colonies monogynes produisent en effet proportionnellement moins de mâles combattants que les colonies polygynes. Ces variations procèdent d'un contrôle royal du sexe ratio primaire. En effet, la proportion d'œufs haploïdes pondus par les reines issues de socié-

tés monogynes est largement inférieure à celle produite par les reines des sociétés polygynes (de Menten *et al.*, 2005 *a*). Les reines de *C. obscurior* semblent donc capables d'ajuster la proportion de fils et de filles en réponse aux facteurs de dispersion propres à chaque sexe. Ce résultat est conforme aux prédictions de la théorie de la compétition sexuelle.

1.5.2.2. Compétition locale pour l'accès aux ressources
Chez les espèces présentant un mode de fondation de nouvelles sociétés par bourgeonnement, les jeunes reines fraîchement fécondées à proximité immédiate du nid maternel quittent celui-ci, accompagnées d'une force ouvrière. Le départ des individus s'effectue « à pied », le nouveau nid s'installant généralement dans le voisinage de la colonie d'origine. Ce mode de dispersion limité induit une forte compétition entre femelles fondatrices apparentées pour l'accès aux ressources (sites de nidification, sources alimentaires), ce qui réduit leur valeur reproductrice (Clark, 1978 ; Frank, 1987). Dans cette situation, les intérêts reproductifs des reines et des ouvrières convergent car les deux parties peuvent optimiser leur succès reproductif en favorisant un investissement énergétique en faveur du sexe mâle.

La fourmi *Myrmica ruginodis* colonisant les îles finlandaises illustre un tel type de compétition locale. Cette espèce présente des populations principalement monogynes au sein desquelles les sociétés se reproduisent par fondation indépendante et des populations polygynes au sein desquelles la reproduction procède par bourgeonnement (Walin et Seppä, 2001). C'est donc dans les populations polygynes que l'on s'attend à ce que la dispersion restreinte des jeunes reines fraîchement fécondées entraîne une compétition locale pour les ressources. La manière la plus directe de tester cette hypothèse repose sur l'analyse du sexe ratio (proportion d'énergie investie dans le sexe femelle) en fonction de l'investissement total en sexués. En l'absence de compétition, le sexe ratio doit augmenter avec la production totale en sexués. Au contraire, en situation de compétition, les colonies doivent produire une quantité restreinte de femelles reproductrices et investir le surplus d'énergie disponible dans le sexe mâle (Frank, 1987). L'investissement dans le sexe femelle sera donc stable et indépendant de la production totale en sexués. L'étude des variations du sexe ratio en fonction de la production totale en sexués chez *M. ruginodis* révèle que la production en femelles s'accroît avec la productivité totale en sexués dans les systèmes monogynes, mais pas dans les systèmes polygynes (Walin et Seppä, 2001). Ce résultat confirme les prédictions de la théorie de la compétition locale pour les ressources.

La compétition locale peut résulter de facteurs écologiques et sociogénétiques. Les petites sociétés de *Lepto-*

thorax nylanderi sont cantonnées à des sites de nidification éphémères : brindilles creuses pourries, glands de chêne, feuilles sèches roulées ... La dégradation rapide de ces structures amène à des fusions suivies de l'élimination plus ou moins rapide d'une reine, l'espèce étant monogyne. Les fondatrices sont aussi contraintes de tenter l'usurpation par manque de sites de nidification adéquats. Ces situations conduisent à l'obtention de sociétés monogynes dont les ouvrières sont les filles de plusieurs mères. Le sexe ratio des reproducteurs qu'elles élèvent sera plus orienté vers l'élevage de mâles que celui de sociétés plus peuplées, car installées dans des structures de meilleure qualité. Dans ce dernier cas, les ouvrières sont génétiquement plus homogènes et élèvent des sexués en privilégiant le sexe femelle (Foitzik et Heinze, 1998, 2000, 2001 ; Foitzik *et al.*, 2003 *b*). L'espèce-sœur de *L. nylanderi*, *L. crassispinus*, occupe des nids robustes : brindilles et branches sèches et dures. La structure coloniale est alors plus stable et conduit à des sociétés plus peuplées privilégiant un sexe ratio orienté vers l'élevage des femelles (Strätz et Heinze, 2004).

1.5.3. Effet du degré de polygynie et de la compétition entre reines pour la reproduction

L'éclatement du sexe ratio chez les espèces polygynes a également reçu deux explications complémentaires : le réapprovisionnement en reines et la compétition entre ces dernières pour la reproduction. L'hypothèse du réapprovisionnement en reines soutient que la production massive de femelles sexuées s'observera dans les sociétés où le taux de polygynie est faible, car ce sont ces colonies qui bénéficieront le plus du recrutement de nouvelles reproductrices (Brown et Keller, 2000, 2002). Cette hypothèse a été proposée pour justifier la spécialisation sexuelle des sociétés chez des espèces hautement polygynes. Dans un tel système social, les jeunes reines restent ou reviennent dans leur nid d'origine après l'accouplement ; éventuellement, elles peuvent ensuite initier de nouvelles sociétés par bourgeonnement. Comme évoqué ci-dessus, ce mode de dispersion est souvent associé à un sexe ratio biaisé en faveur du sexe mâle, en réponse à la compétition locale pour les ressources entre reines apparentées. Les reines des sociétés polygynes ayant une durée de vie relativement limitée (Keller et Genoud, 1997), la réduction du nombre de reproductrices se traduirait par une chute de la quantité de couvain au sein de sociétés populeuses, dont l'apport énergétique est certainement élevé. Au fur et à mesure que le nombre de reines dans la société décroît, la compétition locale pour les ressources entre fondatrices apparentées diminue également. Une fois un seuil atteint, il deviendrait alors avantageux de produire et de recruter ses

propres filles afin d'accroître la survie et la productivité de la société. Ce seuil varierait pour chaque espèce en fonction de la disponibilité en ressources alimentaires relativement au nombre de reines présentes dans la société. Cette hypothèse a reçu un fort soutien expérimental chez l'espèce *Formica exsecta* (Brown et Keller, 2000, 2002 ; Brown *et al.*, 2003). Les sociétés spécialisées dans la production de femelles reproductrices ont un nombre de reines inférieur à celles qui sont spécialisées dans la production de mâles. Elles produisent également une biomasse totale en sexués plus faible que les sociétés productrices de mâles, bien que la productivité moyenne par reine soit plus faible dans les sociétés « à mâles ». En outre, les sociétés produisant des femelles une année déterminée accroissent effectivement leur taux de polygynie l'année suivante et se spécialisent alors dans la production de mâles. Ce retournement du sexe ratio coïncide parfaitement avec une augmentation de la productivité par reine.

La compétition pour la reproduction entre reines dans les systèmes polygynes pourrait également conduire à un éclatement du sexe ratio (Fournier *et al.*, 2003). Deux conditions sont requises : d'une part, il convient que l'espèce soit facultativement polygyne, c'est-à-dire qu'il y ait co-existence au sein d'une même population de sociétés monogynes et de sociétés polygynes ; d'autre part, il faut que les reines des sociétés polygynes soient non apparentées. La logique de cette hypothèse repose sur le concept de la « tragédie des communs ». Dans les nids polygynes, les reines entrent en compétition pour la reproduction et sont amenées à pondre chacune d'importantes quantités d'œufs, afin d'assurer l'élevage du plus grand nombre de leurs descendants. Les ouvrières ne pouvant élever toutes les larves qui résultent de cette profusion d'œufs, elles sont en situation de choisir ce qui leur permet de favoriser leurs intérêts génétiques. Les pressions de sélection pourraient alors avantager les reines qui pondent des œufs dont le sexe ratio convient le mieux aux ouvrières. Les colonies polygynes produiraient un sexe ratio biaisé en faveur des femelles conformément aux asymétries de parenté. En réponse à cette situation, les reines (et dans une moindre mesure les ouvrières) des sociétés monogynes trouveraient un plus grand bénéfice génétique dans la production de mâles, conduisant à l'éclatement du sexe ratio. Cette explication justifie parfaitement la spécialisation sexuelle observée chez la fourmi *Pheidole pallidula* (Aron *et al.*, 1999 *a*; Fournier *et al.*, 2003 ; Helms *et al.*, 2004). Chez cette espèce, les reines des sociétés polygynes sont non apparentées. Des analyses génétiques confirment en effet que les asymétries génétiques sont identiques et proches de 3:1 dans les systèmes polygynes et mono-

gynes. Cependant, alors que les colonies monogynes se spécialisent dans la production de mâles, les colonies polygynes produisent presque exclusivement des femelles reproductrices. Par ailleurs, plus les sociétés produisent de sexués, plus le sexe ratio tend à être biaisé en faveur du sexe femelle, comme le prédit l'hypothèse. Cette spécialisation sexuelle des sociétés de *P. pallidula* est sous le contrôle proximal des reines. Primo, les reines des sociétés monogynes produisent un sexe ratio primaire fortement biaisé en faveur du sexe mâle, alors que les reines des sociétés polygynes pondent principalement des œufs diploïdes. Secundo, une plus grande proportion d'œufs diploïdes se développe en femelles reproductrices dans les sociétés polygynes. Cette différence de caste ratio entre sociétés monogynes et polygynes est vraisemblablement due à des différences quant au taux d'hormone juvénile déposé dans les œufs par les deux types de reines (de Menten *at al.*, 2005 *b*).

2. Conflits entre reines et ouvrières et entre ouvrières quant à l'origine des mâles

Chez plusieurs espèces d'hyménoptères sociaux, les ouvrières ne sont pas complètement stériles. Elles ont la possibilité de pondre des œufs parthénogénétiques haploïdes à destinée mâle. Cette potentialité de reproduction est à l'origine d'un conflit entre reines et ouvrières quant à l'origine des mâles dans la société (Hamilton, 1964 ; Trivers et Hare, 1976). Comme l'indique la *figure 5.1*, la reine trouve toujours un plus grand intérêt génétique dans l'élevage de ses fils ($r = 0,5$) plutôt que dans celui de ses petit-fils ($r = 0,25$). Par contre, dans un système social monogyne dont la reine est monandre, la corrélation génétique entre une ouvrière et ses frères est égale à 0,25, alors qu'elle est de 0,5 avec un fils et de 0,375 avec un neveu (le fils d'une autre ouvrière). Par conséquent, les ouvrières peuvent optimiser leur succès reproductif en élevant préférentiellement leurs fils plutôt que leurs neveux et leurs frères. En théorie, de telles asymétries de corrélation génétique entraînent un conflit entre les reines et les ouvrières, ainsi qu'entre les ouvrières, en ce qui concerne la production des mâles. Cependant, dans la mesure où même les ouvrières ne se reproduisant pas devraient favoriser la production de neveux plutôt que de frères, le conflit le plus intense oppose les reines aux ouvrières. Du point de vue des ouvrières, il s'agit ici d'une décision collective. Si le coût associé à la reproduction des ouvrières — par exemple en termes de chute de la productivité globale de la société — est réduit, ce comportement doit être sélectionné (Ratnieks, 1988 ; Ratnieks et Reeve, 1992).

2.1. Conflits entre reines et ouvrières quant à l'origine des mâles

Chez les fourmis, les ouvrières sont incapables de s'accoupler et de produire des descendants femelles car elles ne possèdent pas de spermathèque. La seule exception notable à cette règle concerne les fourmis ponéromorphes (cf. chapitre 10) (Peeters, 1991 *b* ; Peeters et Ito, 2001). Il faut souligner que même si les ouvrières avaient conservé une spermathèque, elles devraient néanmoins favoriser l'élevage de leurs sœurs sexuées ($r = 0,75$) plutôt que celui de leurs propres filles ($r = 0,5$) et nièces ($r = 0,375$). Cette asymétrie de parenté pourrait justifier la perte de l'aptitude à produire des femelles (disparition de la spermathèque), mais le maintien de celle à produire des mâles (conservation des ovaires) chez plusieurs espèces (Ratnieks, 1988).

L'existence d'un conflit ouvert opposant la reine aux ouvrières quant à la production de mâles chez les fourmis apparaît très manifeste chez plusieurs espèces de *Leptothorax* monogynes. Les ouvrières fertiles peuvent entrer en conflit pour monopoliser (avec la reine) la ponte d'œufs vierges. Ces conflits se manifestent par des réactions agonistiques ritualisées au cours desquelles les ouvrières échangent des coups d'antennes ; ils conduisent à l'établissement d'une hiérarchie quasi-linéaire où l'ouvrière alpha domine l'ouvrière bêta, qui elle-même domine gamma, et ainsi de suite (Cole, 1981 ; Franks et Scovell, 1983). Le rang social des ouvrières au sein de la hiérarchie est alors positivement associé à leur développement ovarien. Chez *Leptothorax (Protomognathus) americanus*, l'ouvrière alpha est elle-même dominée physiquement par la reine, cette dernière attaquant et pillant la nourriture des ouvrières de haut rang (Franks et Scovell, 1983). Malgré ces efforts, des analyses génétiques montrent que les ouvrières pondent en présence de la reine et sont à l'origine de 70 p. 100 de tous les mâles produits dans la population (Foitzik et Herbers, 2001 *a*). Cet exemple n'est cependant pas généralisable puisque chez une dizaine d'espèces européennes appartenant au même genre *Leptothorax*, les ouvrières restent totalement stériles en présence de la reine (Heinze *et al.*, 1997 ; Hammond *et al.*, 2003). Une fois la reine disparue, les interactions de dominance apparaissent exacerbées et une ou quelques ouvrières dominantes accèdent à la reproduction (Heinze *et al.*, 1997). Ces exemples démontrent que les ouvrières sont en compétition pour la reproduction, même en présence de la reine. Mais cette dernière contraint la reproduction des ouvrières, soit physiquement, soit chimiquement. Il existe donc bien un conflit entre la reine et les ouvrières quant à la production de mâles.

Le conflit entre reine et ouvrières peut se résoudre dans un contexte écologique. Les ouvrières de *Protomogna-*

thus americanus, dont on vient de voir qu'elles pondent en présence de leur reine, ont été récoltées dans l'État de New York. Cette fourmi est une espèce esclavagiste qui accomplit des raids de pillage en direction des nids de trois espèces de *Leptothorax* (cf. chapitre 13). Dans l'État de New York, il y a beaucoup de nids à piller ce qui amène les ouvrières esclavagistes, bien pourvues en esclaves, à ne pas toujours revenir vers le nid central contenant leur reine et à s'établir de façon autonome dans des nids orphelins. Dans l'État de Virginie, les nids de *Leptothorax* susceptibles de fournir des ouvrières esclaves sont beaucoup plus rares. Les ouvrières esclavagistes ont peu de chances de survivre si elles quittent le nid maternel. Elles y reviennent donc après leurs raids. Blatrix et Herbers (2004) ont montré que la reine des *P. americanus* de Virginie inhibe la ponte de ses ouvrières, à la différence de celle de l'État de New York. L'explication est à rechercher dans le « modèle de concession » proposé par Reeve et Ratnieks (1993) et Reeve et Keller (2001) qui s'applique fort bien à cette fourmi esclavagiste (Blatrix et Herbers, 2004). Dans l'État de New York, le risque est grand pour que des ouvrières esclaves quittent le nid maternel pour installer leur propre nid. La reine, pour les retenir, leur « concède » un avantage : celui de se reproduire. En Virginie, le risque est plus faible en raison du manque d'ouvrières esclavagistes. La reine exerce alors pleinement son pouvoir inhibiteur. Ce sont bien des conditions écologiques qui règlent le conflit.

La présence d'ovaires potentiellement fonctionnels chez les ouvrières n'est donc pas un phénomène rare chez les fourmis (Bourke, 1988 *a*). Pourtant, en dépit des avantages génétiques qu'elle procure, la production de mâles par les ouvrières en présence de la reine reste un phénomène peu fréquent. En effet, chez la grande majorité des espèces, la ponte ouvrière — lorsqu'elle est possible — s'observe exclusivement en l'absence de la reine (Bourke et Franks, 1995 ; Heinze *et al.*, 1997 ; Walin *et al.*, 1998 ; Villesen et Boomsma, 2003). Trois facteurs permettent aujourd'hui de justifier l'absence de reproduction des ouvrières en présence de la (des) reine(s).

2.1.1. Productivité des sociétés

Le premier facteur concerne la productivité des sociétés. La fécondité des reines est en effet nettement supérieure à celle des ouvrières. Le gain génétique issu de l'élevage d'un grand nombre de sœurs et de frères peut alors largement dépasser celui de l'élevage de sœurs et des quelques fils et neveux produits par les ouvrières. De plus, on ne peut exclure les coûts associés à la reconnaissance, à l'élimination et au remplacement des œufs haploïdes d'origine royale par ceux des ouvrières (Cole, 1986 ; Keller et Nonacs, 1993). Ces coûts impliquent non seulement des risques d'erreurs dans la re-

connaissance de l'origine des mâles (éliminer un fils ou un neveu au lieu d'un frère), mais également le temps et l'énergie dépensés en luttes intestines et qui ne sont pas consacrés à la productivité immédiate de la société (Ratnieks, 1988 ; Ratnieks et Reeve, 1992). Dans ces conditions, la reproduction des ouvrières n'est pas favorisée et les individus s'abstiennent de pondre (ce comportement est appelé « self-restraint » par les auteurs anglo-saxons). En bref, bien qu'en théorie la reproduction des ouvrières soit favorisée par des facteurs génétiques, ces dernières ne se reproduisent pas en présence de la reine pour des raisons ergonomiques.

2.1.2. Duperie sexuelle

Le deuxième facteur permettant d'expliquer l'absence de reproduction des ouvrières en situation de monogynie et de monandrie repose sur le concept de la « sexual deception » ou *duperie sexuelle* (Nonacs et Carlin, 1990 ; Nonacs, 1993 *a*). La reconnaissance du sexe du couvain par les ouvrières est une supposition implicite de tous les modèles théoriques et expérimentaux consacrés aux conflits entre reines et ouvrières quant au sexe ratio et à l'origine des mâles. Afin d'optimiser leur succès reproductif indirect, les ouvrières doivent distinguer le sexe du couvain et favoriser l'élevage de sœurs plutôt que de frères. Simultanément, si elles ne sont pas totalement stériles, elles doivent remplacer leurs frères par leurs propres fils et neveux (*figure 5.7*). L'hypothèse de la duperie sexuelle suggère que les reines peuvent contrer toute tentative de manipulation de la descendance par les ouvrières, en cachant le sexe du couvain. Concrètement, elles dissimuleraient le sexe de la descendance en « parfumant » les œufs et les larves mâles et femelles d'une même odeur. Ainsi, le coût associé à l'élimination par erreur de sœurs dépasserait le bénéfice issu de l'élevage de fils et de neveux. Notons également que dans ces conditions, la reproduction des ouvrières représenterait un coût important sur la productivité des sociétés. À ce jour, l'hypothèse de la duperie sexuelle reste peu étudiée et elle n'a reçu aucun support expérimental solide. Au contraire, les quelques travaux consacrés à la reconnaissance du sexe du couvain indiquent que les ouvrières reconnaissent le sexe de la descendance à un stade précoce du développement larvaire (*Myrmica rubra*, Brian, 1981 ; *Linepithema humile*, Passera et Aron, 1996 ; *Plagiolepis pygmaea*, Aron *et al.*, 2004). Récemment, Jemielity et Keller (2003) ont montré que les ouvrières de la fourmi *Lasius niger* reconnaissent le sexe du couvain très tôt et disposent sélectivement soit les petites larves mâles, soit les petites larves femelles — mais pas les deux sexes ensemble — dans les chambres supérieures les plus chaudes du nid. Or, à ce stade de développement, les coûts associés à l'élimination et au remplacement des frères par des sœurs ou des neveux

(mâles issus de la ponte d'autres ouvrières) restent largement inférieurs aux bénéfiques génétiques qu'un tel comportement procure.

2.1.3. Inhibition de l'ovogenèse des ouvrières

Le troisième facteur concerne l'inhibition de la reproduction des ouvrières par les reines. Comme nous l'avons mentionné précédemment, les reines d'hyménoptères sociaux peuvent inhiber le développement ovarien des ouvrières. Il s'agit là d'une stratégie qui pourrait avoir été sélectionnée par les reines pour favoriser l'élevage de leurs fils plutôt que celui de leurs petits-fils (les fils des ouvrières). Ce contrôle royal peut procéder de deux mécanismes différents : soit par l'intermédiaire d'agressions physiques, soit par une inhibition chimique. Le choix du processus mis en œuvre doit être étroitement dépendant de l'effectif des sociétés. Le contrôle physique des reines sur la reproduction des ouvrières n'est réalisable que dans des sociétés de faible effectif. Cette stratégie devient impossible en présence d'un grand nombre d'ouvrières et la communication chimique est alors le seul moyen de contrôle des reines sur la reproduction des ouvrières.

Les affrontements physiques opposant la reine aux ouvrières ont pour effet de maintenir les ovaires des ouvrières inactifs. Ce système pourrait être stable sur le plan évolutif, car les reines sont presque toujours plus grandes et plus lourdes que les ouvrières, ce qui leur procure un avantage quant à l'issue du pugilat. De plus, les ouvrières sont vraisemblablement conduites à restreindre leur agressivité lors des combats, car il est périlleux pour la survie de la société de blesser la reine alors que le coût associé à la mutilation de l'une ou l'autre ouvrière par la reine est comparativement négligeable (Ratnieks, 1988 ; Ratnieks et Reeve, 1992).

Le second mécanisme impliqué dans l'inhibition de la fécondité des ouvrières fait appel à un contrôle chimique par l'intermédiaire de phéromones. L'émission de phéromones royales inhibant totalement le développement ovarien des ouvrières est connue depuis le début des années 1950 chez l'abeille domestique *Apis mellifera* (Butler, 1954 ; Pain, 1954 ; Barbier et Lederer, 1960 ; Butler, 1966 ; Butler et Callow, 1968 ; Pain, 1973). Ce mécanisme d'inhibition est de loin le plus fréquemment rencontré chez les fourmis. Il a été observé chez plusieurs espèces appartenant à différentes sous-familles (Passera, 1980 ; Bourke, 1988 *a* ; Hölldobler et Wilson, 1990 ; Vargo, 1998 ; Dietemann et Peeters, 2000). En présence de reines, les ouvrières ne pondent pas d'œufs reproducteurs. Éventuellement, elles produisent des œufs à vocation strictement alimentaire. Lorsque les reines sont ôtées, les ouvrières pondent des œufs haploïdes se développant en mâles.

Comme pour le déterminisme de la caste, *Plagiolepis pygmaea* s'avère être un bon matériel d'étude. Les ouvrières soustraites à la présence de la reine émettent après une dizaine ou une quinzaine de jours des œufs reproducteurs. On peut obtenir ces mêmes œufs en présence d'une reine, mais à la condition que cette dernière soit « lavée » chaque matin dans un bain d'acétone, assez bref pour que la reine reste vivante. C'est une preuve indirecte de la présence d'une « *primer pheromone* » sur le corps de la reine. Cette phéromone est prélevée à l'occasion des léchages intensifs dont la reine est l'objet (Passera, 1969, 1980). Elle sera ensuite distribuée aux autres membres de la société par le biais des échanges trophallactiques (Fletcher et Ross, 1985). Une preuve supplémentaire est apportée par les observations d'Hölldobler et Wilson (1983 *b*), réalisées sur la fourmi tisserande. Alors que des mâles apparaissent régulièrement dans des unités orphelines, il sont totalement absents quand on introduit le corps d'une reine morte dans ces élevages. Le pouvoir inhibiteur d'un tel cadavre est surprenant, puisqu'il garde son efficacité jusqu'à six mois. La puissance de la phéromone doit être assez extraordinaire car une seule reine inhibe la reproduction ouvrière au sein d'une colonie qui peut occuper jusqu'à 17 arbres et contenir 500 000 individus.

Comment la phéromone royale parvient-elle aux confins des sociétés pour inhiber la reproduction des ouvrières ? Trois mécanismes principaux ont été envisagés. Chez les espèces de fourmis possédant des effectifs élevés, l'hypothèse de la voie trophallactique est la plus vraisemblable. Les ouvrières qui ont accès à la reine prélèvent la substance royale par léchage, puis la distribuent de proche en proche, par le biais des échanges alimentaires. La concentration de la substance inhibitrice doit être extraordinairement faible quand elle arrive au niveau des ouvrières les plus éloignées. Quand l'effectif de la société est réduit, l'option du déplacement de la reine semble plus crédible. C'est ce qu'ont vérifié Dietemann et Peeters (2000) chez *Pachycondyla apicalis*, dont les colonies comptent habituellement moins de 100 individus. La phéromone royale de cette Ponerinae est non volatile et n'agit pas à distance. La reine circule régulièrement et vient au contact des ouvrières, transmettant le signal chimique selon des modalités encore inconnues. Enfin, la phéromone inhibitrice peut également emprunter une autre voie. *Camponotus floridanus* est une espèce monogyne qui forme des colonies comptant jusqu'à 10 000 ouvrières dispersées dans plusieurs sous-unités (polydomie). Si la reine ne se déplace pas dans les sous-unités, les ouvrières y transportent du couvain, en particulier des œufs d'origine royale. Ces œufs pondus par la reine sont porteurs d'hydrocarbures comparables à ceux que l'on trouve sur la cuticule

maternelle (Endler *et al.*, 2004). Lorsque l'on introduit ces œufs dans une unité formée d'ouvrières orphelines, ces dernières restent stériles alors qu'elles pondent en l'absence de couvain royal ou en présence des seules larves issues des œufs de la reine. Cette expérience démontre sans ambiguïté l'existence d'une phéromone royale inhibitrice et sa diffusion dans la société par le biais des œufs. Il n'est pas impossible également que les reines synthétisent parfois des substances inhibitrices dans leurs glandes exocrines. La glande de Dufour des reines ergatoïdes de *Leptogenys diminuta* contient un mélange d'esters du 4-méthyl-3-heptanol, beaucoup plus nombreux que chez les ouvrières (Maile *et al.*, 2000). Or, des esters aliphatiques possèdent un pouvoir inhibiteur du développement ovarien chez l'abeille. À l'instar de la primer phéromone responsable du déterminisme de la caste, celle inhibant la reproduction des ouvrières n'est toujours pas identifiée. D'ailleurs, ces phéromones dont les effets sont différents n'en font peut être qu'une.

2.1.4. Phéromones royales : manipulation ou message loyal ?

Chez de nombreuses espèces de fourmis, la présence de la reine détermine deux résultats de nature physiologique : elle empêche les larves femelles d'évoluer en larves royales et elle freine le fonctionnement des ovaires des ouvrières qui ne peuvent plus pondre d'œufs reproducteurs en sa présence (cf. chapitre 4).

L'existence de phéromones royales inhibitrices de la reproduction des ouvrières a longtemps constitué l'argument phare des partisans de la théorie de la manipulation parentale (cf. chapitre 2). Ainsi, la manipulation de l'ovogenèse ovarienne des ouvrières permettrait aux reines de remporter le conflit les opposant à leurs filles quant à la production des mâles. Cette conception est peu vraisemblable sur le plan évolutif. Plusieurs auteurs ont en effet souligné que les phéromones royales inhibitrices ne constituaient pas des armes visant à contraindre les ouvrières à la stérilité, mais bien des « signaux honnêtes » indiquant la présence d'une reine saine et hautement fertile dans la société (Seger, 1991 ; Nonacs, 1993 *b*). En particulier, Keller et Nonacs (1993) ont insisté sur le fait qu'une manipulation chimique des ouvrières ne peut être stable au cours de l'évolution. À moins d'y être contraintes physiquement, rien n'empêche les ouvrières d'échapper aux effets de la phéromone royale si le fait de rester stérile est contraire à leur intérêt génétique. Par conséquent, ces auteurs voient dans les phéromones inhibitrices un signal loyal et honnête, évolutivement stable. La stabilité évolutive est ici assurée car le signal est honnête et qu'il est bénéfique tant pour la reine que pour les ouvrières. Si le concept

du signal honnête semble robuste sur le plan théorique, sa validation expérimentale reste encore très superficielle. Par exemple, l'hypothèse serait caduque si les reines non fécondées (produisant uniquement des mâles) possédaient un pouvoir inhibiteur équivalent à celui des reines fécondées (produisant les deux sexes). Dans cette situation, la stérilité des ouvrières ne procurerait plus aucun avantage génétique.

Le comportement de la fourmi ponérine *Diacamma australe* tend à conforter l'hypothèse de Keller et Nonacs (1993). Il s'agit d'une espèce sans reine, chez laquelle toutes les ouvrières ont conservé des organes reproducteurs complets (ovaires et spermathèque), mais où seules les femelles ayant conservé une paire d'appendices thoraciques (les gemmes) sont attractives pour les mâles (Peeters et Higashi, 1989 ; Peeters et Billen, 1991). Une unique ouvrière est effectivement fécondée et assure la reproduction dans la société. Cette ouvrière fécondée devient une gamergate (cf. chapitre 10). Dans une société sans gamergate, la première femelle qui éclot arrache les gemmes de ses jeunes sœurs, induisant leur virginité à vie. Cette femelle conserve ses propres gemmes et domine les autres femelles de la colonie par l'intermédiaire d'agressions physiques, probablement afin de rester la seule à pondre des œufs haploïdes. Lorsqu'un mâle étranger entre dans la colonie, la femelle dominante s'accouple et devient l'unique gamergate du nid. Rapidement après l'accouplement, la gamergate ne manifeste plus d'agressivité à l'encontre de ses sœurs ; or, ces dernières restent pourtant non reproductrices. En d'autres termes, alors qu'avant de s'accoupler, la femelle dominante inhibe la reproduction de ses sœurs par l'intermédiaire d'agressions physiques, cet effet inhibiteur est maintenu sans contact physique après l'accouplement, vraisemblablement par l'intermédiaire de phéromones inhibitrices. Ces phéromones doivent être considérées comme des signaux honnêtes, dans la mesure où la gamergate est en effet la seule femelle du groupe à pouvoir procurer des descendants des deux sexes. De plus, toute tentative des ouvrières de remplacer les œufs haploïdes de la gamergate par leurs propres œufs mâles représente un risque, car des œufs femelles pourraient être détruits par erreur. Pour résumer, une fois la gamergate en place, les ouvrières gagnent à ne plus pondre et plus aucun contrôle physique n'est requis de la part de la gamergate. Notons, en outre, que les gamergates perdent de leur pouvoir inhibiteur à mesure que leur fécondité décline (Peeters, 1993), ce qui est cohérent avec l'hypothèse d'un signal honnête. Des résultats similaires ont été reportés pour l'espèce *Diacamma ceylonense* (Cuvillier-Hot *et al.*, 2001, 2002).

Selon le concept soutenu par Keller et Nonacs, il devrait donc exister un signal chimique informant les

ouvrières de la présence d'une reine pondreuse. Les hydrocarbures cuticulaires constituent de bons candidats à cette fonction. On verra au chapitre 6 quelle est l'origine de ces substances et le rôle qu'elles jouent dans la reconnaissance coloniale. Il nous suffit de savoir pour le moment que les hydrocarbures sont produits par les œnocytes, des structures glandulaires réparties dans tout l'organisme des insectes (Fan *et al.*, 2003). Le spectre des hydrocarbures cuticulaires des reines non pondreuses de *Camponotus vagus*, qu'elles soient vierges ou fécondées mais en diapause hivernale, est différent de celui des reines pondreuses (Bonavita-Cougourdan et Clément, 1994). Pour leur part, Diemann et ses collaborateurs (2003) ont analysé les hydrocarbures cuticulaires de trois types de femelles de *Myrmecia gulosa* : la reine pondreuse, les ouvrières non pondreuses car inhibées par la reine, et enfin les ouvrières orphelinées et pondreuses d'œufs reproducteurs. Deux composés, le 9-pentacosène et le 3-méthyl-pentacosane, caractérisent le spectre cuticulaire des femelles pondreuses d'œufs reproducteurs, qu'elles soient reines ou ouvrières. De plus, la fraction purifiée de ces hydrocarbures extraite à partir de femelles pondreuses et déposée sur une plaquette de verre attire fortement les ouvrières qui l'inspectent de leurs antennes. Ces mêmes extraits, réalisés avec les glandes mandibulaires ou la glande de Dufour des pondreuses, ou encore à partir de reines ou d'ouvrières stériles, sont inefficaces. Il semble bien que ces hydrocarbures cuticulaires fonctionnent comme des phéromones, permettant aux congénères de reconnaître les individus pondreux. C'est sans doute leur présence qui induit l'attaque des ouvrières pondreuses d'œufs haploïdes réintroduites dans leur société, après avoir mûri leurs ovaires dans un nid orphelin. Les résultats obtenus par de Biseau *et al.* (2004) sont comparables. Les reines de la fourmi d'Argentine subissent une véritable métamorphose chimique lorsqu'elles passent du statut de reines vierges ou fécondées non pondreuses à celui de pondreuses. Les premières ont un profil comparable qualitativement et quantitativement à celui des ouvrières, très différent de celui des reines fertiles.

La signalisation chimique pourrait aussi indiquer les meilleures pondreuses dans le cas de sociétés polygynes. Hannonen *et al.* (2002) ont réalisé des nids expérimentaux de la fourmi des bois *Formica fusca*. Ces élevages contiennent deux reines et des ouvrières. Les soins les plus intenses sont dirigés vers la reine la plus prolifique. Or, les reines diffèrent par le profil de leurs hydrocarbures cuticulaires. Il est tentant de conclure que les ouvrières mesurent la fertilité de leurs reines grâce à ce signal cuticulaire.

Un autre exemple de signal chimique informant les ouvrières de la présence d'une reine fertile concerne la

fourmi *Camponotus floridanus*. Les ouvrières orphelines de cette espèce renoncent à pondre quand on ajoute à leur élevage des œufs pondus par la reine. L'analyse chromatographique révèle que les œufs royaux sont porteurs des mêmes hydrocarbures que la cuticule de la reine. Non seulement ils amènent les ouvrières à renoncer à pondre, mais en plus ils protègent les œufs sur lesquels ils sont déposés. En effet, des ouvrières récemment orphelinées détruisent les œufs pondus par des ouvrières-sœurs elles-mêmes orphelines (Endler *et al.*, 2004). Il s'agit là du comportement dit de « worker policing » dont on parlera plus loin. Les œufs pondus par les ouvrières sont dépourvus des hydrocarbures protecteurs caractéristiques des œufs émis par les reines. Il suffit de transférer ces hydrocarbures sur les œufs des ouvrières pour que ces derniers soient largement acceptés par des ouvrières orphelines. Les ouvrières peuvent donc percevoir le signal de fertilité, soit directement à travers le contact qu'elles établissent avec la cuticule de la reine, soit indirectement par le biais des phéromones déposées par la reine sur ses œufs.

La preuve d'une détection du signal de fertilité par les ouvrières a été apportée par D'Ettoire *et al.* (2004 a). Les reines pondreuses de *Pachycondyla inversa* sont porteuses d'un hydrocarbure ramifié, le 3,11-diméthylheptacosane (3,11-dimeC27) qui constitue à lui seul plus de 50 p. 100 du total des hydrocarbures cuticulaires. On retrouve ce composé chez les ouvrières orphelines et pondreuses, alors qu'il est absent chez les individus stériles (Heinze *et al.*, 2002). Les antennes des ouvrières réagissent fortement à ce composé, qu'il soit extrait de la cuticule royale ou qu'il s'agisse d'un produit de synthèse. Les électro-antennogrammes confirment que les ouvrières détectent cette substance. En outre, la réponse varie selon sa concentration (D'Ettoire *et al.*, 2004 a). Les ouvrières perçoivent et réagissent en conséquence (en inhibant leur ponte) à ce produit dont l'abondance est corrélée avec l'activité ovarienne de l'individu qui le possède.

2.2. Conflits entre ouvrières quant à l'origine des mâles

2.2.1. Architecture génétique et reproduction des ouvrières

Comme l'indique la *figure 5.1*, en situation de monogynie et de monandrie, la corrélation génétique moyenne entre une ouvrière et un mâle issu de la reproduction d'une sœur (neveu, $r = 0,375$) est supérieure à celle entre une ouvrière et un mâle produit par la reine (frère, $r = 0,25$). Sur la base exclusive de ces asymétries génétiques, les ouvrières devraient être sélectionnées pour favoriser l'élevage de leurs fils et neveux aux dépens de leurs frères. Pourtant, nous venons de le voir, les ouvrières ne se reproduisent généralement pas en

présence de la reine. Lorsque la reine s'accouple avec plusieurs mâles (polyandrie) ou en présence de plusieurs reines fonctionnelles dans la société (polygynie), l'intérêt reproductif des ouvrières change fortement et leur activité reproductrice est défavorisée par la sélection (Starr, 1984 ; Woyciechowski et Lomnicki 1987 ; Ratnieks, 1988). Par exemple, en situation de polyandrie, la corrélation génétique moyenne entre les ouvrières issues des différentes lignées paternelles ($r = 1/4 + 1/2 k$, où $k =$ nombre de pères différents) chute de 0,75 à 0,25 à mesure que le nombre d'accouplements de la reine augmente (figure 5.2). Simultanément, la corrélation génétique moyenne entre une ouvrière et les mâles issus de la reproduction des autres ouvrières ($r = (1/4 + 1/2 k)/2$) passe, elle, de 0,375 à 0,125. Par contre, la corrélation génétique moyenne entre une ouvrière et les mâles produits par la reine reste toujours égale à 0,25 quel que soit le nombre d'accouplements de la reine (puisque les mâles n'ont pas de père). Comme l'indique la figure 5.2, lorsque la fréquence des accouplements k dépasse 2, les ouvrières rencontrent un plus grand succès reproductif dans l'élevage de leurs frères (fils de la reine, $r = 0,25$) que de leurs neveux (fils de leurs demi-sœurs, $r = (1/4 + 1/2 k)/2 < 0,25$ pour $k > 2$). Dans cette situation, l'intérêt génétique des ouvrières et de la reine convergent, et le conflit reines – ouvrières quant à l'origine des mâles disparaît. Une autre conséquence fondamentale de la polyandrie est qu'elle a également pour effet de réduire les asymétries génétiques au sein des sociétés. Ceci se traduit par une réduction de l'intérêt des ouvrières pour l'élevage des femelles reproductrices et par un sexe ratio plus équilibré à l'échelle des populations (figure 5.3). La polyandrie pourrait alors constituer une stratégie efficace sélectionnée par les reines pour réduire les conflits génétiques avec les ouvrières en ce qui concerne l'origine des mâles et le sexe ratio des sociétés (Starr, 1984 ; Moritz, 1985 ; Woyciechowski et Lomnicki 1987 ; Ratnieks, 1990 *b* ; voir aussi le chapitre 3).

2.2.2. Comportement de police des ouvrières

2.2.2.1. Facteurs génétiques

Si, pour les ouvrières considérées dans leur ensemble, la polyandrie favorise l'élevage des frères ($r = 0,25$) plutôt que celui des neveux ($r < 0,25$), chaque individu peut néanmoins chercher à accroître son succès reproductif via la production de ses propres fils ($r = 0,5$). Autrement dit, sur la base des valeurs de corrélation génétique, les ouvrières doivent être sélectionnées pour produire leurs propres fils, mais ne pas tolérer la production de mâles par les autres ouvrières de la société. Par conséquent, en situation de polyandrie le conflit opposant la reine aux ouvrières quant à l'origine des mâles se transforme en un conflit *entre* ouvrières pour

la production de mâles. Selon la théorie de la sélection de la parentèle, cette intolérance entre ouvrières doit être à l'origine d'un comportement de « police » (« worker policing ») par lequel les ouvrières s'empêchent mutuellement de se reproduire (Ratnieks, 1988). Cette prédiction a en effet été clairement validée chez plusieurs espèces d'abeilles (Ratnieks et Vischer, 1989 ; Barron *et al.*, 2001 ; Halling *et al.*, 2001 ; Oldroyd *et al.*, 2001) et de guêpes (Foster et Ratnieks, 2000, 2001 ; Foster *et al.*, 1999).

Chez *Apis mellifera*, la reine n'est pas fécondée par un mâle unique mais par 7 à 20 mâles différents au cours d'un ou plusieurs vols nuptiaux successifs. Ratnieks et Visscher (1989) ont introduit dans les cellules à mâles d'une ruche des œufs mâles pondus par la reine et d'autres pondus par des ouvrières orphelines. Dans ces conditions, les ouvrières d'*Apis* suppriment spécifiquement les œufs haploïdes pondus par leurs sœurs. Après 24 heures, seuls 2 p. 100 des œufs pondus par les ouvrières sont intacts alors que cette proportion atteint 61 p. 100 pour les œufs issus de la reine. Chez l'abeille, le comportement de police des ouvrières apparaît donc comme un puissant processus social. En limitant les bénéfices génétiques potentiels issus de la reproduction des ouvrières en deçà des gains indirects issus de leur participation à l'élevage de leurs frères, ce comportement réduit fortement l'expression des conflits. Très peu d'œufs d'origine ouvrière échappent en effet à l'élimination et se développent en mâles. Ceci amène les ouvrières à restreindre leur propre activité reproductrice (« *self-policing* ») : en réalité, seules 0,01 p. 100 d'entre elles présentent des ovaires actifs (Ratnieks, 1993 ; Visscher, 1998). On doit toutefois rapporter une observation troublante réalisée par Pirk *et al.* (2004). Ces auteurs ont montré que les œufs pondus par les ouvrières de l'abeille ont une viabilité plus faible que ceux pondus par la reine. Gadagkar (2004) fait alors remarquer que les ouvrières pourraient simplement éliminer des œufs morts. L'explication ultime du comportement des ouvrières, lié à un avantage évolutif, cèderait alors la place à une activité banale liée au maintien de la propreté dans le nid.

Ce n'est pas le cas chez la guêpe *Dolichovespula saxonica*, où le nombre d'accouplement des reines peut varier d'un à quatre. Lorsque la polyandrie est supérieure ou égale à deux, la majorité des œufs d'origine ouvrière sont éliminés et pratiquement aucun fils d'ouvrière n'atteint le stade adulte. Les ouvrières épargnent par contre les œufs pondus par la reine. À l'inverse, dans les sociétés où la reine est monandre, l'intégralité des œufs d'origine ouvrière (et ceux de la mère) se développent en adultes. Le comportement de police des ouvrières de *D. saxonica* apparaît donc facultatif, en réponse au nombre d'accouplements de la mère, comme

le prédit la théorie de la sélection de la parentèle (Ratnieks, 1988).

La rareté des cas de ponte ouvrière (en présence de la reine) et l'oophagie importante (voir plus bas) qui diminue encore le nombre d'œufs évoluant en mâles adultes n'ont pas échappé à Wenseleers *et al.* (2004). Sans remettre en cause l'importance de la structure génétique des sociétés, ils proposent un modèle mathématique qui fait intervenir le nombre d'ouvrières, le rapport nombre d'œufs d'ouvrières échappant à l'oophagie/nombre d'œufs mâles pondus par la reine et le rapport fécondité de la reine/fécondité d'une ouvrière. Les équations font apparaître que les ouvrières, des hyménoptères sociaux ont peu de chances d'accroître leur valeur adaptative globale quand l'oophagie est hautement efficace. Dans ces conditions, les ouvrières seraient conduites à renoncer à la ponte. Chaque individu réfrènerait ses possibilités de pondre en réponse à la pression exercée par la police sociale. Ce renoncement volontaire est qualifié « d'acquiescence » par Wenseleers *et al.* (2004).

2.2.2.2. Facteurs associés à la productivité des sociétés

En théorie, le comportement de police doit être sélectionné chaque fois que la ponte des ouvrières diminue le succès reproductif moyen des autres membres du groupe. Nous l'avons vu ci-dessus, cette situation dépend directement de la structure génétique des sociétés, par exemple lorsque la corrélation génétique avec un neveu est inférieure à celle avec un frère. Mais le comportement de police des ouvrières pourrait également avoir évolué indépendamment de la structure génétique des sociétés, par exemple si la reproduction de certaines ouvrières entraîne un coût trop important sur la productivité de la société (Ratnieks, 1988 ; Pamilo, 1991 *a*). Chez les fourmis, la polyandrie est peu fréquente et, lorsqu'elle s'observe, le nombre d'accouplements est rarement supérieur à deux (Boomsma et Ratnieks, 1996 ; Strassmann, 2001). Le comportement de police des ouvrières ne peut donc évoluer en réponse à une polyandrie élevée des reines. À l'inverse, les coûts issus de la reproduction des ouvrières sur la productivité des sociétés pourraient avoir grandement favorisé l'évolution d'un tel comportement.

Peu d'études ont été consacrées au comportement de police des ouvrières chez les fourmis ; la majorité d'entre elles concerne les ponéromorphes (*Diacamma* sp. : Peeters et Higashi, 1989 ; Peeters et Tsuji, 1993 ; Kikuta et Tsuji, 1999 ; Cuvillier-Hot *et al.*, 2002 ; *Gnamptogenys menadensis* : Gobin *et al.*, 1999 ; *Dinoponera quadriceps* : Monnin et Peeters, 1999 ; Monnin *et al.*, 2002 ; *Harpegnathos saltator* : Liebig *et al.*, 1999 ; voir aussi Monnin et Ratnieks, 2001

pour une synthèse sur le sujet). Sept exemples sont évoqués ici.

Les trois premiers sont directement comparables à ce qui est observé chez l'abeille et les vespines puisque le comportement de police se traduit par la destruction des œufs pondus par les ouvrières. *Pachycondyla inversa* forme des sociétés monogynes ou polygynes. Lorsque l'on isole des ouvrières, elles pondent des œufs haploïdes. Ces œufs présentés à une société étrangère sont détruits par les ouvrières résidentes dans la proportion de 46 p. 100. Dans les mêmes conditions, des œufs diploïdes pondus par une reine ne sont détruits que dans la proportion de 15 p. 100 (D'Ettoire *et al.*, 2004 *b*). Les œufs haploïdes et diploïdes diffèrent par les proportions d'hydrocarbures dont leur chorion est porteur. En particulier, les œufs à devenir femelle possèdent un alcane, le 3,11-diméC27, en plus grande quantité que les œufs pondus par les ouvrières. Cette information chimique permettrait aux ouvrières de différencier les œufs qu'on leur propose d'élever. La structure génétique des sociétés de cette fourmi, qu'elles soient monogynes ou polygynes, ne peut expliquer le comportement de police. Il s'explique mieux par le coût associé à la ponte ouvrière qui diminue l'efficacité globale de la société en détournant les ouvrières de leur rôle de nourrice. Chez *Camponotus floridanus*, les œufs pondus par des ouvrières orphelines — et non protégés par la phéromone royale comme on l'a vu plus haut — sont dévorés par les autres ouvrières s'ils sont réintroduits dans une société pourvue de sa reine. Cette reine étant monogyne et monandre, un bénéfice génétique ne peut être attendu de ce comportement. Comme chez *Pachycondyla inversa*, c'est sans doute le coût associé à la reproduction ouvrière qui semble la véritable raison de l'oophagie (Endler *et al.*, 2004 ; Beekman, 2004). L'analyse génétique montre la ponte d'œufs haploïdes par les ouvrières dans plus de la moitié des élevages de *Formica fusca* ayant conservé leur reine (Helanterä et Sundström, 2005). Toutefois la ponte ouvrière est réduite et très peu de ces œufs parviennent à produire des nymphes mâle. La reine n'est pas responsable de la disparition de ces œufs, ce qui implique l'existence d'une police des ouvrières. D'autre part, la variation des degrés de parenté entre les divers intervenants femelles ne modifie en rien les scores obtenus. Les auteurs en tirent la conclusion que la police ouvrière est une fois encore justifiée prioritairement par les coûts générés par la reproduction des ouvrières.

Dans tous les autres cas de *worker policing*, ce comportement est marqué par agressions dirigées vers les ouvrières pondeuses. La fourmi *Aphaenogaster cockerelli* forme des sociétés monogynes. Les ouvrières de

cette espèce ne pondent d'œufs haploïdes qu'en l'absence de la reine. Lorsque des ouvrières isolées et ayant commencé à pondre sont introduites à nouveau dans leur colonie d'origine, elles sont instantanément attaquées par les ouvrières qui sont restées en contact avec la reine (Hölldobler et Carlin, 1989). Bien que la fréquence d'accouplement des reines soit inconnue chez cette espèce, ce résultat indique que les ouvrières pondeuses sont reconnues et qu'elles sont soumises à un comportement de police de la part de leurs congénères. La situation est identique chez l'espèce monogyne et monandre *Aphaenogaster smythiesi japonica* (Iwanishi *et al.*, 2003). Une fois encore, l'existence d'une police des ouvrières ne peut être expliquée par la structure génétique des sociétés, mais plutôt par les coûts associés à la reproduction des ouvrières.

Un phénomène comparable se rencontre chez *Gnampotogenys menadensis*, une fourmi sans reine (Dietemann et Peeters, 2000). En situation d'orphelinage (éloignement des gamergates) quelques ouvrières vierges pondent des œufs haploïdes. Si l'on introduit à nouveau les gamergates dans l'élevage, les ouvrières qui ne sont pas devenues des pondeuses d'œufs à devenir mâle attaquent les quelques pondeuses d'œufs reproducteurs, les immobilisent et parfois les tuent. Ce comportement de police ouvrière rappelle tout à fait ceux que l'on vient de décrire.

Chez la ponérine monogyne et monandre *Harpegnathos saltator*, les ouvrières ont conservé la capacité de s'accoupler (spermathèque et ovaires fonctionnels), mais elles ne se reproduisent pas en présence de la reine. Lorsque celle-ci vient à mourir, les ouvrières entrent en conflit pour accéder à la reproduction. Ces conflits, au cours desquels les ouvrières se frappent des antennes et parfois se mordent, résultent en l'établissement d'une hiérarchie : seules les femelles dominantes s'accouplent et atteignent le statut de reproductrices ou gamergates (Heinze *et al.*, 1994 *a* ; Peeters et Hölldobler, 1995). La grande majorité des ouvrières restent cependant totalement stériles. Dans la nature, les sociétés sont donc de deux types : monogynes (avec la reine fondatrice comme unique reproductrice) ou polygynes (sans reine, mais avec plusieurs gamergates comme reproductrices). Des sociétés de *H. saltator* (monogynes et polygynes) ont été séparées chacune en deux groupes, l'un composé de femelles reproductrices et d'ouvrières stériles, l'autre exclusivement d'ouvrières stériles (Liebig *et al.*, 1999). Dans les groupes « orphelins », certaines ouvrières commencent à pondre des œufs (haploïdes). Après trois semaines de séparation, les sociétés sont recomposées. Les ouvrières nouvellement pondeuses issues des groupes orphelins sont alors reconnues et vigoureusement attaquées

par les ouvrières stériles restées en contact avec la reine ou les gamergates. Ces agressions consistent principalement en des morsures et des immobilisations qui peuvent durer plusieurs jours consécutifs. Elles se traduisent par l'inhibition de l'activité ovarienne des pondeuses et par le déclin brutal de leur statut au sein de la hiérarchie sociale. La reconnaissance des ouvrières pondeuses repose sur la modification de leur odeur liée à l'étroite association entre les hydrocarbures cuticulaires et l'activité ovarienne (Liebig *et al.*, 2000). Les hydrocarbures des individus fertiles présentent des chaînes carbonées plus longues que ceux des individus stériles. En outre, un de ces hydrocarbures, le 13, 23-diméthylheptatriacontane, s'observe exclusivement chez les individus pondeurs. Deux explications complémentaires justifient le comportement de police des ouvrières chez cette espèce. La première concerne les asymétries de parenté au sein des sociétés. Si les ouvrières des sociétés monogynes peuvent maximiser leur succès reproductif en élevant préférentiellement leurs fils ($r = 0,5$) et neveux ($r = 0,375$) plutôt que leurs frères ($r = 0,25$), elles doivent toutefois préférer leurs sœurs ($r = 0,75$) à leurs nièces ($r = 0,625$). Chez cette espèce, le taux de consanguinité est élevé car les ouvrières orphelines peuvent s'accoupler avec leurs frères. Les ouvrières devraient par conséquent autoriser leurs sœurs à produire des mâles, mais pas des femelles. La réalisation effective d'un tel contrôle est complexe et les coûts associés aux erreurs dans l'identification du sexe du couvain et de l'origine (royale ou ouvrière) des descendants sont sans doute prohibitifs. Chez *H. saltator*, les risques d'erreurs sont encore accrus par la co-existence éventuelle au sein d'une même colonie de plusieurs lignées maternelles et paternelles. La seconde explication fait appel aux coûts infligés par la reproduction des ouvrières sur la productivité des sociétés. Cette espèce constitue des colonies d'une soixantaine d'individus en moyenne. La transformation de quelques ouvrières stériles en gamergates fait considérablement chuter la force de travail (Liebig *et al.*, 1999). En outre, si trop d'ouvrières se reproduisent, il s'ensuit un surplus d'œufs dont la majorité ne pourra être élevée jusqu'au stade adulte, ce qui représente une perte énergétique importante. La limitation du nombre de femelles reproductrices afin de maintenir une productivité suffisante a donc probablement aussi favorisé le comportement de police des ouvrières chez *H. saltator*.

L'exemple le plus éclatant d'un comportement de police des ouvrières ayant été sélectionné par des facteurs de productivité concerne la fourmi Ponerinae *Platythyrea punctata*. Cette espèce établit des sociétés clonales, composées d'ouvrières génétiquement identiques, toutes aptes à produire des descendants femelles par par-

thénogénèse thélytoque (Heinze et Hölldobler, 1995 ; Schilder *et al.*, 1999 *a* et *b*). Il n'existe par conséquent aucun conflit reproductif d'origine génétique. Toutefois, une reproduction incontrôlée de toutes les ouvrières conduirait à la disparition de la socialité. Bien que toutes les femelles soient potentiellement capables de pondre, la reproduction est monopolisée par une (occasionnellement deux) ouvrière(s), alors que les autres individus du groupe réalisent les tâches relatives à la maintenance du nid et à l'élevage des jeunes. Des sociétés de *P. punctata* ont été séparées chacune en deux groupes, l'un composé de la femelle reproductrice et d'ouvrières non pondeuses, l'autre exclusivement de non pondeuses (Hartmann *et al.*, 2003). Une à trois ouvrières commencent alors à pondre des œufs dans ce dernier groupe. Après deux ou trois semaines, les sociétés sont recomposées. Les nouvelles reproductrices issues des groupes « orphelins » sont reconnues et attaquées par les ouvrières non pondeuses restées en contact avec l'ancienne femelle reproductrice. Ces agressions se traduisent par des morsures et des immobilisations qui, dans certains cas, entraînent la mort des nouvelles pondeuses. À l'inverse, les anciennes reproductrices initialement présentes dans les sociétés d'origine ne sont jamais inquiétées. Les analyses physiologiques montrent que les jeunes reproductrices ayant survécu aux agressions répétées de leurs congénères présentent des ovaires atrophiés, non fonctionnels. En d'autres termes, les agressions subies par les nouvelles pondeuses suite à la réunion des deux moitiés de chaque société entraînent l'inhibition de leur activité ovarienne. Compte tenu de la structure clonale des sociétés de *P. punctata*, ce comportement de police des ouvrières ne repose pas sur des critères d'asymétries génétiques. Quel en est alors l'origine ? L'hypothèse la plus probable est qu'un tel comportement permet d'éviter les coûts sur la productivité des sociétés, coûts dus à la présence d'un excès de femelles reproductrices et, par extension, d'une surabondance de couvain qui ne pourrait être élevé. Afin de tester cette hypothèse, Hartmann *et al.* (2003) ont prélevé et mélangé les œufs de plusieurs sociétés, pour les introduire à nouveau, au hasard, dans un nombre plus restreint de nids expérimentaux. Le surplus d'œufs à partager leur a permis de doubler artificiellement la quantité de couvain dans certaines sociétés expérimentales, alors que les sociétés témoins reçurent une quantité d'œufs équivalente à celle observée dans les conditions naturelles. La comparaison de la croissance des sociétés expérimentales et témoins est éloquent. Alors que le ratio entre la quantité de couvain et le nombre d'ouvrières adultes est en moyenne deux fois supérieur dans les premières, il décroît rapidement pour devenir rigoureusement identique dans les deux types de sociétés après quelques jours. Cette chute de la quantité de couvain dans les sociétés expérimentales a pour origine une

forte mortalité des larves due au cannibalisme des ouvrières. Ceci suggère que les sociétés de *P. punctata* sont incapables d'élever plus de couvain que la quantité normale produite par une seule reproductrice. L'apport de couvain issu d'une autre reproductrice ne permet donc pas d'accroître la productivité des sociétés. Le comportement de police des ouvrières chez cette espèce pourrait maintenir une division du travail efficace, avec une seule reproductrice et quelques dizaines d'ouvrières non reproductrices impliquées dans l'élevage des larves et le développement de la société.

Une manière radicale de supprimer les coûts associés à la ponte des ouvrières réside dans la disparition totale des ovaires de la caste neutre. On peut alors évoquer un comportement de police des ouvrières, mais dirigé contre l'individu lui-même (« self policing »). Cette rétention des ouvrières pourrait avoir évolué quand, pour l'individu, les bénéfices escomptés de la ponte sont plus faibles que les gains tirés de la rétention. Une ouvrière pondeuse cesse en effet d'effectuer les tâches (fourrage par exemple) qui contribuent à augmenter la valeur adaptative globale de la société (Cole, 1986). On connaît, effectivement, plusieurs genres (*Solenopsis*, *Monomorium*, *Pheidole*, *Tetramorium*, *Eciton*) chez lesquels les ovaires des ouvrières ont disparu ou n'existent qu'à l'état vestigial (Fletcher et Ross, 1985 ; Bourke, 1988 *a*).

Au total, la théorie de la « worker policing » peut représenter une extension de la théorie de la sélection de la parentèle. La variable la plus importante est alors l'intérêt génétique que les ouvrières ont à être les mères des mâles de la société. Cet intérêt génétique trouve sa source dans la valeur des asymétries de parenté au sein des sociétés (*cf. figure 5.2*). Il les amène aussi à détruire les œufs des autres ouvrières. Mais la « worker policing » est également le moyen sélectionné par les ouvrières pour diminuer une ponte ouvrière trop abondante, qui peut compromettre les chances d'une croissance efficace de la société. La puissance de la première hypothèse a sans doute été surestimée. Hammond et Keller (2004) ont dressé la liste de 50 espèces d'hyménoptères sociaux (16 fourmis, 20 abeilles, 14 guêpes) dont on connaît la proportion de mâles issue de la ponte des ouvrières. Les reines sont les mères de la majorité des mâles de la société dans la plupart des cas. Dans 72 p. 100 des espèces considérées, moins de 10 p. 100 des mâles sont issus de la ponte des ouvrières. Et dans seulement 10 p. 100 de ces espèces, les ouvrières produisent plus de la moitié des œufs haploïdes. Même quand les ouvrières trouvent un avantage génétique certain à engendrer les mâles de leur société, elles ne sont pas en mesure de le faire : sur les 43 espèces présentant ce cas de figure, 30 produisent moins de 10 p. 100 des mâles de la colonie. Finalement, si l'on met de côté le

cas de *Dolichovespula saxonica*, une guêpe chez laquelle l'origine des mâles semble bien dépendre du nombre d'accouplements de la reine — donc des degrés de parenté — dans toutes les autres situations ce sont les coûts associés à la ponte des ouvrières qui semblent le mieux expliquer l'origine royale des mâles.

3. Conflits entre reines et mâles quant au nombre d'accouplements et au sexe ratio

La polyandrie apparaît comme une stratégie de choix pour les reines : elle leur permet non seulement d'optimiser le sexe ratio en incitant les ouvrières à réduire le biais femelle, mais en outre, elle leur assure le monopole de la production des mâles grâce au comportement de police des ouvrières. Malgré de tels avantages reproductifs, la polyandrie est un phénomène peu courant chez les fourmis (Strassmann, 2001 ; Ratnieks et Boomsma, 1995 ; Boomsma et Ratnieks, 1996). Ceci suggère que cette stratégie présente également des coûts peu favorables à son évolution comme, par exemple, le danger de prédation lors d'un vol nuptial prolongé ou l'accroissement du risque de transmission de parasites ou de maladies sexuellement transmissibles (Bourke et Franks, 1995 ; Crozier et Pamilo, 1996).

La monandrie pourrait aussi être le fait des mâles évitant de s'accoupler avec des femelles déjà fécondées. Deux arguments plaident en faveur de cette hypothèse. D'une part, l'accouplement unique des femelles optimise le succès reproductif des mâles, car il leur assure la paternité de toutes les filles de la société. D'autre part, les mâles ne transmettant de copies de leurs gènes que par l'intermédiaire de leurs filles avec lesquelles la corrélation génétique est de $r = 1$, leur succès reproductif est maximisé lorsque la société produit un sexe ratio le plus largement biaisé en faveur du sexe femelle. Comme nous l'avons vu précédemment (cf. 1.3.3.), cette situation est aussi généralement favorable aux ouvrières. En d'autres termes, lorsque l'accouplement des reines est unique, le père et ses filles ouvrières ont un intérêt génétique commun dans la production de femelles reproductrices. Il y a là une première source de conflit avec la reine, laquelle est sélectionnée pour favoriser un investissement équivalent dans les deux sexes de sa descendance. Le conflit opposant les reines aux ouvrières quant au sexe ratio de la descendance sexuée s'étend donc à un conflit entre pères et mères pour la valeur de ce même sexe ratio. En règle générale, les ouvrières gagnent le conflit qui les oppose à la reine, ce qui convient parfaitement aux intérêts du mâle.

L'alliance entre pères et ouvrières n'est toutefois possible qu'en situation de monandrie. Lorsque la reine

s'accouple avec plusieurs partenaires, l'intérêt des ouvrières pour l'élevage de femelles est réduit et le sexe ratio optimal se déplace en faveur du sexe mâle. L'intérêt reproductif des reines et des ouvrières converge, mais le succès reproductif des pères subit, lui, un coût considérable. Dès lors, la sélection devrait agir pour que le premier mâle qui féconde une femelle s'assure de rester l'unique géniteur ou, éventuellement, tente de dissimuler la polyandrie aux ouvrières (Boomsma, 1996). Quatre stratégies peuvent être envisagées à cette fin.

- (1) Le mâle pourrait marquer sa partenaire à l'aide d'une phéromone. Ce marquage informerait les autres mâles de l'état « fécondé » de la reine et amènerait ces derniers à tenter leur chance ailleurs. Cette stratégie pourrait être rencontrée chez la fourmi de feu *Solenopsis invicta*. Les glandes accessoires du mâle contiennent un mélange de quatre acides gras identiques à ceux utilisés par le bourdon *Bombus terrestris* pour « marquer » la femelle qu'il vient de féconder et éloigner les autres mâles (Duvoisin *et al.*, 1999 ; Mikheyev, 2003). L'hypothèse d'un marquage par une substance contenue dans les glandes accessoires des mâles est confortée par la mesure du volume de ces glandes chez les fourmis champignonnistes. Les femelles des genres les plus archaïques, comme *Cyphomyrmex* ou *Sericomyrmex*, ne s'accouplent qu'une fois. Leurs mâles possèdent des glandes accessoires volumineuses. Le volume de ces glandes diminue chez les Attines supérieures qui sont polyandres (voir chapitre 3). Elles disparaissent même complètement chez les *Acromyrmex* (Mikheyev, 2004).
- (2) Le premier mâle à s'accoupler pourrait empêcher toute autre copulation de sa partenaire en disposant un bouchon d'accouplement. Ce comportement, connu chez plusieurs espèces d'arthropodes et de mammifères, a également été observé chez le bourdon *Bombus terrestris*. Au moment du coït, le premier partenaire dispose dans les voies génitales de la femelle une substance gélatineuse ayant pour effet d'engluer les spermatozoïdes transférés ultérieurement par d'autres mâles (Duvoisin *et al.*, 1999 ; Baer *et al.*, 2000). Le bouchon disparaît après quelques heures par un mécanisme encore inconnu et les femelles peuvent à nouveau s'accoupler lors d'un second vol nuptial. Ce bouchon d'accouplement rend la polyandrie très coûteuse, puisqu'il exige que les femelles passent beaucoup de temps à l'extérieur, augmentant les risques d'infection et de prédation.

Une situation comparable s'observe chez la fourmi géante du Brésil *Dinoponera quadriceps* (Monnin et Peeters, 1998). Les sociétés de cette espèce sont

toujours dépourvues de reine, mais possèdent des ouvrières fécondables (gamergates). L'ouvrière dominante devenue sexuellement attractive sort notamment, attirant les mâles. L'accouplement se produit de façon classique, mais sa fin est plus traumatisante : le mâle reste étroitement fixé à la femelle grâce à l'articulation de deux appendices associés à son appareil sexuel (Allard *et al.*, 2002). Afin de se dégager, l'ouvrière accouplée est obligée de couper l'extrémité abdominale du mâle avec ses mandibules. Cependant, les parties de l'appareil sexuel mâle restent engagées dans les voies génitales femelles pendant encore une bonne demi-heure, interdisant tout nouvel accouplement. Lorsque l'ouvrière fécondée les enlèvera, elle ne sera plus sexuellement attractive.

- (3) Un mâle copulant avec une femelle vierge transmettrait une grande quantité de spermatozoïdes, alors qu'il n'en transférerait qu'un petit nombre en cas d'accouplement avec une femelle déjà fécondée (Boomsma, 1996). Dans cette situation, les ouvrières de la société pourraient ne pas être en mesure de détecter l'existence d'un second accouplement de leur mère, traiteraient celle-ci comme si elle était monandre et biaiserait le sexe ratio en faveur du sexe femelle. Les deux mâles y trouveraient pleinement leur compte. Cette hypothèse de la *continence* des mâles lors de l'accouplement, très plausible, n'a pas encore été étudiée en détail à ce jour.
- (4) Enfin, les mâles pourraient être sélectionnés pour favoriser la ségrégation du sperme dans la spermathèque (« sperm-clumping ») ; le sperme des différents partenaires d'une même reine ne s'y mélangerait donc pas. Ceci conduirait à une utilisation séquentielle du sperme des différents partenaires, se traduisant par une succession temporelle de pères uniques assurant tour à tour la paternité de toute une cohorte de filles. La structure génétique des sociétés apparaîtrait alors proche de la monandrie, laquelle est caractérisée par de fortes asymétries génétiques et par un sexe ratio biaisé en faveur du sexe femelle. Cette monandrie effective serait brièvement interrompue à chaque transition de paternité. L'hypothèse de la ségrégation du sperme a reçu un fort soutien expérimental dans les sociétés monogynes de la fourmi *Formica truncorum* (Sundström et Boomsma, 2000). Bien que les reines soient polyandres, les sociétés de *F. truncorum* présentent une structure génétique effectivement monandre. Les ouvrières biaisent le sexe ratio en faveur du sexe femelle, comme le prédit la théorie de la sélection de la parentèle. La ségrégation du sperme constitue donc une stratégie permettant aux mâles d'accroître leur succès reproductif *post-mortem*.

4. Conflits entre reines pour la reproduction

4.1. Monopole de la reproduction

Chez les espèces polygynes, chaque reine peut accroître son succès reproductif direct en s'assurant la maternité du plus grand nombre de sexués produits par la société. Il existe par conséquent un conflit entre reines pour le monopole de la ponte. Chez les fourmis, ce conflit reproductif se produit le plus souvent sous une forme feutrée, via l'émission par chaque reine fertile de phéromones inhibitrices qui agissent sur la physiologie ovarienne des autres reines en diminuant leur production d'hormone juvénile et, par conséquent, leur productivité. Ainsi, chez plusieurs espèces, la polygynie entraîne effectivement une diminution de la fécondité individuelle (*Plagiolepis pygmaea*, Passera, 1969 ; Mercier *et al.*, 1985 ; *Linepithema humile*, Keller 1988 ; Passera *et al.* 1991 ; *Solenopsis invicta*, Vargo et Fletcher, 1989 ; Vargo, 1992).

Les reines de la forme polygyne de la fourmi de feu limitent mutuellement leur fécondité (Vargo, 1992). Ces reines fécondées empêchent aussi leurs propres filles ailées de pondre à l'intérieur du nid-mère et de concurrencer ainsi la reine résidante. Tant que les reines-filles restent dans leur nid d'origine, avant le vol nuptial, elles conservent leurs ailes et le fonctionnement de leurs ovaires est inhibé (Fletcher et Blum, 1981). Si l'on orpheline la colonie, les gynes perdent leurs ailes et commencent à pondre (Fletcher et Blum, 1983 *a*). Ces reines vierges désinhibées se comportent à leur tour en reines inhibitrices, empêchant les autres gynes de perdre leurs ailes (Willer et Fletcher 1986 ; Vargo, 1999). L'hormone juvénile (JH), dont on sait qu'elle constitue un régulateur du comportement reproducteur, joue un rôle capital dans ces inhibitions. Le traitement des reines vierges ailées avec de la JH naturelle (Burns *et al.*, 2002), avec de la JH de synthèse (Kearney *et al.*, 1977) ou avec un analogue de la JH (méthoprène) (Vargo et Laurel, 1994), induit la chute des ailes et le début de l'ovogenèse, même en présence d'une reine fonctionnelle. Inversement, l'analyse des JH circulantes chez les reines vierges ailées montre que leur concentration reste à un niveau très faible (Vargo et Laurel, 1994). Le taux des JH chez les reines vierges est lié à la présence de la phéromone royale. Il existe en effet une association positive entre la quantité de cette phéromone que l'on trouve dans la glande à poison, la fécondité des reines et leur pouvoir inhibiteur qui maintient dans un état de subordination les reines vierges ailées (Vargo, 1998). La phéromone royale agit sur les corps allates des reines vierges en supprimant leur activité et par conséquent la production d'hormone juvénile. L'éloignement de la reine fonctionnelle débloquent leur fonctionnement. Le taux de JH circulante

chez les reines vierges atteint un pic après trois jours, au moment où leurs ailes tombent et l'ovogenèse démarre (Brent et Vargo, 2003).

Le contrôle chimique de la fécondité des femelles n'est pas la seule expression des conflits entre reines. Il existe des espèces chez lesquelles de véritables affrontements physiques opposent les femelles d'une même société pour monopoliser la reproduction (Hölldobler et Wilson, 1990). Chez la fourmi ponérine sud-américaine *Odontomachus chelifer*, des combats ritualisés opposent les reines, fécondées ou non (Medeiros *et al.*, 1992). (cf. chapitre 9). Ces combats conduisent à l'établissement d'une hiérarchie linéaire, allant de la femelle la plus dominante à la plus subordonnée. Une fois acquis, le statut de dominante est maintenu par l'intermédiaire d'assauts ritualisés, marqués par des coups d'antennes portés sur la tête des subordonnées qui s'aplatissent sur le sol, replient les antennes et tiennent les mandibules fermées. L'affrontement peut redoubler d'intensité lorsque la dominante saisit la tête d'une subordonnée entre ses mandibules et la soulève, tandis que la dominée replie ses appendices adoptant une posture nymphale synonyme de soumission. La fertilité de la femelle dominante est supérieure à celle de ses congénères. En outre, elle dévore les œufs des subordonnées. Sa supériorité est sans doute facilitée par l'émission d'une phéromone, car il est fréquent qu'une subordonnée s'aplatisse sur le sol à l'approche de la dominante sans qu'aucun contact direct ne s'établisse. Une telle hiérarchie linéaire entre femelles reproductrices se rencontre également chez d'autres espèces de fourmis, comme *Leptothorax* sp. A ou *Leptothorax muscorum* (Heinze, 1990 ; Heinze et Smith, 1990). Chez les *Leptothorax*, la ponte revient à l'unique femelle dominante alpha, alors même que d'autres femelles fécondées sont dans le nid. Si alpha est ôtée de sa société, bêta la remplace à la fois comme reine dominante et comme unique reproductrice.

4.2. Népotisme

Les conflits pour la reproduction au sein des sociétés polygynes ne se limitent pas aux femelles reproductrices, mais concernent également les ouvrières de chaque lignée maternelle. En situation de polygynie, les ouvrières sont en effet les alliées de leur mère car leur succès reproductif indirect est immédiatement influencé par le succès reproductif direct de leur mère. La sélection de la parentèle prédit qu'une ouvrière d'une lignée particulière accorde plus de soins à une larve de sa propre lignée qu'à une larve d'une autre lignée moins apparentée. En théorie, les ouvrières peuvent agir de deux manières différentes. D'une part, dans la mesure où la fertilité des reines dépend largement de la quantité de nourriture reçue, les filles pour-

raient nourrir préférentiellement leur mère afin d'accroître sa productivité (Tschinkel, 1988 *b* ; Brian, 1989). Chez la fourmi *Formica fusca*, la fertilité des reines est en effet le déterminant principal de leur succès reproductif (Hannonen et Sundström, 2002, 2003 *a*). Plus une reine pond d'œufs, plus elle a de descendants atteignant l'âge adulte. D'autre part, les ouvrières pourraient manipuler la proportion de descendants de chaque reine atteignant le stade adulte. En particulier, les ouvrières d'une lignée maternelle devraient favoriser l'élevage de leurs frères et sœurs aux dépens du couvain qui leur est moins apparenté car issu des autres reines de la société. L'expression de l'une ou l'autre de ces deux stratégies révélerait l'existence d'un népotisme de la part des ouvrières.

Un tel népotisme s'observe-t-il chez les fourmis ? La réponse à cette question reste controversée. Une première réponse négative a été apportée par DeHeer et Ross (1997) dans une étude consacrée à la forme polygyne de la fourmi de feu. C'est un matériel biologique intéressant, car les reines étant très peu apparentées, les ouvrières sont amenées à soigner soit leur mère, soit une reine avec laquelle elles n'ont quasiment rien de commun. Si elles reconnaissent leur mère, le gain à espérer est donc très fort. Pourtant, les ouvrières ne se regroupent pas davantage autour de leur mère qu'autour des autres reines du nid. De même, quand elles élèvent des sexués ailés, elles ne nourrissent pas davantage les jeunes reines de leur propre lignée que celles des autres lignées. Blatrix et Jaisson (2002) ont étudié les soins aux larves (transport et léchage) chez une Ectatomminae polygyne, *Gnamptogenys striatula*. Là encore, les ouvrières ne manifestent pas plus d'intérêt pour les larves de leur lignée, que pour celles des autres lignées. Si l'on affame la société, elles dévorent avec la même fréquence les larves fortement apparentées et les larves moins apparentées.

Ces résultats négatifs, ajoutés à ceux obtenus chez d'autres hyménoptères sociaux (Carlin *et al.*, 1993 ; Strassmann *et al.*, 1997) ont amené Keller (1997) à estimer que la sélection naturelle a peut-être imposé l'absence de népotisme, parce qu'un traitement différentiel des lignées générerait un coût supérieur aux bénéfices escomptés. Ces coûts concernent par exemple les risques d'erreur dans la reconnaissance des apparentés ou la chute de la productivité totale des sociétés due à une réduction de la coopération (Page *et al.*, 1989 ; Ratnieks et Reeve, 1991). En effet, si chaque lignée d'ouvrières néglige les larves des autres lignées, c'est la société tout entière qui pâtira d'un manque de soins. Une autre hypothèse est que la discrimination entre les degrés de parenté au sein d'une même société ne peut évoluer, car elle reposerait sur la variabilité des repères de reconnaissance alors même que le népotisme a pour

résultat une réduction de cette variabilité au cours du temps (Ratnieks, 1991). Enfin, les capacités sensorielles des ouvrières pourraient être trop faibles pour différencier des degrés de parenté proches (Ratnieks, 1991).

Récemment, toutefois, Hannonen et Sundström (2003 *b*) ont défendu l'existence d'un comportement de népotisme chez la fourmi *Formica fusca*. Ils ont constitué des sociétés expérimentales formées de deux reines et d'une cohorte d'ouvrières. Reines et ouvrières étant extraites d'une société naturelle plus grande, le degré de parenté (établi par génotypage) de la cohorte des ouvrières est plus proche d'une reine que de l'autre. Dans ces conditions, les deux reines pondent la même proportion d'œufs. Mais plus tard, on ne retrouve plus cette égalité au niveau des nymphes ouvrières. On constate que ce sont les nymphes, filles de la reine qui présente le plus fort degré d'apparentement avec les ouvrières, qui survivent le mieux. Beaucoup de nymphes, filles de l'autre reine, ont été éliminées. Dans ce cas, il semble bien que les ouvrières ont su discriminer parmi les larves, et qu'elles ont soigné préférentiellement la progéniture de la reine avec laquelle elles avaient la plus forte proximité génétique. Il reste encore à prouver que le népotisme s'exerce aussi lors de l'élevage des nouvelles reines.

Clairement, à l'heure actuelle, il serait hasardeux de vouloir conclure à l'existence — ou non — de népotisme au sein des sociétés de fourmis.

Qu'il s'agisse de vertébrés ou d'invertébrés, il n'existe sans doute aucun système social qui soit exempt de conflit. La vie sociale implique un équilibre subtil entre la recherche du meilleur succès reproductif direct et les gains génétiques indirects associés à la vie coopérative. Chez les insectes sociaux, les fourmis en particulier, la sélection de la parentèle (Hamilton, 1964, 1972) permet de justifier l'évolution simultanée de comportements altruistes et de comportements égoïstes par lesquels les individus tentent d'optimiser leur propre succès génétique. Ce concept, simple et extrêmement puissant, joue par conséquent un rôle fondamental dans notre compréhension de l'évolution de la coopération chez ces animaux. Les conflits génétiques peuvent impliquer tous les membres d'une même société. Le fait que les femelles

les reproductrices des systèmes polygynes puissent entrer en compétition pour monopoliser la reproduction n'est pas réellement surprenant. À l'inverse, l'existence de conflits reproductifs entre les ouvrières ou encore entre les ouvrières et les reines pour la production de mâles est plus étonnante. Mais le plus remarquable, sans doute, concerne la diversité des stratégies exploitées par les ouvrières stériles pour maximiser leur succès reproductif, par exemple en biaisant le sexe ratio ou en empêchant leurs congénères de se reproduire par des comportements de police. Comme nous l'avons évoqué précédemment, les conflits au sein des sociétés peuvent être potentiels ou effectifs (Ratnieks et Reeve, 1992). Les conflits potentiels sont prédits à partir de la structure génétique des sociétés, lorsque les intérêts reproductifs des membres sont divergents. Ils ne s'expriment pas forcément. Inversement, les conflits effectifs s'expriment toujours dans la réalité. Plusieurs facteurs peuvent limiter l'expression des conflits potentiels dans la nature. Ces facteurs incluent (1) les coûts associés aux conflits (la reproduction des ouvrières peut se traduire par une réduction de la productivité des sociétés), (2) la contre-manipulation (lorsque la fréquence des accouplements des reines augmente, la reproduction des ouvrières est contre-sélectionnée), (3) les contraintes écologiques (les modèles théoriques prédisent une forte association entre l'intensité du biais dans la reproduction entre les reines d'une même société et les contraintes écologiques), (4) les contraintes d'identification du sexe (une aptitude réduite à différencier le sexe de la descendance peut conduire les ouvrières à éliminer par méprise une part non négligeable de leurs sœurs reproductrices), ou encore (5) l'absence de discrimination entre différentes classes d'individus apparentés. En situation de polyandrie, les ouvrières trouveraient un plus grand bénéfice génétique à élever des sœurs plutôt que des demi-sœurs, mais l'évolution d'un tel népotisme semble peu probable compte tenu des coûts éventuels engendrés par les risques d'erreurs dans la reconnaissance entre individus plus ou moins apparentés.

L'aspect conflictuel des relations sociales représente donc le pendant de la coopération. C'est le revers de la médaille sociale.

6

Organisation du travail

La société de fourmis est sans cesse en activité : récolter la nourriture, soigner le couvain, construire le nid ... Ces travaux impliquent que chaque ouvrière est assignée à une tâche déterminée, conduisant à la division du travail ou *polyéthisme*. Jusqu'aux années quatre-vingts, l'attention des chercheurs a été surtout attirée par la recherche de *facteurs internes* à l'individu déterminant la tâche à accomplir (Gordon, 1996). Ces facteurs sont de trois types. Le premier concerne l'existence de castes physiques qui prédisposent l'ouvrière à accomplir une tâche particulière. Le deuxième est lié à l'âge ; il amène l'individu à changer d'activité au fur et à mesure qu'il vieillit. Enfin, des facteurs génétiques déterminent l'ouvrière à réaliser certains travaux particuliers. L'idée dominante était de comparer le fonctionnement de la fourmilière à celui d'une usine, avec des ouvriers effectuant toujours la même tâche répétitive. Cette conception était en phase avec les idées dominantes alors en biologie, du type : un gène, une protéine ou bien le fait qu'un neurone déterminé ne peut accomplir qu'une seule fonction.

Plus tard, d'autres observations ont montré qu'au sein d'un pool d'ouvrières, certaines manifestent un comportement qui n'est pas celui de leur groupe. Il existe donc une variabilité individuelle, ou *idiosyncrasie*, qui pourrait résulter d'un compromis entre le poids de la génétique et celui de l'expérience individuelle. On a alors accordé de plus en plus d'importance aux *facteurs externes*. C'est le chemin pris après les années quatre-vingts par des chercheurs comme Calabi (1988) ou Gordon (1989 *a*) : ils attirent l'attention sur le fait que l'activité des ouvrières peut changer rapidement, d'un jour à l'autre, voire d'une heure à l'autre. Ces variations très labiles et dynamiques ne peuvent provenir que de facteurs externes aux individus. Elle impliquent la globalité de la fourmilière et sont liées à des facteurs qui interviennent à l'intérieur ou à l'extérieur du nid. Cette affectation des tâches ou « *task allocation* » est un processus essentiel qui détermine quels animaux et combien d'entre eux prennent en charge telle ou telle activité.

1. Facteurs internes

1.1. Une société organisée en castes

Comme toutes les sociétés animales, celles des fourmis sont marquées par une *coopération* entre les individus qui les composent. Mais ce qui distingue profondément les sociétés d'insectes des sociétés de vertébrés, à quelques exceptions près, c'est l'existence d'une spécialisation au niveau de la reproduction (Aron et Passera, 2000). Cette spécialisation s'accompagne d'une autre caractéristique des insectes sociaux : l'existence d'un *polymorphisme*. Le polymorphisme des insectes sociaux apparaît être essentiellement d'origine phénotypique : il résulte de l'expression différentielle d'un pool génétique partagé par tous les membres de la colonie (Wilson 1971 *a* ; West-Eberhard 1987 *a* ; Abouheif et Wray, 2002). Comme chez les autres hyménoptères sociaux, le polymorphisme des fourmis est un polymorphisme d'imagos (ou adultes), ce qui le différencie de celui des termites qui est un polymorphisme de larves, conséquence du développement hémimétabole de ces derniers (Noirot, 1989).

Le polymorphisme renvoie à la notion de *caste*, un terme créé par Latreille (1798) pour désigner les diverses catégories d'individus rencontrés dans la fourmilière et identifiables par des apparences physiques (le phénotype). Une définition plus moderne de la caste a été proposée par Wilson (1971 *a*). La caste est un groupe d'individus qui sont à la fois morphologiquement distincts et spécialisés dans l'exécution de certains comportements (Wilson, 1971 *a*). Il ne fait pas de doute que morphologie et fonction vont de pair chez le plus grand nombre d'espèces de fourmis pour ce qui concerne la reproduction. Au sein des sous-familles dérivées, il existe deux castes, différentes à la fois par leur morphologie et par leur fonction. Les *reines* sont de grosses femelles pourvues d'ailes à leur émergence. Leur thorax est large et leur abdomen possède des ovaires et une spermathèque. Ce sont donc les reproducteurs de la société. Les *ouvrières* sont aptères, elles ont une taille réduite, leur thorax est étroit. Bien que les

ovaires soient présents chez de nombreuses espèces, l'absence de spermathèque les amène éventuellement à pondre des œufs à devenir mâle. Ainsi, chez ces fourmis, le polymorphisme est couplé à un partage de la reproduction.

Cette conception de la caste est devenue ambiguë lorsque l'on a découvert des femelles à habitus d'ouvrières, mais possédant une spermathèque leur permettant de pondre des œufs diploïdes. Pour désigner ces individus, faut-il accorder la priorité à la morphologie ou à la fonction ? Une première école accorde plus d'importance à la fonction (Buschinger et Winter, 1976 ; Francoeur *et al.*, 1985 ; Buschinger, 1987 ; Buschinger et Francoeur, 1991). On trouve dans les sociétés de *Formicoxenus nitidulus* (Myrmicinae) des individus dont la morphologie va depuis l'ouvrière jusqu'à la reine, avec tous les intermédiaires possibles. Tous ces individus possèdent une spermathèque et peuvent se trouver en situation de pondreuse unique de la colonie. Buschinger associant les noms de « reine » et « d'ouvrière » à la fonction, il est alors amené à identifier ces femelles reproductrices par leur morphologie. Il distingue ainsi des *gynomorphes*, des *intermorphes* et des *ergatomorphes*. Les premières ressemblent parfaitement à une reine avec des ailes fonctionnelles caduques et trois ocelles. Les deuxièmes ont des caractères morphologiques intermédiaires entre une ergatomorphe et une gynomorphe. Les troisièmes sont sans ailes à la naissance, leur thorax est réduit et elles n'ont pas d'ocelles. On se trouve alors en présence respectivement d'une reine gynomorphique, d'une reine intermorphique et enfin (rarement) d'une reine ergatomorphe. La situation est comparable chez *Myrmecina graminicola* (Buschinger *et al.*, 2003 a). Sans que l'on sache pourquoi, d'une région européenne à une autre, la pondreuse est une reine gynomorphique ou intermorphique.

La conception de Peeters et Crozier (1988) est différente. Ces auteurs préfèrent baser les définitions sur la stricte morphologie. C'est ainsi que chez de nombreuses ponéromorphes, l'individu reproducteur est une femelle à morphologie d'ouvrière, capable de s'accoupler car possédant une spermathèque. Bien que remplissant la fonction de reproductrice, cette femelle reste une ouvrière. Pour faire référence à son accouplement, Peeters et Crewe (1985) ont créé un néologisme : de telles ouvrières, pondreuses et inséminées, s'appelleront des « *gamergates* » (cf. chapitre 10).

Une terminologie faisant référence à la morphologie présente l'avantage de pouvoir être utilisée alors même que la fonction de l'individu est ignorée. C'est celle qui est généralement adoptée par les spécialistes.

Pour en finir avec les querelles sémantiques, on peut évoquer la proposition de de Andrade et Baroni Urbani (1999) et Baroni Urbani et de Andrade (2003). Ils distinguent un sexe femelle divisé en plusieurs castes. La caste reproductrice est formée par les *gynes* souvent appelées femelles reproductrices, sexués femelles ou *reines*. À côté des gynes, on trouve une ou deux castes de *neutres*, c'est-à-dire de femelles stériles. Une de ces castes neutres est toujours présente sous la forme d'*ouvrières*. L'autre caste neutre, beaucoup plus rare, est celle des *soldats* (Baroni Urbani et Passera, 1996). Les représentants de toutes ces castes, nous l'avons déjà dit, résultent de voies de développement larvaire divergentes.

À ces définitions ramenant la notion de caste au partage de la reproduction est venu se superposer le concept de castes éthologiques, faisant référence aux activités réalisées par les ouvrières d'une colonie. Le terme de caste s'applique alors à un groupe d'individus spécialisés dans l'accomplissement d'une tâche déterminée pour une longue période de temps (Oster et Wilson, 1978). Chez une minorité d'espèces (44 genres sur les 276 que compte la faune actuelle des fourmis), on observe des variations morphologiques au sein même des neutres. Ces variations morphologiques résultent de la croissance allométrique de certaines parties du corps, c'est-à-dire de leur croissance différente de celle du reste du corps, en général plus rapide (Oster et Wilson, 1978). La tête est souvent l'organe privilégié par une telle croissance allométrique. Par exemple, au sein des ouvrières, on peut observer trois *sous-castes* : les ouvrières *minor*, les ouvrières *media* et les ouvrières *major* (figure 6.1). On dit alors que l'espèce est *polymorphique* en raison de l'existence d'ouvrières de tailles différentes. Chaque fois que l'on rencontre une espèce polymorphique, ce polymorphisme apparaît étroitement associé à l'exécution de tâches différentes. Par exemple la sous-caste des petites ouvrières prend en charge les soins au couvain, celle des ouvrières de taille moyenne récolte la nourriture et celle des grandes ouvrières assure la défense. Cette division du travail, appelée par les spécialistes le *polyéthisme*, constitue l'originalité profonde des insectes sociaux. Comme on vient de le dire, elle repose sur le polymorphisme quand celui-ci existe. On parle alors de division du travail selon la caste. Mais le polyéthisme existe aussi chez les fourmis dont les ouvrières ont une taille fluctuant autour d'un seul mode. La division du travail sera alors essentiellement fondée sur l'âge des individus. C'est la division du travail selon l'âge. L'influence génétique n'est pas exclue, puisque nous verrons que des individus de même taille et de même âge peuvent être enclins à préférer une activité à une autre. Enfin,



Figure 6.1 ■ *Le polymorphisme continu.* La fourmi granivore *Messor sanctus* est une espèce méridionale, qui illustre bien la réalité du polymorphisme continu, rencontré chez une minorité d'espèces. On trouve tous les intermédiaires de taille entre les ouvrières *minor*, *media* et *major*. La tête augmente plus vite de dimension que les autres régions du corps (croissance allométrique). Chaque sous-caste accomplit une tâche particulière : c'est la division du travail selon la caste. © par L. Passera.

l'expérience individuelle et l'apprentissage sont également responsables de variations dans le polyéthisme.

La division du travail est un phénomène quasi universel chez les ouvrières de fourmis. Même les espèces les plus archaïques présentent ce caractère, bien que parfois atténué. La fourmi dinosaure *Prionomyrmex macrops*, longtemps et mieux connue sous l'appellation de *Nothomyrmecia macrops*, est une espèce extrêmement rare, confinée au sud de l'Australie. Son activité nocturne rend sa découverte encore plus difficile. Elle est très avare de contacts sociaux, leur consacrant moins de 1 p. 100 de son temps, et ignore les échanges trophallactiques. Sa chasse est solitaire, les ouvrières se contentant de placer les proies à proximité des larves ou de la reine, qui se nourrissent seules. Les œufs sont éparpillés sur le sol au lieu d'être groupés, comme c'est le cas chez les autres fourmis. Ces mœurs très simples et quelques caractères anatomiques ancestraux portent à croire que cette espèce, véritable fossile vivant, est très proche de la forme qui a donné naissance à la première fourmi. Pourtant, elle présente une division du travail rudimentaire : quelques individus montent la garde à l'entrée du nid (Jaisson *et al.*, 1992).

Les représentants de la sous-famille des Myrmeciinae sont aussi des espèces considérées ancestrales. Elles ne sont pourtant pas dépourvues de polyéthisme. Les ouvrières de *Myrmecia gulosa* se répartissent en deux

classes de taille. Seules les grandes ouvrières sortent du nid pour fourrager (Haskins et Haskins, 1950 *a*). Depuis les observations de Bonavita et Povéda (1970) réalisés chez *Mesoponera caffraria*, on sait que les Ponerinae respectent aussi la division du travail. La seule incertitude provient des travaux de Traniello (1978) réalisés chez l'Amblyoponinae *Amblyopone pallipes*. Cette espèce archaïque a bien été décrite comme dépourvue de polyéthisme, mais la méthode d'observation n'était peut-être pas assez précise. D'ailleurs, une autre espèce appartenant au même genre, *A. silvestrii*, présente un polyéthisme au sein des ouvrières (Masuko, 1996).

Le répertoire comportemental d'une caste morphologique semble d'autant plus étendu que cette dernière représente une fraction plus importante de la population des ouvrières. Cette *théorie ergonomique*, proposée par Oster et Wilson (1978), repose sur l'observation comportementale de plusieurs espèces du genre *Pheidole*. Ces fourmis possèdent des individus à petite tête (ou ouvrières) et des individus à grande tête (ou soldats), le plus souvent sans intermédiaires. Wilson (1984 *a*) a établi que chez *P. distorta* où les soldats ne représentent que 4 p. 100 de la population, leur répertoire est limité à six actes différents. Chez *P. minutula*, ils représentent 25 p. 100 de la population et accomplissent 18 actes différents. Il est d'ailleurs possible d'élargir la gamme des comportements de ces soldats en augmentant artificiellement leur représentation. Il suffit pour cela de retirer des ouvrières. Ainsi, alors qu'en temps normal ces soldats interviennent pas ou peu dans le nourrissage des larves, ils sont capables d'élever quelques ouvrières quand on retire toutes les nourrices d'un nid de *P. pallidula* (Passera, 1977 *a*). La faible activité attribuée aux soldats pourrait toutefois provenir d'un défaut méthodologique de leur observation. Comme ils sont généralement peu nombreux, les soldats sont sans doute sous-représentés dans le bilan éthologique. En multipliant le nombre des observations qui leur sont consacrées, Sempo et Detrain (2004) font remarquer que le répertoire des soldats, s'il n'égale pas celui des ouvrières, est largement supérieur à celui qui leur est traditionnellement attribué. Ils ne se contentent pas d'intervenir dans le domaine de la défense, mais participent aussi à des soins au couvain.

Le répertoire comportemental est également dépendant de l'importance numérique de la société. Chez *Rhytidoponera metallica*, la spécialisation est plus forte dans les sociétés à grands effectifs. Dans les petites sociétés, jeunes et vieilles ouvrières partagent équitablement leur temps entre les activités à l'intérieur du nid et celles à l'extérieur. Dans les sociétés plus peuplées, les vieilles ouvrières se spécialisent dans la récolte de la nour-

riture alors que les plus jeunes consacrent plus de leur budget-temps à soigner les larves (Thomas et Elgar, 2003).

1.2. Division du travail selon la caste

1.2.1. Polymorphisme et transport des solides

C'est à l'occasion du fourragement, c'est-à-dire de la récolte de la nourriture, que le transport de particules alimentaires solides fait apparaître une spécialisation liée à la taille des individus. Les exemples sont très nombreux et nous nous limiterons à l'analyse des situations les plus démonstratives.

1.2.1.1. Fourmis nomades

Les activités collectives de chasse couplées à la division du travail ont atteint une perfection inégalée chez les fourmis voyageuses d'Amérique (*Ecitoninae*) et d'Afrique (*Aenictinae* et *Dorylinae*), les « *army-ants* » des auteurs anglo-saxons, souvent aussi appelées fourmis légionnaires. Dans les forêts néotropicales humides de l'Amérique du Sud, les nids d'*Eciton*, la « *marabunda* », comptent de 100 000 à 1 500 000 individus. En Afrique, les *Anomma* (les fourmis « magnans ») que l'on appelle à présent les *Dorylus*, forment des sociétés encore plus monstrueuses atteignant jusqu'à 20 millions d'ouvrières pour les plus développées.

Ces fourmis présentent le « syndrome des fourmis voyageuses » qui comprend trois caractéristiques (Wilson, 1958 a ; Schneirla, 1971 ; Gotwald, 1982, 1995). La première, le nomadisme, fait référence à leur nom vernaculaire. Elles ne réalisent jamais de nid élaboré, mais un bivouac qui est un enchevêtrement inextricable d'ouvrières et de couvain, formant une énorme boule de 50 ou 60 cm de diamètre, abrité dans une dépression quelconque de terrain ou sous des branches tombées à terre. Quand le bivouac est suspendu à une branche basse, il prend la forme d'une « goutte pendante ». Le deuxième caractère des fourmis voyageuses concerne leur rythme d'activité. On observe une alternance de cycles nomades et sédentaires d'une régularité d'horloge (figure 6.2). Chez *Eciton hamatum* et *E. burchelli*, la phase sédentaire dure 20 jours en moyenne. Le bivouac est alors fixe. La reine, unique, enfle démesurément sous la pression des ovaires. Elle est qualifiée de reine *dichthadiigyne*. Elle devient alors une énorme « machine à pondre », incapable de se mouvoir. À raison de deux œufs par minute, la reine d'*Eciton* produit ainsi 60 000 œufs par cycle. Les dorylines africaines peuvent pondre trois à quatre millions d'œufs par mois (Raignier et van Boven, 1955). Pendant cette période sédentaire, les cocons issus des œufs pondus pendant la phase sédentaire précédente achèvent leur maturation. L'éclosion du premier cocon marque la fin de la phase sédentaire et le début de la phase nomade qui dure en

moyenne 17 jours chez *Eciton hamatum* ou 15 jours chez *E. burchelli* (Schneirla, 1971). Le couvain exerce donc une stimulation qui règle l'alternance des deux phases. Selon Schneirla (1957, 1971), c'est l'émergence des premières ouvrières d'une nouvelle cohorte qui initie la nouvelle période nomade. À la fin de la phase sédentaire, la reine d'*Eciton* qui cesse de pondre retrouve une « silhouette » qui lui permet à nouveau de se déplacer. La phase nomade est marquée par le déplacement quotidien de toute la colonie, reine et couvain compris, sur 100 à 300 mètres par jour. Chaque soir ou presque la colonie établit un nouveau bivouac. C'est pendant la phase nomade que les larves accomplissent leur croissance. On se doute que les besoins alimentaires sont énormes, surtout pendant la phase nomade, quand il faut nourrir des dizaines de milliers de larves. C'est d'ailleurs la raison du déménagement quotidien. Les environs du bivouac étant totalement explorés et exploités en 24 heures, il ne reste plus rien de consommable, d'où la nécessité d'une émigration quotidienne pour trouver un nouveau terrain de chasse (Wheeler, 1910 a ; Schneirla, 1957, 1971). Phase nomade et phase sédentaire sont ainsi marquées par des raids de chasse quotidiens pour la première phase, presque quotidiens pour la seconde.

Ces raids constituent le troisième élément marquant du syndrome des fourmis voyageuses. À la différence de la plupart des autres espèces de fourmis, les espèces voyageuses n'envoient jamais de fourmis éclaireuses explorer les environs. C'est un énorme groupe d'ouvrières qui se met en route sans leader, découvre et ensevelit ses proies sous le nombre. La géographie des raids effectués pendant la phase stationnaire est un modèle d'efficacité. Pendant cette période de 20 jours, on compte une moyenne de 14 jours de chasse chez *E. burchelli*, auxquels il faut ajouter le raid associé à la mise en place du bivouac stationnaire (le premier jour) et le raid permettant de quitter ce bivouac (le vingtième jour). Il n'est pas nécessaire de ravitailler la société tous les jours puisque le couvain en cours de nymphose n'a aucune exigence. Ces 16 raids s'organisent comme les rayons d'une roue autour de son moyeu, le bivouac fixe représentant le centre (Franks et Fletcher, 1983). Pour éviter de chasser sur une aire déjà explorée la veille, le plus simple serait que la direction de deux raids successifs soit séparée d'un angle de 24°. Nous verrons au chapitre 16 que c'est la stratégie retenue par les fourmis moissonneuses *Veromessor (Messor) pergandei* (Bernstein, 1975). Mais les moissonneuses récoltent des graines inertes. Les fourmis nomades, lorsqu'elles chassent, font fuir les proies au-delà du secteur exploré. Aussi, espacent-elles les raids successifs d'un angle plus important qui est voisin de 123° (Franks et Fletcher, 1983). La valeur de cet angle permet aux ouvrières d'exploiter en 16 raids la totalité de

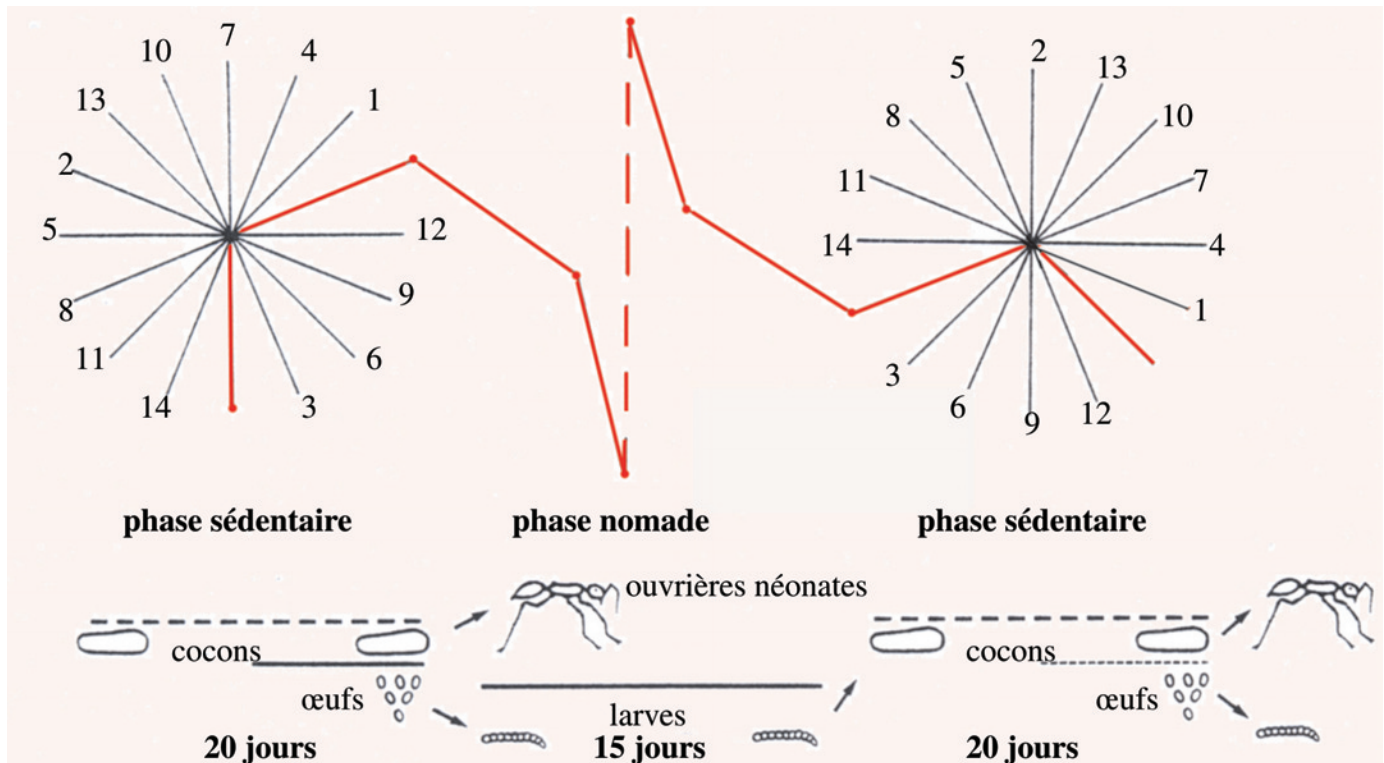


Figure 6.2 ■ L'activité cyclique des fourmis nomades. Le cycle comportemental de la fourmi nomade *Eciton burchelli* dure environ 35 jours. Il est marqué par une alternance de phases nomade et sédentaire. Le début de la phase sédentaire est concomitante d'un nouveau cycle de ponte. En même temps les cocons subissent leur maturation. Cette phase d'une durée de 20 jours est marquée par l'immobilité du bivouac qui abrite la population. Tous les jours ou presque, les ouvrières effectuent à partir du bivouac un raid de chasse. Il y a ainsi environ 16 raids en comptant ceux correspondant à l'arrivée et au départ de la société (en rouge sur le schéma). Les numéros affectés aux raids de chasse permettent de voir que les directions de deux raids successifs sont espacées d'environ 123°. Cela permet aux fourmis de balayer la totalité de l'aire circulaire centrée autour du bivouac, sans jamais passer deux fois au même endroit. La valeur de cet angle permet aussi au secteur exploité d'être suffisamment éloigné de ceux explorés les jours précédents pour que la faune qu'il contient n'ait pas été dérangée. Le début de la phase nomade est marqué par l'émergence des ouvrières. Elle dure 15 jours, le bivouac changeant d'emplacement chaque jour. La reine cesse de pondre et les larves se développent grâce aux proies récoltées lors des raids de chasse quotidiens. Là encore, le déplacement de la société ne recoupe jamais un trajet déjà effectué afin de ménager les ressources alimentaires. Les pistes ne croisent jamais celles des nids voisins. D'après Franks N.R., 1989. *Am. Nat.*, **77** : 139–145 et Franks N.R. et Fletcher C.R., 2001. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **12** : 261–270. © 1989 et autorisation de University of Chicago Press.

l'aire circulaire centrée autour de leur nid. Elle permet aussi de ne revenir au voisinage d'un secteur déjà ratisé que trois jours plus tard, ce qui laisse à la faune chassée le temps de se reconstituer. Ce fourragement est très comparable à la croissance et à l'implantation des feuilles le long d'une tige. Pour éviter que les feuilles soient gênées mutuellement par l'ombre portée des feuilles voisines, leur implantation sur la tige se fait en suivant une spirale de telle sorte qu'un angle de 126,4° sépare deux feuilles successives (Leigh, 1972).

Le succès des captures exige aussi que pendant la phase nomade la direction du raid quotidien soit telle, qu'elle évite d'une part le secteur exploré la veille, mais aussi qu'elle n'amène pas les ouvrières à rencontrer le raid mené par une autre société. La rencontre des

colonnes appartenant à deux colonies étrangères générerait des combats. Le suivi de plus de 1 300 raids d'*E. burchelli* révèle qu'aucune « collision » entre raids issus de sociétés différentes ne s'est produit. Il est vraisemblable que ce comportement d'évitement est basé sur la perception des phéromones de piste laissées par les fourmis. Cela suppose aussi que ces phéromones sont propres à chaque société (cf. chapitre 7).

L'efficacité de la capture est facilitée par l'existence d'un polymorphisme extrême des ouvrières. Franks (1985) distingue quatre sous-castes morphologiques, chacune associée à une tâche particulière, chez les *Eciton* d'Amérique. Les ouvrières *minimes* restent dans le bivouac où elles se consacrent à l'élevage des larves. Les ouvrières *media* sont un peu plus grandes et se

comportent en généralistes, s'activant à la fois dans le bivouac et dans les colonnes de chasse. Les individus les plus curieux sont sûrement les *sub-major*, les plus grands de la société si l'on exclu les ouvrières *major*. Ces individus sont peu nombreux, puisqu'ils ne représentent que 3 p. 100 de la population, alors qu'ils assurent 26 p. 100 du transport des proies. Ceci est dû à leurs pattes d'une longueur disproportionnée par rapport à celle du corps. Le rapport de ces éléments anatomiques qui est de 1 pour les *minimes* varie de 1 à 1,3 pour les *media*, de 1,3 à 1,4 pour les *major* et atteint 1,5 pour les *sub-major*. Cela permet aux *sub-major* de se spécialiser dans le transport des proies de grande taille qu'ils peuvent placer grâce à leurs longues pattes au-dessous de leur abdomen (figure 6.3). Les obstacles sont ainsi franchis plus aisément. La grande taille des *sub-major* présente un autre avantage. Le coût du transport se définit comme la dépense énergétique nécessaire au déplacement d'une unité de poids par unité de distance. Tant pour une machine que pour un animal, ce coût diminue avec la taille de l'élément transporteur. C'est pourquoi nous privilégions de plus en plus les camions à 18 roues, les avions-cargos ou les supertankers. De la même manière, les *sub-major* réduisent le coût du transport des proies. La quatrième sous-caste



Figure 6.3 ■ *La division du travail et le polymorphisme.* La division du travail ou polyéthisme est une caractéristique essentielle des sociétés de fourmis. Ce partage des rôles est souvent fondé sur des particularités anatomiques. Par exemple chez la fourmi voyageuse africaine *Dorylus nigricans*, le transport des proies est assuré par des ouvrières spécialisées, les *sub-major*. Les représentants de cette sous-caste sont de grande taille, mais surtout ils sont munis de pattes exagérément longues. Ils peuvent ainsi transporter leur proie, suspendue entre les pattes, sous l'abdomen, ce qui facilite leur déplacement. © par W.H., Jr. Gotwald avec son autorisation. In Gotwald W.H., Jr. 1995, *Army Ants. The Biology of Social Predation*. © 1995 et autorisation de Cornell University Press.

est représentée par les ouvrières *major*, des individus de grande taille engagés dans la défense.

Revenons aux raids de chasse et au rôle particulier des *sub-major*. La géographie du raid est constante pour chaque espèce de fourmis (Rettenmeyer, 1963 ; Burton et Franks, 1985) : on distingue à l'avant un essaim grouillant d'ouvrières formant un tapis, en forme de delta ou d'éventail large de 15 m et profond de 2 m, se déplaçant à une vitesse horaire de 12 à 14 m. La distance parcourue est en moyenne de 105 m par jour si bien que la surface balayée quotidiennement peut atteindre 1 500 m². Le front de l'essaim, qui groupe de 25 000 à 200 000 ouvrières, ratisse et capture tout ce qui grouille dans la litière et les branches basses des arbres : araignées, scorpions, blattes, sauterelles, coléoptères, fourmis et tous les insectes de la forêt qui ne parviennent pas à s'enfuir. Petits lézards et oisillons ne sont pas épargnés (Schneirla, 1971 ; Gotwald 1995). Un seul raid peut rapporter plus de 4 litres d'insectes. En Afrique, un observateur digne de foi, le père jésuite Raignier (1959), rapporte qu'en une nuit une colonne de magnans a dévoré une dizaine de poules, cinq ou six lapins et un mouton ! À Brazzaville, les *Dorylus* ont fait disparaître un lion prisonnier dans sa cage, n'en laissant que le squelette. Quand une bande de magnans arrive, on entend un grésillement et l'air se remplit d'une odeur de cadavre. La brousse africaine est pleine de rumeurs, où la vérité le dispute à la légende, d'exécutions humaines par magnans interposés. Plus prosaïquement, Chauvin (1969) rapporte qu'elles sont utilisées comme un service de désinfection : une colonne traverse une case et c'est l'assurance d'être débarrassé de toute la vermine qui l'encombre. Tout ce qui grouille, stridule, rampe ou gratte est impitoyablement pourchassé et éliminé...

L'essaim frontal est alimenté par une série de pistes chimiques à double sens, en forme de boucles allongées formant un maillage serré et le long desquelles des ouvrières se dirigent vers l'avant pour participer à la capture alors que d'autres refluent vers l'arrière chargées de leur proie. Les pistes situées dans le sillage de l'essaim forment des anastomoses très serrées, qui se distendent à mesure qu'elles s'éloignent du front (figure 6.4). Finalement, toutes les pistes fusionnent en un tronc unique, sorte de cordon ombilical qui relie l'essaim au bivouac où se trouvent les larves à nourrir.

Chez les *Eciton* d'Amérique, beaucoup de proies sont découpées en fragments transportés individuellement, mais environ 5 p. 100 d'entre elles parviennent entières au nid grâce à un transport collectif très efficace (Franks, 1986). Les proies les plus petites sont ramenées par une seule ouvrière, dont le poids est lui-même corrélé à celui de la proie. Les grosses proies, entières

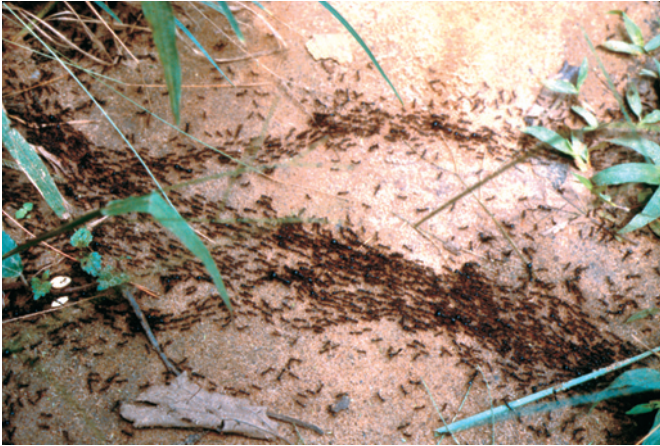


Figure 6.4 ■ *Les colonnes de chasse des fourmis nomades.* Les colonnes de chasse s'élancent à la recherche de proies, tous les jours à la même heure. Ces colonnes peuvent se ramifier pour se rejoindre un peu plus loin, formant un maillage serré qui permet de ratisser tout le terrain. Le cliché représente *Dorylus nigricans*, une espèce africaine. © par W.H., Jr. Gotwald avec son autorisation.

ou découpées et dont le poids dépasse 5 mg, sont transportées par une équipe de deux à cinq ouvrières (*figure 6.5*). Dans cette équipe, il y a toujours une ouvrière *sub-major* qui est, on l'a vu, un individu spécialisé dans le portage. Grâce à ses longues pattes, elle peut chevaucher le butin suspendu entre ses membres locomoteurs. Elle se déplace ainsi avec aisance, enjambant ses sœurs plus petites, sans que sa charge ne soit entravée par quiconque. La *sub-major* est toujours en tête de l'attelage. L'équipe est complétée par une (parfois plusieurs) ouvrière toujours plus petite et placée à l'arrière de la proie. Pourquoi la grande devant et la petite derrière ? C'est un problème d'équilibre. Grâce à sa force musculaire, la *sub-major* assure la plus grande partie de la charge. Mais l'endroit par où elle effectue sa prise n'est pas toujours situé au point d'équilibre : la proie peut alors pivoter vers l'avant ou vers l'arrière ... et accrocher une ouvrière du raid. Le rôle de la petite ouvrière de l'arrière ne consiste pas à alléger le poids de la charge, mais à empêcher celle-ci d'osciller dangereusement (Franks *et al.*, 2001). L'ensemble fonctionne à la manière d'un grand bi de la Belle Époque. Sur ces vélos, le danger ne venait pas tant de chavirer d'un côté

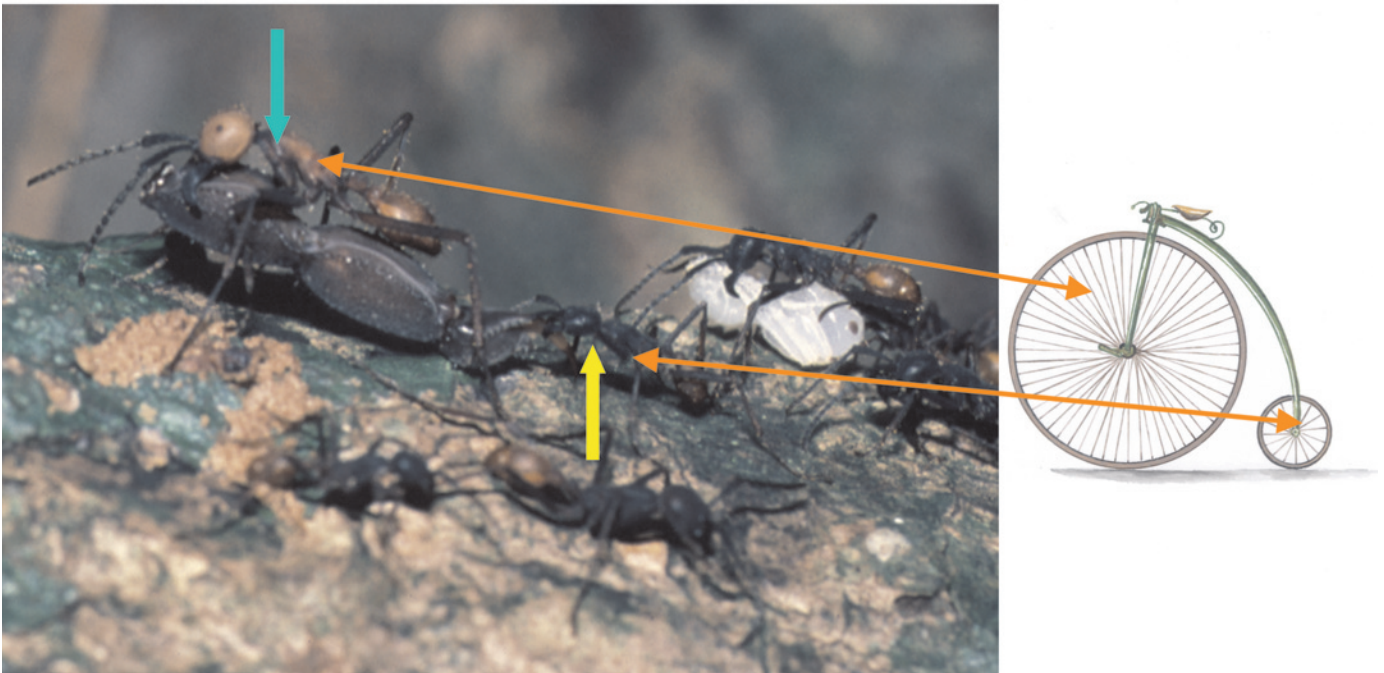


Figure 6.5 ■ *Le travail en équipe et le maintien de l'équilibre.* Les ouvrières *sub-major* de la fourmi légionnaire *Eciton burchelli* ne parviennent pas à ramener seules les plus grosses proies, comme ici un fragment de la queue d'un scorpion. Le travail en équipe s'impose alors. La *sub-major* (flèche bleue), comme à son habitude, chevauche la proie qui se trouve suspendue entre ses pattes. Mais si l'endroit de la prise n'est pas bien centré, la proie peut basculer vers l'avant ou vers l'arrière. C'est alors qu'intervient une (ou plusieurs) ouvrière, qui se place à l'arrière de la proie. Cette ouvrière est toujours de petite taille (flèche jaune). Son rôle essentiel n'est pas de charrier la proie, mais de l'empêcher de basculer vers l'avant ou vers l'arrière. L'équipe fonctionne comme le grand bi de la Belle Époque, la grande *sub-major* représentant la roue avant, alors que la petite ouvrière joue le rôle de la petite roue arrière qui évitait au cycliste de pivoter autour de l'axe de la grande roue. © N. Franks avec son autorisation. In Franks N.R. *et al.*, 2001. *Anim. Behav.*, **62** : 635–642. © 2001 et autorisation de Elsevier.

ou d'un autre (la vitesse de déplacement maintenant l'équipage en ligne), que de culbuter son pilote en avant ou en arrière de l'immense roue. La grande roue avant (la grosse fourmi de tête) dirige le véhicule, la petite roue arrière (la petite fourmi de queue) l'empêche de pivoter vers l'avant ou vers l'arrière. Les frères Michaux n'avaient pas prévu que le principe de leur bicyclette avait été trouvé par d'autres, il y a des millions d'années. Le travail de portage en équipe présente un autre avantage. On a pesé l'ouvrière et sa proie, dans le cas d'un transport individuel, et calculé le rapport des deux éléments. Le même travail a été accompli dans le cas d'un portage collectif. Dans ce dernier cas, le rapport poids des ouvrières/poids de la proie est inférieur à ce qu'il est dans le transport individuel. En d'autres termes, les équipes de fourmis transportent des proies qui, si elles étaient découpées en morceaux, ne pourraient pas être ramenées individuellement par les membres de l'équipe. La performance collective apparaît donc supérieure à la somme des performances individuelles (Franks, 1986).

Un mot encore sur les ouvrières *media*. Elles sont trop faibles pour transporter de lourdes charges. Leur contribution à la récolte prend alors un chemin différent. Elles profitent du dépeçage des proies pour absorber les humeurs qui s'écoulent des blessures. C'est ainsi que la plupart des *media* de *Dorylus molestus* revenant de chasse ont un estomac gorgé d'un liquide jaunâtre, visqueux, issu des humeurs des proies découpées sur place (Gotwald, 1974, 1995).

Les espèces nomades sont certainement les fourmis chasseuses les plus efficaces que l'on connaisse sous les tropiques. Le fait qu'elles existent à la fois en Amérique et en Afrique n'a pas manqué de soulever le problème de leur origine et de leur évolution. Sur ces deux continents, elles présentent exactement les mêmes caractéristiques : une chasse collective, le nomadisme et la présence d'une reine hautement spécialisée. On a longtemps pensé qu'il s'agissait d'un phénomène de convergence évolutive (Gotwald, 1979, 1995). Il n'en est rien. Les données tirées de l'analyse de gènes nucléaires et mitochondriaux montrent que les formes américaines et africaines sont monophylétiques et issues d'un ancêtre commun. Ceci signifie que le syndrome des fourmis nomades existait déjà sous cette forme extraordinairement spécialisée depuis le milieu du Crétacé, à l'époque du Gondwana (Brady, 2003).

Puisque les fourmis nomades Ecitoninae, Aenictinae et Dorylinae sont une réussite écologique en milieu tropical, il n'est pas étonnant que des espèces appartenant à d'autres sous-familles, mais vivant dans des milieux comparables, aient sélectionné quelques-uns de leur mode de vie. C'est particulièrement vrai chez plusieurs

espèces de ponéromorphes : on trouve dans les genres *Megaponera*, *Onychomyrmex*, *Simopelta* ou *Termitopone* quelques-uns des syndromes des véritables fourmis voyageuses (Wilson, 1958 a). L'exemple des *Leptogenys* (Ponerinae) est démonstratif (Maschwitz *et al.*, 1989). En Malaisie, *L. distinguenda* forme des nids temporaires assimilables à des bivouacs. Sa reine est physogastre, sa population dépasse 50 000 individus. Elle émigre souvent et mène des raids de chasse engageant des milliers d'ouvrières. Nomadisme et chasse collective la rapprochent des véritables fourmis voyageuses.

Cerapachys biroi (Cerapachyinae) présente aussi certains aspects du syndrome des fourmis voyageuses (Brady, 2003). La société ne possède que quelques centaines d'individus sans reine et le nid reste fixe. Toutefois, il y a alternance entre une phase de reproduction, au cours de laquelle les ouvrières pondueuses restent dans le nid, et une phase de fourragement, assimilable à la phase de nomadisme, au cours de laquelle elles sortent quotidiennement pour ramener des proies destinées à nourrir les larves (Hölldobler, 1982 ; Buschinger *et al.*, 1989 ; Ravary, 2003). Ce sont les jeunes larves âgées de trois à quatre jours qui, par leur exigence alimentaire, déclenchent le changement de phase (Ravary, 2003).

Les Leptanillinae regroupent moins de 50 espèces. *Leptanilla japonica* est une espèce minuscule, à mœurs souterraines, qui ne compte que très peu d'ouvrières. La reine est de type dichthadiigyne. Le développement du couvain est synchronisé et cyclique. Les ouvrières sont des prédatrices de petits mille-pattes et se déplacent le long de pistes chimiques. Elles ont une nette tendance à changer de nid à la moindre perturbation, ce qui rappelle les migrations des fourmis voyageuses (Masuko, 1990).

Certains syndromes des fourmis nomades se rencontrent aussi au sein de la sous-famille des Myrmicinae. Les raids de chasse de *Pheidologeton diversus* en Malaisie ressemblent à s'y méprendre à ceux des *Aenictus*. La capture des proies résulte d'un phénomène collectif qui permet d'alimenter des colonies énormes comptant 250 000 individus (Moffett, 1984, 1988 a). Il y a bien des changements de nids, mais on ne peut parler de nomadisme. De plus, les sociétés sont fondées de manière indépendante par des reines ailées à leur émergence, ce qui éloigne cette espèce des véritables fourmis voyageuses (Moffett, 1988 b).

1.2.1.2. Fourmis coupeuses de feuilles

Les fourmis coupeuses de feuilles ou fourmis champignonnistes ont un mode de vie très particulier, dont on parlera plus longuement au chapitre 12. Leurs larves

sont nourries avec les fructifications d'un champignon qu'elles cultivent sur un substrat spécial, préparé à partir d'un matériel végétal qu'elles ramènent dans leur nid. Les ouvrières fourrageuses forment donc de longues colonnes de récolte entre le nid et l'arbre qu'elles exploitent. Les fourmis champignonnistes des genres *Atta* et *Acromyrmex* sont parmi les espèces qui présentent le polymorphisme le plus étendu. Chez *Atta cephalotes*, le poids des ouvrières varie de 0,4 à 110 mg, les individus les plus gros pesant 250 fois plus que les plus petits. Il est remarquable de constater que la largeur de la tête augmente plus vite que le poids de l'animal, caractéristique d'une croissance *allométrique*. L'étendue du polymorphisme est identique chez *Atta sexdens*, une espèce que l'on rencontre de l'Argentine au Panama. La mesure de la largeur de la tête constitue un critère facile à mettre en œuvre pour distinguer quatre sous-castes d'ouvrières. Cette largeur varie de 0,6 mm à 5,4 mm. Ce polymorphisme extrême a conduit Wilson (1980) à étudier avec précision le partage du travail qui lui est associé. Pas moins de 29 tâches différentes ont été identifiées, qui vont de la culture du champignon jusqu'à la défense de la société. Ces tâches sont effectuées par des fourmis de taille différente.

Chez *Atta sexdens*, les ouvrières plus petites ont une largeur de la tête proche de 1,0 mm. Elles partagent leurs activités entre les soins apportés au champignon, en particulier le « repiquage » des filaments mycéliens, et les soins apportés aux larves qu'elles nourrissent avec les fructifications microscopiques du champignon. Elles méritent le nom de *jardinières* et *nourrices* (fi-

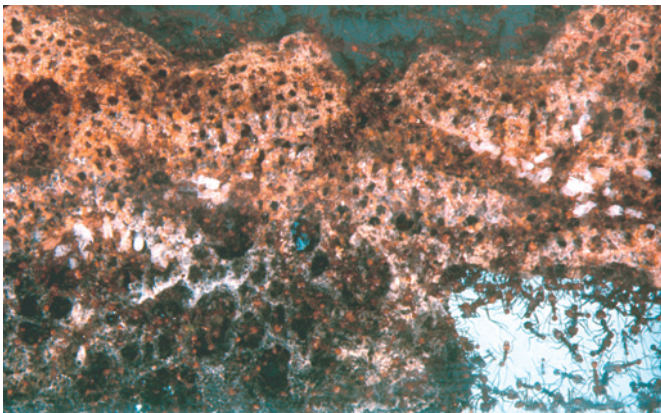


Figure 6.6 ■ Les ouvrières jardinières et nourrices sur le jardin à champignon. Les fourmis « coupeuses de feuilles » réalisent avec un substrat végétal, un « jardin » sur lequel elles cultivent un champignon dont les fructifications servent de nourriture. Ce sont les ouvrières les plus petites du nid, qui cultivent le champignon et alimentent les larves reconnaissables à leur couleur blanche. Cette répartition des tâches est typique des fourmis champignonnistes. © par G. Le Masne avec son autorisation.

gure 6.6). Les ouvrières de petite taille accomplissent aussi un travail très particulier, mais cette fois hors du nid. Lorsque les fourrageuses chargées du transport des feuilles reviennent vers leur société, elles sont parfois la cible d'une mouche parasite. Ce diptère, qui appartient à la famille des Phoridae, pond sur un hôte vivant. L'œuf donnera naissance à un asticot qui dévore la fourmi de l'intérieur, comme on le verra plus longuement au chapitre 9. Or ce parasite doit se poser sur un support, au plus près de la fourmi cible, avant de déposer un œuf à l'arrière de la tête de l'ouvrière. Il s'en prend alors seulement aux ouvrières porteuses d'un fragment de feuille, sur lequel il atterrit pour préparer son attaque. La parade des fourmis chez *Atta colombica* est double. L'ouvrière attaquée peut essayer de mettre en fuite la mouche en agitant ses pattes antérieures et ses antennes. Mais gênée par la feuille, son comportement est souvent inefficace. Rien ne vaut la présence d'un garde du corps. Aussi voit-on une minuscule ouvrière *minor* cramponnée sur le fragment végétal transporté par une ouvrière de taille moyenne. Sa tâche est de faire de grands moulinets à l'aide de ses pattes antérieures et de ses antennes pour dissuader un phoride d'atterrir sur la feuille et donc de pondre sur sa



Figure 6.7 ■ Les fourmis auto-stoppeuses. Lorsque les ouvrières fourrageuses de la fourmi champignonniste *Atta cephalotes* reviennent vers leur nid en portant un fragment de feuille, elles sont parfois attaquées par une mouche parasite qui tente de pondre un œuf sur leur corps. Leur défense est confiée à des ouvrières *minor*, que l'on peut voir perchées sur le fragment végétal. Ces fourmis ont pour fonction, en agitant leurs antennes, d'éloigner le parasite. Les ouvrières *minor* ont été alertées du passage d'une ouvrière chargée, par les stridulations émises par cette dernière. Les vibrations générées par les stridulations sont transmises au substrat et parviennent jusqu'aux pattes des ouvrières *minor*, qui sont ainsi incitées à grimper sur le morceau de feuille. © par F. Rocés avec son autorisation. In Rocés F. et Hölldobler B., 1995. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 37 : 297–302. © 1995 et autorisation de Springer-Verlag.

victime (figure 6.7). Des observations ont montré que la fréquence des ouvrières *minor* postées sur le végétal récolté était corrélée à l'abondance des phorides (Eibl-Eibesfeldt et Eibl-Eibesfeldt, 1967 ; Feener et Moss, 1990). Cette défense représente un coût, puisque les *minor* sont habituellement affectées aux soins au couvain. Mais comment la petite ouvrière peut-elle repérer, dans le flot incessant des ouvrières circulant dans la pénombre de la forêt tropicale, une ouvrière revenant chargée d'un fragment végétal ? Des vibrations semblent en cause. Nous avons vu au chapitre 1 que les ouvrières qui découpent un fragment de feuille strident. Ces stridulations génèrent des vibrations qui cheminent le long du substrat et sont captées par les pattes des congénères. La porteuse de feuille augmente considérablement l'intensité des vibrations quand, après avoir découpé le fragment végétal, elle le manipule pour le disposer convenablement entre ses mandibules en vue du transport. Or, c'est le moment choisi par la *minor* pour grimper sur le morceau de feuille. Roces et Hölldobler (1995) ont d'ailleurs montré que ces minuscules ouvrières sont plus sensibles que leurs sœurs plus grandes aux vibrations. D'autre part, ces mêmes petites ouvrières sont beaucoup plus attirées par une feuille que l'on fait vibrer mécaniquement que par une feuille « silencieuse ». Ce sont les vibrations transmises par la plante qui alertent la *minor* et signalent le passage d'une fourrageuse chargée d'une découpe végétale qu'il convient de convoier afin de la protéger. Les ouvrières *généralistes* sont un peu plus grandes que les *minor*. La largeur de leur tête atteint en moyenne 1,4 mm. Elles restent dans le nid et sont chargées d'une grande variété de travaux, tels que la dégradation des végétaux avant qu'ils ne soient incorporés au jardin. La tête des *fourrageuses* et des *excavatrices* atteint 2,2 mm de large. Ces fourmis de taille moyenne travaillent le plus souvent hors du nid. Elles explorent la végétation et recrutent des compagnes lorsqu'elles ont trouvé une plante appétissante. Leur tête disproportionnée abrite des muscles puissants qui leur permettent de trancher les végétaux avec les mandibules. Elles coupent et ramènent donc au nid les morceaux de feuille (figure 6.8). La dernière catégorie sociale est représentée par les ouvrières *gardiennes*. La largeur de leur tête atteint en moyenne 3 mm. Alors qu'elles sont inactives à l'intérieur du nid pendant leur jeunesse, les plus âgées sortent de la société et protègent le nid contre des agresseurs éventuels. Le polymorphisme étant continu chez les fourmis champignonnistes, la division du travail n'est pas rigoureusement associée à une taille déterminée et un chevauchement des fonctions entre ouvrières de taille voisine est fréquent.

L'exécution des tâches liées à la culture du champignon nécessite donc la présence d'ouvrières dont les tailles sont appropriées à la fonction qu'elles accomplissent.



Figure 6.8 ■ La récolte des végétaux chez les fourmis champignonnistes. Le découpage des feuilles et leur transport vers le nid sont assurés par des ouvrières *fourrageuses* de grande taille. © par G. Le Masne avec son autorisation.

Cette obligation a une conséquence fondamentale sur la manière dont la reine fonde sa société. Il est habituel que lors d'une fondation indépendante, telle que la pratiquent par exemple les fondatrices des fourmis de feu, les premières ouvrières élevées sont d'une taille minuscule (cf. chapitre 4). Chez les fourmis champignonnistes, quand la reine fondatrice laisse le soin de cultiver le champignon aux ouvrières de la première couvaison, on doit trouver obligatoirement un échantillon d'ouvrières capables d'assurer l'ensemble des tâches, depuis la récolte des feuilles jusqu'aux soins à apporter à la culture. La main-d'œuvre doit être équilibrée d'emblée. Elle doit comprendre quelques minuscules *jardinières*, plus des *généralistes* aptes à mastiquer les végétaux avant qu'ils ne soient incorporés au jardin et enfin des *fourrageuses* capables de découper les feuilles sur le terrain. Les observations de Wilson (1983 a), réalisées à la fois sur le terrain et au laboratoire, montrent que la largeur céphalique des ouvrières de la première génération s'étend de 0,8 à 1,6 mm. Cette dernière taille correspond à la taille des ouvrières les plus petites capables de trancher les feuilles. Produire des ouvrières plus grandes serait dangereux, car les ressources énergétiques de la reine fondatrice étant comptées, cela ne pourrait se faire qu'au détriment de la production des représentants d'une autre caste dont la présence est indispensable. Lorsque la société grandit, elles produisent des ouvrières plus petites (largeur de la tête = 0,6 mm) et plus grandes qui pourront fonctionner comme des *gardiennes*. On mesure combien la jeune société est fragile et reste à la merci de la moindre attaque d'une société concurrente, puisqu'elle n'acquiert les grosses ouvrières affectées à la défense que tardivement.

L'activité des ouvrières est modulée selon les besoins de la société. Dans un nid normal, on peut observer que seules quelques ouvrières *fourrageuses* sont effectivement occupées à couper et à transporter des feuilles. La grande majorité de leurs compagnes de même taille stationnent sur l'aire de récolte, apparemment inemployées. Lorsque l'on élimine 90 à 99 p. 100 de l'ensemble des ouvrières *fourrageuses*, dont la largeur de la tête est comprise entre 1,8 et 2,2 mm, on s'attend à ce que le volume des feuilles récoltées chute brusquement. Il n'en est rien, la mobilisation des survivantes qui ne faisaient rien dans l'aire de récolte est totale. De plus, leur activité est multipliée par cinq. La mobilisation de cette force de réserve suffit à compenser la diminution de l'effectif. D'ailleurs, une société ainsi privée de la majorité de ses *fourrageuses* élève autant de couvain qu'une société témoin non manipulée (Wilson, 1983 *b*).

Du fait d'un polymorphisme continu, les ouvrières affectées à une tâche particulière, la récolte par exemple, présentent elles-mêmes une grande variation de taille. Ainsi, chez *Atta cephalotes*, une champignoniste fréquente au Costa Rica, le poids des fourrageuses varie de 1,4 à 32,1 mg, la récolteuse la plus petite pesant 23 fois moins que la plus grande. Ces différences considérables ont un résultat mécanique sur la surface du fragment de feuille récolté. En effet, lors du découpage l'ouvrière fixe ses pattes antérieures sur le bord de la feuille et pivote autour de ce point d'ancrage en actionnant ses mandibules (figure 1.21). On comprend que la surface découpée dépendra étroitement de la longueur des pattes et par conséquent de la taille de la fourrageuse. Les grandes fourrageuses ramènent donc des fragments de feuille sensiblement plus grands que ceux récoltés par les petites fourrageuses. Toutefois, en allongeant ou en repliant ses pattes une ouvrière peut augmenter ou diminuer dans des proportions considérables la surface de la feuille récoltée. C'est pourquoi la charge représente de deux fois jusqu'à six fois sa propre masse (Wetterer, 1991). Des calculs faisant intervenir la distance parcourue (plusieurs centaines de mètres), le temps du trajet (plusieurs heures) et le poids de la charge montrent d'ailleurs que le meilleur rendement énergétique est justement obtenu pour ce rapport des masses de la charge et de l'ouvrière. Mais la qualité d'une feuille, sa valeur énergétique, ne dépend pas seulement de sa surface. Elle dépend aussi de son épaisseur. C'est un facteur que les fourrageuses savent prendre en compte. Quand on leur offre des feuilles de troène de différentes épaisseurs, elles prélèvent des fragments d'autant plus petits que la feuille est plus épaisse (Roces et Hölldobler, 1994). Vaut-il mieux découper de gros fragments, certes plus énergétiques mais au prix d'un temps de transport plus long, ou bien est-il préférable d'accélérer le processus en découplant de menus fragments ? Dans ce dernier cas, la récolteuse

rentrant plus vite au nid pourra recruter plus rapidement de nouvelles fourrageuses. C'est la seconde solution qui est choisie, mais seulement pendant les premières minutes du recrutement. Dès qu'un nombre suffisant de compagnes ont été alertées, les ouvrières augmentent la taille du fragment de feuille. Cette solution permet de mobiliser très vite des renforts et de s'assurer ainsi du monopole de l'arbre visité.

1.2.1.3. Fourmis moissonneuses

« Va voir la fourmi, paresseux ! Observe ses mœurs et deviens sage : elle qui n'a ni magistrat ni surveillant ni chef, durant l'été elle assure sa provende et amasse, au temps de la moisson, sa nourriture ».

Ces lignes extraites des Proverbes de Salomon (Ancien Testament) font manifestement référence aux *fourmis moissonneuses* que leur auteur, considéré comme le plus grand sage d'Israël, avait sans doute eu le loisir d'observer. Ces fourmis que l'on trouve dans plusieurs sous-familles, mais plus spécialement chez les Myrmicinae, utilisent régulièrement des graines pour leur nourriture. Dans l'Ancien-Monde, on les rencontre surtout dans les régions arides du bassin méditerranéen où leurs colonnes de récolte et leurs greniers ont impressionné des auteurs antiques comme Plutarque, Ovide, Virgile ou Pline. Des chambres souterraines peuvent contenir plusieurs hectolitres de graines, si bien qu'un précepte du Talmud des Israélites règle le droit de propriété des graines d'un nid, lequel pouvant se trouver chez un autre cultivateur que le propriétaire du champ moissonné. Pour en revenir à des considérations strictement biologiques, les fourmis moissonneuses sont habituellement considérées comme des prédateurs de graines (Retana et Cerdá, 1994).

Les premières observations scientifiques sont dues à Moggridge (1873). Lors d'un séjour dans le Midi de la France, il observa deux espèces communes, *Messor barbarus*, bien reconnaissable à ses ouvrières *major* pourvues d'une énorme tête rouge, et *Messor structor* moins impressionnante. Il put confirmer les observations de Plutarque, selon lesquelles les ouvrières stockent des graines dans des chambres souterraines (les greniers) pendant l'hiver. Cependant, ces provisions ne sont pas utilisées pendant la mauvaise saison, une période au cours de laquelle les fourmis moissonneuses, comme les autres espèces des régions tempérées ou méditerranéennes, sont inactives car engourdies par le froid. Les réserves trouvent leur utilité au printemps, en permettant aux fourmis qui sortent d'hibernation de s'alimenter alors qu'elles ne trouvent pas encore de graines dans la nature. Moggridge fut par contre plus mal inspiré en reprenant à son compte les affirmations de Plutarque selon lesquelles les fourmis moissonneuses empêchent la germination des graines récoltées en

enlevant soigneusement l'embryon de la graine. Il n'en est rien, du moins pour les granivores du bassin méditerranéen (Delage, 1968). Ce sont en effet uniquement les conditions de récolte et de stockage qui limitent la germination. Les fourmis moissonnent les graines uniquement par temps sec. En les décortiquant, elles éliminent les enveloppes qui sont hygrophiles. Elles s'efforcent de maintenir leurs greniers à l'abri de l'humidité, en les aérant par une remontée de la terre après une période pluvieuse. Au besoin, elles sortent les graines au soleil pour les sécher ou éliminer les graines pourries. C'est d'ailleurs au cours de cette opération qu'elles oublient parfois de récupérer quelques graines qui ne manqueront pas de germer, preuve qu'elles n'ont pas subi un traitement radical. Cette couronne de plantes bien vertes, qui entoure parfois l'entrée du nid, est à l'origine d'une autre erreur commise par Linceum (1862), selon laquelle les ouvrières sèment intentionnellement des graines autour de leur nid afin de récolter des graines ultérieurement. C'est Wheeler (1910 a) qui rétablira la vérité cinquante ans plus tard.

Les ouvrières *major* jouent un premier rôle en relation avec leurs puissantes mandibules. Chez les espèces où le polymorphisme est le plus important, elles broient les graines en petits fragments. Chez les autres moissonneuses, les graines sont travaillées par l'ensemble des ouvrières et surtout les *media*. Elles sont pincées par les mandibules et longuement imprégnées d'une salive, originaire principalement des glandes labiales. Le ramollissement de la graine permet alors à chaque ouvrière d'en prélever un fragment qui sera ingéré, la digestion ayant d'ailleurs débuté à l'extérieur puisque la salive labiale contient des enzymes qui dégradent l'amidon. Chaque ouvrière est obligée de s'alimenter directement, car il n'existe pas d'échanges trophallactiques entre adultes chez ces fourmis (Delage, 1962). Les larves seront nourries par régurgitation d'une glande particulière aux fourmis, la glande postpharyngienne, qui filtre essentiellement des stérols (Barbier et Delage, 1967).

La deuxième spécialisation des *major* est liée à l'activité de récolte. Prenons l'exemple de *Messor pergandei*. Comme les autres granivores, cette moissonneuse affectionne les zones xérophiles, voire désertiques. Elle est très commune dans le sud de la Californie et de l'Arizona, ainsi que dans le désert du Sonora au Mexique. Les nids très profonds contiennent plusieurs milliers d'individus, dont la longueur du corps varie de 3,5 à 8,4 mm, montrant donc un polymorphisme important. Davidson (1978) a montré l'existence d'une division du travail étroitement associée à la morphologie des individus chez cette espèce. *M. pergandei* affectionne particulièrement les grains d'orge. Ces graines

sont concassées par l'expérimentateur puis tamisées à l'aide d'un tamis dont le vide de maille est variable. Il a sélectionné ainsi des fragments de graines de trois dimensions différentes, offerts simultanément aux fourmis. Il apparaît une relation parfaite entre la taille de la fourmi (ou plus exactement la longueur de ses mandibules) et la dimension du fragment de graine choisi. Plus la fourmi est grande, plus elle se spécialise dans la récolte des fragments les plus gros. Le résultat est semblable si l'on analyse la taille des fourmis et celle des graines naturelles entières qu'elles ramènent à leur nid. Un aspect particulièrement intéressant dans le travail de Davidson concerne l'amplitude du polymorphisme de *M. pergandei*, qui se révèle être variable d'une population à l'autre à travers les régions désertiques des États-Unis. Cette amplitude dépend de la concurrence exercée par d'autres espèces de granivores. Quand *M. pergandei* se trouve en situation de quasi-monopole, il élève des ouvrières dans toute l'étendue de la gamme de taille et récolte des graines de toutes dimensions. S'il est confronté à la présence d'un granivore de grande taille, il investit dans l'élevage de fourrageuses de petite taille, ce qui lui permet de récolter plus de graines de petite taille lesquelles sont délaissées par son concurrent. À l'inverse, s'il est confronté à une espèce de petite taille, il investira dans davantage d'ouvrières *major*, ce qui lui permettra de récolter de grosses graines. On voit combien le polymorphisme et la possibilité d'en moduler l'amplitude permettent au granivore de déjouer la compétition de manière à effectuer des récoltes optimales.

La relation polymorphisme – polyéthisme se retrouve bien sûr chez les moissonneuses européennes. Elle est d'autant plus forte que l'amplitude du polymorphisme est étendue, comme cela apparaît quand on compare le poids des graines ramenées par *Messor bouvieri* et *Messor capitatus* (Retana et Cerdá, 1994). Ces deux espèces ont la particularité de posséder des ouvrières *minor* qui ont exactement la même taille. Par contre, le polymorphisme étant beaucoup plus étendu chez *M. capitatus*, les *major* de cette dernière espèce sont bien plus grands que ceux de *M. bouvieri*. De plus, leur tête a subi une croissance allométrique, ce qui les rend encore plus grands. On procède alors à des expériences dites de « cafétéria », au cours desquelles les fourmis peuvent se ravitailler librement dans des coupelles remplies de graines de tailles variables. Alors que les *minor* des deux espèces récoltent des graines de taille comparable, seuls les *major* de *M. capitatus* sont capables de porter des graines de très grande taille. D'ailleurs, si l'on supprime ces ouvrières *major*, les deux espèces transportent des charges identiques. La possession d'ouvrières de grande taille est bien un atout important puisque le nid pourra être alimenté en grosses graines. La relation polymorphisme – polyéthisme peut

toutefois être plus subtile. Ces fourmis granivores ne se contentent pas de ramasser les graines tombées individuellement au sol, mais récoltent aussi les fruits directement sur les plantes. Elles sont également capables de scier les épillets, ce qui permet de ramener plus de 100 graines d'un coup (Bernard, 1971) (figure 6.9). Dans la région de Cordoue, ce sont des fourmis de toutes tailles qui coupent ainsi les inflorescences. Les coupeuses tombent au sol le plus souvent sans lâcher leur charge, si bien qu'au début de la colonne de retour il n'y a pas de spécialisation des porteuses selon le poids de la charge. Mais quand on pèse les fourmis et leur récolte à l'entrée du nid, la corrélation est importante : les petites ouvrières portent des épis de petite taille, alors que les *major* charrient des épis de grande taille. Cela signifie que des échanges entre récolteuses ont lieu sur le chemin de retour de telle sorte que la division du travail est respectée (Reyes-Lopéz et Fernández-Haeger, 2001).

1.2.2. Polymorphisme et transport des liquides

1.2.2.1. Les tankers

Les aliments liquides constituent une part importante du régime alimentaire des fourmis, en particulier au sein des sous-familles des Formicinae et des Dolichoderinae. Ils proviennent principalement des productions sucrées des insectes homoptères, pucerons et cochenilles, (cf. chapitre 14). Les fourmis récoltent aussi en abondance des exsudations végétales. Ces ressources liquides sont à distance du nid, ce qui exige de longs déplacements. Comme pour la récolte des proies, l'objectif est de minimiser les coûts énergétiques du transport pour un rendement optimal. La solution sera identique : un fourragement collectif et coopératif, le polymorphisme s'avérant ici aussi un bon moyen d'optimiser l'opération. Lorsque des ouvrières de la fourmi charpentière américaine *Camponotus pennsylvanicus* ont découvert une colonie de pucerons, l'exploitation de leur production alimentaire se fait sur la base d'une spécialisation des sous-castes ouvrières. Les plus petites, dont la tête a une largeur de 1 à 2 mm, fonctionnent comme gardiennes de la colonie de pucerons, la protégeant de ses parasites. Ce sont elles également qui sollicitent les homoptères et obtiennent les gouttes de miellat. Elles s'empressent de donner ces gouttes alimentaires à des ouvrières *major*, dont la largeur de tête varie de 2 à 3 mm. Ces grandes ouvrières, qui sont incapables du fait de leur taille de solliciter efficacement les pucerons, sont spécialisées dans le transport. Elles se comportent en véritables *tankers* qui font des va-et-vient entre la colonie de pucerons et leur nid (Fowler, 1985). Comme elles emmagasinent cinq à six fois plus de jus sucrés que ne peuvent le faire les *minor*, le poly-



Figure 6.9 ■ Les fourmis granivores ou moissonneuses. Les fourmis moissonneuses sont très actives dans les biotopes xérophiles. Elles ramassent souvent les graines au sol, mais peuvent augmenter l'efficacité de la moisson en détachant directement les graines des inflorescences, ou même en sciant les épillets. *Messor sanctus*, que l'on voit ici à l'œuvre, est fréquente en région méditerranéenne. © par D. Gourdin avec son autorisation.

morphisme s'avère encore une excellente solution en matière d'économie d'énergie.

À la différence de *Camponotus pennsylvanicus*, *C. gigas* présente un polymorphisme pratiquement discontinu avec des ouvrières *minor* et des ouvrières *major*. Ces dernières constituant une caste de défenseurs, les autres tâches sont confiées aux ouvrières *minor*. Cette fourmi peut atteindre 3 cm de long, et est une des plus grandes de la faune mondiale. On la trouve dans les forêts tropicales de l'Asie du Sud-Est, où elle forme de gigantesques colonies formées de 10 à 20 nids indivi-

duels reliés entre eux par des pistes. Il n'y a qu'une seule reine qui occupe un nid central, dans lequel se trouve la majorité du couvain. Cette *structure polydomique*, plutôt rare chez les espèces monogynes, a permis à Pfeiffer et Linsenmair (1998) d'effectuer des observations intéressantes. Cette fourmi nocturne fourrage dans la canopée des arbres, le miellat des homoptères constituant 80 à 90 p. 100 de son alimentation. Pour mieux les suivre, les chercheurs les ont amenées à circuler sur un réseau de pistes long de 430 mètres construit à l'aide de perches de bambou reliant les nids et les arbres. Comme pour *C. pennsylvanicus*, il existe un polyéthisme lié au polymorphisme. Au sein des ouvrières *minor*, ce sont les plus petits représentant de la sous-caste qui collectent le miellat et le ramènent vers les nids périphériques. Ces derniers n'étant jamais très loin des colonies de pucerons, la distance parcourue par les ouvrières *collectrices* sera de l'ordre de quelques mètres seulement. Par contre, les nids périphériques sont parfois éloignés de 60 mètres du nid central où se trouve le couvain à nourrir. Le transport du miellat qui a été stocké temporairement dans les nids périphériques est confié aux plus gros représentants des ouvrières *minor*. Ces *transporteuses* pèsent environ 150 mg contre 130 mg pour les ouvrières *collectrices*. Bien qu'elles ne soient que 1,16 fois plus lourdes que les *collectrices*, elles peuvent néanmoins stocker dans leur jabot cinq fois plus de liquide que leurs sœurs plus petites. Or, en se déplaçant, à charge égale, une grosse fourmi dépense moins d'énergie par unité de poids qu'une petite fourmi et le coût du transport diminue quand la charge augmente (Nielsen *et al.*, 1982). Le choix d'utiliser de plus grosses ouvrières pour assurer le transport à longue distance est donc judicieux. Mais il y a encore mieux. Une hypothèse classique en écologie, connue sous le terme de « *central place foraging theory* », suggère que l'énergie recueillie sous forme d'items alimentaires doit être proportionnelle à la longueur du trajet effectué. En d'autres termes, un animal qui effectue de longs trajets doit être plus sélectif dans son choix et ramener au nid les items de plus forte valeur énergétique. C'est précisément ce qui a été observé chez *C. gigas*. Les *transporteuses* qui assurent le transbordement du miellat des nids périphériques les plus éloignés sont plus grandes que celles qui effectuent cette même tâche à partir de nids plus proches du nid central. Ce résultat est d'autant plus remarquable qu'il est rare chez les fourmis. D'autres mesures, réalisées chez des moissonneuses, montrent que si des gains énergétiques sont obtenus par l'utilisation de grosses ouvrières pour le transport, l'hypothèse du « *central place foraging* » n'est pas toujours vérifiée : la taille des ouvrières *transporteuses* de *Pogonomyrmex californicus* (Bailey et Polis, 1987) ou de *Messor bouvieri* n'augmente pas avec la distance (Willott *et al.*, 2000).

Les ouvrières *major* de la fourmi tisserande *Oecophylla smaragdina* sont moins spécialisées, puisqu'elles sont affectées à la fois à des tâches de fourrage, au cours desquelles elles récoltent des liquides sucrés et des proies animales, et de plus elles assurent le gardiennage du nid. Mais l'important est qu'elles s'activent hors du nid alors que les ouvrières *minor* restent à l'intérieur pour s'occuper des larves. Cette répartition spatiale a une conséquence importante : comme nous l'avons vu au chapitre 4, l'espérance de vie des *major* est inférieure à celle des *minor*.

1.2.2.2. Les bonbonnes

Une fois ramenée au nid, il peut être avantageux de stocker la nourriture. Si cela semble relativement aisé pour des graines qu'il suffit de conserver au sec dans des greniers, la situation est délicate pour des liquides. Certaines ouvrières ont la possibilité de se transformer en d'étranges organismes, conservant pour un temps plus ou moins long de la nourriture liquide un peu à la manière d'une bonbonne ou d'une outre. L'exemple le plus célèbre concerne les *fourmis à miel* appartenant au genre *Myrmecocystus*, que l'on trouve dans les déserts de l'Arizona, du Colorado ou du Mexique (McCook, 1882). *Myrmecocystus hortideorum* possède des ouvrières bonbonnes dont le gastre atteint la taille d'un grain de raisin. Ces individus pèsent alors en moyenne plus de 640 mg, soit 50 à 100 fois plus qu'une ouvrière normale (Conway, 1990). Leur abdomen est parfaitement sphérique, les sternites et les sclérites abdominaux apparaissant comme des îlots noyés au milieu d'une fine membrane (*figure 6.10*). Les individus réservoirs se déplacent avec difficulté et sont souvent suspendus au plafond des chambres du nid (*figure 6.11*). Les fourmis à miel sont un nouvel exemple de polyéthisme lié au polymorphisme, puisqu'il s'agit le plus souvent d'ouvrières de grande taille et encore jeunes, ce qui autorise l'extension des membranes intersegmentaires. Les pluies sporadiques qui arrosent ces déserts avec parcimonie favorisent la brusque poussée de la végétation et l'apparition fugace d'homoptères opportunistes. C'est alors que les fourmis bonbonnes emmagasinent des liquides sucrés fournis par les pucerons et véhiculés par des ouvrières fourrageuses. Plus tard, lors des épisodes de sécheresse, ces liquides seront distribués aux compagnes du nid à l'occasion de trophallaxies (*figure 6.12*). Ces fourmis sont même recherchées par l'homme : dans les déserts australiens les fourmis à miel constituent une friandise pour les aborigènes. La conservation des jus sucrés, dans l'estomac, sans qu'ils fermentent, fait appel à des mécanismes physiologiques encore inconnus. Selon la nature de l'aliment emmagasiné, la fourmi-réservoir prendra une couleur particulière : claire si elle stocke de l'eau, laiteuse si elle contient des gouttelettes huileuses prove-

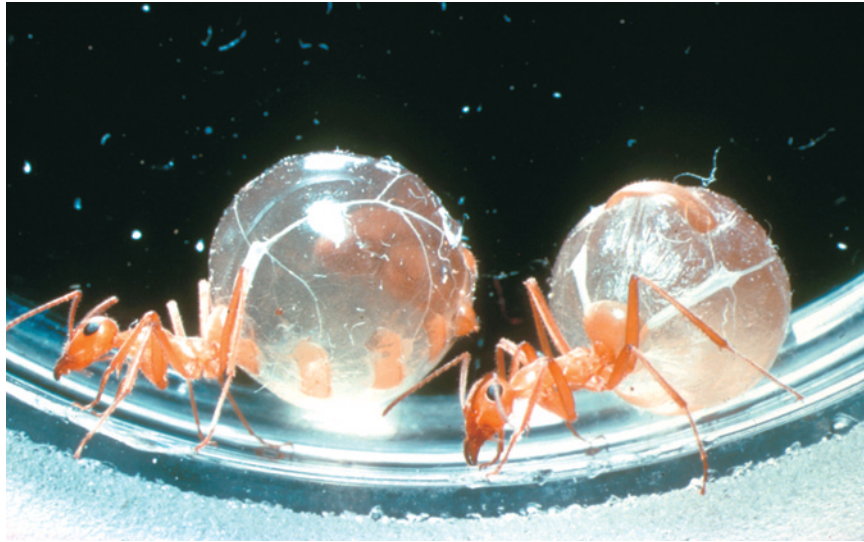


Figure 6.10 ■ *Le stockage des jus sucrés.* Sous les climats rudes des régions semi-désertiques, les sources de nourriture sont fugaces. Après un épisode pluvieux, la végétation pousse spectaculairement, ce qui favorise la croissance des colonies de pucerons. Les fourmis du genre *Myrmecocystus* profitent de cette manne pour stocker le miellat, en transformant quelques individus en réservoirs vivants. Leur abdomen devient sphérique sous la pression des jus sucrés, les tergites et les sternites apparaissant comme des îlots noyés dans les membranes intersegmentaires distendues. © par J. Conway avec son autorisation.

nant de l'ingestion de proies animales, et surtout ambrée si elle accumule du fructose et du glucose provenant du nectar des fleurs ou du miellat des pucerons (Conway, 1977, 1990).

Les fourmis bonbonnes se trouvent aussi chez plusieurs espèces présentant un dimorphisme complet au sein de la caste ouvrière, où cohabitent des *minor* et des *soldats*. Comme leur nom l'indique, ces derniers ont essentiellement des fonctions défensives, mais il n'est pas rare qu'ils fonctionnent aussi pour stocker provisoirement des liquides nourriciers, prenant alors par emprunt à la terminologie anglo-saxonne le nom de « *replete* ». C'est par exemple le cas de *Pheidole pallidula* où les soldats peuvent fonctionner comme repletes (Lachaud *et al.*, 1992). Ils restent à l'intérieur du nid et abandonnent tout comportement défensif. Leur abdomen est dilaté et leur poids sec est double de celui des soldats à fonction défensive. L'analyse des réserves alimentaires montre qu'elles sont essentiellement formées de lipides, qui constituent environ 60 p. 100 de leur poids sec. Par contre, à la différence des *Myrmecocystus*, elles sont plutôt pauvres en carbohydrates. Les lipides étant métabolisés avec lenteur, on peut penser que les repletes fournissent de l'énergie à leurs congénères pendant la période d'hibernation. On a d'ailleurs pu mesurer leur influence sur la survie des ouvrières : il suffit d'ajouter un replete à des groupes formés de 20

minor ou de 20 soldats soumis à une diète hydrique pour augmenter considérablement la survie de ces groupes. Les *Pheidole* japonais possèdent aussi des repletes (Tsuji, 1990 *b*).

Les fourmis bonbonnes existent également dans des régions à climat contrasté. *Proformica longiseta* est une espèce d'altitude que l'on rencontre dans la Sierra Nevada espagnole. S'il y fait très froid l'hiver, l'été est très chaud. Les fonctions de stockage de la nourriture ne sont pas limitées aux ouvrières les plus grosses, même si les *major* deviennent plus facilement repletes que les *minor* (Fernández *et al.*, 1994). En France, sans que les conditions climatiques soient aussi extrêmes, les *Proformica ferreri* du massif de la Sainte-Baume possèdent aussi des fourmis bonbonnes (Bernard, 1975). Les nids sont localisés dans les pentes sommitales karstiques les plus exposées au mistral, ce qui les rend extrêmement arides. *Proformica nasuta* fréquente dans les Alpes-Maritimes un biotope comparable (Stumper 1961).

Le rôle des repletes peut prendre des aspects inattendus. Chez la fourmi du Pharaon *Monomorium pharaonis*, les reines obtiennent leur nourriture des sécrétions labiales et anales émises par les larves du dernier stade. Lorsque l'on éloigne ces larves, la production d'œufs s'arrête au bout de 24 heures, sauf si des ouvrières re-

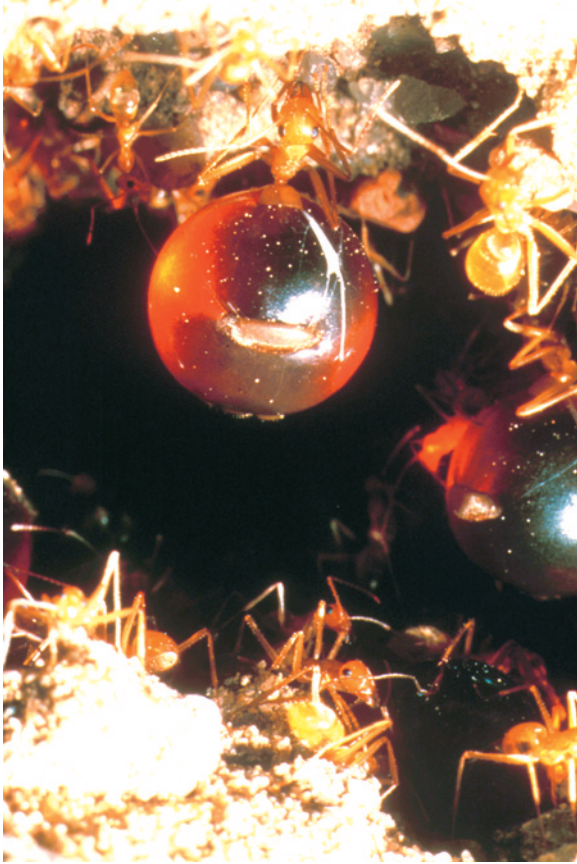


Figure 6.11 ■ *Les fourmis à miel.* Les ouvrières des fourmis à miel, *Myrmecocystus mexicanus*, transformées en véritables bonbonnes, s'accrochent au plafond de leur nid par les pattes. Elles sont transformées en réservoirs destinés à alimenter les congénères en période de sécheresse. © par J. Conway avec son autorisation.

plettes sont présentes. Ces replettes sont de préférence de jeunes ouvrières qui stockent le surplus des sécrétions larvaires. Elles restituent le contenu de leur jabot aux reines, qui peuvent maintenir leur ponte à un niveau convenable pendant plusieurs jours. Les replettes fonctionnent un peu à la manière d'un organisme tampon en nourrissant les reines le temps nécessaire à l'élevage de nouvelles larves (Borgesen et Jensen, 1995 ; Borgesen, 2000).

1.2.3. Le polymorphisme et les fonctions défensives

La défense de la société est une activité vitale, qui atteint chez les fourmis un degré de complexité au moins égal aux autres activités sociales. La sécurité du nid et de ses habitants est confiée à une sous-caste d'individus présentant une morphologie adaptée à leur fonction. Les défenseurs sont toujours les individus les plus grands de leur société. Souvent, la courbe des tailles est



Figure 6.12 ■ *Les échanges trophallactiques des fourmis à miel.* Quand les compagnes ont besoin de nourriture, une ouvrière bonbonne de *Myrmecocystus mexicanus* regagne le plancher d'une chambre. Ouvrant largement ses mandibules, elle offre une goutte trophallactique à une congénère affamée dont l'abdomen a une taille normale. © par C. Conway avec son autorisation.

continue et l'on passe progressivement de l'ouvrière *minor* à l'ouvrière *media*, puis à l'ouvrière *major*. De très bons exemples de ce polymorphisme continu se rencontrent chez les fourmis coupeuses de feuilles où les gardiennes sont des ouvrières *major*, mais aussi chez les fourmis nomades dont les défenseurs ont une morphologie spectaculaire.

Les mandibules des fourmis nomades d'Amérique et d'Afrique présentent un développement extraordinaire. Les *Eciton* du Nouveau-Monde possèdent des mandibules recourbées en une sorte de crochet, dont la vue suffit à dissuader quiconque de taquiner leur propriétaire (*figure 6.13*). La force des mandibules est telle, que les Indiens de la forêt amazonienne utilisaient ces ouvrières *major* pour suturer des plaies. Une fois les lèvres de la blessure rapprochées par la morsure d'un soldat, il ne restait plus qu'à attendre la cicatrisation en gardant la tête de la fourmi en place, les mandibules s'étant refermées par un mouvement réflexe ! Il se peut d'ailleurs que la tête de ces fourmis contienne un principe antiseptique, car la plaie ne s'infecte pas. Leur fonction défensive est apparente quand on éventre un bivouac. En réponse à la perturbation, les ouvrières *major* se regroupent autour de la reine afin d'assurer sa protection.

Les mandibules des ouvrières *major* des *Dorylus* africains ne sont pas en reste. Postées le long des colonnes de chasse ou d'émigration, ces ouvrières prennent une posture de défense caractéristique. Dressées sur leurs pattes, la tête relevée, elles font vibrer leurs antennes et claquer leurs mandibules (*figure 6.14*). Après un tour de garde qui varie de quelques secondes à plus d'une



Figure 6.13 ■ L'ouvrières major de la fourmi légionnaire *Eciton burchelli*. La défense des sociétés de fourmis peut être confiée à une sous-caste morphologique, armée de mandibules redoutables. Celles de cette fourmi nomade des forêts tropicales américaines sont recourbées en crochets impressionnants, capables de percer la peau des mammifères. © par N. Franks avec son autorisation.



Figure 6.14 ■ L'ouvrières major de la fourmi nomade *Dorylus gerstaeckeri*. Les mandibules des ouvrières major de cette fourmi voyageuse africaine contribuent efficacement à la protection des colonnes de chasse ou d'émigration. Leur propriétaire se poste en flanc-garde, la tête relevée, les antennes vibrantes. Faisant claquer ses mandibules, il dissuade quiconque d'interrompre le flot des ouvrières. © par W.H., Jr. Gotwald avec son autorisation. In Gotwald W.H., Jr. 1995, *Army Ants. The Biology of Social Predation*. © 1995 et autorisation de Cornell University Press.

heure, les *major* se fondent dans la colonne tandis que d'autres prennent leur place. L'effet dissuasif est efficace et le cheminement des colonnes s'effectue en toute sécurité. Le positionnement des ouvrières *major* n'est d'ailleurs pas le fruit du hasard. Leur nombre est plus important là où les risques de prédation sont plus élevés. On sait par exemple que les chimpanzés se nourrissent volontiers des fourmis nomades africaines. En coupant une branche souple qu'ils effeuillent, ils fabriquent un véritable outil qu'ils plongent dans le nid ou dans le flot des ouvrières d'une colonne. Les fourmis, excitées par la perturbation, s'accrochent à cette baguette. En faisant glisser la baguette entre les doigts d'une main, le singe récupère une poignée d'ouvrières qu'il porte immédiatement à sa bouche (Goodall, 1986). Bien sûr, le chimpanzé évite le contact des *major* et de leurs morsures. Ces derniers se positionnent alors plus fréquemment à proximité du nid où se trouve la reine, dont la disparition serait dramatique pour la société. Ils se postent également en plus grand nombre le long des pistes aériennes, alors qu'ils sont moins nombreux quand la piste chemine dans une tranchée plus ou moins couverte (Braendle *et al.*, 2003). La distribution spatiale des ouvrières *major* est donc clairement adaptative chez les fourmis nomades.

Le sommet de l'évolution en matière de défense est atteint chez quelques genres de fourmis où l'on trouve deux castes neutres, totalement différentes morphologiquement : à côté de petites ouvrières dont l'activité reste « traditionnelle », c'est-à-dire tournée vers l'éle-

vage des larves et la récolte de la nourriture, on rencontre des *soldats*. Leur morphologie, encore plus que chez les *major*, est adaptée à leur fonction, qui est de défendre la société. Ce n'est d'ailleurs que quand il existe une discontinuité très forte au niveau de la distribution des fonctions que l'on rencontre une telle discontinuité morphologique aboutissant à ce dimorphisme complet. Il n'existe alors aucun intermédiaire morphologique entre les ouvrières *minor* et les soldats (figure 6.15). L'évolution a fait apparaître ces soldats de manière indépendante dans au moins une espèce des sept genres suivants : *Acanthomyrmex*, *Colobopsis*, *Oligomyrmex*, *Cephalotes* (anciennement *Zacryptocerus*), *Pheidole*, *Pseudolasius* et *Zatopinoma* (Wilson, 1953). Les soldats se reconnaissent très facilement à leur tête énorme, disproportionnée par rapport au reste du corps. La raison est simple : ce n'est pas le cerveau qui l'encombre, mais la masse des muscles attachés aux mandibules. Ces dernières sont des armes redoutables capables de broyer ou de déchiqueter. Selon les espèces, les soldats représentent 5 à 15 p. 100 de l'ensemble des neutres. Ils résultent de l'élevage de larves suralimentées en particulier grâce à une nourriture riche en protéines. Par de nombreux caractères les soldats sont plus proches de la caste royale que de celle des ouvrières (Baroni Urbani et Passera, 1996 ; Baroni Urbani, 1998).



Figure 6.15 ■ La division du travail et les soldats. Chez un petit nombre d'espèces, le polymorphisme des neutres n'est plus continu, mais devient discontinu. Il n'y a plus d'individus *media*, et seuls restent en présence des ouvrières *minor*, chargés des travaux internes (soins aux larves) et externes (récolte de la nourriture) et des *soldats* à la tête disproportionnée. Ces derniers, comme ici chez l'espèce méditerranéenne *Pheidole pallidula*, ne participent qu'aux actions de défense, grâce à leurs mandibules mues par des muscles puissants qui occupent toute la capsule céphalique. © par L. Passera.

Les soldats ont un répertoire d'activités assez réduit, puisqu'ils s'investissent essentiellement dans les conflits. Ils passent beaucoup de temps, immobiles à l'intérieur du nid, surveillant son entrée. Ce sont les ouvrières qui les tireront de leur passivité lorsque le besoin s'en fait sentir, et ceci selon des stratégies qui dépendent de la pression exercée par le compétiteur.

Pheidole dentata illustre bien ce phénomène. La réponse de la colonie est adaptée au danger que constitue pour cette espèce les représentants d'une fourmi de feu, *Solenopsis geminata* (Wilson, 1976 a). Cette espèce occupe le même habitat et exploite les mêmes sites de nidification que *P. dentata*. La compétition est très vive entre les deux fourmis. Tandis que les ouvrières du *Pheidole* vaquent à leurs occupations de récolte, l'ouverture de leur nid est surveillée en permanence par quelques soldats. Si une ou deux ouvrières de la fourmi de feu s'aventurent dans le pré carré d'un nid de *Pheidole*, elles rencontrent obligatoirement des ouvrières résidentes. Ces dernières se précipitent vers leur nid en laissant traîner l'abdomen sur le sol, ce qui a pour effet de laisser s'écouler une phéromone de piste et de recrutement. Des ouvrières et des soldats du *Pheidole*, aler-

tés par cette phéromone, sortent alors du nid et se portent à la rencontre de l'ennemi. Les soldats s'emparent des ouvrières de *Solenopsis* et les taillent en pièces. Si l'attaque est portée par un plus grand nombre d'ouvrières *Solenopsis*, la stratégie est différente. Les ouvrières du *Pheidole* ne prennent plus le temps de tracer une piste de recrutement. Tandis que quelques-unes s'empoignent avec les *Solenopsis*, les autres s'engouffrent dans leur nid. Cette manœuvre laisse le champ libre aux *Solenopsis* qui s'approchent très près de l'ouverture du nid, où elles rencontrent inmanquablement les soldats gardiens *Pheidole*. Plus les *Solenopsis* s'approchent du nid des *Pheidole* et plus la densité des défenseurs sera grande. D'autres soldats sortant du nid tout proche, la défense est très serrée et elle ne laisse aucune chance aux envahisseurs. Lorsque l'attaque des *Solenopsis* est massive, certains parviennent à pénétrer dans le nid. Le danger devient si grand pour les *Pheidole* que les petites ouvrières quittent en masse leur nid en emportant entre leurs mandibules les œufs et les larves. La reine suit le mouvement et déserte le nid à son tour. Les ouvrières, le couvain et la reine ainsi à l'abri, les soldats *Pheidole* se battent vigoureusement. S'ils parviennent à l'emporter, les ouvrières et la reine regagneront leur logement. De nombreuses ouvrières *Pheidole* participent aussi aux combats. Mais leurs mandibules sont trop faibles pour sectionner les appendices de leur ennemi. Elles se contentent d'immobiliser ce dernier en se cramponnant à ses pattes et ses antennes jusqu'à l'arrivée d'un soldat. C'est ce dernier qui, d'un coup de ses mandibules, sectionnera le *Solenopsis* là où il est le plus fragile, au niveau du pétiole (figure 6.16). Le cou est aussi une cible privilégiée et la décapitation est fréquente (Detrain et Pasteels, 1992).

Il est important de noter que les ouvrières de *Pheidole* ne tracent de piste de recrutement à l'intention de leurs soldats que dans le cas de l'intrusion d'un tout petit nombre de *Solenopsis*. Il est en effet essentiel d'anéantir l'invasion à son tout début, avant même que les premières ouvrières *Solenopsis* ne tracent elles-mêmes une piste de recrutement à l'intention de leurs congénères. Les sociétés de *Solenopsis* dépassent 100 000 individus et si elles sont informées par leurs éclaireurs de la présence d'un nid de *Pheidole*, ce dernier est condamné, car inférieur numériquement. Si le nombre d'envahisseurs est important, mieux vaut alors compter sur la garde rapprochée des soldats veillant à l'entrée du nid, voire sur la fuite. Ces stratégies différentes peuvent être reproduites au laboratoire. Une seule ouvrière *Solenopsis* écrasée sur l'aire de fourrage des *Pheidole* détermine les ouvrières résidentes à tracer la piste de recrutement. À l'inverse, si l'expérimentateur écrase une centaine de *Solenopsis*, les *Pheidole* du voisinage s'enfuient sans déposer de phéromone.

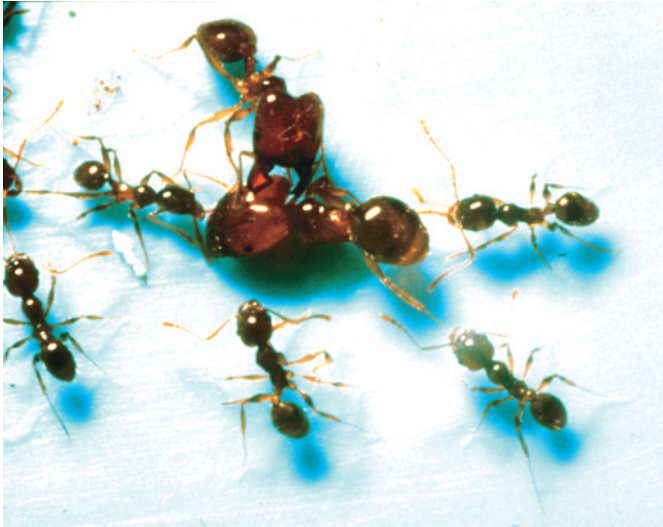


Figure 6.16 ■ La technique de combat chez les *Pheidole*. Lorsque deux sociétés de *Pheidole* viennent à se combattre, chaque caste de neutres, les ouvrières *minor* et les soldats, emploie une technique différente. Les ouvrières *minor*, du fait de leurs faibles mandibules, ne peuvent infliger de blessures aux soldats ennemis. Elles les immobilisent en les saisissant par les appendices. Un soldat allié s'approche alors, mandibules ouvertes, et coupera l'adversaire en deux, en le cisillant au niveau du pétiote qui est la partie la plus fragile du corps. Il s'agit d'un travail d'équipe, chaque caste accomplissant une sous-tâche particulière. © par L. Passera.

La présence de soldats est indispensable chez des espèces comme les *Pheidole*, dont les ouvrières sont très petites, fragiles, porteuses de mandibules qui sont des outils et non des armes. De plus, l'aiguillon des *Pheidole*, bien qu'elles appartiennent à la sous-famille de Myrmicinae, est réduit et non vulnérant. Ces espèces sont donc dans l'obligation d'entretenir une caste de défenseurs. La présence de soldats, leur nombre, et plus précisément la valeur du caste ratio à l'intérieur d'une société, reflète les besoins des colonies dans un environnement déterminé. C'est ce que Wilson (1971 a) et Lumsden, 1982) ont appelé la théorie de la *démographie adaptative*. Selon ce concept théorique, le nombre de soldats dans une colonie doit refléter les risques qu'elle encourt. Ces risques sont de deux ordres : la présence de prédateurs et, surtout, la présence de compétiteurs. On doit toutefois convenir qu'il existe encore peu de données démontrant que les sociétés ajustent le nombre de leurs défenseurs aux contraintes environnementales. Hasegawa (1997) a manipulé au laboratoire le nombre des soldats qui défendent les entrées des nids de *Colobopsis nipponicus*. Le meilleur rendement, estimé en pesant le couvain élevé, est obtenu lorsque les sociétés expérimentales possèdent

20 p. 100 de soldats. C'est d'ailleurs ce chiffre que l'on rencontre dans les sociétés adultes naturelles.

Les observations de Yang *et al.* (2004) sont plus convaincantes car elles montrent que le nombre des défenseurs varie dans la nature, selon le degré de compétition auquel est soumise la fourmilière. Le matériel biologique est constitué par l'espèce américaine *Pheidole morrisi*. En Floride, cette fourmi recherche les mêmes sources alimentaires que plusieurs espèces du genre *Solenopsis*, connu pour sa pugnacité. Les sociétés de *Pheidole* possèdent alors une moyenne de 16 p. 100 de soldats. Dans les états de Caroline du Nord et de New York, la compétition est plus faible car les *Solenopsis* y sont plus rares. Les colonies de *Pheidole* réduisent le nombre de leurs défenseurs à 10 p. 100 en moyenne. La production et le maintien des soldats est un processus fort coûteux en termes d'énergie. La larve qui est à leur origine est deux ou trois fois plus grosse que celle d'une ouvrière et elle exige une alimentation conséquente. Les soldats adultes, on l'a déjà dit, ont un répertoire comportemental réduit. Sauf circonstances exceptionnelles, ils ne participent pas au nourrissage des larves, ce qui ne les empêche pas de quémander de la nourriture. Les sociétés de *P. morrisi* de Floride assurent une production conséquente de soldats, en réduisant la taille de leurs ouvrières *minor*, ce que ne font pas les sociétés de Caroline du Nord qui élèvent un moins grand nombre de soldats (Yang *et al.*, 2004).

Les compétiteurs les plus redoutables pour une société sont des sociétés étrangères de la même espèce, puisqu'elles utilisent les mêmes abris pour édifier leur nid et recherchent une nourriture identique aux mêmes endroits et aux mêmes moments. C'est peut-être dans cette situation de compétition que l'ajustement du caste ratio se réalise avec le plus de facilité. Dans ce contexte, les expériences réalisées sur *Pheidole pallidula* apportent un solide argument en faveur de la théorie de la démographie adaptative (Passera *et al.*, 1996). Des colonies de *P. pallidula*, une espèce commune dans la France méridionale, sont soigneusement « désarmées » en supprimant les soldats. On oblige ensuite les ouvrières de ces sociétés à se rendre dans leur aire de récolte en empruntant un étroit couloir commun à deux sociétés. Ce couloir est partagé dans le sens de la longueur par un grillage à mailles fines ou par une cloison pleine (figure 6.17). Dans le premier cas, les ouvrières perçoivent la présence d'étrangères hostiles par les frôlements des antennes à travers les mailles du grillage, mais ce dernier interdit tout combat. Le stress résultant de la présence d'un compétiteur est permanent. Dans le second cas, la cloison pleine empêche tout contact, les deux colonies ignorant totalement la présence d'un compétiteur. De telles sociétés « désar-

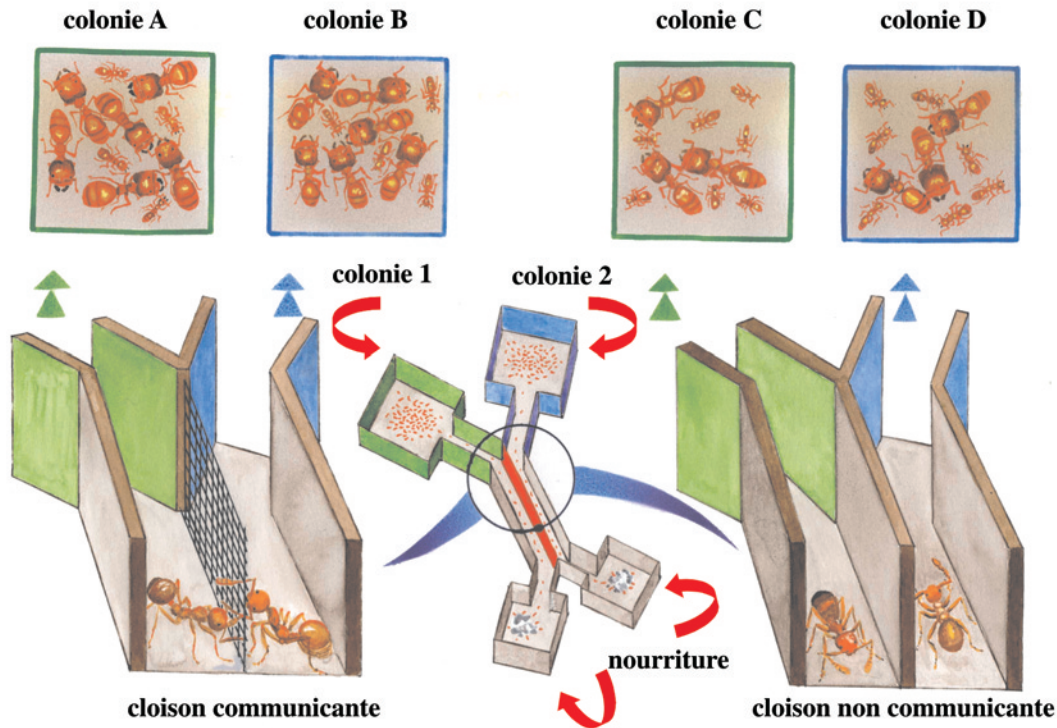


Figure 6.17 ■ *L'ajustement du nombre des soldats.* Les fourmis sont parfois capables d'ajuster le nombre de soldats aux risques potentiels encourus. Deux sociétés étrangères de *Pheidole pallidula* (verte et bleue) sont amenées à gagner leur aire de fourrageur en empruntant un couloir séparé en deux parties suivant sa longueur. Quand la cloison est faite d'une paroi grillagée permettant des échanges antennaires (schéma de gauche), les deux sociétés sont informées d'un danger potentiel. En quelques semaines, elles élèvent un surplus de soldats (colonies A et B). Dans le schéma de droite, la cloison est transparente, mais ne laisse pas passer les odeurs. Les sociétés C et D n'augmentent pas le nombre de leurs soldats. D'après Passera L. *et al.*, 1996. *Nature*, 379 : 630–631.

mées » élèvent de nouveaux soldats à partir des larves issues de la ponte royale. C'est un processus de longue haleine, les premiers soldats adultes ne faisant leur apparition qu'après 50 jours de soins. Mais il est remarquable de constater que dans les sept semaines qui suivent l'émergence du premier soldat, les colonies soumises à un stress permanent élèvent deux fois plus de combattants que leurs homologues cheminant paisiblement dans leur couloir. Les sociétés menacées, même virtuellement, dans leur approvisionnement investissent dans une caste qui leur permettra de faire face à d'éventuels combats. Une décision comportementale (la suralimentation des larves pour en faire des soldats) a été prise en mesurant un risque vital pour la colonie, alors que le résultat effectif ne sera visible que des semaines plus tard. Il semble bien que le pourcentage exact de soldats que les sociétés acceptent d'élever dépend des conditions rencontrées dans l'environnement. Élever et entretenir trop de soldats dans un environnement pacifique est un gaspillage énergétique qu'il

est bon d'éviter. À l'inverse, le désarmement total fait courir un tel risque qu'il n'est pris par aucune société.

Les soldats de quelques espèces de fourmis peuvent remplir des fonctions défensives, mais de manière beaucoup plus pacifique. C'est le cas des soldats de plusieurs espèces de *Cephalotes*, un genre néotropical riche de plus de 130 espèces (de Andrade et Baroni Urbani, 1999). Ces fourmis arboricoles sont particulièrement bien protégées contre leurs prédateurs. Leurs téguments sont extrêmement durs et portent des épines qui rendent leur capture difficile, même pour des vertébrés. Les antennes sont protégées par des carènes frontales sous lesquelles elles se dissimulent, ce qui leur a valu le nom de fourmis *chaperonnées*. Elles peuvent même fuir en courant à reculons ! Comme chez les *Pheidole*, on trouve à côté des ouvrières des soldats pourvus d'une tête disproportionnée. De plus, chez certaines espèces, la tête porte un *disque céphalique* en forme de bouclier, qui peut être considéré comme une

expansion des carènes frontales. Ce disque fait en quelque sorte office de porte, car les soldats obturent avec lui le trou d'entrée du nid. Il peut aussi être utilisé à la manière de la lame d'un boteur pour faire reculer l'assaillant chez *Cephalotes varians* (Wilson, 1976 b).

Le blocage de l'accès au nid, un comportement résultant d'une adaptation morphologique remarquable, a été décrit pour la première fois par Santschi (1919) sous le nom de *phragmose*. Il a été particulièrement bien observé par de Andrade et Baroni Urbani (1999). Les *Cephalotes* occupant des galeries creusées par des insectes xylophages, le ou les trous d'entrée sont d'un diamètre variable. Aussi, selon la taille de l'orifice, un ou plusieurs soldats viennent l'obturer pendant que les ouvrières fourragent à l'extérieur. La fermeture est facilitée par l'existence d'une autre carène, portée cette fois par le premier segment du thorax (*figure 6.18*). Une observation portant sur plusieurs jours montre que chez une espèce à bouclier (*C. angustus*), les ouvrières participent cinq fois moins souvent que les soldats au gardiennage de l'entrée. Chez une espèce dont les soldats sont dépourvus de bouclier (*C. pusillus*), les ouvrières augmentent leur participation à cette tâche défensive, ce qui illustre l'importance du disque obturateur.

La défense passive par blocage de l'entrée du nid se retrouve chez d'autres fourmis, comme celles appartenant au genre *Colobopsis*, dont une espèce, *C. truncatus*, est fréquente dans les régions méditerranéennes. La face avant de la tête du soldat est aplatie et s'ajuste étroitement dans le trou circulaire autorisant l'accès au nid, creusé dans les branches et parfois dans les galles de cynipides. L'importance de la fonction défensive de ces soldats « portiers » a été démontrée chez l'espèce japonaise *Colobopsis nipponicus*. Hasegawa (1993) a placé dans des arbres des colonies logées dans des nids artificiels munis d'un trou d'entrée. Certaines colonies ont été privées de leurs soldats. Ces sociétés sans soldats protecteurs disparaissent rapidement, remplacées par des colonies concurrentes pourvues de soldats et à la recherche d'un gîte. Il importe donc pour ce *Colobopsis* d'élever rapidement des soldats lors de la fondation s'il veut se maintenir dans une cavité choisie par la reine essaimante.

D'autres espèces de fourmis présentent des singularités morphologiques compatibles avec un comportement de *phragmose*. Les reines de *Pheidole embolopyx* ont un abdomen curieux. La partie arrière du quatrième tergite abdominal forme un brusque décrochement qui rejette vers le bas la partie terminale du gastre. Malgré de nombreux essais, Wilson et Hölldobler (1985) ont échoué dans leurs tentatives d'amener ces reines à fermer leur nid avec la partie aplatie de leur abdomen. Il

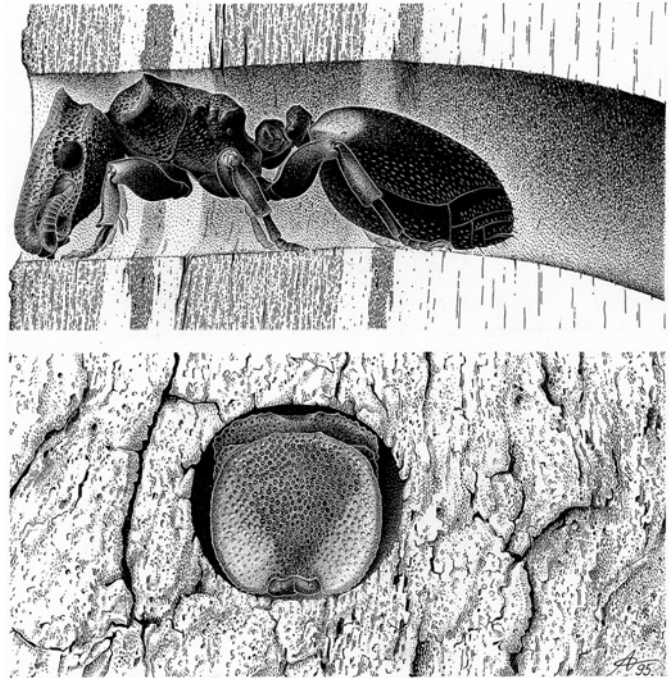


Figure 6.18 ■ Morphologie et fermeture du nid. Les soldats de quelques espèces ont une morphologie adaptée à la *phragmose* ou fermeture du nid. C'est le cas de *Cephalotes texanus* de l'Amérique néotropicale qui établit son nid dans les galeries forées par des insectes xylophages. Le soldat possède un disque céphalique qui vient fermer le tunnel d'accès. Une carène, portée par le premier segment du thorax, améliore encore l'efficacité du blocage comme on peut le voir à la fois sur la vue en coupe et sur la vue de face. Les antennes, particulièrement vulnérables, sont totalement dissimulées par le disque céphalique. © par de M.L. de Andrade et C. Baroni Urbani et leur autorisation. In 1999 de Andrade M.L. et Baroni Urbani C., 1999. *Stuttgarter beitr. Naturkunde B.* 271 : 1–871.

semble plutôt que cette bizarrerie morphologique permette à la reine de s'aplatir sur le sol, en protégeant par sa position l'orifice cloacal, une région particulièrement vulnérable en cas d'attaque. La reine adopterait alors une défense « en tortue ». Les espèces du genre *Proceratium* sont des ponéromorphes Proceratiinae très rares à distribution pantropicale, avec des pénétrations dans des régions froides à tempérées comme le Canada ou la République Tchèque (Baroni Urbani et de Andrade, 2003). Le quatrième segment de l'abdomen est fortement recourbé, si bien que l'extrémité du gastre est ramenée face ventrale. Cette disposition évoque une fonction de *phragmose*, permettant à la fourmi de fermer les galeries creusées dans le sol ou le bois (Poldi, 1964). Cette hypothèse a reçu quelque crédit avec la découverte de glandes associées à ce tergite (Baroni Urbani et de Andrade, 2003). Certaines espèces étant des prédatrices d'œufs d'arthropodes, en particulier

d'araignées, la sorte de pince que constitue le repliement de l'abdomen pourrait être utilisée pour leur transport (Brown, 1958, 1980).

1.3. Division du travail selon l'âge

L'existence de sous-castes morphologiques, pour autant spectaculaire qu'elle soit, reste un phénomène minoritaire puisqu'elle ne concerne que 15 p. 100 des genres de fourmis. Chez les espèces monomorphiques, la division du travail repose obligatoirement sur un autre élément, qui est l'âge des ouvrières. Le polyéthisme fondé sur l'âge des individus constitue d'ailleurs un caractère sans doute universel chez ces insectes.

La règle générale veut que les individus les plus jeunes restent confinés au nid, où ils prodiguent les soins au couvain et à la reine. Nous avons vu au chapitre 1 que le nourrissage des larves occupe longuement les jeunes ouvrières. Les soins au couvain comprennent aussi l'assistance à l'éclosion. Les jeunes ouvrières ouvrent les cocons de nymphose, libérant la nouveau-née, incapable d'émerger par ses propres moyens chez les fourmis évoluées. Ce n'est que chez des espèces archaïques, comme *Amblyopone silvestrii*, que les néonates découpent elles-mêmes une ouverture circulaire par laquelle elles sortiront (Masuko, 2003 b). Les rôles extérieurs, comme le fourrageage et la défense, sont remplis par des ouvrières plus âgées. Le polyéthisme peut être qualifié de *centrifuge* puisque les fourmis accomplissent leurs activités successives en passant de l'intérieur du nid vers l'extérieur. Le comportement de la banale fourmi des jardins, *Lasius niger*, peut servir de modèle (Lenoir, 1979 a ; Lenoir et Ataya, 1983). Cette espèce possède des individus de taille assez semblable. Il existe toutefois une légère variabilité individuelle faisant ressortir des individus plus grands ou plus petits que la moyenne. Cela suffit à induire un polyéthisme lié à la taille, puisque les fourrageuses se recrutent principalement parmi les individus les plus grands. Le polyéthisme d'âge se superpose au polyéthisme lié à la morphologie, comme cela arrive toujours quand il existe des castes morphologiques. Grâce à des marquages individuels, Lenoir a montré que pendant les premiers jours de leur vie les fourmis sont essentiellement receveuses, c'est-à-dire qu'elles reçoivent des régurgitations en provenance de leurs sœurs plus âgées. Elles sont alors prêtes à devenir des nourrices, alimentant le couvain à l'aide de trophallaxies, léchant et transportant les larves à l'intérieur du nid. C'est quand elles sont âgées de cinq jours que les premières ouvrières s'aventurent à l'extérieur pour devenir des pourvoyeuses. Leur nombre s'élève progressivement avec l'âge. Si elles représentent environ 25 p. 100 des ouvrières âgées de cinq à neuf jours, elles rassemblent 41 p. 100

de celles âgées de 20 à 29 jours et 55 p. 100 de celles âgées de plus de 40 jours. Il est important de souligner dès à présent que ce parcours n'est qu'un parcours moyen et que beaucoup d'individus s'en éloignent. Nous y reviendrons un peu plus loin.

La transition entre les activités intérieures et les activités extérieures au nid comprend souvent une tâche intermédiaire. Cela apparaît clairement chez *Cataglyphis iberica*. Cette fourmi étant polydomique, il existe des échanges d'ouvrières entre les différents nids qui constituent la société. Ces échanges se font par le biais de transports stéréotypés, la transporteuse charriant la transportée en la saisissant et la portant selon des modalités propres à un taxon. Cerdá et Retana (1992) ont montré que les transporteuses sont des ouvrières âgées capables d'effectuer à la fois des tâches intérieures et extérieures. Elles constituent bien un groupe indépendant, mais son importance varie selon les activités de la société. Si en temps normal, il n'y a qu'une à six ouvrières affectées à cette tâche, leur nombre augmente jusqu'à 10 à certaines époques de l'année, quand les sociétés établissent de nouveaux nids.

La valeur seulement statistique du polyéthisme d'âge apparaît clairement dans les études menées sur des espèces archaïques (ponéromorphes). Le nombre des individus étant réduit chez ces fourmis, il est possible de toutes les marquer avec un minuscule numéro collé sur leur thorax. Une photographie du nid est réalisée automatiquement chaque 30 minutes pendant plusieurs jours. Les activités individuelles sont identifiées sur la pellicule visionnée à l'aide d'une loupe. On peut alors construire l'*éthogramme* de chaque fourmi, c'est-à-dire le catalogue complet de ses actes comportementaux (Wilson et Fagen, 1974). Les résultats obtenus chez la Ponerinae *Pachycondyla apicalis* font apparaître que seuls les épisodes concernant les jours qui suivent l'émergence et les derniers jours de la vie d'une fourmi sont rigides (Fresneau, 1994). Les ouvrières âgées de moins de 10 jours sont invariablement inactives ou soigneuses de larves alors que les plus âgées fourragent. Entre ces deux pôles, il est presque impossible de prédire le comportement social d'une ouvrière et sa « carrière ». La conséquence est que chez *Ectatomma ruidum* par exemple, des ouvrières âgées de 0 à 5 jours peuvent faire partie du groupe des inactives, ou être soigneuses de larves. Celles âgées de 6 à 10 jours peuvent soigner les larves ou les cocons, ou même entretenir le nid. De la même manière, les ouvrières âgées de 16 à 20 jours peuvent tout aussi bien se retrouver dans le groupe des soigneuses de petites larves que dans celui des soigneuses de grandes larves ou encore dans celui des nettoyeuses du nid (Jaisson *et al.*, 1988 ; Corbara 1991).

Comme on l'a vu au début de ce chapitre, *Cerapachys biroi* est une espèce dont les mœurs se rapprochent beaucoup de celles des fourmis nomades. L'activité voit se succéder une phase stationnaire, au cours de laquelle les ouvrières restent au nid et pondent, puis une phase de fourragement. Le passage de l'activité intranidale à l'activité extranidale dépend de l'âge des individus, mais le développement comportemental ou *éthogénèse* selon le néologisme créé par Jaisson (1974) varie d'un individu à l'autre. En moyenne, les ouvrières sortent pour la première fois du nid au bout de 3,44 cycles, mais certaines deviennent des chasseuses de proies dès la deuxième phase de fourragement (Ravary, 2003). Pourtant la structure sociale de ces fourmis suggère fortement que toutes les ouvrières appartiennent à un même clone (cf. chapitre 4).

Une conséquence du polyéthisme d'âge est que les individus les plus âgés sont chargés des activités extérieures, le fourragement et la défense. On comprend qu'il s'agit là de tâches extrêmement dangereuses. Une étude réalisée en Tunisie donne la mesure de ce danger. Schmid-Hempel et Schmid-Hempel (1984) ont marqué individuellement les ouvrières fourrageuses d'une fourmi du désert, *Cataglyphis bicolor*. Ces fourmis patrouillent individuellement à la recherche de proies mortes, qu'elles ramènent dans leur colonie. A raison de deux à six sorties quotidiennes, elles passent plusieurs heures par jour hors de leur nid. Non seulement elles peuvent se perdre, mais elles sont la cible de prédateurs spécifiques pendant leurs activités extérieures : le suivi intégral sur le terrain de 115 individus fourrageurs montre que 16 p. 100 d'entre eux disparaissent quotidiennement victimes d'araignées, de mouches prédatrices, ou tombent dans le piège ouvert par les fourmis-lions et les larves de cicindèles. À partir de ces chiffres, on a estimé que la durée de vie moyenne d'une fourrageuse est de l'ordre de six jours, alors qu'au laboratoire ces ouvrières accomplissent leur tâche pendant plusieurs mois.

On a déjà signalé le cas des ouvrières de la fourmi tisserande affectées au service extérieur et qui ont aussi une espérance de vie réduite. Le polyéthisme centrifuge lié à l'âge pourrait représenter alors un avantage sélectif. En ne sortant que lorsqu'elles sont âgées, les ouvrières vivront plus longtemps que si elles s'exposaient en début de vie aux aléas du fourragement. Elles pourront ainsi accomplir plus de travail par unité de coût de production (O'Donnell et Jeanne, 1995 ; Tofilski, 2001). Jeanne (1986) a calculé l'espérance de vie de fourmis pratiquant ou non le polyéthisme d'âge. Ces fourmis sont supposées mourir de vieillesse à l'âge de 50 jours. Dans une première simulation elles passent la première moitié de leur vie dans le nid et la seconde moitié à

fourrager. Dans la seconde simulation, les ouvrières consacrent la moitié de chaque jour de leur existence à soigner le couvain et l'autre moitié à fourrager. En estimant le taux de mortalité associé aux risques du fourragement à 0,04 (zéro pour un risque nul et un pour une mort certaine), l'espérance de vie est de 12 p. 100 supérieure quand il existe un polyéthisme d'âge.

Le changement d'activités en fonction de l'âge s'accompagne, comme on le verra plus loin, de modifications physiologiques. Une des plus constantes est la diminution de l'importance du corps gras, qui joue chez les insectes le rôle d'organe accumulateur d'énergie. Les individus du service extérieur, exposés à mille dangers et dont la survie est limitée, sont des individus « maigres » qui, par le biais de leurs fonctions antérieures de nourrices, ont restitué à leur société l'énergie reçue de leur congénères après leur émergence. Leur perte est sûrement moins préjudiciable que celle d'individus plus jeunes, dont l'élevage a occasionné de fortes dépenses énergétiques alors même qu'ils n'ont pas eu le temps de les restituer à leur société sous forme d'activités dirigées vers le couvain. En résumé, il apparaît plus économique d'utiliser comme défenseurs des individus vieillissants plutôt que de jeunes adultes.

1.4. Origine génétique de la division du travail

Les premiers travaux démontrant l'existence d'une composante génétique responsable des aptitudes comportementales d'ouvrières monomorphes ont été réalisés chez l'abeille. À l'aide de marqueurs microsatellites, il est aisé de déterminer qui est le père des ouvrières quand la reine est polyandre, ce qui est le cas de l'abeille. On a montré ainsi que certaines lignées paternelles d'*Apis mellifera* sont plus aptes que d'autres à effectuer la danse frétillante, à récolter du pollen ou à s'investir dans les tâches de gardiennage (Frumhoff et Baker, 1988 ; Robinson et Page, 1988 ; Arnold, 2003). La réalisation de simulations numériques confirme que les colonies d'insectes sociaux possédant un grand nombre de génotypes peuvent affecter leurs ouvrières à un plus grand nombre d'activités que celles où la variabilité génétique est faible (Myerscough et Oldroyd, 2004).

Chez les fourmis, les techniques de biologie moléculaire ayant été mises au point plus tardivement, les premières recherches ont utilisé des protocoles purement comportementaux. C'est le cas des expériences menées par Stuart et Page (1991) chez *Leptothorax rudis*. Les nymphes monomorphes de plusieurs colonies sont élevées hors de leur environnement naturel. Les ouvrières auxquelles elles donnent naissance sont marquées et

mélangées pour réaliser des sociétés mixtes. Malgré l'âge équivalent de ces ouvrières, certaines ont une activité de fourrageuse plus marquée que d'autres. Le polyéthisme d'âge ou de caste ne pouvant être invoqué, la variabilité génétique des colonies-mères reste la seule explication. Un travail basé sur un protocole voisin a été réalisé par Blatrix *et al.* (2000). Les reines d'un nid polygyne de *Gnamptogenys striatula*, une Proceratiinae brésilienne, sont séparées de manière à obtenir des ouvrières-filles dont on est sûr de l'origine maternelle. Après avoir marqué et réuni ces ouvrières-filles, les observateurs enregistrent leurs performances en matière de soins au couvain ou de fourrageage. Les ouvrières des différentes lignées maternelles obtiennent des scores différents. Ce résultat étant observé chez une fourmi appartenant à une sous-famille archaïque, on est fondé à penser qu'il s'agit là d'un caractère ancestral, sans doute largement répandu chez toutes les Formicidae. Julian et Fewell (2004) obtiennent des résultats comparables en regroupant dans un même nid des ouvrières nouveau-nées écloses au même moment dans deux fondations d'*Acromyrmex versicolor*. De plus, les ouvrières passent des activités intérieures aux activités extérieures à des moments différents corrélés à leur origine maternelle.

L'importance d'un facteur génétique dans l'expression du polyéthisme a été vérifiée par Snyder (1992) chez les ouvrières de *Formica argentea*, une espèce américaine polygyne appartenant à une sous-famille dérivée. Ce n'est qu'après avoir réalisé « en aveugle » l'éthogramme des ouvrières, que cet auteur a déterminé les relations familiales au sein des colonies grâce à une analyse enzymatique. Ceci lui a permis de montrer que les ouvrières-filles d'une reine particulière étaient plus souvent engagées que les ouvrières-filles d'une autre reine dans la réalisation de diverses activités, comme le gardiennage.

Le développement des techniques de la biologie moléculaire chez les fourmis a permis de multiplier les résultats positifs. À l'instar des travaux réalisés chez l'abeille, les recherches d'Hughes *et al.* (2003) visent à établir d'éventuelles prédispositions des lignées paternelles. La reine de la fourmi champignoniste *Acromyrmex echinatio*r est polyandre. Comme chez les autres espèces du genre, la reine est fécondée par une dizaine de mâles, conduisant à autant de lignées paternelles (Boomsma *et al.*, 1999). Le polymorphisme des ouvrières est classique pour une fourmi champignoniste, avec des ouvrières *minor* impliquées dans les tâches intérieures et des ouvrières *major* dans les activités extérieures. On a pu établir que les ouvrières de chaque lignée paternelle sont plutôt des ouvrières *minor* ou plutôt des ouvrières *major*. Ainsi, chaque père est responsable plus qu'un autre des activités domesti-

ques des ouvrières ou de leurs activités de récolte. Il est important de noter qu'aucune lignée paternelle n'est totalement spécialisée dans la production d'une sous-caste particulière d'ouvrière. Toutes contribuent à fournir des individus appartenant aux deux sous-castes, mais avec des pourcentages qui leur sont propres. Cette division du travail sur une base génétique explique parfaitement l'évolution vers la polyandrie. En s'accouplant avec plusieurs mâles, la reine augmente la palette des activités de ses ouvrières. L'influence paternelle se retrouve aussi chez *Pogonomyrmex badius*, une fourmi moissonneuse où l'on distingue morphologiquement deux sous-castes neutres : des ouvrières *minor* et des ouvrières *major*, presque totalement séparées. La reine de cette espèce monogyne peut s'accoupler avec un grand nombre de mâles (voir chapitre 3). Rheindt et Gadau (2005) ont déterminé l'origine paternelle des ouvrières de plusieurs nids. Il semble bien que dans un nombre considérable de colonies, certains mâles contribuent plus que d'autres à la réalisation d'ouvrières *minor* ou d'ouvrières *major*. Les auteurs suggèrent que l'origine génétique du polymorphisme pourrait être encore plus générale et s'étendre même aux espèces monandres. Dans ces derniers cas, elle serait bien sûr masquée par la faible diversité génétique rencontrée dans ces sociétés.

Le polymorphisme génétique peut avoir aussi pour origine un génotype maternel particulier. *Camponotus consobrinus* est un des rares camponotes à présenter occasionnellement une structure polygyne. Dans ces sociétés comptant de trois à six reines, les microsatellites révèlent que la proportion des ouvrières *major* est différente d'une lignée maternelle à une autre, de même que la taille atteinte par ces grosses ouvrières (Fraser *et al.*, 2000).

L'existence d'une composante génétique intervenant dans le déterminisme des sous-castes ouvrières est sans doute plus répandue qu'on ne l'a pensé jusqu'à présent. Les possibilités offertes par la biologie moléculaire permettront sans doute de confirmer cette hypothèse. Ingram *et al.* (2005) ont d'ailleurs découvert un gène orthologue associé à l'activité de fourrageage de *Pogonomyrmex barbatus*. L'ARN messager lié à l'expression de ce gène se trouve en plus grandes quantités chez les jeunes nourrices restant au nid que chez les ouvrières fourrageuses. Remarquons toutefois que la polygynie et/ou la polyandrie — sources de variabilité génétique — ne concernent pas la totalité des espèces de fourmis. L'influence des facteurs environnementaux sur la division du travail conserve toute son importance. De tels facteurs peuvent agir précocement en modifiant un phénotype par le biais de la nourriture larvaire, ou tardivement en influençant directement l'adulte.

1.5. Flexibilité du travail

L'étude du polyéthisme d'âge indique qu'il est à peu près impossible de prévoir quelle tâche accomplira une ouvrière d'âge moyen. Ceci renvoie au concept de flexibilité du comportement qui, s'ajoutant en la régulant à la division du travail, élève la productivité de la société et donc ses chances de succès. Les ouvrières sont capables de beaucoup de souplesse dans la manifestation de leurs comportements, en particulier lorsque l'environnement social se modifie ou que des besoins nouveaux apparaissent.

Pour mettre en évidence la plasticité comportementale dont sont capables les ouvrières, la suppression d'une catégorie d'individus se révèle très efficace. C'est à cette opération que s'est livré Wilson (1983 *b*) dans une expérience rapportée plus haut. L'élimination de 90 p. 100 des ouvrières fourrageuses de la fourmi champignoniste *Atta cephalotes* n'altère pas le rendement de la récolte. Ce sont des ouvrières de la même catégorie comportementale, jusqu'alors inemployées, qui se mobilisent et deviennent des coupeuses de feuilles efficaces. Quant aux 10 p. 100 de fourrageuses épargnées, leur activité est multipliée par cinq. Au total, la quantité de feuilles récoltées restera la même. La régulation est encore plus spectaculaire quand ce sont les ouvrières appartenant à une autre catégorie comportementale qui modifient leurs activités. Les ouvrières chasseresses de *Pachycondyla* (anciennement *Mesoponera*) *caffraria* peuvent disparaître après des combats naturels faisant suite à la perturbation d'un nid expérimental. Dans les jours qui suivent, ces ouvrières sont remplacées par des ouvrières non prédatrices, sans doute plus jeunes. Ces dernières acquièrent très rapidement le comportement de chasse sous la pression de la nécessité d'alimenter le couvain (Bonavita et Povéda, 1970).

L'intervention de l'expérimentateur permet de mieux analyser le résultat des perturbations induites. Ceci a été réalisé chez *Tapinoma erraticum*, une espèce européenne méridionale (Lenoir, 1979 *b*) et *Aphaenogaster* (anciennement *Novomessor*) *albisetosus*, une granivore américaine (McDonald et Topoff, 1985). Le polymorphisme étant réduit chez ces fourmis, la division du travail repose essentiellement sur l'âge des individus. Si l'on supprime les ouvrières fourrageuses, les plus vieilles des nourrices deviennent des fourrageuses, de telle sorte que l'approvisionnement de la société n'est pas interrompu. On assiste alors à une accélération du programme de maturation qui permet de passer d'une tâche à une autre. Dérouler le programme comportemental à l'envers est difficile pour les *Tapinoma*, mais non pour les *Aphaenogaster* : en l'absence de nourrices, les fourrageuses de la granivore prennent soin des larves et parviennent sans difficulté à les alimenter jus-

qu'à leur nymphose ; elles consacrent alors 92 p. 100 de leur temps à ces fonctions de nourrices.

La flexibilité comportementale des ouvrières, toujours contenue dans des limites variables d'une espèce à l'autre, est un phénomène général. Elle s'observe tant chez des espèces appartenant à des sous-familles dérivées, comme *Pheidole dentata* (Calabi et Traniello, 1989) que chez des fourmis archaïques comme les espèces appartenant au genre *Diacamma* (Nakata, 1996). Elle trouve pourtant des limites. *Cerapachys biroi* est caractérisée par l'alternance d'une phase stationnaire, au cours de laquelle les ouvrières pondent, et d'une phase de fourragement à laquelle participent les ouvrières les plus âgées. La suppression de l'une des deux catégories d'individus conduit à des résultats mitigés (Ravary, 2003). Quelques individus seulement anticipent leur programme comportemental et passent du statut d'ouvrières intranidales à celui d'ouvrières extranidales. Les réversions sont encore plus difficiles. Seuls quelques individus en sont capables. Le manque de flexibilité des ouvrières extranidales amène Ravary à suggérer que les ouvrières qui en sont capables appartiennent à un « pool de plasticité ».

À la flexibilité comportementale s'ajoute aussi la flexibilité dans le déterminisme de la taille des individus. On a déjà évoqué comment les sociétés de *Pheidole pallidula* modifient le nombre de soldats qu'elles élèvent en fonction des dangers potentiels que présente leur environnement. La disponibilité en nourriture se traduit aussi par des investissements différents dans les différentes castes neutres. Toujours chez *P. pallidula*, des sociétés de laboratoire élèvent un nombre de soldats qui est fonction du nombre d'ouvrières nourrices, donc de la quantité de nourriture disponible (Passera, 1977 *a*). Cet effet de l'environnement trophique a été vérifié sur le terrain pour un autre *Pheidole*. Des nids naturels de *P. flavens* supplémentés en nourriture élèvent plus de soldats que les nids témoins (McGlynn et Owen, 2002). De même, le polymorphisme des ouvrières de *Formica truncorum* dépend uniquement des facteurs du milieu. Les ouvrières se distribuent dans la même étendue de taille qu'elles soient les filles d'une reine monandre ou celles d'une reine multifécondée. Le facteur génétique apporté par les pères cède le pas aux facteurs issus de l'environnement (Bargum *et al.*, 2004). Cette flexibilité dans la fixation de la taille des individus est sans doute avantageuse pour la colonie car elle permet la production d'individus dont la taille correspond aux besoins de la société (Oster et Wilson, 1978).

1.6. Idiosyncrasie et « individus clefs »

L'observation prolongée des sociétés de plusieurs espèces de fourmis montre que la tâche accomplie ne dépend parfois ni de l'âge ni de la morphologie. À

l'intérieur d'une cohorte d'individus du même âge, l'activité de certaines ouvrière se focalise pour un temps variable sur une tâche particulière. Cette *variabilité individuelle* semble être le fruit du « vécu » de l'individu, un compromis entre des facteurs génétiques tels que nous venons de les voir, et l'apprentissage précoce étudié un peu plus loin. La première observation est due à Combes (1937). Il existe dans des sociétés expérimentales de fourmis des bois des ouvrières plus actives que d'autres, qu'elle appelle une « *élite de travailleuses* ». Au même moment, Chen (1937 *a et b*) remarque que des ouvrières de *Camponotus japonicus* s'impliquent plus que d'autres dans l'excavation de leur nid. Une telle variabilité interindividuelle, indépendante de la caste ou de l'âge, traduit l'existence d'une *idiosyncrasie*. Il existe des individus qui manifestent pendant une période de temps une activité supérieure ou inférieure à celle de leurs congénères appartenant à la même cohorte. On connaît chez *Lasius niger* des ouvrières hyperactives dans la locomotion (Verron, 1974). L'idiosyncrasie est parfois manifeste lors des comportements de transport (Möglich et Hölldobler, 1974). Si l'on oblige des sociétés de *Tapinoma erraticum* à déménager, certaines ouvrières, que rien ne distingue de leurs compagnes, se révèlent meilleures transporteuses de nymphes. Elles constituent environ 60 p. 100 de l'effectif. Quand on surcharge de travail leur société, le groupe des transporteuses augmente de quelques unités, mais surtout, ce sont les ouvrières spécialisées dans cette tâche qui accélèrent leur activité (Meudec, 1979 ; Meudec et Lenoir, 1982). Parmi les 27 ouvrières d'un nid de *Myrmica rubra* qui transportent les 121 larves et nymphes de leur société, cinq d'entre elles effectuent la moitié du déménagement (Abraham et Pasteels, 1980 ; Abraham *et al.*, 1984).

L'instabilité des niveaux d'activité comportementale apparaît aussi lors de comportements plus discrets. Les ouvrières récolteuses de *Camponotus vagus* que l'on a laissées ingérer du miel jusqu'à devenir physogastres pratiquent des échanges trophallactiques avec leurs congénères. Dans un quart des couples ainsi formés, le sens du flux alimentaire peut s'inverser. Autrement dit, la fourmi donneuse devient receveuse et vice-versa. Les fourmis qui pratiquent l'inversion alimentaire sont aussi celles qui sont le plus agressives à l'égard d'une fourmi étrangère (Bonavita-Cougourdan et Gavioli, 1981 ; Bonavita-Cougourdan et Morel, 1988). L'idiosyncrasie s'étend donc à plusieurs comportements. La spécialisation, indépendante de l'âge ou de la morphologie, a une durée très variable. Les ouvrières récolteuses de *Camponotus vagus* peuvent passer plusieurs fois de la fonction de donneuse à celle de receveuse au cours d'un même échange trophallactique qui ne dure au mieux que quelques minutes (Bonavita-Cougourdan et Gavioli, 1981). Des ouvrières de *Formica schaufussi*

se spécialisent dans le transport des proies pour des périodes de temps inférieures à 20 minutes (Robson et Traniello, 1999). Celles de *Myrmica rubra* restent spécialisées dans le transport du couvain pendant trois mois (Abraham *et al.*, 1984).

Différentes explications ont été avancées pour rendre compte de l'idiosyncrasie. Elles vont de l'influence génétique à l'expérience individuelle, en passant par le contexte social ou même le hasard. Le fait que la durée du phénomène soit très variable laisse penser que les mécanismes sous-jacents à l'idiosyncrasie sont multiples. Comment imaginer que les mêmes explications sont à l'œuvre chez les ouvrières de *Formica schaufussi* qui se spécialisent dans le transport des proies pour des périodes de temps inférieures à 20 minutes (Robson et Traniello, 1999) et chez celles de *Myrmica rubra* qui conservent leur aptitude à transporter le couvain pendant plusieurs mois (Abraham *et al.*, 1984) ? Cette difficulté a amené Robson et Traniello (1999) à imaginer une nouvelle classification des spécialisations comportementales rappelant les groupes d'âges ou morphologiques. Cette classification reconnaît l'existence « d'individus clefs » qui ont une fonction spécifique, identifiée à partir des interactions et des relations nouées avec les autres membres du groupe. Ils distinguent ainsi des « *entrepreneurs* », des « *organiseurs* » et des « *catalyseurs* ». Les *catalyseurs* stimulent par leur présence l'activité des congénères. Leur présence n'est pas indispensable à l'accomplissement d'une tâche, mais cette dernière est réalisée plus rapidement quand ils sont là. Ce pourrait être le cas de ce que Chen (1937 *a et b*) appelait des « *leaders* » chez *Camponotus japonicus*. Quand ces ouvrières sont présentes, l'activité de creusement des autres ouvrières augmente considérablement, y compris celle des ouvrières habituellement inactives. Les *entrepreneurs* sont indispensables à la réalisation d'une tâche, puisque ce sont eux qui l'accomplissent. Par exemple, quand on supprime les ouvrières de *Formica sanguinea* qui transportent des congénères lors d'un déménagement, ou celles de *Camponotus sericeus* qui recrutent leurs compagnes, le déménagement s'interrompt (Möglich et Hölldobler, 1974). Quant aux *organiseurs*, s'ils ne s'impliquent pas dans la tâche, leur présence est obligatoire car elle maintient la cohésion du groupe. Un exemple peut être trouvé dans le transport des proies chez *Formica schaufussi* (Robson et Traniello, 2002). Lorsqu'une proie de grande taille est trouvée, la fourrageuse revient vers son nid et recrute des congénères. Un des individus recrutés, l'organisateur, est indispensable à la réalisation du processus. Si l'organisateur est éliminé, le groupe d'ouvrières ne parviendra pas à trouver la proie. S'il est éliminé plus tard lors du transport de la proie, les ouvrières se dispersent, abandonnant leur tâche.

Le concept d'« *individus clefs* » implique un changement d'échelle. Si dans la division du travail étudiée jusqu'à présent, l'organisation sociale impliquait des groupes entiers, l'existence possible d'individus clefs renvoie à l'échelon individuel. Cette conception peut sembler *a priori* surprenante, en particulier lorsqu'on s'intéresse au recrutement de masse au cours duquel les variations comportementales individuelles semblent exclues. Pourtant, Beckers *et al.* (1992 *a*) ont montré que la vigueur avec laquelle les ouvrières de *Lasius niger* tracent leur piste de fourrage varie d'un animal à l'autre. De leur côté, les ouvrières de *Tetramorium caespitum* ne manifestent pas toutes la même aptitude à suivre la piste de recrutement. Un tiers d'entre-elles la quittent avant de parvenir au but (Pasteels *et al.*, 1987 *a* et *b*). Il se pourrait bien que chez ces fourmis, l'effort principal de recrutement soit le fait d'un nombre plus réduit d'ouvrières et non celui de tous les individus.

1.7. Mécanismes proximaux

La division du travail, en particulier quand elle repose sur le polyéthisme d'âge, soulève le problème des mécanismes qui amènent un individu à changer d'activité au cours de sa vie. L'absence de tout contrôle hiérarchique dans l'organisation du travail a amené les chercheurs à suggérer l'intervention de divers mécanismes proximaux sous-jacents au polyéthisme (Beshers et Fewell, 2001).

1.7.1. Maturation physiologique

Pour certains, la succession des tâches accompagne un processus de développement (Robinson *et al.*, 1994). Le changement d'activités traduirait une maturation physiologique, elle-même dépendante de variations du taux des hormones du développement (hormone juvénile en particulier), comme cela a été démontré chez l'abeille (Robinson, 1992). La plus remarquable concerne les ovaires qui, pour les espèces dont les ouvrières peuvent pondre, régressent et cessent de fonctionner chez les ouvrières du service extérieur (voir par exemple Billen, 1982 ; Fresneau, 1984 ; Ravary et Jaisson, 2002). Le corps gras suit la même évolution.

D'autres modifications physiologiques qui accompagnent le vieillissement sont très adaptatives. Le volume des sécrétions de la glande de Dufour et de la glande à poison, qui sont impliquées dans les mécanismes de recrutement et de marquage de la piste, augmente avec l'âge des ouvrières de *Myrmica rubra* (Cammaerts-Tricot, 1974 *a* et *b*, 1975). Ce sont les ouvrières chargées du service extérieur et des fonctions de ravitaillement qui émettent le plus de phéromone de piste et de phéromone attractive. Elles sont aussi les plus aptes à réagir à ces phéromones. Par ailleurs, ces ouvrières témoignent de plus d'agressivité envers un ennemi. Ces

diverses aptitudes favorisent le recrutement des ouvrières âgées vers une source de nourriture ou vers un intrus. La variation dans la sensibilité à la lumière est un événement physiologique qui accompagne le vieillissement des ouvrières. Chez *Lasius niger*, les ouvrières les plus jeunes, chargées des soins au couvain, ne réagissent pas à une faible excitation lumineuse (une lumière rouge) et restent agrégées dans le nid. Inversement, les ouvrières les plus âgées sont sensibles à ces radiations de forte longueur d'onde et se dispersent davantage, ce qui les prédispose à assurer leurs fonctions de récolteuses (Depickère *et al.*, 2004 *a*). La sensibilité des ouvrières âgées de *Lasius niger* aux radiations rouges pourrait d'ailleurs remettre en cause de nombreuses études éthologiques, les fourmis étant traditionnellement considérées comme aveugles à cette partie du spectre lumineux et donc souvent observées à travers une vitre rouge sensée les plonger dans l'obscurité (Depickère *et al.*, 2004 *a*).

Les ouvrières *minor* de *Camponotus floridanus* présentent un polyéthisme temporel classique. Elles sont occupées à des tâches liées à l'entretien du couvain pendant les 10 premières semaines de leur vie, puis s'aventurent à l'extérieur pour devenir des pourvoyeuses. Pendant ces 10 semaines, la taille de leur cerveau a augmenté de 15 à 20 p. 100 et cette augmentation est due à celle des lobes olfactifs et des corps pédonculés, dont une région plissée et riche en neurones a été comparée au cortex des vertébrés (Gronenberg *et al.*, 1996). Les lobes olfactifs, dont on comprend l'importance pour un animal qui s'éloigne d'un nid qu'il doit retrouver, et les corps pédonculés doublent de volume. On a pu d'ailleurs mesurer *in vivo* la capacité des lobes olfactifs à identifier des signaux odorants. Il est en effet possible de visualiser la concentration du calcium intracellulaire des glomérules olfactifs qui témoignent de leur réactivité à des stimuli odorants. Des préparations de cerveau d'ouvrières de *Camponotus socius*, soumises à des odeurs évoquant des phéromones d'alarme, montrent la stimulation de zones particulières des lobes antennaires (Galizia *et al.*, 1999). Il existerait une corrélation entre l'âge, l'activité comportementale et la croissance des régions les plus importantes du cerveau chez cette espèce.

Une autre variation physiologique explique la succession des tâches et les retours en arrière chez *Leptothorax albipennis* (Blanchard *et al.*, 2000). Ces auteurs ont mesuré les fluctuations du taux des lipides des ouvrières tout au long de l'année. Quand les besoins alimentaires sont grands, en période estivale d'élevage des sexués par exemple, les ouvrières fourrageuses distribuent aux nourrices la totalité des aliments récoltés. Les fourrageuses restent maigres, sans réserves lipidiques, et continuent leur tâche de récolteuses. Plus tard,

les besoins de la colonie étant moindres, ces mêmes ouvrières gardent leur récolte, stockent des lipides et se convertissent en nourrices. Il suffira qu'à nouveau les besoins augmentent, suite à la mortalité des fourrageuses par exemple, pour que la situation se renverse : les nourrices maigrissent et redeviennent des fourrageuses.

Les modifications physiologiques jouent donc un rôle considérable dans la compréhension du phénomène de polyéthisme d'âge. Elles montrent que l'ouvrière subit une maturation physiologique susceptible d'être affectée par le contexte social. La maturation physiologique détermine la succession et l'enchaînement des tâches.

1.7.2. Expérience précoce

L'expérience précoce vécue par les individus peut aussi influencer le déroulement de l'éthogénèse (Lenoir, 1987 ; Jaisson et al., 1988). Des ouvrières naïves d'*Aphaenogaster albisetosus* commencent à soustraire leur couvain au pillage des fourmis voyageuses, quand elles atteignent l'âge de sept semaines. Elles le mettront totalement à l'abri quand elles seront âgées de 11 semaines (McDonald et Topoff, 1986).

L'importance de l'expérience précoce apparaît clairement dans les observations de Champalbert (1986) chez *Ectatomma ruidum*. Une ouvrière isolée pendant les 10 premiers jours de sa vie adulte, puis introduite à nouveau dans sa société, suit le parcours comportemental d'une ouvrière venant de sortir de son cocon. Elle sera d'abord inactive pendant quatre jours, puis soignera le couvain pendant environ 35 jours avant de sortir fourrager. Elle « oublie » en quelque sorte qu'elle est déjà âgée de 10 jours et qu'à cet âge elle devrait s'occuper du couvain. Elle subit donc une « seconde naissance » quand elle est réintroduite dans son nid d'origine. Ce comportement renvoie à l'existence d'une période sensible pendant l'éthogénèse, au cours de laquelle l'individu reçoit des stimulations de la part de son environnement social.

2. Facteurs externes

2.1. Changements rapides d'activité

Les changements d'activités révélés par la flexibilité dont sont capables les ouvrières ont amené les observateurs à examiner de plus près l'organisation du travail sur des périodes de temps beaucoup plus brèves (Calabi, 1988 ; Gordon, 1989 a). Ainsi, les ouvrières de *Tapinoma erraticum* sont capables de déménager leur couvain dans les heures qui suivent une détérioration de l'environnement, comme une lumière frappant le nid. Les ouvrières qui accomplissent cette activité ne sont stimulées, ni par leur appartenance à une sous-caste (les ouvrières de *T. erraticum* sont monomor-

phes), ni par leur âge puisque cette tâche d'urgence est accomplie aussi bien par les ouvrières du service intérieur que par les fourrageuses (Meudec et Lenoir, 1982). Les variations écologiques sont donc responsables également de l'activité des ouvrières.

Les fourmis moissonneuses du genre *Pogonomyrmex* accomplissent un certain nombre de tâches à l'extérieur de leur nid, qui peuvent être classées en quatre catégories (Gordon, 1983). (1) Des ouvrières récoltent des graines qu'elles ramènent à leur nid. C'est l'activité de fourragement. (2) Les patrouilleuses circulent tôt le matin autour du nid et des pistes, à la recherche de nouvelles sources alimentaires. Elles exercent aussi une activité de surveillance dans le cadre de la compétition intraspécifique. (3) La maintenance du nid est assurée par les ouvrières chargées de l'entretien : elles retirent le sable en excès et dés herbent le dôme. (4) Enfin, les ouvrières nettoyeuses sont chargées de la propreté du site et éloignent les débris résultant du traitement des graines. Pour une société déterminée, ces activités varient d'un jour à l'autre et même au cours de la journée. Les différences sont tout aussi importantes d'une société à l'autre. De deux colonies de *P. barbatus* voisines, au même moment de la journée, l'une engage plus d'ouvrières dans le fourragement que dans l'entretien alors que l'autre fait l'inverse (Gordon, 1983). Il est même fréquent de remarquer chez les fourmis moissonneuses que, dans un même biotope, une société peut manifester une forte activité de récolte alors que sa voisine est « fermée » (Lenoir, Passera, non publié). C'est la prise en compte d'une information locale qui détermine les ouvrières à entreprendre ou non une activité déterminée. Ainsi, le retour au nid des fourmis patrouilleuses initie le départ des fourrageuses. Il suffit d'intercepter ces patrouilleuses pour que l'activité de récolte ne démarre pas. Quant à l'intensité de l'activité de récolte, elle est corrélée au nombre de fourrageuses faisant retour au nid. Plus elles sont nombreuses, plus de nouvelles récolteuses quittent le nid (Gordon, 2002). Il est facile d'altérer l'environnement de manière à perturber une activité. Par exemple, l'expérimentateur peut augmenter les tâches de maintenance en déposant près de l'entrée du nid des cure-dents. Il peut aussi perturber le travail des fourrageuses en disposant un nombre plus ou moins grand de barrières en travers des pistes. Très vite, la société réagit en affectant des ouvrières supplémentaires à la tâche dont les besoins viennent d'augmenter. Ces ouvrières sont prélevées dans les cohortes effectuant les tâches dont on n'a pas modifié les données. Par exemple, si l'on encombre l'ouverture du nid avec des cure-dents, ces sont des ouvrières affectées au gardiennage qui se détournent de cette activité pour venir déblayer l'entrée du nid (Gordon, 1986). Ainsi, le nombre d'ouvrières affectées à un travail particulier dépend étroitement de celui des ouvrières impliquées

dans une autre tâche et des conditions de l'environnement. Il est aussi lié à l'âge de la société. Les sociétés de plus de cinq ans accordent la priorité à la récolte. Si l'on augmente expérimentalement les besoins d'un autre compartiment d'activités, cela ne s'effectuera pas au détriment de la récolte de nourriture, mais par la conversion d'ouvrières affectées aux autres tâches. Des individus du service intérieur, jusque-là inactifs, peuvent à cette occasion sortir du nid et remplir l'emploi nécessaire (Gordon, 1987).

2.2. De l'individualisme au travail d'équipe

Le changement rapide d'activité améliore grandement la valeur adaptative globale des sociétés en maximisant la récolte. L'efficacité peut encore être augmentée par une meilleure organisation concernant la tâche elle-même. Cette organisation du travail fait appel à une décentralisation de la prise de décision, indispensable chez les espèces comptant des milliers, voire des millions d'individus. Pour mieux organiser leur tâche, les individus réagissent alors à des informations locales (Théraulaz et Bonabeau, 1995 ; Gordon, 1996 ; Bonabeau et Théraulaz, 1999) (cf. chapitre 16). Une division du travail flexible émerge alors des décisions indépendantes d'ouvrières répondant simplement à ces informations locales. L'organisation du travail relative à une activité donnée suivra une complexité croissante, en même temps que la colonie augmente le nombre de ses individus. De l'activité individuelle, on va passer à un travail impliquant de nombreux participants (Anderson et McShea, 2001; Anderson *et al.*, 2001; Anderson et Franks, 2001).

L'activité individuelle peut être performante chez des espèces à faible effectif comme les fourmis du désert du genre *Cataglyphis*. Les fourrageuses entreprennent individuellement des sorties de chasse et ramènent au nid les cadavres de menus insectes tués par le climat hostile des biotopes traversés (Wehner *et al.*, 1983). Une Ectatomminae, *Ectatomma ruidum*, pratique aussi le plus souvent une chasse individuelle. Il s'agit ici encore d'une fourmi à faible effectif puisque l'on ne trouve que 75 à 100 ouvrières par colonie (Lachaud *et al.*, 1996). Lors de leurs sorties, les ouvrières capturent des proies qu'elles tuent d'un coup d'aiguillon. Leur comportement, bien qu'individuel, peut être plus élaboré. Elles sont capables de localiser les nids de la petite abeille *Lasioglossum umbripenne* : il sont marqués par un petit cône de terre. Les ouvrières de la fourmi se placent alors en embuscade à proximité du cône, se précipitant sur la proie dès qu'elle sort de son terrier (Schatz et Wcislo, 1999).

Le *groupe de travail* implique la participation de plusieurs individus accomplissant chacun la même tâche.

Dans un tel groupe, il n'y a pas de partage des rôles. C'est le cas de la chasse en embuscade réalisée par les ouvrières d'*Azteca lanuginosa* (Morais, 1994). Ces fourmis qui construisent des nids en carton dans les arbres de la savane brésilienne sont de redoutables chasseresses. Elles fourragent exclusivement sur l'arbre qui abrite leur nid sans jamais descendre au sol. Pendant que certaines ouvrières patrouillent individuellement et comptent sur une bonne fortune pour découvrir une proie, d'autres montent de véritables embuscades. Ces dernières, au nombre d'une douzaine, investissent tôt le matin la face inférieure d'une feuille. Elles se disposent côte à côte sur le bord de la feuille, leurs mandibules grandes ouvertes (*figure 6.19*). Seules ces mandibules et les yeux affleurent le bord de leur poste de guet. Quand un insecte, une abeille, un papillon ou une mouche, se pose au centre de la feuille, on perçoit à peine un frémissement chez les fourmis. Mais si la proie se déplace vers la marge de la feuille, toutes les fourmis se précipitent simultanément sur la proie. Avant d'avoir eu le temps de s'envoler, elle est le plus souvent agrippée par l'ouvrière la plus rapide, immédiatement rejointes par ses compagnes. L'insecte est démembré et ramené vers le nid par d'autres ouvrières, tandis que les chasseresses du groupe reprennent leur position d'attente. Ce groupe de travail n'implique aucune spécialisation individuelle. La chasse en embuscade associée à un groupe de travail est encore plus sophistiquée chez *Allomerus decemarticulatus* une myrmicine qui vit en association obligatoire dans les poches foliaire d'une Chrysobalanaceae d'Amérique du Sud (Dejean *et al.*, 2005). En coupant des trichomes de la plante, les ouvrières ménagent une galerie ouverte qui court à la surface d'un rameau. Les trichomes non sectionnés qui bordent la galerie sont utilisés comme des piliers supportant une voûte réalisée par l'entremêlement des trichomes sectionnés. La voûte est renforcée par de la fumagine dont l'existence est liée à la présence des fourmis sur la plante. La galerie couverte est percée d'une multitude de trous à la taille des fourmis. Dissimulées sous la voûte, leur tête à fleur de chaque trou, les ouvrières attendent l'arrivée d'un insecte sur le piège. Elles se ruent sur la proie, l'agrippent par les appendices, la piquent à mort et l'entraînent vers le nid où elle est démembrée.

Le *travail d'équipe* exige non seulement la participation de nombreux individus, comme dans le travail de groupe, mais en plus les participants sont spécialisés. Le travail à accomplir est donc fractionnée en *sous-tâches*, chacune confiée à un groupe de spécialistes. Au cours de ce travail en équipe, les différentes sous-tâches peuvent être effectuées simultanément. On a déjà évoqué les équipes d'ouvrières des fourmis nomades, associant des individus de morphologie différente effectuant chacun un travail bien déterminé, et dont la



Figure 6.19 ■ *Le groupe de travail.* Dans un groupe de travail, tous les individus accomplissent la même tâche. Les ouvrières d'*Azteca lanuginosa* sont arboricoles et chassent en embuscade. Un groupe d'une douzaine d'individus s'alignent sur l'envers de la feuille (en bas), de manière à ce que leurs mandibules et leurs yeux affleurent sur le bord de leur poste de guet. En haut, on voit cette même feuille vue de dessus. Quand un insecte, comme ce papillon, se pose sur la feuille, les ouvrières se ruent sur la victime. Dessiné d'après Morais H.C., 1994. *Insectes Soc.*, 41 : 339–342.

somme concourt à ramener une proie. Un autre bon exemple a lui aussi été décrit précédemment : c'est la neutralisation d'un intrus par les ouvrières *minor* de *Pheidole*, la mise à mort étant effectuée par un soldat.

Le travail d'équipe peut aussi impliquer que les individus en charge d'une sous-tâche ne travaillent pas tous en même temps, mais successivement, d'une manière séquentielle. Ce travail n'est pas plus complexe que le précédant, mais il fait ressortir ce que Ratnieks et Anderson (1999) ont appelé le « *task partitioning* » que l'on peut tenter de traduire par un *cloisonnement des tâches*. À la différence de la division du travail, au cours de laquelle différentes tâches sont exécutées par différentes ouvrières, le cloisonnement des tâches implique que le travail nécessaire pour accomplir une tâche unique est partagé entre différents groupes d'ouvrières. Il s'agit d'un travail à la chaîne, comparable au taylorisme. Les fourmis coupeuses de feuilles illustrent bien cette organisation du travail. Les observations ont été réalisées au Paraguay, dans une forêt d'eucalyptus. Comme nous l'avons évoqué plus haut, chez les fourmis champignonnistes ce sont les ouvrières de taille moyenne ou *media* qui sont spécialisées

dans le fourragement. Celles d'*Atta sexdens* se répartissent en trois activités, toutes liées au fourragement (*figure 6.20*). Un premier sous-groupe, les « coupeuses de feuilles », grimpe dans les arbres et sectionne les pétioles des feuilles qui tombent au sol. Les feuilles vont ainsi s'accumuler dans une sorte d'entrepôt provisoire, au pied des arbres, qui attire un deuxième sous-groupe d'ouvrières. Ce deuxième sous-groupe, que l'on pourrait appeler celui des « exploitants d'entrepôts », découpe les feuilles en petits fragments. Le dernier sous-groupe est formé d'ouvrières « transporteuses » qui s'emparent des morceaux de feuillage et les acheminent de manière erratique jusqu'au début de la piste chimique. Elles les laissent tomber, constituant un second entrepôt, avant de revenir au pied de l'arbre. Ce sont d'autres transporteuses qui récupéreront à leur tour les morceaux de feuille, stockés en début de piste, pour les amener enfin au nid (Fowler et Robinson, 1979). La coordination entre les coupeuses de feuilles, les exploitants des deux entrepôts et les transporteuses est indispensable et dénote une grande complexité qui implique la circulation du matériel récolté entre les mandibules de quatre « brigades », chacune affectée à une sous-tâche particulière.

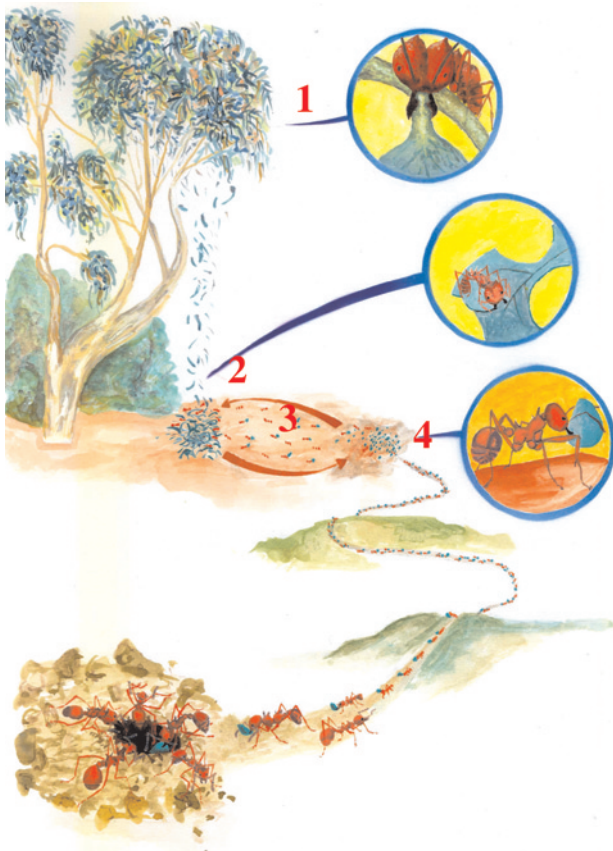


Figure 6.20 ■ *Le travail d'équipe.* Cette organisation du travail fait apparaître un cloisonnement des tâches, comme dans la récolte des feuilles chez les fourmis champignonnistes. Les ouvrières *media* affectées à ce travail se divisent en trois sous-groupes. Le premier (1) est formé d'ouvrières qui grimpent aux arbres et provoquent la chute des feuilles en sectionnant leur pétiole. Le deuxième sous-groupe (2) a pour mission de découper les feuilles tombées au sol et d'en acheminer les fragments vers un entrepôt provisoire (3). Le dernier sous-groupe (4), celui des transporteuses, véhicule les fragments depuis l'entrepôt provisoire jusqu'au nid, en suivant une longue piste chimique. D'après Ratnieks F.L.W. et Anderson C., 1999. *Insectes Soc.*, 46 : 95–108.

La valeur adaptative de ce comportement est encore difficile à saisir. Concernant les fourmis qui coupent les feuilles dans l'arbre, le fait de laisser tomber les fragments au sol économise d'innombrables aller-retour le long du tronc, si bien que ce travail est réalisé par moins de 1 p. 100 du total des fourrageuses. Le gain énergétique qui en résulte est net. Le bénéfice d'un relais entre transporteuses est plus difficile à appréhender. Chez une espèce voisine, *Atta vollenweideri*, il peut y avoir jusqu'à cinq transporteuses différentes quand la piste est longue (Röschard et Roces, 2003). Dans ce cas, la durée du transport d'un fragment de feuille est augmentée de 25 p. 100, par rapport à celle réalisée par une transporteuse unique. L'avantage est

ailleurs. Le transport séquentiel pourrait augmenter le flux de l'information. Davantage d'ouvrières seraient par exemple informées de la nature de la source alimentaire, puisque pour un même fragment elles seraient plus nombreuses à intervenir. Au total, la récolte serait facilitée (Röschard et Roces, 2003).

Le *cloisonnement des tâches* concerne aussi les activités de chasse. Les ponéromorphes, avec leur aiguillon puissant, constituent un bon matériel pour de telles études. *Ectatomma ruidum* (Ectatomminae) présente une spécialisation particulièrement complète au sein de la cohorte des ouvrières affectées à la récolte de la nourriture. On distingue des récolteuses de matières sucrées, des patrouilleuses et des chasseresses. Parmi ces dernières, on rencontre des « tueuses » et des « transporteuses » (Schatz *et al.*, 1996). Les tueuses, qui forment environ le tiers de l'effectif, ont un comportement stéréotypé qui fait se succéder plusieurs actes : la proie est détectée, localisée, identifiée par des attouchements antennaires, saisie par les mandibules et exécutée d'un coup d'aiguillon. Laisse sur le sol, elle est récupérée par une transporteuse qui l'achemine vers le nid, parfois même en la confiant à un troisième individu qui attend à l'entrée. La transporteuse reviendra ensuite sur le territoire de chasse pour un nouveau transport. Chaque tueuse est ainsi capable, quand les proies sont abondantes, d'occire une trentaine de drosophiles pendant une partie de chasse de trois heures.

On retrouve le même cloisonnement des tâches chez une Ponerinae africaine, *Pachycondyla caffraria*. Cette espèce partage ses ouvrières chasseuses entre tueuses et transporteuses lors de la capture des termites dont elle se nourrit (Agbogba et Howse, 1992). La fourmi-cadavre *Pachycondyla tarsata* (anciennement *P. tarsatus*), ainsi appelée en raison de sa phéromone d'alarme dont l'odeur est repoussante, possède aussi des ouvrières chasseuses et des ouvrières transporteuses. Mais le transport n'est pas direct. Il existe une chaîne impliquant plusieurs ouvrières qui n'effectuent chacune qu'une partie du trajet (López *et al.*, 2000).

Le cloisonnement des tâches se produit aussi à l'intérieur du nid. Chez la fourmi champignonniste *Atta cephalotes*, les ouvrières de la meule à champignon transportent jusqu'au seuil des dépotoirs les déchets produits par la culture du mycélium (cf. chapitre 12). Elles déposent alors leurs charges, qui seront récupérées par des ouvrières affectées à la gestion de ces chambres à déchets lesquelles contiennent de nombreux organismes pathogènes. Le « task partitioning » évite ainsi le contact entre les deux catégories d'ouvrières et préserve sans doute le jardin à champignon d'infections variées (Hart et Ratnieks, 2001).

2.3. Mécanismes proximaux

Lorsque le polyéthisme de caste ou d'âge n'est pas en cause, comme c'est le cas dans les changements rapides d'activité, les causes immédiates de l'organisation du travail ne sont pas intrinsèques aux individus. On doit considérer ces derniers comme ayant les mêmes potentialités, capables d'effectuer n'importe quelle tâche. Il n'y a pas un contrôle central donneur d'ordres. L'affectation à une activité particulière, et le nombre d'individus affectés à cette activité, sont déterminés par des signaux locaux. Par exemple, ce sont les interactions entre les ouvrières et les réponses à des stimuli externes qui régulent le travail (Gordon, 1996 ; Bonabeau *et al.*, 1997).

2.3.1. Interactions

Un premier modèle propose que les ouvrières déterminent leur activité après avoir échangé des informations avec leurs compagnes. L'observation d'ouvrières de *Lasius fuliginosus* maintenues dans une arène montre que les contacts entre congénères ne sont pas le fruit de collisions au hasard entre individus (Gordon *et al.*, 1993). Quand les ouvrières sont peu nombreuses, elles ont tendance à s'agréger et à maintenir un taux de contacts élevé. Au contraire, quand elles sont nombreuses, les fourmis ont tendance à s'éviter. Ces résultats suggèrent que la quantité des contacts joue un rôle dans l'organisation de la colonie.

L'observation des fourmis moissonneuses *Pogonomyrmex* permet de lier le nombre des contacts à la tâche à effectuer. Il faut d'abord remarquer que les ouvrières affectées aux quatre tâches définies plus haut ont peu de chances d'être confrontées directement à des indices matériels indiquant un ajustement numérique à effectuer dans le cadre d'une tâche particulière (Gordon, 1984, 1989 *b*, 1994, 1999 *b*). Par exemple, les fourmis préposées à l'entretien accumulent les débris évacués près des entrées du nid, loin des pistes. De la sorte, les fourrageuses ne sont pas en contact avec ces débris. Les ouvrières engagées dans les différentes tâches sont en fait « compartimentées » spatialement. Mais toutes les ouvrières qui travaillent à l'extérieur sont amenées à pénétrer régulièrement dans le nid. À cette occasion, elles échangent des contacts antennaires qui peuvent les informer des besoins particuliers dans telle ou telle activité. Le temps consacré par les ouvrières de *P. barbatus* à évacuer les déchets produits par la vie de la colonie est d'autant plus long que ces ouvrières ont croisé un plus grand nombre d'ouvrières affectées à cette tâche. De plus, des ouvrières inactives seront d'autant plus amenées à se joindre aux nettoyeuses qu'elles auront croisé par unité de temps un plus grand nombre d'ouvrières déjà occupées à évacuer des débris (Gordon et Mehdiabadi, 1999). On a déjà évoqué au chapitre 4

la présence d'hydrocarbures sur la cuticule des reines de fourmis dont ils indiquent l'état du statut reproducteur. Ils sont aussi présents sur le corps des ouvrières, comme on le verra longuement au chapitre 7. Leur étude chez *P. barbatus* montre qu'ils sont caractéristiques des cohortes d'ouvrières engagées dans les différentes activités extérieures : ouvrières fourrageuses, patrouilleuses ou chargées de la maintenance du nid présentent des profils cuticulaires différents (Wagner *et al.*, 1998).

Les fourmis peuvent donc utiliser les odeurs des hydrocarbures pour déterminer l'activité des ouvrières qu'elles rencontrent. On sait que si les ouvrières fourrageuses de *P. barbatus* ne reviennent pas au nid, l'activité de récolte est interrompue car aucune nouvelle récolteuse ne sort du dôme. Greene et Gordon (2003) ont montré que c'est l'odeur des ouvrières revenant au nid qui détermine leurs compagnes à sortir. Après avoir interrompu la sortie des ouvrières en interceptant les fourrageuses regagnant leur nid, ils font tomber dans l'orifice d'entrée des petites perles de verre porteuses d'un extrait des lipides ou des hydrocarbures cuticulaires des fourrageuses. En laissant tomber une perle toutes les 10 secondes, un rythme qui correspond à un retour naturel des pourvoyeuses, ils induisent à nouveau la sortie des fourrageuses. Ceci démontre que la décision d'entreprendre une activité dépend bien du nombre des interactions avec des ouvrières chargées de l'odeur attachée à leur fonction.

2.3.2. Seuils de réponse

Le modèle qui met en avant les seuils de réponse n'est pas très éloigné du précédent. Là encore, la division du travail émerge de l'ensemble des actions et des décisions indépendantes prises par les ouvrières qui répondent à une information (Deneubourg *et al.*, 1987 ; Deneubourg et Goss, 1989 ; Bonabeau *et al.*, 1998 *a*). Il est clair que les individus ne sont pas en mesure d'avoir une représentation globale des besoins d'une colonie. L'explication qui fait référence au modèle des *seuils de réponse* a le mérite de la simplicité (Robinson et Page, 1989 ; Beshers *et al.*, 1999). Chaque catégorie d'individus présents dans une société est caractérisée par un seuil de réponse selon la tâche considérée. Tâche et stimulus sont liés par une boucle de rétroaction négative qui régule le système. En effectuant une tâche, l'individu abaisse le niveau de stimulations associées à cette tâche. Ce sont les ouvrières dont le seuil de réponse est le plus bas pour la tâche considérée qui répondent les premières. Si les besoins de la société augmentent, le nombre des stimulations augmente simultanément, entraînant automatiquement le recrutement d'autres individus dont les seuils de réponse sont plus élevés. C'est la différence de sensibilité des indivi-

des appartenant à des castes, ou à des groupes d'âges différents qui conduit à la division du travail.

Le partage des tâches dans les sociétés de *Pheidole* constitue un bon exemple. On sait que les soldats des *Pheidole* ont un répertoire comportemental étroit, tourné pour l'essentiel vers des activités de défense sur l'aire de récolte. À l'intérieur du nid, ils sont souvent inactifs, leurs seules tâches notables étant des autotoilettages, des échanges antennaires et le gardiennage de l'entrée. Les soldats de *Pheidole pallidula* ne répondent qu'à des sollicitations intenses avant de s'engager dans des activités de récolte ou de défense. Par exemple, si les proies (des drosophiles) sont transportables par les seules ouvrières, les soldats restent au nid parce que le niveau des sollicitations est faible. Par contre, si la proie est très grosse (une blatte), le niveau des sollicitations augmente, dépassant le seuil de réactivité des soldats qui sortiront du nid (Detrain et Pasteels, 1991). Le processus est identique quand la colonie fait l'objet d'une attaque. L'intrusion d'ouvrières *minor* ennemies ne détermine pas la sortie des soldats : ils sont peu sollicités. Mais si les abords du nid sont envahis par des soldats étrangers, les sollicitations dont font l'objet les soldats résidents augmente considérablement et détermine leur sortie. Dans ce dernier cas, les *minor* résidentes laissent au sol une piste chimique très marquée qui dépasse le seuil de réactivité des défenseurs (Detrain et Pasteels, 1992).

Le cas de *Pheidole pubiventris* est comparable. Dans une société non perturbée de cette fourmi où les soldats représentent 10 p. 100 de l'effectif, le nombre moyen de leurs actes est de 0,89 par heure. Si l'on retire progressivement des ouvrières, ce qui accroît le pourcentage des soldats, ces derniers augmentent considérablement leur activité jusqu'à effectuer 7,25 actes par heure. Cette forte augmentation est atteinte parce que les soldats vont désormais nourrir les larves, ce qu'ils ne font jamais en présence d'ouvrières. Si l'on ajoute alors des ouvrières *minor* à la société, les soldats retrouvent les activités spécifiques de leur sous-caste (Wilson, 1984 a). Le modèle des seuils de réponse donne une explication satisfaisante à ce comportement (Bonabeau *et al.*, 1996). Pour répondre aux stimulations de faim émises par les larves de *P. pubiventris*, la catégorie d'individus spécialisés dans cette tâche (les ouvrières *minor*) est caractérisée par un seuil de réponse spécifique largement inférieur à celui des soldats. Lorsque les larves sont correctement nourries, elles diminuent le niveau de leurs sollicitations, si bien que les soldats ne seront jamais stimulés. Mais en l'absence d'ouvrières *minor*, les larves affamées augmentent leur niveau de sollicitation et les reportent sur les seuls individus disponibles, c'est-à-dire les soldats. Les stimulations larvaire dépassent le seuil de réponse des

soldats qui s'engageront dans les fonctions de nourrissage. Le modèle peut se complexifier si l'on admet qu'il existe des variations de réceptivité aux stimulations, dues à des modifications physiologiques liées à l'âge de l'individu. On ajoute alors une dimension temporelle au polyéthisme, comme on l'a montré chez l'abeille en raison des modifications de la concentration de l'hormone juvénile circulante (Huang et Robinson, 1999). Les effets génétiques peuvent aussi être pris en compte (Bonabeau *et al.*, 1998 b).

L'hypothèse proposée par Cassill et Tschinkel (1999 c), et soutenue par des observations sur la circulation des aliments au sein de la société de la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, reprend le concept des seuils de réponse, mais le limite à un partage rudimentaire des tâches. Chez cette espèce, où il existe un polymorphisme continu, les seuils de réponse peuvent expliquer pourquoi les grosses ouvrières sont insensibles aux sollicitations des larves affamées, même si leur jabot est plein. Par contre, l'hypothèse ne fonctionne plus chez les ouvrières de taille moyenne. Ces dernières « choisissent » en quelque sorte leur activité. Certaines ne nourrissent que quelques larves avant de s'investir dans d'autres tâches. D'autres, au contraire, alimentent plus de 100 larves avant de changer d'activité. Cette flexibilité ne dépend que pour partie de l'état de réplétion de leur jabot. La versatilité des ouvrières de taille moyenne implique la prise en compte d'autres facteurs déclenchant encore inconnus.

2.3.3. Le modèle du « *foraging for work* »

Ce modèle accorde la priorité à des stimuli émanant de l'environnement, et non plus aux interactions entre individus. Il montre comment une division du travail flexible peut émerger d'un simple algorithme représentant les tâches individuelles (Tofts et Franks, 1992 ; Stickland *et al.*, 1993 ; Tofts, 1993). Ce modèle postule l'existence d'une disposition linéaire des tâches à accomplir, qui se distribuent dans une série de compartiments contigus. Les ouvrières, situées le long de la chaîne d'activités, recherchent une tâche à accomplir. Si toutes les activités requises dans un compartiment déterminé sont réalisées, l'ouvrière passe dans le compartiment voisin où elle cherche à s'employer. Les changements de rôles sont alors générés seulement par les besoins de la société. On peut ainsi expliquer le polyéthisme centrifuge. L'émergence continue des ouvrières néonates sature le besoin de main-d'œuvre pour soigner le couvain, repoussant les ouvrières un peu plus âgées vers l'extérieur. Comme la mortalité est plus forte pour les ouvrières de l'extérieur, cette situation génère une pénurie de main-d'œuvre et crée donc une sorte d'aspiration vers la zone vacante, alimentant alors le flux des ouvrières allant de l'intérieur vers l'extérieur. Le modèle du « *foraging for work* » souffre toute-

fois d'un inconvénient. Il suppose l'existence d'individus tous semblables, qui n'ont aucune action intrinsèque sur l'accomplissement d'une tâche déterminée. Il ne tient pas compte de l'état physiologique des ouvrières, dont on a vu plus haut qu'il est souvent lié au polyéthisme d'âge. Comme le soulignent Huang et Robinson (1992), les changements d'activité chez les insectes sociaux peuvent sans doute être mieux compris si l'on combine les apports de l'auto-organisation et des processus sous contrôle physiologique et génétique.

La division du travail est une quasi-exclusivité des insectes sociaux. Les recherches dont on vient de rendre compte montrent que l'on peut en aborder l'étude selon trois échelles de temps. La première s'efforce de retracer les étapes évolutives, en particulier celles qui ont permis la mise en place des sous-castes morphologiques (Oster et Wilson, 1978). Cette approche accorde beaucoup d'importance à un contrôle hiérarchisé et centralisé de la démographie des sociétés (Wilson, 1985 *b*). La deuxième retrace l'ontogenèse des individus (Tschinkel, 1993 *a*). La dernière est une échelle proximale selon laquelle les ouvrières distribuent elles-mêmes les tâches à accomplir (Pasteels *et al.*, 1987 *a* ; Franks et Tofts, 1994 ; Gordon, 1996 ; Bonabeau *et al.*, 1997). Ce modèle met en avant un contrôle décentralisé qui s'appuie sur le phénomène de l'auto-organisation auquel est consacré le chapitre 16.

Une autre question se pose, relative au moment où le polyéthisme s'est mis en place au cours de l'évolution. La plupart des modèles s'accordent pour estimer que la division du travail est un processus dérivé, qui se serait différencié après l'apparition de la socialité (Beshers et Fewell, 2001). D'autres modèles, basés sur l'auto-organisation, estiment que le partage des rôles est intervenu dès la réalisation de la socialité (Helms Cahan *et al.*, 2002 *b*). Cette interprétation s'appuie sur une observation de Helms Cahan et Fewell (2004). Les fondatrices de *Pogonomyrmex californicus* qui vivent dans l'Arizona fondent toujours par haplomérose. À ce stade de la fondation la femelle est un insecte solitaire. Lorsque l'on pratique expérimentalement des fondations réunissant deux reines, une des deux femelles se spécialise plus que l'autre dans le creusement du nid. La division du travail apparaît donc en même temps que la première manifestation d'une vie sociale. Cette spécialisation pourrait d'ailleurs diminuer le succès reproductif de la femelle qui consacre plus de temps à

creuser qu'à pondre. C'est pourquoi au cours de l'évolution, il se serait produit une correction chez les *P. californicus* du sud de la Californie qui pratiquent toujours la fondation par pléomérose. Il y a bien encore une femelle plus spécialisée que les autres dans les activités de terrassement, mais les différences entre reines – relatives à la reproduction – sont moindres que celles observées chez les paires expérimentales de l'Arizona.

Le polyéthisme représente un avantage sélectif certain. Que le partage des rôles trouve son origine dans l'existence de facteurs internes comme les particularités morphologiques, l'âge des individus, les prédispositions génétiques, ou dans l'existence de facteurs externes comme le degré des interactions entre les individus, il permettra une meilleure réponse aux contraintes de l'environnement. Dans un environnement même homogène, la nourriture comme les compétiteurs se présentent sous des configurations variables. Dès lors, une société de fourmis possédant des ouvrières occupant un large éventail d'activités sera mieux à même de se nourrir, de se défendre et par conséquent de se reproduire, ce qui améliore au total sa valeur adaptative globale (Oster et Wilson, 1978). Il faut sans doute rappeler ici les modalités de la reproduction de la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* (Fournier *et al.*, 2005). Si cette espèce a abandonné le mélange des patrimoines génétiques possédés par les sexués mâles et femelles pour reproduire à l'identique les nouveaux sexués (clonage résultant d'une double parthénogenèse), elle a gardé une reproduction sexuée classique pour produire ses ouvrières. Le souci de conserver des ouvrières aux patrimoines génétiques différents renforce l'idée que la pression évolutive a opéré pour conserver cette variabilité génétique favorable à l'expression du polyéthisme.

De plus, le polyéthisme n'est pas rigide. La flexibilité et l'idiosyncrasie permettent de répondre immédiatement à des variations ponctuelles de l'environnement. En particulier le fourragement pourra être modulé et optimisé selon les exigences de la société. En permettant d'obtenir un profit énergétique au moindre coût, le polyéthisme favorise le succès reproductif. Il ne fait pas de doute que le partage des tâches au sein des sociétés de fourmis est une des principales raisons de leur succès écologique (Wilson, 1985 *b*).

7

Information chimique

1. Communication et signaux chimiques

La communication est une fonction indispensable à la survie de tous les êtres vivants. Même les animaux solitaires doivent communiquer entre eux, au moins au moment de la reproduction, quand ils sont à la recherche du partenaire sexuel. Classiquement, par communication, on entend l'émission d'un stimulus par un individu qui provoque une réaction chez un autre individu, la réaction étant bénéfique à celui qui a émis le stimulus, à celui qui l'a reçu ou aux deux (Wilson, 1971 *a*). Les stimuli peuvent être de nature chimique (olfaction, gustation), acoustique (audition), visuelle (perception de la lumière, vision), mécanique (toucher), électrique. Si certains canaux de communication sont plutôt confidentiels (la communication électrique de certains poissons), d'autres nous sont bien connus : les signaux acoustiques et visuels règlent les principaux comportements des vertébrés.

Du fait de notre appartenance aux vertébrés, chez lesquels la différenciation des organes des sens liés à la vision et l'audition est devenue de plus en plus sophistiquée, nous accordons sans doute une moindre importance à l'olfaction. Pourtant le comportement sexuel et social d'un grand nombre de vertébrés, comme celui des rongeurs par exemple, est dominé par la communication chimique. L'olfaction est un stimulus quasiment universel. La *communication chimique* est impliquée dans les relations interindividuelles des animaux de tous les embranchements. Même les oiseaux, dont on sait qu'ils sont peu susceptibles d'utiliser ce canal de communication, possèdent au moins une espèce marine capable de discrimination olfactive : dans les îles Kerguelen, le prion de la désolation *Pachiptila desolata*, un pétrel, reconnaît les odeurs individuelles (Bonadonna et Nevitt, 2004).

L'olfaction est universelle, car contemporaine de l'apparition des premiers êtres vivants. Les unicellulaires aquatiques — la vie a pris naissance dans l'eau — émettent des signaux chimiques destinés à provoquer la rencontre des gamètes. Il est vraisemblable que les hor-

mones, dont on connaît l'action fondamentale qu'elles jouent comme messenger chimique entre les cellules des organismes, dérivent des molécules qui permettaient aux organismes monocellulaires de communiquer entre eux. Quel que soit le moment de leur apparition, tous les grands types d'organismes possèdent et diffusent des molécules odorantes ou *sémiochimiques*, que l'on peut considérer comme faisant partie des caractéristiques du monde vivant (Brossut, 1996).

La détection des molécules odorantes met en jeu chez les fourmis les mêmes structures que chez les autres insectes : leurs antennes sont porteuses de milliers de sensilles qui sont des micro-organes programmés pour l'olfaction (Masson et Strambi, 1977 ; Pow et Howse, 1994). Bien que de plusieurs types, ces sensilles présentent une architecture commune : des pores tubulaires connectent le milieu extérieur à la lumière sensillaire renfermant les dendrites des neurones sensoriels (Masson et Brossut, 1981). Chaque sensille répond de manière spécifique à une molécule ou à une famille de molécules chimiques. Les dendrites sont séparés du milieu extérieur par un fluide aqueux protecteur, la « lymphe sensillaire ». Les molécules odorantes étant hydrophobes, elles se lient à des petites protéines de la lymphe (*odorant binding proteins*). Ces « protéines liant les odeurs » optimisent sans doute la réception des stimuli en solubilisant les molécules odorantes pour leur permettre d'atteindre les neurones sensoriels (Picimbon, 2002).

Avant d'aller plus loin dans le monde des odeurs, il convient de donner quelques définitions (*figure 7.1*). Les signaux chimiques ou *sémiochimiques* sont des molécules organiques, plus ou moins volatiles, émises par un organisme et modifiant le comportement et/ou la physiologie d'autres organismes. Lorsque la communication intervient entre espèces animales ou végétales différentes, on parle de substances *allélochimiques*. Ces substances sont elles-mêmes classées en deux groupes principaux. Quand elles sont émises par un émetteur qui tire bénéfice de leur diffusion, elles prennent le

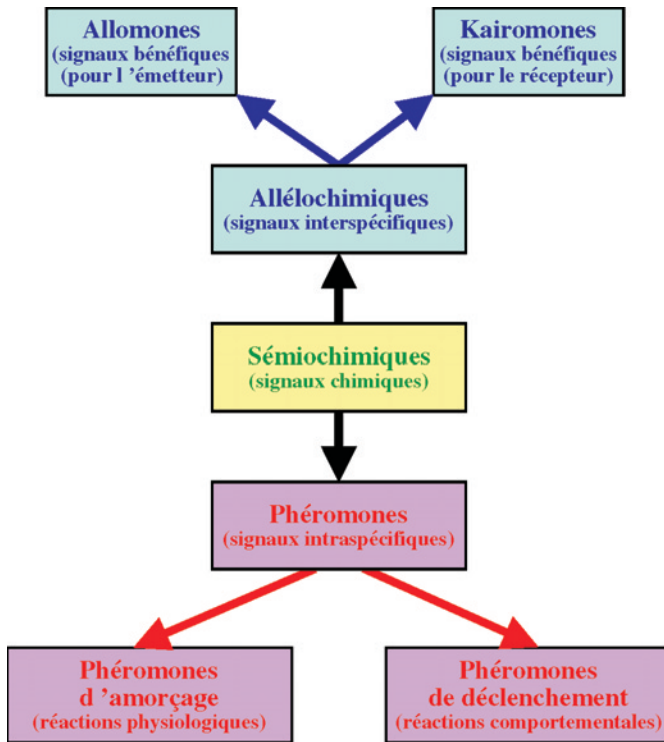


Figure 7.1 ■ Les signaux chimiques. Les sémiochimiques regroupent les divers signaux odorants chimiques utilisés dans la communication entre les organismes. Ils se répartissent en allélochimiques quand la communication concerne des individus d'espèces différentes et en phéromones quand la communication est intra-spécifique.

nom d'*allomones*. On trouvera un bon exemple d'allomone dans la biologie des fourmis champignonnistes. Les feuilles qu'elles récoltent pour alimenter leur jardin à champignon peuvent contenir des composés antifongiques, comme le cyclohexamide. Le champignon symbiote des fourmis réagit en émettant des allomones à l'intention des fourmis qui cessent immédiatement de récolter le feuillage de la plante nocive. Nous verrons d'autres exemples chez les animaux myrmécophiles (cf. chapitre 14). Si l'émission des allélochimiques se fait au bénéfice du récepteur on a alors affaire à des *kairomones*. C'est ainsi que les pistes chimiques tracées dans la forêt amazonienne par les fourmis nomades en quête de nourriture sont aussi suivies par une foule d'arthropodes myrmécophiles, qui se nourrissent des débris de proies capturées par les fourmis. De même, plusieurs espèces de chenilles de papillons appartenant à la famille des Lycaenidae trouvent le chemin de la fourmilière dans laquelle elles doivent achever leur cycle, en suivant la phéromone de piste des fourmis.

Lorsque la communication intervient entre représentants d'une même espèce, les substances en cause sont

des *phéromones*. Ce néologisme créé en 1959 par Karlson et Lüscher doit beaucoup au grand chimiste allemand Butenandt (Karlson et Butenandt, 1959). Les phéromones sont elles-mêmes divisées en deux groupes, les *phéromones d'amorçage* et les *phéromones de déclenchement*. Les phéromones d'amorçage ou « *primer pheromones* » sont responsables de réactions physiologiques différées. Pour le moment, leur nombre est limité chez les fourmis. Leur rôle a été examiné au chapitre 4. À l'inverse, les phéromones de déclenchement ou « *releaser pheromones* » sont légion (Aron et Passera, 2000). Leur rôle est fondamental et règle la majorité des interactions entre ouvrières, entre ouvrières et la reine, entre ouvrières et le couvain.

Toutes ces molécules organiques sont produites par des glandes exocrines. On en connaît une centaine pour l'ensemble des insectes sociaux (Billen, 2002), dont plus de 40 se rencontrent chez les Formicidae (Billen et Morgan, 1998). Il n'est pas possible de toutes les citer dans cet ouvrage. Les principales glandes exocrines représentées sur la *figure 7.2*, se situent essentiellement dans l'abdomen, la tête et les pattes. Celles ayant été les mieux étudiées, et dont le rôle sera fréquemment évoqué dans ce chapitre, sont les glandes mandibulaires et les glandes postpharyngiennes situées dans la tête ainsi que la glande à venin ou à poison et son annexe la glande de Dufour, la glande pygidiale et la glande rectale, toutes quatre logées dans l'abdomen. Certaines, comme les glandes mandibulaires se rencontrent chez tous les insectes sociaux, dans tous les sexes et toutes les castes. La famille des Formicidae possède en propre les glandes postpharyngiennes, métapleurales et pygidiales. D'autres glandes caractérisent une sous-famille, comme la glande de Pavan rencontrée seulement dans l'abdomen des Dolichoderinae. Certaines, plus rares, sont liées seulement à un ou deux genres : la glande rectale ne se trouve que chez les fourmis tisserandes et la glande cloacale chez les *Camponotus* et les *Cataglyphis*. Les progrès réalisés dans la confection des coupes histologiques permettent de découvrir encore de nouvelles structures. Les dernières en date sont des *glandes subépithéliales* ; elles forment des unités glandulaires sécrétrices, logées juste sous l'épiderme des ouvrières appartenant à huit sous-familles (Gobin *et al.*, 2003 a). Un autre exemple est encore plus démonstratif. Pendant plus de 20 ans, on ne connaissait qu'une seule glande logée dans les pattes : la glande tibiale des pattes postérieures des *Crematogaster* (Leuthold, 1968). Aujourd'hui, 14 structures glandulaires différentes situées dans les pattes sont décrites (Billen, 1998). Les antennes, qui n'avaient pu être examinées correctement, se révèlent porteuses de glandes exocrines, soit au niveau du scape chez une fourmi nomade (Billen, 2000), soit au niveau du funicule chez la fourmi de

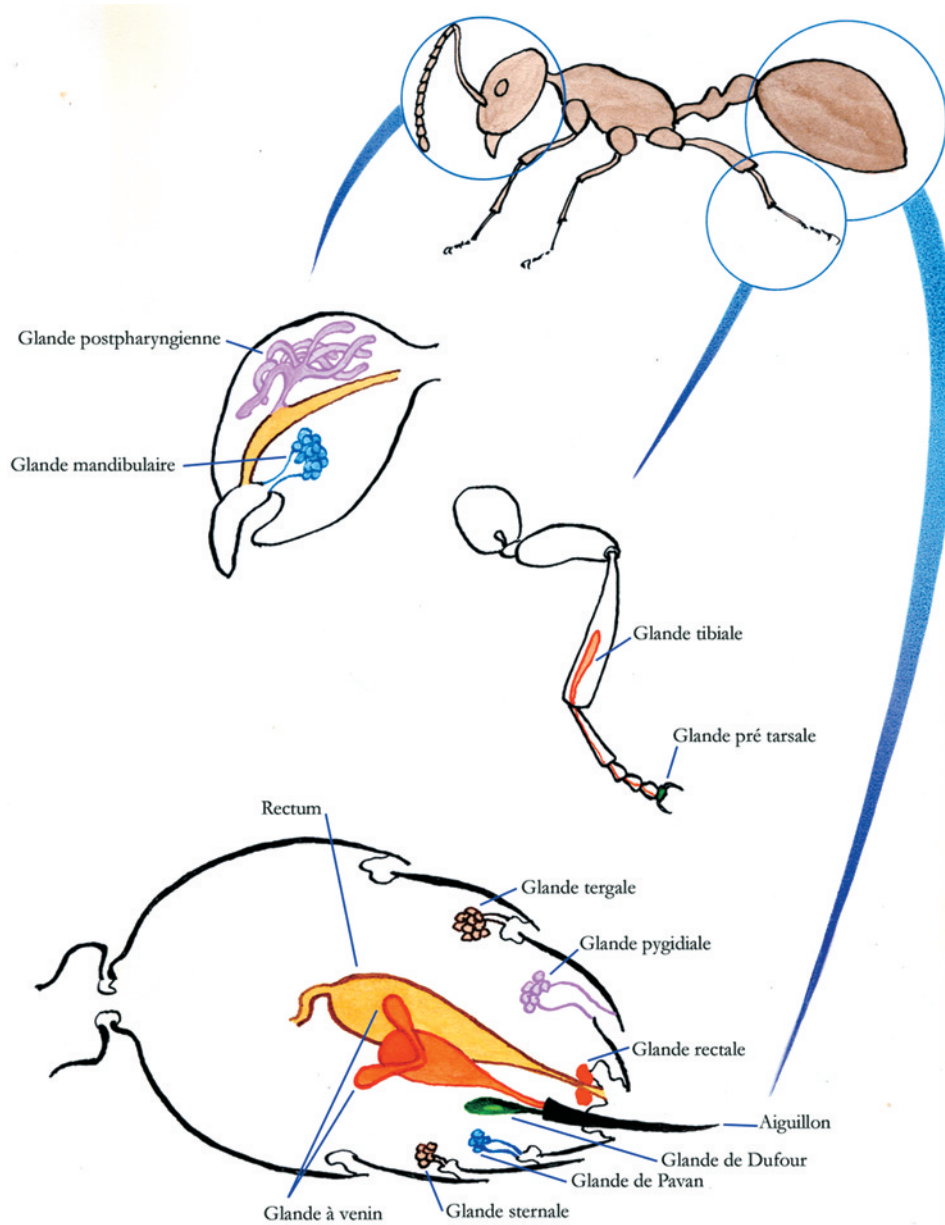


Figure 7.2 ■ Les glandes productrices de phéromones. On connaît plus de 40 glandes émettant des phéromones chez les fourmis. Si certaines se rencontrent chez toutes les fourmis (glandes mandibulaires, glande postpharyngienne), d'autres sont plus spécifiques. Par exemple la glande de Pavan caractérise les Dolichoderinae. On remarquera que la plupart sont situées dans l'abdomen et dans la tête.

feu (Isidoro *et al.*, 2000). Le rôle de leur sécrétion est encore inconnu.

Les glandes exocrines des fourmis sont d'origine ectodermique et donc associées à un élément de la cuticule. On en distingue deux types. Les *glandes épithéliales* sont originaires de l'épiderme, l'assise cellulaire qui sécrète la cuticule. Leur production traverse directement la cuticule ou s'accumule dans un réservoir débouchant à l'extérieur. Les autres glandes sont formées

par le groupement d'unités de deux cellules, l'une sécrétrice et l'autre formant réservoir. Ces glandes débouchent individuellement à travers la cuticule par des pores, ou bien les réservoirs individuels se déversent dans un réservoir commun qui s'ouvre lui-même à l'extérieur (Billen, 1991).

Le même message chimique peut être émis à l'intention d'animaux d'espèces différentes. La substance de piste des fourmis nomades, à laquelle on vient de faire

allusion, est déposée à l'intention des autres ouvrières de la colonie pour lesquelles elle fonctionne comme une phéromone. Le même signal agit comme une kairomone à l'intention des coléoptères staphylyns, qui suivent la colonne de chasse pour se nourrir des restes des proies. Les progrès de la chimie analytique montrent de plus en plus, bien que cela ne soit pas une règle absolue, que le message phéromonal résulte de l'action conjuguée de plusieurs substances produites ou non par une même glande (Hölldobler, 1995). Par exemple, la phéromone de piste de la fourmi granivore *Messor bouvieri* provient à la fois de la glande à venin (3-éthyl-2,5-diméthylpyrazine) et de la glande de Dufour annexée à l'appareil venimeux (un mélange d'alcènes allant de C₁₃ à C₁₉ avec une, deux ou trois doubles liaisons) (Jackson *et al.*, 1991). Une même glande peut aussi fournir un cocktail de substances. C'est ainsi que la glande à poison de *Tetramorium meridionale* délivre une phéromone de piste formée de quatre pyrazines plus de l'indole.

La variété de la nature chimique des phéromones ne le cède en rien à la variété des glandes productrices. Il s'agit de peptides, d'alcools, d'aldéhydes, de terpènes, d'esters, d'hydrocarbures, d'alcaloïdes, de lactones... Au total, on connaît aujourd'hui plus de 1 500 substances à action phéromonale pour l'ensemble des insectes sociaux. Ces messages olfactifs règlent la circulation de l'information nécessaire à la réalisation de tous les aspects de la vie sociale. Ils ont fait l'objet d'intenses recherches depuis une trentaine d'années qui peuvent se ranger en deux catégories : celle qui analyse le comportement induit par la libération des substances olfactives et celle qui est focalisée sur leur constitution chimique. La première est fondée sur l'utilisation de bioessais éthologiques qui s'efforcent de reproduire les comportements. La deuxième bénéficie des méthodes d'analyse des substances organiques, impulsées par la découverte de la chromatographie par Archer Martin, Prix Nobel de chimie en 1952. En 2004, 4 000 à 5 000 articles démontrent le rôle des phéromones dans le maintien de la structure sociale coloniale, sa cohésion, sa productivité.

Une classification de leur action est évidemment arbitraire (Ali et Morgan, 1990). Celle que nous suivrons reconnaît sept rôles fondamentaux. (1) Les *phéromones d'agrégation* regroupent les ouvrières entre elles et autour des reines en une cour royale. Elles modifient aussi le comportement des ouvrières à l'égard des larves sexuées. Leur origine est encore discutée. (2) Les *phéromones sexuelles* sont responsables du rapprochement des sexes et permettent l'accouplement. Elles sont produites par les glandes mandibulaires ou abdominales. (3) Les *phéromones d'alarme* alertent, attirent ou dispersent les congénères selon la nature de l'évène-

ment et la concentration. Elles sont émises soit par les glandes mandibulaires, soit par des glandes abdominales. (4) Les *phéromones de recrutement* sont mises en œuvre pour attirer les ouvrières en un endroit précis. Les mieux connues sont celles qui déterminent le suivi des pistes de fourrage. Elles sont issues de glandes abdominales ou de glandes logées dans les pattes. Selon leur nature et la sous-famille des fourmis chez laquelle on les trouve, leur sécrétion s'écoulera par le biais des pattes, de l'aiguillon, de l'anus ou tout simplement par des pores situés à l'extrémité de l'abdomen. La nature chimique de ces phéromones est très variable. Ce peut être des peptides, des alcools, des aldéhydes, des terpènes, des esters, des hydrocarbures, des alcaloïdes, des lactones... La plus banale, ou en tout cas la plus anciennement connue, est l'acide formique dont le nom indique bien qu'il a été trouvé pour la première fois chez une fourmi : au XVI^e siècle deux « savants » de l'époque constatèrent que la fleur bleue de la chicorée déposée sur un dôme de la fourmi des bois et aspergée d'acide par les ouvrières virait au rouge. En 1670, Samuel Fisher obtenait à Sheffield de l'acide formique en distillant de grandes quantités de fourmis des bois. Il a fallu attendre les travaux de Gay-Lussac et Berthelot, au milieu du XIX^e siècle, pour obtenir ce composé par synthèse. (5) Les *phéromones territoriales* sont impliquées dans le marquage de l'aire de fourrage et des abords du nid. Elles contribuent à sa défense. Leur origine est très variable. (6) Les *phéromones de reconnaissance* permettent aux congénères de s'identifier comme appartenant ou non au même nid ou encore à une caste ou une sous-caste déterminée. Elles sont adsorbées à la surface de la cuticule. (7) Les *phéromones funéraires* sont les plus mal connues. Elles induisent les ouvrières à entreposer loin du nid les cadavres qui en sont imprégnés.

2. Phéromones royales : attraction et signalisation

L'attraction entre les individus qui détermine leur agrégation, prélude à tout comportement social, est un phénomène inhérent aux sociétés d'insectes (Grassé, 1950). Le regroupement des individus sociaux est basé sur l'existence de signaux chimiques (Camazine *et al.*, 2001). C'est ainsi que les ouvrières de *Lasius niger* se regroupent dans un tube dans lequel ont séjourné des congénères pendant deux jours (Depickère *et al.*, 2004 a).

On sait depuis longtemps que la reine des fourmis exerce une puissante attraction sur ses ouvrières qui s'agrègent autour d'elle en une sorte de « cour royale » (figure 7.3) (Hölldobler et Wilson, 1990 ; Berton *et al.*, 1988, 1991 ; Cariou-Etienne et Passera, 1993). Parfois, la reine est recouverte par ses ouvrières, ce que les auteurs anglo-saxons appellent le « *retinue* ». Le compor-

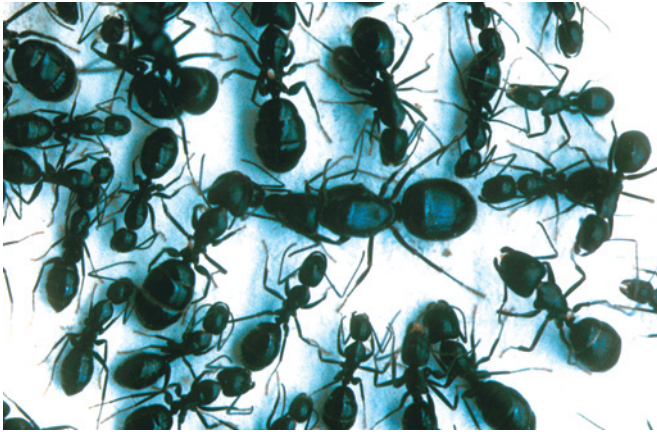


Figure 7.3 ■ La « cour royale ». Les reines des fourmis, surtout chez les espèces monogynes, attirent leurs ouvrières qui s'agrègent autour d'elles formant ce que l'on a appelé la « cour royale ». La phéromone royale qui est responsable de cette agrégation est mal connue. Sur cette photo, la reine de *Camponotus aethiops* est entourée de ses ouvrières, aussi bien des ouvrières *minor* que des ouvrières *major*. © par L. Passera.

tement des ouvrières des fourmis nomades est exemplaire à cet égard (Rettenmeyer *et al.*, 1978). Stumper (1956) est un des premiers à avoir réalisé des extraits attractifs des reines de *Lasius alienus* ou de *Pheidole pallidula*. Des morceaux de papier-filtre sur lesquels des reines de *Neivamyrmex*, une fourmi nomade, ont été confinées, attirent les ouvrières (Watkins et Cole, 1966). Ce pouvoir attractif est lié au fonctionnement de l'ovaire. C'est quand les reproductrices de la fourmi d'Argentine sont au cœur de la période de ponte qu'elles attirent un maximum d'ouvrières (Cariou-Etienne et Passera, 1993). Chez la forme polygyne de *Solenopsis invicta* il s'établit ainsi une hiérarchie entre reines. La reine dominante est celle qui attire le plus d'ouvrières. Elle reçoit plus de trophallaxies nourricières que les reines subordonnées et pond davantage d'œufs. Il est vraisemblable qu'elle produit plus de phéromone attractive (Chen et Vinson, 2000).

Les phéromones royales interviennent aussi dans un autre contexte du domaine comportemental. Il est fréquent que les ouvrières exécutent des larves royales introduites dans une société déjà pourvue de sa ou de ses reines. Le phénomène a été clairement montré chez la fourmi de feu (Vargo et Fletcher, 1986) ou la fourmi d'Argentine (Passera *et al.*, 1995). Ces exécutions sont réalisées dans l'intérêt de la reine, par exemple si l'élevage des sexués est réalisé dans une société trop petite où il risque d'épuiser la colonie. C'est en tout cas un moyen mis à la disposition de la reine pour contrôler et réguler la production des sexués ailés.

L'origine précise des phéromones royales des fourmis reste largement ignorée. Dans tous les comportements évoqués ci-dessus, il est possible de remplacer la reine vivante par un cadavre ou par un extrait cuticulaire royal. À l'inverse, le contenu des diverses glandes exocrines est sans effet (Passera, 1980). Il se pourrait que les glandes responsables soient associées à la cuticule comme cela a été suggéré par Brian (1973), Coglitore et Cammaerts (1981) et Cariou-Etienne *et al.* (1992). Cette hypothèse renvoie alors à la production des hydrocarbures cuticulaires produits par les œnocytes, dont une partie de la production peut traverser directement la cuticule (voir plus loin). Il n'est pas impossible que ces hydrocarbures constituent alors la « phéromone royale » avec des effets multiples. On peut imaginer que c'est le même cocktail d'hydrocarbures qui joue le rôle de phéromone d'amorçage en bloquant le fonctionnement de l'ovaire des ouvrières (cf. chapitre 5), ou celui de phéromone de déclenchement. Nous avons vu au chapitre 5 que les hydrocarbures cuticulaires de *Myrmecia gulosa* constituent un signal de fertilité et déterminent le comportement des ouvrières à l'égard des femelles pondueuses (Dietemann *et al.*, 2003). On verra aussi au chapitre 10 que ces mêmes substances sont liées au fonctionnement ovarien des ouvrières pondueuses chez les fourmis sans reine et que, là encore, c'est leur perception par les ouvrières qui met en place une hiérarchie reproductrice. Enfin, les hydrocarbures produits par la reine et/ou les ouvrières jouent un rôle majeur dans la reconnaissance coloniale (voir plus bas). Les hydrocarbures cuticulaires représenteraient alors la phéromone royale et seraient responsables de ses multiples effets (Dietemann *et al.*, 2003). Chez *Cataglyphis cursor*, les substances royales attractives semblent identiques à celles responsables de l'odeur coloniale (Berton *et al.*, 1991). Il n'est pas interdit de penser que l'on pourra prochainement séparer des composés particuliers et les lier à un comportement précis ou une action physiologique déterminée.

En contradiction avec ce qui précède, la phéromone royale de la fourmi de feu est produite par la glande à poison, donc une glande exocrine (Vander Meer *et al.*, 1980). Rappelons que chez l'abeille, la phéromone royale est issue des glandes mandibulaires qui sont également exocrines. Chez la fourmi de feu, le produit de l'extraction réalisée dans un tampon phosphaté a été mélangé à de petits morceaux de viande, puis offert à des fragments de colonies orphelines élevant des larves royales (Klobuchar et Deslippe, 2002). Quatre jours plus tard, 80 p. 100 des larves royales ont été attaquées et dévorées par les ouvrières. De leur côté, Edwards et Chambers (1984) ont identifié une substance, le néocembrène, qui semble permettre la reconnaissance de la reine de *Monomorium pharaonis*. Ce composé est produit par la glande de Dufour. L'existence de ces deux

succès est à mettre en parallèle avec les nombreux échecs subits par les autres myrmécologues. L'implication d'une glande exocrine dans la production de la phéromone royale chez ces deux fourmis est peut-être une exception.

3. Phéromones sexuelles

Comme chez les autres animaux, les phéromones sexuelles des fourmis sont des odeurs produites par les mâles ou les femelles et qui ont pour but de déclencher une réaction comportementale du sexe opposé, afin de permettre le rapprochement des sexes préalable à l'accouplement (Ayasse *et al.*, 2001). Chez quelques espèces, les fourmis vagabondes ou des espèces parasites, l'accouplement a lieu dans le nid minimisant ou excluant l'usage de phéromones sexuelles. Mais généralement, au moins l'un des deux sexes est ailé et vole à la rencontre de l'autre sexe. Hölldobler et Bartz (1985) ont proposé de définir deux types de systèmes d'accouplement, qui s'ils ne prennent pas en compte la totalité des comportements d'accouplement, procurent toutefois un cadre de travail satisfaisant. Il s'agit du « *male-aggregation syndrome* » et du « *female-calling syndrome* ».

3.1. Le « *male-aggregation syndrome* »

Ce système d'accouplement est très fréquent chez les espèces qui engagent de nombreux sexués dans les vols nuptiaux. Il a été décrit au chapitre 3 auquel nous renvoyons le lecteur. Rappelons seulement que les vols des deux sexes sont synchronisés et que les regroupements s'effectuent dans des endroits marqués par un repère topographique particulier. Le plus souvent, c'est une phéromone produite par les glandes mandibulaires des mâles qui attire les femelles ailées (*Acanthomyops*, *Calomyrmex*, *Lasius*, *Myrmecocystus*, *Pogonomyrmex*...) (Hölldobler et Wilson, 1990). Mais on connaît aussi une phéromone sexuelle produite par les femelles de *Formica paralugubris* (Walter *et al.*, 1993). Chez celles de *Polyergus breviceps*, la glande mandibulaire délivre un mélange de méthyl 6-méthylsalicylate et de 3-éthyl-4-méthylpentanol qui attire les mâles pendant deux heures (Greenberg *et al.*, 2004).

3.2. Le « *female-calling syndrome* »

L'appel sexuel effectué par les femelles n'est pas rare chez les insectes, en particulier chez les lépidoptères. Chez les fourmis, il est pratiqué par des reines appartenant à la sous-famille des Myrmicinae et celles qui constituent le taxon des ponéromorphes car il implique la possession d'un aiguillon. Il se déroule à proximité immédiate du nid dans lequel les femelles sont nées. La gyne prend le plus souvent une posture caractéristique,

l'abdomen dressé à la verticale et l'aiguillon dévaginé (figure 13.8). Ce comportement évoque la production d'une phéromone sexuelle par des glandes abdominales. Chez *Xenomyrmex floridanus*, c'est le contenu de la glande à venin qui attire les mâles et déclenche l'accouplement (Hölldobler, 1971 *c*). Il en est de même chez *Formicoxenus nitidulus* (Buschinger, 1976). Le syndrome de l'appel sexuel est fréquent chez les fourmis inquilines. On le rencontre aussi chez diverses ponéromorphes. Chez l'Ectatomminae *Rhytidoponera metallica*, l'isogéranol et le m-hydroxybenzaldéhyde que l'on trouve dans la glande pygidiale attirent les mâles (Hölldobler et Haskins, 1977 ; Meinwald *et al.*, 1983). Le phénomène est fréquent chez les ponéromorphes sans reine, quand les ouvrières peuvent s'accoupler. Ces ouvrières privilégiées, bien sûr aptères, pratiquent l'appel sexuel pour s'accoupler et devenir ainsi des gamergates. On en verra plusieurs exemples au chapitre 10.

4. Recrutement alimentaire et fourragement

Le transport vers le nid de la nourriture nécessaire à l'alimentation de la reine et des larves constitue une obligation pour les fourmis. Les larves qui sont apodes ne peuvent sortir de la colonie et la reine reste confinée au nid après la fondation. Les ouvrières se regroupent donc en nombre plus ou moins important sur les sites de nourriture. Le processus par lequel l'agrégation se réalise constitue le *recrutement*. Cette force de travail permet de capturer et de dépecer de grandes proies ou de manipuler d'importantes sources de liquides sucrés. Le groupe d'ouvrières fonctionne comme une unité isolée comparable à un prédateur unique de grande taille.

Les stratégies d'affouragement (les myrmécologues préfèrent utiliser le néologisme *fourragement* issu de l'anglais « *foraging* ») sont d'une grande variété. De nombreux auteurs ont essayé de classer ces stratégies en allant de la plus simple à la plus complexe (Maschwitz, 1975 ; Oster et Wilson, 1978 ; Passera, 1984 ; Beckers *et al.*, 1989 ; Hölldobler et Wilson, 1990 ; Baroni Urbani, 1993). Cette hiérarchisation des comportements de recrutement n'a pas vocation à en retracer l'évolution, puisqu'un même comportement se retrouve chez des espèces archaïques et des espèces dérivées. On peut quand même déceler une préférence des sous-familles riches en caractères plésiomorphes pour les formes les plus simples de recrutement, mais les exceptions sont trop nombreuses pour se satisfaire d'une progression seulement phylogénique. Sans être d'une rigueur absolue, les étapes que nous suivrons font apparaître une relation entre le nombre d'individus dans l'espèce consi-

dérée et une complexité croissante des comportements. Cette relation, énoncée par Deneubourg *et al.* (1986) et Beckers *et al.* (1989), s'appuie sur la constatation que chez une espèce à faible effectif, l'organisation sociale repose sur le fait qu'à tout moment chaque individu a une bonne connaissance de son environnement social et peut apprendre ce qu'il doit faire. Quand l'effectif croît, la coordination des activités individuelles devient un problème majeur. Les décisions ne peuvent plus émerger qu'à partir d'interactions entre les nombreux individus. Les messages chimiques prennent alors une part de plus en plus prépondérante (Pasteels *et al.*, 1987 *a* ; Deneubourg *et al.*, 1987). Cette vision classique de l'évolution du comportement de recrutement propose que les contacts physiques entre recruteuse et recrutées prennent de moins en moins d'importance ; à l'inverse, la communication chimique joue un rôle de plus en plus grand (Maschwitz, 1975 ; Hölldobler, 1978). Cette approche séduisante n'ignore toutefois pas que la stratégie de récolte dépend avant tout des conditions du milieu : sources alimentaires dispersées ou concentrées, pérennes ou temporaires, taille et poids des items récoltés, état de satiété de la colonie, présence de prédateurs... Dans le même ordre d'idées, on a imaginé un temps que la taille du cerveau pouvait être liée à une complexité sociale croissante interspécifique. Ce sont surtout les *corps pédonculés* qui ont été étudiés. Il s'agit d'une structure paire en forme de coupe ou de champignon, qui constitue la partie la plus originale du protocérébron, la région la plus importante du cerveau avec ses lobes protocérébraux et ses lobes optiques. Les corps pédonculés comprennent une région afférente, le calice, riche en neurones, et qui a souvent été comparée au cortex des vertébrés. Jaffé et Perez (1989) ont mesuré le volume des calices des corps pédonculés et des lobes olfactifs au sein de la tribu des fourmis champignonnistes Attini. Les espèces *Trachymyrmex urichi*, *Acromyrmex octospinosus* et *A. laevigata* montrent une complexité sociale croissante, en particulier pour ce qui concerne le système de communication. Or la mesure des volumes des calices des corps pédonculés et celle des lobes olfactifs varie dans le même sens, depuis *T. urichi* chez qui ils sont réduits, jusqu'à *A. laevigata* chez qui ils atteignent une valeur élevée. Cette assertion est confortée par le fait que d'une manière très générale, les mâles des fourmis dont l'éventail comportemental est très réduit ont des corps pédonculés plus petits que ceux de leurs ouvrières. Mais de nombreuses exceptions nuisent à la généralisation de cette proposition. Un travail plus récent réalisé par Gronenberg et Hölldobler (1999) montre qu'au contraire, le volume relatif des lobes olfactifs et des corps pédonculés reste constant à travers une série de 14 espèces, allant des plus archaïques (*Myrmecia* sp.) aux plus spécialisées (*Camponotus floridanus* ou *Oecophylla smaragdina*).

Quand les items alimentaires sont dispersés de manière imprédictible, l'évolution a favorisé le fourragement individuel. L'animal utilise quasi exclusivement des repères physiques ou astronomiques. Il n'y a aucune interaction avec les partenaires. Ce comportement se rencontre chez de nombreuses ponéromorphes à faible effectif (Lachaud *et al.*, 1984 ; Beckers *et al.*, 1989 ; Duncan et Crewe, 1994). D'autres espèces archaïques comme *Myrmecia gulosa* pratiquent la même stratégie (Haskins et Haskins, 1950 *a*). Les *Cataglyphis* des régions désertiques, bien que très spécialisés, ont aussi un fourragement individuel (Wehner *et al.*, 1983).

Lorsqu'il y a un recrutement alimentaire on distingue habituellement trois modes de recrutement : la course en tandem, le recrutement de groupe et le recrutement de masse. Ces trois modes comportent presque toujours une invitation physique destinée à faire sortir des congénères du nid. Ils diffèrent ensuite par la part de plus en plus importante prise par le message chimique dans l'attraction et/ou l'orientation des ouvrières recrutées.

4.1. Recrutement par tandem

Le recrutement par tandem ou « *tandem running* » est le recrutement le plus simple, puisqu'un seul individu est recruté à la fois et suit jusqu'à la cible une ouvrière recruteuse avec laquelle il garde un contact étroit. Ce néologisme est dû à Wilson (1959) décrivant le recrutement de congénères au sein des sociétés de *Cardiocondyla venestula* et *C. emeryi*. Si nous l'envisageons ici dans le cadre de la récolte de nourriture, il faut savoir qu'il est pratiqué aussi au cours de l'exploration d'un nouveau territoire ou du déménagement des sociétés. Dans cette dernière situation, il peut même concerner des espèces différentes. Lorsque les fourmis de la Ponerinae *Diacamma* sp. déménagent, elles recrutent par tandem les membres d'une espèce parasite qui partagent leur nid (Maschwitz *et al.*, 2001). Le parasite, *Polyrhachis lama*, appartient à la sous-famille des Formicinae. Le décryptage des signaux émis par la ponérine est donc possible par les représentants d'une formicine. Nous verrons plus loin au chapitre 13, que ce type de recrutement est pratiqué également par des fourmis esclavagistes qui initient un raid de pillage. Prenons pour premier exemple le comportement de *Camponotus socius* (Hölldobler *et al.*, 1974). Quant une ouvrière découvre une source alimentaire, elle retourne vers son nid en déposant une piste chimique à l'aide de phéromones issues de son intestin postérieur. Parvenue dans sa colonie elle se livre à un « comportement d'invitation ». Elle agrippe un congénère par les mandibules, le tire en arrière sur quelques centimètres, lâche prise puis fait demi-tour. La phase « recrutement » n'implique donc pas l'émission d'un signal chi-



Figure 7.4 ■ Le recrutement par tandem ou « tandem running » chez *Leptothorax unifasciatus*. Chez les espèces dont le nid est faiblement peuplé, les ouvrières recrutées vers une source de nourriture le sont individuellement. Pendant tout le déplacement la fourmi recrutée touche en permanence de ses antennes l'abdomen ou les pattes de la fourmi recruteuse. Si le contact est rompu, la recruteuse émettra une goutte de phéromone afin que le contact soit rétabli. © par S. Aron.

mique, elle est purement mécanique. Le tandem se met en route, la recrutée touchant en permanence de ses antennes l'abdomen ou les pattes postérieures de la recruteuse (figure 7.4).

Si la phase « recrutement » est purement mécanique, la liaison entre les deux partenaires au cours de leur déplacement vers la source alimentaire fait, elle, appel à la fois à des signaux mécaniques et chimiques. Cela apparaît clairement dans le comportement de *Pachycondyla obscuricornis*, une Ponerinae étudiée par Traniello et Hölldobler (1984). La recruteuse étale à l'aide de ses pattes antérieures la sécrétion de sa glande pygidiale sur son thorax et son abdomen, qui deviennent ainsi attractifs. On peut d'ailleurs constituer un tandem en remplaçant l'individu de tête par un cadavre entier, un abdomen ou un thorax emmanchés sur une aiguille. Quant à l'ouvrière de tête, il suffit d'effleurer son abdomen avec un poil de pinceau qui simule les attouchements antennaires de la recrutée pour que le tandem avance. De même c'est une phéromone de surface, présente sur le corps du leader, qui maintient la cohésion du tandem chez *Camponotus socius* (Hölldobler et al., 1974).

Le tandem chez les Myrmicinae marque une étape évolutive. La phase « recrutement » est désormais plus chimique que mécanique. L'initiative de la formation du tandem appartient à l'ouvrière recruteuse qui se livre à un appel chimique ou « tandem calling » (Möglich et al., 1974). L'ouvrière recruteuse de *Leptothorax acervorum* dresse son abdomen, fait saillir son aiguillon et émet une goutte de phéromone qui attire un congénère, le tandem ainsi constitué se mettant en marche (figure 7.5). Si lors du déplacement le contact antennaire entre les deux partenaires est rompu, le leader émet une nouvelle goutte attractive. La phéromone est issue de la

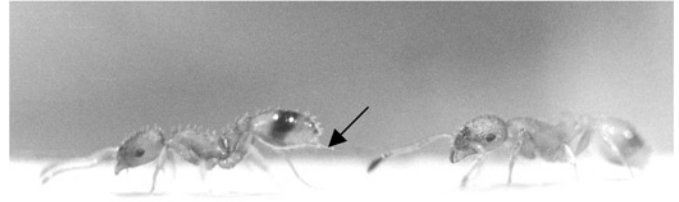


Figure 7.5 ■ L'appel à la formation du tandem ou « tandem calling ». L'ouvrière de ce *Leptothorax unifasciatus* a découvert une source de nourriture. Elle fait retour vers son nid et procède à un recrutement chimique. Elle fait saillir son aiguillon (marqué d'une flèche) et émet une goutte de phéromone qui attire une autre ouvrière. Le tandem constitué d'une recruteuse et d'une recrutée se dirige vers la source alimentaire. © par S. Aron.

glande à poison, mais un abdomen privé de son appareil venimeux reste attractif (Möglich, 1979). Le tandem running des myrmicines présente donc un mélange de signaux chimiques et physiques. Ce comportement est aussi utilisé pour le déménagement vers un nouveau nid lorsque les conditions de vie dans l'ancien gîte deviennent difficiles. C'est ainsi que chez les *Leptothorax*, une ouvrière recruteuse, après un « tandem calling », amène un congénère vers le nouveau nid (Möglich, 1978).

4.2. Recrutement de groupe

Dans le *recrutement de groupe*, plusieurs congénères suivent un leader à chaque sortie. La recruteuse de *Camponotus socius* exécute à l'intérieur du nid une parade motrice particulière, marquée par des oscillations horizontales de la tête et du thorax à raison de 6 à 12 par seconde (Hölldobler, 1971 a). Cette « waggle dance » (figure 7.6) suffit, à l'exclusion de tout message chimique, à déterminer la sortie d'une trentaine d'ouvrières qui suivront leur leader, un peu à la manière des wagons d'un train. Le leader dépose sur le sol un mélange de phéromones issues de son intestin postérieur et de sa glande à poison. La phéromone de l'intestin postérieur, de l'acide formique, maintient les partenaires dans un état d'excitation qui renforce leur motivation à suivre le leader. Celle issue de la glande à poison guide les ouvrières recrutées. Le recrutement de groupe est bien adapté quand le poids de la proie dépasse les capacités de traction d'une seule ouvrière. C'est la stratégie utilisée par *Formica schaufussi* (Robson et Traniello, 1998) et par de nombreuses espèces ponéromorphes qui accomplissent des raids de chasse pour s'emparer de leurs proies. C'est ainsi que *Leptogenys kitteli* (Baroni Urbani, 1973) capture des sauterelles,

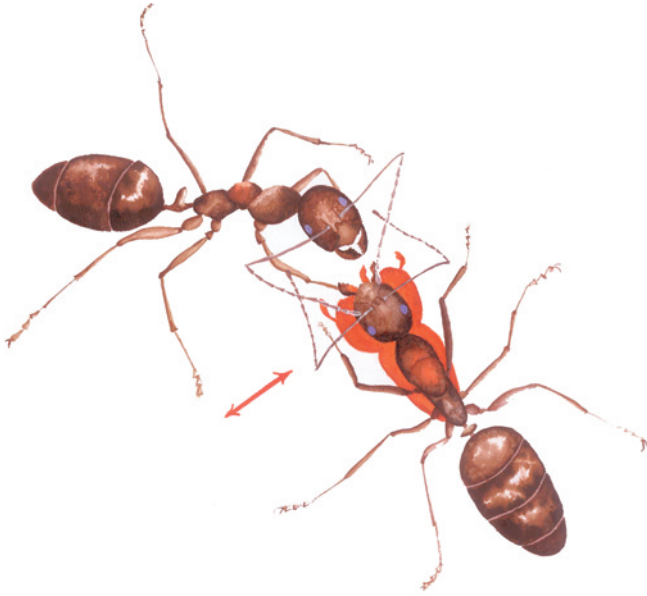


Figure 7.6 ■ La parade motrice de recrutement. Les ouvrières de *Camponotus socius* utilisent le tandem running lors du fourragement. L'ouvrière recruteuse, en bas à droite, invite à sortir du nid un congénère (en haut à gauche), en pratiquant une parade motrice de recrutement. Cette dernière est marquée par de rapides oscillations de la tête et du thorax dans un plan horizontal. La double flèche marque la direction des mouvements. Cette invitation existe aussi lors des premières étapes du recrutement de masse, tel qu'on le rencontre chez la fourmi de feu. Redessiné d'après Hölldobler B., 1971. *Z. vergl. Physiologie*, 75 : 123–142.

alors que *L. chinensis* (Maschwitz et Schonegge, 1977) (figure 7.7) ou *Megaponera foetans* (Longhurst et Howse, 1979) préfèrent des termites.

Selon les espèces, les différentes étapes du recrutement de groupe peuvent présenter une certaine variabilité. Chez *Tetramorium impurum*, la parade motrice de recrutement semble renforcée par l'émission d'une phéromone d'invitation émise par les glandes mandibulaires ou la glande à poison (Verhaeghe, 1982). Le recrutement peut aussi impliquer les vibrations que les fourmis produisent à l'aide des dispositions anatomiques situées au niveau du pétiote, comme on l'a montré dans le chapitre 1. La fourmi granivore *Messor capitatus* utilise ces vibrations transmises par le substrat pour recruter des congénères. Si l'on immobilise l'organe producteur de sons par une goutte de cire, le recrutement n'est pas empêché mais différé de plusieurs minutes (Baroni Urbani *et al.*, 1988). Chez *Myrmica sabuleti*, la fourmi leader peut moduler son comportement en fonction de la qualité et de la quantité de la source alimentaire. La recruteuse dépose de longues marques chimiques quand elle a découvert une grosse blatte alors que les marques sont courtes si la découverte a conduit à ne trouver que quelques drosophiles (Cammaerts et Cammaerts, 1980). Si la source alimentaire est constituée par une solution sucrée, la quantité de liquide absorbé détermine sa probabilité de rentrer au nid pour y effectuer un recrutement (de Biseau et Pasteels, 1994 b). Dans certains cas, la fourmi recru-

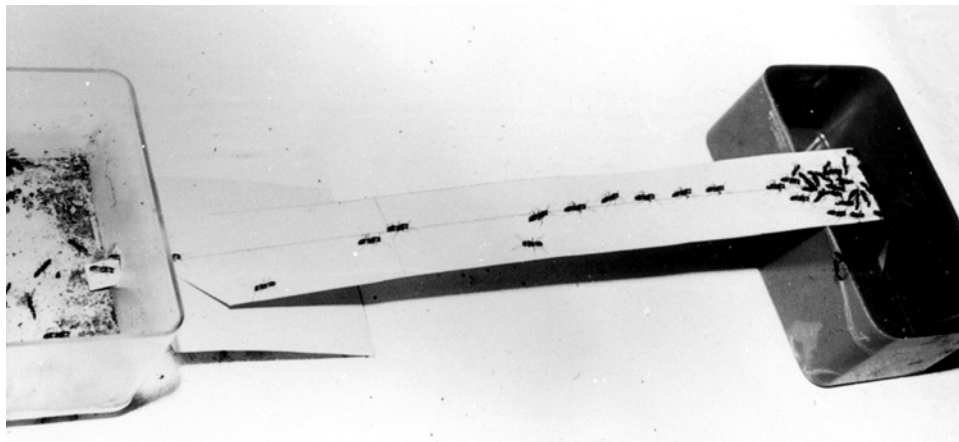


Figure 7.7 ■ Recrutement de groupe. Cette stratégie est marquée par le dépôt d'une piste lors du trajet retour d'une ouvrière éclaireuse qui a trouvé une source de nourriture. La fourmi découvreuse exécute une parade d'invitation dans le nid déterminant la sortie d'un peloton d'ouvrières, suivant ou non un leader. L'expérimentateur a tracé artificiellement la piste attractive, en utilisant le contenu de la glande à poison et d'une glande intersegmentaire abdominale de *Leptogenys chinensis*. Cette fourmi ponéromorphe du Sri Lanka organise des raids de chasse pour capturer des termites. © par U. Maschwitz avec son autorisation.

teuse peut ne pas faire partie du groupe qui quitte le nid. Il s'agit alors d'un recrutement sans leader, les ouvrières recrutées suivant simplement la trace chimique laissée au retour par la fourmi éclairuse. C'est bien sûr une étape qui accorde encore plus d'importance aux phéromones. Ce recrutement sans leader se rencontre aussi bien chez des formicines comme *Camponotus pennsylvanicus* (Traniello, 1977) ou *Formica fusca* (Möglich et Hölldobler, 1975) que chez des myrmicines comme *Myrmica scabrinodis* (Cammaerts, 1980) ou *M. sabuleti* (de Biseau *et al.*, 1991). Une même espèce (*Tetramorium bicarinatum*) peut d'ailleurs utiliser ou non un leader (de Biseau *et al.*, 1994).

L'exemple offert par le comportement de *Pheidole pallidula* permettra de faire la liaison entre le recrutement de groupe sans leader et le recrutement de masse. En effet, chez cette espèce méridionale le recrutement à l'intérieur du nid se fait dans les 2/3 des cas par le biais d'un comportement d'invitation de la recruteuse, marqué par des courses à grande vitesse, des sautilllements, des battements d'antennes (Szlep-Fessel, 1970). Les ouvrières n'ont plus qu'à suivre la piste laissée par la recruteuse. Mais dans 1/3 des cas, la piste déposée par la recruteuse jusque dans le nid suffit à faire sortir un grand nombre de fourmis. Il n'y a plus de sollicitations physiques. Le rôle essentiel appartient alors aux phéromones, ce qui permet de parler alors de recrutement de masse. On verra plus loin que le comportement de la fourmi de feu qui est à l'origine de la définition du recrutement de masse comporte aussi des invitations mécaniques. La distinction entre recrutement de groupe sans leader et recrutement de masse, est peut-être plus sémantique qu'objective et elle est d'ailleurs souvent confondue par les auteurs (de Biseau et Pasteels, 1994 a).

4.3. Recrutement de masse

Dans cette stratégie les fonctions de recrutement et d'orientation sont dévolues à l'information chimique délivrée par la piste phéromonale. Il n'y a plus de leader. Pour autant qu'on le sache, les parades motrices de recrutement restent le plus souvent présentes, mais elles sont discrètes. Peut-être sont-elles plus fréquentes qu'on ne le pense, surtout si elles prennent une forme difficile à percevoir comme la production de phénomènes vibratoires.

4.3.1. Diversité des modalités à travers les sous-familles

C'est au naturaliste genevois Charles Bonnet (1779), bien connu pour sa découverte de la parthénogenèse, que l'on doit l'une des premières relations de fourmis circulant en file. Bien plus tard, Wilson (Wilson et Pavan, 1959 ; Wilson, 1962) lança la recherche contemporaine sur le sujet, en découvrant la toute puissance de

l'information chimique. Ses travaux sur le fourrage-ment de la myrmicine *Solenopsis invicta* sont à la base de la formulation du concept de recrutement de masse. Complétés par ceux d'Hangartner (1969 a), ils montrent que les ouvrières sortent du nid à la recherche de sources alimentaires, sans laisser de marques, leur abdomen relevé. On peut matérialiser leur cheminement en les faisant fourrager sur une plaque de verre légèrement enfumée. Le plus léger grattement enlève la fine pellicule de carbone et permet de visualiser le comportement de la fourmi. Lorsqu'il n'y a pas de nourriture, on ne trouve que les traces de patte sous la forme de deux séries de points parallèles (figure. 7.8). Si les ouvrières trouvent une récompense alimentaire, de l'eau sucrée par exemple, après s'être abreuvé elles reviennent en ligne droite vers le nid. L'examen attentif des traces sur la plaque enfumée permet de voir entre les traces de pattes une série de fins traits parallèles. Ils correspondent au frottement des soies qui entourent l'anus et témoignent que la fourmi circule maintenant en arquant son abdomen vers le sol. En même temps, elle fait saillir son aiguillon par où s'écoulera la phéromone de piste. C'est un véritable fil d'Ariane chimique qui se met en place.

On a longtemps pensé que le comportement des espèces pratiquant le recrutement de masse était uniquement régi par la puissance informative de la phéromone de piste, laissant peu de place à l'initiative individuelle. Il n'en est rien comme le démontrent les observations extrêmement précises de Cassill (2003). Des enregistrements vidéo réalisés à l'intérieur du nid de la fourmi de feu montrent que le comportement d'invitation joue un rôle resté insoupçonné pendant des dizaines d'années. Cassill offre aux ouvrières de l'eau sucrée. Une ouvrière occupée à explorer le territoire absorbe un peu de liquide et revient à toute vitesse vers son nid en traçant une piste « retour » qui dessine de nombreux virages. Cette piste « retour » n'est informative que pour son auteur. Elle lui est personnelle. Dans le nid, la découvreuse s'approche de ses compagnes inactives et effectue une parade motrice de recrutement, très semblable à celle déjà vue lors du recrutement de groupe. La vigueur de l'invitation est corrélée à la concentration en sucre de l'eau. La recruteuse expose alors entre ses mandibules une goutte de la nourriture récoltée. Les congénères la tâtent de leurs antennes, les chémorécepteurs qui en garnissent les extrémités les renseignant sur la valeur alimentaire de la provende. Si la concentration est faible, la recruteuse doit « démarcher » ses compagnes avec plus d'insistance pour les convaincre de quitter le nid. D'ailleurs, si les ouvrières du nid sont repues elles refusent de suivre le leader. Si le recrutement est positif, la recruteuse sort alors du nid, en déposant une piste « aller » qui se superpose à la piste « retour ». Cette piste « aller » attire et guide les recru-

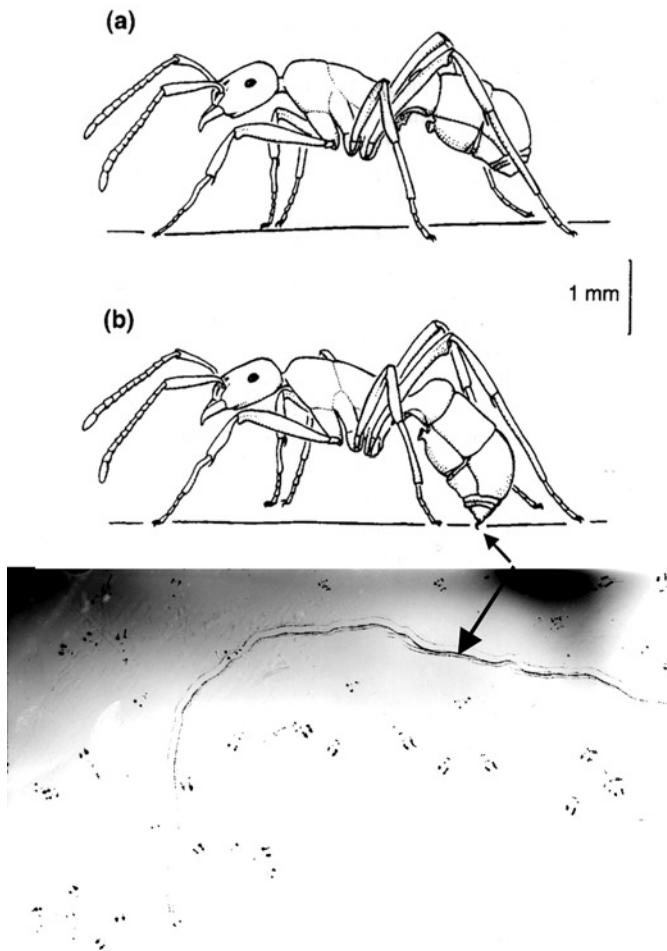


Figure 7.8 ■ *Le dépôt de la piste chimique.* La plupart des espèces pourvues d'un aiguillon tracent la piste chimique de recrutement alimentaire en laissant s'écouler des phéromones par cet aiguillon. Lorsque *Gnamptogenys moelleri* fourrage à la recherche d'une source alimentaire son abdomen ne touche pas le sol (a). Quand elle revient vers son nid après avoir trouvé de la nourriture (b) elle fait saillir son aiguillon (flèche). Sur la photo du bas, on a fait circuler des ouvrières de *Myrmica rubra* sur une plaque de verre recouverte de noir de fumée pour visualiser les traces laissées par les fourmis. Cette plaque utilisée comme un négatif photographique révèle physiquement le déplacement des fourrageuses. On voit au milieu des petits points noirs qui correspondent au déplacement des pattes, une série de traits parallèles (flèche). Ils sont dus aux soies qui entourent l'extrémité de l'abdomen. Au milieu de ces traits fins, le trait plus accentué est dû au frottement de l'aiguillon qui est dévaginé quand la phéromone de piste est émise. Dessin : © par R. Cogni, P.S. Oliveira avec leur autorisation. In Cogni R. et Oliveira P.S., 2004 *b. J. Insect Behav.*, 17 : 443–458 et autorisation de Kluwer Academic Publisher. Photo © par M.C. Cammaerts avec son autorisation.

tées. Le petit groupe parvient sur l'aire de récolte où les recrutes « tâtent » à nouveau la source sucrée et l'ingèrent. Les fourmis recrutes deviennent souvent à leur tour des fourmis recruteuses. Au fur et à mesure que les groupes conduits par un leader se succèdent, les ouvrières recruteuses et recrutes déposent des pistes « retour » qui conduisent à l'établissement d'une nouvelle piste rectiligne. Ce n'est qu'après que de nombreux groupes se soient succédé derrière leur leader, que la fusion entre les participants aboutit à la mise en place d'un recrutement de masse, avec ses milliers d'intervenants. Il n'y a alors plus besoin de leader, les informations fournies par la piste suffisant, seules, à régler le flux des fourrageuses. En ce sens, le recrutement de masse apparaît plus comme la propriété émergente d'un recrutement de groupe, que comme une stratégie de recrutement distincte.

Le recrutement de masse est bien connu aussi chez les formicines. Lors de l'exploration, les ouvrières de *Lasius niger* balisent le territoire à l'aide d'une phéromone territoriale issue des glandes tarsales. Ce n'est qu'après la découverte d'une source alimentaire que ces ouvrières déposent une phéromone de piste tant lors du trajet retour que du trajet aller. L'ouvrière s'arrête une fraction de seconde, courbe fortement son abdomen de manière à amener son cloaque au contact du sol, et dépose une goutte de phéromone (Beckers *et al.*, 1992 a).

Les Dolichoderinae ont souvent des nids très peuplés, ce qui favorise le recrutement de masse. Les conditions qui président à l'exploration d'un nouveau territoire et à l'établissement de la piste de recrutement chez la fourmi d'Argentine ont fait l'objet de travaux approfondis par Aron *et al.* (1989) et Deneubourg *et al.* (1990). Ces auteurs ont montré que l'accès à un nouveau territoire inconnu détermine une sortie massive des ouvrières, associée à une exploration collective de l'aire. La colonne des ouvrières progresse vers le territoire inconnu, les animaux du front formant un éventail qui s'élargit au fur et à mesure que la colonne progresse. Les fourmis appartenant à l'éventail explorent individuellement l'aire au hasard. En même temps que le front avance, une piste chimique se forme entre ce front et le nid, tandis que le nombre d'ouvrières engagées augmente ce qui traduit l'existence d'un recrutement. À la différence des exemples précédents, la piste n'est pas construite entre deux points (le nid et la source de nourriture), mais progresse vers un terrain inconnu. Une autre particularité du fourragement de la fourmi d'Argentine est que le marquage de la piste est le fait de quasiment toutes les ouvrières recrutes et qu'il est permanent. Il est donc réalisé tant pendant le trajet aller que pendant le trajet retour (Aron *et al.*, 1989). Des enregistrements vidéo permettent de voir

que l'ouvrière applique par intervalles la face ventrale de son abdomen sur le substrat. Toutefois, la longueur et la fréquence des dépôts sont plus importantes lors de la phase retour vers le nid. Peut-être le marquage pendant la phase retour correspond-il à une activité plutôt tournée vers le recrutement, alors qu'à l'aller le marquage aurait plutôt un rôle structurant la formation de la piste. Comme chez la fourmi de feu, lorsqu'une source de nourriture est découverte, le recrutement à l'intérieur du nid est favorisé par un comportement moteur : la découvreuse de nourriture frappe de ses antennes la tête des congénères et leur offre souvent un peu de nourriture liquide ce qui les détermine à sortir (Van Vorhis Key et Baker, 1986).

Le recrutement de masse se rencontre aussi chez des espèces appartenant à des sous-familles ancestrales. *Leptogenys ocellifera* est une ponéromorphe de Ceylan dont les nids abritent plusieurs milliers d'ouvrières (Maschwitz et Mühlenberg, 1975). Cette fourmi entretient des routes permanentes sur lesquelles les fourrageuses circulent nuit et jour pendant plusieurs mois. Des ouvrières éclaireuses quittent le nid périodiquement. Après avoir découvert une proie elles reviennent vers une route permanente en traçant une piste chimique à l'aide de leur aiguillon. La sécrétion de la glande à poison contient une substance responsable à la fois de l'attraction des congénères et du suivi de la piste. Il n'y a aucun recrutement tactile.

4.3.2. Pistes permanentes

Certaines espèces pratiquant le recrutement de masse exploitent les mêmes itinéraires pendant de longues durées. Ce comportement conduit à tracer des pistes permanentes, visibles parfois pendant plusieurs semaines, voire plusieurs mois. Le passage répété de milliers d'ouvrières finit par éliminer toute trace de végétation, ce qui favorise le déplacement rapide des fourmis le long de véritables autoroutes. Les fourmis champignonnistes construisent ainsi des pistes longues de 300 mètres (Lewis *et al.*, 1974). La cartographie des routes d'espèces polydomiques, comme *Formica paralugubris* (Cherix, 1980) ou comme celle de l'espèce monodominique *Lasius fuliginosus* (Quinet et Pasteels, 1991) n'obéit pas à un schéma précis. La première est dépendante de l'emplacement des nids principaux reliés à des nids secondaires plus petits, eux-mêmes connectés à des nids saisonniers. La deuxième dépend de l'emplacement des arbres porteurs des colonies de pucerons exploitées par les fourmis.

La géographie des pistes permanentes des fourmis champignonnistes ou granivores est bien plus régulière et constante. Chez *Pheidole militica*, une fourmi moissonneuse abondante dans les zones désertiques de l'Arizona (Hölldobler et Möglich, 1980), le schéma gé-

néral est celui d'une arborisation dendritique. Partant du nid, on trouve la piste principale fréquentée par toutes les fourmis, d'une longueur moyenne de 17 m. Ce tronc commun se divise en deux ou trois branches, qui elles-mêmes se ramifient en un grand nombre de rameaux. Les ouvrières quittent l'extrémité de ces pistes les plus fines pour se disperser en éventail, à la recherche des graines. Le tronc commun est la route la plus persistante, visible pendant plusieurs semaines. Les branches persistent plusieurs jours. Par contre, les rameaux ne durent qu'un à deux jours, car les gisements de graines auxquels ils conduisent s'épuisent rapidement. Ces pistes sont structurées par deux facteurs importants : l'un est lié à des phénomènes de compétition, l'autre à la répartition des ressources alimentaires.

Les exemples qui précèdent montrent la difficulté à systématiser le recrutement de masse. De nombreuses espèces peuvent être étudiées aussi bien dans le cadre du recrutement de masse strict que dans ceux de l'utilisation des pistes permanentes et de la chasse collective dont on a parlé au chapitre 6. De Biseau et Pasteels (1994 *a*) distinguent deux types de recrutement de masse. Le premier, qualifié de recrutement de masse « explosif », s'applique à des espèces moyennement peuplées comme *Myrmica sabuleti*. Chez cette fourmi, la découverte d'une source alimentaire déclenche la sortie éruptive d'un flot d'ouvrières. Ce type de recrutement diffère de celui observé chez *Solenopsis invicta*, *Lasius niger* ou encore *Linepithema humile*, caractérisé par une montée en puissance graduelle du nombre d'ouvrières sortant sur l'aire de récolte. Un tel recrutement s'applique particulièrement bien à des espèces regroupant des milliers ou des dizaines de milliers d'individus, alors que le recrutement explosif convient mieux à des espèces dont les sociétés moins peuplées s'approprient le plus rapidement possible une source alimentaire, avant l'arrivée des concurrents.

4.4. Origine, nature et mode d'action des phéromones de piste

4.4.1. Localisation des glandes responsables

Les travaux visant à identifier les glandes exocrines à l'origine des phéromones de piste sont très nombreux. Ils ont fait l'objet de synthèses établies au fur et à mesure que les résultats s'accumulaient : Passera (1984), Attygalle et Morgan (1985), Ali et Morgan (1990), Hölldobler et Wilson (1990), Jackson et Morgan (1993), Billen et Morgan (1998), Vander Meer et Alonso (1998). Huit ou neuf types de glandes exocrines sont impliquées dans l'émission des phéromones du fourrageage (Billen et Morgan, 1998). Elles sont presque toutes logées dans l'abdomen et la plupart s'ouvrent au niveau de l'aiguillon ou du cloaque (figure 7.2). Beaucoup de ces glandes se retrouvent dans plu-



Figure 7.9 ■ Appareil venimeux d'une myrmicine. Cette dissection d'une ouvrière de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* permet de voir le volumineux réservoir de la glande à poison et l'aiguillon. Il manque les éléments sécréteurs du venin. La glande plus petite, annexée à l'appareil venimeux, est la glande de Dufour. Elle est impliquée dans la sécrétion de phéromones de piste. © par R. Vander Meer avec son autorisation.

sieurs sous-familles (la glande à poison par exemple), mais leur implication dans le fourrageage peut être limitée à une sous-famille. C'est ainsi que chez les Myrmicinae, les phéromones de piste sont élaborées dans la *glande de Dufour* et la *glande à poison*, toutes deux annexées à l'aiguillon (figure 7. 9). Chez les Formicinae, bien que l'on retrouve ces deux glandes, la piste est tracée essentiellement par les sécrétions de l'*intestin postérieur* qui sont stockées dans l'ampoule rectale. On trouve aussi dans cette sous-famille des *glandes cloacales* qui s'apparentent à des glandes sternales chez des *Camponotus* et une *glande rectale* limitée aux *Oecophylles* (Hölldobler et Wilson, 1978). La *glande pygidiale* est une *glande tergale*, présente pratiquement chez toutes les sous-familles, sauf chez la plupart des Formicinae (Hölldobler et Engel, 1978). Elle est active, pour ce qui concerne le fourrageage, chez les Dolichoderinae. D'autres Dolichoderinae élaborent leur phéromone de piste à partir d'une glande sternale, la *glande de Pavan* (Wilson et Pavan, 1959 ; Robertson *et al.*, 1980 ; Couret et Passera, 1979). On connaît une pléthore de *glandes sternales*, actives chez de nombreuses ponéromorphes. Chez les fourmis voyageuses (Ecitoninae, Dorylinae), on a montré l'importance des glandes sternales, pygidiale et des glandes du cloaque (Hölldobler et Wilson, 1990).

La seule source non abdominale des phéromones de piste est constituée par des glandes logées dans les *patte*s. On trouve des glandes tibiales chez les *Crematogaster* (Myrmicinae) et l'on sait qu'il en existe dans les tarsi de plusieurs ponéromorphes (Hölldobler et Palmer, 1989 ; Hölldobler *et al.*, 1992). Chez *Amblyopone*

reclinata, la glande est située dorsalement dans le pré-tarse des pattes postérieures (Billen *et al.*, 2005).

Si le contenu des glandes situées ventralement dans l'abdomen peut s'écouler facilement sur le sol, soit directement, soit par l'intermédiaire de l'aiguillon ou du cloaque, l'existence de glandes tergaux oblige leurs propriétaires à adopter une posture particulière. Pour amener le débouché de ces glandes au contact du sol, les *Pachycondyla* par exemple doivent recourber fortement leur abdomen entre les pattes postérieures, le cloaque étant dirigé vers l'avant (Hölldobler et Traniello, 1980). Pour des raisons identiques, la démarche d'*Amblyopone reclinata* est singulière. Afin de permettre à la phéromone de piste de s'écouler, ces fourmis sont amenées à recourber fortement le dernier article du tarse des pattes postérieures de telle sorte que les griffes ne touchent plus le sol (Billen *et al.*, 2005).

Le nombre de glandes et de substances chimiques impliquées dans le dépôt des phéromones de piste est très variable. C'est une donnée souvent difficile à établir, car le facteur actif n'est pas toujours celui qui présente la plus forte concentration. D'autre part, les artefacts dus à des contaminations sont difficiles à éliminer lors des essais biologiques. Chez *Acromyrmex subterraneus*, le 4-méthylpyrrole-2-carboxylate de méthyle produit par la glande à poison suffit à orienter les congénères vers une source de nourriture (do Nascimento *et al.*, 1994). Des essais biologiques réalisés avec le contenu de sept structures glandulaires trouvées chez *Dolichoderus thoracicus* montrent que seul le contenu de la glande de Pavan provoque une réponse positive (Attygalle *et al.*, 1998). Bien que semblant secondaire, le rôle des glandes mineures est peut-être déterminant dans des conditions naturelles (Baroni Urbani, 1993). Pour d'autres genres, comme les *Myrmica*, l'intervention de plusieurs glandes est avérée (Cammaerts, 1978, 1982). C'est vrai aussi pour la fourmi moissonneuse méditerranéenne *Messor bouvieri*. Elle utilise un mélange de 3-éthyl-2,5-diméthypyrazine produit par la glande à poison et d'alcènes issus de la glande de Dufour (Jackson *et al.*, 1989, 1991).

Une même glande peut fournir un cocktail de phéromones : la glande à poison de *Tetramorium meridionale* sécrète une phéromone de piste formée de quatre pyrazines plus de l'indole (Jackson *et al.*, 1990). Il en est de même chez *Dolichoderus thoracicus* dont la glande de Pavan contient au moins quatre aldéhydes actifs (Attygalle *et al.*, 1998). Chez *Tetramorium caespitum*, la banale fourmi de nos trottoirs, la phéromone de piste est formée du mélange de deux pyrazines ; le meilleur suivi de piste est obtenu quand elles sont utilisées dans la proportion de sept pour trois (Attygalle et Morgan, 1984).

Le sommet de la sophistication est atteint chez des espèces pratiquant un fourragement solitaire et déposant une piste individuelle que chaque fourmi reconnaît au milieu des pistes tracées par les congénères. Ce n'est possible que pour des espèces dont les colonies sont peu peuplées, comme *Leptothorax unifasciatus* (Aron *et al.*, 1988), *L. albipennis* (Mallon et Franks, 2000) ou *Pachycondyla tesserinoda* (Jensen et Maschwitz, 1985).

4.4.2. Nature chimique des phéromones de piste et leur spécificité

La première phéromone de piste, le méthyl-4 méthylpyrrole-2 carboxylate, a été identifiée chez la fourmi myrmicine champignoniste *Atta texana* dès 1971 par Tumlinson et ses collaborateurs. Chez les Formicinae, les premières analyses ont conduit à l'identification d'acides gras par Huwyler *et al.* (1975) chez *Lasius fuliginosus*. C'était d'ailleurs une erreur (Quinet et Pasteels, 1995) puisqu'en réalité le produit actif est un mélange de melléine et de pyranone (Kern *et al.*, 1997). Depuis, les progrès accomplis dans le fractionnement des composés chimiques, grâce à l'alliance de la chromatographie gazeuse et de la spectrométrie de masse, ont permis d'identifier une trentaine de substances (Billen et Morgan, 1998). Il s'agit de chaînes carbonées linéaires comprenant de 5 à 30 atomes de carbone donnant des alcools, des aldéhydes, des esters, des acides gras, des pyrazines ou encore des terpénoïdes (figure 7.10). Les petites molécules sont les plus volatiles et donc les plus fragiles pour tracer une piste persistante. Certaines de ces phéromones ne sont connues que chez une espèce, alors que d'autres sont plus communes. Le (Z)-9-hexadécénal est spécifique de la fourmi d'Argentine, alors que les alkylpyrazines formeront le composé de base de la phéromone de piste de nombreuses myrmicines (fourmis champignonistes, fourmis moissonneuses, nombreuses *Myrmica*, *Pheidole pallidula*, *Manica rubida*). Leur origine est mixte. La partie polaire de la sécrétion provient de la glande à poison, alors que la fraction non polaire provient de la glande de Dufour. Le problème de la spécificité de la piste se pose alors. Pour les fourmis que l'on vient de citer, c'est la glande de Dufour qui délivre des composés particuliers s'ajoutant aux alkylpyrazines.

Le problème est encore plus sensible quand les fourmis partagent un même territoire, comme c'est le cas de plusieurs espèces moissonneuses du genre *Pogonomyrmex*. La phéromone invitant au recrutement est sécrétée par la glande à poison (Hölldobler et Wilson, 1970). Elle n'est pas spécifique, plusieurs *Pogonomyrmex* partageant le même composé. Par contre, la phéromone responsable de l'orientation est spécifique, et c'est bien sûr l'essentiel dans l'écologie des espèces : la glande de Dufour de trois espèces sympatriques (*P. rugosus*, *P. maricopa*, *P. barbatus*) produit des mélanges différents

d'hydrocarbures (Regnier *et al.*, 1973 ; Hölldobler *et al.*, 2004). La spécificité est même poussée jusqu'au niveau intraspécifique puisque les ouvrières de *P. rugosus* préfèrent revenir vers leur colonie en empruntant une piste marquée par les congénères de leur nid plutôt que de suivre la piste tracée par les ouvrières conspécifiques, mais appartenant à une autre société (Hölldobler *et al.*, 2004). Un phénomène comparable doit se rencontrer chez la fourmi nomade *Eciton burchelli* qui ne croise jamais une piste hétérocoloniale dans ses déplacements quotidiens.

Un autre exemple de spécificité partielle et asymétrique est offert par des *Aphaenogaster*. La phéromone de piste d'*A. cockerelli* comprend deux substances : le (R)-1-phényléthanol et le (S)-4-méthyl-3-heptanone. Celle d'*A. albisetosus* ne contient que ce dernier composé. En conséquence, *A. albisetosus* est capable de suivre la piste d'*A. cockerelli*, alors que cette dernière ne suit que sa propre piste (Hölldobler *et al.*, 1995).

La spécificité semble absente quand une espèce suit le chemin tracé par une autre espèce avec laquelle elle n'a aucun lien particulier. Le phénomène est banal entre les *Camponotus* et les *Crematogaster* dont diverses espèces circulent le long d'une même piste (Baroni Urbani, 1969). Les fourmis pratiquant le partage de la piste ont des caractères communs. Elles présentent une ressemblance morphologique certaine soulignée par Swain (1980) (couple *Crematogaster limata* – *Camponotus femoratus*), Baroni Urbani (1969) (couple *Camponotus lateralis* – *Crematogaster scutellaris*), Gobin *et al.* (1998 c) (couple *Gnamptogenys menadensis* – *Polyrhachis rufipes*) bien qu'appartenant à des sous-familles différentes. Une certaine hostilité est aussi de mise quand les ouvrières que l'on vient de citer se rencontrent sur le chemin commun. C'est aussi le cas dans le couple *Camponotus beebei* – *Azteca chartifex* (Wilson, 1965). Le mécanisme du comportement agressif a été expliqué par Baroni Urbani (1969). Il a montré qu'une piste tracée par de nombreux *Crematogaster* est plus attractive car la quantité de phéromone de piste est plus grande, mais en même temps l'arrivée d'un grand nombre de *Camponotus* déclenche l'agressivité des *Crematogaster*. Cette situation antithétique peut être matérialisée par des graphiques faisant varier le nombre des intervenants. Quant au suivi de la piste, il semble bien dû à la production des mêmes composants par les ouvrières des deux espèces. La glande de Dufour de *Gnamptogenys menadensis* et l'intestin postérieur de *Polyrhachis rufipes* produisent des hydrocarbures formés de 13 à 19 atomes de carbone (Gobin *et al.*, 1998 c).

On remarquera que la quasi-totalité des phéromones identifiées proviennent de la glande à poison, de la

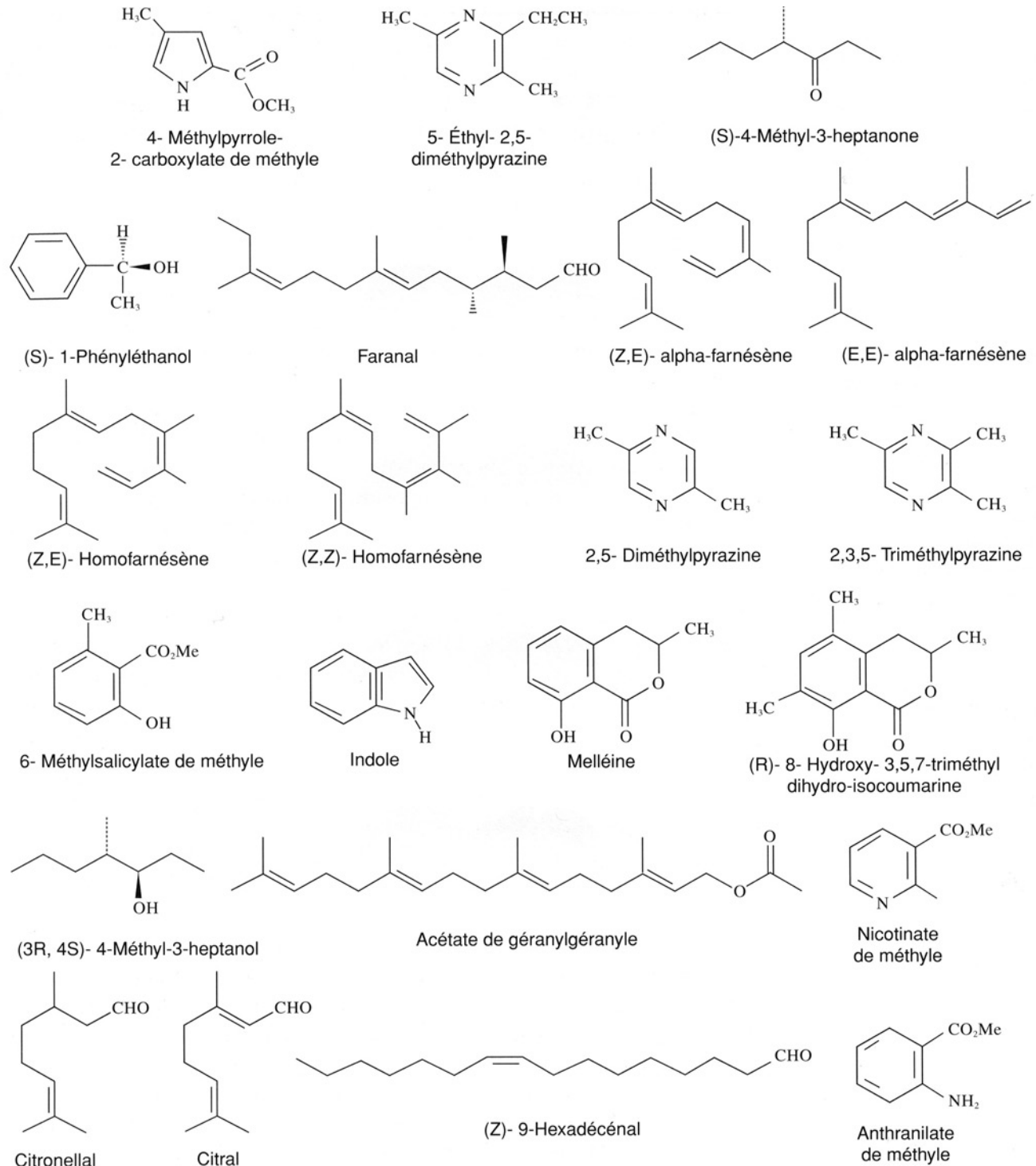


Figure 7.10 ■ La piste chimique. Identité chimique de quelques substances identifiées dans les phéromones de piste. Modifié d'après Billen J. et Morgan E.D., 1998. In *Pheromone Communication in Social Insects : Ants, Wasps, Bees, and Termites* (R.K. Vander Meer, M.D. Breed, M.L. Winston & K.E. Espelie, Eds.), Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 3–33. Extrait de Aron S. et Passera L., 2000. In *Les Sociétés Animales. Évolution de la Coopération et Organisation Sociale*. De Boeck, Bruxelles. © 2000 et autorisation de De Boeck.

glande de Dufour, de l'intestin postérieur, de la glande de Pavan ou de la glande pygidiale. Il faudra attendre beaucoup plus tard pour identifier la première phéromone de piste sécrétée par une glande sternale, en l'occurrence celle de *Pachycondyla* (anciennement *Paltothyreus*) *tarsata*, la fourmi-cadavre. Il s'agit du 9-heptadecanone (Janssen *et al.*, 1999).

Nombre de composés trouvés dans les phéromones de piste ne sont pas propres aux fourmis mais sont assez largement répandus dans la nature. On peut donc penser que ces substances, ou leurs précurseurs, sont ingérés par les fourmis avec leur nourriture puis transformés en phéromones de piste. C'est sans doute le cas de la pyranone qui induit le suivi de la piste chez *Lasius fuliginosus*. Or cette pyranone est abondante dans le miellat des pucerons que ces fourmis recherchent avidement (Kern *et al.*, 1997). La melléine est une autre substance de piste fréquente dans l'ampoule rectale des formicines. Un précurseur radioactif de cette substance, ingéré par des ouvrières de *Camponotus* ou de *Lasius*, se retrouve 14 jours plus tard dans l'ampoule rectale (Bestmann *et al.*, 1997).

4.4.3. Mode d'action des phéromones de piste

Un caractère commun aux phéromones de piste est leur possibilité d'agir à des concentrations extrêmement faibles. La phéromone de piste d'*Atta texana* est contenue dans la glande à poison. Pour l'identifier, Tumlinson *et al.* (1971) ont utilisé 3,7 kg d'ouvrières, ce qui leur a donné 150 µg du produit actif : le méthyl-4 méthylpyrrole-2 carboxylate. Cette phéromone agit à des doses de l'ordre du nanogramme puisqu'une glande à poison en contient 10⁻⁹ gramme. La phéromone de piste est alors à l'état de traces dans le contenu de la glande à poison et apparaît plutôt comme des impuretés du venin. On a calculé qu'une société entière de la fourmi champignoniste, formée de centaines de milliers d'individus, stocke environ seulement 1 mg de la matière active. Cette quantité est suffisante pour tracer une piste attractive qui ferait trois fois le tour de la terre au niveau de l'équateur !

Non seulement la phéromone de piste agit à des doses infinitésimales, mais en outre elle est très volatile. L'évaporation permettra aux ouvrières d'être canalisées le long de la piste. En effet, la phéromone déposée sur le sol sous forme liquide passe rapidement à l'état de vapeur. Un modèle mathématique permet de démontrer que la forme gazeuse prend la forme d'un tunnel semi-circulaire, la concentration maximale étant atteinte le long de l'axe médian (Wilson 1962 ; Wilson et Bossert, 1963). Ceci explique que le cheminement des fourmis n'est pas rigoureusement rectiligne, mais oscille de part et d'autre de la ligne centrale. Quand l'antenne « droite » (les antennes portent les récepteurs sensoriels

sensibles aux odeurs) sort de la zone odorante, l'ouvrière oblique légèrement sur sa gauche pour retrouver la concentration optimale. C'est alors au tour de l'antenne « gauche » de sortir du tunnel odorant, ce qui détermine immédiatement une inflexion du corps vers la droite. Ce mécanisme d'orientation osmotropotactique est responsable de la marche en zigzag caractéristique des ouvrières suivant une piste. Il est facilement visible sur le terrain (Wilson, 1962 ; Hangartner, 1967).

4.4.3.1. Informations quantitatives et qualitatives

En plus de sa fonction de guide, la phéromone de piste contient diverses informations. Chez la fourmi de feu américaine, la quantité de phéromone déposée sur le sol est proportionnelle à la quantité de nourriture découverte. Plus la nourriture est abondante, plus les ouvrières déposent de phéromone et plus le nombre de congénères recrutés augmente. La société de *Solenopsis* est ainsi capable par ce biais d'ajuster exactement le nombre de récolteuses à l'importance de la source alimentaire (Wilson, 1962). La fourmi européenne *Myrmica rubra*, banale dans les prairies septentrionales, est capable pour sa part de transmettre des informations sur la qualité de la source alimentaire. En « pistant » tantôt à l'aide du contenu de sa glande de Dufour, tantôt à l'aide de celle à poison, en allongeant ou en raccourcissant les traces déposées sur le sol, l'ouvrière informera ses compagnes de la nature du butin : eau pure, eau sucrée, proie vivante ou proie morte font ainsi l'objet d'un traitement sémantique différent (Cammaerts, 1977, 1978).

Le recrutement de masse observé chez une autre myrmicine, la fourmi champignoniste *Atta cephalotes*, est tout aussi complexe. La piste chimique laissée par la découvreuse donne également de nombreuses informations relatives à la qualité ou la quantité de la source alimentaire (Jaffé et Howse, 1979). Si après le balisage d'une piste conduisant à du chou on offre aux ouvrières de la ronce, aliment qu'elles préfèrent, la première piste sera désertée au profit de la seconde. Ces variations sont déterminées par la concentration en phéromones attractives de la piste. Les quantités de phéromones mises en jeu dépendent aussi de la concentration en sucre de la nourriture proposée. Elles sont plus importantes quand on offre aux ouvrières d'*Acromyrmex lundii*, une autre champignoniste, des disques de papier imbibés d'une solution de sucre fortement dosée. L'abondance de la phéromone détermine les ouvrières à parcourir plus vite la piste, donc à recruter plus tôt de nouvelles fourrageuses (Roces, 1993). Pour augmenter la vitesse de déplacement, les ouvrières confrontées à des feuilles très attractives les découpent en menus morceaux, ce qui leur permet de gagner encore du temps sur le trajet retour (Roces et Núñez, 1993).

L'information transmise par les découvreuses est très adaptative et permet d'augmenter la collecte de l'ensemble de la colonie.

De la même manière, *Lasius niger* confronté à deux sources sucrées de concentration différente marque une préférence certaine pour la plus riche (Beckers *et al.*, 1990). L'examen des dépôts de phéromone permet de voir que leur fréquence est plus élevée de 43 p. 100 sur la branche d'un pont qui conduit à une source sucrée à la concentration de 1 M que sur l'autre branche qui conduit à une source de concentration 0,1 ou 0,05 M (Beckers *et al.*, 1993).

4.4.3.2. Fonctions d'orientation et de recrutement

Chez les espèces de fourmis pratiquant le recrutement de masse la piste chimique contient d'autres types d'informations. Elle doit orienter les ouvrières le long du rail chimique entre le nid et la nourriture. C'est de cette fonction d'orientation dont nous avons parlé jusqu'à présent. Mais elle doit aussi inciter les ouvrières à sortir du nid pour emprunter la piste. La piste, seule, a alors un rôle de *recrutement*. Chez plusieurs espèces, la fonction d'orientation et celle de recrutement sont confondues dans une seule et même phéromone, ce qui est évidemment bien plus économique. La fourmi d'Argentine, qui colonise depuis plusieurs décennies les rivages de la côte méditerranéenne, est extrêmement active. Dès qu'une source alimentaire a été découverte une piste très fréquentée se met en place. Sa phéromone a été identifiée (Cavill *et al.*, 1979, 1980). Il s'agit du (Z)-9-hexadécénal qui a une double fonction : recruter les congénères et les orienter sur la piste (Van Vorhis Key et Baker, 1986). Cette phéromone est extrêmement puissante car elle est détectée par les ouvrières quand ces dernières sont balayées par un courant d'air chargé du produit (Van Vorhis Key et Baker, 1982 a). C'est ce qui explique que ces fourmis ne sont nullement perturbées dans leur déplacement dans des régions extrêmement ventées, comme la côte languedocienne (Passera, non publié).

Chez la fourmi de feu, le recrutement est dû à une phéromone différente de la phéromone d'orientation. La glande de Dufour délivre au même moment plusieurs composés différents pour que le système fonctionne correctement. Le facteur « orientation » est dû à la présence du (Z,E) - α -farnésène (Vander Meer *et al.*, 1981). Cette phéromone est responsable du suivi de la piste. Quant à l'attraction, elle nécessite la combinaison du (Z,E) - α -farnésène et d'un homosquiterpène en C 16 non identifié (Vander Meer *et al.*, 1988). Ces deux composés associés expliquent 85 p. 100 de l'activité d'une glande entière. Ainsi, différents composés issus d'une même glande sont responsables de comportements différents : l'attraction et l'orientation. On trouve

aussi dans la glande deux homofarnésènes dont la fonction est inconnue, mais dont on sait qu'ils n'augmentent pas l'activité des deux précédents composés. Enfin, toutes ces substances restent inactives tant qu'un « inducteur », lui aussi inconnu du point de vue chimique, n'a pas été émis (Vander Meer *et al.*, 1990).

La phéromone d'orientation et celle de recrutement peuvent aussi être produites par des glandes différentes. C'est ce que l'on observe chez *Camponotus socius*, une fourmi fréquente en Floride. L'intestin postérieur produit la phéromone d'orientation alors que la glande à poison fournit la phéromone de recrutement. Si l'on trace sur une feuille de papier une piste artificielle avec le contenu de l'intestin, cette piste est ignorée par les ouvrières. Traçons à présent une autre piste, en avant de la première, avec 50 ng du contenu de la glande à poison. Les fourmis sortiront du nid, attirées par la phéromone de recrutement, puis s'engageront sans hésiter sur la première piste qu'elles suivront désormais sans problème (Kohl *et al.*, 2001). Les phéromones de recrutement et d'orientation ont été identifiées. Très curieusement la phéromone de recrutement n'est pas différente de l'acide formique, c'est-à-dire le poison utilisé par ce *Camponotus* pour se défendre. La fourmi émettrice doit maîtriser le débit de sa glande à poison. Un peu d'acide formique est parfait pour recruter des partenaires en vue d'un raid alimentaire, beaucoup de ce même acide aura un effet d'alarme qui perturbera l'ensemble des ouvrières.

4.4.3.3. Polarité de la piste

Comme on le verra au chapitre 8, les fourmis utilisent souvent de manière simultanée plusieurs signaux d'orientation. Par exemple chez les fourmis des bois ou chez la fourmi des jardins, les ouvrières suivent une piste chimique mais mémorisent aussi les caractéristiques de l'environnement physique. Ces repères physiques permettent à la fourrageuse de déterminer la direction suivie : vers le nid ou vers la source de nourriture. D'autres espèces négligent totalement les signaux issus de l'environnement et sont guidées seulement par les marques chimiques. On peut citer *Lasius fuliginosus* (Carthy, 1951) ou la fourmi d'Argentine (Aron *et al.*, 1993). On a longtemps émis l'hypothèse que la piste chimique possédait des éléments permettant aux fourmis d'en déterminer la polarité (Carthy, 1951 ; Sudd, 1967). La concentration en phéromone pourrait dépendre de la forme physique de la goutte déposée chaque fois que l'aiguillon ou l'abdomen touchent le sol. Si la goutte est effilée à une extrémité et large à l'autre, cette géométrie suffirait à informer les fourmis. En réalité il n'en est rien. Lorsque l'on oblige les ouvrières de *Monomorium pharaonis* à suivre un couloir très étroit, un pourcentage identique d'ouvrières allant vers le nid ou vers la

source alimentaire effectuent un demi-tour complet (Jackson *et al.*, 2004). La piste chimique ne contient donc pas en soi d'informations relatives à la polarité. Un examen plus attentif révèle que lorsque cette fourmi établit librement sa piste, elle construit en réalité non pas une piste rectiligne, mais un réseau comportant de nombreux embranchements greffés sur un tronc principal. On retrouve de tels réseaux complexes chez les fourmis champignonnistes (Acosta *et al.*, 1993). La valeur des angles à chaque bifurcation a une valeur moyenne variant de 50 à 60°. Chez la fourmi du pharaon, elle est de 53°. Cette géométrie permet aux fourrageuses de déterminer si elles suivent la piste vers la nourriture ou vers le nid. Si l'on considère que l'angle a une valeur moyenne de 60°, chaque fourmi qui quitte le nid se trouve devant des embranchements successifs dont les branches s'écartent de 30° par rapport au parcours rectiligne qu'elle vient d'effectuer. Mais lors du trajet retour, la bonne direction s'écarte de 30° par rapport au parcours rectiligne qui précède l'embranchement alors que la mauvaise direction s'en écarte de 120°. Il suffit donc à la fourmi de choisir l'angle le plus étroit pour revenir vers son nid. Des fourmis déposées sur la piste dans une mauvaise direction par rapport au chemin qu'elles effectuaient font davantage de demi-tours que d'autres individus déposés dans la bonne direction. De plus, si expérimentalement on oblige les ouvrières à emprunter des bifurcations de 120° elles sont totalement « perdues ». Cette valeur donne des embranchements de retour qui s'écartent tous deux d'un même angle (120°) par rapport au trajet que la fourrageuse vient de parcourir. Elle n'est plus capable de choisir la bonne direction (Jackson *et al.*, 2004).

4.4.3.4. Durée de vie de la piste

La durée de l'efficacité des phéromones de piste est très variable selon leur composition chimique, les conditions climatiques et la nature du substrat. Les raids de chasse ou d'émigration des ouvrières des fourmis nomades *Eciton* traversent des milieux variés : terre, litière, graviers, racines, morceaux de bois... La rémanence de la piste dépend des milieux parcourus (Togerson et Akre, 1970). Elle peut atteindre 31 jours chez *Eciton hamatum* (Schneirla et Brown, 1950). Chez cette espèce la phéromone de piste est insensible à la lumière, à la chaleur et elle est insoluble dans l'eau (Blum et Portocarrero, 1964). Chez *Solenopsis saevissima*, la piste tracée par une seule ouvrière reste attractive jusqu'à 20 minutes sur du verre, mais s'évanouit en moins de 7 minutes sur du papier filtre (Wilson, 1962). La demi-vie de la piste tracée par *Monomorium pharaonis* est de trois minutes sur une feuille de papier et de 9 minutes sur une feuille de polycarbonate, le premier support étant beaucoup plus absorbant que le second (Jeanson *et al.*, 2003).

La composition chimique, qui varie selon les espèces, est adaptative. Elle autorise une durée de vie plus longue quand les fourmis s'alimentent sur une source abondante et permanente. C'est le cas des ouvrières de *Tapinoma simrothi*, qui fréquentent pour de longues périodes de temps des colonies de pucerons. Les pistes sont alors très persistantes (Simon et Hefetz, 1991). La durée de vie peut même atteindre des valeurs exceptionnelles chez la fourmi tisserande *Oecophylla longinoda*. Ces fourmis arboricoles restent fidèles à un arbre ou un groupe d'arbres, ce qui les amène à tracer des pistes permanentes. Les ouvrières d'un nid nouvellement installé dans une pièce du laboratoire sont capables de trouver et suivre la piste déposée par une autre société ayant occupé le même local 10 mois auparavant (Beugnon et Dejean, 1992). Une observation plus attentive révèle qu'en plus d'une piste chimique due à la sécrétion de la glande rectale, les ouvrières *major* déposent des gouttes anales produites par le rectum. Ces gouttes qui sèchent rapidement se matérialisent par des petites taches visibles à l'œil nu. Elles forment une sorte de couloir large d'une dizaine de cm qui encadre la piste chimique. Ces dépôts fécaux, qui ont une rémanence particulièrement longue, ont un rôle de renforcement de la piste chimique (Dejean et Beugnon, 1992). Ajoutons que les gouttes fécales constituent chez d'autres espèces des phéromones territoriales, balisant la surface exploitée par les fourmis. À l'inverse, les espèces très opportunistes comme la fourmi d'Argentine ou la fourmi du pharaon exploitent des sources alimentaires éphémères. Leur piste ne dure qu'une vingtaine de minutes (Deneubourg *et al.*, 1990 ; Jeanson *et al.*, 2003). Les dépôts fécaux ont aussi une action indirecte sur les insectes herbivores chassés par les œcophylles. Ces fourmis, au régime alimentaire varié, capturent le coléoptère phytophage *Rhyparida wallacei*. Ce dernier évite les feuilles marquées par la fourmi, ce qui rend crédible l'hypothèse selon laquelle les insectes herbivores peuvent éviter leurs fourmis prédatrices en détectant les phéromones émises par ces dernières (Offenberg *et al.*, 2004).

4.5. Flexibilité et stratégies de fourragement

L'étude des diverses stratégies de fourragement, telle que l'on vient de les exposer, n'indique aucune corrélation entre la sophistication des modes retenus et l'évolution des sous-familles des Formicidae. Les différentes modalités de fourragement reflètent plus certainement les pressions de sélection exercées sur chaque espèce (Hölldobler et Möglich, 1980 ; Traniello, 1989 ; Baroni Urbani, 1993). Les techniques de recherche et de rapatriement des items alimentaires dépendent souvent de l'importance de la source alimentaire, de sa localisation dans l'espace et dans le temps, de la capacité limitée des fourrageuses à transporter des charges d'un certain

pois ou encore de la compétition (Hölldobler, 1978 ; Deneubourg *et al.*, 1987 ; Traniello, 1989). Il est d'ailleurs fréquent d'observer des changements de stratégie au sein d'un même genre voire d'une même espèce.

Concernant la variabilité au sein d'un même genre, les résultats obtenus par Liefke *et al.* (2001) sont éloquentes. L'étude a porté sur 11 espèces malaisiennes à exigences écologiques semblables appartenant au genre *Polyrhachis*. Ce genre est commun dans les forêts tropicales et subtropicales. Une espèce pratique la marche en tandem, après usage d'une parade motrice soutenue. Deux autres espèces sont impliquées dans des recrutements de groupe avec leader alors que huit autres espèces parviennent au site alimentaire par recrutement de masse. Le suivi d'un leader se rencontre aussi chez l'espèce africaine *Polyrhachis laboriosa* (Dejean *et al.*, 1994). Comme chez les autres formicines, la piste est tracée à l'aide du contenu de l'intestin postérieur. Chez deux espèces de *Polyrhachis*, la phéromone contient à la fois un composé responsable de l'attraction et un autre de l'orientation. L'invitation mécanique n'est donc pas obligatoire. Cette gamme très étendue de comportements est sans doute due à l'adaptation à des habitats variables et à des régimes alimentaires différents. Par contre, il est difficile de la relier à l'importance de la population : *P. muelleri* avec une population qui varie de 38 à 89 ouvrières, pratique le recrutement de groupe sans leader, tout comme *P. bellicosus* dont les sociétés comptent 14 000 individus (Liefke *et al.*, 1998).

Le changement d'une stratégie de fourrageage au sein d'une même espèce n'est pas rare. Il est généralement corrélé à une modification relative à l'importance de la population, à la nature des items récoltés, à leur variation de taille ou encore à leur densité. Par exemple, les sociétés de *Lasius niger* pratiquent le recrutement de masse. Il s'agit toutefois de sociétés adultes. Pendant la phase de fondation de cette fourmi monogyne, le nombre des ouvrières est réduit. Ces ouvrières laissent peu de traces chimiques lors de leur retour au nid et se comportent en fourrageuses individuelles. Ce n'est qu'avec l'augmentation de la population que de plus en plus d'ouvrières sont impliquées dans le dépôt d'une piste de recrutement. On peut d'ailleurs revenir à un état antérieur en supprimant des ouvrières. Le passage d'un mode de fourrageage à un autre dépend donc ici du nombre des individus et non de l'âge réel de la société (Mailleux *et al.*, 2003 a).

Paraponera clavata illustre bien le changement de stratégie en fonction de la nature de l'aliment récolté. Cette Paraponerinae géante des forêts tropicales du Nouveau-Monde utilise le fourrageage individuel quand elle chasse des proies. Mais lorsqu'elle récolte du nectar

dans la canopée, elle utilise le recrutement de masse : un flot d'ouvrières quittent le nid pour suivre une piste chimique tracée par les récolteuses qui se succèdent entre la source de nectar et le nid (Breed et Bennett, 1985). Les sources de nectar sont plus prédictibles que les proies, ce qui explique le changement stratégique. La distance à parcourir est aussi un élément à prendre en compte. Quand les ouvrières de cette fourmi trouvent une source éloignée de leur nid, elles recrutent directement des congénères dans leur entourage sans revenir au gîte. Elles peuvent aussi transférer la goutte sucrée à d'autres fourrageuses qui effectueront le transport. Dans toutes ces situations, le coût énergétique du fourrageage est diminué (Fewell *et al.*, 1992).

D'autres fourmis changent de stratégies en fonction de la taille et du poids de la proie. Les *Amblyopone* sont un bon exemple. Ces fourmis chassent individuellement, selon la manière typique des ponéromorphes (Gotwald et Léviéux, 1972 ; Traniello, 1978). Pourtant, quand on offre à *Amblyopone reclinata* des petits vers de terre dont le poids excède les possibilités de transport d'une seule ouvrière, la chasserresse revient au nid où elle recrute des congénères en les sollicitant de ses antennes. Un groupe comprenant jusqu'à 33 ouvrières sort alors du nid derrière la recruteuse et remonte la piste chimique pour parvenir sur l'aire de chasse (Ito, 1993 a). Le nombre des ouvrières recrutées est proportionnel au poids de la proie (Billen *et al.*, 2005). C'est un comportement typique de fourrageage de groupe. Un phénomène comparable s'observe chez *Ectatomma ruidum*, une ponéromorphe généraliste commune en Amérique Centrale et au nord de l'Amérique du Sud. Dans la nature, la part la plus importante de son activité extérieure est consacrée à la prédation. Les ouvrières concentrent leur quête dans des zones auxquelles elles sont fidèles grâce à un mécanisme d'apprentissage (Levings et Franks, 1982 ; Lachaud *et al.*, 1984 ; Fresneau, 1985). Elles chassent ou récoltent individuellement des petits arthropodes. Cette chasse solitaire peut être rendue plus complexe par l'adoption de comportements de cleptobiose (cf. chapitre 9) ou l'emploi de l'embuscade. Mais ce sont surtout les variations de la taille de la proie et ses réactions qui donnent lieu à des changements de stratégies de fourrageage remarquables (Schatz *et al.*, 1997). Quand la proie, un ver de farine, a un poids médian de 8 mg, la capture solitaire suit un fourrageage individuel. Pour les proies plus grosses, *Ectatomma ruidum* passe d'une chasse solitaire à une chasse collective. Les appâts d'un poids médian de 39 mg déclenchent la mise en œuvre d'une stratégie de recrutement de groupe particulière. Les recrutées ne viennent pas du nid, mais de l'aire de chasse. Elles sont peut-être attirées par une phéromone d'alarme émise par la découvreuse. Si l'on augmente le poids médian jusqu'à 115 mg, la découvreuse revient

très excitée vers son nid et active des congénères. Ces congénères parviennent à l'emplacement de la proie sans suivre ni le leader ni une éventuelle piste. Seuls, des signaux visuels ou chimiques émanant du ténébrionide sont en cause. Le groupe d'ouvrières revient au nid en transportant collectivement la proie. Enfin, si l'appât est encore plus gros (poids médian de 175 mg), le groupe de chasse découpe le ver de farine sur place. Ce fourragement de groupe peut être considéré comme une forme archaïque de recrutement de masse, bien que la dimension chimique en soit absente (Lachaud *et al.*, 1984). Le dépôt d'une piste de recrutement est d'ailleurs possible chez cette espèce quand on lui offre non plus des proies vivantes, comme cela était le cas avec les vers de farine, mais de grosses proies mortes. Pratt (1989) a montré que l'ouvrière découvreuse revient alors vers son nid en marquant le sol d'une phéromone issue de la glande de Dufour. Quelques minutes plus tard, des ouvrières recrutées sortent en assez grand nombre du nid et remontent la piste jusqu'au site alimentaire. En clair, *Ectatomma ruidum* exhibe la gamme complète des stratégies de fourragement, depuis la chasse individuelle jusqu'au recrutement de masse. Si l'on ajoute à l'activité prédatrice la récolte de matériaux sucrés (cf. chapitre 6), cette fourmi, bien qu'appartenant à la sous-famille ancestrale des Ectatomminae, est l'une des espèces chez laquelle existent les plus importantes capacités d'adaptation en matière de fourragement. Le poids de la proie détermine aussi la stratégie retenue par une autre Ectatomminae, *Gnamptogenys moelleri* (Cogni et Oliveira, 2004 *a*). Cette fourmi qui installe son nid dans des broméliacées néotropicales recherche surtout des arthropodes morts. Quand les proies pèsent moins de 3 mg, la récolteuse pratique un fourragement individuel. Si elles sont plus lourdes, jusqu'à 100 mg, la récolteuse pratique un recrutement de groupe rassemblant jusqu'à 12 ouvrières.

Chez *Polyrhachis laboriosa* des forêts camerounaises, c'est le volume de la source alimentaire (de l'eau sucrée) qui est responsable des changements stratégiques. Cette fourmi pratique une récolte solitaire lorsque la goutte d'eau sucrée offerte mesure huit μL . Les ouvrières l'absorbent entièrement et ne laissent alors pratiquement pas de piste chimique bien qu'elles reviennent plusieurs fois sur le site alimentaire. Si la nourriture offerte est plus importante et dépasse les capacités stomacales de l'ouvrière découvreuse, cette dernière effectue plusieurs voyages. Dès le 2^e trajet, elle laisse alors un nombre de marques chimiques proportionnel au volume de la source. À partir de 125 μL , ces marques phéromonales ajoutées à un vigoureux comportement d'invitation, déclenchent la sortie de petits groupes d'ouvrières qui suivent la piste (Mercier et Lenoir, 1999 *b*). De même, le comportement des ouvrières de *Lasius niger* dépend de la demande des ou-

vrrières ou de la distance qui sépare la source sucrée du nid. Si le volume offert est inférieur à la demande de la fourmi, cette dernière cherche plus longtemps puis se dirige vers son nid sans laisser de piste. Si le volume offert est supérieur au volume désiré par l'ouvrière, la découvreuse trace une piste de recrutement. C'est donc le volume qu'une ouvrière souhaite ingérer qui déterminera le dépôt ou non d'une piste (Mailleux *et al.*, 2000).

La densité des items récoltés est également susceptible de déterminer un changement de stratégie. Les espèces moissonneuses constituent un bon matériel d'étude puisqu'elles récoltent des graines dont l'abondance est variable selon l'environnement. Quand les graines moissonnées par les *Messor* (anciennement *Veromessor*) *pergandei* sont très dispersées, les ouvrières empruntent les pistes permanentes sans leader. Quand leur densité est moyenne, des ouvrières éclaireuses recrutent un groupe de congénères qu'elles conduisent sur le site. Enfin, quand la densité est forte, le fourragement est individuel (Bernstein, 1975). Ce dernier résultat est d'ailleurs en contradiction avec les observations de Rissing et Wheeler (1976) pour lesquels l'abondance de graines conduit au contraire à l'établissement d'une piste permanente, assurant un recrutement de masse. Les résultats obtenus par Hahn et Maschwitz (1985) chez la moissonneuse européenne *Messor rufitarsis* confortent ceux de Rissing et Wheeler. Cette fourmi est très inconstante dans ses stratégies de recrutement : certains jours le fourragement est individuel, d'autres jours les fourmis forment de puissantes colonnes de récolte. En ajoutant des graines sur le terrain, on peut provoquer la formation de ces colonnes qui résultent d'un comportement de recrutement. À l'aide du contenu de leur glande de Dufour, les ouvrières tracent une piste chimique qui a pour rôle principal d'orienter les recrutées. La sécrétion a aussi un petit rôle dans le recrutement qui est assuré principalement par des stridulations (Hahn et Maschwitz, 1985 ; Baroni Urbani *et al.*, 1988).

Pheidole oxyops est un élément commun de la faune de l'Amérique du Sud ; ses ouvrières récoltent les fleurs tombées au sol, une source alimentaire éphémère. Lorsque ces fleurs sont peu nombreuses et dispersées, le fourragement est individuel. Mais si la source florale est abondante, les ouvrières *minor* sortiront de leur nid en colonne, guidées par une phéromone de piste. Si la provende est de grande taille, une grosse graine par exemple, le transport devient collectif (Fowler, 1984). Le recrutement lorsqu'il y a abondance d'items de petite taille à récolter peut être considéré comme une stratégie visant à prévenir le pillage de la source par des espèces compétitrices. Pourtant les ouvrières de *Gnamptogenys moelleri* conservent un fourragement in-

dividuel et répétitif quand on leur offre un lot de drosophiles. Elles savent cependant, comme nous l'avons vu plus haut, pratiquer un recrutement collectif quand la proie est de grande taille. Peut-être ces ouvrières sont-elles incapables de détecter un surplus de proies dans leur environnement immédiat (Cogni et Oliveira, 2004 b) ?

4.6. Évolution du fourragement

L'observation des modalités du fourragement et du recrutement a conduit à la production d'une très abondante littérature, principalement liée à l'étude des facteurs proximaux. Concernant les facteurs ultimes du fourragement, les réflexions sont plus limitées. On peut distinguer avec Baroni Urbani (1993) trois hypothèses. La première voudrait que les comportements liés au recrutement récapitulent la phylogénie des espèces. Cette hypothèse est reprise dans les travaux de Sudd (1959), Wilson (1959, 1971 a), Hölldobler (1977), Maschwitz (1975), Cammaerts et Cammaerts (1980) et Jaffé (1984). Elle trouve de nombreux arguments dans le parallélisme assez fort, tel qu'on l'a décrit plus haut, entre la complexification des comportements de recrutement et la phylogénie des espèces étudiées. Mais sa simplicité est battue en brèche par l'existence de fourmis appartenant à des sous-familles dérivées dépourvues de recrutement (*Cataglyphis*) ou présentant un recrutement simplifié (*Camponotus*). À l'inverse, des espèces de genres (*Leptogenys*, *Termitopone*, *Cylindromyrmex*) appartenant à des sous-familles ancestrales (ponéromorphes) sont capables de pratiquer un recrutement de masse. La deuxième hypothèse propose qu'une évolution se soit produite au sein de chaque espèce, comme autant d'étapes rendant le recrutement de plus en plus complexe (Traniello, 1977 ; Hölldobler, 1984 ; Hölldobler et Wilson, 1990 ; Liefke *et al.*, 2001). C'est faire peu de cas des arguments réels de l'hypothèse précédente. La dernière hypothèse fait référence à des mécanismes évolutifs et adaptatifs liés aux caractéristiques de l'environnement ou de la population. Elle apparaît dans plusieurs travaux auxquels on a fait référence précédemment : Bernstein (1975), Deneubourg *et al.* (1986), Baroni Urbani (1989). Nous avons développé de nombreux exemples montrant le rôle joué par l'environnement dans le choix d'une stratégie de fourragement. Concernant l'importance jouée par le niveau de la population, le travail de Beckers *et al.* (1989) est plus que jamais d'actualité.

La valeur de ces trois hypothèses a été évaluée par Baroni Urbani (1993). En codant cinq comportements de recrutement différents, le type de glande et le nombre de glandes impliquées, l'existence ou l'absence d'un comportement d'invitation, l'existence ou l'absence d'un organe stridulatoire, il est parvenu à construire di-

vers cladogrammes. Ces cladogrammes comparés en termes de parsimonie lui permettent d'aboutir à la conclusion qui semble la plus satisfaisante en l'état actuel des recherches : l'hypothèse strictement phylogénique ne peut être retenue dans sa globalité, mais elle présente des points forts que l'on ne peut ignorer. Elle est d'ailleurs compatible avec la dernière hypothèse accordant du crédit au rôle joué par l'environnement. Les variations des milieux biotique et abiotique ont pesé d'un grand poids dans la sélection des solutions les plus avantageuses. Les très nombreuses modifications du comportement de fourragement, induites par les fluctuations écologiques que nous avons rapportées, montrent combien le résultat final témoigne d'une longue évolution.

5. Comportement d'alarme

Au cours de leurs sorties de fourragement, il est inévitable que les fourmis se trouvent confrontées à des dangers d'origine variée : prédateurs, parasites, compétiteurs sont autant de menaces dont il faut se défendre. Les phéromones d'alarme constituent une adaptation évolutive majeure dans le cadre de la protection collective des individus et de leurs ressources (Blum, 1985). Plus universel que l'usage des phéromones de piste, le comportement d'alarme doit avoir une origine plus ancienne. Ces phéromones ont été trouvées chaque fois qu'elles ont été recherchées, y compris chez la fourmi dinosaure *Prionomyrmex* (anciennement *Nothomyrmecia macrops*) (Hölldobler et Taylor, 1983) et chez les ponéromorphes les plus ancestrales comme *Amblyopone pallipes* (Traniello, 1982).

L'alarme n'a pas pour fonction d'éloigner un animal dangereux, mais d'alerter les membres de la colonie, de signaler l'existence d'une perturbation. C'est sans doute Goetsch (1959) qui est le premier à avoir compris que les phéromones d'alarme ont pour fonction première d'élever le niveau d'excitation des récepteurs. La réaction des fourmis ainsi alarmées sera différente selon le contexte écologique et la concentration des substances émises. L'alarme est alors associée à l'attraction, le recrutement, la dispersion ou la fuite (Hölldobler et Wilson, 1990 ; Vander Meer et Alonso, 1998). Pour Vander Meer et Morel (1998), le comportement d'alerte commence par la perception d'un animal ou d'un objet habituellement absent de l'environnement familier de la société. L'analyse de l'abondante littérature consacrée à l'alarme a conduit Vander Meer et Alonso (1998) à proposer neuf comportements différents qui lui sont associés. Ils vont de l'alerte (les ouvrières agitent leurs antennes en relevant la tête), jusqu'à l'agression marquée par des piqûres ou des morsures. Entre ces deux extrêmes, le comportement d'alarme peut être marqué par des postures opposées.

Les fourmis peuvent fuir ou au contraire être attirées par la source phéromonale; leur vitesse de déplacement peut s'accroître jusqu'à devenir frénétique ou à l'inverse elles peuvent s'immobiliser. Enfin, l'alarme est souvent associée à des postures agressives : ouverture des mandibules, morsures, flexions du gastre.

5.1. De l'alarme à l'agression

De nombreuses phéromones d'alarme sont émises par les glandes mandibulaires ou la glande à poison, deux structures associées à la défense (mandibules et aiguillon). Cette réalité a amené plusieurs auteurs à émettre l'hypothèse selon laquelle les phéromones d'alarme auraient évolué à partir de composés destinés à la défense (Wilson et Regnier, 1971 ; Hölldobler et Wilson, 1990). Le comportement de défense peut être lié à l'importance numérique de la société. Quand les espèces ont des colonies comptant de très nombreux individus il leur est possible de faire front et donc d'attaquer l'intrus, en le mordant ou en le piquant. Assez classiquement, on peut diviser le comportement d'alarme chez ces espèces en deux séquences : d'abord un mouvement de panique, pendant lequel les ouvrières augmentent leur vitesse de locomotion et se déplacent en tous sens, suivi d'un mouvement orienté vers la source de la perturbation. Arrivées au but, les ouvrières prennent des attitudes menaçantes en ouvrant leurs mandibules ou en agitant leur abdomen, puis attaquent l'intrus en le mordant ou en le piquant (Passera, 1984 ; Ali et Morgan, 1990 ; Billen et Morgan, 1998). Les espèces dont les sociétés ont un effectif réduit préfèrent fuir le danger ou s'agiter frénétiquement sans attaquer l'intrus (Regnier et Wilson, 1968 ; Olubajo *et al.*, 1980).

Dans la plupart des cas l'agression est déclenchée par l'interaction entre la phéromone d'alarme et un stimulus émanant du perturbateur (Shorey, 1973). Le contact avec l'intrus est un stimulus particulièrement efficace (Wilson et Regnier, 1971). C'est pourquoi dans de nombreux bioessais, la substance dont on veut mesurer l'efficacité est appliquée sur un support accessible (Tomalski *et al.*, 1987).

5.2. Localisation et contenu des glandes responsables

Les sources glandulaires des phéromones d'alarme ont été identifiées pour toutes les sous-familles chez lesquelles elles ont été recherchées (Parry et Morgan, 1979 ; Hölldobler et Wilson, 1990 ; Vander Meer et Alonso, 1998). Les Dolichoderinae utilisent exclusivement le contenu de la glande pygidiale. Les Ecitoninae et les Pseudomyrmecinae emploient le contenu de leurs glandes mandibulaires (Brown, 1960 ; Blum, 1969). L'origine des phéromones d'alarme chez les Myrmicinae et les Formicinae est beaucoup plus éclectique.

Elles proviennent aussi bien de glandes céphaliques (glandes mandibulaires) que de glandes abdominales (glande de Dufour, glande à poison). Chez les Myrmecinae il faut y ajouter des glandes rectales. Comme pour les phéromones de piste, pour ces trois dernières sous-familles, l'alarme n'est parfois pleinement réalisée que par la contribution de plusieurs glandes (Blum, 1969).

La chimie des phéromones responsables du comportement d'alarme a été longuement étudiée. La liste dressée en 1990 par Hölldobler et Wilson contenait déjà une cinquantaine de composés : cétones, alcools, esters, aldéhydes, alkylpyrazines, terpènes, côtoient le banal acide formique et des hydrocarbures comme le décane ou l'undécane. On peut y ajouter le manicone trouvé chez *Manica rubida* (Bestmann *et al.*, 1988), l'actinidine chez *Megaponera foetens* (Janssen *et al.*, 1995). D'une manière générale, les molécules des phéromones d'alarme forment des chaînes carbonées plus courtes (C5 à C10) que celles des phéromones de piste (Wilson et Bossert, 1963). Avec leur cinq ou six atomes de carbones, elles sont par conséquent plus volatiles, ce qui est une adaptation à la nécessité de déterminer une réponse rapide. Pour les mêmes raisons, leur temps d'action est réduit et se limite à la durée de la perception d'un danger. Regnier et Wilson (1968) ont calculé que la concentration efficace de la phéromone d'alarme d'*Acanthomyops claviger* s'établit autour de 10^{10} à 10^{12} molécules/cm³. Les ouvrières d'*Atta texana* détectent la leur à partir de 10^8 molécules/cm³, l'effet maximal étant atteint pour une concentration de 10^{16} molécules/cm³ (Moser *et al.*, 1968 ; Tumlinson *et al.*, 1972).

Les phéromones d'alarme sont sans doute les moins spécifiques de toutes les phéromones car avec si peu d'atomes de carbones, les possibilités de construire des molécules différentes sont limitées (Blum, 1969 ; Parry et Morgan, 1979). L'acide formique, par exemple, se retrouve chez de nombreuses espèces du genre *Formica* et chez les *Camponotus*. Le 4-méthyl-3-heptanone est utilisé comme phéromone d'alarme par des représentants de cinq sous-familles de fourmis. Cette cétone se rencontre chez d'autres espèces que des fourmis. Elle est en effet utilisée par d'autres hyménoptères (mutilles) et même par des arachnides (opilions) dans leur stratégie d'anti-prédation, contre ... les fourmis. On assiste donc à une véritable « économie » dans l'arsenal chimique responsable de l'alarme. Ce manque de spécificité peut être considéré comme un avantage adaptatif quand les espèces sensibles sont sympatriques et entrent en compétition pour l'accès à un territoire ou à des ressources communes (Blum, 1969, Wilson, 1971 a ; Parry et Morgan, 1979). Mais dans ces mêmes circonstances, on peut tout aussi bien considérer que la

spécificité constitue un atout en évitant des rencontres agonistiques. C'est peut-être pour cela qu'*Iridomyrmex pruinosus* réagit vigoureusement seulement à sa substance d'alarme et beaucoup moins à des composés pourtant très proches de sa molécule.

L'absence de spécificité, bien que réelle, n'est pas généralisable. Elle peut être contournée par l'utilisation de diverses stratégies. Plusieurs espèces utilisent des substances communes, mais dans des proportions différentes. D'autres réagissent en adoptant des comportements variables face à des composés identiques. La phéromone d'alarme de six espèces de *Myrmica* est formée par le mélange du 3-octanone et du 3-octanol, produits tous deux par les glandes mandibulaires. Mais chaque espèce réagit de manière particulière à ces composés. Chez *Myrmica rubra*, *M. ruginodis*, *M. lobicornis* et *M. sulcinodis*, c'est le 3-octanone qui attire les ouvrières et augmente leur vitesse de déplacement. Chez *Myrmica scabrinodis* et *M. sabuleti*, c'est au contraire la perception du 3-octanol qui produit ces effets sur la locomotion. De plus, la réaction d'alarme de chaque espèce dépend des proportions relatives des deux composés (Cammaerts, 1981 ; Cammaerts *et al.*, 1981, 1983, 1985). D'autres espèces disposent d'un ar-

senal de plusieurs substances d'alarme, responsables chacune d'un comportement spécifique dépendant de la concentration. Le cas de la fourmi tisserande *Oecophylla longinoda*, une fourmi hautement évoluée dont on a déjà évoqué l'habileté à tisser la soie, est démonstratif. Cette espèce arboricole est fortement territoriale, ce qui l'amène à de fréquentes confrontations agonistiques avec les représentants de sociétés étrangères (Bradshaw *et al.*, 1975, 1979 *a* et *b*). Lorsque les ouvrières d'*Oecophylla* attaquent un ennemi, les glandes mandibulaires des ouvrières *major* émettent une phéromone très odorante. Sur les 30 composés contenus par ces glandes, quatre jouent un rôle majeur (figure 7.11). L'hexanal, le plus volatil, agit à une dizaine de cm de la cible qui a été mordue par une première ouvrière. Il met les congénères en état d'alerte : leur vitesse s'accélère et leur déplacement devient erratique. Quand au cours de leur déplacement, ils se rapprochent à moins de 5 cm de la cible, ils sont attirés vers le centre par un composé plus lourd, le 1-hexanol. Mais ce même composé repousse les fourmis qui s'approchent trop près de la cible. À 1 cm de l'émetteur, la concentration en 1-hexanol est trop forte et repousse les ouvrières. Ceci permet d'attendre que suffisamment de partenaires soient attirés à l'intérieur du cercle de 5 cm avant de

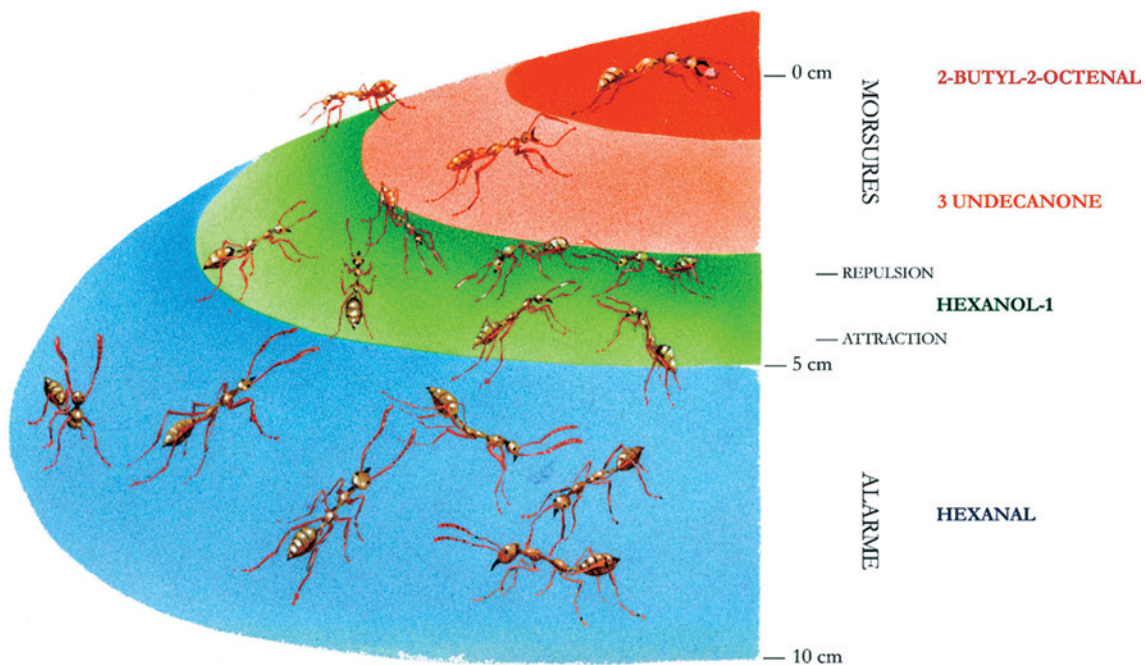


Figure 7.11 ■ L'alarme chez les fourmis tisserandes. L'expérimentateur a écrasé une glande mandibulaire au point zéro cm qui marque le centre du dispositif. La phéromone d'alarme la plus volatile, l'hexanal, agit à une dizaine de cm de la cible (zone bleue) en alertant les fourmis qui courent en tous sens, les antennes dressées. Le 1-hexanol est plus lourd et détermine des effets contradictoires selon sa concentration : l'attraction (zone vert clair) ou la répulsion (zone vert foncé). Quand la concentration du 1-hexanol a diminué, les ouvrières sont directement attirées par la cible qui reste enduite des produits les plus lourds : le 3-undécane attire et incite à mordre (zone rose) alors que le 2-butyl-2-octénal (zone orange) ne déclenche que la morsure. Dessiné d'après Bradshaw J.W. *et al.*, 1979. *Physiol. Entomol.*, 4 : 39–46.

passer à l'attaque. En même temps que la concentration en alcool diminue par évaporation, l'effet répulsif disparaît et les fourmis sont attirées directement sur l'intrus, qui a été barbouillé de deux produits plus lourds : le 3-undécanone et le 2-butyl-2-octénal. Ces deux composés déclenchent le comportement de morsure. La glande à poison et la glande de Dufour sont aussi mises à contribution chez les fourmis tisserandes. La première libère de l'acide formique qui a une action attractive très nette alors que la deuxième émet des hydrocarbures qui augmentent par synergie l'effet de l'acide formique. Cette dernière action montre que des réactions chimiques peuvent se produire lors de l'émission des substances phéromonales.

Une différence comportementale, liée à des variations de concentration des composés déclenchant l'alarme, est connue chez d'autres fourmis. Les glandes anales de *Conomyrma pyramica* produisent une cétone, le 2-heptanone. Déposée à l'entrée du nid et à faible concentration, la cétone provoque un véritable jaillissement des ouvrières, dont le nombre à l'extérieur est multiplié par 10 en l'espace de 60 secondes. À forte concentration, les ouvrières fuient au contraire cette phéromone d'alarme (Blum et Warter, 1966). Le 4-méthyl-3-heptanone, une cétone déjà évoquée, est sécrété par les glandes mandibulaires des fourmis moissonneuses du genre *Pogonomyrmex*. Déposée sur le corps d'une ouvrière, une goutte de cette substance déclenche l'attaque de la fourmi marquée, assaillie par ses propres congénères. Par contre, les ouvrières de *P. barbatus* creusent rapidement le sol dans lequel une ouvrière de leur nid a été ensevelie. Plusieurs auteurs pensent que la fourmi en difficulté a émis la cétone afin d'attirer ses compagnes qui pourront la dégager (Wilson, 1958 b ; McGurk *et al.*, 1966).

5.3. Un effet indésirable

L'émission des phéromones d'alarme est un phénomène particulièrement bénéfique pour son émetteur et sa société qui, mise en état d'alerte, peut intervenir rapidement et neutraliser un prédateur ou au moins s'éloigner du danger. Mais le composé chimique diffusé dans l'air peut aussi être intercepté par d'autres insectes. C'est ce qui se produit dans la relation que la fourmi *Paraponera clavata* entretient avec son parasite *Apocephalus paraponerae*. *A. paraponerae* est un diptère de la famille des Phoridae. On a déjà évoqué au chapitre 1 les mœurs de ces mouches, dont de nombreux représentants sont des parasites des fourmis. Habituellement, ils repèrent les ouvrières circulant sur les pistes de foraging. La découverte d'une victime potentielle est alors le fruit d'une longue quête, favorisée par le hasard. L'évolution a opéré, pour permettre à ces parasites d'améliorer leur valeur adaptative glo-

bale en détectant la bonne proie à son odeur. *Paraponera clavata* est très abondante sous les tropiques du Nouveau-Monde, depuis les forêts de basse altitude proches de l'Atlantique au Brésil jusqu'à celles du Nicaragua. Les mâles et les femelles d'*A. paraponerae* sont attirés par les entrées des nids de la fourmi. Les femelles déposent leurs œufs sur des ouvrières isolées qui semblent perturbées par quelque événement, sur celles occupées à se battre contre une autre fourmi, ou encore sur celles qui souffrent d'une blessure reçue au cours de la bataille. Les ouvrières qui viennent de succomber sont encore plus recherchées puisque plusieurs femelles de la mouche peuvent pondre sur elles (figure 7.12). Les asticots issus de ces œufs se développent rapidement aux dépens des tissus de la fourmi. La pupaison s'effectuera dans la litière qui avoisine le nid des *Paraponera*. Pourquoi les mouches choisissent-elles des fourmis agitées, blessées ou fraîchement tuées ? Après avoir déposé à l'entrée d'un nid une ouvrière coupée en trois morceaux, Feener et ses collaborateurs (1996) ont remarqué que seule une tête complète attire les phorides. Privée de ses mandibules, elle est ignorée. Un extrait des glandes mandibulaires de la fourmi tout autant que la tête entière attire les mouches. Ces glandes contiennent une cétone, le 4-méthyl-3-heptanone et un alcool, le 4-méthyl-3-heptanol, dans la proportion de neuf pour un. Chacune de ces substances est attrac-



Figure 7.12 ■ Un effet boomerang. Une ouvrière de *Paraponera clavata* a été blessée au cours d'un combat. La phéromone d'alarme qu'elle a émise n'attire pas des congénères, mais des mouches parasites *Apocephalus paraponerae*. Les femelles du parasite ainsi attirées trouvent l'hôte qu'elles désirent et pondront leurs œufs sur ce dernier. Quant aux mâles, eux aussi attirés par la phéromone de la fourmi, ils sont certains de trouver des femelles avec lesquelles ils pourront s'accoupler. Ainsi une phéromone d'alarme est détournée de sa fonction première, pour devenir une kairomone bénéficiant à un parasite. © par D.H. Feener avec son autorisation.

tive tant à l'égard des mâles que des femelles du dip-tère, comme on peut le constater en déposant quelques μL de ces composés sur un morceau de coton. Or, nous avons vu plus haut que ces substances sont trouvées dans les glandes mandibulaires de plusieurs espèces de fourmis qui les utilisent comme phéromones d'alarme. Libérées dans un contexte de menace, elles déterminent les fourmis à fuir l'émetteur ou au contraire à l'assail-lir. C'est l'émission de la phéromone d'alarme qui attire les phorides. L'alcool et la cétone libérés par des ouvrières alertées ont un effet pervers. Ils alertent aussi les parasites qui peuvent localiser ainsi leur victime. La femelle de la mouche trouve la bonne fourmi dont les tissus conviennent parfaitement à la croissance de la larve. Quant au mâle, attiré lui aussi à l'entrée du nid, son intérêt est double. Il se nourrira de l'hémolymphe qui s'échappe des blessures des fourmis agonisantes et il trouvera les femelles avec lesquelles il pourra s'ac-coupler. Au cours de l'évolution la fourmi a mis au point une contre-mesure. Bien que continuant à émettre des phéromones mandibulaires, elle ne réagit plus à leur diffusion (Feener *et al.*, 1996). De ce fait, il y a moins de fourmis attirées lors d'une bataille et donc moins de victimes potentielles pour la mouche.

D'autres phorides sont également attirés par la confu-sion générée par les interactions agonistiques entre fourmis. C'est ainsi que *Pseudacteon tricuspis* ignore les ouvrières de *Solenopsis invicta* regroupées calme-ment autour d'un appât. Mais si l'expérimentateur introduit sur l'aire de récolte des fourmis de feu étran-gères, les protagonistes émettent des phéromones d'alarme pendant que se produisent des agressions hé-térocoloniales. Ces phéromones permettent aux phori-des de localiser et d'attaquer leurs victimes (Morrison et King, 2004).

6. Phéromones de reconnaissance

Les ouvrières d'un même nid se reconnaissent entre elles, ce qui permet la fermeture de la société (Le Masne, 1952 *b*). Les individus appartenant à d'autres espèces et même à des nids étrangers de la même es-pèce sont rejetés ou tués. Les congénères sont donc porteurs d'une odeur commune construite progressive-ment. Dès 1905, Fielde suggérait que cette odeur se modifiait avec l'âge des individus. Les travaux plus modernes de Morel (1983), Jaisson (1985 *b*, 1987), Isingrini et Lenoir (1986) ou Crosland (1989) ont dé-mostré que les ouvrières nouveau-nées ou très jeunes peuvent être acceptées avec facilité par un nid étran-ger, alors qu'elles sont rejetées quand elles sont plus âgées. On peut même faire accepter des ouvrières néo-nates par des sociétés appartenant à une espèce diffé-rente (Errard et Jaisson, 1984 ; Errard, 1986 *a*). Les odeurs ou phéromones qui apparaissent ainsi progres-

sivement et qui sont impliquées dans la reconnais-sance coloniale sont responsables du fondement même de la vie sociale. La situation est un peu plus floue concernant le couvain, moins souvent rejeté. L'exis-tence éventuelle de phéromones produites par les lar-ves sera étudiée dans le chapitre 8.

Deux modèles écologiques ont été proposés pour rendre compte des phénomènes de reconnaissance. Le premier, qualifié « *d'individualiste* », suppose que chaque individu fabrique sa propre odeur en relation avec son génome. Selon ce concept chaque individu de la société devrait mémoriser l'odeur de chacun de ses partenaires. Si ce modèle peut s'envisager dans les so-ciétés peu peuplées, il devient improbable dans les sociétés comprenant des centaines ou des milliers d'individus. On préfère alors mettre en avant l'idée d'un brassage des odeurs individuelles, aboutissant à une odeur collective moyenne partagée et apprise par chaque ouvrière. Ce concept est bien rendu par le terme allemand « *Gestalt* », souvent utilisé pour le définir (Crozier et Dix, 1979).

La discrimination est donc fondée sur l'existence de si-gnaux chimiques qui constituent une sorte de *visa* ou passeport odorant, commun à tous les membres d'une même colonie. Ces signaux chimiques constituant l'odeur coloniale résultent des échanges trophallacti-ques, des contacts antennaires et des frottements corpo-rels. Ils sont perçus lors des effleurements antennaires, puisque ces appendices sont porteurs de récepteurs sen-soriels olfactifs. C'est pour cela que les fourmis qui se croisent, par exemple sur une piste de ravitaillement, pratiquent inmanquablement des attouchements anten-naires. Chaque fois qu'un individu d'une colonie est confronté à un autre individu, il compare l'odeur de ce dernier à un modèle odorant engrammé dans ses struc-tures nerveuses et qui constitue un gabarit de référence (*figure 7.13*). Le degré de recouvrement entre le signal et le gabarit détermine ensuite le comportement du ré-cepteur.

6.1. Importance des hydrocarbures cuticulaires

Les phéromones de reconnaissance sont essentielle-ment issues des lipides cuticulaires. Cette couche lipi-dique, présente chez tous les insectes, constitue une barrière prévenant la dessiccation ou l'invasion de micro-organismes. Chez les insectes sociaux, elle joue en plus un rôle dans la reconnaissance. Les constituants majeurs des lipides cuticulaires sont un mélange complexe d'hydrocarbures, d'esters, de stérol esters, d'acétate d'esters, de céto-alcools, de cétones, d'alcools, d'aldéhydes et d'acides. Les *hydrocarbures* jouent un rôle majeur dans les phénomènes de recon-



Figure 7.13 ■ *La reconnaissance coloniale.* Toutes les ouvrières appartenant à une même société sont porteuses d'une odeur commune, due à la présence sur leur cuticule d'un mélange d'hydrocarbures dont la nature et leur quantité relative caractérisent la société, à chaque moment de son existence. Chaque ouvrière est capable par la palpation antennaire de comparer le degré de recouvrement entre le signal chimique porté par l'individu qu'elle rencontre et le sien, tel qu'il est engrammé dans ses structures nerveuses. L'ensemble pourrait se comparer à un système code-barres, ce qui n'est évidemment qu'une image.

naissance. Les plus simples, les *alcanes*, sont saturés et forment une chaîne linéaire habituellement composée de 22 à 37 atomes de carbone. D'autres hydrocarbures saturés ramifiés possèdent un ou plusieurs groupes méthyle. Ce sont les *méthylalcanes*. Les hydrocarbures non saturés sont composés de 23 à 35 atomes de carbone. Les plus simples sont les *alcènes*. L'odeur coloniale est due à un mélange complexe de plusieurs dizaines d'hydrocarbures. Chez la grosse fourmi charpentière méridionale *Camponotus vagus*, on trouve 32 hydrocarbures saturés linéaires et ramifiés (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1987, 1993). Chez *Cataglyphis niger*, on en compte 72, principalement des alcanes et des méthylalcanes dont la chaîne possède entre 23 et 32 carbones, le tout formant un véritable bouquet d'odeurs (Soroker et Hefetz, 2000). Comme à cette profusion qualitative vient s'ajouter la dimension quantitative, par le biais de variations dans les proportions, les combinaisons sont illimitées, ce qui permet à chaque société d'avoir son visa particulier.

La première preuve du rôle joué par les hydrocarbures dans la reconnaissance coloniale des fourmis résulte de travaux réalisés sur *Camponotus vagus* (Bonavita-

Cougourdan *et al.*, 1987) (*figure 7.14*). Une ouvrière appartenant à une société A, débarrassée de ses hydrocarbures par un solvant, puis recouverte d'un extrait cuticulaire provenant des ouvrières d'une société B, est traitée en ennemie par ses compagnes. À l'inverse, une ouvrière issue de la société B, dont on remplace les hydrocarbures d'origine par ceux de la société A, est traitée de manière amicale par les ouvrières A. La signature chimique peut donc être transférée d'une société à l'autre. Cette signature peut même concerner les différentes sous-castes comportementales présentes dans un même nid. Les ouvrières de *C. vagus* engagées dans des tâches à l'extérieur du nid (récolte alimentaire) et les ouvrières nourrices confinées à l'intérieur du nid présentent des variations dans les proportions de leurs hydrocarbures. L'effet de la reconnaissance est tellement puissant, que quand l'expérimentateur introduit une ouvrière nourrice dans l'aire de récolte, les fourrageuses s'en emparent et la transportent jusqu'à l'entrée du nid (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1993). On retrouve ce marquage intrasocial chez la moissonneuse américaine *Pogonomyrmex barbatus* (Wagner *et al.*, 1998). Ici, ce sont trois sous-castes qui portent une signature différente : celle spécialisée dans la découverte

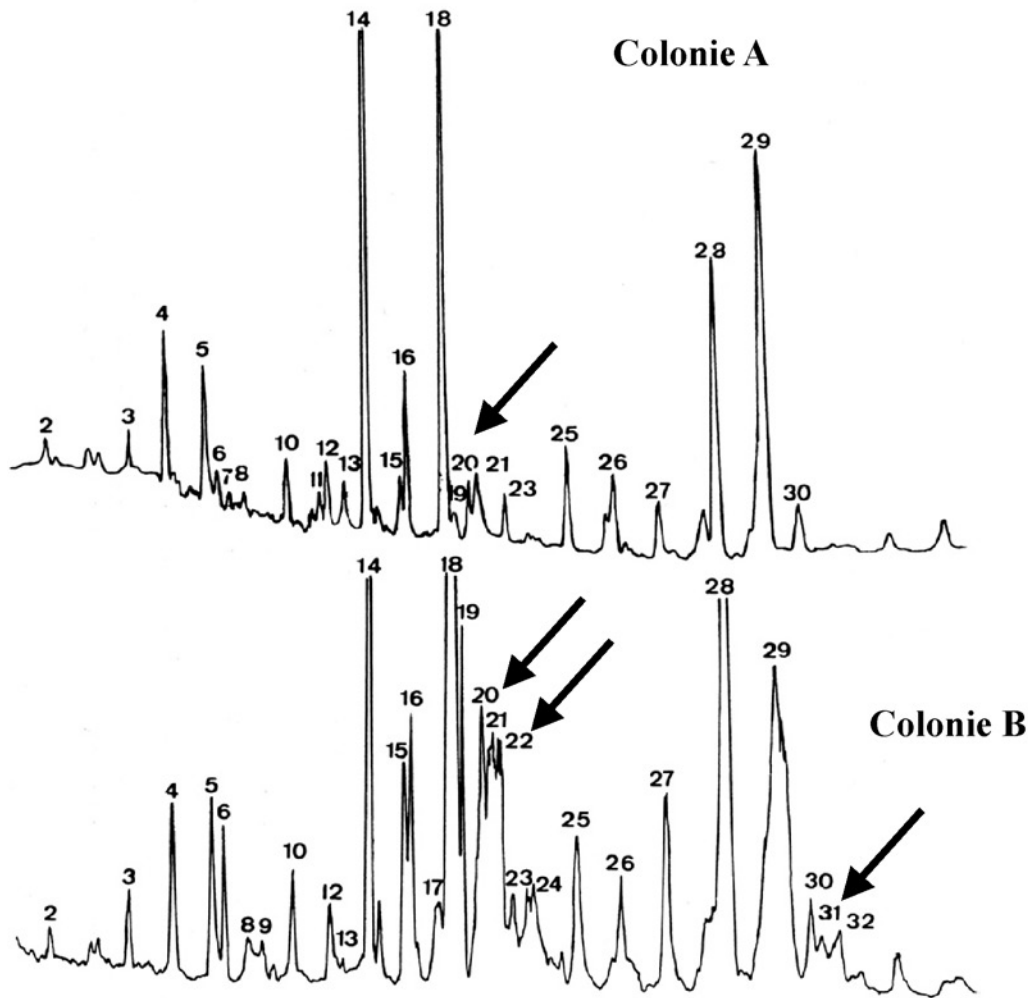


Figure 7.14 ■ La signature coloniale. Les hydrocarbures cuticulaires constituent un véritable passeport odorant permettant aux ouvrières de reconnaître leurs congénères. Les chromatogrammes des hydrocarbures recueillis sur la tête d'ouvrières appartenant à deux sociétés étrangères de *Camponotus vagus* font apparaître des différences importantes pour les pics 20, 22 et 31. D'après Bonavita-Cougourdan A. *et al.*, 1987. *J. Entomol. Sci.*, **22** : 1–10. © 1987 et autorisation de Georgia Entomological Society.

de nouvelles ressources, celle spécialisée dans la récolte et enfin celle chargée de la maintenance du nid (figure 7.15).

6.2. Origine et circulation des hydrocarbures cuticulaires

Beaucoup de progrès ont été accomplis ces dernières années quant aux conditions de la synthèse des hydrocarbures et de leur circulation interne à l'animal ou dans la société. *Camponotus vagus* (Bagnères et Morgan, 1991 ; Meskali *et al.*, 1995) et deux fourmis de la faune israélienne, *Cataglyphis niger* (Soroker *et al.*, 1994, 1995 a ; Lahav *et al.*, 1999 ; Soroker et Hefetz,

2000) et *Camponotus fellah* (Boulay *et al.*, 2000), ont permis de mieux comprendre ce problème. Les hydrocarbures sont synthétisés par les œnocytes, des cellules spécialisées situées dans le corps gras abdominal. Relâchés dans l'organisme, les hydrocarbures passent pour la plupart dans l'hémolymphe, où ils sont pris en charge par une lipoprotéine, la lipophorine. Ils gagnent ensuite directement la cuticule par des pores-canaux ou bien ils sont stockés dans la glande postpharyngienne, une glande propre aux fourmis (figure 7.16). Les conditions du transport ne sont pas encore clairement établies car il existe des différences entre les hydrocarbures trouvés associés à la lipophorine et ceux que l'on retrouve dans la glande postpharyngienne de *Pa-*

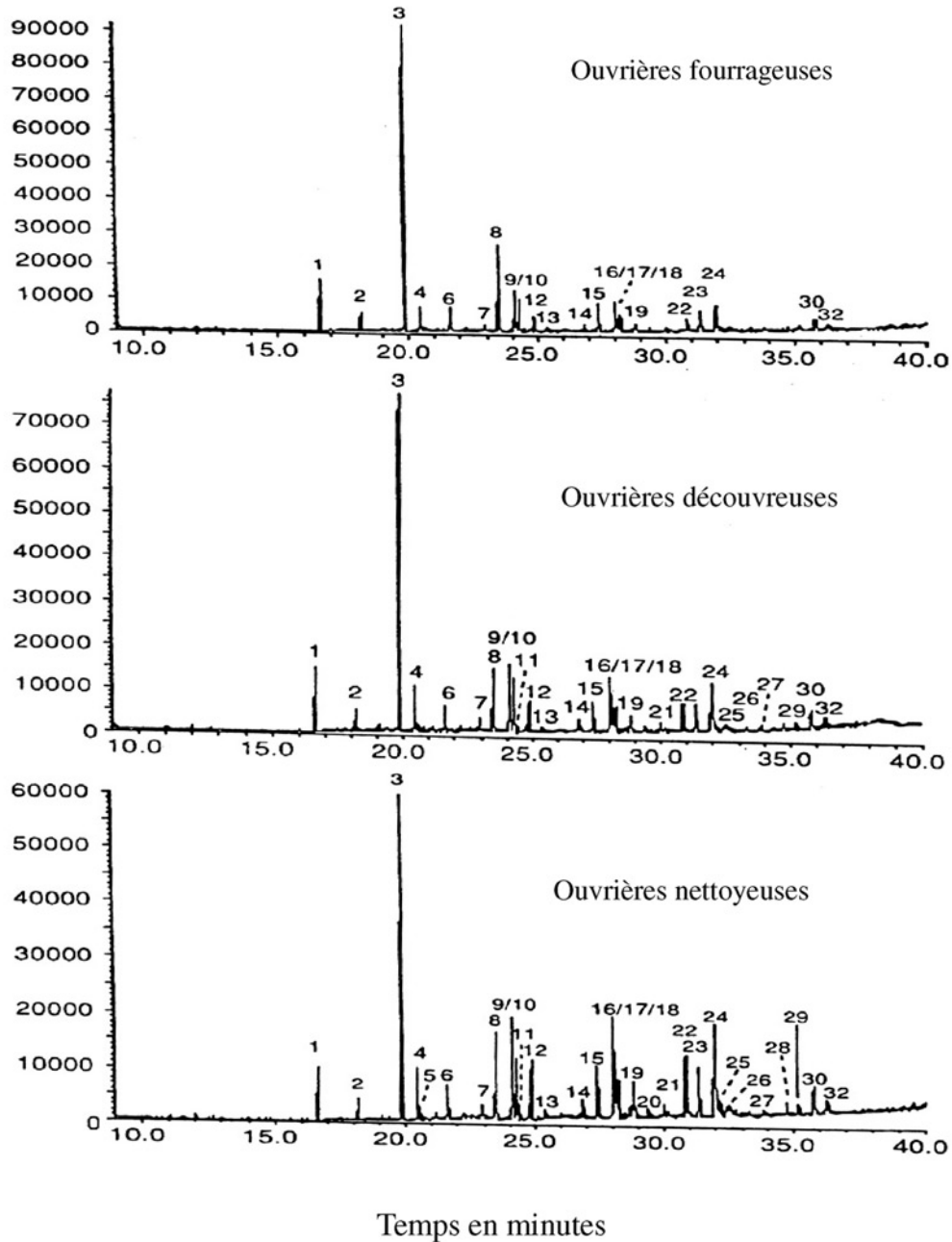


Figure 7.15 ■ La signature cuticulaire des sous-castes. Le profil des hydrocarbures cuticulaires est caractéristique de chaque société. Il peut aussi être différent, à l'intérieur d'une même société, d'une sous-caste à l'autre. Chez l'espèce granivore *Pogonomyrmex barbatus*, les ouvrières de trois sous-castes portent une signature différente. Les ouvrières fourrageuses, celles chargées de découvrir de nouveaux sites de graines et celles chargées de la maintenance du nid, diffèrent quantitativement pour les pics des chromatogrammes marqués par des lignes en pointillés. D'après Wagner D. *et al.*, 1998. *J. Chem. Ecol.*, 24 : 2021–2037. © 1998 et autorisation de Springer Science & Business Media.

chycondyla villosa (Lucas *et al.*, 2004). Cette glande s'ouvre dans la partie antérieure du tube digestif, si bien que son contenu peut s'écouler soit vers l'exté-

rieur via la cavité buccale soit vers l'estomac qui constitue un lieu secondaire de stockage. En pratiquant des autoilettage ce qui consiste à lécher longuement ses

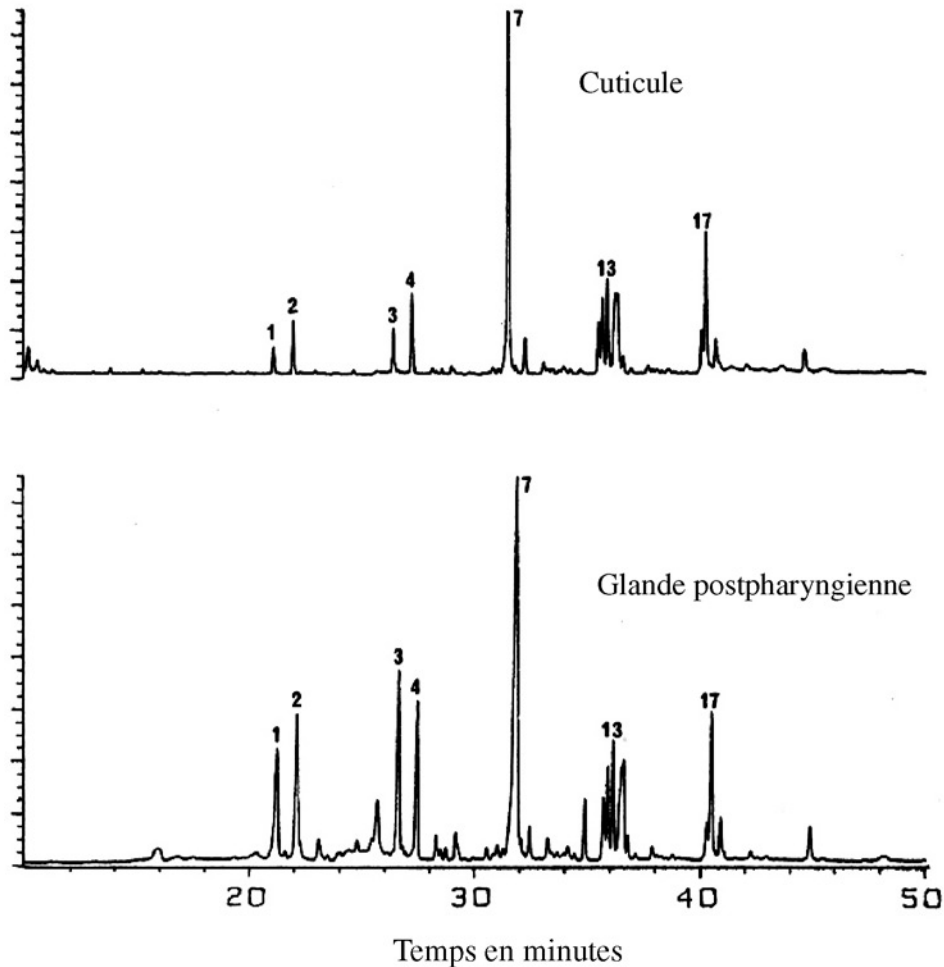


Figure 7.16 ■ *Le stockage des hydrocarbures cuticulaires.* Les chromatogrammes réalisés avec des ouvrières de la fourmi *Formica selysi* montrent une similitude qualitative et quantitative des hydrocarbures recueillis sur la cuticule et dans la glande postpharyngienne. C'est la preuve, qu'après avoir été synthétisés dans le corps gras, une partie des hydrocarbures sont stockés dans cette glande, spécifique des fourmis. D'après Bagnères A.G. et Morgan E.D., 1991. *Experientia*, 47: 106–111. © 1991 et autorisation de Birkhauser Verlag, Basel.

antennes et ses pattes, puis à frotter son abdomen avec ces derniers appendices, l'ouvrière répandra ses hydrocarbures sur sa cuticule (figure 7.17). Reste alors à assurer le brassage des productions individuelles. Les échanges alimentaires trophallactiques jouent un rôle important à cet égard. En même temps qu'une ouvrière offre de la nourriture, une partie des hydrocarbures stockés dans la glande postpharyngienne ou l'estomac passe d'un animal à l'autre (Lenoir *et al.*, 2001 *b*). L'échange peut être aussi indirect lorsqu'une ouvrière lèche la cuticule d'un congénère. On se souvient que certaines espèces de fourmis ne peuvent pratiquer les trophallaxies, leur gésier étant dépourvu de la valve nécessaire à sa fermeture. C'est le cas d'*Aphaenogaster*

senilis. On a pu montrer que des isotopes radioactifs, incorporés aux hydrocarbures, se répandent beaucoup plus lentement dans les sociétés de cette fourmi car ils ne sont échangés que par le biais des léchages entre individus (Lenoir *et al.*, 2001 *b* et *c*). La circulation des hydrocarbures est encore plus lente chez une *Ponerinae*, *Pachycondyla apicalis*, dont on sait qu'elle ne pratique pas d'échanges trophallactiques et fort peu le léchage social (Soroker *et al.*, 2003). Grâce à l'injection de précurseurs radioactifs de la biosynthèse des hydrocarbures, on a pu suivre leur cheminement. Ils apparaissent d'abord sur les brosses qui tapissent le premier article du tarse des pattes antérieures. De là, ils se répandent sur la cuticule par le biais des autotoiletta-

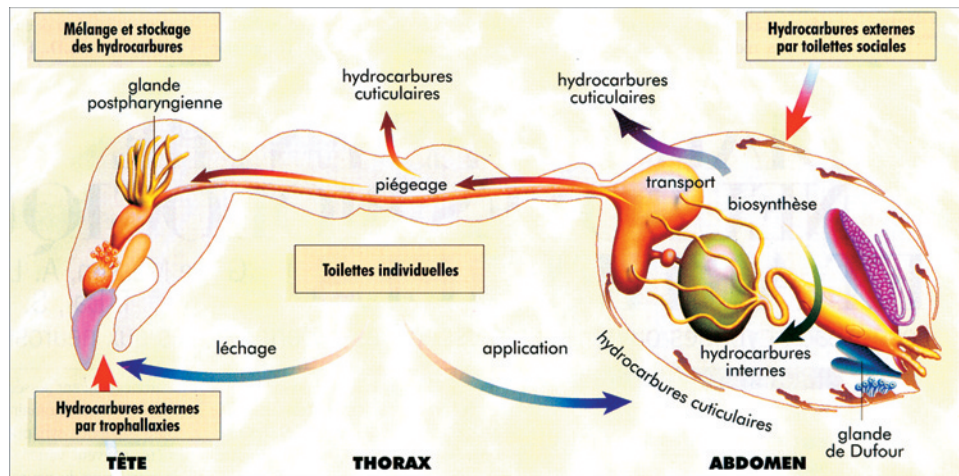


Figure 7.17 ■ Production et homogénéisation de l'odeur sociale. Les hydrocarbures peuvent migrer directement sur la cuticule, mais sont essentiellement stockés temporairement dans la glande postpharyngienne. Par le jeu des toilettes sociales, des trophallaxies et des auto-toilettes, ces hydrocarbures individuels se mélangent en permanence et se fixent sur la cuticule. Ils sont responsables de l'odeur sociale moyenne portée par chaque individu de la société. C'est la reconnaissance de ce visa odorant qui assure la fermeture de la colonie à des éléments étrangers. D'après Dahbi *et al.*, 1998. *La Recherche*, 314 : 32–34.

ges, mais ils passent aussi dans la glande postpharyngienne par ingestion. Ce n'est que 5 à 10 jours plus tard qu'on les retrouve sur la cuticule des congénères, grâce à un transfert passif. La découverte de glandes subépithéliales, débouchant directement à la surface de la cuticule, ne remet pas en cause la production des hydrocarbures par les œnocytes, mais ajoute une possibilité nouvelle. La production de ces glandes pourrait s'ajouter aux hydrocarbures afin de modifier encore plus rapidement le profil chimique de la cuticule, une condition nécessaire à l'efficacité de la communication (Gobin *et al.*, 2003 a).

6.3. Ontogenèse des hydrocarbures cuticulaires

La biosynthèse des hydrocarbures n'est pas immédiate. Lors de leur émergence, les jeunes ouvrières sont en quelque sorte « transparentes » concernant leur visa. Par exemple, la néonate de *Cataglyphis niger* ne possède dans ses glandes postpharyngiennes que 1,2 µg d'hydrocarbures, alors qu'elle en stocke 28 µg quand elle est âgée (Soroker *et al.*, 1995 b). Cette insignifiance cuticulaire, selon l'expression de Lenoir *et al.* (1999), permettra l'intégration de la jeune ouvrière dans sa colonie. L'importance de la familiarité ou de la proximité sociale dans le processus de reconnaissance a été soulignée par les réflexions de Jaisson (1987, 1991). Lorsque l'on fait se rencontrer des ouvrières-

sœurs élevées dès le stade larvaire dans des colonies étrangères, elles ne se reconnaissent pas et se battent (Carlin et Hölldobler, 1986). À l'inverse, il est possible d'élever dans la mixité des ouvrières de *Camponotus* appartenant à des espèces différentes, à la condition de réaliser la société mixte lors de l'émergence des ouvrières ou très rapidement après celle-ci. Des groupes mixtes (figure 7.18), réalisés dans les mêmes conditions avec des fourmis appartenant à des sous-familles différentes (*Manica rubida* et *Formica selysi*), montrent que les ouvrières de chaque espèce acquièrent quelques-uns des hydrocarbures de l'autre espèce (Errard, 1984, 1994). Il existe d'ailleurs des sociétés mixtes naturelles, comme on le verra dans le phénomène de l'esclavagisme. La maturation du cerveau joue sans doute aussi un rôle dans la capacité des ouvrières à reconnaître leurs compagnes. Quand on fait éclore des ouvrières de *Camponotus japonicus* dans une société d'accueil, certaines reconnaissent leur reine dans les trois jours alors que d'autres commettent d'abord des erreurs. Les ouvrières du premier lot ont achevé la maturation de leur cerveau alors que celles du second groupe présentent encore de nombreuses mitoses dans le lobe antennaire. Le processus de reconnaissance n'est donc parfait que lorsque les divisions cellulaires sont achevées dans le cerveau (Hara, 2003). C'est au fil du temps, par la biosynthèse des hydrocarbures et les échanges permanents avec ses congénères, que la fourmi acquiert l'odeur coloniale qui marque son inté-



Figure 7.18 ■ *Sociétés mixtes artificielles*. Il est possible de faire vivre ensemble des fourmis phylogénétiquement éloignées puisque appartenant à des sous-familles différentes. La formicine *Formica selysi* (noire) et la myrmicine *Manica rubida* (rouge) se tolèrent parfaitement car elles ont été introduites dans la société étrangère alors qu'elles venaient de subir la mue imaginale. Leur cuticule est en quelque sorte « transparente » car dépourvue des hydrocarbures de reconnaissance. Ce n'est qu'au fil des jours que ces ouvrières synthétiseront ces signaux de reconnaissance spécifiques de leur espèce et les mélangeront pour réaliser une odeur « moyenne » apprise par tous les congénères. © par C. Errard avec son autorisation.

gration définitive. L'odeur coloniale n'est cependant pas quelque chose de figé. Elle se modifie sous l'effet de variations de l'environnement, en particulier la nourriture, ou de modifications dans la constitution génétique. On peut du reste se demander si chaque ouvrière synthétise la même odeur que sa voisine, ce qui simplifierait le mélange. Il semble pourtant que non. Quand on isole pendant une vingtaine de jours des ouvrières de *Camponotus fellah* issues d'un même nid, chacune acquiert un profil cuticulaire d'hydrocarbures différent, alors qu'elle vit dans les mêmes conditions que sa voisine. Ce profil individuel est donc déterminé génétiquement. Il suffit de réunir les ouvrières pendant quelques jours pour obtenir à nouveau un profil commun. Les trophallaxies sont d'ailleurs pratiquées pendant cette période à un rythme plus élevé qu'à l'ordinaire (Dahbi *et al.*, 1999 ; Boulay *et al.*, 2000). En résumé, la reconnaissance coloniale est basée sur l'existence d'une odeur cuticulaire dynamique qui oblige à de continuel échanges d'hydrocarbures entre les individus par le biais des trophallaxies et des léchages sociaux. C'est ainsi que la colonie maintient une odeur moyenne commune.

6.4. Origine du label colonial

6.4.1. Signaux exogènes et endogènes

S'il est clair que les hydrocarbures cuticulaires sont à l'origine de la reconnaissance coloniale, on peut hésiter sur l'origine exogène ou endogène de ces signaux. Les hydrocarbures que l'on trouve sur la cuticule des fourmis proviennent-ils de l'environnement ou sont-ils fabriqués par le génome ? Par origine exogène on fait référence à l'alimentation et au substrat du nid. Les espèces chez lesquelles ces deux paramètres sont interdépendants constituent un matériel de choix pour l'étude du rôle de l'environnement. C'est le cas des fourmis champignonnistes. On sait qu'elles se nourrissent essentiellement des fructifications d'un champignon symbiote qu'elles élèvent dans les profondeurs du nid. La meule à champignon qui occupe une grande partie des chambres souterraines est formée d'un broyat de feuilles ramenées par les ouvrières fourrageuses. Lorsque l'on confronte deux à deux des ouvrières d'*Acromyrmex octospinosus* capturées dans des nids différents, l'agressivité est toujours très forte. Tout porte à penser que ces sociétés récoltent des plantes différentes selon leur environnement. Au laboratoire, l'agressivité disparaît totalement quand les ouvrières reçoivent le même régime alimentaire, des feuilles de trène par exemple. Quand on les oblige à cultiver leur champignon avec des végétaux différents (pelure d'orange, chou...), les agressions refont leur apparition. Jutsum *et al.* (1979) ont pu de la sorte faire alterner des cycles amicaux et agressifs selon que les ouvrières de nids différents recevaient ou non un régime alimentaire commun. La part du génome dans l'expression de l'odeur coloniale semble ici bien faible sinon nulle. Une autre fourmi champignonniste, *Acromyrmex subterraneus subterraneus*, a fait l'objet d'études dans le même esprit (Richard *et al.*, 2004 a). Une société avec reine est divisée en plusieurs unités orphelines recevant une alimentation variée. Les unes sont nourries avec des feuilles de ronce, d'autres avec des feuilles de trène, d'autres enfin avec des pétales de rose. Très rapidement, les unités recevant une alimentation particulière deviennent agressives envers les ouvrières issues d'unités nourries différemment. Au contraire, l'entente est bonne entre ouvrières originaires d'unités nourries avec le même végétal. La présence ou l'absence de la reine n'a que peu de conséquences. Ici encore, l'odeur coloniale semble bien d'origine exogène. Elle est liée à la nature du végétal sur lequel pousse le champignon consommé. Les hydrocarbures cuticulaires des ouvrières des différentes unités ne révèlent pas de différences qualitatives, mais les différences quantitatives sont importantes. La reconnaissance coloniale semble associée à ces variations quantitatives. On pourrait penser que les hydrocarbures des plantes sont séquestrés par les fourmis. Il n'en est rien. Les profils des hydrocarbures des végé-

taux sont différents de ceux portés par la cuticule des fourmis. Il est donc probable que les végétaux affectent le métabolisme du champignon qui, en retour, influence la biosynthèse des hydrocarbures cuticulaires des fourmis.

Les expérimentations de Le Moli et Mori (1990) et Le Moli *et al.* (1992) réalisées chez plusieurs espèces de fourmis des bois permettent aussi d'attribuer un rôle important à l'alimentation. Des sociétés de *Formica cunicularia*, *F. paralugubris* et *F. rufa* sont maintenues au laboratoire sur le matériel d'origine du nid. Pour chaque espèce, une moitié des ouvrières sont nourries avec un mélange de jaune d'œuf et de miel d'acacia, l'autre moitié recevant des mouches et du miel d'eucalyptus. Des tests d'agressivité opposant deux ouvrières sont réalisés au bout de 30 jours. Des ouvrières originaires d'une même société et nourries avec le même régime alimentaire ne se battent pas. Elles deviennent agressives si elles ont reçu une alimentation différente. L'agressivité est plus forte pour *F. cunicularia* que pour les deux autres espèces, ce qui porte à penser que les signaux issus de l'environnement sont plus importants chez cette espèce.

Si les matériaux du nid sont susceptibles de contribuer à la réalisation de l'odeur coloniale, la réciproque est également vraie. Des morceaux de papier placés dans des nids de *Myrmica rubra* prennent l'odeur des fourmis résidentes et accélèrent le déplacement de fourmis étrangères qui les parcourent (Cammaerts et Cammaerts, 2000 a). On obtient le même résultat si un morceau de papier neutre est traité avec un extrait des glandes post-pharyngiennes ou même avec un fragment de cuticule, bien que l'effet soit moins marqué. L'odeur du nid est donc due à un transfert des lipides cuticulaires.

Les expériences de Katzav-Gozansky *et al.* (2004) renforcent l'hypothèse du rôle joué par l'odeur du nid. Quand ces auteurs isolent dans des cagettes formées d'un double grillage des ouvrières de *Camponotus fel-lah* à l'intérieur de leur nid, ces individus totalement privés de contacts avec des congénères ne seront pourtant attaqués par des compagnes libres qu'après deux mois de séparation. Des ouvrières de même origine, mais isolées cette fois à l'extérieur de leur nid, sont attaquées par leurs congénères après seulement deux semaines de séparation. La seule odeur du nid contribue donc à déterminer le niveau de reconnaissance et donc celui de l'agression. Il faut d'ailleurs noter que si le profil des hydrocarbures cuticulaires change au cours des expériences, il ne semble pas expliquer à lui seul le niveau de l'agressivité. L'isolement dans le contexte environnemental du nid affecte le processus de reconnaissance chez cette fourmi, en complément des variations du profil des hydrocarbures cuticulaires.

Les autres expériences visant à déterminer la source des hydrocarbures cuticulaires font le plus souvent apparaître une origine mixte. C'est le cas des observations réalisées par Crosland (1989) chez *Rhytidoponera confusa*. Elles montrent que le substrat qui constitue le nid et le régime alimentaire des ouvrières interviennent tous deux dans la réalisation du label de reconnaissance des individus. Les ouvrières d'une même société sont élevées 8 à 10 mois sur un sol de sable ou de tourbe et reçoivent des drosophiles ou des vers de farine. La confrontation des ouvrières révèle un niveau d'agressivité très faible quand elles ont été élevées dans les mêmes conditions environnementales. Les conduites agonistiques sont plus violentes si le substrat et la nourriture ont été modifiés. L'environnement joue donc un rôle important. Le label de reconnaissance a aussi une origine endogène.

Si l'on confronte des ouvrières issues de sociétés étrangères et élevées dans les mêmes conditions de substrat et d'alimentation, l'agressivité reste élevée. Les manipulations d'Obin (1986) et Obin et Vander Meer (1988) vont dans ce sens. Les ouvrières de sociétés de *Solenopsis invicta* récoltées à des centaines de km de distance sont très agressives quand on leur permet de se rencontrer. Cette agressivité diminue fortement après 18 mois d'élevage au laboratoire où elles partagent les mêmes conditions d'alimentation et de nidification. Mais il faut remarquer que l'agressivité ne disparaît jamais complètement, ce qui montre qu'aux signaux issus de l'environnement viennent s'ajouter des signaux d'origine endogène. C'est chez l'espèce envahissante *Linepithema humile* que l'origine mixte des signaux apparaît le plus clairement. On verra au chapitre 15 que dans les populations introduites, ces fourmis envahissantes forment des super-colonies d'où est bannie toute conduite agressive. C'est effectivement ce qui se produit quand on confronte des ouvrières capturées dans un même nid en Californie : il n'y a aucune agressivité entre elles. Pourtant, si l'on nourrit les unes exclusivement avec la blatte *Blatella germanica* et les autres avec une autre blatte (*Supella longipalpa*), les anciennes compagnes se battent (Liang et Silverman, 2000 ; Silverman et Liang, 2001). Leurs profils cuticulaires deviennent dissemblables, ce qui explique l'agressivité. Cependant, des ouvrières de la fourmi d'Argentine capturées à des milliers de km de distance (Italie et Portugal) ne se battent pas (Giraud *et al.* 2002). Comme il est impossible que des fourmis récoltées dans des biotopes aussi éloignés aient le même régime alimentaire, on doit admettre que les signaux qui modulent le profil de leurs hydrocarbures cuticulaires présentent une origine génétique. Les facteurs alimentaires ne peuvent l'emporter sur l'expression endogène que si l'on procède à une alimentation forcée sur un aliment unique. Dans la nature, l'alimentation est évidemment variée et

c'est le génome qui détermine le profil cuticulaire. On connaît une situation dans laquelle le génome semble être le seul acteur. Les ouvrières de la Ponerinae *Odonotomachus bauri* sont fortement territoriales. Les ouvrières de nids étrangers se combattent vigoureusement. Ces combats ne cessent pas même après que les ouvrières aient été élevées au laboratoire de longs mois dans des conditions environnementales identiques (Jaffé et Marcuse, 1983).

Pour conclure, il semble raisonnable d'admettre que le label de reconnaissance a le plus souvent une origine mixte : il est déterminé à la fois par l'environnement et le génome des individus. La part prise par un facteur ou par l'autre dépend du mode de vie des espèces. Quand le nid constitue un élément de la colonie, comme le champignon des fourmis défoliatrices ou le dôme des fourmis des bois, l'environnement joue un rôle primordial. L'odeur coloniale est modulée par l'alimentation. Quand les fourmis ne possèdent que des nids peu élaborés, comme chez les fourmis envahissantes, on peut penser que le génome est le principal responsable de l'expression du label de reconnaissance.

6.4.2. Label royal ou label ouvrière ?

Une autre question surgit quant à l'origine de l'odeur de reconnaissance. Les pressions de l'environnement et du génome s'exercent-elles sur la reine ou sur les ouvrières ? Qui de la reine ou des ouvrières est le plus sensible aux facteurs exogènes et endogènes ? Peut-on imaginer une société où la reine serait productrice du visa colonial ? C'est la conclusion à laquelle parviennent Carlin et Hölldobler (1983, 1986). Dans des petites sociétés de *Camponotus pennsylvanicus* les ouvrières semblent apprendre l'odeur de leur reine, même si elle n'est pas leur mère. Elles combattent leurs propres sœurs qui ont été élevées par une reine étrangère. Les expériences menées par Provost (1987) chez *Leptothorax lichtensteini* soulignent aussi le rôle important joué par la reine. Quand on réunit les deux moitiés d'une société séparés depuis quatre mois, la fusion intervient promptement si les sous-colonies ont été orphelinées. Si l'une de ces sous-colonies a gardé la reine d'origine, la fusion conduit à des combats. Pourtant, ce rôle important dévolu à la reine ne se retrouve pas chez d'autres espèces comme *Leptothorax curvispinosus* (Stuart, 1987), *Rhytidoponera confusa* (Crosland, 1990) ou *Cataglyphis iberica* (Dahbi et Lenoir, 1998). Chez certaines espèces, on retrouve les mêmes hydrocarbures sur la cuticule des représentants des deux castes femelles, mais la reine semble donner moins d'hydrocarbures qu'elle n'en reçoit de ses ouvrières. Les ouvrières contribueraient alors plus à la réalisation de l'odeur coloniale que la reine (Lahav *et al.*, 1998). Chez d'autres espèces comme *Camponotus vagus* (Bonavita-

Cougourdan et Clément, 1994) ou la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* (de Biseau *et al.*, 2004), chaque caste possède sa propre signature sans que l'on comprenne bien quelle est la signification biologique de ces différences. Peut-être la signature chimique différenciée de la reine est-elle alors un signal témoignant de son état physiologique (signal de fertilité) et non un élément de la reconnaissance coloniale ? Les observations de Caldera et Holway (2004) vont dans ce sens, puisque la présence/absence des reines de la fourmi d'Argentine sont sans effet sur l'intensité de l'agressivité de leurs ouvrières confrontées à des individus originaires de populations différentes. Le rôle potentiel joué par la reine dans la formation de l'odeur coloniale est sans doute assez complexe. Des groupes d'ouvrières de *Camponotus fellah*, isolées de leur reine pendant des mois, sont parfaitement acceptées quand elles font retour au nid maternel (Boulay *et al.*, 2003). Elles ne sont rejetées qu'après six mois de séparation. Les agressions deviennent d'autant plus vives que les profils cuticulaires des individus des deux groupes s'éloignent l'un de l'autre. Ce sont donc bien les différences de plus en plus marquées entre les odeurs moyennes des deux groupes qui sont responsables de la reconnaissance, et non l'existence d'un label royal particulier. On dispose d'une preuve supplémentaire que l'émergence d'une odeur moyenne résulte des interactions entre ouvrières. Des ouvrières élevées dans l'isolement, donc privées de contacts sociaux, sont rejetées après seulement 3 jours de séparation, tant par les ouvrières des groupes orphelins que par celles restées avec leur reine. Si les expériences qui précèdent suggèrent que la reine n'intervient que peu ou pas dans l'élaboration d'un label de reconnaissance, elle joue pourtant un rôle indirect en « fermant » la société. Des groupes d'ouvrières orphelines de *C. fellah* fusionnent avec facilité alors que des groupes ayant conservé leur reine ne le font pas. Les trophallaxies et les léchages sont plus nombreux chez les ouvrières orphelines que chez les ouvrières qui ont conservé leur reine. Boulay et ses collaborateurs (2003) suggèrent que les reines, en réduisant la motivation sociale de leurs ouvrières, limitent le nombre des interactions trophallactiques. À cause de ce déficit les ouvrières étrangères ne pourront participer à l'élaboration d'une odeur commune et seront rejetées. Les ouvrières orphelines, en augmentant le nombre des trophallaxies, permettent au contraire le brassage des signaux et favorisent l'émergence d'une odeur moyenne commune autorisant la fusion. Au total, bien que ces études soient en plein essor, on peut tenir pour acquis que le cocktail d'hydrocarbures présents sur la cuticule est responsable de la reconnaissance des partenaires et par conséquent de l'ouverture ou de la fermeture de la société. Le bouquet d'odeurs cuticulaires permet à chaque fourmi d'une colonie d'identifier

tout autre individu effleuré d'un coup d'antenne, aussi sûrement qu'un coup d'œil permet à l'oiseau d'identifier à son plumage n'importe quel partenaire.

En conclusion de ce chapitre, il convient de souligner que la connaissance des phéromones de déclenchement concerne principalement le fourragement, l'alarme et la reconnaissance sociale. D'autres comportements impliquent l'intervention des phéromones : l'attraction sexuelle, l'attraction exercée par le couvain, la défense chimique ; elles sont étudiées dans d'autres chapitres. L'existence des phéromones a porté la communication chimique à un sommet de l'évolution. Si le monde des vertébrés sociaux est avant tout celui des sons et des signaux visuels, celui des fourmis, et plus largement des insectes, est celui des odeurs. Les progrès continuels,

tant en ce qui concerne l'aspect histologique avec la découverte de nouvelles glandes, que l'aspect chimique avec la détection de concentrations de plus en plus faibles, indiquent que l'on ne connaît aujourd'hui que la pointe émergée de l'iceberg des phéromones. D'autres avancées se feront inmanquablement en ce qui concerne l'articulation des divers comportements. Par exemple, on connaît mal la part jouée par la communication tactile ou acoustique dans le recrutement alimentaire. Les phéromones royales sont également encore assez largement mystérieuses, que ce soit dans le cadre de leur action physiologique ou dans celui du comportement. Malgré ces lacunes, il est évident que la communication chimique est un des fondements de l'organisation sociale et qu'elle participe pour une part essentielle au succès écologique des fourmis.

8

Adaptation à l'environnement

Les fourmis, comme la plupart des animaux sociaux, possèdent un gîte qui est un abri fixe situé au centre de l'aire de récolte. L'apport de nourriture implique la sortie régulière sur le terrain des ouvrières fourrageuses et leur retour vers le nid central (*central place foraging*). Au cours de ces sorties, les fourmis seront confrontées à des informations en provenance du milieu. L'apprentissage de ces informations se traduit par une modification des comportements permettant d'optimiser le rendement de la récolte (Johnston 1985).

L'apprentissage et son corollaire, la mémoire, jouent un rôle déterminant dans l'orientation des fourrageuses. L'apprentissage peut aussi impliquer une dimension temporelle, quand les ouvrières apprennent à sortir de leur nid à des moments précis du nyctémère. Il joue aussi un grand rôle dans le choix des stratégies de fourragement et de prédation, dans celui manifesté par les ouvrières pour tel ou tel type d'aliment qu'elles décident de ramener au nid, ou encore dans la sélection de l'emplacement du nid.

1. Orientation

Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, le fourragement peut être collectif ou individuel. Si la recherche des proies ou d'un site alimentaire est souvent aléatoire, le retour vers le nid ou *homing* fait toujours appel à des processus d'orientation. Le choix d'une direction privilégiée se rencontre aussi lorsque les sociétés déménagent leurs nids.

1.1. Stimuli mineurs

Les stimuli impliqués dans l'orientation des fourmis sont divers. Certains sont peu employés ou en tous cas peu étudiés. C'est le cas du vent. Wehner et Duelli (1971) ont entraîné des ouvrières de *Cataglyphis bicolor* à chasser les nuits sans lune et par temps couvert, dans des régions désertiques, après leur avoir appris de jour une direction déterminée. Il est alors impossible aux fourmis de s'orienter sur des repères terrestres ou astronomiques. L'orientation reste exacte, à condition

que le vent souffle à plus de 0,4 m/s. On peut provoquer une orientation semblable de jour, après vernissage des yeux et des ocelles. Ce sont les antennes qui sont sensibles à la direction du vent, car après antennectomie l'animal est désorienté. L'orientation est alors de type *anémoménotactique*.

L'orientation selon le champ magnétique est peut-être utilisée quand tout autre repère est absent. Elle expliquerait pourquoi des ouvrières de la fourmi de feu regagnent leur nid en ligne droite, dans l'obscurité absolue et en l'absence de tout repère olfactif (Anderson et Vander Meer, 1993). La fourmi des bois *Formica rufa* (Çamlitepe et Stradling, 1995) et la fourmi tisserande *Oecophylla smaragdina* (Jander et Jander, 1998) sont aussi sensibles au champ magnétique terrestre. Ce repère directionnel semble être utilisé le plus souvent en complément d'autres stimuli ou en leur absence. Les fourmis champignonnistes sont bien connues pour s'orienter le long d'une piste chimique. Banks et Srygley (2003) les obligent à se déplacer dans un environnement naturel, couvert d'une couche de sable neuf pour éliminer les repères chimiques. Un électro-aimant permet d'inverser la polarité du champ magnétique. Si le ciel est partiellement visible, les ouvrières s'orientent selon le compas céleste, que l'électro-aimant fonctionne ou pas. Mais si le ciel est entièrement caché par des nuages, les fourmis changent de direction quand l'électro-aimant est en service. D'autres fourmis utilisent peut-être le champ magnétique d'une manière plus routinière. *Pachycondyla marginata* déplace son nid de nuit lorsque les ressources alimentaires sont épuisées. Les directions suivies par les colonies en déménagement dessinent en moyenne un angle de 13° par rapport à l'axe magnétique Nord-Sud (Acosta-Avalos *et al.*, 1999). Or, on trouve de minuscules cristaux de magnétite dans la tête et l'abdomen de ces fourmis, exactement comme chez les pigeons ou les saumons, dont on sait que le déplacement est influencé par la valeur du champ magnétique de leur environnement. On doit noter que les récepteurs et les réseaux neuronaux impliqués dans l'orientation géomagnétique des fourmis restent encore totalement inconnus.

Les odeurs environnementales sont certainement une autre source possible de stimuli. Une fourmi des déserts, *Cataglyphis fortis*, utilise ce stimulus en complément d'une orientation astronomique et d'un odomètre, des mécanismes que l'on détaillera plus loin. Informées ainsi qu'elles sont arrivées à proximité de la nourriture, les fourrageuses se placent de telle sorte qu'elles soient « sous le vent ». Elles atteignent alors la cible en remontant le flux d'air qui est chargé de l'odeur des miettes de gâteau qu'on leur offre. Il suffit d'immobiliser les antennes avec de la cire pour qu'elles échouent à trouver la source alimentaire. Or, on sait qu'il existe des sensilles sensibles aux mouvements de l'air, implantées sur le flagelle antennaire. De même, une incision à la base de l'antenne, qui lèse le nerf olfactif, rend les fourmis anosmiques. C'est le courant d'air, chargé des effluves du gâteau, qui oriente correctement les fourrageuses dans la dernière partie de l'approche du site alimentaire (Wolf et Wehner, 2000). De la même manière, on peut amener des ouvrières de *Paraponera clavata* à se diriger vers une source alimentaire flanquée d'un diffuseur d'odeur de pin (Ehmer, 1999). Les ouvrières de *Camponotus pennsylvanicus* qui ont été entraînées à s'alimenter avec la sève s'écoulant d'une plante déterminée retrouvent celle-ci même après qu'elle ait été déplacée dans un territoire dépourvu de phéromone de piste. Ces fourmis montent sans hésitation sur de petites tiges supportant la bonne plante et négligent celles supportant une plante non apprise (Helmy et Jander, 2003). Elles sont donc capables de passer d'une navigation horizontale à une navigation verticale, sous l'influence d'une odeur véhiculée par l'air. Cette possibilité renvoie à la vieille hypothèse d'un « *sens topochimique* » émise par Forel (1921–1923), selon laquelle les fourmis se déplacent en utilisant des émanations olfactives locales.

1.2. Orientation visuelle

Indiscutablement, les signaux les plus largement utilisés dans le cadre de l'orientation sont les marques chimiques déposées par les ouvrières et les repères visuels. On laissera de côté les premiers, qui constituent un véritable fil d'Ariane, comme on l'a vu dans le chapitre précédent. Les seconds ont fait l'objet de multiples études démontrant l'importance des repères terrestres et des repères astronomiques (Chameron et Beugnon, 1999).

L'utilisation de repères visuels, indices les plus utilisés par les espèces à fourrageage individuel, étonne par la complexité des tâches spatiales effectuées par les fourmis. Elle implique la mémorisation des signaux de l'environnement et traduit l'existence d'une véritable *cognition spatiale*.

Un très bon exemple est offert par *Pachycondyla* (anciennement *Neoponera*) *apicalis*. Cette Ponerinae tropicale forme au Mexique des nids d'une centaine d'ouvrières, logés entre les racines des arbres vivants ou morts. Les ouvrières fourragent en solitaire à la recherche de débris de fruits ou de menus insectes. Chaque ouvrière chasse dans un territoire qui lui est propre et vers lequel elle se rend en empruntant une route à laquelle elle reste fidèle. Fresneau (1985) a marqué 43 pourvoyeuses et a suivi leurs déplacements pendant six semaines (figure 8.1). Chaque ouvrière a



Figure 8.1 ■ Utilisation des repères visuels topographiques. Les espèces qui ne tracent pas de piste chimique et fourragent d'une manière solitaire apprennent le trajet qui les ramène vers leur nid, en mémorisant des repères topographiques. C'est le cas de *Pachycondyla apicalis*, une ponéromorphe fréquente au Mexique dont on peut voir qu'elle a des yeux de grande taille. L'expérimentateur a collé sur son thorax un dossard numéroté qui permet de relever tous ses trajets pendant plusieurs semaines. On peut ainsi définir son territoire de chasse et son trajet retour. © par D. Fresneau avec son autorisation.

effectué entre 5 et 30 sorties, en suivant un chemin personnel qui conduit à une aire de chasse à laquelle elle reste attachée pendant toute la durée de l'observation. Le taux de capture des proies est élevé, souvent proche de 100 p. 100, surtout pour les ouvrières dont le terrain de chasse est à la fois éloigné du nid et de celui des congénères (figure 8.2). Une orientation chimique n'est pas en cause puisqu'un balayage soigneux du sol est sans conséquence. L'orientation ne peut qu'être visuelle et elle repose sur la reconnaissance de l'environnement immédiat du chemin à parcourir : une ouvrière déplacée de quelques mètres est totalement perdue et peut errer pendant des heures.

Dinoponera gigantea est une autre fourmi tropicale. Cette « ponérine terrible », comme l'indique l'étymologie, est grande comme une guêpe. Ses 3 cm de long ont facilité le travail de Fourcassié et de ses collaborateurs (1999 a) qui ont étudié son comportement dans la forêt amazonienne. Le suivi du déplacement des ouvrières pendant plusieurs jours montre qu'elles sont fidèles à une route privilégiée. Les signaux visuels cé-

lestes sont inexploitable dans une forêt d'une telle densité et les marques chimiques sont peu probables puisque le balayage de la litière ne désoriente pas les fourmis. Il est donc vraisemblable que les ouvrières apprennent et mémorisent au cours de leurs déplacements des repères particuliers. Un écran cachant partiellement le panorama frontal, latéral ou au-dessus des fourmis, n'interrompt pas leur déplacement orienté. Il suffit à cette fourmi géante de percevoir un petit fragment de son environnement qu'elle a mémorisé pour continuer à s'orienter avec succès.

Quand la forêt tropicale est moins dense, c'est l'image de la canopée qui sert de repère topographique. *Pachycondyla tarsata* (anciennement *Paltothyreus tarsatus*) est une fourmi africaine de grande taille, surnommée « fourmi cadavre » en raison de son odeur repoussante. Elle chasse individuellement des termites qu'elle débusque après un parcours en surface de plusieurs dizaines de mètres. Un écran situé au-dessus de la fourmi et masquant les découpures de la canopée la désoriente totalement. Au laboratoire, les fourmis apprennent à se

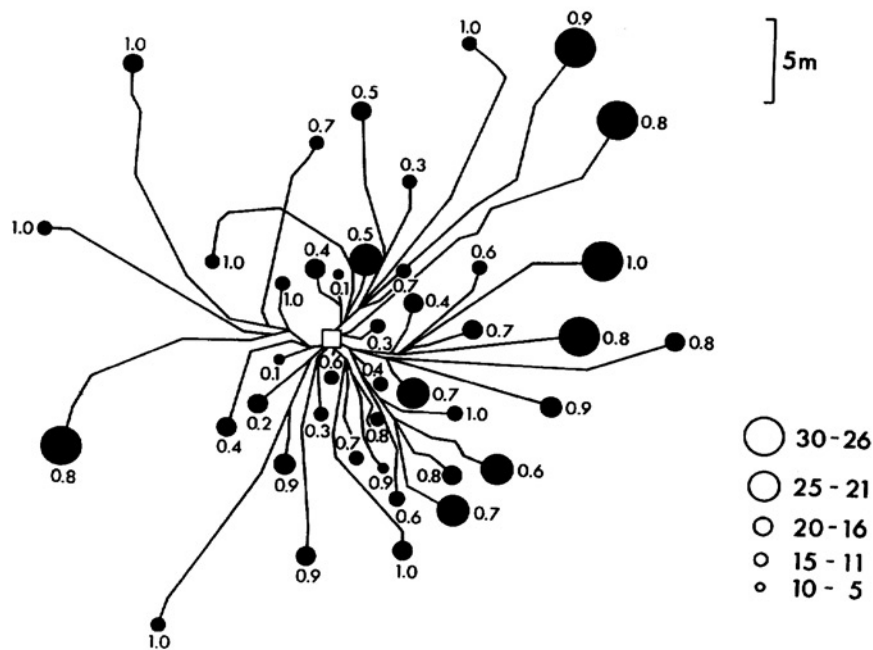


Figure 8.2 ■ Fidélité à un territoire. Quarante-trois ouvrières de la Ponerinae *Pachycondyla apicalis* nidifiant dans le nid figuré par un carré ont été marquées à l'aide d'un dossard individuel. On peut ainsi vérifier que pendant six semaines d'observation, chaque ouvrière se rend sur un territoire de chasse auquel elle reste fidèle, en suivant une piste personnelle. Le nombre de sorties de chaque ouvrière est proportionnel au diamètre du cercle noir situé à l'extrémité de sa piste (voir l'insert). Les nombres de 0,1–1 représentent le taux de succès pour chaque fourmi. D'après Fresneau D., 1985. *Insectes Soc.*, 32 : 109–116 et Wehner R., 1992 *In Animal Homing* (F. Papi, Ed.), Chapman & Hall, London, pp. 45–144. © 1992 et autorisation de Springer Science & Business Media.

diriger si l'on place au-dessus de l'arène qui les contient une plaque translucide de plexiglas supportant des photographies de canopée. Une rotation de la plaque de 180° leur fait tourner le dos à l'entrée du nid au lieu de les y ramener (Hölldobler, 1980). D'ailleurs une autre espèce, *Odontomachus bauri*, dans un milieu forestier comparable se déplace en relevant la tête trois à cinq fois par minute pour mieux voir la canopée (Oliveira et Hölldobler, 1989). L'orientation de *Cephalotes atratus*, une fourmi de la canopée des forêts néotropicales, fait aussi appel à des repères visuels au cours d'un comportement étonnant. Pendant leurs déplacements de fourrage, les ouvrières de cette espèce peuvent circuler à l'extrémité de fins rameaux. Pour échapper aux prédateurs (des oiseaux par exemple), elles se jettent volontairement dans le vide. Une telle chute d'une trentaine de mètres les éloigne considérablement de leur nid qui devient difficile à retrouver. Les observations de Yanoviak *et al.* (2005) montrent qu'en réalité 85 p. 100 de ces fourmis n'arrivent pas au sol. En incurvant volontairement leur chute, la majorité d'entre elles atterrissent sur le tronc de l'arbre qui porte leur nid. Après une chute libre incontrôlée de quelques mètres, les ouvrières orientent leur corps en pointant leur abdomen vers le tronc. Elles modifient alors l'angle de leur chute en incurvant cette dernière vers le tronc sur lequel elles se posent. Ce vol plané directif leur permet de rejoindre leur nid en une dizaine de minutes. Pendant la phase planée et contrôlée de la chute, elles s'orientent visuellement sur des repères topographiques puisque des ouvrières dont les yeux ont été vernis tombent au sol. Les lianes beiges qui pendent le long des troncs sont des repères possible. L'usage de la canopée n'est pas réservé à l'orientation en milieu tropical. La fourmi des bois *Formica polyctena* est sensible à l'image d'une canopée artificielle, à condition qu'elle soit en trois dimensions, comme elle se présente dans la nature (Salo, 1998).

L'utilisation des repères terrestres se rencontre aussi chez les fourmis qui pratiquent un fourrage collectif. C'est le cas des fourmis des bois, qui empruntent des routes permanentes pour approcher des arbres porteurs de colonies de pucerons producteurs d'un miellat recherché. Ces « autoroutes » peuvent même être marquées physiquement sur le sol, les fourmis enlevant par leur passage répété la végétation et les menus obstacles (*figure 4.5*). La circulation des fourmis sur ces sentiers a été longuement étudiée en Finlande par Rosengren (1971). En marquant les fourmis de taches de peinture, il a démontré l'existence d'une grande fidélité des ouvrières à la route sur laquelle elles ont été vues pour la première fois. Plus de 96 p. 100 des ouvrières circulant sur une piste y avaient déjà été vues 40 jours plus tôt. Diverses expériences, tant en laboratoire qu'en situation naturelle (modification du paysage par abattage

des arbres), prouvent que l'information visuelle est construite à partir de la mémorisation de l'emplacement des troncs des arbres, de l'aspect du feuillage (canopée) et des contours de la forêt (Rosengren et Fortelius, 1986 ; Fourcassié, 1991 ; Salo et Rosengren, 2001). Le contraste entre ces différents repères et l'arrière-plan semble primordial. Cette mémorisation résulte d'un apprentissage puisque les ouvrières circulant sur les routes au mois de mai sont moins fidèles que celles observées en fin d'été. Enfin, la mémoire des repères topographiques est de longue durée puisque les ouvrières d'automne circulant sur une route déterminée sont retrouvées sur la même route au printemps suivant. Si les repères sont cachés, par exemple par la chute des feuilles à l'automne, les ouvrières lors de leurs premières sorties printanières ne retrouvent pas les routes de l'année précédente. Cette rétention d'indices spatio-visuels pendant l'hiver fournit aux ouvrières des fourmis des bois un mécanisme leur permettant de transmettre des « traditions » de fourrage au fil des années (Rosengren, 1977 *a*). Elle est remarquable ; dans le Jura suisse, 70 à 95 p. 100 des ouvrières de la fourmi locale *Formica paralugubris* conservent la mémoire de leur piste après une période hivernale qui dure environ 7 mois (Cherix et Rosengren, 1979).

1.2.1. Navigation par pilotage

À côté de l'étude de ces espèces forestières, l'attention s'est portée depuis quelques années sur les performances accomplies par les fourmis à fourrage individuel dans les milieux désertiques et semi-désertiques. Leur déplacement d'un point à un autre, sans que le dernier soit visible du premier, a permis de vérifier plusieurs hypothèses concernant leur mode de navigation.

La navigation par pilotage consiste à localiser le but à atteindre à partir des repères qui environnent ce dernier. S'il est clair que la fourmi obtient des informations sur sa localisation à partir des repères topographiques, la manière dont elle utilise ces repères est encore mal résolue. Une première hypothèse est celle de l'*instantané photographique* ou « *snapshot* » (Cartwright et Collett, 1982) (*figure 8.3*). La position d'un site, entrée de nid ou site de nourriture, est mémorisée en fonction de l'image de repères acquis depuis ce dernier. Il s'agit d'une représentation autocentrée, car l'origine du système de référence est confondue avec l'individu. Elle représente donc les relations entre l'animal et les repères environnants. Par exemple, si l'on place un cône près d'un nourrisseur, les fourmis des bois apprennent très vite à s'y rendre. L'analyse fine de leur déplacement montre que l'approche est soutenue par la mémorisation de l'image du cône vu à différentes distances, les images rétinienne qui en résultent formant autant de gabarits de référence. En cheminant, la fourmi cherche à chaque instant le meilleur appariement entre

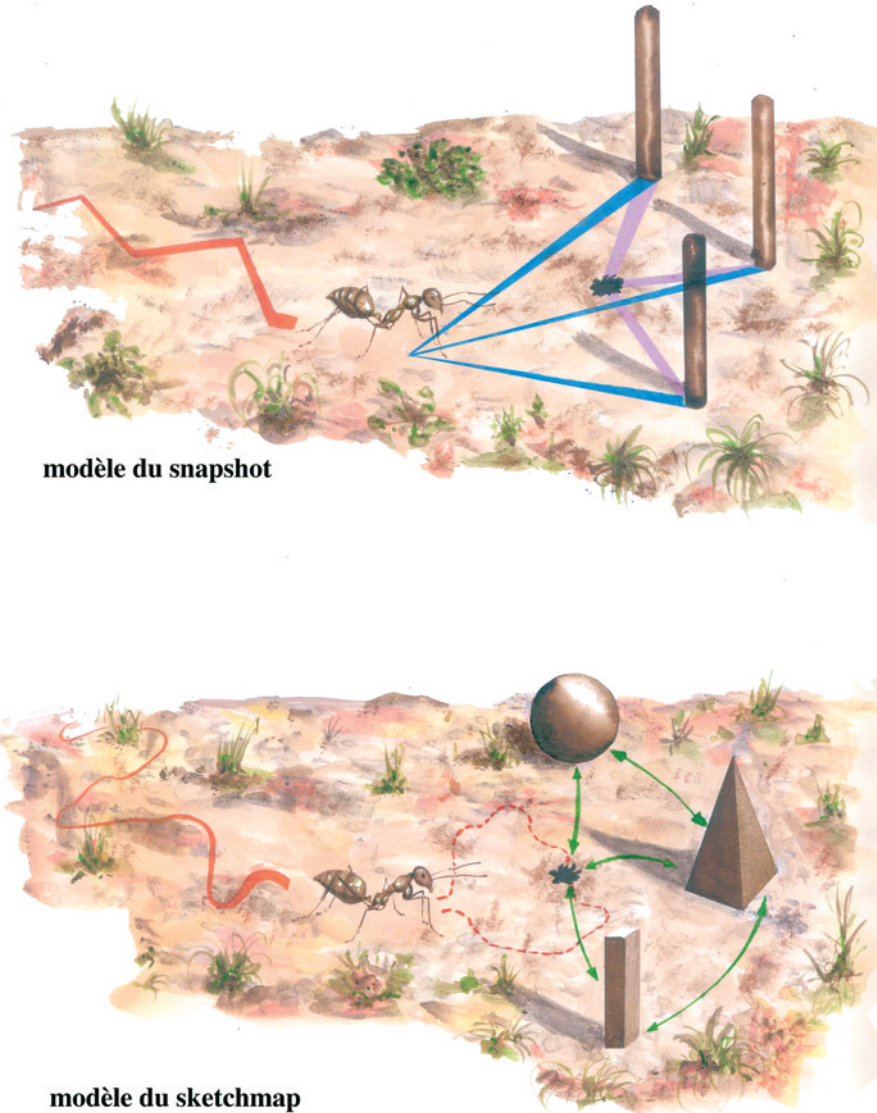


Figure 8.3 ■ *Les modèles des repères topographiques.* Deux modèles peuvent rendre compte de l'utilisation des repères topographiques mémorisés par les fourmis pour localiser leur nid ou la source de nourriture. Le premier, qualifié d'instantané photographique ou snapshot, suppose que la fourmi associe l'image des repères topographiques à la position de la cible. Elle s'efforce donc, dans ses déplacements successifs, de faire coïncider l'image rétinienne des repères mémorisés à celle vue réellement. Elle est parvenue au but quand l'image de la cible recouvre parfaitement celle de la dernière image rétinienne apprise. Le second modèle, qualifié de croquis topographique ou sketchmap, mémorise les relations entre le but et les différents repères. La position des repères n'est pas mémorisée par rapport à la position de l'animal, mais par rapport à la nourriture ou au nid. C'est un modèle qui autorise plus de souplesse dans le déplacement de l'individu. Redessiné d'après Chaméron S., 1999. Apprentissage et représentation des informations spatiales chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Thèse*, Toulouse.

l'image perçue et l'image mémorisée (Judd et Collett, 1998). On peut d'ailleurs amener les fourmis à se diriger vers une mauvaise direction en substituant à des

repères appris pendant une phase d'entraînement, d'autres repères, plus grands ou plus petits. Par exemple, on peut entraîner des fourmis des bois à trou-

ver leur nourriture à mi-chemin entre deux cylindres identiques (Durier *et al.*, 2003 ; Collett *et al.*, 2003). Si l'on remplace ces cylindres par d'autres, l'un plus petit et l'autre plus grand, les fourmis décalent leurs mouvements de recherche vers le cylindre plus petit. Cela leur permet de faire grossir l'image du cylindre sur la rétine de leurs yeux composés jusqu'à ce qu'il y occupe la même surface que celle du cylindre plus gros, mémorisée pendant la phase d'apprentissage. Cette opération est basée sur l'utilisation de deux paramètres métriques : la valeur angulaire sous laquelle l'objet de référence est vu et la taille de l'objet. C'est pour cela que l'ouvrière qui a trouvé le nourrisseur retourne souvent sur ses pas lors des premiers retours vers son nid pour mieux voir le cône de face et le mémoriser (Nicholson *et al.*, 1999).

L'hypothèse du snapshot impose que l'animal « calcule » à chaque instant la direction qui lui assure une réduction optimale des différences entre deux images successives. Cela lui impose de parcourir toujours la même route, ce qui peut être incompatible avec les

contraintes imposées par l'environnement. Aussi, un autre scénario a été proposé (Beugnon *et al.*, 1996). Dans l'hypothèse du *croquis topographique* ou « *sketchmap* », la fourmi mémorise aussi sous forme imagée son environnement. Mais ici, plutôt que d'apparier à chaque instant l'image reçue et l'image mémorisée, elle s'efforcerait de localiser son but en mémorisant les relations entre le but et les différents repères. Il s'agit cette fois d'une représentation allo-centrée, obtenue en encodant les relations entre les repères. L'équipe de Beugnon (Pastergue-Ruiz *et al.*, 1995) a appuyé sa démonstration sur l'expérience suivante. Une arène circulaire est disposée entre le nid renfermant des *Cataglyphis cursor* et le site de nourriture. L'arène porte en périphérie quatre figures géométriques simples (croix, disque, carré et triangle disposés dans le sens horaire), qui constituent autant de repères visuels. L'accès menant au nid est associé à la croix, alors que les autres figures sont associées à des voies sans issues (*figure 8.4*). Très rapidement, les fourmis trouvent le bon accès qui les ramène vers le nid. La performance est maintenue si on supprime momentanément-

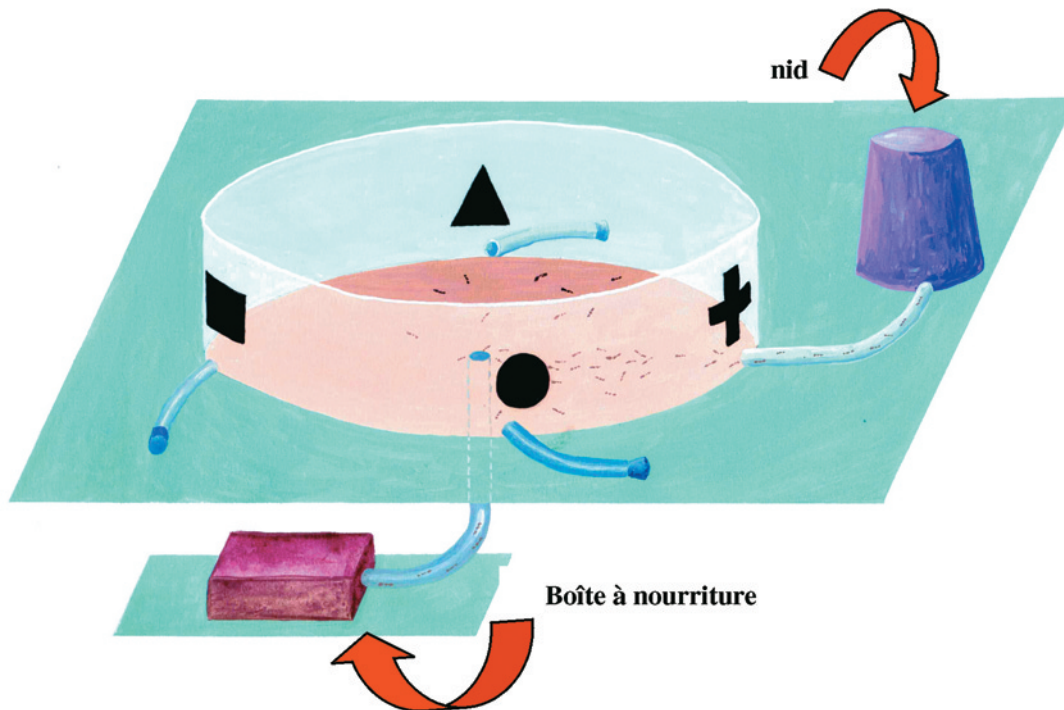


Figure 8.4 ■ Apprentissage des repères topographiques. Des ouvrières de *Cataglyphis cursor* doivent traverser une arène circulaire pour accéder à leur site de nourriture, situé sous l'arène. L'arène donne accès à quatre tuyaux dont un seul est connecté au nid. Chaque entrée de tuyau est flanquée d'un signe géométrique noir : croix, disque, carré, triangle. Très vite, les ouvrières apprennent à emprunter le tuyau flanqué de la croix, qui seul les ramène à leur nid. Elles ne sont pas désorientées si l'on masque un des repères, mais se perdent dans les tuyaux en culs-de-sac si l'on inverse la position de deux figures (le disque à la place du triangle par exemple et vice-versa). Les fourmis ont donc mémorisé les relations entre la cible et les différents repères. Redessiné d'après Pastergue-Ruiz I. *et al.*, 1995. *J. Insect Behav.*, 8 : 115–132.

ment la croix et conserve les autres repères dans leur configuration initiale. Par contre, si l'on modifie l'arrangement spatial des figures (le carré prend la place du disque et vice-versa), les ouvrières sont désorientées (Pastergue-Ruiz *et al.*, 1995). L'utilisation d'une mémoire spatiale de type séquentiel, comprenant des images de l'environnement, peut atteindre un haut degré de sophistication. Les ouvrières de *Cataglyphis cursor* sont capables d'apprendre à circuler dans un labyrinthe composé de plusieurs boîtes connectées en série dont les culs-de-sac et les voies libres sont marqués par des signes géométriques. Elles apprennent non seulement à discriminer entre les repères visuels positifs et négatifs, mais aussi à les associer à leur position séquentielle au cours du trajet : autrement dit, elles apprennent leur ordre de présentation (Chameron *et al.*, 1998).

1.2.2. Intégration du trajet

Ce mécanisme est mis en œuvre lorsque l'animal se déplace dans un endroit pauvre en repères topographiques, ou quand il explore une zone inconnue. C'est le cas des déserts où l'on trouve des fourmis parfaitement adaptées à ces milieux extrêmes. *Cataglyphis bicolor*, *C. bombycina* ou *C. fortis* (figure 8.5) vivent au milieu du Sahara, où elles supportent des températures qui peuvent dépasser 50 °C à la surface du sol. Ces températures leur permettent d'ailleurs de s'alimenter, car les *Cataglyphis* sont des nécrophages qui fourragent en solitaire à la recherche d'insectes tués par la chaleur et la sécheresse excessives de ces milieux arides (Wehner *et al.*, 1992).

Ces fourmis ne déposant pas de piste chimique, comment peuvent-elles retrouver leur nid dans un milieu pauvre en repères terrestres ? L'observation montre que le trajet aller, qui correspond à la recherche d'une proie, est très sinueux (figure 8.6). Il est parfois très long, car les proies sont rares. Pour fixer les idées, prenons le cas d'une fourmi dont le trajet aller mesure 592 mètres et dure 18 minutes. Dès qu'elle a trouvé une proie, l'ouvrière prend la direction de son nid qu'elle ne peut voir (un simple trou à la surface du sol), et effectue un trajet retour presque en ligne droite qui l'amène tout près de l'ouverture du gîte. Le trajet retour ne mesure que 140 mètres et dure seulement 6 minutes et demie (Wehner et Wehner, 1990). Sur ce terrain désertique dépourvu de végétation, l'ouvrière n'a pu se guider sur des repères terrestres comme le font beaucoup de nos fourmis indigènes. Elle utilise alors le système d'intégration du trajet ou « path integration ». Ce mécanisme permet à un animal de mémoriser en permanence lors d'un déplacement les paramètres d'un vecteur qui le relie en ligne droite à son point de départ, c'est-à-dire ici le nid. Le vecteur a une direction et une longueur connues. Le concept de navigation vec-



Figure 8.5 ■ Une fourmi des déserts. Les *Cataglyphis* sont des fourmis parfaitement adaptées à la vie dans les milieux arides, voire désertiques. Ce sont des espèces à fourrageage solitaire, qui parcourent de grandes étendues de sables brûlants à la recherche de cadavres de petits insectes qui constituent leur menu. Comme nombre des autres espèces du genre, *Cataglyphis bicolor* possède de très longues pattes. Elles lui permettent de se déplacer à grande vitesse et aussi d'éloigner son corps de la surface du sol dont la température peut dépasser 50 °C. Cette protection contre la chaleur est encore améliorée par le port dressé de l'abdomen. Ne traçant pas de piste chimique, son orientation repose sur l'utilisation de repères astronomiques, puisque les repères terrestres sont quasi-inexistants dans ces milieux. Pour faciliter son suivi, l'expérimentateur l'a marquée avec des taches de peinture bleue. © par R. Wehner avec son autorisation. In Wehner R. *et al.*, 1985. *Nature*, **315** : 228–229. © 1985 et autorisation de Nature Publishing Company.

torielle repose sur le fait qu'à l'aller, la fourmi prend en compte à chacun des virages qu'elle effectue la longueur du segment rectiligne parcouru et son orientation par rapport au nid. À tout moment, elle additionne ou soustrait ces éléments pour déterminer sa position exacte par rapport au nid. Quand chargée d'une proie elle revient au gîte, elle dispose alors d'un « vecteur de retour », c'est-à-dire d'un segment orienté de longueur connue. Il lui suffit de prendre la bonne direction et de « dérouler » le vecteur jusqu'à ce qu'il atteigne la valeur zéro. Ayant ainsi suivi une sorte de fil d'Ariane virtuel, la fourmi doit se trouver tout près de son nid (Wehner *et al.*, 1996). Le vecteur utilisé par l'animal est autocentré, puisque centré sur l'individu. Il ne concerne pas une mémoire de référence, mais une forme de mémoire de travail appelée par Beugnon (1986) *mémoire volatile*, car elle doit être remise à zéro à chaque voyage.

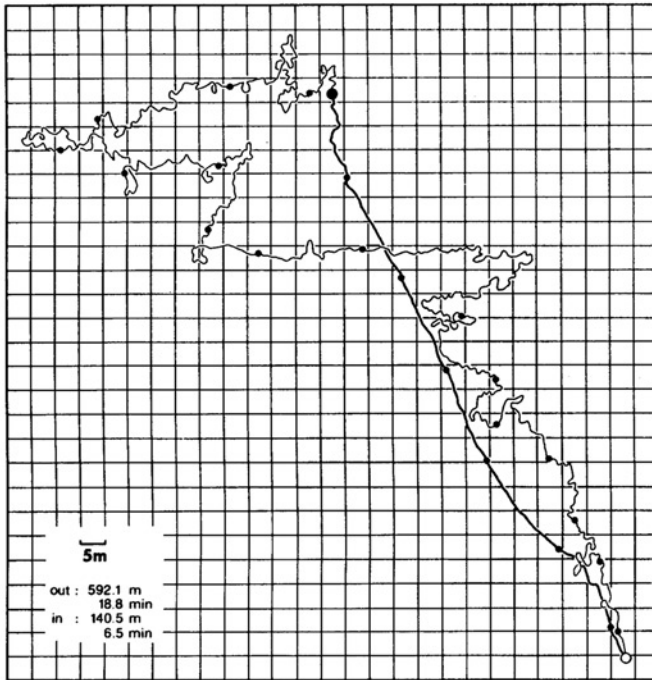


Figure 8.6 ■ La recherche des proies par *Cataglyphis fortis*. Cette fourmi des déserts pratique un fourragement solitaire. Elle ne trace pas de piste chimique, mais utilise des repères astronomiques. C'est pourquoi les trajets allers et retours sont très différents. Sortant de son nid figuré par le cercle blanc en bas à droite, la fourrageuse cherche une proie dans un secteur déterminé, mais en se déplaçant de façon très erratique (trait fin). Elle accomplit ainsi un trajet de 592,1 mètres en 18,8 minutes avant de rencontrer la proie figurée par le gros point noir. Le retour, grâce à l'orientation astronomique, s'effectue selon une ligne presque rectiligne (trait épais). Il ne mesure que 140,5 mètres et dure seulement 6,5 minutes. D'après Wehner R., 1992, *Arthropods. In Animal Homing* (F. Papi, Ed.), Chapman & Hall, London, pp. 45–144. © 1992 et autorisation de Springer Science & Business Media.

Le mécanisme d'intégration nécessite l'accès à deux références. Premièrement, pour prendre en compte les rotations successives, la fourmi doit connaître en permanence la direction à suivre. En l'absence de repères terrestres cette direction est déterminée par l'utilisation d'un système de compas céleste. Deuxièmement, les translations demandent la mesure du chemin parcouru, ce qui suggère l'existence d'un odomètre.

1.2.2.1. Orientation et compas céleste

Dans un milieu désertique, les seuls repères visuels à la disposition des fourmis sont des *repères célestes*, le plus immédiat étant le soleil. Les repères célestes permettent de tenir un cap, c'est-à-dire de se déplacer en maintenant constant un certain angle avec le repère visuel. C'est le principe de la navigation à l'aide d'une

boussole. La démonstration de cette navigation doit beaucoup aux travaux de l'équipe de Wehner (Wehner, 1997), réalisés en Tunisie sur un aérodrome désaffecté dont le sol est fait d'un sable dur. Le terrain est rigoureusement plat et rien n'y pousse, ce qui supprime en principe les repères terrestres. Les fourmis du genre *Cataglyphis* y sont abondantes. Rappelons qu'elles ne déposent jamais de traces chimiques. Pour mener à bien leur expérimentation, Wehner et Lanfranconi (1981) ont mis au point un chariot dont ils coiffent la fourmi regagnant son nid (figure 8.7). La plate-forme du chariot porte une fenêtre circulaire munie d'une vitre rouge. Au travers de cette fenêtre, l'observateur peut suivre tous les mouvements de la fourmi, alors que cette dernière est dans l'obscurité totale, puisque comme tous les insectes elle est aveugle aux radiations rouges. La fenêtre peut être pourvue de divers accessoires optiques qui permettent de comprendre les bases de l'orientation de l'insecte. Dans un premier temps, la vitre rouge du chariot est remplacée par une vitre claire. Un écran masque le soleil, mais un miroir en fait apparaître une image virtuelle à 180°. Immédiatement, la fourmi qui se dirigeait vers son nid fait un demi-tour et prend la direction opposée. C'est bien la preuve que le *Cataglyphis* suit une direction qui fait un certain angle avec le soleil, ou plus exactement avec l'azimut de l'astre, c'est-à-dire avec la projection du soleil sur la ligne d'horizon.

À vrai dire, il ne s'agit pas là d'une découverte nouvelle puisque l'utilisation d'une orientation astronomique par les fourmis est connue depuis le début du XX^e siècle (Santschi, 1911 ; Brun, 1914). Ce qui est nouveau ici, c'est la résolution de la question posée par Wehner. Les *Cataglyphis* entreprenant de longues sorties à la recherche de leurs proies, il s'écoule plusieurs dizaines de minutes entre la sortie du nid et la mesure de l'azimut, et le retour au nid. Pendant ce temps, le soleil a effectué une rotation apparente dans le ciel. Les fourmis sont-elles capables de compenser ce mouvement ? De plus, alors que le soleil décrit un arc à une vitesse uniforme (360° en 24 heures, soit 15° à l'heure), celle de sa composante horizontale (son azimut) ne l'est pas. Pour un observateur terrestre, la vitesse du déplacement du soleil dépend de l'heure de la journée, du jour de l'année et de la latitude du lieu. Un groupe de fourmis du désert est alors entraîné à récolter de la nourriture à midi. Elles sont capturées et entreposées dans une boîte obscure pendant 6 heures. En fin d'après-midi, elles sont relâchées à quelques centaines de mètres de leur nid, dans un endroit inconnu. Pour plus de sécurité, on les coiffe du chariot, qui empêche aussi de voir la ligne d'horizon et tout autre détail topographique. Seule la vitre claire leur permet de percevoir le soleil, qui bien sûr s'est considérablement déplacé depuis midi. Les fourmis sous le chariot prennent alors

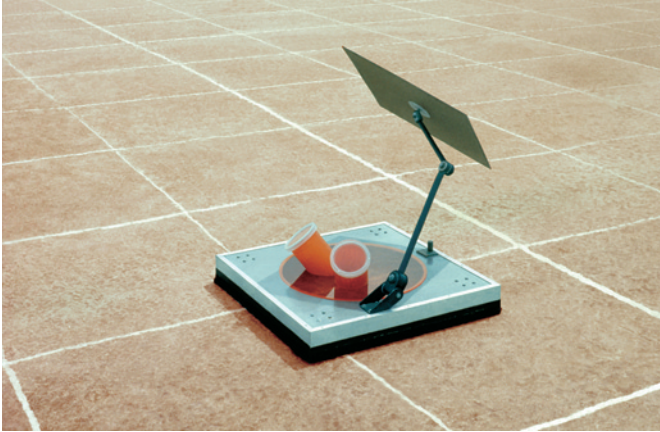


Figure 8.7 ■ *La navigation astronomique des fourmis.* Les *Cataglyphis* offrent la meilleure illustration des possibilités d'orientation astronomique des fourmis. Se déplaçant dans des terrains désertiques où les repères topographiques sont rares ou inexistantes, elles utilisent la boussole solaire. Pour le démontrer l'équipe de R. Wehner a mis au point un chariot monté sur roulettes, qui coiffe la fourmi dans tous ses déplacements quand elle revient au nid et masque totalement tous les repères terrestres. La large vitre circulaire permet à la fourmi de voir le ciel et à l'observateur de suivre le cheminement de l'ouvrière. Le maillage tracé à même le sol permet un relevé précis de l'itinéraire suivi. Dans ces conditions, la fourmi qui a trouvé une proie regagne son nid en ligne droite. Si l'on remplace la vitre claire par une vitre rouge, la fourmi ne voit plus le ciel puisque comme tous les insectes elle ne perçoit pas les radiations dans le rouge. Sa seule source d'information est constituée par les cylindres, qui sont munis d'un filtre laissant passer la lumière polarisée. Encore une fois, l'ouvrière retrouve son nid sans difficulté. Les filtres qui coiffent les cylindres peuvent être manipulés, pour changer les plans de polarisation de la lumière dont on peut ainsi mesurer l'effet sur la navigation des ouvrières. © par R. Wehner avec son autorisation.

une direction parallèle à celle empruntée le matin, censée les conduire vers le nid. Elles ont donc parfaitement utilisé la position de l'astre solaire en fin d'après-midi, en tenant compte de son mouvement apparent depuis sa position à midi. Elles ont compensé le mouvement du soleil dans leur calcul angulaire. Mieux encore : Wehner a calculé l'emplacement théorique de l'azimut du soleil en fin d'après-midi, en extrapolant cette position à partir d'un simple mouvement linéaire. Les fourmis ne s'y trompent pas. Ce n'est pas cette position fautive qu'elles utilisent, mais celle qui résulte d'un mouvement non linéaire. C'est bien la preuve que les *Cataglyphis* tiennent compte du déplacement apparent du soleil pendant leur captivité à l'obscurité, mais aussi de la vitesse de déplacement de l'azimut (Wehner et Lanfranconi, 1981). Il s'agit d'un comportement inné, puisque les ouvrières le réalisent dès leurs premières sorties sans aucun apprentissage.

Il arrive fréquemment que le soleil ne soit pas visible. Il peut être caché par des nuages, ou se trouver sous la ligne d'horizon à l'aube et au crépuscule. Or, les *Cataglyphis* ne sont nullement désorientés par l'occultation de leur astre de référence. À l'évidence, il y a dans le ciel d'autres éléments qui leur permettent de tenir le cap. La navigation avec un soleil masqué met en jeu la capacité des fourmis, comme celle d'autres insectes d'ailleurs, à utiliser la polarisation de la lumière (Wehner, 1976, 1997 ; Fent, 1986). On sait que la lumière solaire est constituée d'ondes électromagnétiques qui vibrent dans tous les plans perpendiculaires à l'axe de transmission. Mais lorsque les rayons lumineux traversent l'atmosphère terrestre, les molécules de cette dernière et les poussières qu'elle contient agissent comme un filtre polarisant entraînant la vibration des ondes électromagnétiques, ou « *e-vecteurs* », selon une orientation bien précise. La direction de vibration est toujours perpendiculaire au plan qui contient le soleil, la molécule de l'atmosphère et le récepteur (la fourmi). Les directions de polarisation de la lumière forment alors un ensemble de *e-vecteurs* organisés en cercles concentriques autour du soleil (figure 8.8). Bien évidemment, lors du déplacement apparent du soleil depuis son lever jusqu'à son coucher, le plan de polarisation se déplace en accompagnant celui du soleil. Cette disposition est invisible pour l'œil humain, à moins de regarder à travers un filtre polarisant. Or, 6,6 p. 100 des 1 200 ommatidies qui forment l'œil composé des *Cataglyphis* sont sensibles à la lumière polarisée. L'orientation des molécules de rhodopsine présentes dans la membrane des cellules de ces ommatidies les rend comparables à un analyseur de la lumière polarisée. Ces ommatidies se comportent comme de véritables cellules-boussoles. Localisées à la périphérie de la marge supérieure de l'œil, elles forment la « *pol area* » (Wehner, 1976, 1997 ; Wehner et Strasser, 1985). Ces ommatidies particulières donnent donc de la lumière solaire une représentation stéréotypée des *e-vecteurs*, aboutissant à la création d'une carte céleste neurale simplifiée. La perception que la fourmi a d'un secteur de ciel bleu lui fournissant de la lumière polarisée lui permet de faire une comparaison avec sa représentation interne des *e-vecteurs* du ciel (Rossel et Wehner, 1984 ; Wehner et Rossel, 1985). Elle peut alors en déduire la position du soleil et donc s'orienter, même quand il y a des nuages. L'utilisation du chariot permet d'en apporter la preuve. Des fourmis sont capturées sur leur site alimentaire puis transportées plus loin pour être relâchées sous le chariot, dont un écran masque totalement le soleil. Cette fois, la fenêtre circulaire occultée par une vitre rouge porte un filtre polarisant, que l'on peut faire tourner pour orienter à volonté les *e-vecteurs* de la lumière polarisée. Quand l'observateur laisse passer la lumière polarisée naturelle, les fourmis s'orientent convenablement. Elles prennent une

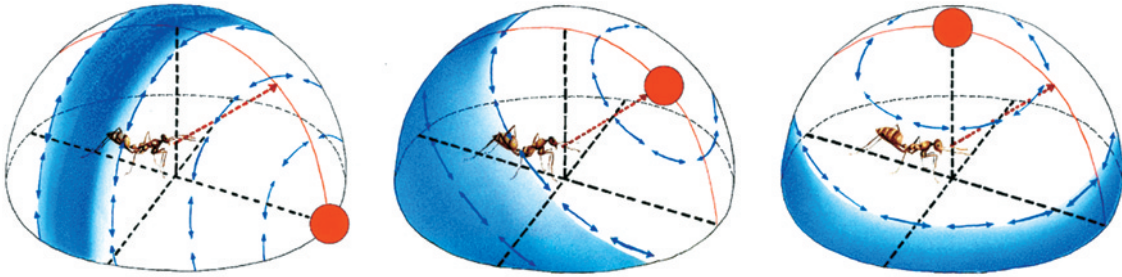


Figure 8.8 ■ La perception de la lumière polarisée. Les fourmis *Cataglyphis* sont sensibles à la lumière polarisée, car elles possèdent quelques ommatidies agissant comme un filtre polarisant. Les ondes électromagnétiques émanant du soleil vibrent selon une orientation bien précise, en traversant l'atmosphère chargée de poussières. La direction de vibration de ces « e-vecteurs » est toujours perpendiculaire au plan qui contient le soleil et la fourmi. Le schéma montre, de gauche à droite, l'image de la polarisation de la lumière, telle qu'une fourmi la perçoit quand le soleil est sur l'horizon, puis à 45° au-dessus de l'horizon et enfin au zénith. Les e-vecteurs sont représentés par les doubles flèches et le degré de polarisation par la bande dégradée bleue. Redessiné et adapté d'après Waterman T.H., 1989. *Animal Navigation*. Scientific American Library, New York.

direction parallèle à celle suivie en partant du site d'alimentation et se dirigent vers l'emplacement supposé de leur nid. Si l'on fait tourner le filtre polarisant, les ouvrières sont trompées par la nouvelle direction « manipulée » des e-vecteurs et prennent une mauvaise route. Les fourmis du désert s'orientent donc en utilisant une boussole astronomique qui prend pour référence le soleil et/ou la lumière polarisée émise par l'astre (Wehner, 1976, 1997 ; Fent, 1986).

Le soleil n'est pas le seul astre qui permette une navigation astronomique. Lorsque l'on entraîne une autre fourmi des déserts, *Cataglyphis bicolor*, une espèce diurne, à fourrager de nuit les ouvrières retrouvent le chemin du nid en utilisant l'azimut de la lune, alors que l'intensité lumineuse ne dépasse pas 1 lux (Wehner et Duelli, 1971). L'espèce nocturne *Camponotus pennsylvanicus* s'oriente de façon routinière sur la lune (Klotz et Reid, 1993). Une espèce voisine, *C. modoc*, utilise pour sa part la lumière des lampadaires de l'éclairage public (David et Wood, 1980).

1.2.2.2. Mesure des parcours et odomètre

L'évaluation des distances peut reposer sur une multitude d'indices dépendant de l'équipement sensoriel des fourmis. Trois approches ont été privilégiées : l'utilisation du flux optique, l'estimation de la dépense énergétique et les indices idiothétiques.

L'hypothèse du *flux optique* repose sur la mesure de la quantité et de la vitesse des images se déplaçant sur la rétine. C'est le mécanisme utilisé par les abeilles pour estimer les composantes de translation du déplacement

(Esch et Burns, 1995). L'hypothèse a été testée chez la fourmi du désert *Cataglyphis bicolor* à l'aide d'un dispositif ingénieux (Ronacher et Wehner, 1995). On fait circuler à l'aller les ouvrières dans une galerie en plexiglas dont le fond est transparent. Sous la galerie, on dispose un ruban de papier porteur de bandes transversales alternativement blanches et noires. Quand l'ouvrière a trouvé sa nourriture et s'apprête à revenir vers son nid, elle est déposée dans une seconde galerie parallèle à la première. Le fond de la galerie de retour est muni du même ruban de papier, mais ce dernier est porté par un tapis roulant qu'un moteur permet de faire défiler à des vitesses variables, dans le sens du déplacement de la fourmi ou en sens inverse. Dans la première situation, la distance parcourue par les fourmis dans la galerie de retour est surestimée, et ceci d'autant plus que le tapis roulant défille plus rapidement. Dans la deuxième situation, la longueur du trajet est au contraire sous-estimée. La valeur de cette expérience qui semble valider l'hypothèse du flux optique est pourtant minorée voire totalement contredite par d'autres expérimentations. En effet si la variation d'un flux optique très contrasté perçue ventralement semble avoir quelque influence sur l'estimation de la distance parcourue, un flux optique perçu latéralement ne joue aucun rôle (Ronacher *et al.*, 2000). D'autre part, une expérimentation menée cette fois sur *Cataglyphis cursor* (Thiélin-Bescond et Beugnon, 2005) montre que les ouvrières qui ont appris de jour la longueur d'un parcours les ramenant au nid sont parfaitement capables de répéter cette longueur et donc de retrouver leur nid dans l'obscurité alors qu'elles n'ont aucun repère visuel, topographique ou chimique à leur disposition. Il

semble que les fourrageuses de *C. cursor* sont à même d'estimer le nombre de pas qu'elles ont à effectuer rendant crédible l'hypothèse d'un « pedomètre kinesthétique » émise par Piéron dès 1912.

La *dépense énergétique* pourrait aussi constituer un mécanisme permettant d'évaluer la distance parcourue, puisqu'elle est évidemment proportionnelle à la longueur du trajet. Pourtant, l'adjonction d'un poids sur les fourmis ne modifie pas leurs performances. Elles estiment tout aussi correctement la distance parcourue (Schäfer et Wehner, 1993).

La troisième hypothèse concerne l'existence d'*informations idiothétiques*, c'est-à-dire obtenues par l'animal à partir de ses propres mouvements. Cette possibilité a été testée en faisant circuler à l'aller les fourmis dans des galeries formées d'éléments neutres, alternativement inclinés vers le haut et vers le bas, pour simuler un parcours en montagnes russes. Dans un tel dispositif les fourmis effectuent un parcours aller d'environ 9 mètres de long, alors que la projection horizontale des éléments ne mesure que 5 mètres. Or, les fourmis qui regagnent leur nid en terrain plat s'arrêtent après avoir parcouru environ 5 mètres, ce qui exclue l'existence d'un « compteur de pas » (Wohlgemuth *et al.*, 2001, 2002) tel qu'il semble exister chez *C. cursor*. Comment sont-elles capables, après un parcours dans les trois dimensions de l'espace, d'estimer la projection horizontale de ce parcours ? On sait que les fourmis sont capables de mesurer des vecteurs de gravité grâce aux positions relatives des diverses parties de leur corps (entre la tête et le thorax ou entre le thorax et le pétiole par exemple ; Markl, 1962). Ces inclinaisons angulaires sont estimées grâce à des soies sensorielles implantées au niveau des articulations. Ces dispositifs fonctionnent comme des propriocepteurs, qui semblent donc les plus capables d'estimer les distances. Mais on ignore encore comment les données recueillies par ces structures sensorielles sont intégrées dans l'odomètre virtuel.

Ajoutons que l'estimation de la distance parcourue n'est pas d'une exactitude mathématique. Quand on entraîne des fourmis à parcourir des distances allers de plus en plus longues, le trajet retour sera progressivement sous-estimé (Sommer et Wehner, 2004). La fourmi s'arrête à quelques cm ou dizaines de cm de l'entrée de son nid et effectue une recherche marquée par des demi-tours nombreux qui l'amènent à l'entrée réelle du nid. Ce comportement ne résulte pas d'une mauvaise adaptation de l'odomètre, mais se révèle adaptatif. Au fil de leurs sorties de ravitaillement, ces *Cataglyphis* développent une fidélité de plus en plus forte à un secteur géographique déterminé (Wehner,

2003 ; Knaden et Wehner, 2003). Ils abordent donc les environs de leur nid en empruntant toujours le même « couloir » d'accès. En y effectuant une recherche marquée par des allers-retours, ils mémorisent de mieux en mieux les menus repères topographiques qui balisent le corridor situé à proximité immédiate du nid.

1.2.3. Navigation par carte vectorielle

On vient de voir que l'insecte qui se déplace dans son environnement intègre en permanence un vecteur qui le relie au nid. Si, en chaque point du calcul d'un vecteur, l'animal associe une représentation topographique de son espace (s'il associe des snapshots), il disposera d'une carte vectorielle. Ces vecteurs associés à des repères topographiques constituent des vecteurs locaux. Leur réalité a été montrée par Collett *et al.* (1998). Des fourmis du désert sont entraînées à exploiter de la nourriture après avoir parcouru un tunnel distant de quelques mètres de leur nid. Elles reviennent directement au nid en déroulant leur vecteur d'intégration ou vecteur global. Lorsqu'elles sont capturées dans le nid et directement placées à l'entrée du tunnel, elles montrent cependant une préférence pour la direction habituellement suivie à la sortie du tunnel. Elles utilisent alors le vecteur local. En associant des repères visuels à des vecteurs locaux, la fourmi divise son trajet en plusieurs segments, ce qui allège considérablement son travail de « mathématicien ». Au total, la fourmi pourrait utiliser son vecteur d'intégration global lors de son premier voyage dans une zone inconnue. À mesure que la route devient plus familière et que des repères locaux sont mémorisés, elle pourra y associer des vecteurs locaux. La phase d'apprentissage terminée, elle n'utilisera plus que ces derniers et la représentation visuelle (Chameron et Beugnon, 1999).

1.3. Choix d'une stratégie d'orientation

Comme on vient de le voir, les stimuli utilisés par les fourmis dans leurs déplacements sont variés : signaux chimiques, signaux émanant de l'environnement topographique, repères astronomiques ... Le choix d'une stratégie d'orientation dépend de plusieurs facteurs, comme l'existence ou l'absence d'un recrutement alimentaire, le comportement de récolte qui peut être individuel ou collectif, la nature de la nourriture récoltée, l'activité diurne ou nocturne. Il dépend aussi de la nature du biotope : ce dernier peut être pauvre (déserts) ou riche (forêts) en repères topographiques. Il est presque constant qu'une même espèce est capable d'utiliser l'une ou l'autre de ces stratégies de navigation en fonction du contexte écologique rencontré. On a déjà évoqué l'orientation des fourmis des déserts. Si elles n'utilisent jamais de repères chimiques,

elles donnent selon les circonstances la préférence à l'orientation astronomique solaire ou lunaire, mais peuvent aussi utiliser le vent. Il faut des événements extraordinaires pour que ces fourmis se trouvent « en panne ». Une éclipse totale du soleil qui prive complètement *Cataglyphis bicolor* de ses repères célestes et terrestres condamne les ouvrières à l'immobilité (Délye, 1974).

On peut aussi déceler une hiérarchisation dans l'utilisation des repères. La fourmi charpentière américaine *Camponotus pennsylvanicus* est une espèce nocturne qui établit de préférence des pistes chimiques. Mais par les nuits de pleine lune, elle utilise cependant l'orientation astronomique. Si la lune est absente, mais que la nuit reste claire, ce sont les repères topographiques comme la silhouette des arbres qui la guideront. Dans l'obscurité totale, elle fait appel au *thigmotactisme* et suit le bord d'objets saillants, même si cette conduite l'amène à allonger son parcours (Klotz et Reid, 1993).

La fourmi des bois *Formica nigricans* se déplace dans un milieu à trois dimensions. Elle utilise l'orientation visuelle et chimique. En cas de conflits entre deux types de signaux, elle se base préférentiellement sur les repères terrestres, spatialement plus constants. De plus, les repères idiothétiques fournissent des informations complémentaires aux points de carrefour (Beugnon et

Fourcassié, 1988). Des résultats similaires ont été observés chez *Lasius niger* (Aron *et al.*, 1993).

Le choix peut dépendre aussi de l'expérience. *Cataglyphis iberica* est une espèce fréquente sur la Costa Brava. Comme les *Cataglyphis* des déserts, il utilise la boussole astronomique. Bien que monogyne, cette espèce constitue des sociétés polydomiques, les ouvrières circulant entre les multiples nids de la colonie. Au printemps, il est fréquent d'observer des ouvrières âgées effectuer des va-et-vient entre deux nids, en transportant à chaque fois une jeune ouvrière. La prise se fait par les mandibules, l'ouvrière transportée prenant une position nymphale en repliant ses appendices le long du corps (*figure 8.9*). Si l'on sépare, puis libère les deux partenaires au milieu du trajet l'ouvrière transporteuse se rend directement vers le nid de destination, alors que la transportée prend la direction du nid de départ (Fourcassié *et al.*, 2000). L'explication est la suivante : l'ouvrière transporteuse utilise sa boussole astronomique pour se rapprocher du nid de destination. Arrivée à proximité de celui-ci, elle en localise l'entrée avec exactitude en utilisant des repères terrestres, appris lors des trajets précédents. L'ouvrière transportée utilise aussi sa boussole astronomique. Lors du transport, sa tête s'aligne selon le même axe horizontal que celle de la porteuse, mais elle est disposée dans une position tête-bêche. Les ommatidies sensibles à la lumière polarisée sont bien dirigées vers la même portion de ciel,

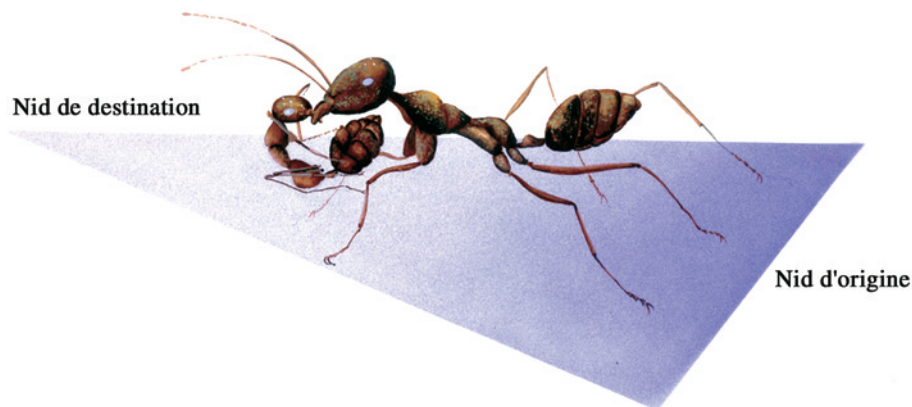


Figure 8.9 ■ *Flexibilité des repères utilisés pour l'orientation.* Les fourmis sont capables d'utiliser le système d'orientation le mieux adapté au contexte écologique ou à leur expérience. Ici, les ouvrières âgées de *Cataglyphis iberica* transportent de jeunes ouvrières vers un autre nid de leur société polydomique. Si l'on sépare cette dyade, l'ouvrière porteuse, la plus âgée, poursuit sa route et parvient au nid de destination en utilisant l'orientation astronomique, puis des repères topographiques appris lors de précédents voyages. La jeune fourmi transportée, pour sa part, revient au nid d'origine. Incapable d'utiliser des repères topographiques puisque c'est sa première sortie, elle utilise l'orientation astronomique qui est innée. Mais comme elle a effectué la première partie du parcours avec sa tête à l'envers, elle utilise l'orientation astronomique en prenant une direction opposée. Redessiné d'après Fourcassié V. *et al.*, 2000. *Naturwissenschaften*, **87** : 355–359.

mais dans une direction opposée. Cette fourmi étant naïve, elle ne peut utiliser de repères terrestres ce qui explique la direction qu'elle choisit. En d'autres termes la fourmi expérimentée et la fourmi naïve exploitent des stratégies adaptées à leur comportement inné (orientation astronomique) et/ou à leur comportement appris (repères topographiques).

2. Gestion du temps

La recherche et l'exploitation des sources alimentaires exigent de fortes capacités de mémorisation et d'apprentissage en liaison avec l'emplacement des ressources. La gestion du temps conditionne également la survie des individus dans leur milieu naturel.

2.1. Activité rythmique et horloge biologique

La réalité d'une information temporelle est souvent révélée par l'existence d'une activité rythmique (Fourcas-sié *et al.*, 1999 *b*). Ce rythme est généralement d'*origine endogène*. Il est régulé par l'existence d'une horloge biologique interne à l'animal. L'horloge est elle-même entraînée par un signal externe, lui permettant de « surveiller » passivement l'écoulement du temps. L'origine du signal est variée. Cela peut être la température, la luminosité, l'humidité, l'activité d'autres animaux ... Lorsque des espèces sympatriques exploitent la même ressource d'un biotope déterminé, elles fourragent le plus souvent à des heures différentes afin d'éviter des compétitions conflictuelles comme on le verra dans le chapitre suivant (Lévieux et Louis, 1975 ; Baroni Urbani et Aktac, 1981 ; McCluskey, 1987).

Très souvent le signal est abiotique : la température ou la lumière déterminent les heures de fourrage de très nombreuses espèces. Il n'est pas toujours aisé de déterminer si les cycles quotidiens reposent sur l'existence d'un rythme circadien endogène, ou si les variations temporelles de la température ou de tout autre stimulus sont responsables des modifications observées. L'activité journalière semble souvent régulée par le cycle quotidien de la température. Les *Cataglyphis*, dont on a précédemment étudié les modalités de l'orientation, sont des espèces thermophiles à activité strictement diurne. Partout où elles ont été observées, en France, en Grèce, en Espagne, en Afrique du Nord ou au Sahara, le pic d'activité correspond aux heures les plus chaudes de la journée.

D'autres espèces, bien que tolérantes à la chaleur, atteignent assez vite leur maximum thermique. Leur activité unimodale au printemps et à l'automne présente deux

pics au plus chaud de l'été. Les moissonneuses européennes *Messor bouvieri* et *M. capitatus* illustrent bien ce phénomène. Elles ont été observées sur la côte catalane espagnole par Cerdá et Retana (1994). Au mois d'avril, il n'y a qu'un seul pic d'activité à midi. En été, les fourmis interrompent leur fourrage quand la température au sol dépasse 45 °C. On observe alors deux pics, l'un le matin entre 6 h et 10 h, et un autre en fin d'après-midi entre 16 h et 22 h. L'arrêt du fourrage aux heures les plus chaudes est un phénomène banal observé aussi chez les moissonneuses nord-américaines et sud-américaines (Pol et López de Casenave, 2004).

Dans le désert de Namibie, *Camponotus detritus* exploite le miellat produit par des cochenilles lorsque la température se situe entre 10 et 55 °C ; l'activité de récolte s'interrompt en milieu de journée, quand la température dépasse cette dernière valeur (Curtis, 1985).

Les espèces les moins résistantes à la chaleur peuvent inverser leur rythme d'activité en fourrageant au crépuscule, ou même de nuit, pendant les mois les plus chauds. À partir de 30 °C, *Tapinoma nigerrimum*, *Tetramorium semilaeve*, ou *Pheidole pallidula* deviennent nocturnes (Detrain, 1990 ; Cros *et al.*, 1997). Chez *Camponotus gigas*, le fourrage est continu tout au long du cycle nyctéméral. Toutefois, le jour il est individuel et limité au sol des forêts humides où vit cette fourmi. La nuit, le fourrage est organisé collectivement en direction de la canopée. Orr et Charles (1994) expliquent cette partition de l'espace par les températures excessives le jour dans la canopée et le risque de prédation trop élevé la nuit au sol.

Il n'est pas impossible que les variations climatiques puissent masquer un véritable cycle circadien. Quand on élève au laboratoire des fourmis des bois sous une photopériode de 12 heures, l'activité augmente fortement à la fin de la période nocturne, comme si les ouvrières anticipaient l'arrivée de la période diurne (Rosengren, 1977 *b*).

La manipulation du couvain obéit aussi à un rythme circadien. Dans un nid naturel, les ouvrières rapprochent le couvain de la surface pendant le jour et le transportent dans des chambres plus profondes pendant la nuit. Les larves bénéficient ainsi de températures élevées grâce à l'insolation et évitent les trop forts refroidissements nocturnes. Rocas (1995) a montré qu'il s'agissait bien d'un déménagement lié à un rythme circadien. Il loge une colonie de *Camponotus mus* dans un nid linéaire, établi le long d'un gradient thermique allant de 20 à 40 °C. Soumises à une photopériode de 12 heures, les fourmis déménagent le couvain deux fois par nyctémère. Au milieu de la phase lumineuse, qui

correspond aux heures les plus chaudes de la journée, elles le déplacent dans la zone chauffée à 30,8 °C. Huit heures plus tard, pendant la phase obscure, elles le placent à 27,5 °C. Elles conservent une période presque semblable (23,5 heures) si le nid est éclairé en permanence, ou au contraire s'il est laissé constamment à l'obscurité. C'est la sensibilité thermique endogène des ouvrières qui déclenche le comportement de transport du couvain quand les températures ambiantes sont supposées atteindre leur maximum et leur minimum. On notera que le rythme circadien est voisin mais non égal à 24 heures. C'est un phénomène commun à de nombreux organismes qui trouve son origine dans les irrégularités du mouvement de rotation de la Terre. La durée de rotation de notre planète n'est pas de 24 heures mais exactement de 23 h 56 mn 4,09 s. Les astronomes estiment qu'une révolution terrestre était voisine de 21 h il y a 500 M d'années. Les rythmes endogènes étant façonnés par l'évolution, ils ont suivi des irrégularités. Le rythme circadien semble lié à la nature des tâches effectuées par les fourmis. Ainsi, chez *Camponotus compressus* les grosses ouvrières gardiennes restent actives en permanence alors que les fourrageuses synchronisent leur activité locomotrice avec l'alternance jour/nuit, sans doute parce qu'elles ont besoin d'anticiper leur sortie du nid pour récolter (Sharma *et al.*, 2004).

La disponibilité des ressources alimentaires peut aussi être responsable de rythmes circadiens. Dans les conditions naturelles de la forêt néotropicale humide de la Guadeloupe, il a été montré que des ouvrières spécialisées d'*Ectatomma ruidum* sortent de leur nid quelques dizaines de minutes avant la tombée du jour, alors que leurs compagnes regagnent justement en masse le nid. Elles se dirigent vers des orchidées sauvages porteuses d'organes sécréteurs de nectar et distribués sur les feuilles, les bourgeons ou les fruits. Ces organes sont des nectaires extrafloraux, car ils n'ont pas pour fonction d'attirer des insectes pollinisateurs. Le fonctionnement sécréteur de ces nectaires augmente brusquement au moment où le jour décline. Les ouvrières qui sont fidèles plusieurs jours à la même orchidée, se trouvent présentes au bon moment. Alors que l'obscurité envahit rapidement la forêt, elles grimpent sur les plantes et repartent chargées d'une goutte sucrée qu'elles maintiennent entre leurs mandibules (Passera *et al.*, 1994).

De la même manière, l'activité des sexués est sans doute rythmée par l'existence d'une horloge interne. La luminosité synchronise les heures de sortie des ailés en vue de favoriser la rencontre des reproducteurs au sein d'un même biotope. C'est ainsi que les mâles de *Messor* (anciennement *Veromessor*) *pergandei* s'agitent et émergent de leur nid au début de la période lumineuse, alors que ceux de la fourmi d'Argentine sortent du leur

à la fin de la photophase (McCluskey, 1963, 1965). Au laboratoire, les mâles de *Linepithema humile* (anciennement *Iridomyrmex humilis*) sortent à l'entrée de leur nid, une heure et demie avant la fin de la période lumineuse. Ils conservent ce rythme interne dans l'obscurité et émergent du nid avant l'heure supposée de l'extinction de la lumière (McCluskey, 1963). Les reines de *Camponotus compressus* perdent tout rythme circadien dès qu'elles sont fécondées et pondent leurs premiers œufs. Elles retrouveront toutefois une alternance de repos locomoteur et de déplacement entre les périodes de ponte (Sharma *et al.*, 2004).

2.2. Apprentissage spatio-temporel

L'activité rythmique peut être aussi d'origine *exogène*. Elle est alors entièrement dépendante des variations d'un signal externe. Si ce signal se produit à des moments variables de la journée, l'animal doit être en mesure d'apprendre à effectuer une tâche à des heures précises.

Savoir à quel moment et à quel endroit se trouve une source de nourriture exige des performances cognitives que peu d'animaux sont capables d'exécuter. Des primates frugivores se déplacent sur de longues distances pour être au bon moment et au bon endroit quand les fruits désirés arrivent à maturité. Dans le monde des invertébrés, la taille réduite du cerveau semble *a priori* incompatible avec de telles performances. Pourtant, quelques espèces comme *Paraponera clavata* ou *Ectatomma ruidum* en sont capables.

Paraponera clavata est une Paraponerinae qui récolte du nectar dans la canopée des forêts tropicales humides du Costa Rica. Quand on dispose des gouttes d'eau sucrée à proximité des pistes naturelles de fourrageage, les ouvrières découvrent très vite ce nouveau site alimentaire que l'on approvisionne pendant 5 jours, toujours à la même heure (Harrison et Breed, 1987). Le sixième jour, bien que l'on cesse d'approvisionner la source, les fourmis s'y agglutinent 45 minutes avant et 45 minutes après l'heure supposée de l'approvisionnement. Les fourmis ont donc appris la localisation et l'heure de présentation d'une récompense alimentaire ; elles retiennent cette information plusieurs jours.

Les performances d'*Ectatomma ruidum* sont encore plus surprenantes. Les nids souterrains de cette fourmi néotropicale se rencontrent, depuis le centre du Mexique jusqu'au nord du Brésil, aussi bien en savane qu'en forêt humide ou dans les plantations de café (*figure 8.10*). Les sociétés comprennent 50 à 100 individus, dont plusieurs sont spécialisés dans la récolte des matières sucrées d'origine animale (miellat excrété par les pucerons ou les cochenilles) ou végétale (nectar). On a vu dans le premier chapitre que les ponéromorphes



Figure 8.10 ■ *La gestion du temps.* Les fourmis sont capables de performances cognitives surprenantes. Cette ponéromorphe mexicaine, *Ectatomma ruidum*, se rend à heure fixe, à la tombée de la nuit, sur des orchidées de la forêt guadeloupéenne pour exploiter les nectaires extrafloraux de ces fleurs qui produisent des matières sucrées en fin de journée. Au laboratoire ou sur le terrain, elle associe des nourrisseurs à des repères géométriques et ne s'y rend qu'aux heures pendant lesquelles l'expérimentateur a décidé de les approvisionner. Il y a donc un apprentissage du temps. © par J.P. Lachaud, avec son autorisation.

sont incapables de stocker la nourriture liquide dans un jabot social, puis de la régurgiter. Elles pratiquent une pseudotrophallaxie qui consiste à transporter délicatement les gouttes sucrées entre les mandibules avant de les offrir aux congénères (*figure 1.8*). Les ouvrières récolteuses fourragent en solitaire et ne tracent pas de piste chimique. Elles s'orientent donc sur des repères visuels. Au laboratoire, ces fourmis sont logées dans un nid en plâtre ; une sortie leur permet d'accéder à un nourrisseur contenant des grillons constituant une source de protéines (Schatz *et al.*, 1994 ; Beugnon *et al.*, 1995). Une autre sortie débouche au centre d'une arène circulaire dont les murs portent trois repères noirs : un triangle, une croix et un disque. À chaque repère est associée une boîte approvisionnée en miel à une heure particulière de la journée. Les ouvrières trouvent du miel dans le nourrisseur associé au triangle de 9 h à 10 h, dans le nourrisseur associé à la croix de 11 h à 12 h et dans celui associé au disque de 15 h 30 à 16 h 30. En dehors des « heures d'ouverture » les boîtes restent vides. Pendant 21 jours, chaque ouvrière visitant un nourrisseur, qu'il soit approvisionné ou non, est marquée de taches de couleur permettant son identification et l'heure de sa visite est notée. Très vite, les fourmis ne se rendent dans l'arène que pendant les heures où du miel est disponible. Elles ont donc appris l'heure de la distribution des sucreries. Le 22^e jour, on ne remplit plus les nourrisseurs. Pourtant, les fourmis

qui s'alimentaient au nourrisseur marqué d'un triangle viennent dans l'arène un peu avant 9 heures et y restent jusqu'aux environs de 10 h 30, en stationnant fréquemment devant le triangle. Celles qui s'alimentaient au nourrisseur marqué d'une croix font de même entre 10 h 30 et 12 h 30 ainsi que celles qui fréquentaient la boîte marquée d'un disque, entre 15 h et 17 h. Ainsi chaque ouvrière s'est spécialisée dans la fréquentation d'un nourrisseur particulier et a appris à quelle heure de la journée le nourrisseur était approvisionné. Les fourmis sont donc capables d'apprendre le moment et le lieu où un événement doit se produire. Plusieurs individus ont même été en mesure de mémoriser les trois associations « site-heure ». Elles sont également capables d'estimer la durée d'un événement puisqu'elles visitent le site de la récompense alimentaire un peu avant la survenue attendue de l'événement et ne repartent que quelques dizaines de minutes après la fin supposée de ce même événement. Un apprentissage par conditionnement est réalisable également chez *Myrmica sabuleti* qui apprend au laboratoire l'emplacement où on lui offre de la nourriture (Cammaerts, 2004).

La réalité de cet apprentissage spatio-temporel a été vérifiée sur le terrain, au Mexique (Schatz *et al.*, 1999). Le protocole expérimental est semblable à celui utilisé au laboratoire : deux nourrisseurs sont alimentés à deux heures différentes de la journée. Ce qui est nouveau ici, c'est que les nourrisseurs sont alimentés à des moments où les fourmis ne fourragent pas. Elles ont en effet un rythme naturel marqué par trois pics quotidiens d'activité. Malgré ce handicap, les fourmis apprennent à sortir à la bonne heure et à se rendre au bon endroit. Elles conservent ces facultés, même après que l'on ait cessé d'alimenter les nourrisseurs.

L'apprentissage de l'emplacement du site alimentaire peut s'adapter aux conditions locales d'approvisionnement. Quand on réapprovisionne immédiatement avec une proie un site où une ouvrière d'*Ectatomma tuberculatum* vient de trouver un termite, au cours du prochain voyage l'ouvrière ne dévie que de $\pm 7^\circ$ de la ligne droite idéale qui la conduit au site. Si le site n'est pas immédiatement réapprovisionné, de telle sorte que la fourmi le trouve successivement vide deux fois avant de le retrouver achalandé, elle explore un secteur plus large, sa route déviant alors de $\pm 12^\circ$ de la ligne droite. Elle rétrécira à nouveau le secteur exploité, si elle trouve le site approvisionné à chacune de ses visites (Franz et Wcislo, 2003). Cette conduite est particulièrement bien adaptée à la recherche des proies dans un environnement comme un sous-bois, où la distribution des proies varie dans le temps. La recherche d'une ressource alimentaire dans les aires adjacentes à celle où la proie a été trouvée pour la dernière fois augmente

les chances de réussite surtout si la proie appartient à une espèce grégaire ou sociale comme le sont les termites.

Cette gestion du temps est particulièrement utile chez les animaux qui exploitent des ressources prédictibles et renouvelables, comme le nectar. L'abeille en est le meilleur exemple. Chez les fourmis, elle est opérante essentiellement chez les espèces grandes consommatrices de nectar, comme le sont *Paraponera clavata* ou *Ectatomma ruidum*. C'est pourquoi, il est impossible d'apprendre aux ouvrières des fourmis des bois, à des *Lasius* ou à des *Leptothorax* à fréquenter un nourrisseur à une heure précise (Dobrzanski, 1956 ; Rosengren, 1977 b). Ces fourmis recherchent des proies animales ou le miellat des colonies de pucerons, une production qui n'est pas disponible à une heure particulière. Il faut pourtant noter qu'une fourmi comme *Cataglyphis cursor*, bien qu'essentiellement nécrophage, peut apprendre à se rendre successivement à deux endroits séparés où elle a été habituée à recevoir une récompense sucrée à des moments différents (Schatz *et al.*, 2000). Fruit d'un processus évolutif, le contrôle des informations spatio-temporelles a pour but ultime une meilleure adaptation de l'animal à son environnement.

3. Adaptation aux conditions extrêmes

Les climats hostiles ne sont pas un frein rédhibitoire à la prospérité des fourmis. Le rôle de la température dans les milieux extrêmes que sont les zones désertiques, met en valeur leurs facultés d'adaptation.

Au Sahara, 55 espèces de fourmis sont capables de subsister en dehors des oasis, donc en l'absence d'eaux permanentes. Si physiquement, elles ne présentent rien de particulier, elles sont toutes caractérisées par une grande résistance à la perte d'eau par évaporation. À 40 °C, en air sec, les fourmis sahariennes perdent de 0,73 à 1,56 mg d'eau par cm² de cuticule et par heure, alors que leurs homologues de Provence en perdent de 2,08 à 3,60 (Délye, 1968). Les fourmis moissonneuses des déserts américains peuvent perdre jusqu'à 59 p. 100 de leurs réserves corporelles en eau sans conséquences pour leur survie. Le comportement constitue aussi un atout d'importance pour survivre dans ces milieux extrêmes. C'est peut-être *Monomorium salomonis*, ainsi appelée par Linné parce qu'il croyait que c'était une des plaies de l'Égypte citées par Salomon, qui fréquente les biotopes les plus désolés du Sahara. Alors que les autres espèces se rencontrent là où il y a quelques plantes offrant à la fois des proies sous forme d'insectes phytophages et un abri contre le soleil, *M. salomonis* hante les hamadas, ces plateaux rocaillieux totalement stériles. Le seul abri, plutôt médiocre, est constitué par des pierres dont la température peut at-

teindre 64 °C à midi dans les tanezroufts. La seule nourriture disponible est constituée par les cadavres d'animaux ailés (oiseaux, libellules ...) morts de soif en traversant le désert (Bernard, non publié).

Dans trois déserts particulièrement arides, en Australie (près d'Alice Springs) et en Afrique dans le Sahara et le désert de Namibie, vivent trois espèces occupant les mêmes niches thermiques : *Melophorus bagoti*, *Cataglyphis bombycina* et *Ocymyrmex berbiger*. Les trois espèces sont de grande taille et privilégient le fourrage individuel. Elles sont spécialisées dans la recherche des cadavres de petits arthropodes n'ayant pas supporté les températures extrêmes. Elles sortent aux heures les plus chaudes de la journée, moment où elles ont le plus de chances de trouver leur butin. Cela les amène à patrouiller alors que la température au sol atteint et dépasse 60 °C et même 70 °C pour *Melophorus bagoti*. Comme leur température létale est inférieure à celle du sol (51 °C pour *Ocymyrmex berbiger*, 53,6 °C pour *Cataglyphis bombycina* et 56,7 °C pour *Melophorus bagoti*), elles ont encore un autre caractère commun : dès que leur température corporelle approche du seuil mortel, elles se réfugient dans un abri thermique, qui peut être l'ombre d'une plante ou une tige quelconque sur laquelle elles grimpent quelques instants. C'est *Cataglyphis bombycina* qui est peut-être la plus étonnante à cet égard. Ces fourmis de taille moyenne à grande, munies de longues pattes, se déplacent à une allure impressionnante qui peut atteindre 2,8 mètres par seconde (10 km/h), soit la vitesse d'un jogger moyen ! Cette vitesse et leur abdomen dressé à la verticale, comme un dard, permettent de les identifier au premier coup d'œil, d'autant plus facilement que leur biotope n'est pas très fréquenté par les autres fourmis (figure 8.5). Dans le Sahara, *Cataglyphis bombycina*, la fourmi argentée, est le seul arthropode à patrouiller au milieu de la journée quand la température au sol peut dépasser 50 °C. Cette fourmi supporte des températures élevées. Elle ne meurt que si la température de son corps dépasse 54 °C. Malgré cette résistance peu commune à la chaleur ce comportement est extrêmement dangereux. Le seuil mortel est vite atteint sur un sable chauffé à blanc. Les observations de Wehner et ses collaborateurs (1992) permettent de mieux comprendre la stratégie de cette fourmi saharienne. Ces auteurs ont remarqué que les ouvrières ne sont visibles sur le sable que quelques dizaines de minutes par jour. Les fourmis jaillissent littéralement du nid quand la température à « hauteur de fourmi », c'est-à-dire à 4 mm du sol, atteint 46,5 °C. Mais la température au sol continuant de s'élever, l'ouvrière doit éviter à tout prix que sa température interne atteigne le seuil létal. Il n'y a alors qu'une seule échappatoire : grimper périodiquement sur une tige végétale desséchée pour s'éloigner du sol brûlant et refroidir ainsi son corps. De fait, ces

ouvrières passent de 30 à 75 p. 100 de leur temps perchées sur un support qui fait office d'abri thermique. Si, par malheur, il n'existe aucun support disponible dans le voisinage, l'ouvrière « grille » sur place. Qu'est-ce qui pousse donc la fourmi argentée à jouer ainsi avec la mort en sortant aux heures les plus chaudes ?

Ces *Cataglyphis* partagent leur territoire avec un prédateur redoutable, le lézard *Acanthodactylus dumerili*. Le matin et le soir, le lézard chasse d'autres fourmis, comme *Cataglyphis bicolor* dont la période de fourrage dure plusieurs heures. Mais aux alentours de midi, le lézard ne peut résister aux fortes températures et il regagne son terrier. C'est donc un moment favorable pour que la fourmi argentée puisse récolter ses proies en toute sécurité. Elle sort de son nid quand le lézard rentre dans le sien. On pense que la sortie en masse des ouvrières, qui se produit dès que la température extérieure atteint 46,5 °C, est déclenchée par des informations communiquées par des « messagères thermiques », dont on voit les têtes affleurer à l'ouverture du nid. En fait, les ouvrières ne disposent que d'une étroite fenêtre thermique, ce qui explique le peu de temps qu'elles passent à l'extérieur. Sortant du nid à 46,5 °C, elles regagnent leur gîte dès que la température dépasse 53,5 °C, car le risque de voir leur température corporelle franchir la limite mortelle devient trop important. Elles ne peuvent donc fourrager que dans une fourchette de température de 7 °C, dont le haut est représenté par un stress thermique mortel et le bas par la pression d'un prédateur.

On peut bien sûr s'interroger sur les mécanismes physiologiques permettant aux fourmis du désert de résister à des températures extrêmes. Comme les autres fourmis sahariennes, la fourmi argentée résiste particulièrement bien à la perte d'eau par évaporation. De plus, comme tous les animaux soumis à un stress thermique, elle se protège en synthétisant des protéines de choc thermique, chargées de réparer les protéines endommagées par la chaleur. Gehring et Wehner (1995) ont comparé la production des protéines de choc thermique chez la fourmi argentée et chez une banale fourmi des bois de nos régions. Chez la première, la synthèse continue jusqu'à 45 °C, alors qu'elle s'arrête à 39 °C chez la seconde. C'est bien sûr une adaptation aux fortes températures des déserts. Chez la fourmi argentée, la synthèse des protéines de choc thermique démarre à 25 °C. Cette synthèse étant coûteuse en énergie, il semble curieux qu'elle commence bien avant que la fourmi ne soit soumise à de fortes températures. Il faut se souvenir que la sortie des fourmis argentées de leur nid a lieu de manière explosive, la température interne de l'animal passant en quelques secondes de moins de 30 °C à plus de 50 °C. Ce laps de temps est

trop court pour permettre la synthèse des protéines protectrices. L'évolution a donc conduit l'ouvrière argentée du désert à anticiper cette brusque élévation de la température corporelle, en synthétisant à l'avance les protéines de choc thermique, même si cela coûte de l'énergie à l'animal. Ainsi, en modifiant à la fois son comportement et sa physiologie, l'évolution a permis à cette fourmi d'occuper une niche écologique particulièrement hostile et d'y prospérer.

La résistance à de fortes chaleurs peut emprunter d'autres voies. La grande taille est une bonne réponse écologique, car elle va de pair avec la diminution de la dessiccation. C'est cette stratégie qui a été adoptée par un *Cataglyphis* espagnol, *C. velox* qui vit au sud-est de ce pays, dans la province de Jaén. Cette espèce est marquée par un très fort polymorphisme, la longueur des ouvrières variant de manière continue de 4,5 à 12 mm. Les ouvrières *major* pèsent 22 fois plus que les ouvrières les plus petites. Une étude du rythme d'activité montre que seules les ouvrières d'une taille moyenne à grande récoltent des proies mortes aux heures les plus chaudes de la journée, quand la température au niveau du sol peut atteindre 52 °C (Cerdá et Retana, 2000). Les ouvrières de petite taille, qui supportent moins bien la chaleur, ne sortent que pendant les heures fraîches de la matinée. *C. rosenhaueri* fréquente le même biotope. Son polymorphisme est beaucoup plus discret, le poids entre les individus les plus petits et les plus grands n'étant multiplié que par un facteur quatre. Or, les petites ouvrières de cette seconde espèce sortent aux heures les plus chaudes sans risques particuliers. C'est qu'à taille égale, elles perdent moins d'eau que les représentants de *C. velox*. Mais surtout, leur comportement est particulier. Quand elles se déplacent, elles redressent la tête et l'abdomen, ce qui éloigne les organes vitaux de 1 à 2,1 mm de la surface du sol. Elles « gagnent » ainsi environ 6 °C par rapport à *C. velox*, qui circule en maintenant son abdomen à l'horizontale. Les mécanismes utilisés par ces deux espèces, qui se partagent un biotope aux conditions thermiques extrêmes, reflètent deux voies évolutives différentes. Dans un cas, l'évolution a favorisé la différenciation d'ouvrières *major*, dans l'autre elle a modifié le comportement.

Si certaines fourmis supportent les fortes chaleurs, d'autres sont adaptées aux froids les plus rigoureux. *Leptothorax acervorum* pourrait être la fourmi la plus septentrionale puisqu'on la trouve bien au-delà du Cercle Polaire Arctique, dans le delta de la Léna, une partie de la Sibérie qui borde la mer de Laptev (*in* Heinze *et al.*, 1996 *b*). Curieusement, alors que les fourmis vivant sous des climats moins rigoureux évitent le froid en s'enfonçant profondément dans le sol pendant l'hiver, *L. acervorum* passe l'hiver sibérien

dans des branchettes plus ou moins pourries, à même le sol. La température y descend à $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$ alors qu'elle atteint $-57\text{ }^{\circ}\text{C}$ à la surface du sol. Selon des auteurs sibériens, un autre *Leptothorax*, *L. muscorum*, supporterait des températures de $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$, la cavité de son nid étant remplie de cristaux de glace (*in* Berman *et al.*, 1982). On sait que de nombreux insectes résistent parfaitement au gel en produisant des substances cryoprotectrices, les *polyols*. Le plus commun de ces composés est le *glycérol*, dérivé du métabolisme des glucides tels que le glycogène et le tréhalose. Une étude de laboratoire réalisée sur une autre espèce boréale, *Leptothorax canadensis*, a montré que grâce à leur production d'antigel, des colonies de cette fourmi survivent à des températures de $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$. Environ 20 p. 100 des individus résistent à un séjour de $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$, mais tous meurent à $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$. La vie sociale est un atout d'importance car des individus isolés meurent plus vite. Alors que l'on pensait que les fourmis étaient totalement inactives à ces températures, des dissections ont prouvé qu'elles pratiquent des échanges trophallactiques. C'est la raison pour laquelle des fourmis groupées survivent mieux, en échangeant de la nourriture (Heinze *et al.*, 1996 *b*).

Comme pour la résistance à la chaleur, la résistance au froid peut passer par une augmentation de la taille. Les ouvrières de *Leptothorax acervorum*, qui nidifient près du Cercle Polaire, sont plus grandes d'environ 10 p. 100 que leurs homologues d'Europe Centrale. Au laboratoire, élevées à des températures négatives, les grandes ouvrières des régions boréales survivent plus longtemps à la privation de nourriture que les petites ouvrières récoltées en Allemagne (Heinze *et al.*, 2003).

4. Identifier et soigner le couvain

Il semble naturel que les ouvrières d'une même société reconnaissent leurs congénères comme des partenaires appartenant à un même nid, et s'abstiennent de tout comportement agressif à leur égard. On a vu dans le chapitre précédent que cette reconnaissance passe par l'identification d'une odeur commune, un passeport odorant porté par la cuticule de tous les partenaires.

4.1 Apprentissage précoce

La reconnaissance n'est pas un processus spontané ou programmé, mais résulte d'un apprentissage de l'environnement social qui se réalise au cours de l'*éthogénèse* (Jaisson, 1974).

Ce phénomène d'apprentissage a été découvert par Jaisson (1975) lors d'une étude mettant en jeu de toutes jeunes ouvrières de la fourmi des bois, *Formica poly-*

tena. On confie à ces ouvrières pendant 15 jours des cocons homosécifiques, des cocons d'une espèce étrangère ou encore aucun cocon. À l'issue de cette période de « familiarisation », les ouvrières sont soumises à un test de choix. On dispose à l'entrée de leur nid artificiel des cocons de l'espèce avec laquelle elles ont vécu pendant 15 jours et des cocons d'une autre espèce. Les jeunes ouvrières ramènent en premier dans leur nid les cocons de l'espèce avec laquelle elles ont été élevées. Par contre, si elles ont été élevées hors de la présence de cocons, elles ne font aucune différence et ramènent dans un ordre aléatoire les pupes qu'on leur offre, qu'elles soient ou non de leur propre espèce. Plus tard dans le nid, les jeunes fourmis dévoreront les cocons de l'espèce inconnue, même s'il s'agit de cocons de leur propre espèce. Elles dévorent tous les cocons, qu'ils soient homosécifiques ou hétérosécifiques, si elles ont été élevées en l'absence de cocons. Par contre, elles élèveront les cocons de l'espèce familière, même s'il s'agit d'individus de l'espèce hétérosécifique. Les soins sont donc réservés exclusivement aux cocons appartenant à l'espèce fréquentée pendant la période de familiarisation. Cet apprentissage doit être précoce car il se développe pendant la première semaine qui suit l'éclosion. L'utilisation de fourmis âgées de 15 jours conduit à des résultats nettement moins satisfaisants (Jaisson et Fresneau, 1978 *b*). Il existe donc une *période critique*, au cours de laquelle le comportement de soins aux cocons se met en place. La mémorisation est un phénomène durable, puisqu'elle reste opérationnelle chez des colonies ayant subi une hibernation de 5 à 6 mois en l'absence de tout cocon (Jaisson, 1975).

La durée de la période sensible est variable selon les espèces. Si elle est d'une semaine chez *Formica polytena*, elle atteint 10 jours chez des *Leptothorax* (Hare et Alloway, 1987). Une étude conduite chez la ponéromorphe *Ectatomma tuberculatum* permet d'aller plus loin en montrant que la période critique ne se situe pas exactement au même moment pour tous les individus, ce qui permet de la souplesse dans l'éthogénèse du comportement de soins au couvain (Champalbert et Lachaud, 1990). Ces auteurs ont isolé des groupes d'ouvrières pour une période de 10 jours située entre le jour de l'émergence et le jour 18. Dans tous les groupes étudiés, on trouve des ouvrières capables de prodiguer des soins au couvain, même si la tâche est retardée par rapport au calendrier comportemental normal. Ce sont les ouvrières privées de contacts sociaux entre les deuxième et quatrième jours qui suivent la sortie du cocon qui sont les moins performantes. Cette séquence de deux jours apparaît la plus importante pour la mise en place de la réalisation des soins au couvain à un haut niveau.

L'apprentissage précoce peut même être réalisé pendant la vie larvaire. Les larves résultant de l'éclosion des œufs d'une société de *Cataglyphis cursor*, transférées dans une société étrangère, sont élevées dans cette dernière jusqu'à la fin de la période larvaire. Réintroduites dans leur colonie d'origine, elles vont y subir la métamorphose, puis donner de jeunes ouvrières. Or, ces ouvrières accordent deux fois plus de soins (léchages et transports) aux larves de la colonie adoptive qu'à leurs propres sœurs ou demi-sœurs (Isingrini *et al.*, 1985). Elles accordent ainsi plus d'attention à des individus non apparentés, mais avec lesquels elles ont vécu leur vie larvaire, qu'à des individus de leur fratrie. L'existence d'un apprentissage précoce, conditionnant la mise en place des comportements ultérieurs, est un phénomène sans doute largement répandu, car il a été retrouvé chez d'autres fourmis comme *Formica rufa* (Le Moli et Pasetti, 1978), *F. paralugubris* (Le Moli et Mori, 1982) ou *Camponotus floridanus* (Carlin et Schwartz, 1989). Lorsque l'empreinte reste possible entre individus éloignés phylogénétiquement, l'apprentissage doit être très précoce. C'est ainsi qu'il est possible d'établir des sociétés mixtes avec deux espèces de *Camponotus*, *C. abdominalis* et *C. senex*, à condition que les adultes soient âgés de moins de 5 jours. Mais si l'on veut réaliser un nid mixte entre un *Camponotus* (Formicinae) et un *Pseudomyrmex* (Pseudomyrmicinae), les ouvrières doivent être âgées de moins de 3 heures pour que l'adoption soit un succès (Errard, 1984). De même, la réalisation de sociétés mixtes artificielles réunissant une formicine (*Formica selysi*) et une myrmicine (*Manica rubida*) n'est possible que si les individus sont âgés de moins de 24 heures (Errard et Jaisson, 1991 ; Errard, 1994) (figure 7.15).

Le mécanisme mis en évidence chez la fourmi des bois est très proche de l'imprégnation telle qu'elle a été décrite chez les oiseaux par Lorenz (1935). Toutefois, l'empreinte chez les oiseaux concerne un comportement (comportement sexuel), qui ne s'exprime que plus tard. Chez la fourmi, le comportement de soins aux cocons est immédiat. Le phénomène serait donc plus proche de l'imprégnation parentale telle qu'elle est connue chez des poissons cichlidés ou des perroquets, où les jeunes adultes apprennent à reconnaître leur progéniture lors de la première reproduction (Jaisson, 1973). Une autre différence tient à la nature du stimulus en cause. Alors que chez les oiseaux il est visuel, chez les fourmis comme chez les mammifères le stimulus est de nature chimique. La nymphe est vraisemblablement porteuse d'une phéromone cuticulaire, dont l'odeur traversant l'enveloppe du cocon est perçue grâce à une chimioréception de contact. La substance en cause est très peu volatile puisque des nymphes tuées par congélation peuvent rester attractives et soi-

gnées pendant plusieurs dizaines de jours (Jaisson, 1973). L'amputation du seul article terminal des antennes des ouvrières suffit à rendre les sujets opérés incapables de discriminer entre cocons homospécifiques et hétérospécifiques (Fresneau, 1979).

Dans des conditions naturelles, la jeune fourmi naît dans un groupe avec lequel elle présente des affinités génétiques. Le confinement spatial contraint l'individu à rester dans ce groupe et l'empreinte se réalisera sur des animaux apparentés. C'est toutefois le fait de vivre ensemble, la « convivialité » selon l'expression de Jaisson (1985 a), qui sera responsable de la cohésion sociale, avant même le partage de caractères génétiques communs. Le processus de la reconnaissance des congénères passe d'abord par la distinction entre animaux avec lesquels il y a eu un apprentissage précoce et ceux qui ne sont pas familiers. La qualité de « *fellowship* » précède celle de « *kinship* » (Jaisson, 1985 b). L'apprentissage précoce ne peut toutefois s'affranchir totalement de la composante génétique. Si les ouvrières du genre *Formica* peuvent faire une empreinte sur des cocons de *Camponotus* ou *Lasius*, qui sont aussi des Formicinae, elles ne peuvent réaliser cet apprentissage précoce sur des nymphes d'*Atta* ou d'*Eciton* qui appartiennent à d'autres sous-familles (Jaisson, 1985 b). Les facteurs génétiques semblent prendre le pas sur ceux issus de l'environnement dans la reconnaissance des individus chez *Rhytidoponera confusa* (Crosland, 1989).

Le rôle que joue l'environnement social dans l'adoption d'individus étrangers prend toute son importance dans l'existence de sociétés mixtes naturelles chez les fourmis esclavagistes ou les fourmis inquilines. L'apprentissage précoce et le phénomène de l'empreinte ont alors un rôle capital qui sera étudié dans le chapitre 13.

4.2. Phéromones du couvain

L'existence de limites rencontrées dans les phénomènes d'apprentissage et d'intégration du couvain soulève le problème de la présence possible d'odeurs caractéristiques des stades immatures. D'autre part, comme le font remarquer Vander Meer et Alonso (1998), les phéromones sont des substances qui déterminent un comportement spécifique de la part du receveur. Le couvain d'une espèce devrait alors recevoir des traitements différenciés de la part des ouvrières appartenant à différentes espèces, ce qui n'est pas le cas quand l'adoption a réussi. Pourrait-il exister une explication qui fasse l'économie de l'existence des phéromones ? Vander Meer et Morel (1988) ont fait remarquer que les stades immatures sont parfois identifiables sur des critères morphologiques. Il est vrai que la chétotaxie des larves sexuées est différente de celle des larves ouvrières chez

la fourmi du pharaon, *Monomorium pharaonis* (Edwards, 1991). C'est peut-être ce qui permet aux ouvrières de reconnaître et d'éliminer ces larves sexuées quand la reine est présente. L'absence de réactivité des larves pourrait aussi expliquer le manque d'agressivité des ouvrières adoptives, ce qui laisserait le temps aux premières d'acquérir le profil cuticulaire de leur nouvelle société.

La réalité est sans doute plus complexe. Le phénomène de récupération des larves par les ouvrières pour les ramener dans la colonie peut avoir plusieurs significations. Il peut simplement être motivé par la recherche d'une proie et non par l'attraction exercée par la larve (Vander Meer et Morel, 1988). Si l'on élimine la possibilité que la larve soit considérée comme de la nourriture, on remarquera que les ouvrières acceptent de soigner des larves étrangères, alors qu'elles sont habituellement hostiles aux ouvrières de ces mêmes sociétés. Les soins peuvent s'étendre à des larves d'espèces différentes, voire de genres différents. Les ouvrières de *Leptothorax nylanderi* sont capables d'amener au stade adulte des larves de *Solenopsis fugax* (Plateaux, 1960). Ces élevages réussis n'empêchent cependant pas les ouvrières adoptives de reconnaître et de traiter différemment les larves adoptées. Ainsi, les ouvrières de *Lasius niger* transportent rapidement le couvain d'une société hétérocoloniale, mais en situation de compétition le couvain de la société d'origine est déplacé prioritairement (Lenoir, 1981). L'adoption, marquée par des comportements indiquant la reconnaissance d'un couvain hétérocolonial, se rencontre aussi chez *Cataglyphis cursor* (Lenoir, 1984) ou chez *Acromyrmex octospinosus* (Febvay et al., 1984). Les ouvrières d'une autre fourmi champignoniste, *Atta cephalotes*, ne font la différence que tardivement : dans un premier temps, elles s'emparent de larves hétérocoloniales avec la même vitesse que des larves homocoloniales ; les premières seront mises au rebut plus tard (Robinson et Cherrett, 1974). Enfin, les ouvrières de *Rhytidiponera confusa* ne font aucune différence : leurs comportements de soins sont identiques, qu'elles élèvent leurs propres larves ou celles d'un nid étranger. L'absence de discrimination s'étend même aux larves d'une espèce-sœur, *R. chalybaea* (Crosland, 1988).

L'existence assez générale d'une discrimination, même si elle ne conduit pas au rejet de la larve étrangère, suggère que les larves produisent des signaux chimiques. Les larves de *Myrmica rubra* post-hibernantes, seules à pouvoir évoluer en larves royales, sont reconnues par les ouvrières nourrices à un signal chimique émis par la face ventrale de leur abdomen (Brian, 1975). L'existence de signaux chimiques a été prouvée au moins chez une espèce : *Camponotus vagus* (Bonavita-

Cougourdan, 1988 ; Bonavita-Cougourdan et al., 1988). Cette fourmi discrimine parfaitement les larves de son nid de celles d'un nid étranger, puisqu'elle s'empare des premières en priorité. Ces larves sont porteuses des mêmes hydrocarbures cuticulaires que leurs ouvrières. Toutefois, les larves ont un spectre particulier, propre à la forme larvaire. Dans une société, il est donc possible de différencier à leur profil cuticulaire les ouvrières des larves. D'autre part, la signature chimique de la société, due chez les ouvrières aux proportions particulières des hydrocarbures (cf. chapitre précédent), se retrouve chez les larves. C'est ce qui explique sans doute que les ouvrières discriminent entre larves homocoloniales et larves hétérocoloniales. Une fois adoptées, les larves étrangères modifient leur signature cuticulaire. Cette signature tend à se rapprocher de celle des larves de la colonie adoptive et peut même parfois devenir identique. L'environnement social joue donc un rôle primordial dans l'acquisition du signal de reconnaissance.

5. Choix de la nourriture

Comme les autres comportements sociaux, le choix d'un site ou d'un item alimentaire est le fruit d'une évolution, tendant à obtenir le meilleur profit énergétique au moindre coût. Les ouvrières pourvoyeuses ramènent au nid, de manière individuelle ou collective, des ressources alimentaires qui ne peuvent s'écarter du régime plus ou moins strict de l'espèce. Ainsi, les fourmis granivores moissonnent principalement des graines, alors que les champignonnistes récoltent des fragments végétaux ou que les espèces prédatrices se focalisent sur les proies animales. Tout comme dans les comportements d'orientation ou de gestion du temps, la recherche alimentaire comprend des contraintes génétiques, mais aussi une part d'expérience individuelle conduisant à l'acquisition d'informations par apprentissage.

C'est le cas des fourmis champignonnistes qui ne sauraient récolter autre chose que des végétaux destinées à alimenter leur jardin à champignon. Toutefois, le terrain dans lequel évoluent les ouvrières abrite de nombreuses espèces végétales. Comment se fait le choix ? Roces (1990, 1994) a montré que les ouvrières d'*Acromyrmex lundi* qui sont recrutées au nid pour fournir les colonnes de récolte, apprennent l'odeur du fragment végétal ramené par une recruteuse, ce qui les incite à récolter à leur tour des fragments de la même espèce végétale. Au laboratoire, elles sont même capables de ramener des fragments végétaux imprégnés d'une odeur naturellement répulsive, comme le citral, si l'expérimentateur a imbibé de ce produit les feuilles ramenées par les ouvrières recruteuses. Le citral est pourtant une substance présente dans la sécrétion d'alarme de ces fourmis.

La durée du contact avec le fragment végétal, et par conséquent le degré de familiarisation à son odeur, est déterminant dans le choix exercé par l'ouvrière recrutée. Howard et ses collaborateurs (1996) ont étudié le fourrageage de la champignoniste *Atta colombica*. Ils approvisionnent un territoire fréquenté par la champignoniste à l'aide de deux plantes appréciées par les fourrageuses. Empruntant une piste unique ces fourrageuses se spécialisent rapidement dans la récolte d'une plante sans exclure totalement l'autre. Les ouvrières nouvellement recrutées au nid par des congénères ramènent de leur expédition des fragments du même végétal que celui porté par la majorité des pourvoyeuses de la piste de fourrageage, même si la recruteuse qui a initié leur sortie portait un fragment de l'autre plante. Les ouvrières recrutées sont bien sûr plus longtemps au contact des pourvoyeuses de la piste ayant opté pour la plante préférentiellement sélectionnée que de l'ouvrière recruteuse qui les a incitées à sortir du nid.

Les fourmis moissonneuses des genres *Pogonomyrmex* et *Messor* constituent un excellent matériel biologique pour l'étude des conditions dans lesquelles interviennent l'apprentissage et la mémoire pour le choix des graines à récolter. Quand on leur offre une graine qu'elles ne connaissent pas, il leur faut plusieurs jours pour se familiariser avec la nouvelle source alimentaire. Cet apprentissage est démontré par le fait que le poids des nouvelles graines récoltées est multiplié par deux à quatre entre le jour de la première présentation et le dixième (Johnson, 1991). La vitesse de l'apprentissage dépend d'ailleurs de l'écologie des espèces. Les colonies de récolte de *Messor pergandei* changent tous les jours de direction, ce qui offre aux ouvrières une grande variété de graines. Dans le même biotope, celles de *Pogonomyrmex rugosus* sont fixes, les ouvrières récoltant pendant de longues périodes les mêmes graines. La première espèce apprend beaucoup plus vite que la seconde à manipuler et ramener au nid une graine nouvelle. Elle est en effet plus souvent confrontée à des situations nouvelles qu'elle apprend à gérer avec rapidité (Johnson *et al.*, 1994). Ces fourmis moissonneuses sont capables de manifester des préférences. Quand on offre à des ouvrières d'une colonie de *Pogonomyrmex rugosus* un mélange de trois nouvelles graines, elles sont récoltées avec la même fréquence. Mais à l'échelle individuelle, chaque ouvrière marque une préférence pour une graine particulière, qu'elle ramènera avec fidélité pendant plusieurs semaines (Rissing, 1981).

L'olfaction joue un rôle déterminant dans l'apprentissage d'une nouvelle graine. Warburg (2000) offre à des ouvrières de *Messor arenarius* des grains de blé, une céréale inconnue pour elles. Certaines graines sont offertes entières alors que d'autres sont coupées longitu-

dinalement. Ces dernières sont plus odorantes. Le premier jour, les ouvrières préfèrent récolter les graines fendues en long. Dès le deuxième jour, elles ne font plus de différence dans la présentation.

L'apprentissage à partir d'informations trouvées dans l'environnement existe aussi chez les fourmis prédatrices. Les ouvrières de *Pachycondyla* (anciennement *Neoponera*) *villosa*, confrontées pour la première fois à un soldat de termite sont souvent mordues. A la deuxième rencontre leur comportement est modifié : elles rejettent leurs antennes en arrière et soulèvent leurs pattes antérieures pour les éloigner des mandibules du termite. Une kairomone émise par le soldat est sans doute la cause de cet apprentissage puisqu'un soldat lavé est abordé sans précautions (Dejean *et al.*, 1990).

Le choix d'un aliment peut aussi résulter d'une prédisposition génétique comme on peut le constater chez des fourmis omnivores. *Formica schaufussi* est une espèce nord-américaine qui se nourrit de petites proies animales, ainsi que des sécrétions sucrées des homoptères. Lors de leur première sortie, les ouvrières acceptent toujours une goutte d'eau sucrée, alors qu'elles refusent dans 20 p. 100 des cas un morceau de blatte. Ce choix endogène est renforcé par l'expérience. Lors des autres sorties de fourrageage, 97 p. 100 des ouvrières récompensées une première fois par de l'eau sucrée reviennent au même endroit pour récolter des carbohydrates. Si lors de leur première sortie elles ont trouvé des protéines, elles ne sont que 72 p. 100 à rechercher une proie au même endroit (Fourcassié et Traniello, 1993, 1994).

La fidélité à la source alimentaire peut s'avérer plus complexe quand les animaux prennent en compte d'autres facteurs que l'abondance ou la présence d'une source. L'état nutritionnel de la société est responsable du comportement des ouvrières de *Camponotus mus* (Josens et Roces, 2000). Des ouvrières soumises au jeûne acceptent plus facilement d'absorber de l'eau sucrée que des ouvrières bien nourries. De plus, elles absorbent à chaque voyage une quantité supérieure de liquide.

Les choix alimentaires renvoient au phénomène de l'empreinte et de l'apprentissage précoce, évoqués précédemment. La réalité de ce processus a été établie par les recherches de Beckers *et al.* (1994). Les ouvrières issues de la fondation d'une reine de *Lasius niger* sont familiarisées dès leur émergence à une odeur d'anis pendant un mois. Après une hibernation de 3 mois, elles gardent une préférence pour cette odeur. Le même entraînement à l'odeur d'anis suivi d'une hibernation identique ne donne aucun résultat positif si la société

est âgée. En d'autres termes, les ouvrières ne répondent pas à l'odeur proposée si elles ne sont pas familiarisées à celle-ci dès leur émergence, pendant la période sensible.

6. Fidélité spatiale à une source alimentaire

Lorsque la source alimentaire est productive pendant de longues périodes, elle peut amener les ouvrières à être fidèles à un emplacement précis, déterminant du même coup l'existence d'une piste régulièrement empruntée. C'est une situation fréquente en milieu tropical, toujours riche en ressources diverses. On a déjà évoqué au début de ce chapitre la fidélité à un secteur particulier des ouvrières à fourrageage individuel appartenant aux espèces *Pachycondyla apicalis*, *Ectatomma ruidum*, ou *Dinoponera gigantea*. La fidélité peut s'exprimer avec des modalités différentes quand les fourmis exploitent un milieu pauvre, comme le sont les déserts. C'est le cas des *Cataglyphis* dont on sait qu'ils fourragent individuellement en s'orientant sur des repères terrestres et astronomiques. Les fourrageuses de *Cataglyphis bicolor* ont une vie de récolteuse très courte puisqu'elle est en moyenne de 8 jours (Wehner *et al.*, 2004). Chaque individu sort du nid en suivant une route particulière. Comme les autres individus font de même, c'est l'ensemble du territoire entourant le nid qui est exploité. La fidélité à un territoire dépend ensuite du succès que rencontre chaque fourrageuse. Si les premières sorties sont fructueuses, l'ouvrière revient dans le même secteur. Sinon, elle dévie de sa route. Comme le temps de fourrageage et la distance parcourue augmentent après les trois premières sorties suite à l'apprentissage de l'environnement, les chances de trouver un secteur riche en proies augmentent aussi. C'est pourquoi la fidélité à un secteur est plus forte à la fin de la vie de la fourrageuse que lors des premières sorties. Le secteur auquel la fourmi est fidèle étant riche en nourriture, le nombre de proies ramenées au nid augmente avec le déroulement du processus de fourrageage. Chez *C. bicolor* qui effectue une trentaine de sorties au cours des 8 jours de sa vie de fourrageuse, le nombre moyen de proies ramenées est de l'ordre de 12. Wehner et ses collaborateurs (2004) font remarquer que la fidélité de plus en plus forte des ouvrières à un territoire particulier permet de diminuer les risques encourus pendant les déplacements, chaque animal évoluant dans un domaine connu. On retrouve la même évolution chez *Pachycondyla apicalis*. Les ouvrières les plus efficaces sont les plus vieilles ; ce sont aussi celles qui vont chasser le plus loin (Fresneau, 1994). Nous ne reviendrons pas sur le cas de diverses espèces (fourmis des bois, moissonneuses, champignonnistes) utilisant de véritables « autoroutes » pour accéder à des sites de nourriture, riches et stables dans le temps.

D'autres travaux, focalisés sur la permanence de la source alimentaire, méritent toutefois d'être rapportés ici. L'attraction exercée par les pucerons sur les ouvrières de fourmis est bien connue. Ebbers et Barrows (1980) montrent que des ouvrières d'un nid de *Camponotus noveboracensis* sélectionnent une colonie de pucerons parmi plusieurs autres et restent fidèles à un même emplacement pendant au moins 10 jours. Les ouvrières de *Camponotus modoc* sont encore plus précises. Non seulement elles sont fidèles pendant 14 jours à une colonie d'aphides, parmi les huit installées sur les branches d'un séquoia, mais elles ne sollicitent que les pucerons confinés dans une aire inférieure à 3 cm² (Tilley et Wood, 1986).

Les granivores exercent une fidélité comparable comme l'a montré Onoyama (1982 *b*) chez *Messor aciculatus*. Crist et MacMahon (1991) ont analysé le mécanisme en offrant à des ouvrières de *Pogonomyrmex occidentalis* des graines appartenant à trois espèces végétales également appréciées. Les graines sont disposées en tas d'une même espèce, à égale distance de la fin d'une piste collective de fourrageage. Lors de sa première récolte, chaque ouvrière choisit une graine sans préférence particulière. Mais à partir du deuxième voyage, il apparaît une forte fidélité au tas visité précédemment. Toujours chez les *Pogonomyrmex*, d'autres modalités expérimentales ont conduit Bernstein (1975) et Hölldobler (1976 *a*) à des résultats comparables. Warburg (1996) retrouve la même fidélité à une source particulière de graines chez une autre granivore, *Messor arenarius* qui fourrage individuellement.

En règle générale, les fourmis montrent une fidélité spatiale proportionnelle à la persistance des sources alimentaires. Les pucerons exploités par les *Lasius*, les fourmis des bois ou encore les *Camponotus* forment en effet des agrégations dont la vie dépasse souvent plusieurs semaines, voire plusieurs mois. De même, les espèces granivores se rendent à des sites alimentaires stables au point de vue spatio-temporel. La fidélité spatiale n'est cependant pas toujours associée à une forte stabilité des ressources. Par exemple, *Ectatomma ruidum* est une espèce individualiste à large régime alimentaire puisqu'elle récolte des proies, mais aussi les sécrétions sucrées des nectaires extrafloraux. Dans la nature des ouvrières marquées sont retrouvées pendant 4 jours sur la même fleur (Passera *et al.*, 1994). Au laboratoire, elles montrent une fidélité à un site offrant du miel pendant 4 à 6 jours (Schatz *et al.*, 1995). Les ouvrières de *Camponotus sericeus* sont fidèles pendant plusieurs semaines, non seulement à un arbre (*Pseudocedrela kotschyi*) particulier de la savane de la Côte d'Ivoire, mais aussi à une feuille particulière porteuses de nectaires extrafloraux (Mody et Linsenmair, 2003).

Ces durées sont souvent plus courtes que celles qui sont relevées pour des espèces s'alimentant sur le miellat des pucerons. Cela pourrait refléter une adaptation à la durée de la source alimentaire, les fleurs ayant une durée de vie assez brève.

La qualité de la source alimentaire est mesurée et prise en compte. Les ouvrières de *Camponotus sericeus* et *C. compressus*, qui recherchent le miellat des pucerons, peuvent abandonner une colonie d'aphides si la production sucrée de ces derniers n'est pas de bonne qualité (Veena et Ganeshaiyah, 1991). Le choix des fourmis est confirmé par des expériences de laboratoire. La charge de liquide sucré ramenée par les fourrageuses de *Camponotus mus* augmente avec la concentration en sucre de l'eau offerte, jusqu'à une limite légèrement supérieure à 40 p. 100. Le volume ingéré diminuera ensuite, sans doute à cause de la viscosité trop forte de la solution (Josens *et al.*, 1998).

La concentration de la source sucrée n'est pas le seul critère déterminant un recrutement. Mailleux *et al.* (2000) offrent à des ouvrières de *Lasius niger* des gouttes d'eau sucrée dont la concentration est fixe, mais dont le volume varie. Chaque ouvrière est caractérisée par sa motivation à absorber un volume déterminé qui ne dépend pas de celui de son jabot. Ce volume pourrait varier selon la demande de la colonie ou la distance qui sépare la source sucrée du nid. Si le volume offert est inférieur à la demande de la fourmi, cette dernière cherche plus longtemps, puis se dirige vers son nid sans laisser de piste. Si le volume offert est supérieur au volume désiré par l'ouvrière, cette dernière trace une piste de recrutement. C'est donc le volume qu'une ouvrière souhaite ingérer qui déterminera le dépôt ou non d'une piste, et par conséquent la fréquentation de la source. Son comportement est identique si elle obtient le volume souhaité en cumulant des petites quantités distribuées par plusieurs sources artificielles. Cette situation mime les conditions naturelles des fourmis qui fréquentent une colonie de pucerons (Mailleux *et al.*, 2003 *b*).

Les sources naturelles de liquides sucrés sont caractérisées par leur abondance, leur qualité, mais aussi leur débit. C'est le cas du nectar fourni par les fleurs ou les nectaires extrafloraux (cf. chapitre 11). La vitesse de production du liquide sucré dépend de la plante. L'importance de cette vitesse a été estimée par un dispositif expérimental mettant en œuvre des seringues délivrant de l'eau sucrée à différents débits (Schilman et Rocés, 2003). Plus le débit des seringues est fort, plus les ouvrières de *Camponotus rufipes* restent longtemps sur l'aire de récolte. Les fourmis mémorisent le débit des sources artificielles. Lorsque l'une de ces sources a fourni une quantité importante d'eau sucrée pendant les

quatre premières visites d'une ouvrière, le temps de séjour de l'ouvrière sera long au cours de la cinquième visite, même si le nourrisseur est tari.

La fidélité à un site alimentaire permet une substantielle économie d'énergie dans le cadre du fourrage, en épargnant aux fourmis des recherches coûteuses. Elle est déterminée par des informations recueillies à la fois dans l'environnement social (le degré d'affamement de la colonie) et dans le milieu physique. La quantité des ressources disponibles, leur qualité, les caractéristiques de leur production sont autant d'éléments d'appréciation qui sont mémorisés en début de fourrage et qui permettent aux ouvrières d'ajuster une réponse optimale à un événement prédictible.

7. Choix du site de nidification

7.1. Fourmis arboricoles et familiarisation

De nombreuses espèces de fourmis sont arboricoles et nidifient dans les arbres de diverses espèces. Le choix de ces fourmis résulte-t-il d'une familiarisation précoce à ces plantes ? Les expériences réalisées par Jaisson (1980) montrent que l'on peut modifier l'environnement préféré par des fourmis à la suite d'un apprentissage précoce. Des ouvrières de *Camponotus vagus* ou de *Formica polyctena* sont élevées dès l'émergence, c'est-à-dire la sortie de leur cocon de nymphose, dans un tube contenant des brins de thym, une plante spontanément évitée par ces fourmis. Vingt à 30 jours plus tard, les ouvrières familiarisées à l'odeur du thym sont amenées à choisir entre deux tubes d'élevage, l'un contenant du thym et l'autre non. La majorité des ouvrières préfèrent le tube contenant du thym. Par contre, la même expérience conduite avec des ouvrières âgées, qui n'ont jamais été au contact du thym, montre qu'elles évitent alors le tube odorant. Il semble bien que la préférence en faveur du thym des jeunes ouvrières soit due à une familiarisation passive et précoce des ouvrières à son odeur.

L'existence d'un conditionnement olfactif est facilitée quand les fourmis ont la possibilité de rencontrer la source odorante dans leur environnement : les ouvrières de *Crematogaster scutellaris* préfèrent après une période d'apprentissage de même durée se diriger vers du thym, plante présente dans leur biotope naturel, que vers de la cannelle (García-Pérez, 1987).

Dans l'état du Quintana Roo au Mexique, la Ponerinae *Pachycondyla villosa* installe ses nids exclusivement dans la Broméliacée épiphyte *Aechmea bracteata*. Dejean (1990) a élevé au laboratoire ces fourmis dans des nids artificiels contenant, soit un fragment de cette plante, soit un fragment d'un autre épiphyte (l'orchidée *Schomburgkia tibicinis*), soit encore dans des nids neu-

tres. Les reines ailées, élevées dans ces conditions, sont placées en situation où elles ont à choisir pour fonder une nouvelle société entre des tubes contenant des fragments des deux épiphytes ou un tube vide. Celles qui ont été élevées avec un fragment de plante s'installent préférentiellement dans un tube contenant le même fragment de plante. Celles élevées dans un nid neutre choisissent aléatoirement le tube où elles fonderont leur société. Les femelles fondatrices marquent donc une préférence pour un site imprégné de l'odeur de la plante avec laquelle elles ont été familiarisées à l'état larvaire et au stade de jeune imago.

Si le facteur environnemental joue un rôle important dans le choix du site de nidification des espèces arboricoles, il ne faut pas mésestimer une composante innée. Quand des ouvrières de la fourmi tisserande sont élevées au laboratoire dans des nids artificiels neutres, elles manifestent un choix spontané pour certains végétaux, bien qu'elles n'aient jamais été en contact avec ces derniers. C'est ainsi qu'une hiérarchie préférentielle leur fait choisir dans l'ordre : un abri fait de feuilles de manguiers, de feuilles d'orangers, de feuilles de goyaviers et enfin de feuilles de cacaoyers. Mais il est possible de contrarier cette hiérarchie innée en élevant la société au contact de l'une de ces plantes. Les jeunes reines ailées, dont la vie larvaire s'est déroulée au contact de l'une d'entre elles choisiront alors un abri réalisé avec des feuilles de cette plante, même si elle ne correspond pas à leur préférence innée (Djiéto-Lordon et Dejean, 1999).

7.2. Fourmis terricoles et appréciation du nid

Lorsque les fourmis nichent dans le sol, le choix du site de nidification est une opération cruciale qui conditionne le succès de la fondation. Beaucoup d'espèces choisissent de fonder leur société sous une pierre comme on l'a vu au chapitre 4. Le soleil chauffe le caillou et la terre sous-jacente beaucoup plus rapidement que le sol avoisinant. Cela permet à la société de produire plus vite ses œufs et d'accroître la vitesse de développement des premières ouvrières. La vitesse à laquelle se développe la société est souvent cruciale dans le cadre de la compétition permanente à laquelle se livrent les espèces. Plus la pierre est grosse et plus la croissance de la nouvelle colonie sera rapide. Plusieurs observations montrent qu'une fourmi banale d'Australie, *Rhytidiponera metallica*, sélectionne effectivement le caillou le plus gros quand on lui en offre le choix. Il semble que ce sont les caractères physiques externes du roc, sa dimension, qui orientent ce choix (Thomas, 2002).

La sélection d'un bon emplacement est une préoccupation encore plus importante chez les espèces à faible ef-

fectif qui nidifient directement à l'intérieur des fentes ou des crevasses des pierres. Ces sociétés, comme celles de *Leptothorax albipennis*, sont amenées à déménager quand la population augmente. Le nouveau gîte sélectionné semble toujours au moins aussi grand que le précédent, ce qui amène à penser que les fourmis peuvent en estimer la surface. Cette impression est confirmée par des expériences de laboratoire utilisant des nids artificiels formés d'une feuille de carton épais coincée entre deux lames de verre. Un évidement pratiqué dans la feuille de carton permet d'obtenir une loge, dont la forme et la dimension sont fixées par l'expérimentateur. Il est facile de provoquer une émigration en exposant les occupants d'un nid à la lumière. Les ouvrières s'installeront pratiquement toujours dans un nouveau nid de taille égale ou supérieure, en évitant un nid plus petit. Par quel mécanisme les ouvrières peuvent-elles ainsi estimer la surface d'un nouveau logement ? On sait que des ouvrières sont chargées de l'exploration des sites potentiels. L'ouvrière éclairieuse, qui a pénétré dans un nouveau nid, s'y déplace de manière sinueuse, dessinant un chemin très embrouillé qui lui permet de balayer toute la surface. Elle explore avec encore plus d'attention la périphérie du nid, allant et venant plusieurs fois le long des parois qui délimitent la cavité. La fourmi éclairieuse se livre toujours à plusieurs visites, deux au moins, du site potentiel. D'autre part, l'éclairieuse dépose une piste chimique pendant ses explorations successives. Une fois le meilleur emplacement repéré, l'éclairieuse qui l'a découvert se livre à des sollicitations de recrutement qui induisent le déménagement. Mallon et Franks (2000) ont eu l'idée de vérifier si le comportement des ouvrières exploratrices ne pouvait pas être assimilé au raisonnement connu sous le nom de « l'aiguille de Buffon ». Selon le naturaliste français, il est possible d'estimer la surface d'un plan délimité par deux droites, à l'aide de deux aiguilles de longueurs S et L qu'on laisse tomber au hasard dans le plan. La surface du plan (\hat{A}) est inversement proportionnelle au nombre d'intersections (N) réalisées entre elles par les deux aiguilles, selon la formule $\hat{A} = 2SL / N$. Les fourmis éclairieuses utilisant l'algorithme de l'aiguille de Buffon pourraient donc mesurer la surface de leur nid comme étant inversement proportionnelle au nombre d'intersections entre les deux pistes chimiques qu'elles ont tracées dans le nid potentiel, au cours de deux visites successives. Étant donné que plusieurs ouvrières se livrent à l'exploration, l'hypothèse ne peut être valide que si chaque fourmi trace une piste chimique individuelle qu'elle peut reconnaître parmi les pistes tracées par ses congénères. Ce postulat, impensable quand la société possède des milliers d'individus, s'est révélé exact pour des espèces à faible nombre d'individus. Nous en avons vu quelques exemples dans le chapitre précédent. Mallon et Franks (2000) ont montré qu'il en est de même chez *Leptotho-*

rax albipennis. Une élaireuse qui effectue sa deuxième inspection y consacre moins de temps qu'à son premier voyage, car elle retrouve les traces chimiques déposées lors de sa première visite. Une obligation de l'algorithme de l'aiguille de Buffon est donc bien remplie : la fourmi élaireuse visite au moins deux fois un gîte potentiel et elle laisse à chaque fois une piste phéromonale personnelle, qu'elle est capable d'identifier. La suite de l'expérimentation nécessite un marquage individuel des fourmis à l'aide de points colorés (figure 8.11). Un enregistrement vidéo montre un ralentissement bref, mais significatif chaque fois que la fourmi croise au cours de sa deuxième exploration la piste laissée au cours du premier voyage. En altérant artificiellement la longueur de la première piste, il a été possible de montrer que les fourmis prennent réellement en compte le nombre d'intersections réalisées. On a donc toutes les raisons de penser que les fourmis estiment la surface de leur nouveau logement en comptabilisant le nombre d'intersections entre les deux pistes tracées au cours de deux explorations successives. Une manière, encore plus empirique, d'utiliser l'algorithme de l'aiguille de Buffon consisterait à maintenir constante la longueur du premier parcours effectué dans un nouveau nid exploré, quelle que soit la dimension de ce nid. Dans ce cas, la formule qui donne la surface d'une aire se simplifie pour devenir $A \sim 1/I$, dans laquelle I représente le nombre d'intersections. Des expériences complémentaires permettent de vérifier qu'effectivement les fourmis exploratrices effectuent un trajet de longueur constante lors de leur premier parcours, et ceci quelle que soit la surface du nid qu'on leur offre (Mugford *et al.*, 2001). La surface du nid devient alors égale à l'inverse du nombre d'intersections entre les deux trajets. En conclusion, les ouvrières de ces petites sociétés semblent parfaitement aptes à estimer la surface d'un gîte potentiel, d'en informer leurs compagnes, et finalement de les inciter à déménager.

Le choix du nid est un bon exemple de contrôle décentralisé tel qu'on en connaît chez les insectes sociaux (voir chapitre 16). La société fonctionne comme une unité apte à traiter l'information et à distribuer des tâches cognitives à une multitude d'ouvrières (Tofts et Franks, 1992). Cette absence de contrôle centralisé se retrouve dans l'étape suivante, le déménagement. Les recherches de Möglich (Möglich *et al.*, 1974 ; Möglich, 1978) poursuivies par celles de Pratt *et al.* (2002) montrent que, comme lors du recrutement alimentaire, un changement adaptatif de stratégie est fréquent chez les fourmis. Environ un tiers de l'effectif des ouvrières de *L. albipennis* sont impliquées activement dans le déménagement. Après avoir choisi le nouveau site de nidification, les ouvrières spécialisées pratiquent des recrutements par tandem. Les ouvrières ainsi recrutées sont actives et se comportent à leur tour en recruteuses



Figure 8.11 ■ *Le choix du nid.* *Leptothorax albipennis* est une espèce dont les nids sont faiblement peuplés. Ses ouvrières sont capables de tracer et de reconnaître des pistes personnelles. Cette possibilité est mise à profit par les ouvrières élaireuses à la recherche d'un nouveau nid. En le visitant plusieurs fois, elles effectuent des parcours successifs, tous de même longueur, qui se recoupent plusieurs fois. Or, il existe une relation mathématique entre le nombre d'intersections, la longueur du trajet et la surface du plan exploré (algorithme dit de « l'aiguille de Buffon »). L'appréciation par les ouvrières du nombre d'intersections leur permet de sélectionner le nid de la surface souhaitée. On peut voir sur la photo des ouvrières marquées de taches de peinture. Elles ont permis aux expérimentateurs d'enregistrer, au moyen d'un caméscope, les trajets individuels des fourmis lors des explorations. © par N. Franks, avec son autorisation.

par tandem faisant des va-et-vient entre l'ancien nid et le nouveau site. Puis la stratégie de recrutement change : les recruteuses s'emparent de leurs congénères et les transportent entre leurs mandibules vers le nouveau site. Le recrutement par tandem permet à la recruteuse d'apprendre le chemin à suivre qui est balisé par des informations chimiques et topographiques. Lorsque le nombre des recrutées atteint un quorum, chacune d'entre elles connaissant parfaitement l'emplacement du nouveau site, elles procéderont à un transport par portage des ouvrières, non spécialisées dans le déménagement. Ces dernières n'ont pas besoin d'apprendre le chemin puisqu'elle ne procéderont à aucun recrutement. Le portage est plus avantageux que le tandem car il requiert moins de temps pour effectuer le parcours. La succession des deux stratégies se justifie pleinement. Le tandem permet d'apprendre aux ouvrières motivées l'emplacement du nouveau nid. Une fois informées, ces dernières accélèrent le déménagement en portant les ouvrières indifférentes au changement de nid. Reste à expliquer comment les ouvrières actives estiment que le moment est venu de changer de stratégie. Il est exclu que ces ouvrières « comptent » le nombre d'ouvrières présentes dans le nouveau site.

Pratt *et al.* (2002) émettent l'hypothèse que chaque fourmi utilise un signal lié à l'importance de la population. Ce pourrait être par exemple la mesure du temps entre leur arrivée dans le site et le premier contact avec un congénère. Ou bien la mesure de l'intervalle moyen entre les rencontres successives avec les ouvrières présentes dans le site. Ces deux paramètres sont bien sûr négativement corrélés à l'importance de la population. Leur efficacité a été aussi suggérée par Gordon et Mehdiabadi (1999).

La facilité avec laquelle on peut amener *Leptothorax albipennis* à déménager a permis de montrer que l'apprentissage chez les fourmis ne se limite pas à un apprentissage individuel comme nous en avons vu des exemples avec les fourmis moissonneuses (Johnson, 1991) ou *Ectatomma ruidum* (Schatz *et al.*, 1994). Des sociétés complètes peuvent améliorer leurs performances collectives quand elles effectuent la même tâche d'une manière répétitive. Quand on fait déménager tous les jours pendant trois jours des sociétés de *L. albipennis*, la durée du phénomène est considérablement diminuée dès le 2^e essai (Langridge *et al.*, 2004). Chacune des trois phases qui constituent le déménagement (découverte du nouveau nid, exploration et mesure de la cavité, transport du couvain) s'effectue plus rapidement dès le 2^e jour ce qui traduit un apprentissage des interactions entre tous les individus impliqués dans le processus. Cette mémoire collective s'efface si le deuxième essai est réalisé tardivement, 6 jours après le premier par exemple. Mais elle persiste

si la période durant laquelle elle n'est pas sollicitée a été précédée d'un renforcement. Des colonies amenées à déménager quatre fois à des intervalles de 24 heures conservent un très bon score si le 5^e déménagement a lieu 6 jours après le 4^e. Les bénéfices tirés d'un tel apprentissage quand la performance collective a été réalisée plusieurs fois sont sans doute importants dans des conditions naturelles, lorsque les sociétés déménagent périodiquement après un délai variable. Pendant l'émigration, la société – et en particulier la reine – est exposée à des prédateurs éventuels. L'apprentissage collectif d'un déménagement rapide améliore la survie de l'espèce.

Les mécanismes qui permettent de s'orienter lors de la recherche de nourriture ou lors du retour au nid, de gérer le temps, de choisir un aliment et de fréquenter un site nourricier, de reconnaître les congénères ou de choisir un nid, soulignent l'importance de l'apprentissage et de la mémoire dans la prise de décision. Les fourmis font preuve d'une certaine maîtrise dans le traitement de l'information. Dans les cas les plus extrêmes, la localisation de sites alimentaires à des heures précises de disponibilité par exemple, elles élaborent des réponses permettant de résoudre un problème posé dans leur environnement. Elles sont capables de transformer, stocker, récupérer et employer les entrées sensorielles. Dès lors, on est en droit d'utiliser le terme de *cognition* pour rendre compte de ces facultés d'apprentissage, de mémoire, de reconnaissance et de représentation de la connaissance.

9

Compétition

La compétition animale peut se définir comme la démarche manifestée par au moins deux individus appartenant à la même espèce (compétition intraspécifique) ou à au moins deux espèces différentes (compétition interspécifique), partageant les mêmes exigences trophiques, pour s'approprier des ressources ou des besoins limités ou pouvant devenir limités (Miller, 1967). C'est la croissance exagérée des populations qui, en limitant les ressources, engendre les phénomènes compétitifs. La croissance est alors freinée, puis arrêtée, supprimant les causes de compétition. Un nouveau cycle de croissance démarre suscitant bientôt à son tour un nouvel épisode d'affrontement. La compétition se présente ainsi sous la forme de cycles autorégulés qui dépendent de la densité des populations (Wilson, 1971 *b*).

Chez les fourmis, le comportement agressif entre membres de sociétés différentes, de même espèce ou non, ne se produit que s'il est lié à la compétition pour occuper un endroit privilégié, essentiellement un site de nourriture ou un site de nidification (Wilson, 1971 *b*). Il n'y a pas d'agression sans interférences. La compétition peut aussi se produire entre membres de la même colonie lorsque les individus sont en conflit à propos de la reproduction (cf. chapitre 5). La compétition est particulièrement sévère quand elle oppose les *fourmis envahissantes* aux espèces locales. Les fourmis envahissantes tentent de conquérir des biotopes très éloignés de leur continent d'origine. Pour y parvenir, elles associent des traits de vie particuliers à des stratégies de conquête originales qui justifient qu'un chapitre particulier leur soit consacré (cf. chapitre 15). Nous n'évoquerons ici que les phénomènes compétitifs qui opposent des espèces locales implantées de longue date dans leur biotope.

L'appropriation d'un emplacement particulier, que ce soit une source de nourriture ou un site de nidification, peut se produire de deux façons différentes (Miller, 1967, 1969). D'une part, elle peut résulter de l'emploi de méthodes brutales qui excluent une espèce du lieu convoité. Les techniques font alors appel à la menace ou aux combats meurtriers. Elle peut aussi ré-

sulter de l'occupation rapide d'un site, privant l'espèce concurrente de toute possibilité de s'en approcher, sans qu'il y ait la moindre agression. Répulsion mutuelle et dominance territoriale suffisent alors à interdire l'accès au site occupé (Wilson, 1971 *a* ; Hölldobler et Wilson, 1990). Seule, une minorité d'espèces de fourmis interfèrent d'une manière compétitive pour s'attribuer des sites convoités, même si l'agressivité est plus répandue chez les invertébrés que chez les vertébrés. Beaucoup plus nombreuses sont les espèces qui évitent toute confrontation, grâce à des comportements moins coûteux : ségrégation temporelle ou spatiale, déménagements, combats ritualisés, stratégies de fourragement différentes...

Si, selon Forel (1921–1923) fortement marqué par l'horreur du premier conflit mondial, le plus grand ennemi de la fourmi est la fourmi, comme celui de l'homme est l'homme, la compétition peut parfois opposer les Formicidae à d'autres taxons qui exploitent les mêmes ressources alimentaires. C'est le cas des petits rongeurs qui recherchent les graines dans le désert de l'Arizona, tout comme les fourmis moissonneuses. Les rongeurs sont éliminés par des pièges sur des surfaces d'environ 1 000 m². Leur retour est interdit par l'installation d'une barrière grillagée. Quant aux fourmis, elles sont éliminées sur des surfaces comparables par l'emploi d'insecticides. Cette exclusion réciproque se traduit par une augmentation de 71 p. 100 du nombre des colonies de fourmis dans les deux ans qui suivent l'installation de la barrière. Si ce sont les fourmis granivores qui sont éliminées, le nombre des rongeurs augmente de 18 p. 100 et leur biomasse de 24 p. 100 dans le même intervalle de temps (Brown et Davidson, 1977 ; Brown *et al.*, 1979). À court terme, la concurrence semble bien exister pour l'accès aux graines. Toutefois, la situation se renverse au fil des ans car les plantes à grosses graines recherchées par les rongeurs prolifèrent en leur absence et remplacent les plantes productrices de petites graines préférées par les fourmis. Les fourmis finissent par pâtir de l'absence des rongeurs à cause d'un déséquilibre induit dans la composition de la flore (Davidson *et al.*, 1984). À plus

long terme, les rongeurs ne sont donc pas des concurrents directs pour les fourmis granivores, mais au contraire facilitent leur développement en favorisant indirectement la pousse des plantes moissonnées par ces dernières.

Bien que n'entrant pas dans cadre de la compétition telle que l'on vient de la définir, on doit évoquer ici le comportement des fourmis prédatrices lorsqu'il s'exerce à l'encontre d'autres fourmis. Le meilleur exemple est à rechercher chez les espèces nomades. Leur comportement de prédation s'exerce avant tout au détriment d'autres fourmis. Il mène à des confrontations sévères quand la cible est une espèce champignoniste dont les nids, comme ceux de son agresseur, peuvent compter des millions d'individus. Leur couvain comprenant 100 000 à 150 000 larves constitue une proie de choix. Les raids souterrains de *Nomamyrmex esenbeckii* (Ecitoninae) contre les sociétés adultes d'*Atta colombica* ou d'*A. cephalotes* ont été étudiés par Powell et Clark (2004). La fourmi nomade utilise toujours ses soldats pour tenter de pénétrer dans le nid de la fourmi champignoniste qui, elle aussi, mobilise au plus vite ses plus grosses ouvrières *major* en conformité avec le polyéthisme de caste. Le combat se déroulant près d'une ouverture du nid d'*Atta*, le terrain d'affrontement est réduit ce qui correspond à la stratégie de la « Linear Law » de la théorie des combats de Lanchester (Franks et Partridge, 1993). La Linear Law prédit que les combats opposent les protagonistes deux à deux, sous forme de duels. L'ardeur des combattants est alors le paramètre déterminant. Si le terrain de bataille est plus étendu, la mêlée est générale. C'est alors le nombre des combattants qui est déterminant. Les observations de Powell et Partridge montrent que les *major* de la champignoniste et les soldats de la légionnaire s'opposent en des duels au cours desquels les premiers utilisent leurs mandibules et les seconds leur aiguillon. La défense des champignonistes est complétée par le recrutement retardé d'ouvrières plus petites qui attaquent les parties vulnérables des soldats légionnaires engagés dans des duels. Il s'agit d'un travail d'équipe au sens où nous l'avons employé au chapitre 6, c'est-à-dire d'individus accomplissant des sous-tâches dans le cadre d'un comportement complexe. Le succès ou l'échec d'un raid dépendent de la vitesse de mobilisation des défenseurs du nid d'*Atta*. Les fourmis légionnaires parviennent à forcer l'entrée du nid deux fois sur trois et s'emparent en moyenne de 60 000 larves. Cette perte représente la moitié ou le tiers du couvain présent. Ajoutée aux centaines d'ouvrières *major* tuées dans l'assaut, cette « saignée » conduit à la mort du nid de la fourmi champignoniste dans les cas extrêmes. Les fourmis nomades sont ainsi les seuls prédateurs capables d'anéantir un nid de fourmis défoliatrices.

1. La compétition pour les ressources et le comportement territorial

La conduite agressive des fourmis est fréquemment associée à un comportement territorial. Selon la définition de Schneirla modifiée par Baroni Urbani (1979), le territoire est une aire qui est occupée pendant une période de temps conséquente par une espèce animale et de laquelle des individus de la même espèce, ou d'autres espèces, sont exclus par des réaction perturbatrices de son propriétaire.

1.1. Interactions agonistiques

1.1.1. Armes chimiques

Les constructions édifiées par les fourmis, surtout lorsqu'elles sont souterraines, constituent une protection habituellement efficace contre les prédateurs et parasites, au moins tant qu'il s'agit d'invertébrés. C'est ce qui explique en partie la longévité remarquable des reines. Mais, la plupart des espèces sont amenées à sortir régulièrement de leur forteresse pour accomplir des tâches liées à la récolte. Les ouvrières deviennent alors plus vulnérables. Leur plus grand ennemi s'avère être les autres fourmis, surtout celles de leur propre espèce, dans le cadre de la compétition pour accéder à la nourriture ou à de nouveaux sites de nidification. Cette nécessité de se défendre, non seulement au niveau individuel, mais aussi au niveau collectif, est la cause évolutive de la différenciation de mécanismes de combats élaborés. Le polymorphisme de caste a conduit chez plusieurs espèces à l'individualisation de soldats ou d'ouvrières *major* dotés de mandibules redoutables.

L'évolution a aussi porté à un haut degré de sophistication l'utilisation de l'armement chimique. Comme chez les autres hyménoptères aculéates, l'aiguillon des fourmis a perdu sa fonction originelle — un organe de ponte — pour devenir une arme de combat chez une minorité d'espèces. Chez plusieurs d'entre elles, cette arme est utilisée non seulement lors des conflits opposant des individus en compétition pour l'accès à des ressources limitées ou pour défendre des territoires, mais également lors de la capture de proies ou la défense contre des prédateurs (Buschinger et Maschwitz, 1984).

Parmi les sous-familles les mieux pourvues l'aiguillon est resté fonctionnel chez les pseudomyrmécines, les dorylines, les cérapachyines, les ponéromorphes et les myrmicines. L'appareil vulnérant est formé de deux lancettes creusées en gouttière qui peuvent coulisser l'une par rapport à l'autre. L'ensemble forme un tube qui permet d'injecter le venin. La glande à poison est formée de deux tubes sécréteurs, d'un réservoir et d'un canalicule qui permet au venin de s'écouler dans l'appareil vulnérant (figure 7.9). Annexée à l'aiguillon,

on trouve la glande de Dufour ainsi que cela a été signalé précédemment. Le venin est généralement formé d'un mélange très concentré d'enzymes de nature protéolytique, en solution aqueuse. Il n'est qu'une production parmi d'autres de la glande à poison, dont on a vu le rôle dans l'élaboration des phéromones de piste, d'alarme ou sexuelles. Sa fonction première est bien sûr de tuer les proies qui sont alors ramenées au nid. Ce comportement n'est pas sans danger pour la colonie car divers pathogènes peuvent être introduits par la même occasion. C'est pourquoi le venin a aussi des propriétés antibactériennes. Chez la fourmi de feu, ce sont les alcaloïdes qu'il contient qui ont un effet négatif sur la croissance des bactéries Gram positives et Gram négatives (Jouvenaz *et al.*, 1972). Le venin de la Ponerinae *Pachycondyla goeldii* contient des peptides inconnus ailleurs, appelés les ponéricines (Orivel *et al.*, 2001 *a*). Ces substances ont des propriétés hémolytiques puisqu'elles détruisent les érythrocytes des vertébrés, mais aussi insecticides et antimicrobiennes. Les proies sont ainsi aseptisées.

La puissance du venin peut être parfois limitée, plongeant la capture dans une léthargie irréversible. Ce mécanisme permet de stocker des proies qui restent vivantes. Les ouvrières de *Cerapachys turneri* peuvent conserver ainsi des larves de *Pheidole* pendant plus de deux mois (Hölldobler, 1982). Les *Cerapachys* sont des fourmis qui manifestent le syndrome des fourmis nomades. Leurs ouvrières sortent du nid pendant une phase de fourragement, au cours de laquelle elles capturent en les piquant les larves d'autres fourmis. Ces larves serviront de nourriture aux *Cerapachys* et en particulier à leurs larves produites d'une manière phasique. La possibilité de maintenir les proies vivantes, dont on peut voir bouger les mandibules, doit sans doute permettre d'ajuster les activités de fourragement aux besoins de la société. *Metapone madagascariensis* est une fourmi rare de Madagascar. Elle nidifie dans des morceaux de bois jouxtant les galeries d'un termite endémique à l'île, *Cryptotermes kirbyi*, qui semble être sa seule nourriture (Hölldobler *et al.*, 2002 *a*). Les termites sont chassés sans manifester la moindre tentative de fuite. Peut-être les hydrocarbures cuticulaires des fourmis miment-ils ceux des termites ? Après avoir été saisis, les termites sont piqués 3 à 11 fois jusqu'à ce qu'ils soient immobilisés. Ramenés au nid, ils sont placés dans la chambre à couvain où ils serviront de nourriture aux larves. Le léger tremblement de leurs tarses révèle qu'ils sont paralysés mais vivants, pendant au moins onze jours. Leur capture comportant une part de hasard, la possibilité de pouvoir les stocker plusieurs jours sans risque de détérioration est adaptative (Hölldobler *et al.*, 2002 *a*). Les ponéromorphes *Harpegnathos saltator* et *Leptogenys chinensis* sont aussi capables de conserver des captures piquées pendant

plusieurs jours. On sait que les ponéromorphes ne peuvent stocker de la nourriture liquide dans leur jabot et qu'elles ne pratiquent pas la trophallaxie. La faculté de garder vivants des arthropodes paralysés permet une autre forme de stockage, analogue à celui pratiqué par leurs lointains ancêtres aculéates non sociaux (Maschwitz *et al.*, 1979).

Tout en conservant sa fonction d'arme de combat, l'aiguillon peut parfois perdre sa faculté de pénétration. Les lancettes s'élargissent pour devenir des outils d'application. Le venin est alors étalé à la surface de l'intrus. L'exemple le mieux connu est celui de la fourmi du pharaon, *Monomorium pharaonis*, dont le venin riche en alcaloïdes agit comme un insecticide. C'est aussi le cas chez plusieurs espèces de *Tetraponera* (Braekman *et al.*, 1987 ; Merlin *et al.*, 1988). Chez l'espèce africaine *Myrmicaria opaciventris*, les lancettes sont élargies en forme de spatule. Après avoir saisi sa proie avec ses mandibules, l'ouvrière la soulève et repliant son abdomen elle étale le venin riche en alcaloïdes (Kenne *et al.*, 2000). Chez les formicines, l'appareil venimeux est totalement transformé puisque l'aiguillon a disparu. La glande à poison elle-même est modifiée et les *Formica* ou les *Polyrhachis* appliquent ou pulvérisent sur l'adversaire de l'acide formique, dont la pénétration à travers la cuticule est facilitée par la sécrétion lipophile de la glande de Dufour.

En plus de l'injection ou de l'application, le venin peut être simplement déposé au sol. On trouve beaucoup de Ponerinae du genre *Pachycondyla* dans l'Asie du Sud-Est. Ces fourmis sont capables d'infliger de douloureuses piqûres à l'homme dont l'effet dure plusieurs heures. Bien sûr, elles piquent aussi des arthropodes, mais utilisent une stratégie différente quand elles sont opposées à un compétiteur de petite taille. Lorsqu'elle est attaquée par une petite fourmi du genre *Pheidole* ou quand elle est maintenue par des pinces, l'ouvrière de *Pachycondyla tridentata* expulse par l'extrémité de l'abdomen des filaments mousseux d'un diamètre de 0,5 mm qui peuvent atteindre plus de 10 cm de long (*figure 9.1*). Cette sécrétion forme aussi des boules écumeuses qui recouvrent totalement l'intrus. Il s'agit du venin qui prend cet aspect spumeux quand les protéines qu'il contient sont mises au contact de l'air. Les fourmis agressives qui viennent au contact de la sécrétion interrompent immédiatement leur assaut, engluées dans la substance mousseuse. La glande à poison de ce *Pachycondyla* étant de grande taille, le phénomène est répétitif. La même ouvrière est ainsi capable d'émettre jusqu'à 20 fois de suite des filaments visqueux pour repousser de petits arthropodes se déplaçant rapidement. Il s'agit d'une défense purement mécanique, l'usage de l'aiguillon, dont l'effet est mortel, étant réservé aux ennemis de grande taille (Maschwitz *et al.* (1981).

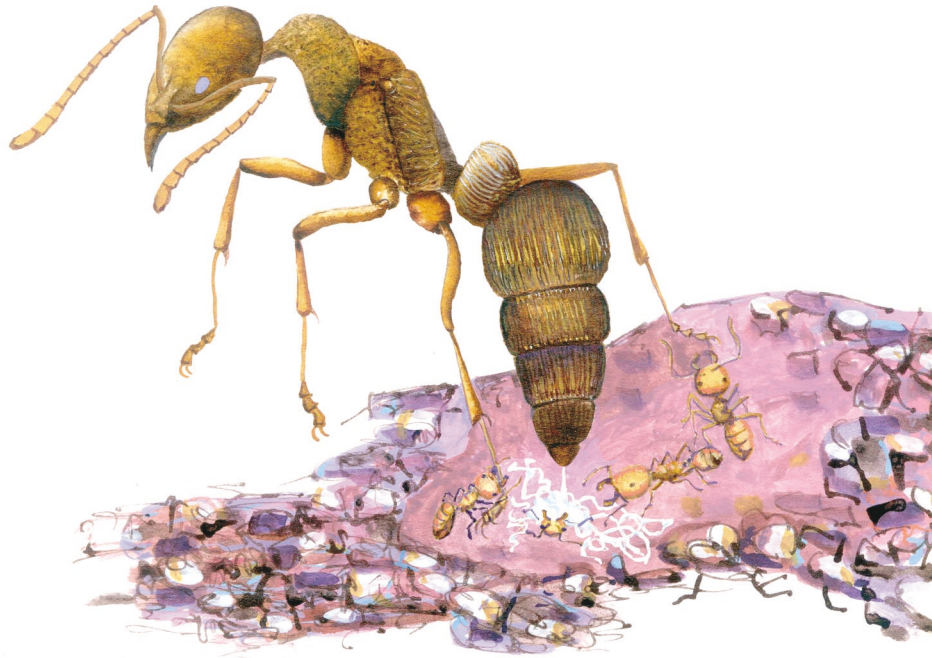


Figure 9.1 ■ Une arme chimique particulière. Lorsque les ouvrières des grosses Ponerinae *Pachycondyla tridentata* sont confrontées à des compétiteurs de petite taille, elles n'utilisent pas leur dard. Elles émettent par l'extrémité de l'aiguillon un venin, dont les protéines qu'il contient prennent un aspect spumeux au contact de l'air. L'adversaire, ici ce sont des fourmis du genre *Pheidole*, englué dans les filaments, est neutralisé. Dessiné d'après Maschwitz U. *et al.*, 1981. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 9 : 79–81.

La piqûre des espèces qui ont conservé un aiguillon vulnérant est paralysante et mortelle pour les invertébrés chassés par les fourmis. Pour l'homme ou les grands mammifères, les effets sont variables, mais à quelques exceptions près rarement préoccupants. On verra plus loin au chapitre 11 que les fourmis associées à un arbre myrmécophyte sont redoutables et font fuir des singes. La piqûre des grosses ponéromorphes ou des pseudomyrmécines est douloureuse. Celle de *Paraponera clavata* peut tuer une souris. La douleur persiste plusieurs heures puisque cette fourmi est appelée en Amérique de Sud la « hormiga 24 horas ». Elle est utilisée par certaines ethnies lors des cérémonies d'initiation marquant le passage des jeunes gens à l'âge adulte (Lachaud, com. personnelle). *Pachycondyla senaarensis* fait partie des espèces envahissantes que l'on rencontre dans les centres urbains des Émirats Arabes Unis. Sa piqûre est redoutée car elle entraîne des réactions anaphylactiques (Guerin *et al.*, 1995). En Australie, la piqûre des *Myrmecia* (les fourmis *bull-dog*) qui atteignent 20 mm de long peut s'avérer fatale. Une étude portant sur une période de 20 ans a recensé six décès dus de manière certaine à la piqûre d'une seule *Myrmecia*. Les victimes présentaient toutes un antécé-

dent allergique au venin de ces fourmis, aggravé par l'existence de problèmes cardio-pulmonaires (McGain et Winkel, 2002).

La piqûre de la fourmi de feu, une espèce largement répandue dans les états du sud des États-Unis, mérite une mention spéciale. L'ouvrière a besoin d'un point d'appui pour faire pénétrer son aiguillon dans la peau humaine. Elle mord sa victime et, en se maintenant ainsi par les mandibules, elle tourne autour de sa position d'ancrage en infligeant trois ou quatre piqûres distribuées circulairement. À la différence du venin de la plupart des fourmis piqueuses, celui de *Solenopsis invicta* comprend environ 95 p. 100 d'alcaloïdes dont 99 p. 100 de pipéridines. La douleur, semblable à une brûlure d'où le nom de fourmi de feu donné à cette espèce, dure plusieurs minutes. Les alcaloïdes sont responsables de la formation d'une pustule purulente de 2 à 4 mm de diamètre (*figure 9.2*). Après quelques heures, la pustule est entourée d'un anneau érythémateux. Elle persiste une dizaine de jours tandis qu'une croûte se forme, le tout accompagné d'intenses démangeaisons. Le grattage de l'induration provoque souvent une infection secondaire. Mais le plus dangereux est dû à la



Figure 9.2 ■ La piqûre de la fourmi de feu. *Solenopsis invicta*, commune dans le sud des États-Unis, inflige des piqûres très douloureuses, évoquant une brûlure. En réaction aux alcaloïdes qui constituent la plus grande partie du venin, des pustules entourées d'un anneau érythémateux se développent en quelques heures. Elles persistent une dizaine de jours et engendrent un prurit intense. © par R. Vander Meer avec son autorisation.

fraction protéique du venin. Bien que constituant seulement 0,1 p. 100 du poids du poison, ces protéines contiennent des substances allergisantes qui peuvent déclencher des allergies plus ou moins sévères, allant jusqu'à des réponses anaphylactiques. On estime la mortalité due à ces hyperallergies à une centaine de cas par an. Comme environ 10 p. 100 des personnes piquées manifestent des réactions allergiques, on imagine la crainte suscitée par ces fourmis. Même les piqûres banales, surtout si elles sont nombreuses, justifient un traitement médical, si bien que l'on pense que 67 000 à 85 000 patients sont amenés à consulter chaque année dans la région infestée. Les piqûres multiples atteignent parfois un niveau inquiétant. Par exemple un individu

victime d'une crise d'épilepsie, une personne âgée dans une maison de retraite, un accidenté de la route éjecté sur le bas-côté, un campeur au sommeil particulièrement lourd ou encore un ivrogne confondant un nid avec un oreiller peut présenter jusqu'à 5 000 piqûres ! (Adams, 1986 ; Reschly *et al.*, 2000 ; deShazo *et al.*, 2004).

Chez la plupart des espèces disposant d'un aiguillon fonctionnel, l'ouvrière retire sans peine le dard de sa victime et peut tuer de nouvelles proies et contribuer à nouveau à la défense de sa société. *Ectatomma ruidum* est ainsi capable de neutraliser une trentaine de victimes avant d'épuiser le contenu de sa glande à venin (Schatz, 1997). On connaît toutefois quelques espèces dont les lancettes de l'aiguillon sont porteuses de barbules analogues à celles trouvées sur le dard de l'abeille. Il s'agit de fourmis moissonneuses du genre *Pogonomyrmex* et en particulier de *P. comanche* (Hermann, 1971). Lorsque ces ouvrières piquent un intrus le sens de l'implantation des barbules n'empêche en rien la pénétration du dard. Par contre, et spécialement lorsque la victime est un vertébré dont la peau est épaisse, il leur est impossible de retirer les lancettes. L'appareil vulnérant reste fiché dans la peau, entraînant à la fois une partie de la chaîne nerveuse et la glande à venin qui se décharge complètement. Ce mécanisme, fatal à l'ouvrière, constitue un acte altruiste qui se révèle avantageux pour la colonie car la victime subit une envenimation sévère. Il est intéressant de remarquer que l'autotomie de l'appareil vulnérant est connue seulement chez des fourmis moissonneuses. Or, le nid de ces espèces constitue une cible de choix pour des petits rongeurs capables de fouiller le sol à la recherche des greniers. La piqûre, suivie de la perte d'une seule ouvrière, peut être suffisante pour arrêter le pillard, d'autant plus que le venin de ces fourmis granivores est hautement toxique chez les vertébrés.

L'armement chimique peut être rendu plus complexe par l'utilisation de deux glandes productrices de substances de défense. Quand on approche d'une colonne de *Crematogaster scutellaris*, les ouvrières redressent vivement à la verticale leur abdomen en une posture de menace. On peut voir alors perler à l'extrémité d'un aiguillon non vulnérant une goutte de sécrétion (figure 9.3). Cette sécrétion a une origine double (Pasteels *et al.*, 1989). Elle contient un mélange d'acétates issus de la glande de Dufour hypertrophiée et d'un acétate estérase accompagné d'un alcool oxydase qui proviennent de la glande à poison. Tant que ces substances sont séparées elles n'ont aucune action biologique. Mais leur mélange au cours de l'émission déclenche une série de réactions chimiques. L'estérase transforme les acétates en alcools. Ces derniers sont à leur tour transformés en aldéhydes toxiques sous l'action de l'oxydase. La réac-



Figure 9.3 ■ L'alarme et la défense chez *Crematogaster scutellaris*. Cette espèce arboricole méditerranéenne possède un aiguillon non vulnérant. Quand elle est inquiétée, l'ouvrière dresse son abdomen et fait sourdre une goutte de venin à l'extrémité du dard. Ce venin, originaire à la fois de la glande de Dufour et de la glande à poison, a un effet double. L'acide acétique qu'il contient alarme les congénères tandis que des aldéhydes empoisonnent les intrus par contact. © par S. Aron.

tion libre de l'acide acétique qui fonctionne comme une phéromone d'alarme en recrutant et en excitant des congénères. L'aiguillon n'étant pas vulnérant, l'ouvrière applique la goutte contenant les aldéhydes sur la cuticule de l'intrus. La sécrétion agit immédiatement comme un répulsif de contact qui fait fuir l'assaillant. Mais son effet se révèle également toxique à plus long terme. L'individu touché meurt après 24 à 48 heures (Marlier *et al.*, 2004).

Des espèces du sud-est asiatique ont un comportement plus complexe (Attygalle *et al.*, 1989). Comme la plupart des fourmis, *Crematogaster deformis* et *C. inflata* possèdent des glandes métapleurales situées sur le troisième segment de leur thorax. La sécrétion des glandes métapleurales est connue pour ses propriétés antibactériennes qui contribuent à maintenir la colonie dans un bon état sanitaire (cf. chapitre 12). Chez ces fourmis asiatiques, les glandes métapleurales sont hypertrophiées et jouent un second rôle. En saisissant une ouvrière avec des pinces, on peut voir à l'œil nu de grosses gouttes sourdre de l'orifice de ces glandes (figure 9.4). La sécrétion a une odeur de goudron perceptible par un nez humain. Elle contient des composés phénoliques rares. Le 3-propylphénol, par exemple, se trouve dans l'urine des buffles africains et attire la mouche tsé-tsé qui attaque ces bovidés. Lorsqu'on fait combattre des ouvrières de *C. deformis* contre des ouvrières de la fourmi tisserande asiatique *Oecophylla smaragdina*, le

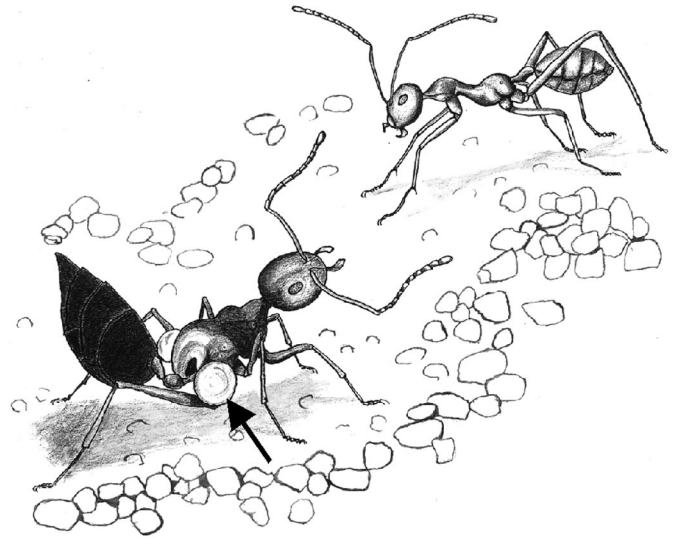


Figure 9.4 ■ Des glandes métapleurales répulsives. *Crematogaster deformis* est une espèce asiatique qui utilise son aiguillon pour assurer sa défense. Si son adversaire est coriace, comme ici une ouvrière d'*Oecophylla smaragdina*, elle fait en outre saillir ses glandes métapleurales (marquées par la flèche) qui émettent une sécrétion répulsive.

Crematogaster utilise d'abord le contenu de sa glande de Dufour. Mais s'il est saisi par une patte, il émet le contenu des glandes métapleurales, ce qui déclenche immédiatement la fuite de son agresseur. L'utilisation des glandes métapleurales est sans doute à rapprocher d'une particularité anatomique. Le pétiole, près duquel elles sont positionnées, est une région fragile, facilement sectionnée d'un coup de mandibule. De nombreux *Crematogaster* possèdent des épines acérées à l'arrière de leur thorax qui rendent l'approche du pétiole dangereux. Ces *Crematogaster* ont des glandes métapleurales réduites, utilisées seulement dans leur fonction hygiénique. Seuls les *Crematogaster* dépourvus d'épines métathoraciques possèdent des glandes métapleurales hypertrophiées, qui sont utilisées comme une arme répulsive. Ces fourmis ont donc une défense chimique double : une sécrétion insecticide délivrée par la glande de Dufour et un produit répulsif produit par les glandes métapleurales.

Après les glandes de l'appareil venimeux et les glandes thoraciques, une troisième catégorie de glandes peut être utilisée dans la défense chimique. Il s'agit des glandes mandibulaires dont on connaît la fonction dans la libération de phéromones d'alarme. Chez les espèces du complexe *Camponotus cylindricus* elles sont hypertrophiées (Maschwitz et Maschwitz, 1974). Non seulement elles occupent la majeure partie de la tête, mais les deux tubes épais qui les constituent courent le long

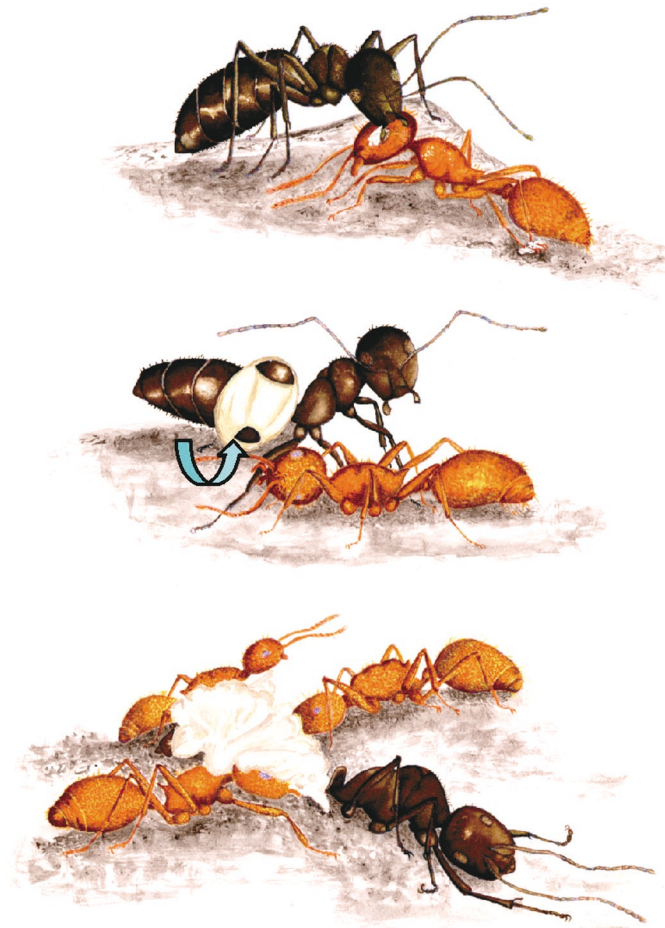


Figure 9.5 ■ Une fourmi kamikaze. Les glandes mandibulaires de *Camponotus saundersi* sont hypertrophiées et s'étendent jusque dans l'abdomen. En cas de menace l'ouvrière peut contracter son abdomen, ce qui fait saillir la partie de la glande mandibulaire (marquée par la flèche bleue) logée dans l'abdomen. Ce dernier explose et libère le contenu des glandes mandibulaires. Ce comportement altruiste entraîne la perte de l'individu, mais immobilise des intrus, empêtrés dans la sécrétion.

du corps de la fourmi pour atteindre l'extrémité de l'abdomen. Dans le sud-est asiatique, ces *Camponotus* sont souvent confrontés aux fourmis tisserandes *Oecophylla smaragdina* dans des combats territoriaux. Les glandes mandibulaires de *C. saundersi* contiennent une sécrétion d'un blanc jaunâtre, épaisse, que les ouvrières déversent sur l'adversaire pendant le combat. Empêtré dans ce liquide gluant, l'ennemi se trouve immobilisé. Mais les combattantes ne se contentent pas d'en décharger le contenu par les ouvertures naturelles situées à la base des mandibules. Si la lutte devient intense, l'ouvrière peut contracter brutalement son abdomen qui explose au niveau des membranes intersegmentaires (figure 9.5). Le contenu des tubes glandulaires est alors

projeté sur l'adversaire qui est littéralement englué. L'intrus ne survit pas à cet acte altruiste. L'analyse révèle la présence de composés aromatiques dérivés de polyacétates joints à des monoterpènes acycliques encore jamais trouvés chez des insectes (Jones *et al.*, 2004). Les composés aromatiques ont un effet corrosif et irritant. La sécrétion est rendue gluante par l'adjonction de substances aliphatiques comme l'octadécanol, présentes également dans les glandes mandibulaires. Il faut noter aussi que ces énormes glandes prennent des couleurs vives, allant du blanc au jaune éclatant grâce à la présence de cétones phénoliques. Ces couleurs aposématiques sont visibles à travers l'abdomen et jouent sans doute un rôle dissuasif à l'égard d'autres fourmis ou même d'oiseaux et de lézards (Maschwitz et Maschwitz, 1974). L'efficacité des couleurs avertisseuses est sans doute augmentée par la démarche des camponotes qui se déplacent l'abdomen relevé lorsqu'ils sont menacés.

La défense chimique n'est pas obligatoirement liée à la production d'une glande exocrine. Chez les fourmis bull-dogs australiennes *Myrmecia gulosa*, elle est liée à un système immunitaire. La contamination par des souches d'*Escherichia coli* amène l'hémolymphe de la fourmi à produire des peptides antibactériens (Mackintosh *et al.*, 1998).

1.1.2. Conduites agressives

La conduite agressive des fourmis est très souvent associée à un comportement territorial qui se déroule aux frontières du territoire occupé. Le comportement territorial se manifeste par la mise en place de barrières répulsives, l'adoption de postures de menace ou des agressions. La lutte territoriale est bien illustrée par le comportement d'une espèce australienne, *Iridomyrmex purpureus*. Une cartographie minutieuse montre ainsi qu'un biotope de 40 hectares est divisé en 27 territoires de surfaces sensiblement identiques, chacun occupé par une société mature. Les combats sont fréquents et violents aux frontières de ces territoires (Greenslade, 1975).

La fourmi qui permet le plus facilement l'observation de combats violents et meurtriers est certainement la fourmi des trottoirs, *Tetramorium caespitum*. Cette espèce est distribuée dans toutes les régions tempérées du monde. Il n'est pas rare de voir des masses compactes et grouillantes de ces fourmis noires en découdre pendant des heures sur un bord de trottoir ou un coin de pelouse en pleine ville. Quant le combat cesse des milliers de cadavres entremêlés jonchent le sol. Ces batailles féroces se produisent en fin d'été, quand les sociétés ont des besoins nutritionnels accrus pour élever leurs sexués (Brian *et al.*, 1967).

Les batailles peuvent avoir pour but la conquête d'une source de nourriture. *Myrmica laevinodis* est très active dans sa recherche alimentaire. Une source d'eau sucrée est découverte très vite et, grâce à un recrutement efficace, des dizaines d'ouvrières entourent la source convoitée. Des ouvrières de *Lasius niger*, qui sont très agressives, trouvent la source à leur tour. Bien qu'inférieures numériquement, les ouvrières de *Lasius* vont s'en emparer en utilisant une stratégie qui leur permet de compenser leur faible nombre. Une ouvrière *Lasius* tire une *Myrmica* par les pattes ou les antennes pour la séparer du groupe. Cinq ou six *Lasius* se jettent alors sur la *Myrmica* ainsi isolée. Arrosée de venin, elle ne tarde pas à mourir. La tactique est répétée jusqu'à l'exclusion de toutes les *Myrmica*, les *Lasius* s'emparant alors de la source (Czechowski, 1985).

Les batailles intraspécifiques sont fréquentes chez les fourmis des bois. La hiérarchie qui s'établit est fondée sur les différences de structures relevées entre les colonies et le nombre de fourrageuses (Savolainen et Vepsäläinen, 1988). Dans le Jura suisse, l'agressivité est permanente entre les nids de la super-colonie de *Formica paralugubris* et ceux des petites colonies périphériques (Cherix et Gris, 1978). Chez *Formica polyctena*, Mabelis et van Roosmalen (1977) ont montré que les cadavres des victimes sont ramenés dans le nid du vainqueur pour y être dévorés. Les batailles seraient alors une méthode destinée à obtenir des proies, surtout pendant les périodes de disette. Il existe aussi des « combats de printemps », qui se terminent par l'extermination de l'une des deux sociétés. Ils sont interprétés par de Bruyn et Mabelis (1972) comme concourant à la mise en place du territoire annuel, établi en sortie d'hibernation et qui sera exploité pendant toute la saison. Une fois le territoire défini, les combats deviennent rares tant que les ressources trophiques restent abondantes. Dans les forêts finlandaises, les sociétés polygynes et polydomiques de *Formica aquilonia* sont espacées d'une cinquantaine de mètres. Leurs membres opposés expérimentalement dans une petite enceinte ne s'agressent pas ou peu. Les ressources procurées par les pucerons des sapins sont suffisantes pour éviter tout conflit. Mais si les arbres sont abattus, faisant disparaître les homoptères trophobiontes, l'intensité des combats est multipliée par un facteur 10 (Sorvari et Hakkarainen, 2004). Les agressions sont déclenchées par une compétition intraspécifique pour accéder aux rares ressources subsistantes. Lorsque les fourmis sont des espèces arboricoles, le territoire devient plus complexe par l'ajout d'une troisième dimension à l'espace exploité. Les fourmis arboricoles sont bien représentées dans les forêts tropicales humides où elles occupent la canopée. On les trouve aussi dans les plantations, en particulier celles de cacaoyers. Elles s'y dis-

tribuent de façon fragmentaire, conduisant à ce que l'on a appelé des « mosaïques de fourmis » (Majer, 1972 ; Leston, 1978). Ces fourmis arboricoles sont très fortement territoriales. Elles occupent plusieurs nids répartis sur un même arbre ou plusieurs arbres voisins, selon un arrangement polydomique déjà évoqué au chapitre 3. Il s'agit le plus souvent d'espèces monogynes. Les territoires, appartenant à des sociétés différentes de la même espèce ou à des espèces différentes, sont séparés par d'étroits couloirs vides de fourmis que l'on peut assimiler à des « no ants' land » (Delabie *et al.*, 1991 ; Adams, 1994 ; Dejean et Corbara, 2003).

Les espèces dominantes des mosaïques de fourmis forment des colonies extrêmement peuplées, comprenant des centaines de milliers ou des millions d'individus très agressifs. Dans l'Ancien-Monde, l'exemple le plus typique est celui de la fourmi tisserande *Oecophylla longinoda* (Hölldobler et Wilson, 1978 ; Hölldobler et Lumsden, 1980). On a déjà évoqué cette espèce arboricole, qui occupe plusieurs arbres dans lesquels elle construit de nombreux nids faits de feuilles réunies par un tissu de soie. Le choix d'un territoire qui peut occuper 1 500 m² semble déterminé par sa richesse alimentaire. Les fourmis tisserandes recherchent particulièrement les arbres porteurs de nombreux nectaires extrafloraux ainsi que des colonies d'homoptères. Elles se nourrissent aussi de proies qu'elles capturent dans le feuillage et au sol. Protéines et carbohydrates doivent être suffisamment abondants pour fournir aux ouvrières l'énergie nécessaire à la défense de leur territoire (Giberneau et Dejean, 2001). Les frontières sont défendues par des ouvrières *major* qui stationnent dans des « casernes » où elles montent une garde vigilante. Les combats sont fréquents contre les patrouilleuses de nids voisins qui cherchent à agrandir leur domaine de chasse. Ils ne sont pas coûteux puisque les casernes abritent des ouvrières *major* souvent mutilées par l'âge, dépourvues de corps gras, ce qui indique qu'elles sont en fin de vie. (Hölldobler, 1983). Les frontières, mais aussi l'ensemble du territoire sont balisés par de larges gouttes brunes. Ces dépôts issus du rectum durcissent et forment des taches convexes, persistantes sur le feuillage. Ils contiennent une véritable *phéromone territoriale* puisque les ouvrières sont capables de distinguer leur production de celle d'une société étrangère (Beugnon et Dejean, 1991, 1992). Les ouvrières inspectent longuement les marques inconnues, manifestant une répulsion ou prenant une posture agressive à leur contact. Lorsqu'une ouvrière étrangère s'aventure sur le territoire ainsi marqué par la société propriétaire, sa rencontre avec un garde résidant déclenche des postures d'intimidation (*figure 9.6*). Les deux protagonistes dressent leur abdomen à la verticale, ouvrent leurs mandibules en une attitude de



Figure 9.6 ■ *La guerre des fourmis.* Les fourmis tisserandes du genre *Oecophylla* sont territoriales. Elles n'acceptent aucun intrus sur les arbres où elles construisent leurs nids faits de feuilles réunies par un tissu de soie. Lorsqu'un intrus, souvent une ouvrière tisserande d'une autre société, s'aventure en territoire ennemi, il est détecté par une ouvrière gardienne qui loge dans des nids-casernes, proches de la frontière territoriale. Les deux protagonistes se font face, l'abdomen relevé. Ils se dressent sur leurs pattes et tournent l'un autour de l'autre, les mandibules largement ouvertes, en un comportement de menace. L'affrontement se poursuit par la saisie d'une antenne, d'une patte, ou comme ici, des mandibules. De tels conflits se terminent habituellement par des blessures ou la mort. Redessiné d'après Hölldobler H. et Wilson E.O., 1978. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3 : 19–60.

menace et tournent l'un autour de l'autre en raidissant leurs pattes, comme des danseurs faisant des points. Ils finissent par « s'empoigner » par les mandibules, ou se saisir d'une antenne ou d'une patte. Si la bataille implique plusieurs individus il arrive souvent que la fourmi résidente échoue à saisir l'ennemi. Elle le poursuit en laissant traîner l'extrémité de son abdomen sur le sol, ce qui expose une glande sternale abdominale. Ce comportement libère une *phéromone de recrutement à courte distance* qui dirige d'autres fourmis gardiennes vers l'intruse. Si l'attaque étrangère est importante, quelques ouvrières résidentes retournent vers le nid-caserne en émettant une autre phéromone de recrutement. Cette fois, c'est la pointe de l'abdomen qui touche le sol, libérant une *phéromone de recrutement à longue distance* provenant de la glande rectale, qui fait saillie à l'extérieur et repose sur un chariot constitué par les longs poils raides entourant l'anus. Cette dernière phéromone déclenche une sortie massive des ouvrières de leur nid qui se précipitent vers le champ de bataille (Hölldobler et Wilson, 1978). Les fourmis intruses seront agrippées puis dépecées, les morceaux étant ramenés vers le nid où ils seront dévo-

rés. Les phéromones de recrutement atteignent une sophistication extrême chez la fourmi tisserande, puisqu'aux deux phéromones impliquées dans l'agression, il faut ajouter trois autres phéromones utilisées pour le recrutement alimentaire, le recrutement vers un nouveau territoire ou encore le déménagement.

Les fourmis dominantes de la mosaïque peuvent tolérer des espèces non dominantes dont les sociétés ne dépassent pas quelques centaines d'individus. Elles tolèrent aussi des espèces plus populeuses qui peuvent occuper la couronne entière d'un arbre et en éliminer parfois l'espèce dominante. Ces fourmis sont qualifiées de sub-dominantes (Majer, 1976 ; Dejean et Corbara, 2003).

Plusieurs espèces dominantes peuvent se partager un même biotope. Ces espèces co-dominantes forment alors une mosaïque de plusieurs territoires contigus, âprement défendus contre toute intrusion. C'est ainsi que des colonies polydomiques d'*Azteca trigona*, *A. instabilis* et *Crematogaster brevispinosa* occupent les arbres d'une mangrove de Panama (Adams, 1990, 1994). Les territoires adjacents sont séparés par des couloirs larges de 0,1 à 5 m. Comme chez les fourmis tisserandes, les frontières des *Azteca* sont surveillées par des ouvrières *major*. La comparaison est valable également pour les stratégies de communication. Il existe une phéromone de recrutement à court rayon d'action, émise par la glande pygidiale. Une autre phéromone de recrutement, déposée le long des pistes, agit à longue distance puisqu'elle est capable d'attirer en quelques minutes des centaines d'ouvrières stationnées à plusieurs mètres. Cette dernière phéromone est émise par la glande de Pavan, les *Azteca* étant des Dolichoderinae. À la différence des fourmis tisserandes, les *Azteca* ne marquent pas leur territoire. Le gardiennage est donc continu. Les fourmis sondent fréquemment la défense de leurs voisines. Les conquêtes ou les retraites résultent de l'estimation de l'importance de la société frontalière. La colonie la plus faible numériquement cède habituellement le terrain (Adams, 1990). Le remodelage des mosaïques de fourmis est donc permanent. Malgré cette dernière différence, fourmis tisserandes de l'Ancien-Monde et *Azteca* du Nouveau-Monde ont développé une stratégie d'occupation du territoire tout à fait semblable. Cette évolution s'est réalisée de manière indépendante puisque les *Oecophylla* sont des Formicinae et les *Azteca* des Dolichoderinae (Adams, 1994).

Lorsque des espèces territoriales changent fréquemment de terrain de récolte, leur phéromone devient beaucoup plus volatile que celles d'espèces plus sédentaires. C'est le cas des fourmis défoliatrices. L'exploitation d'un arbre est assez brève puisqu'elle se ter-

mine quand les meilleures feuilles ont été récoltées. Les fourrageuses se dirigent rapidement vers un autre site. La protection du territoire ne s'exerce alors que pendant quelques heures. Le comportement de protection est un phénomène continu, dynamique, lié à l'intensité de l'exploitation. C'est ainsi que les ouvrières d'*Acromyrmex octospinosus* ou d'*Atta cephalotes* déposent autour de leur nid des phéromones très volatiles à faible durée d'action. Ces phéromones contiennent deux types de composés : l'un est propre à l'espèce, l'autre à la société (Jaffé *et al.*, 1979). Elles sont originaires d'une glande annexée aux valves qui entourent l'aiguillon (Bazire-Bénazet et Zylberberg, 1979). Ces phéromones territoriales volatiles se rencontrent aussi chez *Myrmica rubra* (Cammaerts *et al.*, 1977).

Quand elles ne sont pas territoriales, les fourmis sont moins agressives et le marquage est limité aux entrées du nid. La fonction de la phéromone est modifiée. Son rôle premier est de faciliter le retour des fourrageuses comme chez *Cataglyphis cursor*. Chez cette fourmi non territoriale, seulement une ouvrière étrangère sur deux est agressée (Mayade *et al.*, 1993). On retrouve une situation comparable chez *Manica rubida*, une autre espèce non territoriale. Là encore, la phéromone marque l'entrée du nid (Cammaerts et Cammaerts, 1987). Chez ces espèces non territoriales, la phéromone ne balise plus l'ensemble du territoire, mais indique la proximité du nid par une concentration de plus en plus forte (Hölldobler et Wilson, 1990). En plus de sa fonction de signalisation de l'entrée du nid, cette phéromone peut déclencher l'agressivité des compagnes de l'émetteur. C'est pour cela que les ouvrières de *Lasius niger* sont plus agressives à l'intérieur d'un cercle de 20 m centré autour de leur nid qu'à l'extérieur de ce périmètre où la phéromone est moins concentrée (Sakata et Katayama, 2001). On retrouve le même phénomène chez *Cataglyphis niger* (Wenseleers *et al.*, 2002 *b*) et plusieurs *Tetramorium* (Cammaerts et Cammaerts, 2000 *b*).

L'agressivité est aussi fonction de la distance qui sépare l'ouverture du nid de l'emplacement de la confrontation chez la fourmi des déserts *Cataglyphis fortis* (Knaden et Wehner, 2003). Ces fourmis sont capables de fourrager à 200 m de leur nid. L'intensité des réactions agonistiques a été mesurée à 0 m, 1 m, 5 m et 20 m de l'ouverture du nid. Elle est proportionnelle à la distance. Les fourrageuses prélevées à l'entrée de leur terrier sont agressives dans 84 p. 100 des rencontres contre seulement 30 p. 100 si elles ont été capturées à 20 m du nid. Toutefois, chez cette espèce, ce ne sont plus des gradients d'odeur territoriale ou d'odeur du nid qui sont en cause. On a vu dans le chapitre précédent que les fourrageuses des *Cataglyphis* des déserts ont une connaissance à chaque instant de leur parcours,

de la distance qui les sépare du nid, bien que les modalités du fonctionnement de l'odomètre ne soient pas encore connues avec précision. En relâchant en un point éloigné de leur nid des fourrageuses, on détermine ces dernières à emprunter un chemin parallèle au trajet réel qui les ramène à l'emplacement virtuel du nid. Des fourmis prélevées en divers endroits de cette route montrent une agressivité d'autant plus forte que l'odomètre leur indique qu'elles sont plus proches de leur terrier (Knaden et Wehner, 2004). Aucune odeur territoriale ne peut ici être responsable de ce comportement. C'est seulement un facteur interne à l'animal et lié à sa position géographique qui détermine le degré d'agressivité. Il se peut que les concentrations de sérotonine et d'octopamine, dont on sait qu'elles jouent un rôle déterminant dans les motivations agonistiques des insectes, soient en cause (Knaden et Wehner, 2004).

Les combats que l'on vient d'évoquer concernent principalement des luttes intraspécifiques. Bien sûr, la compétition entre espèces différentes conduit aussi parfois à des combats meurtriers. Les agressions interspécifiques peuvent avoir pour but de s'emparer d'un site propice à la nidification. *Leptothorax congruus* forme des petites sociétés qui occupent les cavités dans le bois plus ou moins pourri de branchettes. Elles sont régulièrement délogées par une espèce plus agressive, *Monomorium intrudens*, après un combat inégal (Yamaguchi, 1992). La conquête d'un nid constitue aussi la motivation de *Camponotus foreli*, une espèce non territoriale, peu habile à creuser le sol. Au contraire, l'espèce sympatrique *Cataglyphis iberica*, grâce à de puissantes mandibules, construit rapidement son terrier. Le *Camponotus* attaque brutalement le *Cataglyphis* et au prix de quelques morts seulement s'empare du nid en exerçant son propriétaire (Cerdá et Retana, 1998).

1.2. Interférences

1.2.1. Interférence chimique et répulsion

La monopolisation d'une source alimentaire peut résulter d'une stratégie agonistique utilisant l'arme chimique, mais davantage dans un but répulsif que destructif. *Monomorium minimum* est une espèce discrète et de petite taille qui se nourrit principalement de proies mortes. Si la proie est trop importante pour être ramenée entière, les ouvrières se livrent à un recrutement de masse, les congénères recrutés permettant le découpage de la proie. Cette opération nécessite du temps, pendant lequel d'autres fourmis peuvent tenter de s'emparer de la proie. *Myrmica americana*, *Lasius neoniger* ou encore la fourmi de feu font partie des maraudeurs potentiels. Dès qu'ils s'approchent de la proie, une ouvrière *M. minimum* dresse son abdomen à la verticale, fait saillir son aiguillon et émet une goutte de poison provoquant la fuite des intrus (Baroni Urbani et

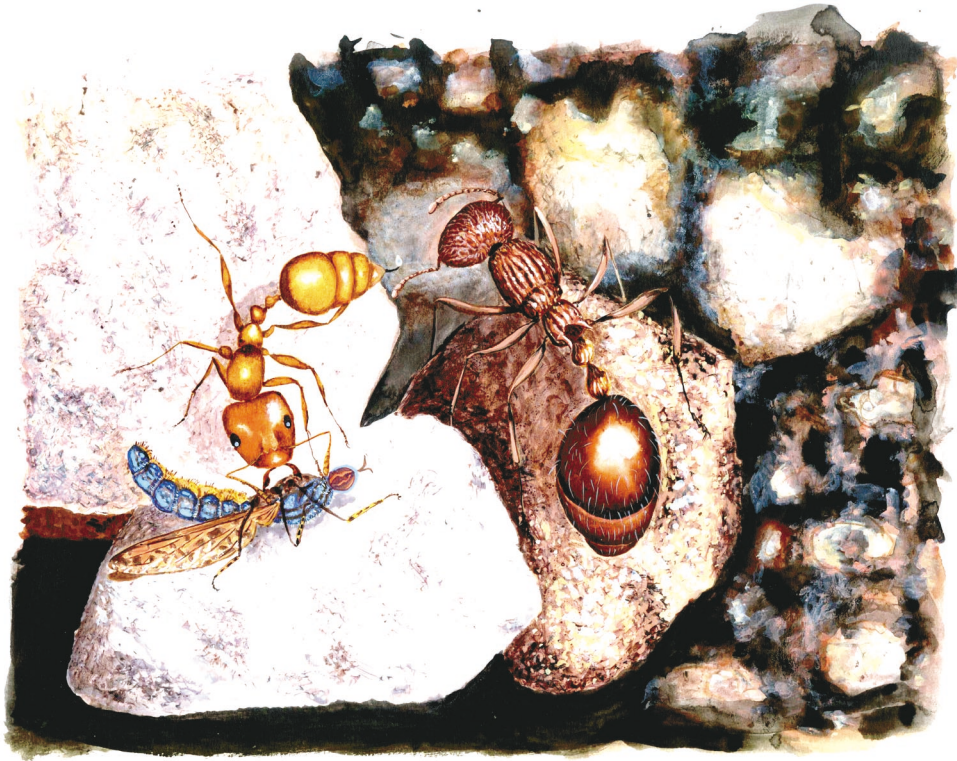


Figure 9.7 ■ *Interférence chimique.* Les ouvrières de *Monomorium minimum* sont de petite taille et ne peuvent transporter de grandes proies, comme ce taon. Elles doivent procéder à un recrutement de masse pour attirer des ouvrières du nid qui découperont la proie sur place. Il s'écoule toujours un temps assez long entre la découverte de la source alimentaire et l'arrivée des congénères. Ce laps de temps permet à des compétiteurs plus grands de tenter de chasser l'ouvrière de *Monomorium* et de s'approprier la proie. Pour éviter de se faire déloger, l'ouvrière *Monomorium* dresse son abdomen, fait saillir son aiguillon au bout duquel on peut voir sourdre une goutte de poison. La grosse ouvrière de *Myrmica americana* repoussée par l'émission chimique s'éloignera rapidement laissant le champ libre aux *Monomorium*. D'après Adams E.S., et Traniello J.F.A, 1981. *Oecologia*, 51 : 265–270.

Kannowski, 1974). Ce répulsif est d'autant plus utilisé que la proie est plus grande et que son découpage sera plus long (figure 9.7). En fait, l'arme chimique permet à *Monomorium minimum* de repousser un compétiteur et de se donner le temps de recruter des congénères qui pourront découper la proie. Elle est aussi utilisée offensivement pour faire fuir des fourmis étrangères déjà rassemblées autour de la proie (Adams et Traniello, 1981). L'avantage associé à l'utilisation de l'effet répulsif d'une sécrétion défensive dans l'interférence à une source de nourriture a également été mise en évidence chez *Crematogaster scutellaris* (Marlier *et al.*, 2004).

L'occupation et le partage d'un territoire peuvent résulter simplement d'une répulsion mutuelle éprouvée par les intervenants. C'est surtout vrai pour les reines fondatrices qui cherchent un emplacement propice à

l'installation d'une nouvelle colonie. Quand des essaimantes de diverses espèces s'installent dans la souche pourrie d'un pin en Écosse, elles choisissent la face sud, juste sous l'écorce la mieux ensoleillée. Mais si elles sont en concurrence, le choix de certaines est contrarié. *Formica fusca* s'approprie la face sud, alors que *Myrmica ruginodis* s'installe face est, un peu moins ensoleillée. *Myrmica scabrinodis* prend ce qui reste et l'espèce la plus timide, *Leptothorax acervorum*, se contentera d'occuper les galeries du centre, les moins chaudes (Brian, 1952 *a*). On peut supposer que les signaux chimiques, ou tout au moins les odeurs spécifiques, sont à l'origine de ces comportements.

1.2.2. Interférences physiques

L'exploitation d'un site alimentaire est grandement facilitée si les concurrents ne peuvent s'en approcher. Cette situation peut résulter d'un comportement actif

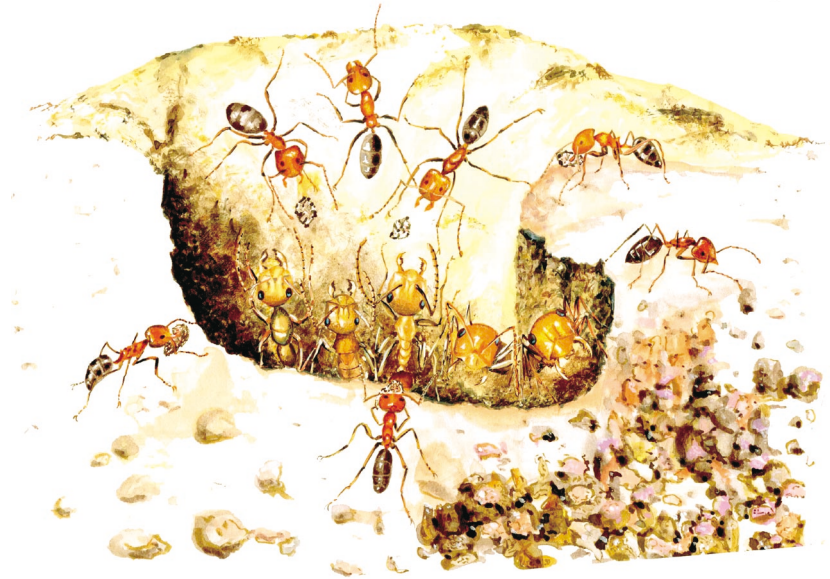


Figure 9.8 ■ *Interférence physique.* Les ouvrières de *Conomyrma bicolor* (abdomen noir) bloquent dans son nid une espèce concurrente du genre *Myrmecocystus* en bombardant le cratère d'accès à l'aide de petits graviers trouvés sur place. Le fourrageage des *Myrmecocystus* est fortement affecté par ce comportement, ce qui permet aux *Conomyrma* d'exploiter seuls les sources de nourriture. Redessiné d'après Möglich M.H.J. et Alpert G.D., 1979. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **6** : 105–113.

des fourmis qui en neutralisent l'accès grâce à une interférence physique. Elle peut aussi résulter de conditions fortuites quand un parasite pourchasse le compétiteur et le bloque dans son propre nid.

1.2.2.1. Ensevelir le compétiteur

Conomyrma bicolor et quatre espèces de fourmis à miel du genre *Myrmecocystus* se partagent des biotopes semi-désertiques de l'Arizona, cherchant leur nourriture la nuit. Au début d'une période de fourrageage, les ouvrières de *Conomyrma bicolor* qui sont les premières à se mobiliser, s'approchent du nid de leur concurrent et précipitent des petits graviers dans le cratère au fond duquel s'ouvre le nid des *Myrmecocystus* (Möglich et Alpert, 1979). Les ouvrières gardiennes du cratère doivent reculer sous l'avalanche (figure 9.8). Chaque *Conomyrma* laisse tomber au fond du trou une à deux pierres par minute et le « bombardement » total atteint 200 pierres en 5 minutes. Le procédé est efficace puisqu'en moyenne seulement 13 ouvrières des nids bombardés parviennent à fourrager par période de 10 minutes, alors que ce chiffre atteint 109 pour des nids libres de leurs mouvements. Toutefois, les graviers ne peuvent boucher totalement le nid concurrent puisque quelques ouvrières parviennent quand même à sortir.

Le *modus faciendi* des moissonneuses *Aphaenogaster cockerelli* semble plus efficace (Gordon, 1988). La compétition est forte avec *Pogonomyrma barbatus* qui récolte les mêmes graines aux mêmes endroits, aux premières heures de la matinée dans le désert du Sonora. Il se heurte alors aux ouvrières de l'*Aphaenogaster*, qui fourragent de nuit et dans la matinée. Les ouvrières des *Aphaenogaster*, avant même le lever du soleil, déversent du sable et de minuscules graviers dans l'entrée du nid des *Pogonomyrma*, l'obturant totalement. Il faut entre 1 et 3 heures aux *Pogonomyrma* pour déblayer l'orifice de leur nid. Pendant ce temps, la température au sol augmente et devient insupportable pour les *Pogonomyrma* qui renoncent alors à sortir. Ce comportement d'ensevelissement s'avère très favorable aux *Aphaenogaster* qui peuvent fourrager en toute tranquillité d'autant plus que leur cible est toujours un nid de l'espèce concurrente, situé très près du leur. Cette technique de neutralisation n'est pas utilisée au hasard. Les jeunes colonies (faible effectif) de *Pogonomyrma* sont bouchées avec une fréquence d'autant plus élevée qu'elles sont situées plus près du nid des *Aphaenogaster*. Quand la société concurrente vieillit, et donc augmente ses effectifs, seules les plus éloignées seront obturées. La compétition des plus proches sera évitée par le choix de la direction des pistes, ce qui toute confrontation (Barton *et al.*, 2002).



Figure 9.9 ■ *Un arbitre insolite entre compétiteurs.* Les phorides sont de minuscules diptères parasites des fourmis. Ils sont très spécifiques, chaque espèce s'attaquant à une espèce particulière de fourmi. Les femelles survolent la colonne de récolte et plongent en vol sur une ouvrière. Grâce à l'ovipositeur que l'on aperçoit nettement sur la photo, la mouche pond un œuf près d'une membrane intersegmentaire. L'asticot pénétrera sans difficulté dans la fourmi vivante dont il dévorera les tissus. Le nombre de victimes n'est jamais très élevé, mais leur action perturbatrice sur les activités de récolte est très importante. Les ouvrières des espèces attaquées renoncent à sortir de leur nid qui finit par déperir. De plus, ils arbitrent les compétitions interspécifiques, en permettant au compétiteur non attaqué d'accéder librement à la source alimentaire convoitée et à la monopoliser. © par S.D. Porter avec son autorisation.

Les ouvrières chargées de harceler les nids des espèces concurrentes peuvent appartenir à une cohorte d'individus spécialisés dans cette activité. Chez *Messor capitatus*, ce sont des ouvrières *media* appelées des « sapeurs » qui sont chargées d'empêcher la sortie des fourrageuses de *M. minor* en déversant des matériaux divers dans leur nid ou en menaçant les individus qui forcent le blocus (Grasso *et al.*, 2004 *a*). Leur marquage permet de mettre en évidence la fidélité à cette

fonction qui n'est cependant pas totale : ils peuvent aussi participer au fourragement ou à la maintenance du nid.

1.2.2.2. Les parasites – arbitres

Les phorides sont de minuscules diptères dont nous avons évoqué la biologie aux chapitres 4 et 6. Les femelles pondent sur le corps des ouvrières fourrageuses. L'asticot pénètre dans la fourmi et la dévore de l'intérieur avant d'effectuer sa mue nymphale (Williams *et al.*, 1974). Leur rôle dans la compétition interspécifique vient du fait de leur spécificité. Ils gênent considérablement les activités de fourragement de leur victime, ce qui laisse le champ libre au compétiteur. Suivons par exemple un représentant du genre *Pseudacteon* qui au Brésil a pour cible les ouvrières de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* (figure 9.9). Cette fourmi forme de longues colonnes de fourragement entre le site de nourriture et le nid. Quand une femelle du diptère a localisé une colonne, elle choisit sa cible qu'elle survole à 1 cm de hauteur, en suivant exactement le parcours sinueux de la fourmi. En un piqué foudroyant le phoride se précipite sur le thorax de l'ouvrière, se retourne de 180° et injecte un œuf en forme de torpille à travers les membranes souples de l'articulation des pattes avec le thorax. D'autres espèces de phorides préfèrent viser la fine membrane qui sépare la tête du thorax. D'autres encore choisissent les membranes intersegmentaires de l'abdomen. Ils sont aidés par la présence d'un ovipositeur capable de perforer les membranes de leur cible. L'œuf donne classiquement naissance à un asticot qui migre rapidement vers la tête de l'ouvrière, où il se nourrit d'hémolymphe. En fin de vie larvaire, l'asticot sécrète une enzyme qui digère les membranes intersegmentaires de l'hôte. Ce processus facilite la décapitation de la fourmi, justifiant l'appellation de « mouches coupeuses de tête » que les américains donnent à ces phorides (Porter *et al.*, 1995). C'est la capsule céphalique de la fourmi qui servira de puparium. L'émergence de la mouche est marquée par des poussées hydrostatiques du puparium qui font gicler les mandibules et les appendices buccaux de la fourmi. C'est par cette ouverture que le *Pseudacteon* émerge, déjà prêt à pondre (figure 9.10). Les stratégies de défense à l'égard des phorides font appel à des modifications du comportement de fourragement. Le plus simple est évidemment la fuite. C'est ce que pratique *Solenopsis geminata* au Costa Rica. La présence d'un seul phoride met en alerte plus de 100 ouvrières qui prennent immédiatement une posture de défense en agitant pattes et antennes. Très vite les fourmis rejoignent leur nid et n'en sortiront qu'après le départ des phorides (Feener et Brown, 1992). Les sources alimentaires désertées par la fourmi dominante sont alors accaparées par les

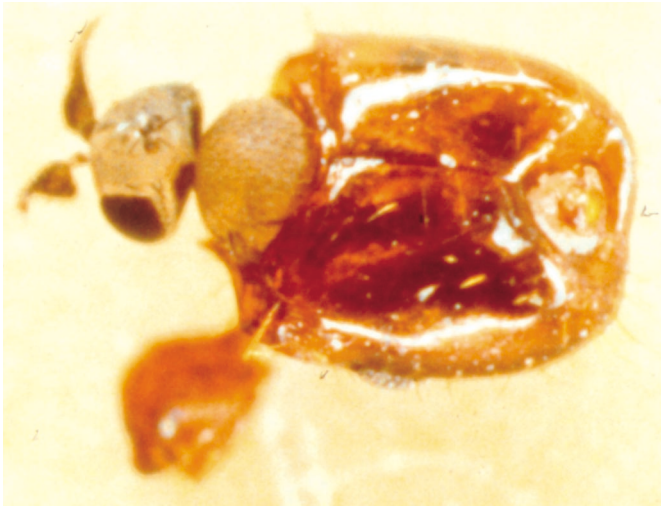


Figure 9.10 ■ Le parasitisme des phorides. Les phorides du genre *Pseudacteon* parasitent les ouvrières de la fourmi de feu *Solenopsis invicta*. L'ouvrière atteinte restera vivante jusqu'à la nymphose de l'asticot qui se déroule dans la tête de l'hyménoptère. C'est en fait la tête de la fourmi qui formera le puparium, à l'abri duquel le parasite effectue sa métamorphose. Lorsque cette dernière est achevée, la tête de la fourmi se détache. Grâce à des poussées hydrostatiques, l'avant de la capsule céphalique s'ouvre comme un couvercle et le phoride adulte se libère, comme on le voit sur la photo. Ces mouches coupeuses de tête pourraient être utilisées pour lutter contre la fourmi de feu. © par S.D. Porter avec son autorisation.

espèces compétitrices. Les observations réalisées par Orr *et al.* (1995) au Brésil sont révélatrices. En présence de *Pseudacteon solenopsidis*, les appâts sont abandonnés par *Solenopsis invicta*, au profit de divers *Camponotus*, plusieurs *Pheidole* ou des *Ectatomma*. La perturbation provoquée par les mouches altère non seulement la capacité de la fourmi de feu à fourrager, mais elle réduit aussi sa compétitivité. Ces effets indirects sont considérés par plusieurs auteurs comme plus dommageables à l'espèce visée que les effets directs dus au parasitisme (Feener, 1981 ; Orr *et al.*, 1995 ; Morrison, 1999).

Les résultats semblables obtenus par Porter *et al.* (1997) ou Porter et Alonso (1999) ont incité plusieurs équipes à introduire les phorides dans les régions des États-Unis envahies par la fourmi de feu (Feener et Brown, 1992 ; Orr *et al.*, 1995 ; Morrison, 2000 a). Ces essais de lutte biologique sont d'autant plus justifiés que les insecticides sont totalement inefficaces dans les tentatives d'éradication de la fourmi peste. Les premières expériences, obtenues au laboratoire, permettent de mieux quantifier les conséquences de la présence des mouches parasites (Mehdiabadi et Gilbert, 2002). Il suffit d'une seule attaque, effectuée par un unique pho-

ride sur des ouvrières de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* pour que la quantité de protéines (des morceaux de grillons) récoltée en 2 heures soit divisée par deux. Même quand le phoride n'attaque pas, les ouvrières qui ont détecté sa présence récoltent moins de nourriture. Les conséquences pour la fourmilière sont importantes, surtout quand elle est en compétition avec une autre fourmi, *Forelius mccooki*, une espèce épargnée par la mouche. Profitant de la retraite des fourmis de feu les *Forelius* raflent toute la nourriture disponible. Quelques semaines plus tard, sous-alimentées, les colonies des fourmis de feu ont perdu près de 20 p. 100 de leur effectif. Comme l'hémorragie touche surtout les ouvrières de grande taille, spécialisées dans la récolte, c'est la survie de la société qui est en cause. Ces résultats sont encourageants, mais on doit noter que malgré l'augmentation de leurs activités de fourragement, l'effectif des sociétés de *F. mccooki* reste stable (Mehdiabadi *et al.*, 2004). Seules des études sur le terrain permettront de mieux cerner le résultat des interférences entre les deux espèces sous la pression des phorides.

L'intervention des phorides peut prendre un aspect encore plus singulier quand leur cible devient très particulière. On rencontre au Texas une fourmi qui possède une caste de gros soldats chargés de protéger les petites ouvrières *minor* pendant leurs activités de récolte. Le territoire de cette fourmi à deux castes, *Pheidole dentata*, fait souvent l'objet de tentatives d'annexion de la part d'une autre fourmi locale, *Solenopsis texana*. Pour s'y opposer, le *Pheidole* recrute ses soldats qui taillent en pièces les avant-gardes de l'envahisseur. Ce sont justement les soldats qui sont la cible privilégiée du phoride local pour les mêmes raisons que précédemment : il y a plus à consommer pour l'asticot dans un soldat que dans une frêle *minor*. Dans un biotope fréquenté par le phoride, les soldats de *Pheidole* ne sortent plus de leur nid et très vite les meilleures sources alimentaires sont conquises par *Solenopsis*. À l'inverse, quand il n'y a pas de phorides, les soldats n'hésitent pas à sortir et repoussent victorieusement les *Solenopsis*. C'est donc la mouche parasite qui arbitre la compétition territoriale entre les deux fourmis (Feener, 1981).

1.3. Comportements ritualisés

Pour empêcher un compétiteur de s'approcher d'une source de nourriture sans pour autant engager des batailles meurtrières, l'évolution a favorisé l'émergence de comportements ritualisés, les uns impliquant de faux combats, les autres des offrandes apaisantes.

1.3.1. Combats fictifs

Les combats fictifs constituent un comportement qui a évolué au cours du temps pour permettre à une société de conserver ou conquérir l'accès à un territoire sans

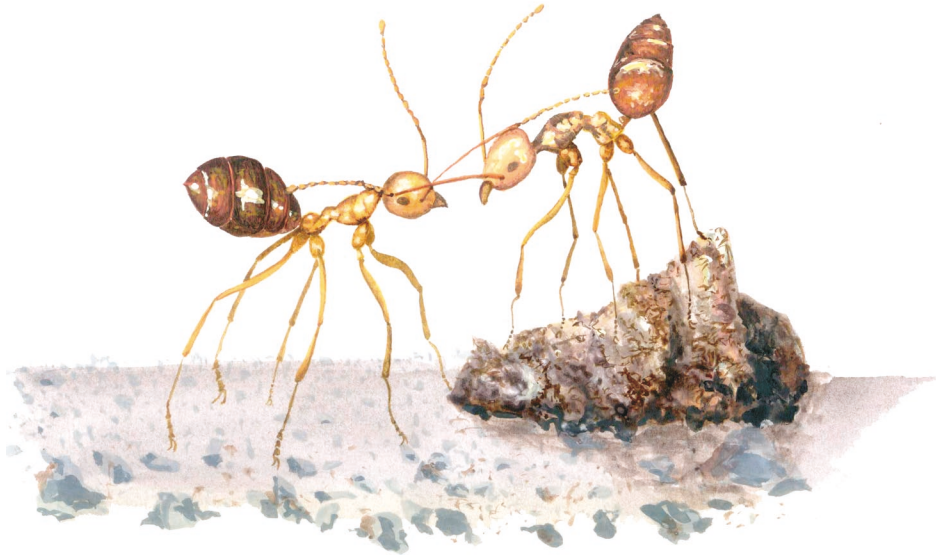


Figure 9.11 ■ *Les affrontements rituels.* Les ouvrières de *Myrmecocystus mimicus* règlent le problème de la compétition d'une manière symbolique et pacifique en s'affrontant en tournois ritualisés. Deux individus, appartenant chacun à une société différente, cherchent à s'intimider en se tenant sur la pointe de leurs pattes afin de se grandir. Ils peuvent même profiter de la présence d'un petit caillou pour y grimper et impressionner le concurrent. Ils tournent l'un autour de l'autre, en gardant la tête haute et éventuellement en dressant leur abdomen, qu'ils gonflent pour le rendre plus menaçant. Cette sorte de « pas de deux » s'apparente à un tournoi de chevaliers car l'hémolymphe ne coule pas. Les adversaires n'utilisent ni leurs mandibules ni l'arme chimique (venin). La confrontation ne dure que quelques secondes. Elle se termine par la retraite du vaincu, les deux ouvrières s'éloignant alors chacune à la recherche d'un autre adversaire. Dessiné d'après Hölldobler B., 1986. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 9 : 301–314.

dommage corporel. Ces affrontements symboliques ont été observés pour la première fois par Hölldobler (1981) chez la fourmi à miel *Myrmecocystus mimicus*. Les fourmis à miel sont intéressées par la recherche de matières sucrées, mais elles ne dédaignent pas les proies que sont les termites. Ces derniers sont rendus accessibles par la chute d'une branche par exemple, ou trouvés atablés sous une bouse de vache. L'ouvrière découvreuse procède alors à un classique recrutement chimique pour augmenter le nombre des récolteuses. Si les congénères au cours de leurs déplacements localisent un nid de *Myrmecocystus* étranger, quelques ouvrières reviennent vivement en arrière et recrutent une petite armée d'environ 200 individus. Les recrutes se positionnent autour du nid potentiellement compétiteur et entament un étrange tournoi (figure 9.11). Chaque ouvrière se dresse sur le bout de ses pattes et fait face à une ouvrière étrangère qui adopte la même position. Le couple effectue un curieux « pas de deux », chacun des intervenants tournant autour de l'autre, se faisant paraître le plus grand possible en étirant ses pattes et le plus gros en gonflant son abdomen. Pour mieux impressionner l'adversaire une ouvrière peut grimper sur

un petit caillou s'il s'en trouve à proximité. Chacune des deux ouvrières pourrait sans difficulté arroser l'adversaire d'une giclée d'acide formique ou sectionner une antenne d'un coup de mandibule, mais il n'en est rien. La gestuelle est purement symbolique, le but étant d'impressionner l'adversaire. Alors que des dizaines d'ouvrières sont présentes sur le champ de bataille, on n'assiste qu'à des duels multiples et jamais à une mêlée confuse impliquant de nombreux protagonistes. À la manière des tournois de chevalerie du Moyen Âge, l'engagement ne dure que quelques secondes et se termine par la retraite de l'une des fourmis. Les deux ouvrières cherchent alors un autre adversaire et recommencent la même séquence comportementale. Finalement, une des deux sociétés abandonnera le terrain, laissant le champ libre à l'autre. On peut d'ailleurs se demander sur quel critère une société s'estime en état d'infériorité et accepte la défaite. On a peine à imaginer que les ouvrières se « comptent », alors qu'elles changent d'adversaire. Elles pourraient aussi estimer le nombre d'ouvrières *major* qui est directement proportionnel à l'importance de la société. Ou encore jauger le nombre d'ouvrières en attente, non engagées dans un

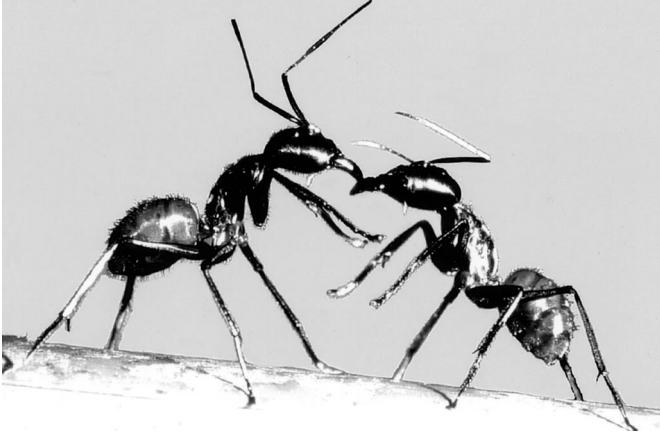


Figure 9.12 ■ *Les combats ritualisés de Camponotus gigas.* Cette fourmi géante des forêts malaisiennes est fortement territoriale. Si les combats interspécifiques sont violents et mortels, ceux intraspécifiques sont ritualisés. Ils opposent toujours deux ouvrières *major* en combat singulier. Comme chez les fourmis à miel, les protagonistes se dressent sur leurs pattes, mais uniquement les quatre postérieures. Les pattes antérieures sont dressées et effectuent de grands moulinets. Chaque ouvrière s'efforce de saisir l'adversaire par les mandibules, puis grâce à cette prise, de le déséquilibrer. La fourmi vaincue tombe à terre puis s'éloigne sans avoir subi de dommages. © par M. Pfeiffer avec son autorisation. In Pfeiffer M. et Linsenmair K.E., 2001. *J. Ethol.*, **19** : 75–85. © 2001 et autorisation de Japan Ethological Society & Springer-Verlag, Tokyo.

duel, une autre méthode pour estimer l'importance de la population. Il arrive aussi qu'à l'issue du tournoi la société vainqueur vole des nymphes qui donneront des esclaves. Nous reviendrons plus longuement sur ce phénomène au chapitre 13.

De tels combats ritualisés sont connus chez d'autres espèces. Les sociétés de *Messor aciculatus* sont proches les unes des autres, ce qui multiplie les occasions de conflits. Les combats fictifs sont la solution la plus économique. Comme chez les fourmis à miel, des duels opposent deux ouvrières dressées sur leurs pattes. La confrontation implique une boxe réalisée avec les pattes antérieures qui peut durer jusqu'à une minute (Yamaguchi, 1995). *Camponotus gigas* est une des plus grandes fourmis du monde. Il forme des sociétés polycaliques arboricoles dont le territoire strictement défendu s'étend sur 0,5 à 1 hectare. Il possède des ouvrières *major*, dont beaucoup sont postées dans des « casernes » distribuées aux frontières du territoire. Les ouvrières *major* patrouillent nuitamment le long de pistes permanentes. Pour provoquer des confrontations avec une autre espèce de Camponote, *C. festinus*, Pfeif-

fer et Linsenmair (2001) déposent le long des pistes des coupelles remplies d'urine qui constitue une source d'azote convoitée. Les combats entre les deux *Camponotus* impliquent les représentants de l'ensemble des castes. Ils sont violents et se terminent habituellement par la mort des envahisseurs qui sont moins nombreux. Les combats sont totalement différents quand ils opposent les membres de deux sociétés étrangères de *C. gigas*. Ils mobilisent alors dans des duels uniquement les *major* des deux sociétés (figure 9.12). Les combattants se font face, échangent quelques contacts antennaires et se dressent sur les quatre pattes médianes et postérieures, en faisant vibrer fortement l'abdomen. Les pattes antérieures effectuent de grands moulinets en direction de l'adversaire, tandis qu'ils essaient mutuellement de s'agripper par les mandibules. La première ouvrière qui attrape l'autre la soulève d'un coup sec, puis la fait tomber au sol. La fourmi vaincue s'éloignera et les deux protagonistes chercheront un autre adversaire. L'assaut peut aussi se dérouler en utilisant uniquement les pattes antérieures qui « boxent » l'adversaire. Le vainqueur du round est celui qui maintient ses pattes en l'air le plus longtemps. Ces combats ritualisés concernent peu de combattants, mais se poursuivent pendant plusieurs jours. Ceci s'explique sans doute par le fait que ce *Camponotus*, à la différence des autres espèces pratiquant des combats stéréotypés, est très fortement territorial. Son domaine de fourrage est parfaitement délimité et ne vient au contact des territoires d'autres sociétés de *C. gigas* qu'au niveau de têtes de pont. Leur défense n'exige alors que quelques *major*. Chez les espèces sans territoire, comme les fourmis à miel, l'aire de confrontation est bien plus vaste, d'où le grand nombre d'individus engagés dans des combats.

Les combats ritualisés entre espèces différentes semblent rares. Ils sont pratiqués par *Camponotus brutus* et *Polyrhachys laboriosa*, deux espèces africaines qui se révèlent être des espèces dominantes et très territoriales, ou des espèces dominées et non territoriales, selon les circonstances. *P. laboriosa* fourrage principalement la nuit et *C. brutus* presque exclusivement le jour. Les rencontres autour d'une source de nourriture se réalisent donc le jour. Elles sont marquées par des combats stéréotypés plus destinés à intimider l'adversaire qu'à le détruire (Mercier et Dejean, 1996). *C. brutus* mord légèrement les pattes ou les antennes de son concurrent, mais sans jamais lui causer de blessures. Libérée, l'ouvrière *P. laboriosa* s'éloigne alors d'une vingtaine de cm, puis revient à la source de nourriture. À son tour, elle cherche à intimider le Camponote en le menaçant de son abdomen, sans jamais émettre de venin. Les deux espèces peuvent ainsi exploiter conjointement la même source alimentaire en faisant l'économie de combats meurtriers.

1.3.2. Offrandes d'apaisement

Une autre manière de diminuer le niveau d'agressivité est de pratiquer une offrande rituelle. C'est un comportement répandu dans le règne animal car sélectionné à de multiples reprises. Chez les fourmis, il est pratiqué sous la forme d'un don alimentaire par le biais de la trophallaxie. On se souvient (cf. chapitre 1) que la structure du jabot social permet de régurgiter des gouttes de nourriture, transmises bouche-à-bouche. Cette pratique désamorce l'agressivité d'ouvrières de divers *Camponotus* mises en présence d'étrangères (Carlin et Hölldobler, 1986). Lorsque des ouvrières de *Pheidole dentata* sont les premières à découvrir une source sucrée, elles peuvent être rejointes par des représentants, toujours agressifs, de *Solenopsis invicta*. Pour éviter le conflit et conserver le bénéfice de la source sucrée, les ouvrières du *Pheidole* offrent une goutte trophallactique à leur ennemi qui l'accepte et cesse ses attaques (Bhatkar, 1983).

1.4. Stratégies de fourragement et évaluation des risques

Le choix de stratégies de fourragement permet à certaines espèces de monopoliser les sources alimentaires. *Formica fusca* et *Myrmica sabuleti* sont en concurrence dans la nature pour exploiter aussi bien des sources sucrées que des proies. Si l'on offre à ces insectes de l'eau sucrée ou de grosses proies intransportables individuellement, *Myrmica sabuleti* s'empare des sources alimentaires grâce à un recrutement explosif en chassant les ouvrières de *F. fusca*. Si la proie est de taille moyenne, c'est *F. fusca* qui l'emporte car sa taille supérieure lui permet d'emporter la proie individuellement avant que *M. sabuleti* ait pu recruter des congénères. Si la proie est petite, l'issue du conflit est incertaine. Les ouvrières de chacune des deux espèces étant capables de la transporter, la première fourmi qui découvre la proie s'en empare (de Biseau *et al.*, 1997).

Le choix de fourrager ou d'y renoncer fait aussi partie des stratégies retenues pour minimiser les risques encourus. Lorsque deux espèces sont en concurrence, avec un risque mortel pour la plus fragile, on peut se demander si le risque est mesuré et si oui comment cela est-il réalisé. Nonacs et Dill (1988) ont offert à des sociétés de *Lasius pallitarsis* deux sites de nourriture d'égale valeur. Pour accéder à l'un des sites, les petites ouvrières doivent traverser une zone où elles rencontrent de grosses ouvrières appartenant à l'espèce *Formica subnuda*. Les combats tournent toujours au désavantage des petits *Lasius*. Très vite, ils abandonnent l'aire dangereuse et s'approvisionnent sur l'aire sans risque. La décision semble évidente puisqu'il leur reste un site de nourriture bien achalandé et sans dan-

ger. On peut compliquer la situation en offrant aux *Lasius* deux sites alimentaires, dont l'un est à la fois riche et dangereux, alors que l'autre est pauvre mais dépourvu de fourmis agressives. Les fourmis estiment alors le risque encouru par rapport au gain espéré. Plus la quantité de nourriture ramenée peut être importante plus les ouvrières choisissent le territoire à risque, acceptant l'éventualité de périr. En mesurant à la fois le poids des fourmis tuées et celui des charges de nourriture ramenées, Nonacs et Dill (1990) disposent de données objectives quant à l'énergie perdue ou gagnée. C'est quand l'énergie perdue (les fourmis tuées) dépasse l'énergie gagnée que les ouvrières se détournent du territoire à risque pour fourrager dans la zone moins bien achalandée.

La prise de décision n'est pas obligatoirement liée à une confrontation physique entre l'ouvrière et son compétiteur. Quand les ouvrières de la grosse fourmi charpentière de Floride, *Camponotus floridanus*, sont obligées de circuler dans une boîte à laquelle est accolé un tube grillagé contenant des fourmis étrangères, elles espacent leur sorties de ravitaillement. Bien qu'il n'y ait pas de danger mortel immédiat puisque tout contact physique est rendu impossible par le grillage, les ouvrières restreignent leur activité de nourrissage, si bien que le poids du couvain élevé est plus faible que celui de sociétés témoins (Nonacs et Calabi, 1992). Il suffit donc que les ouvrières de la fourmi charpentière perçoivent l'odeur d'un ennemi potentiel pour qu'elles modifient leur comportement.

Puisque les colonies de *Lasius pallitarsis* ou de *Camponotus floridanus* répondent de manière adaptative au risque de mortalité, la question qui se pose est de savoir comment l'information est transmise. On sait que les fourmis ont à leur disposition des messages chimiques qui informent les congénères de la qualité de l'alimentation et d'autres qui déclenchent l'alarme. Une hypothèse est qu'elles mélangent ces deux types de messages pour indiquer en même temps la nature de la source alimentaire et le degré du danger. Elles pourraient aussi moduler le signal de recrutement pour indiquer que la source alimentaire est moins intéressante que ne le laisserait penser sa qualité (Nonacs, 1990).

La perception d'un risque mortel résultant de la présence d'un compétiteur peut amener l'espèce menacée à adopter une stratégie qui est elle-même risquée. C'est le cas de plusieurs espèces méditerranéennes. Pour savoir si une espèce est dominante ou dominée, les expérimentateurs créent des conflits artificiels autour d'une source alimentaire. L'espèce dominante chasse l'espèce dominée ou l'empêche d'accéder à la nourriture. *Cataglyphis cursor* est une espèce dominée, facilement

écartée de la proie qu'elle convoite car elle fourrage individuellement. Pour augmenter les chances de ramener de la nourriture, elle est amenée à sortir aux heures les plus chaudes de la journée, quand il n'y a plus de concurrence. On la trouve facilement sur le terrain quand la température au sol atteint ou dépasse 50 °C. Or, elle meurt de dessiccation au-delà de 56 °C. À l'inverse, *Tapinoma nigerrimum* est une espèce dominante car elle recrute de nombreux congénères autour de sa source alimentaire qui se trouve ainsi protégée. On ne rencontre jamais ses colonnes de ravitaillement quand la température au sol dépasse 24 °C, alors qu'elle ne meurt qu'au-delà de 44 °C. Elle fourrage donc en toute sécurité. Dans un biotope méditerranéen, plutôt pauvre en ressources alimentaires, la compétition est vive. Les espèces dominantes « choisissent » en quelque sorte les meilleurs créneaux horaires pour fourrager en sécurité. Les espèces dominées doivent se contenter des plages horaires libres qui sont les plus dangereuses quant à la température (Cerdá *et al.*, 1998).

1.5. Le « cher ennemi »

Dans plusieurs taxons, de nombreux animaux territoriaux sont beaucoup plus agressifs à l'égard d'un individu conspécifiques issu d'un territoire éloigné, que d'un individu originaire d'un territoire proche. C'est ce que l'on appelle le *phénomène du cher ennemi* (Temeles, 1994). L'explication est simple : un individu provenant d'un territoire éloigné et qui rode autour du votre peut être un animal perdu, à la recherche d'un nouveau gîte. Au contraire, un animal originaire d'un territoire proche de chez vous est simplement en train de fourrager et ne présente pas de danger particulier, en matière de logement, puisqu'il possède le sien. La réalité de ce comportement a été démontrée chez *Leptothorax nylanderi* (Heinze *et al.*, 1996 *c*). Cette petite fourmi niche dans des brindilles creuses tombées sur la litière des forêts. Son aire de fourragement empiète souvent sur celle de ses proches voisins, sans que cela ne déclenche d'agressions. Par contre la lutte devient vive si l'on confronte des fourmis provenant de deux forêts différentes. De même, des *Pheidole* californiens se montrent plus agressifs envers des individus de même espèce ou d'une espèce différente quand le nid des intrus est éloigné de plus de 2,6 mètres du leur (Langen *et al.*, 2000). Il n'est pas aisé de déterminer sur la base de quels critères s'effectue la discrimination. L'environnement doit jouer un rôle quand les *Leptothorax* de différentes forêts logent dans des rameaux d'essences différentes. Mais des facteurs génétiques, ou liées à l'habitation, ne sont pas à écarter.

Le phénomène du « cher ennemi » ne peut être généralisé chez les fourmis car les contre-exemples sont nombreux. Chez *Pogonomyrmex barbatus* l'intensité de

l'agressivité est inversement corrélée avec la distance qui sépare les nids (Gordon et Kulig, 1996). Il en est de même chez *Cataglyphis fortis* (Knaden et Wehner, 2003) et *Pristomyrmex pungens* (Sanada-Morimura *et al.*, 2003). Les ouvrières agressent plus leurs voisines que les étrangères d'un nid éloigné. Chez *P. pungens*, le comportement agressif nécessite d'ailleurs un apprentissage puisqu'il n'intervient qu'après plusieurs rencontres. Il n'est pas transmissible aux congénères, qui ne deviennent agressifs à leur tour qu'après avoir été confrontés eux-mêmes aux fourmis voisines. L'agressivité est donc une affaire de mémoire individuelle. Les *Pristomyrmex* déplaçant fréquemment leur nid, ce comportement pourrait être adaptatif. Il permettrait d'identifier comme dangereuse, après apprentissage, une fourmi du voisinage considérée jusqu'alors sans risque.

1.6. Vol de nourriture et cleptobiose

La compétition se manifeste parfois, comme on vient de le voir, à l'occasion de l'appropriation d'une source de nourriture. Certaines espèces, en particulier celles qui n'ont pas un comportement territorial marqué, interviennent plus tard, quand la nourriture a déjà été ramenée au nid par une espèce concurrente. Elles vont alors s'emparer de la provende par la force. Cette stratégie présente l'avantage d'économiser l'énergie dépensée pour rechercher la nourriture.

Apparemment, les granivores du genre *Pogonomyrmex barbatus* devraient partager leur biotope avec les représentants de divers *Myrmecocystus* qui recherchent essentiellement des substances sucrées. Les niches alimentaires sont donc séparées évitant toute compétition. Pourtant, les deux genres s'intéressent aussi aux termites, surtout après un gros orage qui fait remonter ces insectes à la surface du sol. Quand des *Myrmecocystus* rencontrent un *Pogonomyrmex* chargé d'une graine, ils l'inspectent rapidement et le laissent poursuivre son chemin. Mais s'il est chargé d'un termite, une ou plusieurs ouvrières à miel l'attaquent et lui arrachent la proie des mandibules (Hölldobler, 1986). La compétition interspécifique peut concerner des matières sucrées. Les ouvrières de *Crematogaster limata parabiatica* volent la goutte de miellat que les ouvrières d'*Ectatomma tuberculatum* transportent entre leurs mandibules. Ce comportement se déroule de nuit ; le jour, les *Ectatomma* se défendent et capturent même les *Crematogaster* qui servent alors de proies (Richard *et al.*, 2004 *b*).

Le vol de nourriture peut avoir une signification moins anecdotique que chez les fourmis à miel. *Messor aciculatus* est un granivore japonais qui n'a pas de territoire délimité (Yamaguchi, 1995). Les aires de fourragement

se chevauchent, ce qui augmente les occasions de rencontres intraspécifiques. Le vol de graines est très fréquent quand une ouvrière vient roder autour de l'entrée d'un nid voisin. Il arrive aussi que les ouvrières du nid le plus peuplé s'engouffrent dans le nid du voisin et s'emparent de l'ensemble des graines. On passe alors du simple vol à la *cleptobiose*. C'est bien sûr pour le voleur tout bénéfique : ce comportement fait économiser l'énergie investie dans le fourrage et permet de récupérer des graines déjà triées. Quant au nid pillé, le résultat peut être dramatique puisqu'il peut disparaître après cette action violente. La granivore européenne *Messor capitatus* a un comportement semblable. Des ouvrières spécialisées, les « sapeurs », s'emparent des graines trouvées à l'entrée des nids de *Messor minor*. Elles peuvent aussi pénétrer dans le nid et vider les greniers après de violents combats qui font beaucoup plus de victimes chez l'espèce pillée que chez l'agresseur (Grasso *et al.*, 2004 *a*).

Les fourmis champignonnistes que nous évoquerons longuement au chapitre 12 se nourrissent de structures particulières, les *gongylidia* élaborées par le champignon symbiote. Ces *gongylidia*, riches en glycogène et en acides aminés, constituent des ressources attractives pour des espèces spécialisées ou opportunistes. Parmi les premières, *Megalomyrmex silvestrii* est une fourmi qui parasite les Attines inférieures. Ses ouvrières cohabitent pacifiquement avec des représentants des genres *Apterostigma* ou *Cyphomyrmex*. Elles nidifient tout près du jardin à champignon et parfois même à l'intérieur du jardin. Elles peuvent donc se nourrir du champignon en toute quiétude (Adams *et al.*, 2000 *a*). Une autre espèce de *Megalomyrmex* est plus agressive. Elle chasse les ouvrières de *Cyphomyrmex* et dévore le champignon, ce qui lui a valu le qualificatif d'agropredateur (Adams *et al.*, 2000 *a*). D'autres fourmis volent le champignon, mais d'une manière occasionnelle. C'est ce que pratique l'Ecatomminae *Gnamptogenys hartmani*. Lorsque des ouvrières exploratrices découvrent un nid de *Trachymyrmex* ou de *Sericomyrmex*, des champignonnistes archaïques à petits effectifs du Panama, elles recrutent des compagnes qui forment une petite colonne de pillage. Les usurpatrices pénètrent dans le nid de la champignonniste et libèrent sans doute une « substance de propagande » à la manière des fourmis esclavagistes (cf. chapitre 12). Les fourmis résidentes s'enfuient, sans être inquiétées, ce qui leur permettra de cultiver un autre champignon plus loin ... qui pourra être pillé plus tard. Pendant ce temps, les ouvrières de *G. hartmani* dévorent le champignon et le couvain (Dijkstra et Boomsma, 2003).

La cleptobiose est aussi un phénomène courant chez *Ectatomma ruidum* qui peut réaliser des vols aussi bien inter- qu'intra-spécifique (Breed *et al.*, 1990 ; De Carli

et al., 1998). Les sociétés de ces fourmis néotropicales peuvent être très nombreuses, si bien que leurs aires de fourrage se chevauchent sans que cela engendre la moindre agression. Les ouvrières pénètrent dans les sociétés étrangères, d'où elles peuvent être expulsées sans violence. Elles peuvent aussi y rester jusqu'à ce qu'une fourrageuse résidente ramène une proie qui est alors volée. Le nid pillé peut d'ailleurs être pillé à son tour par les ouvrières d'un troisième nid, si bien que ces vols en cascade contribuent à répartir les proies d'une manière équitable entre l'ensemble des colonies. Le phénomène est tellement général qu'il doit faire partie de la stratégie de fourrage de l'espèce.

2. Évitement de la compétition

Les agressions et les combats sont des méthodes coûteuses qui mettent en péril la survie des sociétés par les hémorragies démographiques dont elles sont responsables. Au fil de l'évolution, de nombreuses solutions pacifiques ont été retenues permettant aux individus de consacrer l'essentiel de leur énergie à exploiter un territoire sécurisé.

2.1. Ségrégation spatiale

2.1.1. Espacement des territoires

La solution la plus simple pour éviter toute compétition est que les territoires des nids soient suffisamment espacés pour éviter toute rencontre entre les occupants de nids contigus. L'étude bibliographique entreprise par Levings et Traniello (1981) confirme l'hypothèse. Dans la majorité des cas, surtout quand les espèces ont un régime alimentaire très large, les nids sont grandement espacés pour ne pas se concurrencer. Les fourmis peuvent être comparées à des plantes, dont on sait que la distance entre les individus est un bon indice de l'intensité de la compétition. Si les nids ne sont pas suffisamment espacés, la compétition entre sociétés voisines se manifeste, comme cela a été observé par Ryti et Case (1988 *a*, 1992) chez les granivores *Messor* et *Pogonomyrmex*.

Les fourmis granivores constituent un excellent matériel pour étudier les phénomènes de compétition et de croissance (Johnson, 2001). Habitant des lieux arides et semi-désertiques, traçant des routes qui restent permanentes à travers une végétation maigre, il est aisé de délimiter leur territoire, de mesurer l'intensité du fourrage et de surveiller les agressions. Chez ces fourmis il semble assez constant que ce sont les colonies en phase de croissance qui manifestent la plus forte agressivité. Ce résultat est confirmé par les travaux de Gordon (1992 *a*, 1995) sur *Pogonomyrmex barbatus*. La croissance numérique de cette granivore est spectaculaire. En partant d'une fondatrice isolée, la société peut

atteindre 2 000 ouvrières après seulement 2 ans. À 5 ans, la colonie atteint sa population maximale avec 12 000 individus. Cet effectif restera constant pendant les 15 à 20 ans que dure une société. C'est pendant les deux premières années que la société augmente la surface de son territoire qui passe d'environ 9 à 25 m². Les années suivantes, elle augmentera fortement l'effectif de sa population, sans pour autant accroître la surface de son domaine. Les conflits sont rares les deux premières années, sans doute parce que les pertes éventuelles sont difficilement supportables par des sociétés numériquement limitées. Ce sont les sociétés âgées de 3 à 4 ans qui se montrent les plus agressives, alors même qu'elles n'augmentent plus leur territoire. Leur population est devenue assez importante pour supporter des pertes sans risque. À l'âge de 5 ans, les agressions deviennent plus rares et les sociétés s'évitent. Ceci pourrait être lié au fait qu'à cet âge, les sociétés produisent des sexués. L'alimentation des larves sexuées exige de nombreuses graines. Pour ces sociétés, il devient alors plus judicieux d'investir dans la recherche de graines plutôt que dans l'accroissement d'un territoire, un comportement auquel est associé le risque de conflits mortels.

Les rencontres et les conflits augmentent de manière inverse avec la distance qui sépare les entrées des nids. Une augmentation de la distance de 10 mètres entre deux nids diminue les probabilités de rencontres par un facteur de 0,16. L'existence d'une rencontre agressive le jour précédent multiplie le risque de rencontre par un facteur de 0,67. Quand il y a un combat, des blessures ou la mort ne se produisent que dans 21 p. 100 des cas. Un calcul prenant en compte les possibilités de rencontres agressives, le nombre de sorties de fourrage sur l'année, le nombre de combats ... aboutit à une perte de 151 ouvrières par an pour les sociétés âgées de 4 ans et de 990 pour celles âgées de 5 ans (Gordon et Kullig, 1996). La disparition de l'agressivité entre nids âgés résulte d'un équilibre précaire car chaque nid est capable d'étendre son territoire s'il en a la possibilité. Quand on empêche une colonie de *Pogonomyrmex barbatus* de fourrager en entourant l'orifice de son nid d'une barrière, les nids voisins allongent leurs pistes et en modifient l'orientation pour conquérir le territoire libéré. La piste s'accroît ainsi d'environ 6 mètres en 16 jours. Mais dès que l'on supprime la barrière, les colonies usurpatrices raccourcissent leurs routes et restituent le territoire occupé à son propriétaire légitime (Gordon, 1992 a).

L'espace territorial joue aussi un grand rôle dans les relations interspécifiques, surtout au moment de la fondation. On a déjà évoqué les conflits entre *Pogonomyrmex barbatus* et un autre granivore, *Aphaenogaster*

cockerelli, qui prennent la forme de compétition dans l'exploitation des graines et d'interférence quand les ouvrières de la seconde espèce bouchent les nids de la première. L'effet de la distance au plus proche voisin varie comme nous l'avons vu en fonction de l'âge de la société concurrente. Il varie aussi en fonction de la climatologie. Un été particulièrement sec entraîne un déficit en graines la saison suivante. Cet événement exacerbe la compétition entre les deux espèces et détermine la mort d'un plus grand nombre de sociétés de *P. barbatus* même si les colonies d'*A. cockerelli* sont suffisamment éloignées pour ne pas interférer en temps normal (Sanders et Gordon, 2004).

Les fourmis nomades observent aussi un espacement territorial, mais il résulte plus d'un évitement que de conduites agressives. Les raids de chasse ou de migration quasi-quotidiens de ces fourmis ne recoupent jamais ceux des sociétés voisines. L'évitement est sans doute dû à la perception des phéromones de piste dont on pense qu'elles sont propres à chaque société (Franks et Fletcher, 1983). Les aires exclusives occupées par ces fourmis, constamment en mouvement, rappellent les territoires spatio-temporels des guépards.

Le moment de la fondation représente aussi pour de nombreuses fourmis une période où la compétition est très vive (Hölldobler, 1981 ; Ryti et Case 1988 b). Cette compétition peut présenter deux causes. Pour la plupart des fourmis le danger vient de la proximité d'une société adulte. C'est ainsi qu'une fondatrice de *Myrmecocystus mimicus* n'a aucune chance de succès si elle fonde sa société à moins de 3 mètres d'un nid adulte. Il reste très limité si elle s'implante à moins de 15 mètres (Hölldobler, 1981).

Là encore, les moissonneuses ont permis d'obtenir d'excellents résultats. Wiernasz et Cole (1995), dans les montagnes arides du Colorado, ont montré que l'accouplement des sexués de *Pogonomyrmex occidentalis* s'effectue à des endroits précis, dont l'emplacement est déterminé par l'existence de petites collines qui attirent les ailés. Il en résulte que les fondations sont groupées. Un an plus tard, de nombreuses fondations ont disparu, ménageant des espaces libres entre les groupements qui ont survécu. Seules survivent après 2 ans les fondations suffisamment éloignées des sociétés matures. Ceci démontre que les disparitions sont le résultat de la présence des sociétés adultes voisines et non celui d'interactions entre sociétés fondatrices. Le taux de mortalité est lié à la distance qui sépare fondations et nids âgés. On ne sait pas si cette mortalité est le résultat d'agressions ou de la privation des ressources, mais les jeunes fondations disparaissent progressivement. Après cette période de 2 ans, il n'y a plus de mortalité.

Pour d'autres espèces, la compétition a lieu indirectement entre fondatrices. Lorsqu'elles le peuvent, les essaimantes choisissent un territoire libre de toute société conspécifique pour installer leur fondation. Cela a été vérifié en Côte d'Ivoire pour *Camponotus acvapimensis* (Lévieux, 1971). Les reines fondatrices de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* font de même au laboratoire. Elles évitent de creuser leur terrier dans le territoire occupé par une société adulte (cf. chapitre 3). Dans la nature, une fois tombées au sol, elles ne peuvent pas toujours éviter cette proximité, surtout si le biotope est déjà saturé. Comme les reines de *Pogonomyrmex occidentalis*, celles de la fourmi de feu, du fait d'un vol nuptial massif, retombent au sol très près les unes des autres. La compétition la plus importante est alors le fait des autres fondations et non des sociétés matures. On se souvient que les jeunes fondations tentent de se voler le premier couvain. Les plus faibles ou les moins rapides disparaissent, facilitant l'implantation des survivantes (Adams et Tschinkel, 1995 a). L'effet de l'espacement entre les fondatrices a été mesuré par les mêmes auteurs (Adams et Tschinkel, 1995 b). Ils distribuent, selon une grille de densité qui espace les reines de 13,5 à 120 cm, 2 284 fondatrices. Alors qu'aucune compétition n'est visible entre fondations espacées de 120 cm, 70 p. 100 des fondations espacées d'un peu plus de 10 cm se sont livrées à des intrusions visant à piller le couvain.

2.1.2. Séparation des pistes de fourrage

Les choses deviennent plus compliquées quand deux espèces territoriales recherchent le même type de nourriture avec des méthodes de fourrage analogues. Les sociétés de granivores sont souvent territoriales. Espacer les territoires n'est pas suffisant. En effet, leurs pistes de fourrage sortent souvent de l'aire contrôlée pour aller à la découverte de nouveaux sites alimentaires. Cette particularité écologique pourrait être responsable de rencontres non souhaitées.

Dans les régions semi-désertiques du sud-ouest des États-Unis, *Pogonomyrmex barbatus* et *P. rugosus* tracent de véritables routes qui s'éloignent de plusieurs dizaines de mètres de l'entrée des nids. Le passage répété des ouvrières détruit la végétation, si bien que ces pistes sont visibles à l'œil nu. Elles restent permanentes pendant de longues périodes de temps, les ouvrières utilisant à la fois un marquage chimique et des repères visuels. Au bout de ces pistes, les ouvrières se dispersent et cherchent individuellement les graines qu'elles ramènent au nid en remontant la même route. Un suivi précis des ouvrières permet d'attribuer chaque piste à un nid précis. La cartographie montre que les pistes appartenant tant à des sociétés intraspécifiques qu'à des sociétés interspécifiques ne se croisent pas, ce qui sup-

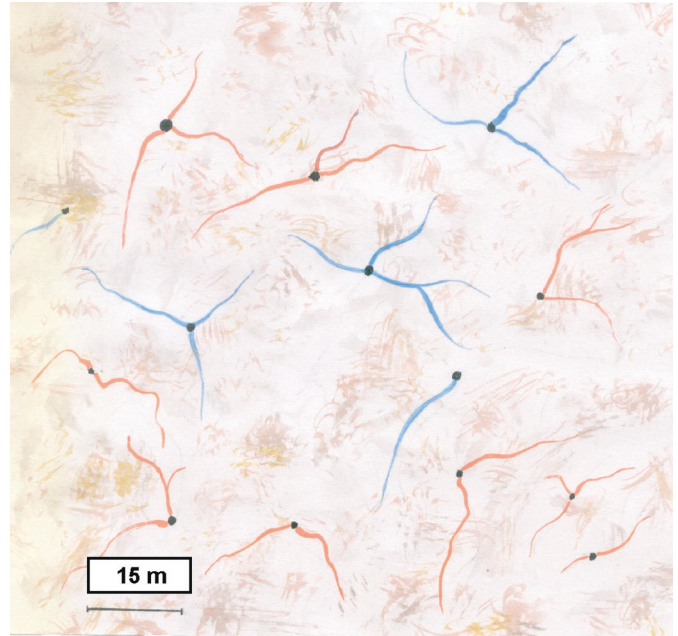


Figure 9.13 ■ L'orientation des pistes de fourrage permet d'éviter la compétition. La compétition intraspécifique ou interspécifique se manifeste essentiellement lors du fourrage. Chez ces espèces granivores du sud-ouest des États-Unis (*Pogonomyrmex rugosus* et *Pogonomyrmex barbatus*), l'espacement des nids réduit la compétition. Mais en plus, les pistes de fourrage qui conduisent les ouvrières de chaque nid sur le lieu de récolte des graines sont orientées de telle sorte qu'elles ne se croisent pas. Cela évite aux ouvrières appartenant à des nids différents de se rencontrer. En bleu les pistes de *P. barbatus* ; en rouge celles de *P. rugosus*. Redessiné d'après Hölldobler B. et Lumsden C.J., 1980. *Science*, **210** : 732–739.

prime toute compétition (figure 9.13). Au contraire, elles divergent considérablement, dirigeant le flot des ouvrières vers des zones de récolte séparées (Hölldobler, 1974 ; Hölldobler et Lumsden, 1980). Cette démarche est volontaire car si l'on joint par une coulée de graines deux nids étrangers, les ouvrières forment deux colonnes qui vont à la rencontre l'une de l'autre. Au niveau de la zone de contact, il y a combat, mais très vite les ouvrières d'une société dévient le tracé de leur piste, ce qui met fin à l'agression. *Pogonomyrmex owyhee* adopte un comportement semblable dans l'Idaho (Jorgensen et Porter, 1982). En situation naturelle, quelques combats sporadiques peuvent se produire quand les zones de récolte qui font suite aux pistes viennent à se chevaucher.

L'évitement de la compétition par une orientation choisie des pistes existe, même au sein d'une même colonie, quand cette dernière possède de multiples entrées. *Messor barbarus* est une granivore méditerranéenne.

néenne bien reconnaissable à la tête rouge de ses ouvrières *major*. Les pistes qui rayonnent autour de chaque entrée ne se croisent pas, si bien que les fourmis qui les empruntent récoltent dans un secteur particulier, non concurrencées par les ouvrières venant d'une autre sortie (Acosta *et al.*, 1995).

2.1.3. Déménagement et la protection de la reine

Les changements des facteurs environnementaux sont responsables de nombreux déménagements chez les fourmis à la recherche de sites plus favorables (Smallwood, 1982). Les raisons en sont multiples et souvent mal connues. Citons la sécheresse, la chaleur ou le froid (Abraham et Pasteels, 1980), ou encore la pluie qui peut nuire à la conservation des graines des moissonneuses (Gordon, 1992 *b*). *Polyrhachis ammon* est particulièrement sensible à l'ombre qui affecte ses nids. Si elle supporte un emplacement abrité du soleil au printemps, elle déménage souvent en hiver pour ne pas être privée du réchauffement solaire (Gibb et Hochuli, 2003).

C'est toutefois la compétition inter ou intraspécifique qui constitue le facteur le plus intéressant à étudier par sa répercussion sur les changements de nids chez les fourmis (Brian, 1952 *b* ; Tsuji, 1988 *b* ; Brown, 1999 *b*). Le déménagement fréquent chez les fourmis moissonneuses est considéré depuis longtemps comme une réponse à une trop forte compétition locale. Il permet de s'éloigner d'un concurrent trop puissant (De Vita, 1979). *Pheidole desertorum* et *P. hyatti* sont deux espèces récolteuses de graines de l'Arizona déménageant avec une fréquence qui varie de 1 à 20 jours. Elles s'installent souvent dans un nid préalablement occupé, puis abandonné par leur propre société ou par une société étrangère, ce qui limite le coût du déménagement. Ce comportement a été interprété par Droual et Topoff (1981) comme une précaution leur permettant de lutter plus efficacement contre les raids de deux *Neivamyrmex*, des fourmis nomades qui partagent leur biotope. Quand une ouvrière de *Pheidole* se heurte à une colonne de raid de la fourmi nomade, elle revient vers son nid. Émettant une « phéromone de panique », elle détermine la fuite de sa société qui s'installe dans un nid vide, prêt à accueillir la colonie.

Pour sa part, *Messor andrei* maintient en permanence une distance suffisante la mettant à l'abri d'un compétiteur interspécifique. Pour cela, 80 p. 100 des nids de cette espèce déménagent au moins une fois par an et certains migrent jusqu'à 10 fois. Un relevé cartographique montre que la nouvelle localisation permet d'augmenter la distance au plus proche voisin d'environ 2 mètres (Brown, 1999 *b*). Il n'est pourtant pas certain que la cause proximale d'une relocalisation

soit de s'éloigner d'un concurrent. Il n'existe en effet aucune corrélation entre la fréquence des déménagements et celle des rencontres agressives avec des ouvrières étrangères. D'autres auteurs (Ryti et Case, 1992) soulignent aussi le rôle de l'espacement dans l'évitement de la concurrence, mais n'écartent pas d'autres causes, comme la recherche de nouvelles sources de nourriture ou la mort de sociétés libérant un nouvel espace. Le déménagement pourrait être aussi un moyen de s'éloigner d'un site contaminé par des champignons pathogènes du genre *Aspergillus* (Gordon, 1992 *b*).

La fréquence des relocalisations peut atteindre des valeurs importantes. *Aphaenogaster araneoides* qui nidifie dans les forêts tropicales humides de l'Amérique centrale déménage en moyenne une fois par semaine. Le suivi minutieux des migrations et des expériences visant à diminuer l'abondance de la litière dans laquelle cette espèce trouve sa nourriture montrent que ni la compétition avec les voisins ni la diminution du nombre des proies ne sont responsables des changements de nid (McGlynn *et al.*, 2004). Ces auteurs font l'hypothèse que la nécessité de relocalisations fréquentes obéit à deux motivations. En changeant souvent de nid, les fourmis échappent à leurs ennemis naturels que ce soient des acariens fréquents dans le couvain ou des fourmis légionnaires dont les raids dévastateurs sont nombreux dans ces forêts. En évitant de séjourner trop longtemps au même endroit, *A. araneoides* empêche aussi une odeur attractive de s'accumuler qui pourrait attirer les prédateurs.

Les relocalisations sont un phénomène sans doute beaucoup plus fréquent qu'on a pu le penser. Elles impliquent des prises de décisions complexes à l'échelle de la société. Il reste sûrement beaucoup à faire pour comprendre les raisons associées à l'écologie des espèces qui pratiquent ce comportement.

Quelles que soient les causes réelles du déménagement, l'opération n'est pas sans risques. En particulier, la reine, habituellement en sécurité au fond du nid, se trouve exposée pendant le trajet aérien à l'ensemble des prédateurs qui ne manquent pas d'essayer de se nourrir aux dépens des membres de la colonne en transit. Les stratégies utilisées pour protéger leur reine sont de deux types : mise en place de gardes et dissimulation au sein du cortège.

La première technique est utilisée par les fourmis nomades d'Amérique et d'Afrique. Ces fourmis déménagent quotidiennement en période nomade, à la recherche d'un nouveau terrain de chasse. Quand la moitié environ du couvain a été transporté, la reine sort à son tour du nid (Schneirla, 1971). Elle est aussitôt

entourée d'un cortège d'ouvrières qui forment une escorte. Pour une longueur donnée de la colonne, on compte de deux à quatre fois plus d'ouvrières au niveau de la reine. Ces ouvrières comprennent toujours des soldats armés de leurs redoutables mandibules en forme de crochet. Des individus restent en position statique de chaque côté de la route empruntée par la reine. Tournant le dos à la femelle reproductrice, ils menacent de leurs mandibules ouvertes et de leurs antennes frémissantes quiconque voudrait s'introduire dans la colonne. Ils se remettent en mouvement après le passage de la gyne. D'autres gardiennes se déplacent en même temps que la reine formant un cordon de sécurité qui se tient à 10 ou 15 cm d'elle (Rettenmeyer *et al.*, 1978). La composition de l'escorte est révélatrice de sa fonction sécuritaire. Alors que les soldats forment 5 p. 100 des individus d'une colonie, ils constituent environ 25 p. 100 de l'effectif de l'escorte, les autres participants étant de grandes ouvrières. On notera aussi que l'importance numérique du cortège protecteur est liée à la vitesse de déplacement de la reine. En l'absence d'obstacles sa marche est rapide, les risques de mauvaises rencontres sont faibles et un nombre réduit de gardiennes sont mobilisées. Au contraire, si le déplacement de la reine est freiné par la nature du terrain, l'escorte est renforcée par l'arrivée de nouveaux soldats.

D'autres espèces pratiquent une protection plus rapprochée. Les nids de feuilles cousues d'*Oecophylla longinoda* sèchent assez vite, obligeant ses habitants à déménager régulièrement. La reine est alors accompagnée d'ouvrières *major*, dont plusieurs marchent à ses côtés pendant que d'autres la chevauchent en la dissimulant totalement. Cette escorte n'est formée que d'ouvrières *major*, plus aptes à la défense. Elles sont attirées par des phéromones produites par des glandes dont les canaux excréteurs débouchent dans les membranes intersegmentaires de l'abdomen royal (Hölldobler et Wilson, 1983 b).

Le déménagement de *Leptothorax albipennis* est provoqué par l'augmentation de la population. Comme la société niche dans des crevasses de petits rocs, chaque augmentation démographique oblige à changer de nid. Cette espèce ne possède ni soldats ni ouvrières *major* pour protéger la reine pendant sa marche à l'air libre. Franks et Sendova-Franks (2000) ont émis l'hypothèse que la manière la plus sûre de circuler pour une telle reine est de se placer au milieu de la colonne des ouvrières. De la sorte, la reine est protégée vers l'avant par la première moitié des ouvrières et vers l'arrière, par l'autre moitié. Si elle sort trop tôt de son nid, elle peut se perdre en suivant une mauvaise éclairouse. En effet, plusieurs éclairouses s'élancent vers divers emplacements avant que le meilleur site soit sélectionné. Si elle sort avec la fin de la colonne, les risques de pré-

dation augmentent : des ouvrières d'espèces plus grosses, comme des *Lasius* alertées par le passage des premières émigrées, ont le temps de se mobiliser et peuvent attaquer en force les dernières *Leptothorax*. Les expérimentateurs ont induit 32 déménagements au laboratoire, simplement en ôtant le couvercle obscurcissant le nid. Immédiatement, les ouvrières se mettent en quête d'un gîte plus sombre que l'on dispose à quelques dizaines de centimètres du premier. Le dépouillement des enregistrements vidéo montre que la reine circule de manière préférentielle avec le deuxième tiers des ouvrières, évitant d'accompagner le premier et le dernier tiers.

Ce comportement collectif, adaptatif à l'échelle du groupe social, n'est pas limité aux sociétés monogynes. Les colonies du *Pachycondyla obscuricornis* sont monogynes ou moyennement polygynes. Dans ce dernier cas, elles possèdent généralement trois à cinq femelles reproductrices dont la fécondité est identique. Quand on force des sociétés rendues expérimentalement digynes à déménager, les deux reines se placent au milieu de la colonne d'émigration, ceci indépendamment du nombre d'ouvrières. L'ordre selon lequel se positionnent les deux reines est aléatoire (Pezon *et al.*, 2005). Par contre, quand la société compte de très nombreuses reines, comme chez la forme polygyne de *Solenopsis invicta*, certaines reines sont plus attractives, car plus fécondes, que d'autres. Ces reines dominantes sont incitées à déménager avant les reines dominées ce qui leur permet de quitter plus vite un nid devenu inhospitalier (Kuriachan et Vinson, 2000).

Les reines de fourmis amenées à déménager adoptent donc la stratégie la plus sécurisante. Si elles en ont la possibilité, elles se font accompagner par des ouvrières *major* ou des soldats. Si les ouvrières sont monomorphes, elles se glissent dans le milieu du cortège, cette position étant la moins risquée.

2.2. Ségrégation spatio-temporelle

À l'espace territorial s'ajoute parfois une ségrégation temporelle. Quand les territoires sont éloignés et les heures de fourragement différentes, les rencontres agonistiques sont évitées. Le travail de Léviéux (1977) dans une savane de Côte d'Ivoire est très démonstratif. Cinq espèces de *Camponotus* se partagent ce biotope. Deux d'entre elles (*C. vividus* et *C. solon*) établissent leurs nids dans les arbres qui constituent leur terrain de chasse favori. Trois autres (*C. compressiscapus*, *C. acvapimensis*, *C. congolensis*) installent leurs nids au sol. Les pourvoyeuses des cinq espèces se succèdent dans leurs activités de récolte : les trois terricoles envoient des vagues de récolteuses vers 8 heures (*C. compressiscapus*), vers 9 heures (*C. acvapimensis*) et vers 20 heures (*C. congolensis*). Chez les arboricoles, *C. vividus*

est la plus active vers 7 heures et *C. solon* vers 19 heures. Les seuls décalages horaires peu marqués concernent *C. compressiscapus* et *C. vividus*, mais la première est terricole alors que la seconde est arboricole. Les rencontres sont donc limitées et les conflits évités.

De la même manière, trois granivores de Californie appartenant aux genres *Messor* et *Pogonomyrmex* récoltent leurs graines à des températures différentes, donc à des heures du jour différentes (Bernstein, 1974). Une étude comparable, réalisée dans une prairie septentrionale, montre aussi que les fourmis appartenant à quatre genres différents (*Tapinoma*, *Myrmica*, *Formica*, *Tetramorium*) et groupant six espèces, s'évitent en espaçant leurs nids et en choisissant des heures de fourrage différentes (Deffernez *et al.*, 1990). *Formica cinerea* et *Lasius psammoophilus* colonisent en grand nombre les dunes sableuses de la péninsule de Hanko en Finlande. Les interférences sont en grande partie évitées parce que le *Lasius* fourrage par temps couvert et humide alors que le *Formica* affectionne les journées ensoleillées (Markó et Czechowski, 2004).

La ségrégation spatiale peut concerner d'autres animaux que les fourmis. *Solenopsis richteri* évite de cohabiter avec le crabe fouisseur *Chasmagnathus granulata* en bordure du lagon côtier de la Mar Chiquita en Argentine. Cette fourmi de feu peut ainsi accéder sans risques à des concentrations de polychètes habitant la zone de balancement des marées. Creusant des galeries au diamètre des vers, elle en chasse de grandes quantités (Palomo *et al.*, 2003).

2.3. Sélection des proies et polymorphisme

2.3.1. Adaptation des modalités du fourrage

La cohabitation peut être rendue possible, simplement parce que les espèces partageant un même biotope et recherchant une même nourriture ont des stratégies de fourrage différentes. Les *Pogonomyrmex barbatus* fourragent en organisant des colonnes de récolte. Ils recherchent les accumulations de graines qui permettent à la colonne de ramener une quantité appréciable de fruits. L'espèce sympatrique *Messor cockerelli* est une fourrageuse solitaire de même taille. Mais, ses ouvrières préfèrent se focaliser sur les graines dispersées. Il n'est pas utile pour une ouvrière solitaire d'exploiter un gros tas de graines puisqu'elle est seule et ne recrute pas de compagnes. Les deux espèces se partagent donc sans interférence un même biotope, chacune recherchant la densité de graines qui convient le mieux à sa méthode de fourrage (Davidson, 1977).

2.3.2. Sélection des proies

Pour éviter les confrontations certaines espèces changent de proies. *Formica polyctena* est une espèce très

fortement territoriale qui domine *Formica fusca*. Quand cette dernière dispose librement d'une aire de fourrage, elle récolte des proies de grande taille, le bénéfice énergétique étant plus grand. Si on lui donne le choix entre un chironome pesant environ 0,15 mg et une mouche cent fois plus lourde, elle s'empare sans hésiter de la mouche. Mais si son nid est voisin de celui de la fourmi des bois elle préférera le chironome, une proie qu'elle peut ramener beaucoup plus vite dans son nid, échappant ainsi à la concurrence (Savolainen, 1991).

2.3.3. Modification du polymorphisme

Une autre manière d'éviter la compétition réside dans la modification de la taille des individus. *Messor pergandei* est une granivore dont le polymorphisme est variable d'une population à une autre. Comme chez toutes les granivores, les grosses graines ne peuvent être récoltées que par les ouvrières les plus grandes. Quant *Messor pergandei* est dans un biotope peu disputé, ses sociétés comprennent des ouvrières de toutes les tailles, ce qui lui permet de récolter toutes sortes de graines, de la plus petite à la plus grande. Par contre, quand elle est en concurrence avec d'autres granivores de même taille, comme *Pogonomyrmex californicus*, l'amplitude de son polymorphisme est réduit et les ouvrières *major* disparaissent. De la sorte, les grosses graines seront laissées à la disposition de l'espèce concurrente qui possède des *major*, alors que *M. pergandei* se recentrera sur les graines plus petites, pour lesquelles la concurrence est réduite (Davidson, 1978).

3. Compétition intranidale et phénomènes hiérarchiques

La compétition n'oppose pas seulement les colonies entre elles. Les affrontements entre membres appartenant à une même société ne sont pas rares, même si leur découverte est relativement récente. Pendant longtemps d'ailleurs, leur supposée absence était utilisée classiquement pour opposer sociétés de vertébrés et sociétés d'invertébrés.

La cause de ces affrontements entre congénères d'un même nid est à rechercher dans l'établissement d'une hiérarchie sociale entre individus visant à un statut de reproducteur. Ils concernent essentiellement les ouvrières qui ont la possibilité de pondre, mais on les rencontre aussi chez les reines qui pratiquent la fondation par pléomérose, chez les jeunes reines vierges et même chez les reines fécondées pondeuses.

3.1. Hiérarchie sociale chez les ouvrières

Les phénomènes de dominance se rencontrent chez les espèces dont les effectifs sont faibles. Il n'est pas pen-

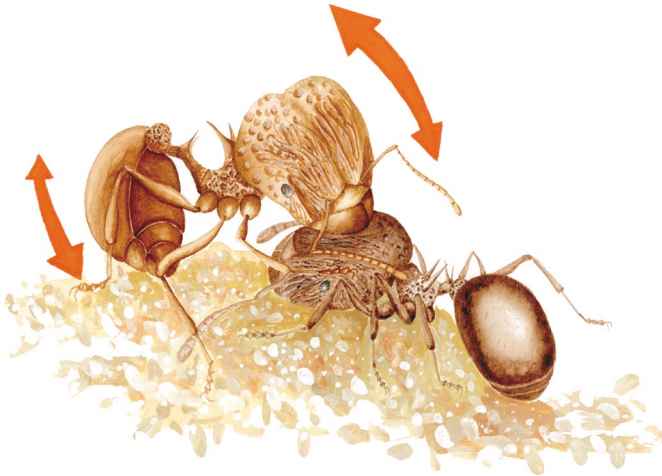


Figure 9.14 ■ La ponte ouvrière et la hiérarchie. Bien que la présence royale inhibe le fonctionnement ovarien des ouvrières il existe des situations où ces ouvrières se préparent à occuper le statut de pondreuse avant même la disparition de la reine. C'est le cas des ouvrières *major* d'*Acanthomyrmex ferox*. Cette fourmi de Malaisie possède deux ou trois ouvrières *major* par colonie qui forment une chaîne hiérarchique à la suite de combats se produisant en présence de la reine. La fourmi dominante pèse de tout son poids sur la tête de la fourmi dominée par l'intermédiaire de ses pattes antérieures. En se balançant d'avant en arrière comme le montrent les flèches, elle secoue fortement l'ouvrière dominée. Au moment de la disparition de la reine, les combats ritualisés redoublent d'intensité et les ouvrières *major* pondront un nombre d'œufs corrélé à leur rang dans la hiérarchie. Redessiné d'après Gobin B. et Ito F., 2003. *Naturwissenschaften*, **90** : 318–321.

sable que des « duels » opposent chaque ouvrière à chacun de ses congénères quand la société contient des centaines ou des milliers d'individus. À cet égard, les *Leptothorax* qui forment de petites sociétés constituent des espèces privilégiées puisque l'on en connaît au moins une dizaine pratiquant les combats ritualisés (Heinze *et al.*, 1997). On a déjà évoqué au chapitre 5 le conflit qui oppose les ouvrières à leur reine quant à l'origine des œufs haploïdes de la société. Les ouvrières s'opposent aussi entre elles pour accéder au rang de pondreuse. Chez *Leptothorax allardycei*, elles forment une hiérarchie linéaire presque parfaite, avec un individu α qui domine un individu β , lequel domine γ ... jusqu'à l'individu ω en bout de chaîne (Cole, 1981). Cette hiérarchie s'établit à la suite de combats ritualisés. La dominante grimpe sur la dominée qui s'aplatit et s'immobilise au sol, les antennes plaquées le long de la tête. Le phénomène de dominance intéresse aussi les échanges trophallactiques. Les dominantes reçoivent de la nourriture des dominées, mais la réciproque n'est pas vraie. Mieux nourries, les dominantes ont des ovaires plus développés et pondent en présence de leur reine,

ce que ne font jamais les dominées. La taille des ouvrières peut favoriser l'accès à un rang social élevé comme chez *Leptothorax gredleri* (Heinze et Obers-tadt, 1999).

C'est aussi la ponte d'œufs reproducteurs qui est l'occasion d'un conflit entre les ouvrières de *Pachycondyla villosa*. Les ouvrières orphelines établissent une échelle de dominance sociale en se « boxant » mutuellement à coups d'antennes. Seules, les ouvrières dominantes pondent des œufs haploïdes, et si par hasard une ouvrière dominée en fait autant, son œuf est dévoré par l'ouvrière au sommet de la hiérarchie (Heinze *et al.*, 1996 a).

La situation est encore plus complexe chez *Acanthomyrmex ferox*, une myrmicine de Malaisie (Gobin et Ito, 2003). Cette fourmi dont l'effectif ne dépasse pas 35 individus possède deux castes ouvrières, des *minor* et des *major*. Les *major*, au nombre de deux ou trois par société, participent à la protection de la colonie, mais ils possèdent, comme la reine, six ovarioles alors que les *minor* n'en possèdent que deux. Ce caractère physiologique prédispose les *major* à pondre, mais seulement quand la reine est absente. Toutefois, la lutte pour accéder au rang de pondreuse commence en présence de la reine. Les combats peuvent se comparer aux luttes réalisées par les sumos japonais qui cherchent à se déséquilibrer en usant de leur masse (figure 9.14). Le *major* dominant pose ses pattes antérieures sur la tête d'un *major* de rang inférieur. En balançant sa tête énorme et son abdomen, il pèse de tout son poids sur son adversaire. Ainsi secoué le *major* dominé marque sa soumission en demeurant immobile. Dix minutes à peine après que la société devienne orpheline, les combats redoublent d'intensité et contribuent à l'établissement d'une échelle de dominance. Le *major* dominant sera le meilleur pondreur de tous les *major* et il est le seul à accéder au tas d'œufs, où il mange les œufs des *major* subordonnés. Les ouvrières *minor* ne pondent pas d'œufs reproducteurs.

L'établissement de chaînes hiérarchiques, fréquentes chez les leptothoracines, n'est pas rare non plus chez les fourmis esclavagistes qui seront étudiées au chapitre 13. Elles ont été observées chez *Harpagoxenus sublaevis* (Bourke 1988 b), *Chalepoxenus muellerianus* (Heinze, 1996) ou *Protomognathus americanus* (Franks et Scovell, 1983 ; Blatrix et Herbers, 2004). Ces hiérarchies de dominance se réalisent toujours dans le contexte du monopole de la reproduction.

La lutte est vive également chez les espèces possédant une reine que l'on a éloignée de sa société. Dans les sociétés orphelinées de *Pachycondyla apicalis* les ouvrières entament des luttes sévères pour obtenir le rang élevé qui leur permettra de pondre. L'ouvrière domi-

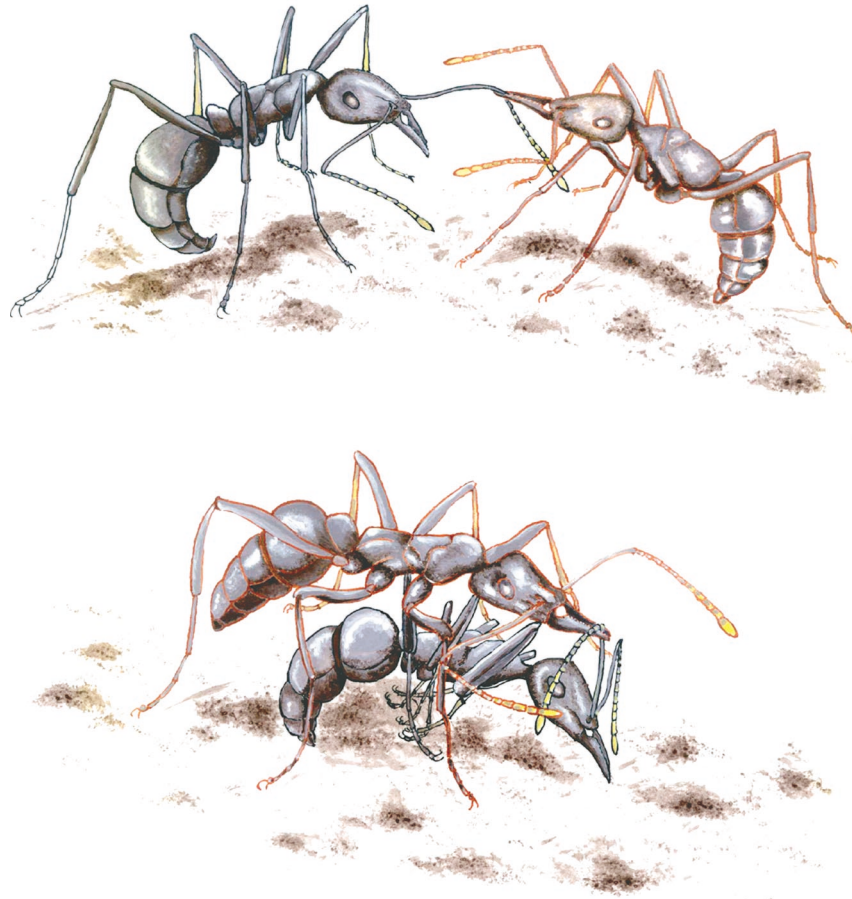


Figure 9.15 ■ *Compétition et dominance hiérarchique chez les ouvrières.* Dans les sociétés orphelines de la Ponerinae néotropicale *Pachycondyla apicalis*, la lutte est vive entre les ouvrières pour accéder à un rang social élevé qui les autorise à pondre des œufs haploïdes. Le dessin du haut concerne une confrontation banale entre une ouvrière dominante (à droite) et une ouvrière dominée (à gauche). La dominante saisit la dominée par une patte ou une antenne et la tire sur le sol pendant une quinzaine de secondes. Quand elle est libérée, la dominée s'enfuit. La contestation est plus vive si la hiérarchie sociale est remise en question, comme dans le dessin du bas. Les attaques se succèdent pendant des dizaines de minutes, toujours marquées par la prise des antennes ou des pattes. L'ouvrière vaincue marquera sa soumission, en prenant une posture nymphale. Elle replie ses appendices et les plaque contre son corps. Redessiné d'après Oliveira P.S. et Hölldobler B., 1990. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **27** : 385–393.

nante saisit la dominée par une antenne ou une patte et tire pendant une quinzaine de secondes. La dominée s'efforce de se libérer et s'enfuit (*figure 9.15*). La lutte peut devenir acharnée si la hiérarchie est remise en question. La confrontation peut durer jusqu'à 1 heure, l'ouvrière vaincue marquant sa soumission en plaquant ses appendices le long du corps, en une « posture nymphale » (Oliveira et Hölldobler, 1990). Pour limiter les combats, un signal chimique porté par la cuticule de l'ouvrière dominante de *Pachycondyla inversa* permet

aux autres ouvrières de reconnaître l'individu de rang α (Heinze *et al.*, 2002).

Nous verrons dans le chapitre suivant qu'il existe des espèces dont la reine a été perdue au cours de l'évolution. Elle est remplacée par des ouvrières pourvues d'une spermathèque, capables de s'accoupler et de pondre des œufs fécondés. L'accès au statut d'ouvrière fécondée et pondeuse passe le plus souvent par des combats ritualisés opposant les ouvrières entre elles.

Cette situation se rencontre avec une certaine fréquence chez les Ponerinae. Une des mieux étudiées est *Dinoponera quadriceps*. C'est au cours de combats stéréotypés que l'ouvrière α est désignée et qu'elle maintient sa position de pondreuse (Monnin et Peeters, 1998). Le cas de *Platythyrea punctata* est particulier. Comme on l'a vu au chapitre 4, il s'agit d'une Ponerinae dont certaines colonies sont dépourvues de reine. Les ouvrières pratiquent alors une parthénogenèse thélytoque qui leur permet d'engendrer des individus femelles sans fécondation (Heinze et Hölldobler, 1995 ; Schilder *et al.*, 1999 *a*). Des combats impliquant une boxe antennaire déterminent la position hiérarchique des intervenants, les individus de rang élevé pondant plus que les autres (Heinze et Hölldobler, 1995). Ces combats s'expliquent mal car ces colonies sans reine ont une structure clonale (Schilder *et al.*, 1999 *b*). Chaque individu promeut aussi bien son succès reproductif via sa production personnelle qu'au travers celle de ses compagnes dont il partage rigoureusement le même génome.

Les combats ritualisés peuvent intervenir à un autre moment du cycle. Chez les fourmis sans reine, seules les ouvrières fécondées sont à même de pondre. C'est à ce moment de leur vie que les conflits éclatent chez *Gnamptogenys menadensis* (Gobin *et al.*, 2001). Les ouvrières vierges s'engagent dans une lutte marquée par des morsures et des flagellations antennaires. À l'issue de ces combats, seuls les individus dominants sont autorisés à sortir du nid et à pratiquer des appels sexuels qui attirent les mâles. La copulation achevée, les ouvrières fécondées rentreront dans leur nid et pondront des œufs diploïdes.

La caractéristique des combats ritualisés est l'absence habituelle de blessures, les morsures n'étant jamais très appuyées et l'aiguillon non utilisé. Ils sont néanmoins coûteux en énergie et l'on peut penser que leur durée doit être limitée. C'est ce que font les ouvrières de *Ponera coarctata*, une des rares Ponerinae des régions tempérées. Quand leur société est orphelinée, on assiste aux mêmes luttes entre ouvrières afin de désigner les pondreuses que celles que l'on vient de décrire. Mais, en plus des comportements agressifs on assiste à des offrandes trophallactiques. On sait que les trophallaxies sont de peu de valeur alimentaire chez les ponéromorphes. Dans ce cas, elles pourraient jouer un rôle d'apaisement pour limiter la durée des affrontements (Liebig *et al.*, 1997). On peut aussi s'interroger sur la signification de l'absence habituelle d'agressions entre ouvrières en présence de la reine. Le comportement des ouvrières de *Ponera coarctata* que l'on vient de rapporter se retrouve chez celles d'une autre Ponerinae, *Pachycondyla obscuricornis*. Ce n'est qu'après l'orphelinage de la société que des combats se déroulent, à l'issue desquels quelques ouvrières monopolisent la

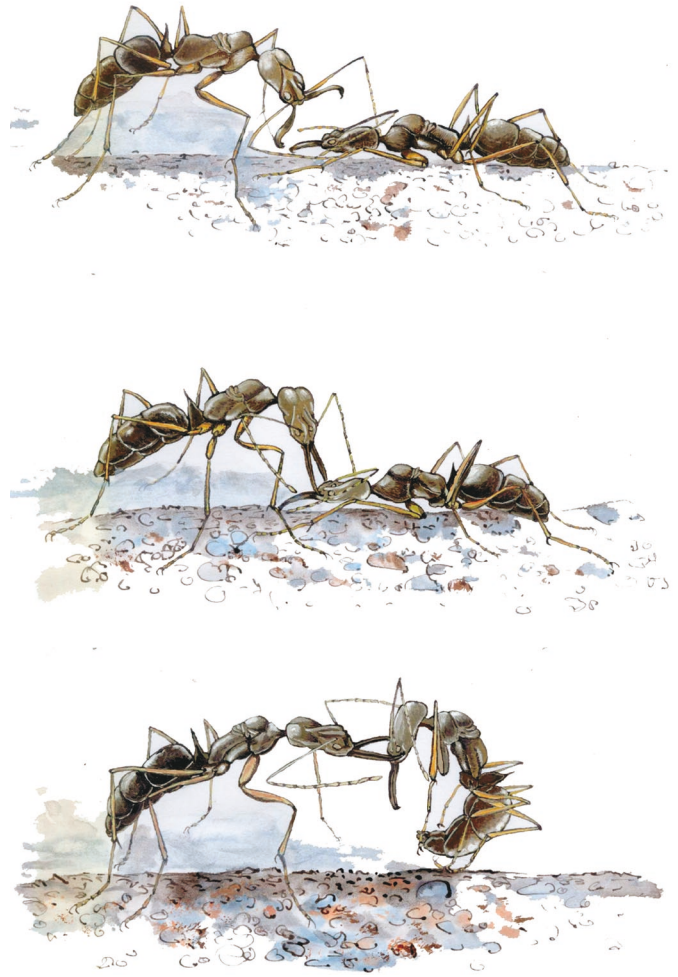


Figure 9.16 ■ L'établissement de la hiérarchie chez les reines d'*Odontomachus chelifer*. Les combats entre reines fertiles d'un nid adulte sont rares. Ils existent pourtant chez cette ponéromorphe tropicale américaine. Les affrontements sont ritualisés et ont pour fonction de désigner une reine dominante qui pondra davantage d'œufs que ses rivales. La reine dominante menace de ses mandibules largement ouvertes la reine dominée, qui s'aplatit au sol et ramène ses antennes le long de la tête. Si la dominée tente de se rebeller, la dominante la saisit par la tête et la soulève. La dominée marquera alors sa subordination en prenant une position nymphale. Elle replie ses appendices le long du corps. Redessiné d'après Medeiros F. *et al.*, 1992. *Ethology*, **91** : 134–146.

ponde d'œufs à devenir mâle (Oliveira et Hölldobler, 1991). Franks et Scovell (1983) et Cole (1986) ont fait remarquer que ces combats seraient trop coûteux quand un reproducteur est présent. Les individus dominants négligeraient par exemple le couvain (Monnin et Ratnieks, 1999). La mesure de la production de CO₂ à des moments clés de la biologie de *P. obscuricornis* semble leur donner raison (Gobin *et al.*, 2003 *b*).

2003 *b*). L'émission de CO₂ est en effet un bon indice de l'activité métabolique des individus. Dès l'orphelinage, le volume du CO₂ émis chute, ce qui traduit une immobilité des ouvrières déstabilisées par le départ de la reine. Les ouvrières ne travaillent plus, ce qui ne peut qu'entraîner un affaiblissement de la société. Inversement, 3 jours plus tard, quand les ouvrières combattent pour construire la hiérarchie reproductrice, la quantité de CO₂ produit devient très importante. C'est le signe d'une dépense énergétique considérable, toujours aux dépens de l'économie de la colonie. La production de CO₂ ne redevient normale que 3 semaines plus tard, quand les ouvrières dominantes pondent. Au total, les conflits pour accéder à la dominance reproductrice sont coûteux pour la société, d'une part parce que pendant un certain temps les ouvrières cessent de travailler, d'autre part parce que les ouvrières qui se battent dépensent beaucoup d'énergie. Dans ces conditions, il ne serait pas surprenant que la reproduction ouvrière résultant de comportements agonistiques soit contre-sélectionnée chaque fois que les bénéficiaires en attendre en termes de productivité sont inférieurs aux coûts (Kikuta et Tsuji, 1999 ; Monnin et Ratnieks, 2001 ; Foster *et al.*, 2002).

3.2. Phénomènes de dominance chez les reines

Les reines essaimantes de plusieurs espèces se regroupent afin de d'améliorer le succès de la fondation (cf. chapitre 3). Cette situation, connue sous le nom de *pléomérose*, peut conduire à des conflits entre les reines, l'une d'entre elles essayant de dominer les autres. Elle se rencontre chez *Camponotus ferrugineus* (Fowler et Roberts, 1983) ou chez *Iridomyrmex purpureus* (Hölldobler et Carlin, 1985). Des combats ritualisés opposent les reines fondatrices. À l'issue de ces conflits, une reine acquiert le statut de dominante et inhibe la ponte de ses compagnes.

Les reines de *Pachycondyla inversa*, comme presque toutes les reines de Ponerinae, sortent régulièrement chasser pendant la période de fondation. À la suite de combats ritualisés marqués par des flagellations antennaires, la reine dominante sortira moins souvent que ses compagnes, prenant ainsi moins de risques (Kolmer et Heinze, 2000).

Bien que plus rares, des relations agressives se rencontrent parmi les reines des sociétés adultes polygynes.

Le but est toujours de s'assurer un meilleur succès reproductif. Chez quelques *Leptothorax*, comme *L. gredleri*, une seule reine se reproduit parmi l'ensemble des reines fécondées. Cette *monogynie fonctionnelle* est déterminée à la suite de conduites agressives entre reproductrices, seule la reine de haut rang pouvant pondre (Buschinger, 1968 *a* ; Heinze *et al.*, 1992). Les reines rebelles sont parfois expulsées du nid (Ortius et Heinze, 1995). Chez *Odontomachus chelifer*, la reine dominante s'oppose souvent aux reines dominées qui réduisent leur ponte à la suite de confrontations ritualisées (figure 9.16). La reine dominée s'aplatit sur le sol, ferme ses mandibules et tient ses antennes le long de sa tête. Si elle tente de se rebeller, la dominante la saisit par la tête et la soulève. La dominée marquera alors sa soumission en repliant ses appendices dans une « position nymphale » (Medeiros *et al.*, 1992).

Un phénomène comparable se rencontre chez la petite fourmi du Québec, *Leptothorax* sp. A. Là encore, les combats concernent les reines fécondées des sociétés matures. Ces reines, qualifiées d'intermorphes car elles ressemblent à des ouvrières, entament à la fin de l'hibernation des combats ritualisés. À l'issue de ces affrontements, une véritable chaîne hiérarchique se forme entre les sept ou huit reines présentes. La reine atteignant le rang α est la seule à pondre et obtient plus de nourriture que les reines de rang inférieur. Si l'on supprime α , des subordonnées reprennent leur ponte, mais après 10 jours la reine classée β acquerra le statut α et sera l'unique reproductrice de la société (Heinze, 1990).

On peut s'interroger sur la stabilité de ces sociétés où plusieurs femelles renoncent à la ponte. Les subordonnées trouvent-elles un avantage reproductif à cette situation ? Les reines étant généralement apparentées (Heinze, 1995 *a*), celles qui ne pondent pas assurent néanmoins leur succès reproductif indirectement, via la reproduction d'une sœur. De plus, il est fréquent que leur présence améliore la productivité de la reine pondeuse. Chez *Leptothorax gredleri*, la médiane du nombre d'ouvrières élevées en 140 jours dans une société monogyne est de 30, alors qu'elle atteint 86 si l'on ajoute une seconde reine qui se comportera en subordonnée non pondeuse (Heinze et Oberstadt, 2003). Cette seconde reine, apparentée à la reine dominante, trouve un avantage certain à se comporter en auxiliaire.

10

Les fourmis sans reine

Un des paradigmes des sociétés d'insectes est l'existence d'une division du travail concernant la reproduction. En règle générale, il existe des femelles de grande taille spécialisées dans la ponte, les gynes ou reines, et d'autres femelles plus petites, les ouvrières, souvent stériles, qui se consacrent aux soins aux larves, à la construction ou à la récolte de nourriture.

La première entorse à cette règle vient d'une possibilité conservée par la plupart des ouvrières : leurs ovaires étant fonctionnels, elles peuvent pondre par parthénogenèse arrhénotoque des œufs haploïdes à l'origine de mâles. Très exceptionnellement, elles peuvent même pondre des œufs diploïdes à devenir femelle, la parthénogenèse étant alors thélytoque (cf. chapitre 4). La deuxième entorse concerne la morphologie des reines. Elles sont normalement ailées à leur émergence, y compris dans les genres les plus archaïques, comme *Prionomyrmex* (= *Nothomyrmecia*), *Myrmecia* ou *Amblyopone*, ce qui témoigne d'un état ancestral. Toutefois, dans le taxon des ponéromorphes qui a conservé de nombreux caractères plésiomorphiques, le dimorphisme entre reines et ouvrières est fréquemment réduit, la taille des reines étant peu différente de celle des ouvrières. Le volume de leur thorax est réduit si bien que les muscles du vol occupent peu de place (Peeters, 1990). Ces reines ont peu de réserves énergétiques. C'est une des raisons pour lesquelles elles pratiquent la fondation semi-claustrale. De plus, leurs ovaires ont un nombre réduit d'ovarioles, parfois similaire à celui de leurs ouvrières comme chez *Pachycondyla* (*Neoponera*) *obscuricornis* (Fresneau, 1984) ou *Harpegnathos saltator* (Peeters *et al.*, 2000). La morphologie des reines de plusieurs ponéromorphes peut encore être plus altérée dans le sens de la simplification. Leurs ailes disparaissent modifiant la structure du thorax par la disparition des sclérites qui leur sont associés. Ces reines, que l'on qualifie d'ergatoïdes, ressemblent fortement à des ouvrières (Peeters, 1991 *a*). La perte des ailes est liée à des stratégies de reproduction particulières, la plus importante étant la fission (Peeters et Ito, 2001).

Les ponéromorphes qui forment un groupe hétérogène désormais éclaté en six sous-familles (Bolton, 2003) comptant environ 1 300 espèces, peuvent encore aller plus loin dans leurs singularités reproductrices. Chez 170 à 180 d'entre-elles, la reine, qu'elle soit ailée ou ergatoïde, a totalement disparu (Peeters, com. personnelle). Elle est remplacée par une ou plusieurs ouvrières fécondées, capables d'émettre des œufs diploïdes à devenir femelle. La fécondation est rendue possible par une particularité anatomique quasiment unique. Ces ouvrières à mœurs sexuées ont conservé la spermathèque, donc la possibilité de stocker les spermatozoïdes après l'accouplement. Si les ouvrières possèdent toutes une spermathèque, seules celles qui s'accouplent sont à même de produire des œufs diploïdes et de jouer le rôle de reproducteur. Pour marquer leur statut particulier elles ont reçu le qualificatif de *gamergates*, ce qui signifie littéralement « ouvrières mariées », un terme proposé par Peeters et Crewe (1984) chez une Ponérinae d'Afrique du Sud, *Pachycondyla* (*Ophthalmopone*) *berthoudi*. Puisqu'elles remplacent fonctionnellement la reine, elles resteront confinées au nid sans suivre l'évolution normale du polyéthisme d'âge qui marque la destinée des ouvrières. Ces dernières, qui ne se sont pas accouplées, suivent l'évolution régulièrement dévolue aux ouvrières des espèces à reine. Elles s'occupent du couvain et sortent fourrager à l'extérieur du nid. Il faut préciser que lorsque les ouvrières inséminées restent stériles, par exemple parce qu'elles sont inhibées par un autre reproducteur, elles gardent le nom d'ouvrières. Seules les ouvrières accouplées *et* pondueuses sont des gamergates.

Exactement comme dans les sociétés avec reine, on trouve chez ces fourmis des sociétés monogynes avec une seule gamergate ou des sociétés polygynes avec plusieurs gamergates. Quelques espèces possèdent les deux types de reproducteurs, certaines sociétés étant pourvues de reines et d'autres de gamergates. Il est exceptionnel que les deux types de reproducteurs cohabitent. Puisque toutes les ouvrières de ces fourmis possèdent une spermathèque, chacune peut espérer un

jour s'accoupler et devenir une gamergate. Cette situation génère de nombreux conflits. Chaque nouvelle ouvrière tentera de devenir reproductrice. Si elle n'atteint pas le statut de gamergate, elle peut essayer de pondre des œufs vierges à devenir mâle.

1. Remplacement de la gamergate

1.1. Conduites agonistiques et chaînes hiérarchiques

Intéressons-nous aux querelles du premier type, qui opposent la gamergate aux jeunes ouvrières qui cherchent à devenir reproductrices. Les observations les plus complètes à ce sujet ont été réalisées chez *Dinoponera quadriceps*. Cette Ponerinae sans reine, qui est une des plus grandes fourmis au monde avec ses 3 cm de long, vit au Brésil. Elle ne possède qu'une seule gamergate, pondreuse d'œufs mâles et femelles. Les colonies comprennent une moyenne de 85 ouvrières. Quatre à six de ces ouvrières peuvent prétendre accéder au rang de reproductrice. Avec la gamergate, elles constituent une chaîne hiérarchique marquée par des combats ritualisés. La réalisation de telles hiérarchies linéaires ou non linéaires, dans le but de monopoliser la reproduction, est connue aussi bien chez les mammifères comme la mangouste naine, la hyène tachetée ou le rat-taupe, que chez les oiseaux comme le pic des glands (Clutton-Brock *et al.*, 1998 ; Aron et Passera, 2000 ; Faulkes et Bennett, 2001).

Chez les *Dinoponera*, la chaîne hiérarchique résulte de combats ritualisés où les flagellations antennaires jouent un grand rôle (figure 10.1). Derrière la gamergate qui occupe le rang α , les autres ouvrières de la hiérarchie occuperont les rangs β , γ ... Le combat est important, car le rang social est fortement prédictif de l'accès au statut ultérieur de gamergate. Quand la gamergate en titre meurt, elle est remplacée par l'une des trois ouvrières les mieux placées dans la hiérarchie (Monnin et Peeters, 1999). La nouvelle promue quitte brièvement son nid pendant la nuit, émet une phéromone sexuelle et s'accouple avec un des mâles attirés par son odeur. Désormais, elle est la nouvelle gamergate et pond des œufs fécondés à devenir femelle.

La gamergate lutte en permanence pour ne pas perdre son rang de première pondreuse, convoité d'abord par l'individu β . Quelles sont les raisons de tels comportements ? Supprimer sa mère n'apporte en principe aucun avantage en matière de proximité génétique (figure 10.2). En effet, une fille est apparentée à 75 p. 100 avec ses sœurs (les filles de sa mère) et à 25 p. 100 avec ses frères (les fils de sa mère). La moyenne de ces deux valeurs donne un coefficient de parenté $r = 0,5$. Or, cette même fille est apparentée à 50 p. 100 avec ses descen-

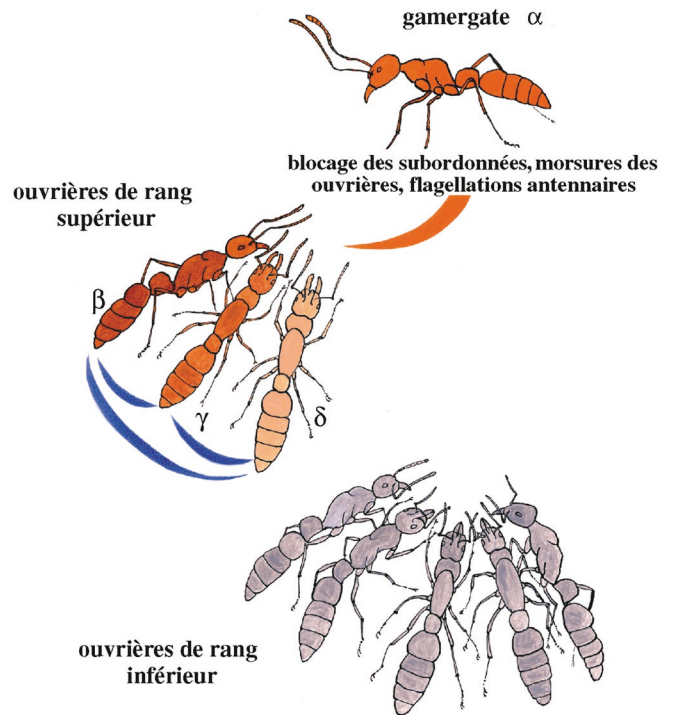


Figure 10.1 ■ La structure sociale hiérarchisée de la société de la fourmi sans reine *Dinoponera quadriceps*. L'ouvrière accouplée (la gamergate) occupe le rang α en haut de l'échelle hiérarchique (individu rouge vif). Les hydrocarbures portés par sa cuticule sont riches en un composé à 33 atomes de carbone, le 9-hentriacontène, véritable marqueur du bon fonctionnement de ses ovaires. En dessous, on trouve quelques ouvrières vierges qui occupent un rang supérieur. Elles sont organisées selon une chaîne hiérarchique linéaire, β , γ , δ ... Les dégradés de rouge rendent compte de la position sociale. Les autres ouvrières, de rang inférieur, (couleur mauve pâle), forment un groupe à la hiérarchie plus diffuse. Les combats ritualisés qui structurent la hiérarchie sont marqués par des flagellations antennaires. Ils sont vifs entre la gamergate et l'ouvrière β qui cherche à supplanter α , mais aussi entre la gamergate et les autres ouvrières de rang supérieur, ainsi qu'entre ces dernières (flèches rouges et bleues).

dants éventuels, qu'ils soient mâles ou femelles. Il n'y a donc aucune raison objective de gain génétique à éliminer sa mère. Par contre, si la fille β remplace la gamergate mère, elle met hors-jeu ses sœurs de haut rang, qui peuvent aussi prétendre un jour à la succession. Or, une femelle trouve toujours un plus grand succès reproductif dans sa propre reproduction (succès reproductif direct) que dans la reproduction d'une sœur ($r = 0,35$ en moyenne ave des nièces ou des neveux). Donc, prendre la place de la mère, c'est avant tout éviter d'être supplanté par une sœur. Quant à la gamergate, son intérêt, toujours en termes de proximité génétique, est de durer le plus longtemps possible. Elle est appa-

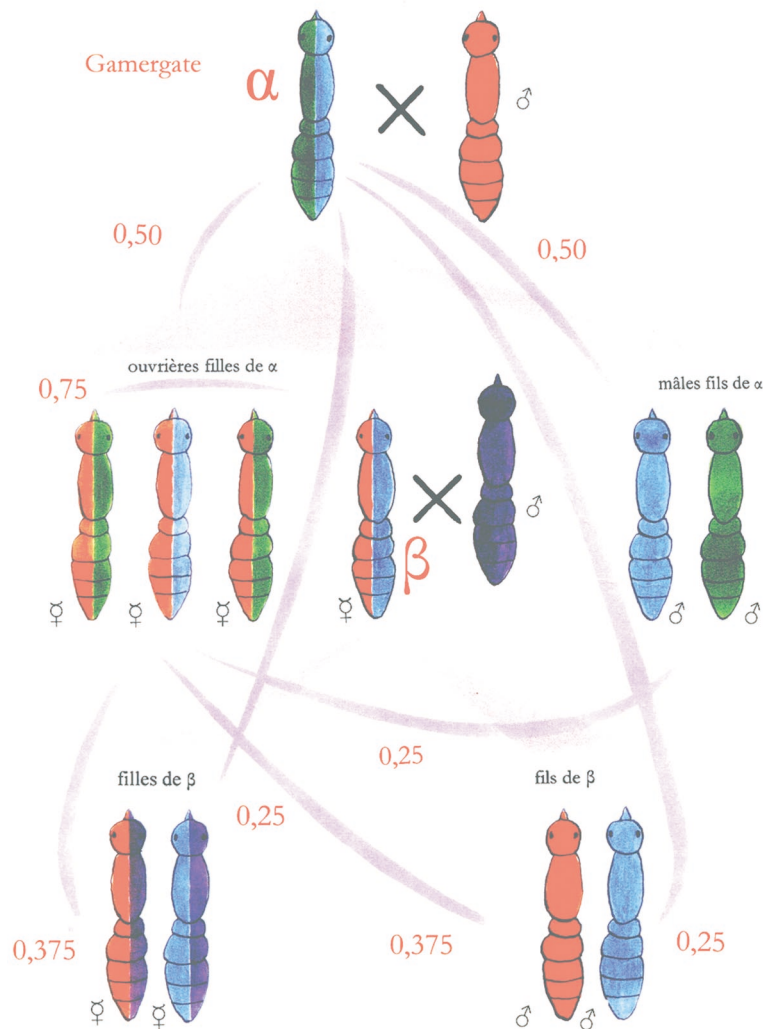


Figure 10.2 ■ La parenté génétique entre congénères des fourmis sans reine. Chez les fourmis ponéromorphes dépourvues de reine, la reproduction sexuée est dévolue à une ouvrière capable de s'accoupler, car pourvue d'une spermathèque. Cette ouvrière inséminée ou gamergate représente l'individu α (rangée supérieure). On a figuré au-dessous du couple à l'origine de la société, sur la même ligne, (rangée intermédiaire) des ouvrières-filles et des mâles-fils. Parmi les ouvrières-filles, l'une dominera les autres et occupera le rang β . Après la disparition de la gamergate α , elle s'accouplera avec un mâle étranger et donnera naissance à son tour à des ouvrières-filles et des mâles-fils, qui figurent sur la rangée du bas. Les lignes roses, qui relient les divers congénères, sont accompagnées de la valeur du degré de parenté entre ces congénères. La couleur des individus rend compte de l'haplodiploïdie. Pour simplifier, on a choisi $2n = 2$, si bien que les mâles n'ont qu'une seule couleur et les femelles deux, pour signaler respectivement leur constitution haploïde ou diploïde.

rentée à 0,5 avec n'importe lequel de ses descendants, alors qu'elle ne l'est qu'à 0,25 avec ceux de l'une de ses filles.

Un individu est amené à rejoindre la chaîne hiérarchique quand les bénéfices qu'il en tire sont supérieurs aux coûts. Concrètement, le succès reproductif s'il de-

vient l'individu α doit l'emporter sur les bénéfiques indirects issus de sa contribution au développement de la société. Le nombre d'individus impliqués dans la chaîne hiérarchique dépendra alors du degré de parenté avec les congénères et de l'effectif de la colonie. C'est dans les sociétés dont le degré d'apparentement entre individus est le plus faible et le nombre d'individus est le plus élevé que l'on doit observer les chaînes les plus longues. On comprend aisément que les bénéfiques à retirer d'une lutte pour la reproduction sont d'autant plus élevés que le degré de parenté entre individus au sein de la société est faible. De même, une ouvrière qui cesse de travailler pour le bien commun coûte moins cher à la collectivité dans une société de 100 individus que dans une société de 10 individus (Monnin et Ratnieks, 1999). C'est effectivement ce qui se passe comme le montre la comparaison de la longueur des chaînes hiérarchiques de trois espèces de *Dinoponera*. Chez *D. australis*, dont la valeur médiane de la population d'un nid est 14 ouvrières, le calcul théorique prédit que seuls deux individus doivent s'engager dans des interactions agonistiques. L'observation montre qu'un seul individu s'oppose aux autres. Chez *D. gigantea*, la valeur médiane est plus élevée et atteint 41 ouvrières. Le calcul théorique prédit des combats entre trois individus, ce qui est vérifié par l'observation. Enfin, chez l'espèce la plus peuplée, *D. quadriceps* dont la valeur médiane est de 78, 4 individus devraient s'affronter. L'observation en décèle trois (Monnin *et al.*, 2003).

Les conflits que l'on vient d'analyser chez les *Dinoponera* sont de même nature chez toutes les ponéromorphes sans reine. On les retrouve par exemple chez une autre Ponerinae, *Pachycondyla* (= *Bothroponera*) *sublaevis* qui habite les forêts d'eucalyptus d'Australie. L'ouvrière apte à s'accoupler se trouve au sommet d'une hiérarchie de dominance établie à la suite de combats rituels (Ito et Higashi, 1991). Ces combats sont dans leur forme semblables à ceux qui ont été évoqués au chapitre 9, lors des contestations observées entre ouvrières de Myrmicinae luttant pour obtenir le statut de pondeuses d'œufs haploïdes. Les flagellations antennaires y jouent un rôle important. L'ouvrière dominée se plaque au sol, les antennes repliées vers l'arrière. On obtient ainsi une chaîne hiérarchique linéaire impliquant une demi-douzaine d'individus qui sont les plus jeunes de ces microsociétés comptant moins de 20 fourmis. Ce n'est qu'à la disparition de la gamergate que l'ouvrière β , dont les ovaires sont déjà bien développés, devient sexuellement attractive.

Les fourmis du genre *Diacamma* sont aussi des ponéromorphes sans reine, de type monogyne, ne possédant qu'une seule gamergate fonctionnelle. Les gamergates étant morphologiquement similaires aux ouvrières, elles sont dépourvues d'ailes. Toutefois, chez la Pone-

rinae australienne *Diacamma australe*, la gamergate possède de petits appendices thoraciques ressemblant à des bourgeons alaires, appelés *gemmes* (Peeters et Billen, 1991) (*figure 10.3*). Tant l'étude morphologique des formations squelettiques (exo- et endosquelette) du thorax (Bitsch et Peeters, 1991), que l'étude histologique des disques imaginaires alaires larvaires (Gotoh *et al.*, 2005) montrent que ces appendices occupent l'emplacement des ailes mésothoraciques, réduites à des moignons. À la nymphose, les disques alaires métathoraciques disparaissent totalement alors que ceux appartenant au mésothorax s'évaginrent sous la forme d'une pièce simple de forme ovale. Les cellules épithéliales se différencient en cellules glandulaires exocrines qui débouchent sur la face externe des appendices par des petits pores (Peeters et Billen, 1991 ; Gotoh *et al.*, 2005). Ces glandes exocrines peuvent être considérées comme le résultat d'un processus évolutif permettant à ces appendices d'exercer de nouvelles fonctions phéromonales comme on va le voir. Les ouvrières non fécon-

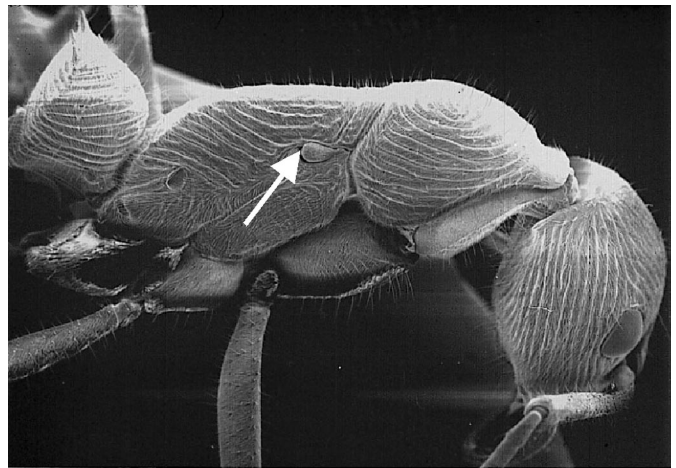


Figure 10.3 ■ *Les gemmes des gamergates.* Chez plusieurs espèces de fourmis appartenant au taxon des ponéromorphes, il n'existe plus de caste royale. La reproduction est dévolue à des ouvrières qui, ayant conservé au cours de l'évolution leur spermathèque, peuvent s'accoupler et pondre des œufs diploïdes à devenir femelle. Après leur fécondation, ces ouvrières deviennent des *gamergates*. Chez la Ponerinae *Diacamma australe*, l'accouplement n'est possible que si l'ouvrière a conservé après la sortie de son cocon, des petits appendices thoraciques ressemblant à des ailes atrophiées, les *gemmes*. On voit sur cette photo prise en balayage électronique une gemme marquée d'une flèche. Ces structures jouent sans doute un rôle dans l'appel sexuel que l'ouvrière émet à l'intention d'un mâle afin d'être fécondée. La gamergate en titre, qui a conservé ses gemmes, arrache ceux de ses filles après la sortie du cocon. Les ouvrières mutilées ne pourront plus « appeler » un mâle et restant vierges, ne pourront pas menacer le monopole reproducteur qu'exerce la gamergate. © par C. Peeters avec son autorisation.

dées, présentes dans le nid, sont dépourvues de telles structures. Pourtant, à la sortie de leur cocon de nymphe, toutes les ouvrières possèdent des gemmes. Cette situation ne dure pas. La gamergate présente au moment de l'émergence arrache avec ses mandibules les gemmes de chaque ouvrière nouveau-née (Peeters et Higashi, 1989). La situation est comparable chez *Diacamma rugosum*, une espèce japonaise (Fukumoto *et al.*, 1989), mais la gamergate bien que très active est assistée par deux ou trois ouvrières dans le travail de mutilation. Elle doit même insister longuement pour parvenir à redresser les gemmes qui sont étroitement plaqués dans une dépression thoracique. Chez une *Diacamma* de Malaisie la gamergate est présente, mais ce sont les ouvrières qui mutilent l'ouvrière néonate. Sans doute la gamergate émet-elle une phéromone qui déclenche le comportement agressif de ses ouvrières (Sommer *et al.*, 1993). La mutilation empêche vraisemblablement le comportement sexuel de se dérouler correctement en altérant des commandes nerveuses. L'arrachement des gemmes entraîne la dégénérescence des connexions neuronales aussi denses à cet endroit que chez les espèces pourvues d'ailes normales (Gronenberg et Peeters, 1993).

Normalement, une ouvrière munie de ses gemmes sort du nid et procède à un appel sexuel en direction des mâles ailés. Pour cela, elle utilise une phéromone sexuelle émise par une glande logée dans le tibia des pattes postérieures. Chez une *Diacamma* japonaise, on a pu montrer que l'ouvrière frotte ses pattes postérieures contre son abdomen recourbé. Si l'on vernit l'ouverture de la glande tibiale, les mâles ne sont pas attirés (Nakata *et al.*, 1998). Si l'on vernit ou si l'on arrache les gemmes, l'ouvrière ne sortira même pas de son nid. Sans que l'on comprenne encore parfaitement le rôle de ces appendices, leur présence est indispensable au déroulement complet du comportement reproducteur.

En mutilant les ouvrières au début de leur vie, la gamergate s'assure du monopole de la fécondation et donc de la reproduction. D'ailleurs, si l'on enlève expérimentalement la gamergate du nid, la première ouvrière qui émerge conserve ses gemmes, puis s'accouple devenant ainsi à son tour gamergate. Elle arrachera les gemmes des autres ouvrières sortant de leur cocon. Ce mode de régulation de la monogynie apparaît être un phénomène général chez toutes les espèces du genre *Diacamma* (Sommer *et al.*, 1993 ; Cuveillier-Hot *et al.*, 2002), à l'exception d'une population au statut systématique incertain où les ouvrières conservent leurs gemmes. Les représentants de cette population, que Baudry *et al.* (2003) appellent le groupe *nilgiri*, sont très voisins génétiquement et géographiquement de l'espèce *D. ceylonense*. Sans doute la phéromone émanant des gemmes et déclenchant le comportement

de mutilation est-elle émise à une concentration trop faible chez cette espèce puisque ces gemmes ne sont toujours pas arrachées si le cocon est transféré dans une société de *D. ceylonense*. Par contre les ouvrières de *D. nilgiri* arrachent sans difficulté les gemmes des ouvrières de *D. ceylonense* écloses dans leur nid (Ramswamy *et al.*, 2004).

Le remplacement d'une gamergate de *Diacamma*, morte naturellement ou éliminée par l'expérimentateur, est l'occasion de conflits internes soutenus. En principe, c'est la première ouvrière qui éclot, munie de ses gemmes, qui prend la succession. Mais ses sœurs plus âgées peuvent tenter d'exploiter la vacance du pouvoir pour accéder au statut de reproductrice. Elles ne peuvent pas devenir gamergate puisqu'elles ont été mutilées par la gamergate défunte, mais elles sont physiologiquement capables de pondre des œufs non fécondés à devenir mâle. Rappelons qu'une ouvrière est plus étroitement apparentée à ses fils ($r = 0,5$) qu'elle ne l'est avec ses frères ($r = 0,25$) (figures 2.2 et 10.2.). Dans les premiers jours qui suivent son éclosion, la future gamergate patrouille sans arrêt dans son nid et manifeste de l'hostilité envers ses sœurs. Les agressions sont marquées par une boxe antennaire (flagellation), des tressautements en direction de l'ouvrière à dominer et même des morsures. Cette situation dure une dizaine de jours chez l'espèce indienne *Diacamma ceylonense* (Cuveillier-Hot *et al.*, 2002). L'arrêt des comportements agonistiques est concomitant d'un processus chimique, comme on le verra plus loin.

Les fourmis *Diacamma* constituent aussi un modèle biologique intéressant concernant l'étude du renouvellement des reproducteurs dans une colonie. On a signalé au chapitre 3 qu'une société rendue accidentellement orpheline peut accueillir une reine étrangère à l'issue de son vol nuptial ou qu'une jeune reine peut s'infiltrer dans une société non apparentée. Chez les *Diacamma*, le renouvellement de la reproductrice n'est plus un phénomène accidentel ou brutal, mais fait partie du cycle normal de l'espèce. La gamergate ayant une durée de vie limitée, elle est régulièrement remplacée par une fille. Beaucoup plus rarement, c'est une sœur ou une nièce qui prend sa place. Pendant un certain temps, deux lignées de descendants, fortement apparentés, vont ainsi cohabiter. La situation redevient celle d'une colonie monogyne quand tous les descendants de la gamergate défunte disparaissent à leur tour. Cette structure sociale particulière, qui est voisine de celle de la polygynie, est appelée « polygynie en série » (André *et al.*, 2001).

Le fait que les gamergates sont aptères implique qu'elles ne peuvent assurer la dispersion de l'espèce à longue distance. Ce sont les mâles, ailés, qui assurent

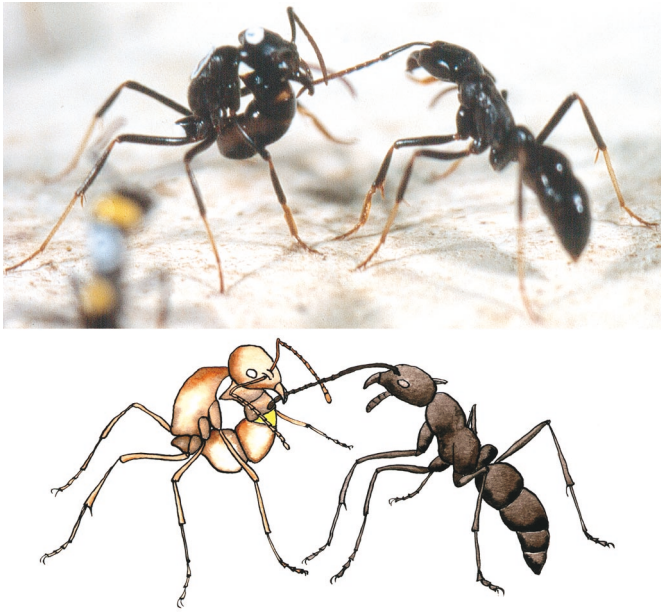


Figure 10.4 ■ Le frottement de l'antenne et le signalement chimique. Les comportements ritualisés structurant la hiérarchie de la fourmi sans reine *Dinoponera quadriceps* sont complétés par un signalement chimique. Quand la pression exercée par l'ouvrière β devient trop forte, la gamergate (à gauche) saisit alors l'antenne de la subordonnée (à droite) entre ses mandibules et frotte son extrémité contre les sternites de son abdomen (*gaster rubbing*). Ce comportement permet à la subordonnée de percevoir un hydrocarbure cuticulaire, le 9-hentriacontène, qui signale l'existence d'une gamergate vigoureuse et pleinement reproductrice. L'ouvrière β ainsi informée cesse le plus souvent de tenter de détrôner la gamergate et est incitée à ne point pondre des œufs vierges. Le dessin interprétatif permet de mieux voir ce comportement. La gamergate est figurée en rouge et la subordonnée en brun. © par T. Monnin avec son autorisation et dessin d'après Peeters C. *et al.*, 1999. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **266** : 1323–1327.

le flux génique. La colonisation s'effectue par une migration à pied, lors de fissions à partir de localités adjacentes (Doums *et al.*, 2002).

1.2. Comportements agonistiques et marquage chimique

Chez *Dinoponera quadriceps* les agressions physiques qui marquent le conflit entre la gamergate α et sa fille β s'accompagnent de l'émission de messages chimiques. Outre des morsures et des flagellations antennaires, la gamergate « bloque » la circulation de β en la maintenant dans l'intervalle dessiné par les funicules de ses antennes largement « ouvertes ». Mais surtout, la gamergate utilise un comportement tout à fait inédit. Elle saisit entre ses mandibules une antenne d'une dominée β ou γ récalcitrante, ramène vers l'avant son

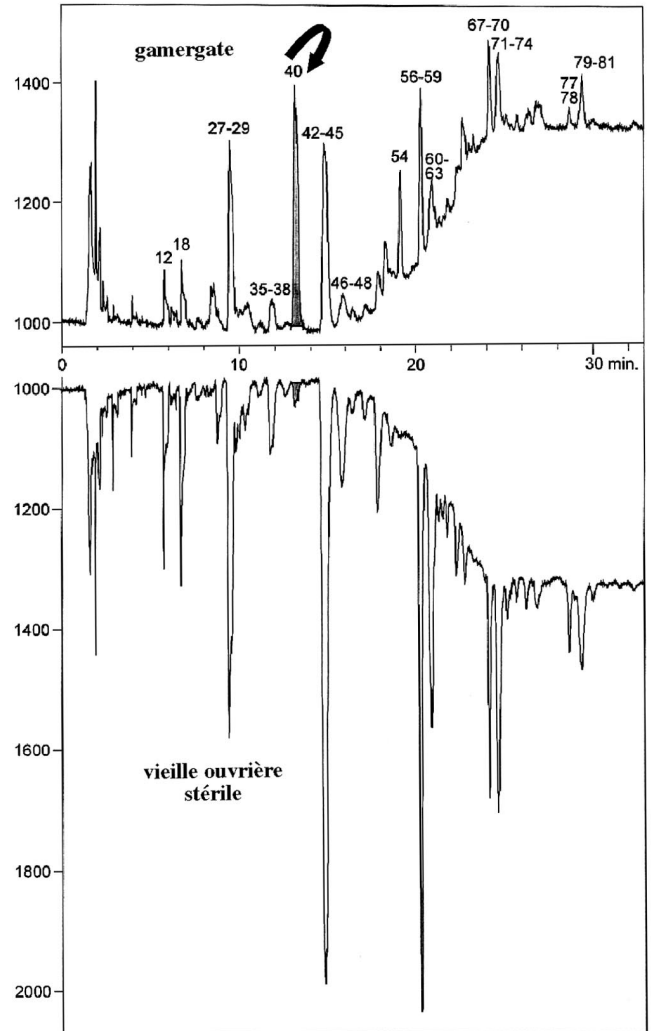


Figure 10.5 ■ Le marqueur de fertilité. La présence sur la cuticule d'un hydrocarbure particulier, le 9-hentriacontène, caractérise les individus reproducteurs chez la fourmi sans reine *Dinoponera quadriceps*. Sur ce chromatogramme (partie supérieure) on ne trouve le pic 40 — qui signale ce marqueur chimique — que sur la cuticule d'une ouvrière inséminée, la gamergate. Il manque sur le chromatogramme d'une vieille ouvrière non fécondée (partie inférieure). D'après Monnin T. *et al.*, 1998. *J. Chem. Ecol.*, **24** : 473–490. © 1998 et autorisation de Springer Science & Business Media.

abdomen entre ses pattes, exposant les membranes intersegmentaires abdominales contre lesquelles elle frotte l'antenne de l'ouvrière subordonnée (*figure 10.4*). Ce comportement, appelé « *gaster rubbing* », est destiné à transmettre un signal chimique dont un composant essentiel est le 9-hentriacontène (Peeters *et al.*, 1999). Il s'agit d'un hydrocarbure cuticulaire, semblable à ceux impliqués dans la reconnaissance coloniale décrite au chapitre 7. La proportion de cette

substance est positivement corrélée au statut reproducteur de l'individu et à sa position hiérarchique (Monnin *et al.*, 1998) (figure 10.5). Ce signal chimique informe les ouvrières de la présence d'une femelle fertile et dominante dans la société. Il suffit d'ailleurs d'éliminer l'individu α pour voir la concentration en 9-hentriacontène augmenter au fil des jours chez l'individu β . Cette phéromone joue aussi un rôle dans le conflit ovarien qui oppose α aux autres fourmis. Elle constitue un signal protégeant de l'oophagie les œufs qui en sont imprégnés, autorisant au contraire la consommation de ceux qui en sont faiblement pourvus. Ainsi, l'individu α dévore les œufs pondus par β ou γ , alors que ses propres œufs sont respectés. Or, les œufs de α sont plus riches en 9-hentriacontène que ceux des autres ouvrières (Monnin et Peeters, 1997).

Si ce signal, considéré comme honnête puisqu'il préserve les intérêts de β pour l'avenir, n'est pas compris, la gamergate dispose d'une autre arme chimique (Monnin *et al.*, 2002). La gamergate et son challenger se

poursuivent vivement à travers le nid. Parfois les combattantes s'immobilisent et la gamergate en profite, en relevant son abdomen vers l'avant, pour frotter son aiguillon contre la prétendante. Ce comportement est qualifié de « *sting smearing* » (figure 10.6). Il ne s'agit pas d'une piqûre, mais simplement d'appliquer sur le corps de l'ouvrière β le contenu de la glande de Dufour annexée à l'appareil venimeux. Dès l'application réalisée, l'ouvrière β est signalée chimiquement à l'attention des ouvrières de rang inférieur. Ces dernières saisissent β par les pattes et les antennes et la maintiennent immobile pendant de longues heures et parfois plusieurs jours. Suite à cette séance d'immobilisation, l'ouvrière β perd son statut de dauphine et toute chance de succéder un jour à sa mère. La raison exacte de cette régression hiérarchique reste inconnue. Le stress de la contention ou l'impossibilité d'exercer sa domination sur les rivales de manière prolongée pourraient en être la cause. Le même comportement est obtenu en enduisant expérimentalement n'importe quelle ouvrière avec le contenu de la glande de Dufour d'une gamergate.

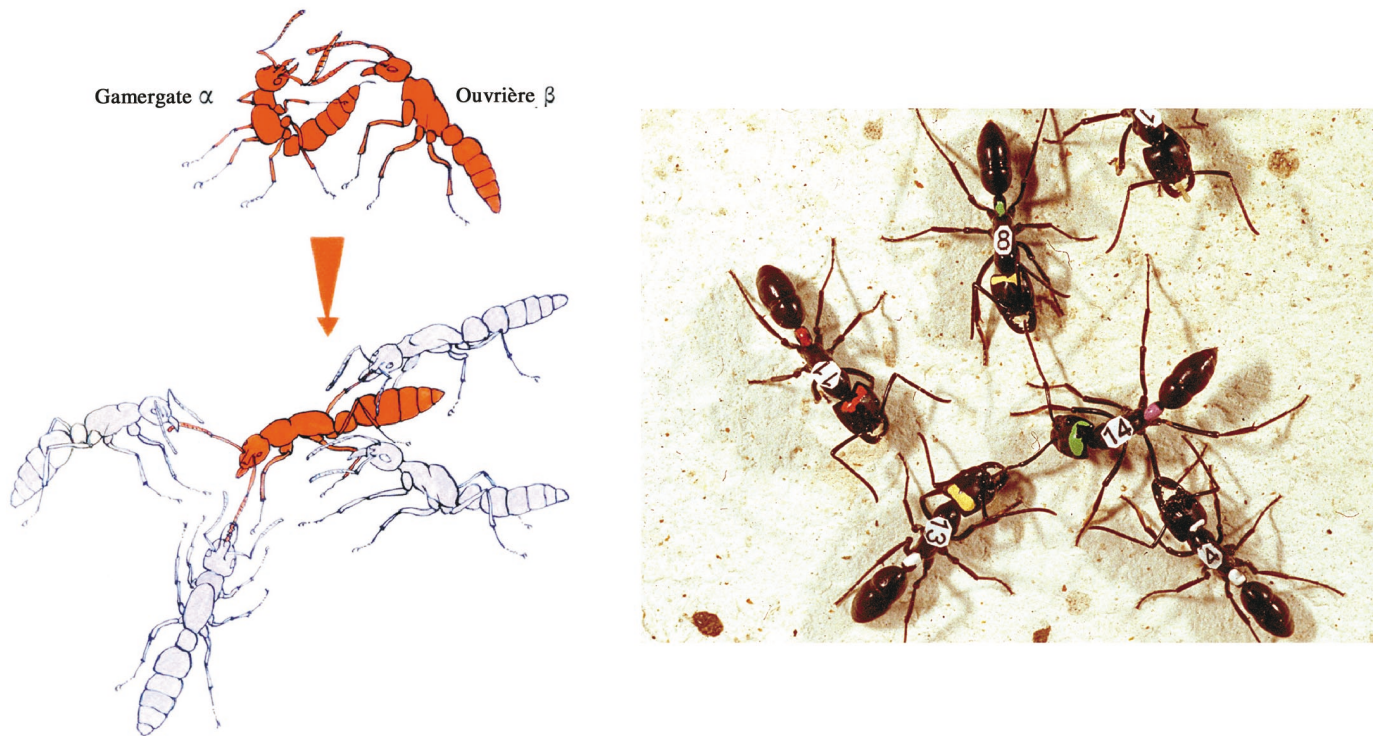


Figure 10.6 ■ Le frottement de l'aiguillon et la punition de l'ouvrière. La gamergate de *Dinoponera quadriceps* peut être amenée à « punir » l'ouvrière β si le message du « gaster rubbing » a été mal perçu. Retournant vers l'avant son abdomen, elle frotte son aiguillon contre l'ouvrière récalcitrante. Le dessin de gauche montre ce comportement. Elle enduit ainsi le corps de son challenger du contenu de sa glande de Dufour (« *sting smearing* » ou frottement de l'aiguillon). Cette sécrétion détermine des ouvrières de rang inférieur à se saisir de l'ouvrière β et à la maintenir ainsi immobilisée plusieurs heures, voire plusieurs jours (dessin à gauche et photo à droite). Suite à cette « punition », l'ouvrière β (marquée 14 sur la photo) perdra son rang hiérarchique élevé et donc toute chance de devenir un jour la nouvelle gamergate. Ce comportement est marqué par une alliance avec la gamergate et les ouvrières de rang inférieur qui trouvent un avantage génétique dans cette coopération (cf. texte). © Photo T. Monnin avec son autorisation. Monnin T. et Peeters C., 1999. *Behav. Ecol.*, **10** : 323–332. © 1999 et autorisation de Oxford University Press. Dessin d'après Monnin T. *et al.*, 2002. *Nature*. **419** : 61–65.

L'analyse de la sécrétion montre que l'on y trouve des hydrocarbures en plus grande quantité que chez les ouvrières ; les proportions des différents composés diffèrent aussi entre les deux types de femelles (Monnin *et al.*, 2002). Pourquoi la gamergate peut-elle compter sur l'aide des ouvrières de rang inférieur ? Que peuvent donc gagner ces dernières à conserver leur gamergate ? Là encore, la réponse est à rechercher dans les avantages génétiques des intervenants. On a déjà expliqué l'intérêt pour la gamergate de conserver son rang. Quant aux ouvrières de rang inférieur qui viennent à sa rescousse, elles sont placées trop bas dans la hiérarchie pour espérer, plus tard, faire partie des quatre à six ouvrières privilégiées susceptibles de s'accoupler et de devenir gamergate. Or, ces ouvrières possèdent un coefficient de parenté moyen r égal à 0,50 avec les descendants de leur mère (la moyenne, entre $r = 0,75$ pour leurs sœurs et $r = 0,25$ pour leurs frères). Par contre, leur parenté moyenne tombe à $r = 0,375$ avec les neveux ou nièces, descendants de l'ouvrière β qui est leur sœur (figures 5.1 et 10.2). Gamergate et ouvrières « d'en bas » ont partie liée pour empêcher une ouvrière « d'en haut » de détrôner la gamergate. Elles vont ainsi « punir » l'ouvrière β , trop pressée de devenir la reproductrice de la société. Quant à la gamergate, le marquage chimique qu'elle pratique lui permet de désigner à ses alliées objectives le congénère à neutraliser, sans courir le moindre risque dans un combat singulier dont l'issue est incertaine (Monnin *et al.*, 2002). Cette coopération manifestée par des ouvrières pour empêcher une de leurs sœurs d'accéder au statut de reproducteur constitue une manifestation de ce que Ratnieks et Visscher (1989) ont appelé la *police ouvrière* (cf. chapitre 5). À l'origine découvert chez l'abeille, ce comportement permet à ses adeptes d'augmenter leur valeur adaptative globale, que ce soit en détruisant les œufs pondus par des ouvrières de la ruche ou en neutralisant une sœur susceptible de pondre comme chez la fourmi géante.

On peut se demander pourquoi l'ouvrière β prend autant de risques pour supplanter la gamergate en titre, au lieu d'attendre qu'elle vieillisse et disparaisse naturellement. C'est que la chaîne hiérarchique, dont on a dit plus haut qu'elle était formée de quatre à six ouvrières, est une structure dynamique et non figée. Elle est continuellement alimentée par l'arrivée de jeunes ouvrières qui tentent de s'immiscer dans le groupe de tête. Menacée par ses rivales, harcelée par les jeunes ouvrières qui veulent elles aussi accéder à ce peloton de prétendantes, l'ouvrière β est poussée à la faute, si sa tentative a lieu lorsque la gamergate est en pleine possession de ses moyens reproducteurs et produit en abondance du 9-hentriacontène. Elle ne peut réussir le matricide que si la gamergate est vieillissante et ne produit plus en quantité suffisante l'hydrocarbure. La pro-

duction insuffisante de ce composé agit comme un signal phéromonal honnête, qui marque le déclin reproducteur.

Au total, deux types de conflits rythment la vie de ces sociétés sans reine, formées d'une ouvrière fécondée (la gamergate), de ses sœurs restées vierges et de ses filles. Ils sont le résultat d'intérêts génétiques divergents entre les membres de la société. Le premier concerne la production d'œufs vierges, à l'origine des mâles de la société. Seules y participent la gamergate et les quelques ouvrières d'un rang social élevé. Toutes peuvent pondre des œufs vierges et chacune a intérêt à être la seule pondreuse de ces œufs, puisque chaque pondreuse est plus proche génétiquement de ses fils que de ses frères ou neveux. C'est pourquoi les comportements agonistiques sont incessants entre la gamergate et les ouvrières de haut rang, d'une part, et entre ces dernières, d'autre part. La gamergate est la mieux armée dans ce conflit grâce à la production du signal phéromonal honnête (le 9-hentriacontène) qu'elle distribue par frottement antennaire. Ce signal informe ses congénères du fait qu'elle possède le meilleur potentiel reproducteur.

Puisque le profil des hydrocarbures cuticulaires est corrélié à l'activité ovarienne, on doit s'attendre à ce qu'il reflète aussi les variations hormonales associées à l'ovogenèse. En se modifiant dès que l'état hormonal change, le profil cuticulaire préviendrait les ouvrières qu'une femelle est en passe de devenir reproductrice. C'est ce qu'ont démontré Cuvillier-Hot *et al.* (2004 a), en étudiant les modalités qui accompagnent le remplacement de la gamergate chez la Ponerinae *Streblognathus peetersi*. Les sociétés de cette fourmi sont formées d'une centaine d'ouvrières et d'une gamergate. Si cette dernière est éloignée, elle est remplacée dans sa fonction de pondreuse par une ouvrière α , selon les modalités déjà vues chez *Dinoponera quadriceps*. Le comportement des deux espèces est très proche. La seule différence réside dans le fait que les ouvrières de haut rang de *S. peetersi* ne pondent pas. Les modifications du profil des hydrocarbures cuticulaires sont très rapides. Moins de 20 heures après l'éloignement de la gamergate, la nouvelle ouvrière α est identifiée comme une future pondreuse par les ouvrières de la colonie, alors même qu'elle ne pondra que 30 jours plus tard. Cette nouvelle ouvrière α adopte parfois au bout seulement de 3 heures et demie suivant la disparition de la gamergate un comportement qui marque son accès à un nouveau statut : elle recourbe son abdomen pour exposer les membranes intersegmentaires de ses tergites postérieurs et elle mord les ouvrières de rang inférieur. Les relations entre l'ouvrière α et les autres ouvrières se modifient quand les dernières approchent à moins de 1,3 mm. C'est bien la démonstration que le signal

chimique émis n'est pas volatil et qu'il est formé de substances lourdes comme le sont les hydrocarbures (Cuvillier-Hot *et al.*, 2005). Si l'on introduit à nouveau la gamergate, le choix manifesté par les ouvrières sera dépendant de la quantité de phéromone élaborée par les deux femelles en compétition. Plus le délai de réintroduction est long, plus l'ouvrière α aura produit les nouveaux hydrocarbures et plus ses chances d'être considérée comme le nouveau leader de la colonie seront grandes (Cuvillier-Hot *et al.*, 2005). Les mêmes auteurs ont suivi en parallèle les modifications des profils cuticulaires des intervenants, ainsi que les variations des taux de concentration de la vitellogénine dans l'hémolymphe. La vitellogénine est un précurseur du vitellus, synthétisé dans le corps gras, libéré dans l'hémolymphe et capturé par les ovocytes. Après suppression de la gamergate, alors même que l'ouvrière de haut rang qui lui succèdera n'a pas commencé à pondre, elle présente déjà un profil cuticulaire particulier associé à une élévation du taux de la vitellogénine circulante. Il existe ainsi une sorte « d'axe de fertilité » sur lequel s'alignent la gamergate ou la femelle α pondreuse, l'ouvrière en train de devenir une femelle α , mais qui ne pond pas encore, les ouvrières de haut rang et enfin les autres ouvrières du nid.

La signature cuticulaire identifie donc non seulement les pondreuses, mais également les ouvrières qui le deviendront. On peut d'ailleurs modifier cette signature en agissant sur le taux de vitellogénine. Une ouvrière pondreuse α qui reçoit une application d'un régulateur des vitellogénines voit sa fertilité diminuer. En même temps, son profil cuticulaire se modifie. Bien qu'elle conserve le comportement agressif d'une ouvrière α , elle est immobilisée par ses compagnes. Pendant ce temps, une ouvrière de haut rang développe un comportement agressif, son profil cuticulaire devient celui d'une pondreuse et elle prend le statut d'ouvrière α (Cuvillier-Hot *et al.*, 2004 b).

Le second conflit caractéristique des sociétés sans reine concerne l'accès au statut de reproducteur suite à la disparition de la gamergate. Les ouvrières de haut rang manifestent alors des comportements agonistiques parfois violents, conduisant à la sélection d'une seule gamergate apte à produire des œufs diploïdes après un accouplement. Le signal chimique trouve aussi sa place dans les relations conflictuelles qu'une future gamergate, comme celle de *Diacamma ceylonense*, entretient avec ses concurrentes (Cuvillier-Hot *et al.*, 2001). Mais à partir du moment où la future gamergate produit les hydrocarbures qui signalent son rang, il ne lui est plus nécessaire de s'imposer par la force. Il y a passage de l'agression physique à l'information chimique.

Le signal chimique utilisé par les *Dinoponera*, les *Diacamma* ou les *Streblognathus* joue donc un rôle fonda-

mental dans l'organisation hiérarchique de ces fourmis. Il est assimilable à un « signal de fertilité » tel que nous l'avons déjà évoqué au chapitre 4. Ce signal permet de séparer les individus fertiles des individus stériles dans plusieurs taxons d'insectes sociaux. C'est le cas de la guêpe sociale *Polistes dominulus* (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1991 ; Sledge *et al.*, 2001 a) et de plusieurs espèces de fourmis ponéromorphes sans reine telles que *Gnamptogenys menadensis* (Gobin *et al.*, 1999), *Diacamma* sp. (Kikuta et Tsuji, 1999), *Harpegnathos saltator* (Liebig *et al.*, 1999). Chez les espèces pourvues d'une reine, la pondreuse présente aussi un profil chimiquement distinct, le signal étant peut-être confondu avec la phéromone royale. C'est ce que l'on observe entre autres chez *Formica fusca* (Hannonen *et al.*, 2002), *Myrmecia gulosa* (Dietemann *et al.*, 2003) ou *Sinipithema hamile* (de Biseau *et al.*, 2004).

1.3. Les intérêts des mâles

L'accouplement chez les fourmis sans reine présente des particularités dues, en premier, à l'aptérisme des femelles reproductrices. Par conséquent, ce sont les mâles qui se déplacent par la voie aérienne à la recherche des ouvrières sexuellement les plus attractives.

L'accouplement de *Dinoponera quadriceps* a pu être suivi au laboratoire (Monnin et Peeters, 1998). Rappelons que chez cette espèce, on ne trouve dans les nids qu'une seule gamergate fonctionnelle. Lorsqu'elle disparaît, l'ouvrière placée au sommet de la hiérarchie comportementale prendra sa place. Cette ouvrière α est la seule à sortir du nid et à stationner dans l'aire de fourrage, attendant l'arrivée d'un mâle. Ce déplacement s'effectue la nuit et il ne dure que quelques minutes. En l'absence de mâle, l'ouvrière α revient dans son nid pour ressortir la nuit suivante. Les sociétés de *Dinoponera quadriceps* étant susceptibles de perdre leur gamergate à n'importe quel moment de l'année, les mâles sont élevés d'une manière continue afin de féconder la nouvelle reproductrice.

Chez plusieurs espèces de fourmis sans reine, l'ouvrière α pratique un appel sexuel. Cette situation est bien connue chez *Rhytidiponera metallica*, une ponéromorphe d'Australie. L'ouvrière mature adopte une posture d'appel, au cours de laquelle elle élève son abdomen et expose des glandes tergaux qui attirent les mâles (Hölldobler et Haskins, 1977). L'ouvrière α de *Dinoponera quadriceps* conserve une posture normale. Elle doit toutefois émettre une phéromone sexuelle attractive puisqu'elle est la seule à attirer les mâles. Après l'avoir touchée de ses antennes, le mâle la suit dans tous ses déplacements. Une fois perché sur le dos de la femelle, il introduit ses *genitalia* dans les voies génitales de sa partenaire. L'ouvrière α revient immédiatement vers son nid, tirant derrière elle le mâle, tou-

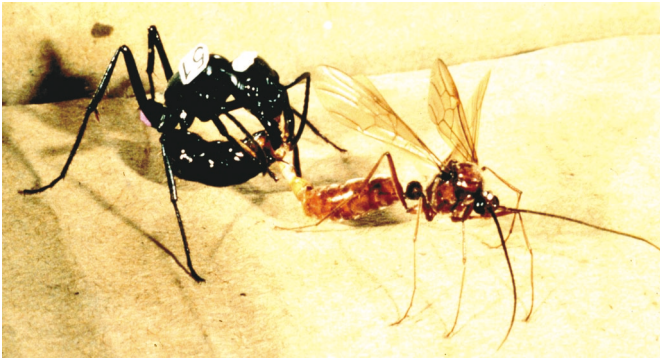


Figure 10.7 ■ L'accouplement de *Dinoponera quadriceps*. Chez cette fourmi sans reine, seule l'ouvrière α , la plus élevée dans la hiérarchie sociale, peut être fécondée. Elle sort du nid et attire des mâles ailés grâce à l'émission d'une phéromone sexuelle volatile. Dès que l'accouplement est terminé, l'ouvrière α , désormais devenue une gamergate, sectionne l'extrémité abdominale du mâle avec ses mandibules. Sur cette photo, les pièces génitales du mâle ne sont plus reliées aux *genitalia* de la femelle que par l'intestin. © par T. Monnin avec son autorisation.

jours accroché par ses pièces génitales. Elle recourbe alors son abdomen entre ses pattes pour faire passer le mâle devant elle. Elle sectionne ensuite l'extrémité abdominale de son partenaire avec ses mandibules (figure 10.7). Cette opération qui dure une à deux minutes condamne évidemment le mâle. Les pièces génitales du mâle restent accrochées au tractus femelle pendant environ 30 minutes. Ce n'est qu'après ce laps de temps que la gamergate les arrache à l'aide de ses mandibules (figure 10.8). Cette sorte de « bouchon vaginal » empêche la gamergate d'être fécondée par un deuxième mâle. Pendant que les pièces génitales du mâle sont en place, les effets neuroendocrines de l'insémination ont le temps de se manifester, conduisant la gamergate à refuser tout autre accouplement après l'évacuation du bouchon. C'est évidemment un avantage reproductif important pour le mâle, parvenu le premier à s'accoupler. La monogynie observée chez cette fourmi donne des assurances au mâle victorieux quant à l'exclusivité de la descendance (Monnin et Peeters, 1998).

L'obturation temporaire des voies génitales femelles est un mécanisme auquel on doit s'attendre quand l'espèce est monogyne et monandre (Bourke et Franks, 1995). Les femelles étant plus rares que les mâles, ces derniers n'ont que peu de chances de pouvoir s'accoupler une deuxième fois. L'évolution a donc conduit les mâles à s'accoupler d'une manière « suicidaire », leur première copulation leur assurant un investissement sûr. Le blocage temporaire des voies génitales femelles se retrouve en effet chez d'autres fourmis sans reine, monogynes. Chez une *Diacamma* du Japon, elle aussi monogyne, la situation est très semblable. Toutefois,



Figure 10.8 ■ Le bouchon vaginal. Les pièces génitales du mâle de *Dinoponera quadriceps* restent en place environ 30 minutes après l'accouplement. Cette sorte de « bouchon vaginal » assure au mâle défunt le monopole de la fécondation. Sur cette photo, la gamergate qui désormais n'est plus attractive, s'emploie à se débarrasser des pièces génitales du mâle marquées d'un flèche rouge. © par T. Monnin avec son autorisation.

après l'accouplement, ce sont les ouvrières qui démembreront le mâle, les pièces génitales restant en place jusqu'à deux jours (Fukumoto *et al.*, 1989 ; Peeters *in* Monnin et Peeters, 1998). Ce phénomène se rencontre aussi chez les fourmis nomades *Eciton hamatum*. Chez ces fourmis monogynes le sexe ratio est très fortement biaisé en faveur des mâles. De plus, les mâles perdent leurs ailes juste avant l'accouplement, ce qui leur interdit de chercher d'autres femelles. Ils restent jusqu'à 10 heures *in copula* (Gotwald, 1995).

Inversement, chez les espèces de fourmis sans reine polygynes qui sont étudiées par la suite, les mâles se dégagent dès la fin de l'accouplement. Chez ces fourmis, comme *Pachycondyla berthoudi* ou *Harpegnathos saltator*, toutes les jeunes ouvrières sont sexuellement attractives et un très grand nombre seront fécondées (Peeters et Crewe, 1985 ; Peeters et Hölldobler, 1995). Les mâles s'accoupleront généralement plusieurs fois (Peeters et Crewe, 1986). Ceci augmente leur probabilité d'inséminer au moins une partenaire qui deviendra

dominante et se reproduira (Monnin et Peeters, 1998). On n'a jamais signalé de bouchons vaginaux chez ces fourmis.

2. Gamergates et polygynie

La cohabitation de plusieurs gamergates au sein d'un même nid est une situation fréquente chez les fourmis sans reine. Il peut arriver qu'une seule soit reproductrice, car elle inhibe le fonctionnement ovarien de ses concurrentes, après les avoir dominées à l'issue de combats ritualisés. Les ouvrières fécondées mais non reproductrices n'acquièrent alors pas le statut de gamergate. Une *Pachycondyla* de l'île de Java présente cette structure sociale (Ito, 1993 *b*). Le statut de cette espèce rappelle celui de certaines fourmis myrmicines du genre *Leptothorax*, où l'on rencontre plusieurs reines par nid, alors qu'une seule est fonctionnelle (Buschinger, 1968 *a* ; Heinze *et al.*, 1992 *a*).

Le plus souvent, plusieurs gamergates se partagent la fonction de reproductrice, rendant la société polygyne. Ainsi chez *Pachycondyla* (= *Ophthalmopone*) *berthoudi*, une Ponerinae sud-africaine, jusqu'à 63 p. 100 des ouvrières peuvent s'accoupler et devenir des gamergates, mais en principe le pourcentage est bien plus faible (Peeters et Crewe, 1985). On ne détecte pas d'animosité entre ces reproductrices qui semblent cohabiter sans interactions agressives. Elles empêchent toutefois, par le biais d'un message chimique, que les ouvrières non fécondées émettent des œufs haploïdes (Sledge *et al.*, 2001 *b*). Le nombre des gamergates peut être encore plus élevé. Potentiellement, toutes les ouvrières de *Pachycondyla tridentata* peuvent être inséminées car l'accouplement, intranidal, s'effectue avec les mâles élevés sur place. Du reste, pour disposer du nombre adéquat de mâles, les ouvrières leur coupent les ailes, s'assurant ainsi qu'ils ne quitteront pas le nid. À une certaine époque de l'année, on peut trouver jusqu'à 89 p. 100 de gamergates au sein d'une même société (Sommer *et al.*, 1994). Il ne semble pas exister de régulation comportementale chez ces fourmis, toutes étant capables de s'accoupler lorsqu'elles ont acquis l'âge de la maturité sexuelle. Exactement comme dans les sociétés polygyne à reines, plus il y a de reproducteurs et moins leur fécondité individuelle est élevée. Chez les fourmis sans reine s'ajoute une différence dans la division du travail (Sledge *et al.*, 1999). Quand les gamergates sont nombreuses, non seulement elles pondent moins, mais leur répertoire comportemental n'est pas réduit à celui d'une reine classique. Celles de *Pachycondyla berthoudi* circulent beaucoup dans le nid, inspectant le couvain et le déménageant fréquemment, exactement comme le font les ouvrières formici-

nes ou myrmicines du service intérieur. Toutefois, elles ne sortent pas fourrager.

La fourmi sans reine australienne *Rhytidoponera aurata* a des mœurs comparables. Le nombre des gamergates augmente avec celui de la population du nid et leurs ovaires sont plus développés quand elles sont en petit nombre (Komene *et al.*, 1999).

L'espèce australienne *Rhytidoponera* sp. 12 possède aussi des dizaines de gamergates (Tay et Crozier, 2000). On ne détecte aucune agression physique entre ces reproductrices qui semblent toutes pondre. Toutefois, des œufs sont dévorés par certaines gamergates, alors que d'autres sont déménagés. Peut-être s'agit-il de la manifestation discrète d'une forme de dominance. Les œufs seraient éloignés des gamergates les moins fécondes, afin qu'ils ne soient pas cannibalisés.

Dans un autre groupe de fourmis sans reine, la situation est différente car la polygynie est limitée. Seul un petit nombre d'ouvrières sont fécondées et atteignent le statut de gamergates. Ceci s'observe chez *Gnamptogenys striatula*, une Ectatomiinae de l'Amérique du Sud où les gamergates ne représentent que 5 à 10 p. 100 des ouvrières (Blatrix et Jaisson, 2000, 2001). Ce nombre relativement faible peut s'expliquer par les procédures de l'accouplement qui semblent difficiles. En effet, les ouvrières ne pratiquent l'appel sexuel qu'à l'intérieur de leur nid. Il faut donc que d'autres ouvrières récupèrent des mâles à l'extérieur et les introduisent dans la société pour que la fécondation se produise. Chez *Gnamptogenys menadensis*, originaire d'Indonésie, la limitation du nombre des gamergates (cinq en moyenne) est due à un mécanisme différent (Gobin *et al.*, 2001). Dans les sociétés privées de leurs reproducteurs, trois types de relations agressives opposent les ouvrières entre elles. On note des flagellations antennaires, des morsures aux pattes et des immobilisations quand plusieurs ouvrières en maintiennent une autre pendant plusieurs heures. Cette période d'affrontements rituels est très longue, et ce n'est qu'après 6 à 12 semaines qu'une hiérarchie se met en place dans les sociétés de laboratoire. Ces combats ritualisés ne conduisent pas à l'établissement d'une chaîne hiérarchisée linéaire, mais à deux groupes d'individus : les dominants et les dominés. Bien sûr, ce sont les dominants qui flagellent et mordent les dominés. Dès qu'un individu manifeste les caractéristiques comportementales du groupe des dominants, il commence à pondre des œufs haploïdes. Mais surtout, il est apte à pratiquer des appels sexuels. Pour cela, il se rend dans l'aire de fourragement, élève son abdomen et l'agite rythmiquement, ce qui expose les membranes intersegmentaires du gastre. Cette posture permet la diffusion d'une phé-

romone sexuelle. Des mâles, placés à proximité par l'expérimentateur, se dirigent vers l'ouvrière appelante et entament la copulation. Toutes les ouvrières appartenant au groupe des dominants se comportent de manière identique, si bien que la société possède bientôt quatre ou cinq gamergates qui cohabitent en bonne intelligence.

3. Dissémination

Une difficulté majeure à laquelle se heurtent les fourmis sans reine est la dispersion. Les gamergates n'étant pas ailées, elles ne peuvent s'éloigner que modérément de leur société d'origine. De plus, leur petite taille et l'absence de réserves énergétiques rendent improbables une fondation indépendante, du moins dans la nature. Au laboratoire, les ouvrières inséminées d'*Harpegnathos saltator* peuvent être à l'origine d'une nouvelle société (Liebig *et al.*, 1998). Les jeunes ouvrières fécondées produisent de 2 à 14 ouvrières en 160 jours. Les résultats sont encore meilleurs si ces ouvrières sont isolées par groupe de trois. En un an, ces trios élèvent une moyenne de 167 ouvrières. Les gamergates de *Gnamptogenys striatula* parviennent aussi à fonder dans l'isolement, au cours d'expériences de laboratoire (Blatrix et Jaisson, 2001). Il s'agit sans doute là de résultats artificiels, dus aux conditions particulières que ces fourmis trouvent dans un milieu protégé : une nourriture abondante et l'absence de tout prédateur. Dans la nature, on n'a jamais observé de telles fondations (Liebig *et al.*, 1998).

C'est donc aux mâles ailés d'effectuer le rapprochement sexuel. Ils recherchent les nids contenant des ouvrières attractives. On ignore encore comment ils localisent l'emplacement de ces nids et leur distance de dispersion (Peeters, 1991 *b*). Les ouvrières matures sortent de leur société et émettent des phéromones sexuelles qui permettent l'approche ciblée des mâles et la copulation. La période du rapprochement sexuel achevée, la dissémination se réalise par le biais de la division de la colonie-mère avec départ à pied d'ouvrières fécondées accompagnées d'un plus ou moins grand nombre d'ouvrières non inséminées. La colonie mère se scinde en deux parties qui mèneront une vie indépendante à faible distance l'une de l'autre. Il n'est guère aisé de déterminer si cette partition relève de la fission ou du bouturage (Peeters et Ito, 2001). Au chapitre 3, nous avons défini le bouturage comme étant le départ à pied d'une fraction de la société, formée d'une ou plusieurs reines fécondées accompagnées d'ouvrières. La société-mère est polygyne et résulte d'une fondation indépendante par une reine essaimante. La fission concerne la partition d'une société monogyne en deux entités. Cette division intervient au moment de la reproduction, si bien que chaque entité s'isole avec

une seule reine toujours aptère. Le fait que les gamergates sont aptères rapproche la partition d'une fission chez les fourmis sans reine. Mais on ignore le plus souvent si la fragmentation de la société-mère aboutit à la création de deux entités ou plus, et si ces entités sont monogynes ou polygynes.

La dissémination à distance n'est pas exclue quand les espèces à gamergates ont conservé la possibilité d'élever des reines ailées. Ce sont donc des espèces chez lesquelles on observe alternativement des reines et des gamergates.

Gnamptogenys striatula se rencontre en abondance dans les milieux tropicaux et subtropicaux de l'Amérique du Sud. La plupart des sociétés naturelles possèdent plusieurs reines. Elles peuvent élever des sexués ailés qui disséminent sans doute à l'occasion d'un vol nuptial. Il n'y a jamais de gamergates dans ces sociétés polygynes, du fait d'une inhibition royale. Mais si l'on orpheline les sociétés, des ouvrières procèdent à un appel sexuel et sont fécondées à l'intérieur des nids par des mâles ramenés par les ouvrières. De telles sociétés, possédant plusieurs gamergates qui cohabitent pacifiquement, ont été trouvées dans la nature. Les sociétés avec reines peuvent par conséquent survivre à la disparition de ces dernières, grâce à l'accouplement de quelques ouvrières et à leur capacité à pondre des œufs haploïdes (Blatrix et Jaisson, 2000).

On trouve aussi une reine dans 5 p. 100 des sociétés de *Gnamptogenys menadensis* (Gobin *et al.*, 1998 *b*). Dans les autres nids, ce sont des gamergates qui assurent la reproduction. Comme les sociétés à gamergates sont polygynes, la fragmentation des nids est courante. Elle est favorisée par la nidification dans des cavités rudimentaires, préexistantes, présentes dans les arbres sur lesquels vivent ces fourmis. Le volume du nid étant limité, la population en croissance n'a d'autre solution que de se fragmenter pour occuper d'autres loges par bouturage. Toutefois, la colonisation de biotopes plus lointains nécessite la production épisodique de reines ailées, seules capables de disséminer à distance.

Pachycondyla tridentata présente une organisation sociale différente (Sommer et Hölldobler, 1992 ; Sommer *et al.*, 1994). Certains nids ne possèdent que des gamergates, alors que dans d'autres gamergates et reines cohabitent, ce qui représente une situation exceptionnelle. La présence de multiples reproducteurs génère des compétitions ritualisées, à l'issue desquelles une hiérarchie de dominance se met en place. Les reines, qui ont le même nombre d'ovarioles que les gamergates, ne sont pas avantagées. Le plus souvent, c'est une ouvrière fécondée qui occupe le rang le plus élevé, sans que l'on sache encore si cet individu pond plus que les

autres. Les reines, ailées au début de leur vie, doivent être fécondées à l'extérieur du nid. Il est probable qu'elles fondent de nouvelles sociétés par haplométrie ou pléométrie, selon une des voies habituelles utilisées par les reines des autres fourmis. Elles sont donc chargées de la dispersion par la voie aérienne et de la colonisation de nouveaux territoires. Quant aux sociétés sans reine, elles se multiplient par fission ou bouturage via leur gamergates, ce qui permet de densifier l'occupation du territoire. La situation rappelle celle de *Technomyrmex albipes* évoquée au chapitre 3. Simple-ment, les intercastes des *Technomyrmex* correspondent aux gamergates chez le *Pachycondyla* et le bouturage est remplacé par la fission.

Le cas le plus spectaculaire est celui d'*Harpegnathos saltator*, une espèce indienne. (Peeters et Hölldobler, 1995 ; Peeters *et al.*, 2000). L'architecture de son nid est très sophistiquée. Les ponéromorphes sont réputées pour nidifier de façon sommaire, dans le premier abri venu : sous un caillou, dans une racine d'arbre, dans une souche... Au contraire, *H. saltator* construit un nid très élaboré. Plusieurs étages de chambres souterraines sont protégés par une coupole imperméable, indispensable dans l'État du Karnataka, une région connue pour ses pluies de mousson. La protection du nid contre les inondations est achevée par l'existence d'un vide sanitaire qui l'entoure et la présence d'un puits perdu. On trouve dans le même nid, une reine qui possède tous les attributs physiques de sa caste et des ouvrières fécondées mais stériles. Une étude démographique révèle que la société est fondée de manière semi-claustrale, par une reine après un vol nuptial de dispersion (Peeters et Hölldobler, 1995 ; Peeters *et al.*, 2000). Au fil des ans le nombre des ouvrières augmente, ce qui permet le travail de construction du nid. La société grandit, améliore sa construction et élève plusieurs générations de reproducteurs ailés, mâles et femelles, qui dissémineront à longue distance par le biais d'un vol nuptial. En même temps, des ouvrières s'accouplent dans le nid avec des mâles-frères. Il n'y a pas d'appel sexuel de la part de ces ouvrières, donc pas d'intrusion de mâles étrangers. Ces ouvrières, bien que fécondées, ne pondent pas comme la dissection le révèle. Le fonctionnement de leurs ovaires est inhibé par la présence de la reine-mère. Ce n'est qu'après la mort de cette dernière qu'elles deviennent pleinement gamergates, produisant à la fois des ouvrières et des sexués ailés. Contrairement aux autres espèces de ponéromorphes sans reine évoquées jusqu'à présent, les sociétés d'*H. saltator* présentant des gamergates n'effectuent ni fission ni bouturage. Les gamergates restent dans leur nid de naissance. Les ouvrières devenant de plus en plus nombreuses, elles sont à même d'entretenir et d'agrandir le nid. Si une partition intervenait, la nouvelle entité, peu peuplée en ouvrières, ne parviendrait pas à

construire un nouvel édifice, une tâche qui exige un énorme investissement. La vie des gamergates étant brève contrairement à celle des reines, la nouvelle société périrait avant d'avoir construit son abri. C'est sans doute cette nécessité écologique de construire un gîte complexe qui amène les gamergates à rester sur place chez cette fourmi.

L'existence d'un dimorphisme de la reproduction, faisant alterner reines ailées et gamergates, permet d'établir un parallèle avec la situation rencontrée chez des fourmis appartenant à des sous-familles dérivées. Chez les ponéromorphes *Harpegnathos saltator*, divers *Pachycondyla*, *Gnamptogenys menadensis*, *Rhytidoponera confusa*, les sociétés sont fondées par une reine ailée. À sa mort, plusieurs gamergates prennent le relais, transformant une structure monogyne en structure polygyne. De la même manière, chez de nombreuses formicines et myrmicines, la société démarre à la suite de la fondation indépendante d'une reine. Plus tard, les jeunes reines nées dans la société s'accoupleront sur place et transformeront la société monogyne en une société secondairement polygyne. Ainsi, la sélection du système gamergate apparaît fortement associée à l'existence de bénéfices tirés d'une polygynie secondaire : l'augmentation de la durée de vie de la société ou la récupération d'un abri élaboré (Peeters et Ito, 2001).

4. Origine et évolution des fourmis sans reine

L'existence de fourmis sans reine et d'ouvrières aptes à s'accoupler et à se reproduire illustre, une fois encore, la multiplicité des modèles sociaux chez les Formicidae. On manque encore de données comparatives pour justifier l'origine évolutive des gamergates. Si leur aptérisme rend plus difficile la dissémination, l'absence de muscles alaires et de réserves métaboliques est un avantage concernant l'investissement. Le coût énergétique nécessité par leur élevage est le même que celui d'une ouvrière. Bien que leur longévité soit plus brève que celle d'une reine de sous-famille dérivée, elle est sans doute plus longue que celle d'une ouvrière puisque leur vie se déroule à l'abri du nid. De plus, elles sont remplacées sans difficulté. Cinq caractères biologiques ont été identifiés rendant compte de la sélection de gamergates (Peeters, 1991) : (1) les ouvrières ont une spermathèque, (2) les reines des espèces voisines ont une faible fécondité, (3) les mâles sont capables de localiser en vol les nids contenant des gamergates, (4) celles-ci pratiquent un appel sexuel, (5) enfin, les sociétés peuvent se fragmenter au cours de fissions ou de bouturages.

On notera aussi que les espèces à gamergates partagent plusieurs caractères écologiques : ce sont des fourra-

geuses solitaires dont les proies ne sont pas spécifiques et leurs nids sont installés dans les endroits les plus secs. Toutefois, de nombreuses autres fourmis partagent ces traits biologiques et écologiques, sans pour autant avoir remplacé leurs reines par des ouvrières fécondées. Peut-être un manque de proies lors de l'élevage des sexués prive-t-il certaines espèces de l'énergie nécessaire à la production de reines de grande taille ? Seule l'étude des conditions écologiques, qui caractérisent les biotopes fréquentés par ces fourmis, permettra de répondre (Peeters, 1997).

La disparition de la caste royale chez les ponéromorphes est un phénomène apparu secondairement. La plupart des espèces appartenant aux six sous-familles de ponéromorphes ont d'ailleurs conservé leur reine et, comme nous l'avons vu, dans de nombreuses autres, la reine perdure à côté des ouvrières inséminées. La disparition des reines est un phénomène évolutif inattendu puisque c'est justement l'apparition de la caste reproductrice royale qui a permis de libérer les ouvrières de fourmis des contraintes de la reproduction et leur a donné la possibilité de se spécialiser dans d'autres tâches. La complexité sociale des fourmis a été rendue possible par la différence de plus en plus marquée entre reines et ouvrières. La perte des reines semble donc être un phénomène d'évolution régressive (Peeters et Ito, 2001).

On a pu penser un temps que les gamergates étaient apparues uniquement chez les ponéromorphes. Il n'en est rien puisque l'on connaît de tels individus chez *Myrmecia pyriformis* qui appartient à la sous-famille ancestrale des Myrmeciinae (Dietemann *et al.*, 2004). Leurs ouvrières possèdent une spermathèque et s'accouplent sans doute quand la reine a disparu. Des gamergates ont aussi été signalées chez *Metapone madagascariensis*, une espèce de Madagascar spécialisée dans la capture de termites (Hölldobler *et al.*, 2002 *b*). Il n'y a pas de

reine chez cette fourmi et toutes les ouvrières ont la même morphologie. Elles possèdent six ovarioles et une spermathèque. Certaines d'entre elles sont fécondées, ce qui en fait indiscutablement des gamergates. Mais la position systématique de cette espèce n'est pas connue avec précision, certains la rangeant chez les Myrmicinae, d'autres chez les Cerapachiinae ou les ponéromorphes. Quelle que soit la réalité, il n'en reste pas moins que les gamergates sont apparues dans plusieurs lignées indépendantes.

Si l'apparition de gamergates marque vraisemblablement la disparition de la reine, un autre caractère est attaché à leur présence. C'est sans doute chez les fourmis sans reine que les conflits hiérarchiques sont les plus marqués. Mis à part quelques espèces polygynes, chez lesquelles on ne connaît pas de comportements agonistiques, la lutte entre ouvrières pour obtenir le statut de gamergate, ou entre gamergates et ouvrières pour le conserver, est vive. Les structures hiérarchiques des espèces à reine sont diverses, marquant par là qu'elles ont évolué de façon indépendante d'une espèce à l'autre. La nature des interactions agressives est également différente au sein des fourmis sans reine, sans doute pour les mêmes raisons. Ces confrontations entre individus sont favorisées par le faible nombre d'ouvrières, une situation que l'on rencontre souvent chez les ponéromorphes. Elles renvoient aux hiérarchies existant chez les fourmis myrmecines à faibles effectifs (*Leptothorax*) évoquées au chapitre 9. Ces conflits hiérarchiques sont liés au statut de dominant reproducteur qui est celui des individus de rang élevé. Dans un nombre croissant de cas, il semble que des signaux chimiques liés au fonctionnement de l'ovaire permettent aux individus de se situer dans l'échelle sociale. Ce n'est pas le moindre mérite de ces espèces sans reine que de permettre de progresser dans la connaissance de ces signaux honnêtes impliqués dans la communication et l'organisation des sociétés de fourmis.

11

Relations entre les fourmis et les plantes

Au cours de leur évolution, les fourmis ont noué d'étroites relations avec de très nombreux organismes animaux ou végétaux. Ces relations constituent des *symbioses*. Selon les avantages qu'en retirent les partenaires, on parlera de *mutualisme*, de *commensalisme* ou de *parasitisme*. Dans le mutualisme, les deux espèces impliquées bénéficient de la relation. Dans le commensalisme, l'une des deux espèces est avantagée, alors que la relation reste neutre pour la seconde car elle n'est ni avantagée ni désavantagée. Dans le cas du parasitisme, un des deux partenaires vit aux dépens de l'autre, auquel il porte préjudice. La frontière est plutôt ténue entre ces trois types de relations ; en particulier, le commensalisme est souvent délicat à interpréter. D'autre part, nous verrons que pour les relations unissant les fourmis à tel ou tel autre organisme, on passe facilement du mutualisme au parasitisme. On peut d'ailleurs estimer que mutualisme et parasitisme sont situés aux deux extrémités d'un continuum (Herre *et al.*, 1999). Dans ce chapitre, nous envisageons les relations entre les fourmis et les végétaux. Les relations entretenues par les fourmis avec d'autres organismes, les mycètes ou d'autres animaux, seront étudiées aux chapitres 12, 13 et 14.

Les relations nouées entre les plantes et les fourmis peuvent prendre des caractères facultatifs ou obligatoires. L'opportunisme est de règle lorsque les fourmis patrouillent sur les arbres, à la recherche des exsudations sucrées des homoptères ou des bourgeons. Ces espèces peuvent facilement se détourner vers d'autres sources alimentaires. La relation est plus obligatoire pour la récolte des graines par les fourmis moissonneuses ou la nidification des espèces arboricoles. Ces aspects ont été traités dans les chapitres 2 et 4. Nous centrerons ce chapitre sur trois situations de type mutualiste parce qu'elles sont riches en adaptations réciproques, fruits d'une longue évolution : l'association myrmécophytes – fourmis, la myrmécochorie et la pollinisation.

1. Fourmis et plantes myrmécophytes

De nombreuses fourmis qui nidifient au sol viennent patrouiller sur les plantes, à la recherche par exemple

d'aliments sucrés produits par des homoptères. La relation est purement opportuniste, la plante étant qualifiée de *plante myrmécophile*. Elle bénéficie d'un « mutualisme de protection » qui n'est pas spécifique (McKey *et al.*, 1999).

Dans les milieux tropicaux, l'association entre les plantes et les fourmis peut prendre une autre dimension. La plante offre alors le gîte et le couvert à la fourmi, qui en contrepartie défendra la plante contre ses ennemis, essentiellement des herbivores. Dans ce système symbiotique, chaque partenaire ne peut vivre sans l'autre, l'association est devenue obligatoire. L'arbre est qualifié d'*arbre à fourmis* ou encore de *myrmécophyte*. L'interaction, qui procure des avantages aux deux partenaires, constitue un bel exemple de *mutualisme*. Elle est le fruit d'une coévolution ou évolution parallèle : à chaque changement évolutif du trait de vie d'un partenaire, l'autre réagit à son tour en modifiant dans un sens adaptatif un de ses traits de vie.

Sans que cela soit exclusif, beaucoup d'arbustes ou d'arbres à fourmis sont souvent des plantes pionnières de la forêt secondaire. Ils prospèrent dans les milieux perturbés, où leur croissance rapide procurera très vite l'ombre nécessaire à la réinstallation des arbres de la forêt primaire. Les mieux connus de ces myrmécophytes sont les *Cecropia* d'Amérique tropicale humide et les *Macaranga* de l'Asie du Sud-Est (Jolivet, 1986 ; Fiala, 1996 ; McKey *et al.*, 1999 ; Orivel et Dejean, 1999). Les *Cecropia*, dont on connaît une cinquantaine d'espèces associées aux fourmis, sont des urticacées dont le tronc mince atteint 12 à 15 mètres de haut. Les *Macaranga* de Malaisie sont des euphorbiacées qui ont une vie brève puisqu'elle ne dépasse pas 15 à 30 ans. Comme leur équivalent du Nouveau-Monde, leur taille est assez faible et seuls les sujets isolés peuvent atteindre 30 mètres de haut. On peut ajouter à ces deux genres d'arbres à fourmis, les acacias des régions sèches ou semi-désertiques du Mexique, de la Colombie ou du Paraguay, qui dépendent eux aussi étroitement de la présence de fourmis.

À côté des plantes ligneuses, d'autres végétaux tropicaux entretiennent avec les fourmis des relations complexes. Il s'agit des *épiphytes* dont les racines pendent librement dans l'air et absorbent l'azote nécessaire à leur métabolisme. Les épiphytes ont seulement besoin d'un arbre support. Comme on le verra dans le paragraphe suivant, certains épiphytes procurent un abri aux fourmis en les logeant dans des cavités de leurs tubercules. Dans d'autres cas, les fourmis construisent un nid de carton à l'aide de pulpe de bois, puis incorporent dans les parois du nid des graines d'épiphytes qui germeront. C'est à cette association, dont l'initiative revient donc aux fourmis, que l'on réserve le nom de *jardins de fourmis* (Corbara *et al.*, 1999) (*figure 11.1*).

1.1. Bénéfices pour la fourmi

Les plantes à fourmis apportent à leur hôte à la fois le gîte et le couvert.

1.1.1. Logements végétaux

Les arbres à fourmis et la plupart des épiphytes possèdent des structures creuses abritant les fourmis. Ces loges constituent des *domaties* (*figures 11.2 et 11.3*). Les plus simples et les plus fréquentes sont aménagées dans les tiges et les entre-nœuds creux. La moelle qui occupe normalement l'axe des tiges peut disparaître naturellement en séchant ou être rongée par les ouvrières (Jolivet, 1986 ; Longino, 1991 ; McKey, 1991). C'est ce type de domatie que l'on rencontre chez les *Cecropia* et les *Macaranga*. Les fourmis percent souvent les septa qui séparent les entre-nœuds, ce qui leur permet d'ajuster le volume du nid à l'effectif de la colonie. Chez les *Cecropia*, quand la colonie devient très peuplée, tous les septa sont ainsi percés si bien que la première loge qui abrite la reine communique avec tous les entre-nœuds répartis le long du tronc et des branches d'un arbre devenu totalement creux. Les branches sont percées à leur extrémité ce qui permet aux fourmis de sortir par de multiples orifices. L'abri procuré par les domaties n'est pas toujours parfait et amène les fourmis à mettre au point des stratégies visant à l'améliorer. *Cataulacus muticus* vit de façon obligatoire dans les entre-nœuds creux d'un bambou géant de Malaisie (Maschwitz et Moog, 2000). Lors des fortes pluies tropicales le logement est régulièrement inondé. Les fourmis tentent d'empêcher l'entrée de l'eau en obturant les trous d'accès avec leur tête. Si cette manœuvre est insuffisante, les ouvrières boivent l'eau en excès, sortent sur la tige de bambou, dressent leur abdomen à la verticale et expulsent la gouttelette qui se forme à l'extrémité abdominale. Cette miction collective assèche rapidement la domatie.

Dans d'autres plantes, ce sont les stipules, petites dépendances des feuilles, qui sont transformées en doma-



Figure 11.1 ■ *Les jardins de fourmis*. Les plantes qui nouent des relations symbiotiques obligatoires avec des fourmis sont qualifiées de myrmécophytes. Ce peut être comme ici des épiphytes, c'est-à-dire des plantes fixées sur un arbre-support dont les racines pendent dans l'air où elles absorbent l'azote nécessaire à leur métabolisme. C'est la fourmi qui est à l'origine de l'association, par la construction d'un nid fait de pulpe de bois et de terre imitant un carton grossier, installé au niveau d'une fourche de l'arbre-support. Le nid construit, il faut l'ensemencer avec des graines de l'épiphyte. Les ouvrières, et parfois la reine lors de la fondation, récoltent et « plantent » de telles graines dans le carton du nid. L'épiphyte germera et son feuillage recouvrira le nid comme ici *Aeschmaea mertensii*, une broméliacée de Guyane. Dans ce jardin de fourmis, les racines de l'épiphyte traverseront l'habitable, y puisant des éléments minéraux issus de la matière du nid et des déjections fécales des fourmis. La plante apportera en échange de la nourriture aux ouvrières, sous forme de nectaires extrafloraux. Les jardins de fourmis constituent un bel exemple d'association symbiotique plante trait d'énumération et non trait d'union fourmis. © par J. Orivel avec son autorisation.

ties. Les plus spectaculaires se rencontrent chez les acacias néotropicaux. Les stipules forment de très longues épines redoutables qui prennent parfois la forme de cornes de taureau. Ces épines creusées ou non par les fourmis constitueront autant de loges pour les ouvrières. Chacune communique avec l'extérieur par un orifice placé vers son extrémité. Au Guatemala certains acacias sont porteurs de deux sortes d'épines : les unes, très solides sont à l'épreuve du bec des oiseaux, les autres sont plus fragiles. Ces arbres sont colonisés par les sociétés polygynes de *Pseudomyrmex ferruginea*, la reine s'installant toujours dans une épine solide. Quant aux sociétés polygynes qui nidifient sur des arbres porteurs seulement d'épines fragiles, le nombre des reines compense le risque de prédation (Janzen, 1973).

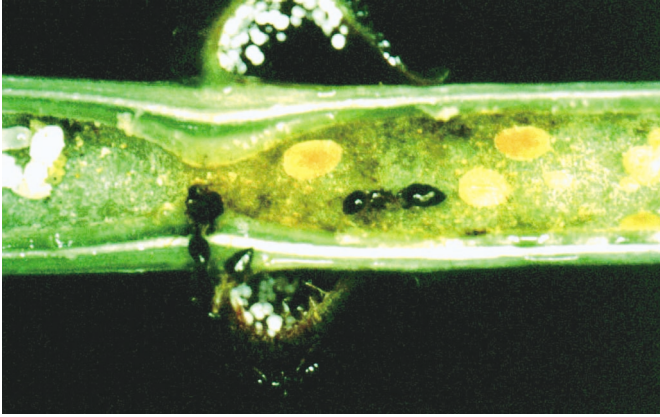


Figure 11.2 ■ *Les domaties*. Les myrmécophytes peuvent être aussi des arbres qui nouent des relations symbiotiques obligatoires avec les fourmis. En échange d'une protection contre des organismes phytophages, ils offrent aux fourmis associées des structures habitables ou domaties. Chez ce *Macaranga* myrmécophyte de Malaisie, la domatie occupe la partie creuse d'un rameau, que l'on a fendu en long pour en montrer l'intérieur. On y voit des fourmis du genre *Crematogaster*. Dans la domatie les fourmis peuvent se livrer à l'élevage de cochenilles qui fournissent des substances sucrées. À l'arrière-plan, la coupe passe à travers une stipule porteuse de corps nourriciers blancs. Domaties et corps nourriciers sont élaborés spécialement pour les fourmis par la plante. © par U. Maschwitz avec son autorisation.

1.1.2. Structures alimentaires

Myrmécophytes et épiphytes assurent aussi la nourriture de leurs fourmis associées. Comme de nombreux autres végétaux, ils hébergent des colonies d'homoptères producteurs d'un miellat sucré (figure 11.2). Mais leur originalité réside dans la possession d'organes spécialement conçus pour nourrir leur hôte obligé. Ils sont porteurs par exemple de *nectaires extrafloraux* très attractifs pour les fourmis (figure 11.4). De tels organes sont connus dans au moins 66 familles de plantes à fleurs (Elias, 1983). Dans la forêt humide de Barro Colorado Island au Panama, au moins 33 p. 100 des arbres et des lianes en sont porteurs (Schupp et Feener, 1991). Ce sont des glandes productrices d'exsudations sucrées, sans rapport avec la pollinisation. Comme le nectar floral, le nectar extrafloral contient surtout des sucres (glucose, fructose, sucrose), mais aussi des acides aminés et des lipides. La localisation des nectaires extrafloraux est variable d'une plante à l'autre. Chez les acacias, ils sont portés par la face supérieure du pétiole. Chez les *Macaranga*, ils sont alignés sur le bord inférieur des feuilles.

Les arbres à fourmis possèdent également des corps nourriciers. À la base du pétiole de chaque nœud des *Cecropia* on trouve un coussinet velu, le *trichilium*,

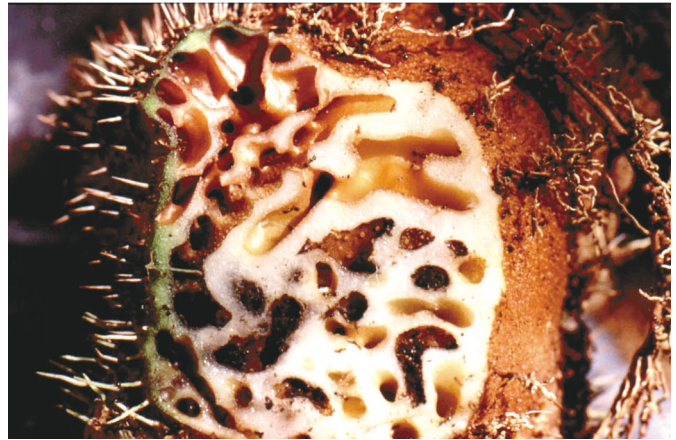


Figure 11.3 ■ *Les épiphytes*. Certains épiphytes possèdent des parties charnues, creusées de cavités qui forment autant de domaties servant de logements aux fourmis. Des Dolichoderinae du genre *Philidris* ont pris possession des cavités du tubercule de *Myrmecodia tuberosa*, une Rubiacée de Malaisie. Comme dans les jardins de fourmis, en échange du logement, les ouvrières fournissent à la plante des éléments minéraux à travers les déchets de leur métabolisme et les restes des proies qu'elles ont consommées. © par E. Kaufmann avec son autorisation.

dans lequel sont enfoncés les *corps de Müller*. Il s'agit de corpuscules jaunes ou rouges qui sont détachés et emportés par les fourmis résidentes (figure 11.5). Les feuilles des *Cecropia* sont porteuses de minuscules corpuscules perliformes, régulièrement récoltés par les fourmis. Sur les acacias, les corps nourriciers forment de petits chapelets situés à l'extrémité des folioles basales : ce sont les *corps beltiens*. Pour leur part, les *Macaranga* portent des petites granulations épidermiques blanches sous la face inférieure des jeunes feuilles, les *corps beccariens*. Les corps nourriciers sont liés à la présence des fourmis et sont réellement produits par l'arbre pour leur alimentation. Ainsi, les *Cecropia* d'Amérique tropicale dont on exclut les fourmis associées cessent de produire des corps nourriciers. Dans les mêmes conditions, les *Macaranga* en produisent huit fois moins. Tous ces corps nourriciers sont riches en protéines et en lipides ou en glycogène (Rickson, 1971, 1980). Ils constituent une part importante du régime alimentaire des fourmis. On retrouve d'ailleurs les mêmes proportions d'azote et de carbone dans les corps nourriciers d'un poivrier et les tissus de sa fourmi associée, *Pheidole bicornis*, ce qui prouve bien que la fourmi se nourrit principalement, sinon exclusivement, de ces structures (Fischer *et al.*, 2002).

Outre l'exploitation de nectaires extrafloraux et de corps nourriciers, les fourmis peuvent aussi se nourrir de manière dérivée, à partir du phloème de la plante. En effet, les domaties abritent des cochenilles qui re-



Figure 11.4 ■ *Les nectaires extrafloraux.* Les myrmécophytes produisent à l'intention de leurs fourmis associées divers organes nourriciers comme les nectaires extrafloraux. Il s'agit de structures qui n'ont aucun rapport avec la pollinisation. Comme leur nom l'indique, ces organes produisent des sécrétions semblables au nectar des fleurs et sont riches en carbohydrates. Cette Bignoniaceae de Nouvelle-Calédonie produit des nectaires extrafloraux sur lesquels des ouvrières de *Crematogaster limata parabiatica* lèchent une goutte sucrée. © par J. Le Breton avec son autorisation.

présentent une source abondante de miellat. On reviendra plus loin sur les associations fourmis – coccides et le comportement de sauvegarde des homoptères lors du vol nuptial.

Si les structures extraflorales s'avèrent bénéfiques pour le végétal, comme nous le verrons plus loin, elles représentant aussi un coût non négligeable. Aussi la pression de sélection a agi de telle sorte que ces coûts soient réduits au maximum (Heil et McKey, 2003). L'exemple de *Dioscorea praehensis* est démonstratif. Cette plante à tige volubile est particulièrement sensible aux attaques des phytophages quand la pousse annuelle grimpe du sol de la forêt vers la canopée. Des attaques sur le méristème se révèlent alors très dangereuses. La plante possède des nectaires extrafloraux seulement à cette époque de l'année (Di Giusto *et al.*, 2001). Le fonctionnement de ces structures peut être aussi synchronisé avec l'activité des phytophages, sécrétant les substances sucrées attirant les fourmis pour se protéger, tantôt la nuit tantôt le jour (Heil *et al.*, 2000 ; Heil et McKey, 2003).

1.2. Adaptations des fourmis en rapport avec la vie arboricole

L'association étant obligatoire, les fourmis doivent présenter des adaptations qui leur permettent de vivre



Figure 11.5 ■ *Les corps nourriciers.* Les myrmécophytes produisent aussi des corps nourriciers destinés à leurs fourmis associées. Sur ce *Cecropia* de Guyane, on remarque au niveau de chaque pétiole un petit coussinet velu, le trichilium sur lequel se trouvent les corps de Müller. Ce sont des formations perliformes, riches en protéines et en lipides. Récoltées par les fourmis du genre *Azteca*, elles complètent leur régime alimentaire. © par S. Garassus avec son autorisation.

totalemment sur l'arbre-support. La difficulté la plus importante est liée à l'alimentation. Les fourmis trouvent sur l'arbre des aliments sucrés en abondance ; elles rencontrent par contre plus de difficultés à se procurer des protides car elles ne fourragent jamais ailleurs que sur l'arbre. On verra en fin de chapitre les solutions comportementales et physiologiques sélectionnées à cet effet.

Leur déplacement sur le feuillage, en particulier à l'envers des feuilles, amène les fourmis à prendre des positions acrobatiques et représente une autre difficulté. Ces positions sont rendues possibles par l'existence de pelotes adhésives aux extrémités des pattes, mais ces organes existent aussi chez les fourmis terrestres. C'est parfois leur petite taille qui leur permet de se déplacer avec aisance. Ainsi les fourmis du genre *Decacrema* circulent avec facilité sur les troncs de *Macaranga* pourtant recouverts d'une épicuticule cireuse extrêmement glissante (*figure 11.6*). Des espèces de *Crematogaster*, beaucoup plus grosses et qui pourraient constituer une menace pour les *Decacrema*, ne parviennent pas à grimper sur le tronc. L'existence d'un rapport élevé surface adhésive/poids du corps suffit à expliquer le phénomène (Federle *et al.*, 1997). D'autres espèces arboricoles présentent des dispositifs morphologiques adaptés. L'examen du prétarse d'espèces arboricoles appartenant au genre *Pachycondyla* révèle l'existence de griffes recourbées encadrant une pelote adhésive (l'arolium) bien développée. À l'inverse, la



Figure 11.6 ■ La protection offerte par le myrmécophyte. Si les fourmis associées à un myrmécophyte le défendent contre divers phytophages, l'arbre peut, lui aussi, défendre ses fourmis symbiotes. Ces dernières sont parfois agressées par des fourmis étrangères cherchant à envahir leur nid. Le tronc de ce *Macaranga* est recouvert d'une épicuticule cireuse très glissante. Sa fourmi-hôte du genre *Decacrema*, petite et d'allure élancée, s'y déplace sans difficulté (partie supérieure du cliché). L'existence pour cette fourmi d'un rapport élevé surface adhésive/poids du corps suffit à expliquer le phénomène. Ce même rapport est moins avantageux pour la fourmi opportuniste du genre *Crematogaster* qui est beaucoup plus grosse. Ses ouvrières ne peuvent grimper sur le tronc que si l'expérimentateur, comme sur la partie inférieure du cliché, a gratté la pellicule cireuse. L'épicuticule forme une barrière efficace. © par W. Federle avec son autorisation. In Federle W. et al., 2000. *J. Exp. Biol.*, **203** : 505–512. © 2000 et autorisation de Company of Biologists Ltd.

plupart des espèces de *Pachycondyla* terrestres possèdent des griffes droites et un arolium réduit (Orivel et al., 2001 b). Les pelotes adhésives sont des organes

fragiles utilisés seulement en cas de nécessité. Quand les fourmis arboricoles *Oecophylla smaragdina* se déplacent à l'endroit sur une surface rugueuse ou horizontale, l'arolium est replié et ne touche pas ou touche à peine le support. Le contact est alors assuré par 14 p. 100 de la surface de leurs pelotes adhésives. Si l'on fait circuler ces fourmis sur l'envers d'une feuille en les chargeant d'un poids qui multiplie leur masse par six, elles appliquent plus fortement ces pelotes adhésives dont 60 p. 100 de la surface vient alors au contact de la feuille. En même temps elles recourbent davantage leurs griffes pour éviter la chute (Federle et Endlein, 2004). L'extension ou le repliement de l'arolium sont dus à des modifications de la pression de l'hémolymphe. Ce mécanisme hydrologique est déterminé par l'action d'un muscle et d'un tendon couplés à la flexion des griffes (Federle et al., 2001).

1.3. Bénéfices pour le végétal

Si la plante héberge et nourrit la fourmi, il faut aussi que le végétal tire un bénéfice de l'association. La production de nectaires extrafloraux et de corps nourriciers représente un coût énergétique certain, de même que les prélèvements de sève supportés par la plante via le tube digestif des homoptères producteurs de miellat. Pour la plante, il semble que le principal bénéfice réside dans sa protection contre divers herbivores.

1.3.1. Protection contre les insectes phytophages

Le mutualisme de protection s'exerce d'abord contre les insectes phytophages. On trouvera une bibliographie conséquente à ce sujet dans la synthèse réalisée par Heil et McKey (2003). Nous nous limiterons ici aux exemples les plus démonstratifs, comme celui constitué par les acacias d'Amérique et leur fourmi associée obligatoire (Janzen, 1966). Cette fourmi appartient au genre *Pseudomyrmex* dont les représentants de grande taille sont munis d'un robuste aiguillon. Les *Pseudomyrmex* forment des sociétés de plusieurs milliers d'individus très actifs, patrouillant jour et nuit sur le feuillage de l'acacia qui les nourrit. Tout objet étranger, et donc tout insecte qui viendrait à se poser sur une feuille, est immédiatement détecté et pourchassé. De jour, l'intrus est repéré jusqu'à une distance de 4 cm par les fourmis, qui se précipitent avec un tel élan qu'elles peuvent parfois dépasser leur cible. Leur surveillance est aussi farouche de nuit puisqu'elles en arrivent à se jeter sur le halo lumineux qu'une torche électrique dessine sur le feuillage ! L'intrus est saisi par les mandibules, puis piqué, ce qui bien sûr le fait fuir. S'il s'obstine, les ouvrières sécrètent une phéromone d'alarme qui recrute les congénères les plus voisins. La protection est efficace puisque quand on compare des rejets d'acacias, dont les uns sont associés à des fourmis et les autres n'ont pas encore été coloni-

sés, 2,7 p. 100 des premiers sont porteurs d'insectes phytophages contre 38,5 p. 100 pour les seconds. De la même manière, les *Tachigali* de la forêt amazonienne, non protégés par des fourmis, hébergent 10 fois plus d'insectes herbivores que ceux associés à des fourmis. La croissance et la longévité de leurs feuilles sont également favorisées par l'activité prédatrice des fourmis (Fonseca, 1994). En Asie du Sud-Est, les ouvrières *Crematogaster borneensis* associées à des *Macaranga* éloignent les insectes indésirables en les mordant puisqu'elles n'ont pas d'aiguillon vulnérant. La surface foliaire des arbres hébergeant des fourmis est supérieure à celle d'autres arbres qui en sont dépourvus, ce qui démontre l'action protectrice des fourmis (Fiala *et al.*, 1989).

La protection n'est pas toujours liée à l'agressivité des fourmis. *Petalomyrmex phylax* est une petite myrmicine de moins de 2,5 mm, très timide, associée au myrmécophyte africain *Leonardoxa africana*. Malgré ces handicaps, la fourmi protège efficacement la plante, comme le montrent des expériences d'exclusion. Les feuilles de cette légumineuse arbustive devenant adultes en quelques jours, elles sont alors trop coriaces pour les insectes phytophages. Seules les jeunes feuilles peuvent être rongées par des insectes, obligés d'accomplir leur cycle larvaire très rapidement. Ces larves sont donc de petite taille, ce qui les rend vulnérables au nombre et à la forte activité collective des *Petalomyrmex* (Gaume *et al.*, 1997). D'autre part, la plante cantonne ses fourmis associées sur les jeunes feuilles qui sont les seules à émettre de grandes quantités de salicylate de méthyle, une substance attractive pour les ouvrières, car proche d'une phéromone produite par ces insectes. Les espèces de *Leonardoxa* non associées à des fourmis ne sécrètent pas de salicylate de méthyle (Brouat *et al.*, 2000).

Les variations phytochimiques peuvent aussi alerter les fourmis quant à la présence d'un herbivore en action. On sait que beaucoup de plantes répondent à l'action des insectes phytophages en modifiant la composition chimique de leurs feuilles afin d'en éloigner les herbivores. Fiala et Maschwitz (1990) ont montré que la plante peut aussi alerter les fourmis, en libérant des substances au niveau des dommages foliaires infligés par un animal phytophage. Le nombre d'ouvrières de *Crematogaster* qui patrouillent sur les feuilles de *Macaranga* augmente considérablement pendant trois heures après une blessure causée au feuillage. Au Costa Rica, *Cecropia obtusifolia* pratique aussi un recrutement chimique à l'intention de sa fourmi mutualiste *Azteca xanthocroa*. Dans les deux minutes qui suivent la perforation d'une feuille par les expérimentateurs afin de mimer une déchirure, les fourmis se dirigent en masse vers la feuille lésée (Agrawal et Dubin-Thaler, 1999).

L'activité antiherbivore des fourmis résidentes n'est pas sans poser certains problèmes, comme celui de la pollinisation. On sait que cette opération, indispensable à la plante, est habituellement le résultat des va-et-vient d'insectes visitant les fleurs. Chez *Acacia zanzibarica*, un myrmécophyte de l'Afrique de l'Ouest associé à des *Crematogaster*, cette tâche incombe à des abeilles solitaires Megachilidae et Halictidae. Comment ces insectes parviennent-ils à se poser sur les fleurs sans être chassés par les fourmis ? Willmer et Stone (1997) ont noté que les fleurs matures des acacias s'ouvrent à 5 heures du matin puis commencent leur déhiscence vers 8 ou 9 heures. C'est à cette heure que les abeilles commencent à visiter les fleurs. En même temps, on note une forte diminution de la présence des fourmis sur les branches fleuries. Il semble que la déhiscence s'accompagne d'une émission chimique qui éloigne les fourmis, laissant l'accès libre aux abeilles. Le conflit plante – fourmis qui pourrait ainsi surgir à propos de la pollinisation est donc désamorcé par une adaptation chimique des fleurs.

1.3.2. Protection contre les mammifères

La protection exercée par les fourmis se manifeste aussi à l'égard des mammifères. On trouve dans les forêts humides de l'Afrique de l'Ouest un arbre de petite taille de la famille des passifloracées, *Barteria fistulosa*, qui forme une association obligatoire avec la fourmi *Pachysima aethiops*. Ces fourmis sont de grande taille, mais surtout possèdent un aiguillon redoutable. Leur société, formée de 1 000 à 4 000 ouvrières, est abritée dans les tiges creuses et renflées de l'arbre. Comme les *Pseudomyrmex* d'Amérique, les *Pachysima* mènent la chasse aux chenilles de lépidoptères, aux coléoptères ou aux orthoptères, tous amateurs de feuillage. Ces arbres sont aussi fréquentés par des singes colobes à régime folivore. Se déplaçant d'arbre en arbre, ils consomment longuement le feuillage des *Barteria* dépourvus de fourmis, alors qu'ils s'attardent moins longtemps auprès des arbres appartenant à d'autres espèces (McKey, 1974). Manifestement, les colobes sont friands des feuilles des *Barteria*. Pourtant, ils évitent soigneusement les *Barteria* hébergeant des *Pachysima*. Il est clair que les singes n'apprécient pas leurs coups d'aiguillon. L'arbre tire le plus grand bénéfice de cette prudence : il conserve ses feuilles intactes.

Toujours en Afrique, Madden et Young (1992) ont étudié l'alimentation des girafes. Ces herbivores montrent une préférence pour les acacias. *Acacia drepanolobium*, qui héberge des *Crematogaster*, possède des feuilles vulnérables car elles sont plus longues que les épines. Au moindre ébranlement, les ouvrières sortent en masse des épines, émettent une phéromone de recrutement et mordent le perturbateur au museau en déposant du venin dans la blessure à l'aide de l'aiguillon. Les

girafons sont très sensibles à leur présence. Leur temps d'alimentation est inversement proportionnel au nombre d'ouvrières sorties du nid. Il est fréquent alors de les voir s'éloigner en secouant vivement la tête.

1.3.3. Protection contre les plantes

Si les plantes sont menacées par des défoliateurs, elles le sont aussi par d'autres plantes qui, en poussant trop près, voire dessus comme les lianes, les privent de la lumière nécessaire à leur croissance. Les fourmis associées peuvent intervenir en se livrant à un travail d'élagage, bénéfique pour le myrmécophyte et donc en retour pour leur propre société (figure 11.7). Les premiers travaux approfondis sur ce thème sont dus à Janzen (1969) à partir d'une simple observation : au Costa Rica, les troncs de *Cecropia* abritant des sociétés d'*Azteca* ne sont jamais le support de plantes grimpan-tes, alors que ces dernières sont nombreuses sur les arbres inoccupés. Des lianes placées par l'expérimentateur autour de troncs de *Cecropia* habités par des *Azteca* ne survivent que quelques jours. Toutes les vrilles des branches importées sont porteuses de traces de morsures infligées par les ouvrières qui ont d'ailleurs été vues à de nombreuses reprises mâcher les vrilles. Janzen rapproche l'action des fourmis de celle de certaines plantes qui sécrètent des composés volatils qualifiés d'*allélopathiques* car ils inhibent la croissance des herbes autour de leur tronc. On peut considérer que de la même manière, le *Cecropia* « produit » un agent allélopathique qui est une fourmi. Le coût métabolique pour le *Cecropia* est élevé, mais le bénéfice tiré de l'association avec la fourmi est plus fort.



Figure 11.7 ■ La protection contre les plantes. Les fourmis associées d'une manière obligatoire aux arbres protègent ces derniers des attaques des animaux phytophages. Elles les protègent aussi des plantes qui, en poussant trop près, les privent de lumière. Elles s'en prennent également aux lianes. Sur ce cliché, des ouvrières d'un *Crematogaster* rongent une liane qui enserre une branche de *Macaranga triloba*, un arbre à fourmis de Malaisie. © par U. Maschwitz avec son autorisation.

D'autres fourmis mutualistes éliminent toute végétation entourant leur myrmécophyte. Ce comportement prend un aspect spectaculaire chez le couple *Tococa occidentalis* – *Myrmelachista* sp. de la forêt amazonienne de moyenne altitude (Morawetz *et al.*, 1992). Les ouvrières de la fourmi ne fourragent pas en dehors de leur arbre à la recherche de nourriture, mais descendent régulièrement de leur myrmécophyte pour attaquer les pousses intruses. Toute plante, en germination ou qui se trouve dans les premiers stades de son développement, est attaquée dans un rayon de quelques mètres autour de l'arbre-hôte. L'action d'élagage prend une tournure spectaculaire. Les ouvrières attaquent de manière sélective la base des nervures qui alimentent les jeunes feuilles. Elles mordent le faisceau de nervures qui irradie la lame foliaire, puis se retournent et pulvérisent par l'extrémité abdominale un jet de poison dans la blessure. Ce poison présente une véritable action herbicide. Après la morsure, une nécrose se propage très rapidement le long de la feuille et gagne toute la plante, l'éliminant parfois en moins de 24 heures. La disparition de la végétation permet à la lumière de pénétrer jusqu'à l'arbre-hôte qui produira rapidement des rejets. La population végétale qui en résulte est protégée par un couloir circulaire large de 1 à 3 mètres, véritable cordon sanitaire totalement dépourvu de végétation. La colonie de *Tococa* et son corridor protecteur prend le nom évocateur de *jardin du diable*. Le nid initial de fourmis installe des succursales dans les jeunes pousses. À terme, il y aura environ 800 domaties abritant plus de 30 000 ouvrières.

La finalité de l'élagage peut prendre une autre signification. Au Pérou, les ouvrières de *Pseudomyrmex dendroicus* maintiennent une aire vide de végétation autour de leur arbre-hôte. Si l'on crée une jonction à l'aide de fils de fer entre le myrmécophyte et les arbres voisins, l'arbre-hôte est rapidement envahi par des *Crematogaster* opportunistes qui pénètrent dans les domaties et chassent les *Pseudomyrmex* (Davidson *et al.*, 1988).

D'une manière générale, l'élagage répond donc à deux objectifs : protéger la plante-support des plantes concurrentes et/ou protéger les fourmis résidentes des tentatives d'usurpation entreprises par des colonies voisines.

1.3.4. Apport alimentaire

La contribution alimentaire de la fourmi à la plante myrmécophyte est difficile à établir. C'est pourtant le cas chez un poivrier (*Piper*) au Costa Rica. L'arbuste abrite dans ses pétioles creux des colonies de *Pheidole bicornis*. Le poivrier développe des corps nourriciers, uniquement quand les fourmis sont présentes. D'une manière classique, la fourmi protège la plante en éliminant les insectes phytophages et en détruisant les lianes

envahissantes. En nourrissant les fourmis avec de l'azote radioactif, on a montré qu'en six jours 25 p. 100 de ce nutriment se retrouvait dans le poivrier qui profite donc des rejets métaboliques de sa fourmi associée (Fischer *et al.*, 2003).

L'apport alimentaire est mieux connu chez les épiphytes, pour lesquels il prend une grande importance puisque ces plantes ne sont pas en contact avec le sol. Lorsque l'épiphyte offre des domaties à la fourmi, cette dernière entrepose sur place, dans une sorte de dépôt, ses déchets fécaux et les restes des aliments non consommés. En ajoutant des éléments radioactifs à ces déchets, on a montré que l'azote, le potassium ou le phosphore se retrouvent fortement concentrés dans les tissus de l'épiphyte (Benzing, 1991). Il en est de même quand les fourmis construisent leur nid autour de l'épiphyte. La comparaison du pourcentage des matières organiques dans l'humus des jardins de fourmis, à celui du sol sous-jacent, montre un enrichissement en divers nutriments dont l'azote (Belin-Depoux, 1991). Ces nutriments ont pour origine les éléments non consommés par les fourmis, après leur transport dans le nid : terre, pulpe de bois en décomposition, excréments d'oiseaux ... Par le rejet du gaz carbonique provenant de leur respiration, les fourmis peuvent même contribuer à augmenter la quantité de carbone dont l'épiphyte a besoin pour sa croissance (Treseder *et al.*, 1995).

1.3.5. Propagation des graines des épiphytes

Ce comportement spécifique de l'association avec les épiphytes constitue un aspect particulier de la myrmécochorie qui sera envisagé plus loin. L'hypothèse selon laquelle les fourmis, en semant des graines d'épiphytes à l'intérieur de leur nid, sont responsables de l'association fourmi – épiphyte est ancienne, mais elle n'a été vérifiée qu'en 1978 (Kleinfeldt, 1978). La fondation d'un nouveau nid par la fourmi Ponerinae *Pachycondyla goeldii* montre le déroulement de l'opération (Corbara et Dejean, 1996). Cette espèce nocturne est fréquente en Guyane française où on la trouve dans près d'un tiers des jardins de fourmis. C'est après le vol nuptial que plusieurs jeunes reines se regroupent pour fonder une nouvelle société. En une nuit, elles construisent un nid fait de pulpe de bois et de terre, qu'elles installent à la fourche de deux branches d'un arbre-support (figure 11.1). Avant même de produire la première génération d'ouvrières, les reines fondatrices récoltent et transportent des graines appartenant à des épiphytes tels qu'*Aechmea mertensii* et *Anthurium gracile* (figure 11.8). Ces graines sont à l'origine des épiphytes myrmécophytes constituant le jardin de fourmis.

L'attractivité des graines apparaît dans des tests de choix réalisés au laboratoire, même si l'élaïosome qui



Figure 11.8 ■ Transport des graines d'épiphyte. Après avoir construit un nid fait de carton grossier, les fourmis doivent semer dans cette structure une graine d'épiphyte afin de démarrer le jardin de fourmis. Cette ouvrière de *Diacamma* transporte vers son nid une graine de *Pachycentria constricta*, un épiphyte Melastomataceae de Malaisie. La graine enfouie dans le carton du nid germera et développera une nouvelle plante. © par E. Kaufmann avec son autorisation.

est toujours consommé avant le transport a été ôté. Davidson *et al.* (1990) ont montré qu'une autre espèce initiatrice de jardins de fourmis, *Camponotus femoratus*, était attirée par la présence à la surface de la graine de substances comme le méthyl-6-méthylsalicylate, le benzothiazole, des phényles et des terpènes. Seules les fourmis initiatrices de jardins sont sensibles à ces composés qui persistent même lorsque la graine a transité par le tube digestif de chauves-souris frugivores. Il faut préciser que le méthyl-6-méthylsalicylate fait partie de l'arsenal chimique des fourmis : il est produit par les glandes mandibulaires des mâles de *C. femoratus*.

L'utilisation des graines par les fourmis associées à un épiphyte est un phénomène général puisqu'on le retrouve jusqu'en Malaisie. Les ouvrières d'un *Crematogaster* local récoltent et transportent vers leur nid de carton 71 p. 100 des graines d'*Aeschynanthus fecundus* mises à leur disposition. Ces graines sont à l'origine d'un épiphyte qu'elles installent sur les pousses d'un bambou géant (Kaufmann *et al.*, 2001).

1.4. Mutualisme facultatif

L'existence d'une relation mutualiste entre les fourmis et les plantes peut dépendre de l'abondance locale d'une fourmi particulière. Elle est donc soumise à des variations géographiques. Le coton sauvage porte des nectaires extrafloraux sous les bractées et sous les feuilles. Ces nectaires attirent diverses fourmis, en particulier *Forelius pruinosus*. Dans une localité de l'Arizona (Agua Caliente Canyon), cette fourmi pullule et

constitue plus de 98 p. 100 de la myrmécofaune ; elle monopolise les nectaires extrafloraux. Les fourmis peuvent être exclues expérimentalement par une ceinture de glu entourant la tige de la plante. Elles peuvent aussi désertir la plante lorsqu'on bouche les nectaires avec une goutte de glu. Dans les deux cas, la mise à l'écart des fourmis entraîne une augmentation des dégâts foliaires commis par des insectes herbivores. Le succès reproducteur de la plante est compromis car la production de graines diminue (Rudgers et Strauss, 2004). À une centaine de km d'Agua Caliente Canyon, la myrmécofaune de Molina Basin ne comprend que peu de *F. pruinosus*. La manipulation des fourmis locales (leur exclusion) et celle des nectaires extrafloraux n'ont aucune répercussion sur les dommages foliaires ou la production des graines. Le mutualisme plante – fourmi n'existe pas dans cette localité. Il est donc facultatif, modulé par la nature et l'abondance des fourmis et sans doute aussi celle des phytophages.

1.5. Du mutualisme au parasitisme

Si l'on connaît des dizaines de relations plantes – fourmis dont les bénéfiques sont réciproques, la symbiose peut très bien basculer du mutualisme au parasitisme. Le plus souvent, c'est le végétal qui est lésé (Letourneau, 1991).

Des acacias de l'Afrique de l'Ouest hébergent trois espèces de *Crematogaster* entre lesquelles la compétition est vive. La plus fragile, *C. nigriceps*, a mis au point une stratégie adaptative visant à la protéger quand les branches d'un arbre voisin, porteur d'une espèce agressive, menacent de toucher son arbre-support. Elle élague son arbre en détruisant les bourgeons axillaires, pour éviter tout contact avec l'arbre voisin. La production florale du myrmécophyte s'en trouvera réduite. En quelque sorte la fourmi stérilise l'acacia pour se protéger (Stanton *et al.*, 1999).

En Amazonie, les ouvrières d'*Allomerus* sp. protègent efficacement leur myrmécophyte des insectes phytophages. Mais elles rongent aussi tous les bourgeons à fleurs de la plante. Cette dernière réoriente sa croissance vers la production de bourgeons axillaires, ce qui permettra la production de nouvelles domaties. C'est d'ailleurs le but recherché par les fourmis. En accroissant le nombre de domaties, elles augmentent l'importance de la population ouvrière et par suite la production de sexués. Mais ceci se fait au détriment de la production de fruits de la plante (Yu et Pierce, 1998).

Le mutualisme peut aussi être mis à mal par l'intervention d'un troisième partenaire qui le détourne à son profit. On a évoqué plus haut le mutualisme qui existe entre un poivrier (*Piper*) et sa fourmi associée,

Pheidole bicornis. C'est l'intervention d'un troisième partenaire qui fait basculer le mutualisme vers le parasitisme. La fourmi est parfois victime de la larve d'un coléoptère qui dévore son couvain. Normalement, en l'absence de fourmis, le poivrier cesse de produire des corps nourriciers, signe d'un mutualisme bien compris. Pourtant, quand le coléoptère a éliminé les fourmis, le poivrier continue à fournir des corps nourriciers qui servent alors de nourriture au coléoptère, sans que ce dernier effectue quoi que ce soit en échange. Le coléoptère continue à induire leur production, coûteuse pour le poivrier, en brisant le code du mutualisme (Letourneau, 1990).

1.6. Origine de la symbiose plantes – fourmis

La coévolution, ou évolution parallèle, à l'origine de l'association entre les plantes et les fourmis correspond au changement évolutif dans un trait de vie des individus d'une population en réponse à un trait de vie des individus d'une seconde population (Janzen, 1980). Fourmis et plantes ayant coévolué de façon indépendante sur des continents différents, on est amené à penser à l'existence de préadaptations communes. Concernant les plantes, ce sont certainement des structures pouvant être utilisées comme nourriture par les fourmis : nectaires extrafloraux et corps nourriciers. Il en est de même pour les dispositifs pouvant évoluer en abris pour les hyménoptères. Quant aux fourmis, le caractère prérequis le plus important serait l'existence d'une compétition interspécifique dans les communautés d'espèces arboricoles (Davidson et McKey, 1993 ; McKey *et al.*, 1999). Les espèces dominées, chassées de la canopée où la nourriture est abondante, auraient été amenées sous la contrainte de la compétition à nidifier dans la couronne de certaines plantes (Orivel et Dejean, 1999). C'est à partir du moment où les préadaptations des plantes et des fourmis dominées se « croisent » que la coévolution peut opérer.

2. Les fourmis et les plantes myrmécochores

Les relations des fourmis avec les plantes herbacées sont sans doute moins spectaculaires que celles tissées avec les plantes ligneuses. Les fourmis sont pourtant très souvent présentes sur les plantes à fleurs où elles recherchent le nectar. Elles recherchent aussi les nombreux homoptères producteurs de miellat. Cette symbiose est plus discrète, mais très importante dans certaines régions du monde. On sait que la dissémination des graines est une étape essentielle du cycle des angiospermes puisqu'elle leur permet de coloniser de nouveaux habitats. Il est bien connu que les graines,

grâce à des adaptations, peuvent s'accrocher aux poils et aux plumes des vertébrés et sont transportées ainsi à grande distance. Les fourmis jouent aussi un rôle important dans la dissémination des graines puisque plus de 3 000 espèces végétales peuvent bénéficier de leur action, principalement en Australie et en Afrique du Sud. Dans les régions tempérées, l'action des fourmis myrmécochoriques a été moins étudiée ; elle est pourtant non négligeable dans les forêts à feuilles caduques (Gorb et Gorb, 2003). Les graines de ces espèces sont munies d'une excroissance, l'*élaïosome*, qui attire les fourmis. Cette structure qui a diverses origines tend toujours à ménager une sorte de poignée qui facilite le portage de la graine ou *diaspore*. Une fois transportée au nid, les fourmis consomment l'*élaïosome* et rejettent la graine intacte qui conserve l'aptitude à germer. Ce mécanisme, qui profite à la fois aux fourmis et aux plantes, est appelé *myrmécochorie*, la plante elle-même étant une *myrmécochore*.

2.1. Récolte et transport des graines

L'*élaïosome* est riche en lipides et en divers acides gras (Hughes *et al.*, 1994), ce qui explique que les fourmis insectivores sont plus attirées que les espèces dont le régime est à base de matières sucrées (Gorb et Gorb, 1999). Il n'y a pas attraction à distance ; les fourmis ne répondent positivement que lorsque leurs antennes touchent la graine.

De nombreux travaux ont démontré l'efficacité de la récolte, par les fourmis, des graines à *élaïosome* (Beattie, 1985). L'exemple retenu ici concerne une euphorbe méditerranéenne, *Euphorbia characias* (Espadaler et Gómez, 1996, 1997). Malgré la très forte production de cette plante (193 pieds répartis sur 2 500 m² produisant environ 155 000 graines par an), aucune graine ne reste longtemps sur place, comme le révèle un carottage. Sur cette surface, on compte quotidiennement environ 500 000 trajets de récolte, exercés principalement par *Aphaenogaster senilis*, *Pheidole pallidula*, *Tapinoma nigerrimum* ou *Messor barbarus*. À l'exception de cette dernière espèce qui consomme la totalité des graines, les autres ne font que les déplacer vers leur nid où les diaspores germeront après que seul l'*élaïosome* ait été consommé par les ouvrières. L'intensité du trafic est telle que la totalité de l'aire concernée est totalement explorée en 43 minutes. Une graine ne reste en moyenne que 63 minutes sur le sol après y avoir été projetée. Si elle a été dédaignée par une première fourmi, elle a toutes les chances d'être emportée par une deuxième ou une troisième. À l'issue d'une cinquième rencontre, 99,38 p. 100 des graines sont emportées. L'attraction pour les graines est telle que même des fourmis dont le régime alimentaire est à base

de carbohydrates délaissent des appâts sucrés pour emporter des diaspores (Boulay *et al.*, 2005).

2.2. Avantages de la myrmécochorie pour les plantes

Si la pression de sélection a amené de très nombreuses plantes à produire des *élaïosomes* de diverses origines, et dans les biotopes les plus variés, c'est que le transport des graines par les fourmis présente certains avantages pour les végétaux.

Le premier concerne l'évitement de la prédation. En effet, de nombreux animaux consomment les graines. Parmi ceux-ci, les fourmis granivores entrent en compétition avec les fourmis transporteuses de graines. Dans une région boisée du Sud-Est australien, l'éradication des espèces granivores permet de multiplier par 30 le nombre des jeunes plants (Andersen, 1987). Les diaspores de l'euphorbe méditerranéenne évoquée plus haut font l'objet de cette compétition : 5 à 15 p. 100 des graines sont emportées par des fourmis granivores (Cerdan *et al.*, 1986). Les résultats de la confrontation dépendent de l'abondance relative des granivores, de celle des fourmis pratiquant la myrmécochorie et de leur vitesse respective de fourragement. Les rongeurs et les oiseaux sont aussi des consommateurs importants de graines. Quand on empêche les fourmis d'intervenir, la totalité des graines déposées dans des microsites du Colorado ou de la Virginie disparaît. En présence des fourmis, les graines sont emportées avant l'arrivée des rongeurs ou des oiseaux. En région méditerranéenne les fourmis sont aussi plus rapides que les autres granivores (Espadaler et Gómez, 1997).

Le second avantage réside dans une dispersion accrue. La dispersion des graines par les fourmis évite que les semis ne viennent en concurrence avec le pied-mère ou d'autres jeunes plants. C'est ainsi qu'un roseau myrmécochore, en compétition avec deux autres espèces de *Carex*, a une croissance spectaculaire quand les fourmis éloignent ses graines des plants concurrents (Handel, 1978). Dans les forêts sclérophylles d'Australie ou d'Afrique du Sud, les graines emportées par les fourmis, puis enfouies aux alentours du nid, échappent aux incendies fréquents dans ces biotopes (Berg, 1975). De plus, la chaleur à laquelle elles sont soumises favorise leur germination (Majer, 1982).

Le troisième bénéfice concerne l'accroissement du taux de germination des graines. La disparition de l'*élaïosome* consommé par les fourmis facilite la germination, au moins pour les plantes méditerranéennes. Cette facilitation a été vérifiée pour *Euphorbia characias* (Gómez et Espadaler, 1997). La comparaison du taux de germination entre graines de *Rhamnus alater-*

nus, privées ou non de leur élaïosome, fait apparaître un gain de 25 p. 100 pour les premières (Gómez *et al.*, 2003). Un avantage semblable existe pour les graines d'une nyctaginacée du Brésil, *Guapira opposita* (Passeos et Oliveira, 2004). Dans ce dernier cas, ce n'est pas l'élaïosome qui attire des ouvrières d'*Odontomachus chelifer* ou de *Pachycondyla striata*, mais la pulpe qui entoure la graine. Le fruit est ramené au nid, débarrassé de sa pulpe qui est offerte aux larves, la graine nettoyée étant alors rejetée à l'extérieur. Ces graines propres ont un taux de germination supérieur à celui des graines entourées de pulpe. Enfin, la fourmière constitue un excellent milieu germinatif. Les graines dont l'élaïosome a été consommé sont abandonnées dans des dépotoirs souterrains, ce que Beattie et Culver (1982) appellent « l'inhumation ». L'activité métabolique des ouvrières a enrichi le sol de ces galeries en nutriments essentiels, comme le phosphore, le potassium ou l'azote. Le sol est également plus meuble, plus aéré, plus chaud. La croissance des plantes y est favorisée.

La myrmécochorie s'inscrit dans le cadre du mutualisme puisque les deux partenaires tirent bénéfice de ce comportement. Le bénéfice est cette fois plus évident pour la plante que pour la fourmi. Il est plutôt difficile de quantifier l'avantage nutritif que ces dernières en tirent, bien que l'on ait pu montrer que des fourmis recevant un supplément de diaspores produisent davantage de sexués (Morales et Heithaus, 1998).

Si la dispersion des graines par les fourmis est presque toujours le fait d'espèces recherchant l'élaïosome des diaspores, le phénomène se rencontre aussi parfois chez les fourmis granivores habituellement considérées comme des prédatrices de graines. Les fourmis moissonneuses tombent une part non négligeable des graines qu'elles transportent vers leur nid. Quand les pistes de ces fourmis sont temporaires, ces graines restent sur place et peuvent germer, contribuant à la dispersion de la plante. C'est le cas de *Messor bouvieri* qui laisse échapper environ 16 p. 100 des graines d'une plante méditerranéenne non myrmécochore, *Lobularia maritima* (Retana *et al.*, 2004). L'interaction entre la plante et l'animal est alors à la fois antagoniste et mutualiste. Les ouvrières de *Messor barbarus* laissent échapper un pourcentage voisin ou même supérieur de graines. Mais les pistes de ces moissonneuses étant permanentes, pratiquement toutes les graines sont récupérées en moins de 24 heures par d'autres fourrageuses qui se comportent donc uniquement en prédatrices (Detrain et Tasse, 2000). Ces auteurs estiment à seulement 0,01 p. 100 du total des graines transportées le nombre des graines oubliées, capables de germer, et donc de contribuer à la dispersion de la plante.

3. Pollinisation

La pollinisation des fleurs est une étape obligatoire qui précède la fécondation puis la fructification des végétaux supérieurs. Elle consiste en un transport du pollen, libéré par les étamines d'une fleur, sur le stigmate d'une autre fleur. Depuis l'ère secondaire et l'explosion des angiospermes, l'évolution a retenu les conditions favorisant la pollinisation par les insectes. Hyménoptères, lépidoptères et diptères visitent la fleur pour s'y nourrir de pollen et surtout de nectar, le modèle en la circonstance étant l'abeille à miel. Les insectes assurent ainsi 90 p. 100 de la pollinisation croisée.

Les fourmis ne font pas exception et sont fortement attirées par les fleurs. Sur un échantillon de 75 plantes du sud de l'Espagne productrices de nectar, 21 sont visitées par les fourmis (Herrera *et al.*, 1984). Pourtant, on ne connaissait en 1991 qu'une douzaine de plantes de par le monde dont on avait la certitude que les fourmis intervenaient dans leur pollinisation (Peakall *et al.*, 1991). Il apparaît donc que les fourmis se comportent plus souvent en « voleuses » de nectar qu'en auxiliaires des plantes. Cela tient à une série de facteurs limitant les possibilités de pollinisation par les fourmis.

3.1. Facteurs limitant la pollinisation

Un premier obstacle à la limitation du transport du pollen par les fourmis vient de l'aptérisme des ouvrières qui limite bien sûr leur rayon d'action. Mais la véritable raison à leur inefficacité vient de la possession par la majorité d'entre elles d'une paire de glandes portées par le troisième segment thoracique, les *glandes métapleurales*. Extérieurement, l'emplacement de ces glandes est marqué par un renflement, ou *bulla*, porteur d'une étroite fente arquée, par laquelle s'écoule la sécrétion. Cette dernière s'échappe en permanence. À l'occasion des auto-toilettages qui mettent en jeu les pattes, elle est continuellement étalée sur toute la cuticule de l'animal (Schoeters et Billen, 1993). On a déjà évoqué son rôle dans la défense (chapitre 7). Jaffé et Puche (1984) ont démontré qu'elle permet aussi de marquer un territoire nouvellement exploré par les ouvrières de *Solenopsis geminata*. Chez *Pheidole pallidula*, ce sont les entrées du nid qui sont marquées par la phéromone issue des glandes métapleurales. Les ouvrières *minor* la déposent sur le sol à l'aide de leurs pattes (Cammaerts et Cammaerts, 1998).

Mais le rôle fondamental des glandes métapleurales est à rechercher dans les propriétés antibactériennes et antifongiques de leur sécrétion qui s'inscrivent dans une action prophylactique. Le couvain des fourmis, le plus souvent en contact direct avec le sol, est particulièrement vulnérable aux attaques des champignons et des

microorganismes. Les premières recherches de Maschwitz *et al.* (1970), puis celles de Schildknecht et Koob (1971) révèlent que la sécrétion obtenue des glandes métapleurales de reines ou d'ouvrières d'espèces variées présente une action antibiotique contre *Escherichia coli*, *Staphylococcus aureus* ou *Penicilium glaucum*. La sécrétion, fortement acide, riche en acide phénylacétique, en acide indolacétique et surtout en acide hydroxydécanoïque ou *myrmicacine*, a donc des propriétés antibactériennes. Elle a aussi une action antifongique (Beattie *et al.*, 1986). La protection du couvain a été mise en évidence par Mackintosh *et al.* (1999). Des larves d'une fourmi australienne, *Myrmecia gulosa*, sont élevées sur un substrat terreux provenant du nid. Les unes sont élevées en présence d'ouvrières, les autres non. Après 29 jours, la charge microbienne de la cuticule larvaire des premières reste stable. Celle des larves élevées en l'absence d'ouvrières est 126 fois plus forte. Une étude ultrastructurale de diverses bactéries et levures montre que ce sont les membranes cellulaires qui sont lésées par les sécrétions des glandes métapleurales. Les dommages sont dus à une perte rapide et totale des ions K⁺ en moins de 10 minutes (Mackintosh *et al.*, 1995).

La production de substances antimicrobiennes est certainement la parade élaborée au cours de l'évolution pour éviter la propagation d'épidémies au sein des colonies de fourmis. On en verra un autre exemple dans le chapitre suivant, consacré à la symbiose fourmis – champignon. Une des faiblesses de la vie sociale est en effet de faciliter la propagation des infections entre individus vivant en contact étroit. La solution trouvée par les fourmis n'est d'ailleurs pas sans intérêt pour les sociétés humaines où de nombreux individus vivent aussi en collectivité. Toutes les espèces de fourmis étudiées par Beattie *et al.* (1986) ou Veal *et al.* (1992) produisent des substances antimicrobiennes. Comme le fait remarquer Beattie (1995), l'industrie pharmaceutique pourrait sans doute profiter du long travail effectué par la sélection naturelle pour protéger les colonies d'insectes sociaux. Les adaptations et les solutions trouvées par le monde vivant n'ont pu se réaliser qu'à travers un nombre immense d'individus et de générations. Elles sont l'équivalent fonctionnel d'essais expérimentaux rigoureux et particulièrement longs. Les fourmis font partie du réservoir gigantesque de la biodiversité qui, si nous savons le préserver, permettra aux industriels et aux pharmacologues de trouver sans doute des solutions innovantes utilisables par l'homme.

Si la membrane cellulaire des bactéries est lésée, il n'y a pas de raison que celle des grains de pollen ne le soit

pas non plus. C'est effectivement ce qu'ont montré Beattie *et al.* (1985). Des grains de pollen d'un acacia immergés dans des gouttelettes de la sécrétion métapleurale de la fourmi *Myrmecia nigriscapa* sont incapables d'augmenter leur volume par hydratation, une phase nécessaire à leur germination. Ces mêmes grains de pollen, saupoudrés sur la cuticule des fourmis, sont d'autant plus lésés qu'ils se trouvent plus proches du débouché des glandes métapleurales. Le phénomène ayant été répété avec les mêmes résultats chez diverses sous-familles, il est certainement généralisable à l'ensemble des Formicidae (Hull et Beattie, 1988).

3.2. Facteurs facilitant la pollinisation

Dans quelques cas cependant, les fourmis peuvent assurer la pollinisation. Dans la Sierra Nevada, à plus de 2 500 m d'altitude, il n'y a guère que les fourmis pour visiter les plantes. Les *Camponotus* qui les fréquentent sont dépourvus de glandes métapleurales et peuvent transporter des grains de pollen sans les endommager (Gómez *et al.*, 1996). Dans ces milieux extrêmes la sécrétion d'autres fourmis semble dépourvue d'activité antigerminative.

Lorsque les orchidées sont fécondées par les fourmis, on assiste à la mise en place de mécanismes particuliers. On connaît en Australie des orchidées dont les pollinies viennent se coller sur le front des fourmis, à bonne distance de la cuticule enduite de la sécrétion stérilisante. Une autre orchidée australienne, *Leporella fimbriata*, est fécondée par le mâle de *Myrmecia urens* (Peakall *et al.*, 1987). Comme les autres mâles de fourmis, il est dépourvu de glandes métapleurales. L'orchidée émet une allomone qui imite la phéromone sexuelle émise par la femelle de la fourmi. En tentant de s'accoupler avec la fleur, le mâle heurte l'anthère de l'orchidée et se charge des pollinies (figure 11.9). Au cours de la visite d'une autre fleur, le mâle répète sa pseudo-copulation. Cette fois, les pollinies viennent se coller sur le stigmate de l'ovaire, assurant la fécondation de la fleur. Ce comportement est tout à fait semblable à celui rencontré en Europe, chez les mâles de l'abeille solitaire *Eucera tuberculata*, qui fécondent les fleurs d'*Ophrys fuciflora*. Dans ces derniers cas, le mutualisme plantes – fourmis est respecté.

4. Symbiose et protéines

Dans le cadre des relations symbiotiques qu'elles nouent avec les plantes, les fourmis se comportent toujours en consommateurs secondaires, incapables de se nourrir directement à partir du tissu végétal. Leur but premier est la recherche de carbohydrates résultant du catabolisme effectué par la plante. Les carbohydrates

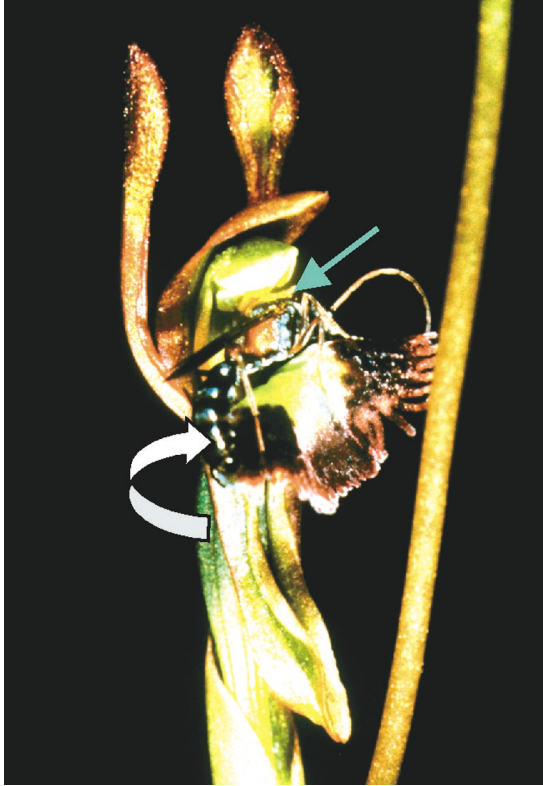


Figure 11.9 ■ *La pollinisation.* Les fourmis, bien que fréquentant beaucoup les fleurs pour y recueillir du nectar, sont de piètres pollinisatrices. La raison en est la sécrétion produite par les glandes métapleurales. Les composés antibactériens et antifongiques qu'elle contient lèsent aussi la membrane des grains de pollen. Toutefois, quelques espèces, comme des *Camponotus*, sont dépourvues de glandes métapleurales et jouent un rôle dans la pollinisation. Les mâles des fourmis sont également privés de cette glande. Celui de *Myrmecia urens* est attiré par une allomone émise par l'orchidée australienne *Leporella fimbriata*. Confondant la fleur avec une femelle, il pénètre dans la corolle pour y effectuer une pseudocopulation. Comme on peut le voir sur ce cliché (flèche blanche), son thorax touchant les anthères, il se charge des pollinies (flèche bleue). En visitant une autre fleur, il la fécondera en déposant le pollen sur le stigmate. © par R. Peakall avec son autorisation.

peuvent également être obtenus des homoptères, eux-mêmes souvent liés à un myrmécophyte.

Dans certains biotopes, la plupart des fourmis ne semblent pouvoir subsister que grâce à la production directe ou indirecte des plantes, ce qui pose le problème de l'origine des protéines. Le cas le plus typique est celui de la canopée des forêts humides tropicales. Le

traitement de ces canopées par une nébulisation d'insecticides montre que 94 p. 100 des arthropodes tombés au sol sont des fourmis, représentant 86 p. 100 de la biomasse de tous les arthropodes arboricoles (Tobin, 1994 ; Davidson, 1997). À l'échelle mondiale, la plupart des fourmis se nourrissent de proies ou de cadavres. Les fourmis de la canopée constituent un paradoxe puisque leur biomasse dépasse celle de leurs proies potentielles. Comment peuvent-elles être aussi nombreuses à assurer leur croissance et leur reproduction, des phénomènes qui exigent d'importantes quantités de protéines et d'acides aminés ? Ces fourmis semblent s'alimenter pour l'essentiel à partir des exsudats des plantes (nectaires extrafloraux par exemple) ou des homoptères mutualistes. Or, ces liquides contiennent surtout des carbohydrates et de l'eau. Il y a bien des protéines, mais toujours en faible quantité. Sont-ils en mesure de fournir l'azote nécessaire aux fourmis ou peuvent-ils être considérés seulement comme le carburant utilisé par les fourmis pour se déplacer à la recherche de sources éloignées de protéines ? Le calcul du rapport entre deux isotopes de l'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), chez des fourmis prédatrices et des fourmis de la canopée, constitue un bon outil pour comparer l'origine des sources d'azote (Davidson et Patrell-Kim, 1996). Le ^{15}N trouvé en quantité plus importante dans les tissus animaux se concentre avec les niveaux trophiques. La comparaison de fourmis carnivores, localisées en milieu tropical ou en milieu aride (Brunéi), avec des espèces inféodées aux myrmécophytes du Pérou montre une plus faible valeur du rapport pour ces dernières (Davidson *et al.*, 2003). L'azote des fourmis de la canopée provient bien des exsudats animaux ou végétaux dont elles se nourrissent. Il faut noter que les fourmis associées aux myrmécophytes peuvent occasionnellement compléter leur régime alimentaire en s'emparant de petites proies animales, dans le cadre de leur comportement anti-herbivore. Elles peuvent également consommer occasionnellement quelques-uns des hémiptères qu'elles élèvent. Il est à noter aussi que le miellat de certains homoptères est assez riche en azote (Gaume *et al.*, 1998). C'est peut-être pour les trophobiontes un moyen leur permettant d'attirer les fourmis. Kay *et al.* (2004) ont montré que l'azote se trouve à une concentration moins élevée de 15 p. 100 chez la sauterelle arboricole *Publilia modesta* quand elle est fréquentée par les ouvrières de *Formica obscuripes*. En présence de fourmis qui peuvent lui apporter une protection, la sauterelle détourne une partie de son azote vers le miellat. Les feuilles sur lesquelles elle s'alimente s'appauvrissent davantage en azote quand les fourmis sont présentes, si bien que le mutualisme orthoptère – fourmis a des répercussions sur le métabolisme d'une plante.

D'autres explications ont été avancées concernant les besoins en azote. Les fourmis de la canopée pourraient être moins exigeantes en azote que les espèces carnivores. On peut noter que les sous-familles des Formicinae et des Dolichoderinae, qui fournissent le plus fort contingent des espèces arboricoles, ont une cuticule mince qui permet de limiter l'emploi de la chitine et donc des protéines (Wheeler, 1910 *a*). Une autre production des Formicidae est gourmande en protéines. Il s'agit des venins utilisés pour la défense. On notera qu'ici encore, de nombreuses fourmis arboricoles synthétisent des venins non-protéiques (Orivel et Dejean, 1999). Chez les formicines et les dolichodérines, très abondantes dans la canopée, il n'y a pas d'aiguillon et les molécules constituant le venin ne contiennent pas d'azote ; il s'agit de molécules à squelette carboné, cyclique ou non, portant des fonctions cétone, aldéhyde ou alcool (Blum et Hermann, 1978).

C'est toutefois dans l'existence d'une dernière catégorie de symbiotes que l'on pourrait trouver la clef du problème posé par la faible valeur en azote des exsudats consommés par les fourmis de la canopée, et plus largement par les fourmis exploitant des trophobiontes. Il s'agit cette fois d'endosymbiotes puisqu'ils se trouvent exclusivement à l'intérieur de cellules spéciales, les *bactériocytes*. Ces cellules sont intercalées entre les cellules épithéliales de l'intestin moyen, mais elles sont aussi localisées dans les ovocytes de nombreuses espèces de la sous-famille des Formicinae. Décrites pour la première fois par Blochmann (1887), on sait à présent qu'il s'agit de bactéries différentes des microorganismes présents dans le tractus digestif des fourmis (Boursaux-Eude et Gross, 2000). Elles sont proches du taxon des Proteobacteria (Schröder *et al.*, 1996). Leur présence dans les ovaires des reines et des ouvrières de plusieurs *Camponotus* fait penser que leur transmission est verticale et se réalise par le biais de la ponte (Schröder *et al.*, 1996). Des techniques de biologie moléculaire ont permis de montrer que les Proteobacteria des fourmis, comme *Blochmannia floridanus*, sont très proches des endosymbiotes rencontrés chez les aphides et la mouche tsé-tsé (Schröder *et al.*, 1996 ; Sauer *et al.*, 2000). Cette proximité phylogénique est intéressante car les pucerons, mais aussi les mouches tsé-tsé,

présentent des régimes alimentaires déséquilibrés, que leur alimentation soit obtenue de la sève des plantes ou du sang des mammifères. L'apport de la bactérie symbiotique à la fourmi serait à rechercher dans des processus métaboliques fournissant des acides aminés essentiels et des vitamines à leur hôte, ainsi que dans ses possibilités de recyclage de l'azote de l'acide urique (Heddi *et al.*, 1999). Les fourmis de la canopée pourraient tirer bénéfice de cet endosymbiote et couvrir ainsi leurs besoins en protéines. Il faut toutefois garder présent à l'esprit que ces endosymbiotes ont été trouvés seulement chez les Formicinae, ce qui limite leur utilité à des fourmis à régime alimentaire étroit. De plus, leur élimination par l'emploi d'antibiotiques chez des fourmis de laboratoire (*Camponotus floridanus*) n'altère pas la survie des individus traités (Sauer *et al.*, 2002). D'ailleurs, chez cette même fourmi ils disparaissent naturellement du tube digestif des reines et des ouvrières (mais pas des ovaires) au fur et à mesure que les sujets vieillissent. Peut-être ont-ils un rôle fondamental uniquement dans les tous premiers stades du développement (Wolschin *et al.*, 2004).

D'autres bactéries semblent jouer un rôle dans le cycle de l'azote. Il s'agit cette fois de flavobactéries, très proches des bactéries qui fixent l'azote dans les nodosités des racelles végétales. On les trouve dans un diverticule situé à la jonction de l'intestin moyen et postérieur des ouvrières d'un *Tetraponera* de l'Asie du Sud-Est. Ce diverticule est un organe hautement spécialisé qui semble avoir évolué uniquement pour loger ces bactéries (Billen et Buschinger, 2000). C'est la première fois que des bactéries symbiotes des végétaux sont découvertes associées à un animal. Les *Tetraponera* vivent quasiment cloîtrés dans les entre-nœuds d'un bambou où ils élèvent un pseudococcide (*Kermicus wroughtoni*) dont le miellat constitue leur seul apport alimentaire. Le réseau très dense de trachées et de tubules de Malpighi qui enserre le diverticule suggère que les bactéries sont impliquées dans le recyclage, par oxydation, des déchets du métabolisme azoté des fourmis. Les aminoacides qui en résultent doivent être réabsorbés au niveau d'un épithélium situé à la base du diverticule (van Borm *et al.*, 2002).

12

Relations entre les fourmis et les mycètes

1. Les fourmis et l'agriculture : le sens d'une symbiose

Bien peu d'organismes sont capables d'obtenir leur nourriture à partir de la culture des végétaux, c'est-à-dire de pratiquer l'agriculture. En dehors de l'Homme, ce comportement se rencontre chez de rares coléoptères appartenant aux sous-familles des Scolytinae et des Platypodinae, chez des termites et dans la tribu des attines ou *fourmis champignonnistes*. Ces fourmis, qui comprennent un peu plus de 200 espèces réparties en 13 genres, sont confinées au Nouveau-Monde, du Texas à l'Argentine, avec une préférence pour les régions néotropicales. Elles présentent la caractéristique unique chez les fourmis de tirer leur subsistance d'un champignon symbiotique dont elles pratiquent la culture. Toutes les attines constituent et entretiennent un jardin souterrain, sur lequel elles font pousser leur champignon symbiotique (Weber, 1972, 1979).

Les attines dites « inférieures », dont la population ne dépasse pas la centaine d'individus, réalisent leur jardin en collectant des végétaux morts (détritiques des plantes, fleurs, graines) et des excréments d'arthropodes. Les attines « supérieures », qualifiées de *fourmis coupeuses de feuilles* ou fourmis défoliatrices, sont les plus connues au sein des genres *Atta* et *Acromyrmex*. Leur jardin est réalisé avec des morceaux de feuilles et d'herbes. La récolte de ces matériaux est un spectacle fascinant. Les ouvrières récolteuses d'*Atta* filent à toute allure le long d'une piste pouvant atteindre plusieurs dizaines de mètres en portant entre leurs mandibules des fragments de feuilles que des ouvrières spécialisées ont découpées sur l'arbre choisi comme cible (figure 6.7). Cette procession de fourmis portant haut, au-dessus de leur tête, une pièce d'un vert cru, d'où le terme de fourmi-parasol qu'on leur réserve quelquefois, constitue un spectacle saisissant. L'effet est encore plus curieux quand les fourmis s'en prennent aux herbes d'une prairie. Une troupe armée de lances dressées semble manœuvrer sous les ordres d'un chef mystérieux. Des milliers d'individus courant à 10 de front effectuent un va-et-vient incessant que la nuit n'inter-

rompt pas. Les fourmis chargées de leur récolte végétale s'engouffrent dans des nids souterrains dont les dimensions sont impressionnantes. Celui d'*Atta sexdens*, fouillé par Jonkman (1977) au Brésil, mesurait une dizaine de mètres de diamètre sur 3 à 4 m de profondeur (figure 4.4). La terre excavée par les fourmis formait une coupole aérienne de 30 m³ pesant 40 tonnes. La partie souterraine contenait plus de 1 000 chambres, dont 390 réservées à la culture du champignon. Les autres chambres, qui forment de véritables dépotoirs, sont destinées à recevoir les déchets de la culture mycélienne. La population de tels nids atteint 2 millions d'individus et celle d'*Atta vollenweideri* 6 millions.

L'impact des attines sur la végétation est à la mesure de leurs effectifs. En Amérique du Sud, le poids sec des végétaux récoltés varie de 84 à 8 775 kg par hectare et par an, selon la densité des nids (Cherrett *et al.*, 1974). Ces chiffres sont à comparer aux 5 400 kg d'herbe broutés par une vache, dans les mêmes conditions. Dans les forêts tropicales humides, on estime que 17 p. 100 des feuilles produites est emportée par les fourmis défoliatrices (Cherrett *et al.*, 1989). Les vergers de citronniers de l'île de Trinidad peuvent être dépouillés de leurs feuilles en une journée. Les fourmis coupeuses de feuilles sont les principaux herbivores des milieux naturels et cultivés de la région néotropical. À ce titre, elles sont responsables de problèmes économiques majeurs en Amérique du Sud. Les pertes ont été estimées en 1982 à 1 000 millions de dollars pour l'Amérique tropicale (Cherrett, 1982). L'impact des fourmis défoliatrices sur l'agriculture n'avait pas échappé à Isidore Geoffroy Saint-Hilaire qui écrivait au XIX^e siècle « ou le Brésil tuera les *Atta* ou les *Atta* tueront le Brésil ».

Quelle est la clef d'une telle domination écologique ? Elle résulte de l'alliance de la fourmi et d'un champignon, une symbiose découverte par Belt (1874). Les fourmis sont habituellement des consommatrices de jus sucrés, des prédatrices ou des exploiteuses de cadavres. Leur système digestif produit les enzymes nécessaires à la catalyse de ces aliments. Mais les fourmis sont de très mauvaises herbivores. La plupart des métazoaires

sont aussi dans ce cas, car dépourvus des enzymes permettant de dépolymériser les longues molécules des celluloses qui constituent l'essentiel des tissus végétaux. Ils font donc alliance avec des microorganismes anaérobies, logés dans leur tube digestif. Ces microorganismes produisent des hydrolases spécifiques des polyglycanes. Les attines supérieures sont des récolteuses exclusives de végétaux. Plutôt que d'héberger des microorganismes, elles ont domestiqué un champignon aérobie qu'elles cultivent dans leur nid. Les champignons sont parfaitement capables de dégrader la cellulose. Ainsi, en échange de sa protection et de sa culture, le champignon digèrera la cellulose et d'autres composants présents dans les végétaux. Il partagera ensuite avec les fourmis défoliatrices les nutriments désormais assimilables. De la même manière, chez les attines inférieures, le champignon transformera la chitine des cadavres d'insectes ramenés par les fourmis en métabolites digestibles.

2. Culture du champignon

L'association fourmi-champignon est fort ancienne puisqu'elle remonte au début du tertiaire, soit entre 45 et 65 millions d'années (Wilson, 1971 *a* ; Mueller *et al.*, 2001). Si l'on songe que l'agriculture humaine n'est vieille que d'environ 10 000 ans, on comprend mieux comment la culture végétale par ces fourmis a atteint une perfection modelée par une si longue évolution. Il est d'ailleurs intéressant de comparer les conditions de l'apparition de l'agriculture dans ces deux taxons. Chez l'homme, le passage du stade chasse – cueillette à celui de l'agriculture aurait été déclenché par un changement climatique majeur, responsable de la raréfaction des proies et parallèlement de la multiplication de plantes susceptibles d'être domestiquées (Cowan et Watson, 1992). Il pourrait en être de même pour les fourmis. L'apparition des fourmis champignonnistes est contemporaine de la disparition des dinosaures, au Crétacé, vraisemblablement due à la chute d'un astéroïde. Cette catastrophe géologique a sans doute entraîné une raréfaction de la nourriture habituelle des fourmis (proies, nectar des plantes, graines). Par contre, les organismes se nourrissant de matières décomposées ont dû prospérer, favorisant la rencontre des fourmis et des champignons (Mueller *et al.*, 2001).

Nous avons déjà étudié dans le chapitre 6 la division du travail extrêmement précise qui préside au travail de fourrage des fourmis coupeuses de feuilles. À l'intérieur du nid comme à l'extérieur, les activités des ouvrières sont liées au polymorphisme. Le fragment végétal, quand il arrive dans les chambres souterraines, est transmis à des ouvrières de plus en plus petites. En même temps, il est longuement mâché et trituré. La boulette ainsi obtenue est insérée par les ouvrières les

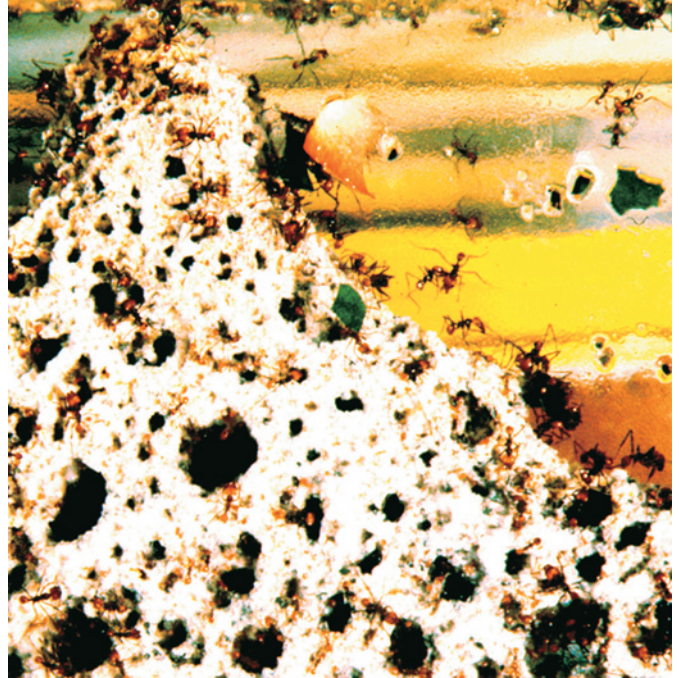


Figure 12.1 ■ *Le jardin à champignon.* Les fourmis coupeuses de feuilles du Nouveau-Monde pratiquent une association symbiotique avec un mycète appartenant à la famille des lépiotes. Le champignon, par ses enzymes, dégrade la cellulose des feuilles, une activité physiologique que les fourmis ne peuvent réaliser. Les fourmis consommeront donc une partie du champignon contenant des nutriments assimilables. En échange, les fourmis abritent le champignon dans leur nid, lui procurent les matériaux végétaux sur lequel il prospère, le protègent de divers parasites et assurent sa multiplication végétative. Cette coupe longitudinale de la meule à champignon d'un nid d'*Atta sexdens* montre l'aspect spongieux de l'entassement des feuilles qui ont été longuement mâchées par les ouvrières. L'aspect blanchâtre de la meule est dû au développement du mycélium qui recouvre toute la structure. On peut voir à la partie supérieure de la meule des fourmis apportant des fragments de feuilles vertes ou des morceaux de pétale de rose. Ces fragments découpés et broyés sont incorporés à la partie supérieure du jardin tandis que la partie productrice, située en profondeur, est rongée par les fourmis pour être consommée. © par G. Le Masne avec son autorisation.

plus petites, les *jardinières*, dans la partie supérieure du *jardin à champignon* qui n'est que l'amoncellement des végétaux en cours de digestion par le champignon. Le jardin ou *meule* se présente sous la forme d'une masse blanchâtre, criblée de trous qui le font ressembler à une éponge végétale (*figure 12.1*). De la taille d'une orange à celle d'un ballon, il est donc creusé d'une multitude de canaux et cavités. La surface de ces structures et les bords du jardin se recouvrent d'une

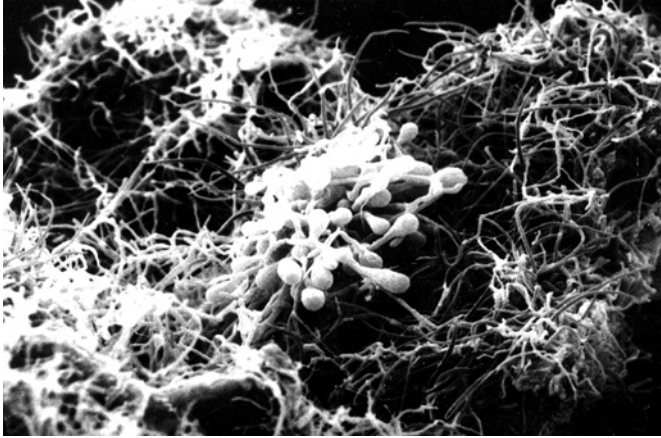


Figure 12.2 ■ *Les hyphes et les gongylidia*. Cette photo prise au microscope électronique montre une partie grossie 700 fois du jardin à champignon d'*Atta sexdens*. On distingue l'enchevêtrement des hyphes dont certains, au milieu du cliché, portent des *gongylidia* nourriciers. © par J. Wüest.

substance duveteuse ressemblant à une moisissure. Il s'agit pourtant d'un basidiomycète Lepiotaceae, c'est-à-dire d'un champignon supérieur à chapeau, et plus précisément d'une lépiote dont notre coulemelle fait partie. L'examen de plusieurs centaines de *cultivars* ou variétés cultivées par les fourmis les font ranger dans les genres *Leucocoprinus* ou *Leucoagaricus*, la frontière entre les deux genres étant ténue puisque le second est paraphylétique du premier (Heim, 1957 ; Johnson, 1999). Le feutrage qui envahit la meule est formé d'un réseau très serré de filaments mycéliens ou *hyphes* (figure 12.2). Les hyphes s'allongent, se ramifient et développent des renflements appelés *gongylidia* ou choux-raves à cause de leur ressemblance lointaine avec ce légume (Weber, 1972). Ce sont ces productions mycéliennes de 400 à 500 µm de diamètre que les ouvrières récoltent, consomment et offrent à leurs larves (figure 12.3).

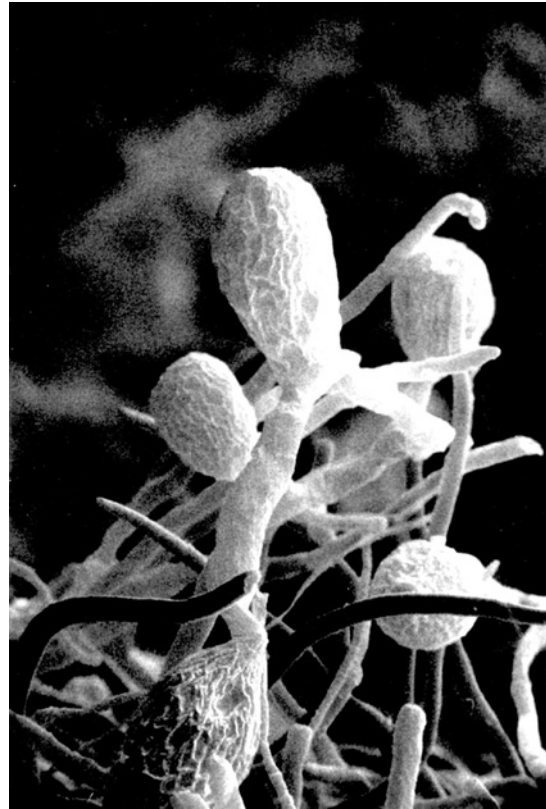
Les pratiques culturales des champignonnistes sont parfaitement semblables à celles réalisées par l'homme. Les fourmis manipulent physiquement les cultivars et apportent les engrais nécessaires à la croissance du champignon. Les manipulations physiques sont particulièrement visibles quand les ouvrières transplantent le champignon d'une vieille meule vers un nouveau jardin. Elles arrachent des touffes d'hyphes traitées comme des inocula, plantés à raison de 4 à 8 par mm² dans le nouveau substrat (Weber, 1972). La culture est régulièrement enrichie par l'apport d'engrais fécaux (Cherrett *et al.*, 1989). Il faut aussi débarrasser la culture des champignons parasites, qui nuisent au champignon mutualiste. Les uns, comme divers *Trichoderma*, sont des parasites non spécifiques, alors que les autres,

appartenant au genre *Escovopsis*, sont des parasites spécifiques du symbiote. Tous ces champignons pathogènes réduisent dangereusement la croissance du cultivar dans certains nids et l'anéantissent dès que l'on éloigne les fourmis. L'élimination des spores pathogènes s'effectue d'abord par le biais de deux comportements. Les ouvrières patrouillent en permanence sur le mycélium qu'elles palpent de leurs antennes. Sitôt la présence de spores étrangères découverte, les hyphes de leur cultivar sont nettoyées en les faisant glisser entre les maxilles et le labium de leurs pièces buccales tenus serrés. Les spores parasites s'accumulent alors dans la poche infrabuccale. La fourmi se dirige ensuite vers le dépotoir et recrache, à bonne distance du jardin, la pelote de déchets (Quinlan et Cherrett, 1978 ; Febvay et Kermarrec, 1981). Très curieusement, ce traitement précautionneux de la pelote chargée de spores parasites ne se rencontre que chez les attines supérieures coupeuses de feuilles. Chez des espèces plus archaïques, comme *Cyphomyrmex costatus*, les pelotes sont entassées dans le jardin et elles sont même recouvertes de fragments de champignon. Des ouvrières spécialement affectées à cette tâche déposent une sécrétion à proximité. Ce comportement intrigant doit être en relation avec la gestion des microbes du jardin à champignon (Little *et al.*, 2003). Le second comportement hygiénique s'apparente à l'arrachage des mauvaises herbes dans un jardin. Lorsqu'un secteur de la meule est lourdement contaminé, en particulier par le champignon parasite spécifique *Escovopsis*, les ouvrières jardinières en séparent de petits fragments à l'aide de leurs mandibules. Ces fragments sont transmis à des ouvrières un peu plus grandes, qui les jettent aux ordures (Currie et Stuart, 2001). On verra plus loin que les fourmis utilisent aussi l'outil chimique pour éliminer les champignons pathogènes.

3. Coopération trophique

Les *gongylidia* (les choux-raves) produits par les cultivars n'ont aucune fonction pour le champignon. Le fait que ces structures soient absentes chez les espèces de *Leucocoprinus* menant une vie libre suggère qu'elles auraient évolué uniquement pour permettre aux fourmis de récupérer facilement un emballage riche en substances nutritives (Cherrett *et al.*, 1989 ; Mueller, 2002). Les ouvrières les récoltent, les consomment et les offrent à leurs larves. Ceux produits par le champignon d'*Acromyrmex octospinosus* sont de véritables petits réservoirs remplis essentiellement de glycogène directement assimilable par les fourmis (Febvay et Kermarrec, 1983). Dans les *gongylidia* produits par les cultivars des *Atta*, les carbohydrates représentent 27 p. 100 du poids sec, les acides aminés libres 4,5 p. 100,

Figure 12.3 ■ *Gongylidia fortement grossis*. À maturité, les hyphes s'allongent, se ramifient et produisent des renflements, les *gongylidia* ou choux-raves regroupés en amas. Ces structures sont élaborées par le mycète spécialement pour les fourmis, puisque dans la nature les lépiotes n'en produisent pas. Les fourmis récoltent les *gongylidia* qui contiennent des carbohydrates assimilables par les fourmis et des protéines. Les *gongylidia* contiennent aussi les cellulases produites par le champignon. Les ouvrières consomment les choux-raves qui couvrent une partie de leurs besoins nourriciers. Le régime est complété par la sève absorbée lors du découpage des feuilles. Les larves, pour leur part, sont totalement dépendantes des *gongylidia* que leur offrent les ouvrières-jardinières. Les cellulases mycéliennes traversent sans dommages le tube digestif des ouvrières qui les distribuent par le biais de gouttelettes fécales sur les parties fraîches de la meule à champignon. © par J. Wüest.



ceux liés à des protéines 13 p. 100 et les lipides 0,2 p. 100 (Martin *et al.*, 1969). Les oses identifiés sont le tréhalose, le mannitol, l'arabinitol et le glucose. L'apport alimentaire du champignon se révèle de bonne qualité : haute teneur en sucres simples aisément assimilables, couplée à une haute teneur en protéines riches en acides aminés essentiels.

Si l'alimentation des larves dépend uniquement de la consommation des choux-raves, celle des ouvrières est plus large. Contrairement à ce que l'on a longtemps pensé (Weber, 1966), les ouvrières ne se nourrissent pas seulement à partir du champignon. Des comparaisons entre les exigences énergétiques des ouvrières d'*Atta* et la valeur calorique du contenu des choux-raves ont amené Littlelyke et Cherrett (1976) et Quinlan et Cherrett (1979) à estimer que seulement 5 à 9 p. 100 de l'alimentation nécessaire à la fourmi est fournie par la consommation du champignon. Une autre partie de l'alimentation est procurée par la sève qui s'écoule des feuilles lorsque les ouvrières les découpent pour les incorporer au jardin à champignon (Cherrett, 1970 ; Quinlan et Cherrett, 1979 ; Bass et Cherrett, 1995). Il semble pourtant que ces deux sources alimentaires soient encore insuffisantes car des ouvrières élevées soit sur des feuilles soit sur du mycélium ne survivent pas mieux que des ouvrières soumises au jeûne (Silva *et al.*, 2003). L'énergie nécessaire aux ouvrières proviendrait en fait pour moitié de l'ingestion des métabo-

lites résultant de l'hydrolyse des polysaccharides des feuilles. Ces métabolites — en particulier du glucose — s'accumulent au niveau du jardin à champignon. Ils sont le résultat de la production d'enzymes — surtout des polysaccharidases — par le champignon symbiotique. La survie des ouvrières est directement corrélée à la concentration en glucose du milieu dans lequel elles vivent (Silva *et al.*, 2003). Il faut ajouter que les ouvrières obtiennent aussi une partie appréciable de leur nourriture en pratiquant des trophallaxies anales avec les larves. De la sorte, elles se nourrissent indirectement de tissus mycéliens après qu'ils aient transité par le tube digestif des larves (Schneider, 2000).

La première contribution des fourmis au champignon est d'ordre mécanique. Les plantes se défendent contre les champignons parasites par la mise en place d'une simple barrière physique (cires foliaires), qui empêche les hyphes de pénétrer dans le tissu foliaire. Les fourmis, grâce à leurs mandibules, brisent cette barrière quand elles déchiquètent les feuilles (Cherrett *et al.*, 1989). Le matériel végétal amené par les ouvrières fournit à leur cultiver les substrats qui permettent leur croissance. Il est choisi avec beaucoup de soins, puisque les ouvrières d'*Atta cephalotes* ne récoltent que 31 p. 100 des espèces végétales auxquelles elles ont accès (Cherrett, 1968). Les feuilles contenant des tanins, des alcaloïdes ou des substances insecticides sont délaissées. Les fourmis évitent aussi d'incorporer

à la meule des végétaux possédant des composés antifongiques, comme les terpénoïdes (Howard *et al.*, 1988). Elles procurent également au champignon des conditions idéales pour sa croissance, en contrôlant l'humidité et la température qui règnent dans le nid (cf. chapitre 4).

4. Coopération physiologique

Il se peut que le champignon, par le biais des enzymes qu'il produit, dénature les analogues des hormones juvéniles synthétisées par de nombreuses plantes afin de se protéger des insectes herbivores (Little *et al.*, 1977). Mais la contribution principale du symbiote réside dans son aptitude à digérer, par la sécrétion d'enzymes adaptées, la matière organique amenée par les fourmis. Son rôle essentiel consiste à dégrader les celluloses et les constituants des parois cellulaires végétales. Il dégrade aussi l'amidon qui représente la forme de stockage de l'énergie chez les plantes.

Les fourmis ne sont pas inactives. Leurs glandes labiales sécrètent des enzymes qui complètent celles produites par le champignon. Elles dégradent l'amidon, le sucrose et le maltose (Febvay et Kermarrec, 1983 ; D'Ettoire *et al.*, 2002). Elles possèdent aussi une très forte activité chitinolytique qui permet aux ouvrières d'utiliser le matériel fongique en brisant la barrière chitineuse des membranes cellulaires du champignon (Febvay et Kermarrec, 1986 ; Erthal *et al.*, 2004). Les chitinases salivaires continuent leur activité dans l'intestin moyen. Les glandes labiales produisent aussi une α -glucosidase qui joue un rôle important dans l'assimilation du glucose à partir du sucrose et du maltose présents dans les feuilles (Erthal *et al.*, 2004). Par contre, elles sont totalement incapables de digérer la cellulose. Les rôles respectifs du champignon et de la fourmi sont d'ailleurs variables d'une espèce à l'autre, mais pour une espèce donnée, il n'y a pas de recouvrement dans l'activité enzymatique, ce qui confirme la nécessité de la symbiose (D'Ettoire *et al.*, 2002). En plus de la production de leurs propres enzymes, les fourmis jouent aussi un rôle très important en assurant la circulation des enzymes du champignon. Il est fréquent de voir les ouvrières déposer des gouttelettes fécales sur les matériaux végétaux qu'elles incorporent à la meule, dans les sites de repiquage. Or ces déjections sont riches en protéases, amylases et chitinases, qui accélèrent la digestion des matériaux frais. Ces enzymes ne sont pas sécrétées par la fourmi, mais proviennent en réalité du cultivar. Elles sont ingérées par les ouvrières lors de la consommation des *gongylidia* dans les secteurs en forte croissance, traversent leur tube digestif sans subir d'altération et sont déposées à l'endroit choisi par les attines (Martin, 1987). Les fourmis jouent alors le rôle d'un véhicule de transport d'enzymes. Si la fourmi

trouve un avantage à utiliser des enzymes qu'elle ne peut synthétiser, le cultivar est aussi gagnant à travers une distribution optimale de ses enzymes. Il arrive également que le cultivar soit incapable de synthétiser ces enzymes. Dans ce cas, les fourmis s'en chargent (Boyd et Martin, 1975).

5. Coopération sanitaire

Le milieu chaud et humide du jardin à champignon est propice au développement de nombreuses infections microbiennes ou mycéliennes (Kermarrec *et al.*, 1986). Au moins chez une attine archaïque (*Cyphomyrmex minutus*), on a pu montrer que le mycélium est capable d'émettre des substances antifongiques participant ainsi à sa propre défense (Wang *et al.*, 1999). Toutefois, le plus souvent ce sont les fourmis qui combattent ces infections et protègent leur symbiote. Elles adoptent des comportements appropriés de nature hygiéniste ou pratiquent une prophylaxie autorisée par l'existence de sources antibiotiques et antifongiques.

L'activité hygiéniste commence lors de la fondation. La plupart des fourmis champignonnistes pratiquent une fondation semi-claustrale et haplométrique, selon les modalités étudiées au chapitre 3. Ces espèces déposent le fragment de champignon qu'elles ont emporté lors du vol nuptial sur une plate-forme inerte : il s'agit le plus souvent d'un petit caillou ou de racines, mais aussi d'une aile qu'elles viennent de perdre (Fernández-Marin *et al.*, 2004). En suspendant le champignon à des racines qui traversent la chambre de fondation, la reine isole totalement sa culture des parois terreuses du nid qui pourraient favoriser une contamination. L'hypothèse est confortée par le fait que la reine débarrasse soigneusement les racines de toute souillure terreuse (Fernández-Marin *et al.*, 2003). On note aussi qu'avant toute manipulation, la fondatrice nettoie ses pattes et les frotte contre le débouché des glandes métapleurales dont on verra le rôle plus loin. La présence de la petite plate-forme isolante protège le mycélium d'une contamination qui pourrait se produire aussi à l'occasion des sorties de la reine lors de la récolte des fragments végétaux destinés à alimenter la culture. En effet, les *Atta* qui observent une fondation claustrale démarrent leur culture mycélienne à même le sol (Fernández-Marin *et al.*, 2004).

Un autre comportement protecteur se produit plus tard, lorsque la société est en pleine activité. Un jardin à champignon bien entretenu, produit quand même une masse énorme de déchets, qui sont entreposés dans des chambres spéciales, les poubelles du nid. Chez *Atta sexdens rubropilosa*, elles contiennent 475 kg d'ordures. Ces ordures constituent un risque permanent d'infections microbiennes. Pour en dimi-

nuer le danger, leur traitement est concédé à des ouvrières vieillissantes, dont la disparition n'affecte pas la vitalité de la société. Une fois affectées à cette tâche, ces ouvrières ne ressortent plus des chambres à ordures dans lesquelles elles meurent. D'autre part, les ouvrières qui transportent les déchets, depuis le jardin jusqu'aux dépotoirs, ne pénètrent pratiquement jamais dans ces derniers. Quatre-vingt-dix-sept pour cent des charges d'ordures sont déposées à l'entrée des chambres où elles sont récupérées par les ouvrières-éboueurs. Il s'agit d'un cas de « task partitionning » déjà évoqué au chapitre 6. Les ouvrières de la meule ne sont donc pratiquement jamais en contact avec les ouvrières contaminées des dépotoirs (Bot *et al.*, 2001 *a* ; Hart et Ratnieks, 2001). Cette division du travail permet de préserver le champignon de contaminations diverses. Rappelons aussi que les ouvrières éliminent du jardin les hyphes des champignons nuisibles à leur symbiote. Ces mycéliums parasites contribuent à augmenter le volume des déchets.

À côté des comportements que l'on vient de rapporter, l'activité prophylactique est favorisée par l'existence des glandes métapleurales dont on a déjà signalé le rôle antibactérien de la sécrétion. Leur importance chez les attines est suggérée par le fait que les ouvrières jardinières, malgré leur taille inférieure à 2 mm, possèdent des glandes métapleurales plus grandes que celles des ouvrières récolteuses, dont la taille atteint pourtant 8 mm. Les ouvrières qui ont la charge d'entretenir le jardin à champignon ont presque sept fois plus de cellules sécrétrices métapleurales par unité de poids que les ouvrières *major* (Poulsen *et al.*, 2002). La sécrétion des glandes métapleurales empêche la germination de spores étrangères au jardin (Maschwitz *et al.*, 1970 ; Schildknecht et Koob, 1971). L'action de la sécrétion est double. D'une part, elle abaisse le pH de la culture à une valeur de cinq qui se révèle optimale pour le cultivar, mais fatale pour les agents pathogènes. Ceci est dû à la présence dans la sécrétion d'une vingtaine d'acides carboxyliques comme l'acide acétique. D'autre part, ces composants, en particulier l'acide phénylacétique, l'acide hydroxydécanoïque (la myrmicacine) ou encore l'acide indolacétique, présentent une action antibiotique (Ortius-Lechner *et al.*, 2000). Cette action a été spécifiquement étudiée contre des bactéries Gram positif (*Pseudomonas stutzeri*) et Gram négatif (*Bacillus subtilis*) trouvées en abondance dans le sol. On les a fait agir également contre des champignons entomopathogènes présents dans le nid des attines et contre des champignons parasites du mycélium symbiote (*Trichoderma* sp. et *Escovopsis*). Toutes les classes de composés présents dans la sécrétion des glandes métapleurales inhibent la croissance d'un ou plusieurs des microorganismes nuisibles au champignon symbiote (Bot *et al.*, 2002).

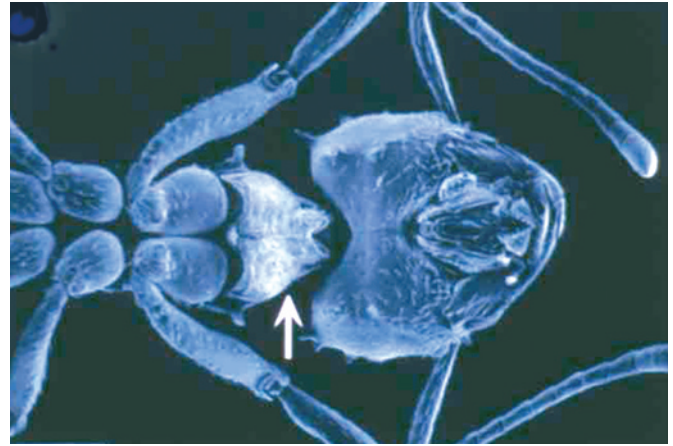


Figure 12.4 ■ Symbiose entre une fourmi champignonnière et une bactérie filamenteuse. Le champignon symbiote cultivé par *Acromyrmex octospinosus* est souvent menacé par la présence d'un champignon parasite du genre *Escovopsis*. L'existence d'un autre symbiote, une bactérie filamenteuse actinomycète, permet de contrôler le champignon parasite. La bactérie filamenteuse est fixée sur les pleures du prothorax de la fourmi, juste derrière la tête (flèche). La bactérie filamenteuse sécrète à la fois des substances qui éliminent les spores du champignon parasite *Escovopsis* et des vitamines ou des enzymes qui favorisent la croissance du champignon symbiote de la fourmi. © par C.R. Currie avec son autorisation. In Currie C.R. *et al.*, 1999. *Nature*, 398 : 701–704. © 1999 et autorisation de Nature Publishing Company.

L'activité sanitaire des fourmis peut prendre aussi un aspect indirect étonnant. On a déjà évoqué la présence fréquente dans la meule d'un champignon pathogène parasite, spécifique du cultivar. C'est un ascomycète du genre *Escovopsis*. Un examen attentif de la cuticule des attines révèle la présence visible à l'œil nu d'un dépôt poudreux d'un blanc sale (figure 12.4). Il s'accumule principalement face ventrale, sur les téguments thoraciques qui sont situés entre les pattes antérieures (pleures). On le trouve à la fois chez les reines et chez les ouvrières, mais pas chez les mâles. L'examen micromorphologique et biochimique révèle qu'il s'agit d'amas d'une bactérie filamenteuse actinomycète de la famille des Pseudonocardiaceae. Les actinomycètes sont des organismes du sol qui jouent un rôle écologique important, car ils produisent une large gamme de métabolites dont beaucoup ont des propriétés antibactériennes et antifongiques. On sait d'ailleurs que la plupart des antibiotiques de la pharmacopée humaine proviennent du genre *Streptomyces*, voisin de l'actinomycète porté par les fourmis. C'est ce qui a amené Currie *et al.* (1999 *a*, 2003 *c*) à proposer l'hypothèse selon laquelle la bactérie filamenteuse portée par les fourmis pourrait contribuer au contrôle de l'état sanitaire du cultivar. L'actinomycète a été trouvé dans cha-

cune des 22 espèces examinées appartenant aux attines inférieures et supérieures (genres *Atta* et *Acromyrmex*). De plus, les 112 sociétés d'*Atta* récoltées au Panama possédaient toutes la bactérie filamenteuse. La bactérie est plus abondante sur les ouvrières qui cultivent le jardin que sur celles qui en sont éloignées. Sa prévalence augmente quand on infecte expérimentalement un jardin sain (Currie *et al.*, 2003 *b*). Des essais biologiques menés sur des cultures d'*Escovopsis* montrent que dans 25 p. 100 des cas les spores du champignon parasite sont totalement éliminées en présence de la bactérie. Dans les autres essais, la croissance linéaire du parasite est réduite de 75 p. 100. À l'inverse, des cultures du champignon symbiote en présence de l'actinomycète sont accélérées (Currie *et al.*, 1999 *a*). Il est vraisemblable que la bactérie filamenteuse sécrète des vitamines ou des enzymes bénéfiques au symbiote. Le champignon parasite se rencontre dans toute l'aire de répartition des fourmis champignonnistes et il est présent dans tous les nids examinés. Une analyse phylogénétique de son ADN nucléaire indique qu'il a subi une évolution parallèle, à la fois à celle de la fourmi et à celle du cultivar. Il serait apparu dès le début de la domestication du champignon par la fourmi (Currie *et al.*, 2003 *a*).).

À cause de sa localisation, la bactérie est obligatoirement au contact de la sécrétion des glandes métapleurales, ce qui détermine des relations complexes entre ces partenaires. Au cours des dix premiers jours de vie des ouvrières, la croissance de la bactérie est indépendante de la sécrétion des glandes métapleurales. Sans doute les bactéries trouvent-elles des substances nutritives sur la cuticule. Lorsque la couverture bactérienne atteint son développement maximal, vers la deuxième ou la troisième semaine, la bactérie tire sa nourriture de la sécrétion glandulaire car son développement régresse si l'on obture l'ouverture des glandes métapleurales (Poulsen *et al.*, 2003 *a*). Cette relation régulatrice renforce l'hypothèse d'une longue co-adaptation entre la fourmi et sa bactérie mutualiste. Si l'entretien de la bactérie est obligatoire pour maintenir le cultivar en bonne santé, il représente toutefois un coût pour la fourmi. Des mesures de respirométrie montrent qu'en sa présence, la consommation d'oxygène des ouvrières s'accélère. D'ailleurs, les fourmis sont amenées à consommer une plus grande quantité du cultivar pour faire face à la dépense énergétique supplémentaire (Poulsen *et al.*, 2003 *b*).

L'actinomycète apparaît donc comme un partenaire mutualiste, à la fois de la fourmi et de son champignon symbiote. Les relations fourmi – champignon s'enrichissent ainsi d'un troisième partenaire, la bactérie. Emportée par les reines essaimantes en même temps que le champignon, la bactérie symbiote sera transmise

aux jeunes fondations. Dans le nouveau nid, elle contribuera à maintenir le champignon symbiote en bonne santé en favorisant sa croissance et en contrôlant l'*Escovopsis* parasite. Ce troisième partenaire, hautement évolué, est d'une origine peut-être aussi ancienne que la symbiose entre la fourmi et le champignon, puisqu'on le trouve chez tous les genres de champignonnistes étudiés. Finalement, si le mutualisme implique trois partenaires, la fourmi, le cultivar et la bactérie filamenteuse, l'association comprend quatre organismes puisqu'il faut ajouter le champignon parasite. Une telle symbiose impliquant quatre intervenants est sans nul doute une des associations les plus complexes que l'on puisse rencontrer dans la nature (Currie *et al.*, 2003 *a*).

Cette complexité a peut-être amené les reines des fourmis champignonnistes à pratiquer la polyandrie. En introduisant la diversité génétique parmi leurs ouvrières, ces espèces peuvent mieux contrôler leur champignon et ses parasites. Le champignon, à cause de sa clonalité, a sûrement beaucoup de difficultés à faire évoluer des gènes de résistance puisqu'il n'y a plus de recombinaison méiotique. Il est donc très vulnérable. L'existence de plusieurs lignées génétiques chez les ouvrières peut aider la société à faire face en cas de danger menaçant le champignon. L'expérimentation reste à faire (Boomsma *et al.*, 1999).

6. Transmission des symbiotes

Le transport d'un fragment du champignon symbiote par les reines au cours du vol nuptial a déjà été signalé lors de l'étude de la fondation. Il permet à la reine de démarrer la culture mycélienne et donc d'alimenter les premières larves de la fondation (Weber, 1966). La reine emporte aussi avec elle la bactérie filamenteuse qui lui permet de maintenir en bon état sanitaire la culture mycélienne. L'observation de Weber a été vérifiée par l'utilisation de l'outil moléculaire. Des analyses utilisant diverses techniques, en particulier celle des marqueurs microsatellites, confirment que les champignons trouvés dans les nids d'une espèce donnée sont des clones ayant un unique ancêtre commun (Mueller *et al.*, 1996 ; Bot *et al.*, 2001 *b*). Cette *transmission verticale* relie fortement les processus de sélection et favorise les phénomènes de codépendance : ce qui est avantageux pour un intervenant (l'hôte par exemple), l'est aussi pour le partenaire (le symbiote par exemple) (Green *et al.*, 2002).

Toutefois, les mêmes analyses moléculaires révèlent également que des *transmissions horizontales* du champignon sont aussi possibles entre différentes espèces de fourmis et même entre genres. L'analyse phylogénétique de 72 cultivars prélevés dans les nids de deux espèces de *Cyphomyrmex*, très proches phylogénétique-

ment, montre qu'au moins six clones de cultivars ont été échangés régulièrement au cours de l'évolution (Green *et al.*, 2002). De telles transmissions horizontales existent également chez les attines supérieures du genre *Acromyrmex* (Bot *et al.*, 2001 *b*). La preuve expérimentale de cette transmission horizontale a été apportée par Adams *et al.* (2000 *b*). Deux sociétés d'une attine inférieure, *Cyphomyrmex longiscapus*, sont élevées dans des arènes qui peuvent communiquer. Le champignon de l'une des deux sociétés est éliminé par l'expérimentateur, ce qui simule une condition naturelle courante. Chez ces attines inférieures, dont la population est en moyenne de 24 individus, il est très fréquent que le champignon symbiote disparaisse, victime de divers agents pathogènes. La société expérimentale privée de son champignon réagit alors selon trois modalités. Elle fusionne avec la société indemne, elle élimine cette société et s'empare de son champignon, ou elle vole une partie du champignon pour démarrer une nouvelle culture dans son propre nid. Ces comportements résultent d'une adaptation qui permet aux sociétés de survivre à la catastrophe que représente la perte du jardin. La transmission horizontale, si elle permet de sauver la culture mycélienne, comporte en elle-même un élément destructeur. C'est par cette voie que le champignon parasite *Escovopsis* est transmis d'une colonie à l'autre, puisque les fondations des fourmis champignonnistes sont exemptes du parasite. Lors de la transmission verticale du champignon symbiote, la reine évite d'emporter en même temps le parasite. Ce dernier fera son apparition dès que les premières ouvrières récoltent des feuilles. Les colonies âgées de un à deux ans sont déjà contaminées à presque 60 p. 100, sans doute parce que des ouvrières pénètrent à cette occasion dans les nids voisins (Currie *et al.*, 1999 *b*). Le champignon symbiote participe activement à sa propre protection en s'efforçant de limiter l'irruption de cultures mycéliennes étrangères. Le mélange de plusieurs clones entraînant une compétition entre eux pourrait conduire à réduire la productivité du champignon et par suite celle de la fourmi. La monoclonalité du champignon observée par Mueller *et al.* (1998) a été expliquée par Poulsen et Boomsma (2005). On a vu que les enzymes produites par le symbiote transitent par le tube digestif des fourmis avant d'être déversées sur des feuilles fraîches, via les fèces émises par les ouvrières. Or cette fumure est rejetée et non utilisée par des ouvrières résidentes quand elle a été produite par des ouvrières étrangères élevées sur un champignon étranger. Les ouvrières résidentes rejettent même leurs propres fèces si ces dernières ont été au contact d'un champignon étranger. Enfin, des ouvrières résidentes refusent de consommer des fragments de champignon étranger. Ce processus contribue à maintenir la pureté clonale du symbiote qui manipule le comportement jardinier des ouvrières par le biais de sa production enzy-

matique spécifique. L'aversion pour l'utilisation de gouttes fécales contenant des enzymes d'un symbiote étranger ne s'estompe que si les ouvrières sont privées de leur champignon pendant au moins 10 jours. Elles accepteront alors de consommer un champignon étranger et de véhiculer les nouvelles enzymes via leurs fèces. La transmission verticale par la reine du champignon d'une part, la manipulation des fourmis par le champignon d'autre part, rendent très difficile l'acquisition de symbiotes secondaires et renforcent le maintien de la pureté clonale du symbiote.

7. Le champignon symbiotique peut-il mener une vie libre ?

On a longtemps pensé que le champignon symbiotique ne pouvait mener une vie libre. Les meules observées au laboratoire se détériorent et disparaissent quand elles sont abandonnées par les fourmis (Goetsch et Stoppel 1940 ; Currie, 2001). D'autre part, les cultivars de laboratoire élevés artificiellement sont rapidement envahis par des champignons parasites et diverses bactéries (Weber, 1955). C'est ce qui a conduit Weber à affirmer à de nombreuses reprises que le champignon est incapable de se maintenir par lui-même et que la présence des fourmis est indispensable à sa croissance. Pourtant Weber lui-même (1957) a pu obtenir au laboratoire une structure sexuelle parfaite (le *basidiocarpe* ou chapeau porteur de spores méiotiques), en cultivant artificiellement le champignon de *Cyphomyrmex costatus*. Un examen approfondi de la littérature a conduit Mueller (2002) à montrer qu'en réalité les cultivars de presque toutes les espèces d'attines, même les attines supérieures, peuvent produire des basidiocarpes. Le dépérissement des cultivars, quand on éloigne les ouvrières, est peut-être dû aux conditions écologiques très particulières qui règnent dans un nid de fourmis et qui rendent la présence de ouvrières indispensable.

Les travaux de Green *et al.* (2002), déjà cités, montrent que la transmission horizontale du champignon est possible entre espèces de fourmis proches phylogénétiquement. Cet échange reste possible même quand les nids sont situés dans des biotopes différents et séparés. Ceci pourrait signifier que la transmission n'est pas toujours directe, mais qu'elle peut s'effectuer par l'intermédiaire d'un stade « féralisé » du champignon, impliquant l'existence de populations libres. Toutefois, l'argument le plus solide quant à la possibilité d'une vie libre vient de l'analyse phylogénétique comparée de cultivars d'attines inférieures et de Leucocoprinae apparentés menant une vie libre au Panama (Mueller *et al.*, 1998). L'examen de 553 cultivars et de 309 champignons proches vivant librement dans la nature montre que l'on trouve fréquemment dans les deux situations la même région portant des gènes à évolution rapide. Ceci in-

dique, soit que les champignons homologues ont récemment acquis la possibilité de mener une vie libre, soit que ce sont les fourmis qui ont obtenu un cultivar à partir d'une population de champignons libres. Les travaux de Mueller *et al.* (1998) révèlent par ailleurs que la domestication des champignons par les fourmis s'est produite au moins cinq fois au cours de l'évolution, et toujours de manière indépendante. Ils indiquent aussi qu'une même espèce d'attine peut cultiver divers types de champignons ou changer de champignon à l'occasion d'une transmission horizontale. Alors que l'on pensait que le champignon symbiote provenait d'une souche ancestrale se perpétuant de génération en génération, par voie asexuée, grâce à la transmission verticale, on a maintenant la certitude que les fourmis sont retournées plusieurs fois dans la nature, même récemment, pour domestiquer de nouveaux cultivars. La présomption est forte d'admettre que tous les cultivars des attines (à l'exception, peut-être, des attines les plus évoluées comme les *Atta*) possèdent des homologues menant une vie libre et que leur importation dans la symbiose est un phénomène continu (Mueller, 2002).

8. Conflits entre la fourmi et le champignon

Les études réalisées depuis plus d'un siècle sur la symbiose entre les fourmis champignonnières et leur champignon ont surtout mis l'accent sur les bénéfices trouvés par les fourmis dans l'évolution de leurs pratiques culturelles. Le point de vue du champignon n'a été que récemment pris en compte et il fait apparaître une série de conflits entre les deux partenaires (Mueller, 2002). Le plus important concerne la réalisation du sexe ratio. Puisque le cultivar est transmis surtout verticalement, c'est-à-dire à l'occasion d'une fondation, il est soumis à une pression de sélection pour favoriser un sexe ratio biaisé vers les femelles. Les reines, pour leur part, ont un intérêt génétique à favoriser à égalité leurs descendants mâles et femelles, alors que les ouvrières, du fait de la polyandrie fréquente des attines supérieures, ont intérêt à biaiser la production vers le sexe mâle (cf. chapitre 5). Les trois parties en présence ont donc des intérêts différents. Dans ces conditions, Bourke et Franks (1995) prédisent que les ouvrières doivent l'emporter sur le cultivar. Le recensement des données disponibles montre en effet un investissement en mâles supérieur à 50 p. 100 chez les *Atta*, mais les variances sont trop importantes pour que des conclusions définitives en soient tirées (Mueller, 2002).

Un autre conflit surgit à propos de la part d'énergie à consacrer à la croissance de la colonie et celle destinée à élever des sexués. On sait que les jeunes sociétés de fourmis, du fait de ressources insuffisantes, tendent à

élever le sexe mâle car il est moins coûteux. Seules les sociétés plus âgées, mieux alimentées, disposent des ressources nécessaires pour élever des femelles reproductrices. Dans ces conditions, le champignon, dont l'intérêt réside dans la production de gynes, devrait stériliser les jeunes sociétés afin qu'elles consacrent toute leur énergie à produire des ouvrières et accèdent ainsi plus rapidement au stade qui leur permet d'élever des reines.

Puisque le champignon semble capable de mener une vie libre et sexuée, un troisième type de conflit l'oppose aux fourmis. Chaque fois qu'il tente de fructifier en édifiant un basidiocarpe porteur de spores, afin d'échapper à la symbiose, on doit s'attendre à ce que cette tentative soit contrée par les ouvrières. De nombreux auteurs (Autuori, 1940) ont en effet décrit des comportements visant à détruire ces structures sexuées. Mais d'un autre côté, la fructification du champignon peut être bénéfique pour les fourmis. La diversité génétique qu'elle génère peut augmenter sa résistance aux maladies. L'apparition occasionnelle de la reproduction sexuée du champignon pourrait limiter les coûts associés à son absence pendant de longues durées telle que l'accumulation de mutation délétères. La balance entre vie asexuée et fructification reste difficile à apprécier.

9. Évolution et origine du mutualisme fourmis – champignons

Plusieurs hypothèses ont été proposées quant aux mécanismes évolutifs ayant conduit à la réalisation du mutualisme entre les fourmis et les champignons. Le modèle général le plus couramment accepté postule l'introduction accidentelle et la croissance d'un champignon libre dans un nid de fourmis. Les fourmis incluent alors ce champignon dans leur régime alimentaire, ce qui les amène à adopter un comportement leur permettant d'apporter des substrats végétaux à leur hôte. Il ne leur restera plus, sous la pression de l'évolution, qu'à trouver le comportement leur permettant de transmettre le champignon cultivé aux nouvelles sociétés (Weber, 1972). Cette hypothèse attribue le rôle principal aux fourmis, le champignon restant passif. Une autre hypothèse, dite de la « pelote infrabuccale », renverse les rôles. Cette fois l'initiative de l'association appartient au champignon (Bailey, 1920). On se souvient que le filtre pharyngien des ouvrières arrête les particules d'un diamètre supérieur à quelques μm (cf. chapitre 1). Les spores d'un champignon sauvage consommé par la fourmi seraient arrêtées au niveau du filtre et régurgitées dans le nid avec les pelotes infrabuccales. Ce comportement serait utilisé par le champignon pour assurer sa dissémination. Ce n'est que plus tard qu'il serait domestiqué par les fourmis.

Quant à l'origine du mutualisme, elle reste encore fortement controversée puisque six hypothèses tentent d'y répondre (Mueller *et al.*, 2001). La plus réaliste a été proposée par Emery (1899). L'intérieur des nids des fourmis tropicales est fortement humide, ce qui favorise l'installation de champignons sur les parois des chambres. En essayant de détruire ces champignons, les ancêtres des attines auraient ingéré des filaments mycéliens. Plus tard, l'ingestion serait devenue volontaire marquant le début de la domestication du champignon.

La domestication d'un champignon par une fourmi, donc l'invention de l'agriculture impliquant au passage le contrôle sanitaire de la culture par des moyens aussi sophistiqués que la production d'un antifongique par une bactérie symbiote, est une véritable réussite biologique. Bien que la fourmi et le cultivar poursuivent parfois des buts opposés, leur alliance leur permet une plus grande polyphagie. Leur association a permis de briser les systèmes de défense développés par les plantes, tant pour lutter contre les insectes que contre les champignons.

13

Relations intermyrmécéennes

Dans toutes les relations que les fourmis ont tissées au cours de l'évolution avec des organismes étrangers, on trouve des exemples d'une coopération de type mutualiste, même si le parasitisme n'est pas absent. C'est ce que nous avons vu dans les interactions fourmis – végétaux ou fourmis – mycètes. D'autres exemples de coopération seront abordés au chapitre suivant avec l'adoption de trophobiontes par les fourmis : pucerons et cochenilles. Il existe toutefois une interaction qui n'a jamais conduit les fourmis à obtenir un bénéfice réciproque : l'interaction avec d'autres fourmis. Ces relations que l'on peut qualifier « d'intermyrmécéennes » selon le terme proposé par Stumper (1950) sont fréquentes. Elles englobent toutes les formes possibles, du commensalisme au parasitisme, mais on ne connaît aucune symbiose entre fourmis qui s'avère favorable aux deux intervenants et conduise au mutualisme (Hölldobler et Wilson, 1990).

Les associations intermyrmécéennes font partie des interactions les plus variables et les plus complexes impliquant des insectes sociaux. Elles s'étendent de la simple cohabitation facultative, distendue et fortuite, au parasitisme caractérisé, en passant par le commensalisme. On distingue deux modèles principaux d'organisation (Wasmann, 1891 ; Wilson, 1971 *a*). Dans les *nids composés*, deux espèces au moins vivent très proches l'une de l'autre, au point de partager les chambres du nid ou les pistes de fourrageage, mais chacune élève son propre couvain. Dans les *myrmécobioses* (Stumper, 1950) ou *nids mixtes* (Wasmann, 1891), les couvains sont mélangés et élevés en commun. Si l'on s'en tient à cette dernière catégorie, qui regroupe les espèces pratiquant un vrai parasitisme social, on recense environ 200 espèces soit à peu près 2 p. 100 de toutes les fourmis. On les trouve dans toutes les sous-familles à l'exception des *Nothomyrmecinae* (au sens de Taylor, 1978), des ponéromorphes (à une exception près) et des trois sous-familles de fourmis voyageuses (Kutter, 1967 ; Baroni Urbani, 1989 ; Maschwitz *et al.*, 2000).

1. Nids composés

Plusieurs classifications faisant apparaître une complexité croissante ont été proposées depuis le XIX^e siècle par Forel (1874), Wasmann (1891) ou Wheeler (1910 *a*). Reprises par Hölldobler et Wilson (1990) et par Schmid-Hempel (1998), elles font apparaître les divisions suivantes.

La *plésiobiose* qualifie le mode de vie de deux ou plusieurs espèces qui nidifient très près l'une de l'autre, mais sans échanger la moindre communication. Il est fréquent de rencontrer sous la même pierre, des *Camponotus* et des *Plagiolepis* ou des *Crematogaster*. Peu d'études ont été consacrées à ces cohabitations fortuites (Czechowski et Vepsäläinen, 1999). Il se peut que ce soit le manque de sites de nidification qui pousse des espèces différentes à établir leurs nids à proximité (Czechowski, 2004).

Dans la *cleptobiose*, une espèce de petite taille nidifie près d'une autre plus grande et dérobe à l'occasion les proies portées par les fourrageuses de cette dernière. L'exemple type découvert par Wroughton et rapporté par Wheeler (1910 *a*), concerne les graines transportées par des fourrageuses de *Crematogaster* et dérobées par les ouvrières d'*Holcomyrmex*.

La *lestobiose* désigne le comportement des fourmis voleuses, comme *Solenopsis fugax*. Cette espèce s'installe dans les cloisons des nids d'espèces beaucoup plus grandes, comme des *Camponotus*, des *Lasius* ou *Pheidole pallidula* (Passera, non publié). Les minuscules ouvrières du *Solenopsis* s'introduisent sans peine dans les galeries du nid voisin dont elles volent et dévorent le couvain (Forel, 1869). Pour éloigner les ouvrières résidentes des chambres pillées, elles libèrent une substance répulsive identifiée comme étant la trans-2-butyl-5-heptylpyrolidine (Hölldobler, 1973 ; Blum *et al.*, 1980).

Dans la *parabiose*, deux espèces vivent dans le même nid et peuvent partager les mêmes pistes de fourrage-ment. Cette situation se rencontre dans les jardins de fourmis de l'Amérique tropicale. Les relations sont intimes, puisque le jardin peut être construit conjointement par les ouvrières des deux espèces (Orivel *et al.*, 1996) qui par ailleurs, exploitent les mêmes sources alimentaires et procèdent même à des échanges trophallactiques (Davidson, 1988). Mais elles maintiennent et élèvent leur couvain séparément et peuvent vivre individuellement. Malgré la proximité spatiale et les échanges alimentaires, les signatures chimiques des membres d'une parabiose ne se mélangent pas : *Crematogaster limata parabiatica* et *Odontomachus mayi* conservent leur profil colonial cuticulaire particulier, qu'elles apprennent mutuellement à reconnaître puisqu'elles ne s'agressent pas (Orivel *et al.*, 1997). La même spécificité concernant la signature chimique se retrouve dans la parabiose qui réunit *Camponotus morosus* et *Solenopsis gayi* (Errard *et al.*, 2003). Sans doute, dans la parabiose, chaque intervenant apprend et mémorise l'odeur du copropriétaire. Très curieusement, les participants d'une parabiose n'agressent pas les représentants de l'espèce étrangère d'une autre parabiose, alors qu'ils se montrent intolérants envers les individus de cette même espèce étrangère s'ils proviennent d'un nid isolé.

Il convient de remarquer combien la classification et les définitions utilisées sont arbitraires et prêtent souvent à confusion. La *xénobiose*, classée plus loin dans la catégorie des nids mixtes, pourrait tout aussi bien être rangée dans celle des sociétés composées, puisque les couvains sont élevés séparément (Buschinger, 1986, 1990). Certaines définitions ont aussi changé au cours du temps. La *cleptobiose* s'applique à présent à des vols de nourriture entre fourmis dont les nids sont éloignés. Elle ne renvoie plus au phénomène de l'association intermyrmécéenne (Perfecto et Vander Meer, 1993). Elle s'intègre dans une stratégie de fourrage-ment marquée par des variations du degré de vigilance des fourmis gardiennes (De Carli *et al.*, 1998 ; Breed *et al.*, 1999).

Pour compliquer encore cette hiérarchisation des nids composés, des comportements découverts récemment ne rentrent dans aucune des catégories utilisées. C'est le cas de *Strumigenys* sp. 1, une fourmi de très petite taille de l'île de Java. Pratiquement, tous les nids de cette fourmi ont été trouvés dans des petites chambres jouxtant le nid d'une espèce beaucoup plus grande, *Diacamma* sp. 1. Les petites ouvrières du *Strumigenys* élèvent leur couvain dans leurs propres chambres. Elles circulent sans encombre dans le nid du *Diacamma*, à la recherche d'acariens et de collemboles qui prospèrent dans les loges où sont stockés les déchets. Les *Strumi-*

genys ne pillent pas le couvain ; ce ne sont donc pas des fourmis lestobiotiques. Elles ne se nourrissent pas non plus de régurgitations de leur hôte, ce qui les éloigne des fourmis xénobiontes. Elles peuvent d'ailleurs sortir du nid et fourrager librement. La biologie et l'écologie de cette fourmi se retrouvent chez d'autres espèces de la faune indonésienne (Kaufmann *et al.*, 2003). L'exemple offert par *Polyrhachis loweryi* et ses relations avec *Rhytidoponera* sp. est tout aussi ambigu (Maschwitz *et al.*, 2003). *P. loweryi* construit ses nids à l'intérieur de ceux de *Rhytidoponera*. Ses ouvrières obtiennent de la nourriture en sollicitant des régurgitations de son hôte. Comme le *Polyrhachis* soigne lui-même son couvain, on pourrait évoquer un cas de xénobiose. Mais lors des déménagements, non seulement le *Rhytidoponera*, qui est une ponéromorphe, transporte ses propres ouvrières et son couvain, mais aussi celui de la Formicinae. Ce souci du couvain de la fourmi hébergée l'éloigne alors de la xénobiose classique, sans pour autant en faire l'hôte d'un véritable parasite social. Tout cela ne fait qu'ajouter à la confusion des classifications anciennes.

2. Sociétés mixtes et parasitisme social

Le parasitisme social peut se définir comme la coexistence au sein d'un même nid de deux espèces de fourmis dont l'une est parasite de l'autre, et donc dépendante de son hôte (Hölldobler et Wilson, 1990). Les deux espèces cohabitent dans les mêmes chambres d'un nid unique, l'espèce parasite tirant sa nourriture des régurgitations trophallactiques obtenues de l'hôte, qui par ailleurs assure l'élevage du couvain du parasite. On divise le parasitisme social en quatre ensembles qui se distinguent par leur mode de vie (Hölldobler et Wilson, 1990) : la xénobiose, le parasitisme social temporaire, l'esclavagisme et l'inquilinisme.

2.1. Xénobiose

Suivant en cela Buschinger (1990), nous considérerons que la *xénobiose* est la première manifestation d'un vrai parasitisme social, puisque dans cette situation une des deux espèces ne peut vivre sans le secours de l'autre. Mais comme les couvains sont élevés séparément, elle est parfois rangée sous la rubrique des nids composés.

Formicoxenus provancheri est une espèce nord-américaine de petite taille, qui installe ses nids dans l'épaisseur des parois du domicile très étendu de *Myrmica incompleta*. Si elle élève son couvain en toute indépendance, elle est totalement assujettie à son hôte pour son alimentation, ce qui est une étape importante vers la voie du parasitisme (Lenoir *et al.*, 1992 a). La majorité des ouvrières stationnent en permanence dans

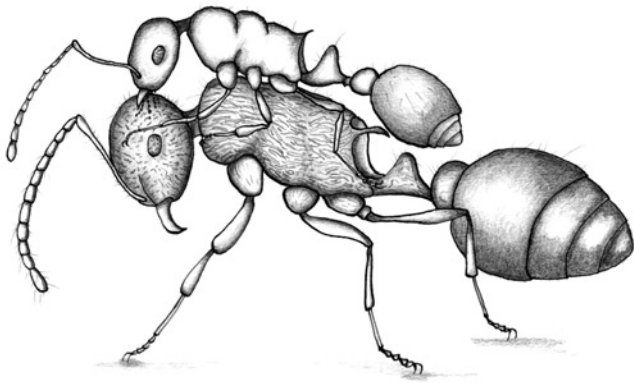


Figure 13.1 ■ La xénobiose et l'acquisition de l'odeur. Les espèces xénobiontes, comme *Formicoxenus provancheri*, conservent la faculté d'élever leur propre couvain. Elles vivent dans l'épaisseur des cloisons d'un nid-hôte, obtenant leur nourriture des ouvrières. Ici, la fourmi-hôte est *Myrmica incompleta*. Les ouvrières xénobiontes passent beaucoup de temps perchées sur le dos des *Myrmica*. Elles lèchent très longuement la tête de la fourmi-hôte, récupérant de minuscules particules alimentaires. Ces longues séances de « shampooinage » leur permettent de s'enduire des hydrocarbures cuticulaires produits par l'hôte. Ces substances, responsables de la reconnaissance olfactive des membres d'une même société, facilitent un véritable camouflage chimique. Redessiné d'après Lenoir A. *et al.*, 1992. *Insectes Soc.*, **39** : 81–97.

les chambres de la *Myrmica*. Ces ouvrières passent presque la moitié de leur temps perchées sur le dos d'une ouvrière-hôte, léchant la tête de la *Myrmica* (Errard *et al.*, 1997). Ce comportement typique leur a valu le nom de « fourmis shampooineuses » (figure 13.1). Au cours du léchage, les ouvrières xénobiontes obtiennent des régurgitations trophallactiques. Pour se déplacer librement dans les chambres de la fourmi-hôte, *F. provancheri* use de deux stratagèmes (Lenoir *et al.*, 1992 a). Tout d'abord, elle calme l'agressivité des *Myrmica* en faisant sourdre une goutte à l'extrémité de son aiguillon dressé. Cette allomone diminue l'agressivité des ouvrières-hôtes (figure 13.2). La seconde stratégie fait appel au camouflage chimique, tel qu'il est pratiqué par des myrmécophiles (cf. chapitre 14). Les ouvrières du xénobionte possèdent quasiment les mêmes hydrocarbures cuticulaires que ceux de leur hôte (Lenoir *et al.*, 1997). C'est au cours des longues séances de léchage qu'ils sont obtenus. On peut d'ailleurs faire acquérir aux ouvrières de *F. provancheri* les hydrocarbures d'une *Myrmica* européenne qu'elles ne rencontrent jamais dans leur biotope américain. L'intégration de l'espèce xénobionte est marquée par un autre événement. Les ouvrières de *F. provancheri* sont

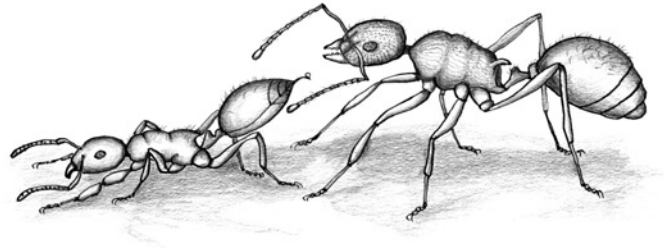


Figure 13.2 ■ La xénobiose et les stratégies d'apaisement. Pour s'alimenter en léchant les fourmis-hôtes, les ouvrières de *Formicoxenus provancheri* doivent pouvoir se déplacer librement dans le nid de *Myrmica incompleta*. Elles calment l'agressivité de l'espèce-hôte en laissant sourdre une goutte d'allomone à l'extrémité de leur aiguillon. Redessiné d'après Lenoir A. *et al.*, 1992. *Insectes Soc.*, **39** : 81–97.

capables de suivre la piste chimique déposée par leur hôte (Lenoir *et al.*, 1992 b). Cette aptitude pourrait être mise à profit par les reines nouvellement fécondées du xénobionte pour disséminer à travers les sociétés de *Myrmica incompleta*, qui forment de vastes populations unicoloniales.

Un cas particulier de xénobiose concerne les fourmis « voleuses de champignon » appartenant au genre *Megalomyrmex*. *M. symmetochus* a été trouvé dans la chambre à champignon ou dans les cavités voisines chez diverses fourmis champignonnistes comme des *Cyphomyrmex* ou des *Trachymyrmex* (Brandao, 1990). Il s'y nourrit du champignon et semble parfaitement toléré par les fourmis résidentes. À la différence des véritables xénobiontes, qui obtiennent des régurgitations trophallactiques, cette fourmi se nourrit du champignon. On évoquera ici aussi le cas de *Megalomyrmex* sp. dont les mœurs rendent le classement difficile. Cette fourmi habite le nid de la fourmi champignonniste *Cyphomyrmex longiscapus*, mais seulement après en avoir expulsé le propriétaire. On ne peut donc parler véritablement de nid mixte. Incapable de fourrager et de se nourrir par lui-même, il consomme le champignon cultivé par son hôte. Lorsque le champignon s'épuise, il s'empare d'un autre nid qui lui assurera à son tour la nourriture pour plusieurs semaines. Quant aux larves de l'espèce parasite, elles se nourrissent des larves abandonnées par le *Cyphomyrmex* (Adams *et al.*, 2000 a).

2.2. Parasitisme social temporaire

Ce parasitisme est limité à la période de fondation, la reine nouvellement fécondée étant incapable de fonder une nouvelle société par elle-même. Elle pénètre dans le nid d'une espèce étrangère, tue la reine et fait élever son premier couvain par les ouvrières résidentes. On

trouve bientôt un mélange d'ouvrières résidentes et d'ouvrières parasites, les premières disparaissant de façon naturelle au cours du temps, alors que le nombre des dernières augmente régulièrement. Les ouvrières parasites élèvent le couvain de leur mère sans difficulté et l'espèce parasite temporaire mènera à terme une vie libre, dans un nid qui a retrouvé une pureté spécifique.

Le parasitisme social temporaire est très fréquent, chez les Formicinae du genre *Formica*. On peut citer l'espèce-hôte *Serviformica fusca*, qui assure la fondation d'espèces appartenant à trois sous-genres : *Serviformica*, *Formica*, *Coptoformica* (Kutter, 1977 ; Seifert, 2000 a). D'autres Formicinae, les *Lasius*, utilisent couramment ce type de fondation. La reine de *Lasius umbratus* agrippe et écrase entre ses mandibules une ouvrière de *Lasius niger*, puis entre dans le nid-hôte. Sans doute plus attractive que la reine légitime, elle détourne vers elle les soins des ouvrières de *L. niger* dont la reine finit par mourir, à moins qu'elle ne soit expulsée (Gösswald, 1938). Une espèce apparentée, *Lasius reginae*, après s'être introduite dans un nid de *Lasius alienus*, attaque la reine résidente pourtant beaucoup plus grosse qu'elle. Elle la tue en l'étranglant, après l'avoir renversé sur le dos (Faber, 1967) (figure 13.3).

La petite taille des reines parasites temporaires semble être une constante et une explication à leur impossibilité de fonder de manière indépendante. Ainsi, les 12 espèces du sous-genre européen *Chthonolasius*, qui possèdent toutes des reines de petite taille, sont sans doute des parasites temporaires. Le fait a été vérifié pour *Lasius (Chthonolasius) distinguendus*, dont la reine découpe une ouvrière de *Lasius niger* avant de s'introduire dans son nid. Elle peut aussi pénétrer dans les nids de *L. paralienus* ou *L. platythorax* (Schlick-

Steiner *et al.*, 2002 a). *Lasius carniolicus*, qui comme *L. reginae* appartient au sous-genre *Austrolasius*, est aussi de petite taille. Sur les pentes du Mont Lozère, elle parasite *Lasius piliferus* une espèce particulièrement rare en France (Buschinger et Seifert, 1997).

Les *Acanthomyops* sont très voisins des *Lasius*. Il n'est donc pas étonnant que l'on trouve parmi eux des parasites temporaires, comme *Acanthomyops murphyi* qui utilise les services de *Lasius neoniger* aux États-Unis (Cover et Sanwald, 1988). La reine intruse est toujours attaquée par les ouvrières résidentes quand elle pénètre dans le nid. Dans un peu plus de la moitié des cas, elle est tuée bien que les attaques restent mesurées. Si elle parvient à forcer le passage, elle attaque à son tour la reine *neoniger* et la supprime.

L'entrée de la reine parasite des *Formica* et des *Lasius* dans le nid visé semble toujours s'effectuer avec violence et contre le gré des ouvrières résidentes. Ce comportement plaide pour l'existence d'odeurs différentes entre les deux espèces. C'est d'ailleurs ce que révèle une étude des hydrocarbures cuticulaires portés par les ouvrières du nid temporaire, formé par le parasite *Lasius* sp. et son hôte, la fourmi cartonnière *Lasius fuliginosus* (Liu *et al.*, 2000). L'analyse a été effectuée sur les ouvrières des deux espèces, pendant que les populations ouvrières cohabitaient sans aucune manifestation agressive. Chaque espèce possède son propre profil cuticulaire, sans doute appris par l'autre espèce, ce qui conduit à penser que la reine de *Lasius* sp. n'utilise pas le mimétisme chimique pour s'introduire chez son hôte. S'il n'y a pas mimétisme chimique, il peut y avoir camouflage puisque nous avons vu que les reines de *Lasius umbratus* et de *Lasius distinguendus* ont un comportement qui peut leur permettre d'acquérir, par contact, l'odeur du nid cible. En tuant des ouvrières et



Figure 13.3 ■ *Le parasitisme temporaire et la violence.* Cette forme primitive de parasitisme est limitée à une partie seulement du cycle, la fondation. Elle implique toujours l'élimination de la reine résidente. L'exemple choisi ici est celui de *Lasius reginae*. La taille réduite de la reine nouvellement fécondée lui interdit de fonder un nouveau nid par elle-même. Elle s'introduit dans le nid de l'espèce *Lasius alienus*, renverse la reine légitime sur le dos et l'étrangle. Ses œufs, pris en charge par les ouvrières du nid-hôte, donneront naissance à de jeunes ouvrières de *L. reginae* qui, progressivement, remplaceront dans leurs fonctions de nourrice les ouvrières résidentes appelées à disparaître petit à petit. D'abord mixte, la société deviendra une colonie pure de *L. reginae*. Remarquer la petite taille de la reine usurpatrice, pas plus grande que celle d'une ouvrière de son hôte, que l'on a figurée en dessous (Redessiné d'après W. Linsenmaier, 1969. In Kutter H., 1969. *Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz*. Neujahrsbl. Viertel. Naturforsch. Ges. Zürich.

en se frottant contre leur corps, elles acquièrent l'odeur coloniale, ce qui leur donne le temps de pénétrer plus avant et de tuer la reine résidante, une occasion supplémentaire d'acquérir l'odeur ambiante.

Lasius mixtus, un autre *Chthonolasius* parasite temporaire, use d'une stratégie différente. Après leur fécondation en septembre, ses reines se cachent et attendent l'hiver pour pénétrer dans un nid-hôte, sans doute *Lasius flavus* (Schlick-Steiner *et al.*, 2002 *b*). Le froid engourdit les ouvrières de *flavus*, facilitant l'infiltration de l'espèce parasite qui reste active à des températures de 5 °C.

D'autres parasites temporaires, appartenant à la sous-famille des Dolichoderinae, ont peut-être des prédispositions chimiques. Les reines nouvellement fécondées des *Bothriomyrmex* s'introduisent dans les nids de *Tapinoma* dont elles décapitent la reine (Santschi, 1920). Les ouvrières des *Tapinoma* ont une odeur forte, perceptible au nez humain. Elle est due à la présence d'une cétone, le 6-méthyl-5-heptène-2-one, faisant fonction de phéromone d'alarme, contenue dans les glandes anales. Or, les petites reines de *Bothriomyrmex syrius* possèdent cette odeur. L'analyse chimique du contenu de leurs glandes anales permet d'y trouver la cétone, exactement comme dans les glandes anales de la fourmi qu'elle infiltre, *Tapinoma simrothi* (Lloyd *et al.*, 1986). Cette odeur innée doit perturber les ouvrières du *Tapinoma*, incapables de faire la distinction entre leur phéromone d'alarme et l'odeur de la reine étrangère. L'argument est d'autant plus recevable qu'une fois l'usurpation réussie, les ouvrières du *Bothriomyrmex* n'ont plus besoin de ce subterfuge : leurs glandes anales ne possèdent pas la cétone. Il faut noter aussi que les petites reines de *Bothriomyrmex syrius* ressemblent physiquement aux ouvrières dont elles forcent le nid. Elles en ont la taille et la couleur.

Il semble donc que les reines parasites temporaires appartenant à la sous-famille des Formicinae utilisent principalement des stratégies basées sur l'agressivité, alors que celles appartenant à la sous-famille des Dolichoderinae exploitent plutôt le mimétisme chimique et physique. S'ils divergent par la stratégie d'usurpation, les parasites sociaux des deux sous-familles présentent toutefois plusieurs points communs. Leurs reines, bien que plus petites que celles de l'espèce parasitée, ne manifestent jamais une tendance à la dégénérescence. La reine du nid infiltré est toujours éliminée. Quand l'usurpation a réussi, les reines parasites deviennent fortement physogastrées et leur fécondité est importante (figure 13.4). On notera aussi que lorsque les ouvrières du nid parasité ont disparu, les ouvrières parasites assurent la totalité des activités de récolte et de nourrissage du couvain. Le nid mène une vie totalement indépendante.



Figure 13.4 ■ *Le parasitisme temporaire et la physogastrie.* Très souvent, la reine qui a réussi à fonder sa société par le biais du parasitisme social temporaire devient physogastrée. Son abdomen enfle démesurément, ce qui est le signe d'une production ovarienne intense. La reine de ce *Bothriomyrmex* sp. récoltée sur les Causses du Quercy a pu éliminer la ou les reines d'une société de *Tapinoma erraticum*. À ce stade du développement, elle est à la tête d'une société redevenue spécifiquement pure. Sa physogastrie importante l'amène à se déplacer avec difficulté. © par L. Passera.

Le parasitisme temporaire pourrait trouver son origine dans ce que Bolton (1986) appelle l'*autoparasitisme*. Le groupe *salomonis* qui appartient au genre *Monomorium* comprend de nombreuses espèces, dont 13 produisent des reines aptères (Bolton, 1986). Ces reines ne peuvent que rester dans leur nid d'origine ou s'introduire, à pied, dans un nid voisin de la même espèce. L'infiltration dans un nid voisin, d'abord de la même espèce, pourrait être à l'origine du parasitisme temporaire (Hölldobler et Wilson, 1990).

2.3. Esclavagisme

L'esclavagisme ou *doulose* est une forme de parasitisme social obligatoire ou facultatif, marqué par l'existence de raids en direction d'une espèce-hôte proche phylogénétiquement, mais appartenant clairement à une espèce différente. Au cours de ces raids, les ouvrières esclavagistes attaquent et tuent les ouvrières du nid-cible et s'emparent du couvain, principalement des nymphes. Ramené dans le nid de l'espèce esclavagiste, ce couvain donnera des ouvrières esclaves parfaitement intégrées dans leur nouveau nid. Elles assureront toutes les activités nécessaires à la vie de l'esclavagiste : entretien du nid, récolte de la nourriture et surtout de manière obligatoire, soins au couvain des deux espèces. Le rythme des raids est dicté par la disparition naturelle des esclaves, qui ne peuvent être remplacées sur place. Chaque fois que l'élevage du couvain de la reine esclavagiste nécessite de nouvelles nourrices, les ouvrières esclavagistes entreprennent un nouveau raid (Wilson, 1971 *a*). Dans certains cas qualifiés d'*eudoulose*, ce sont des ouvrières adultes qui sont ramenées dans le nid de l'esclavagiste où elles se comporteront en esclaves. Cette situation a été décrite par Kutter (1957,

1969) chez des espèces de *Coptoformica* qui s'emparent ainsi d'adultes appartenant au genre *Serviformica*.

2.3.1. Les diverses formes de l'esclavagisme

La forme la plus simple de l'esclavagisme se réfère au comportement d'espèces comme *Myrmecocystus mimicus*, qualifiées d'*esclavagistes facultatifs*. On a déjà parlé de ces fourmis, pour leurs combats stéréotypés se terminant par la victoire symbolique des occupants d'un nid (cf. chapitre 9). Mais il arrive que le vainqueur ne se contente pas, à l'issue du tournoi, d'occuper le territoire du vaincu. Il peut aussi pénétrer dans son nid et s'emparer du couvain. Les nymphes ramenées comme butin éclosent dans le nid du vainqueur et accroissent la force de travail de la colonie (Hölldobler, 1976 *b*). Ce comportement n'est que la continuité, à l'état adulte, du vol de couvain fréquent lors de la fondation des sociétés. Les *Myrmecocystus* étant capables de mener une vie parfaitement autonome, il s'agit d'un esclavagisme facultatif, mais plus fréquent qu'on aurait pu l'imaginer. L'utilisation de marqueurs microsatellites révèle que 31 p. 100 des colonies de *M. mimicus* et 25 p. 100 de celles de *M. depilis* contiennent de nombreuses ouvrières dont la mère n'est pas la reine du nid (Kronauer *et al.*, 2003). Elles ne peuvent être issues que de pillages. Cet esclavagisme facultatif peut être aussi interspécifique, puisque chacune des deux espèces citées peut contenir des ouvrières de l'autre espèce. Un comportement identique a été observé, au laboratoire, chez *Leptothorax ambiguus* et *L. longispinosus* (Alloway, 1980).

Le vol de couvain entre sociétés de même espèce, admis comme une forme primitive d'esclavagisme (Wilson, 1975 *b* ; Hölldobler, 1976 *b*), est plutôt considéré par d'autres auteurs comme le résultat de contestations territoriales. De plus, il n'est pas marqué par une fondation dépendante reposant sur le parasitisme, qui est un caractère commun au véritable esclavagisme (Buschinger *et al.*, 1980, Le Moli et Mori, 1987 *b*). Bien que cette opinion semble prévaloir (Buschinger *et al.*, 1980), on doit observer que cette forme d'esclavagisme primitif correspond la mieux à la définition anthropomorphique du phénomène, puisqu'elle concerne la servitude des individus d'une espèce par des individus de la même espèce. Dans ce qu'il est convenu d'appeler le véritable esclavagisme myrmécéen, comme on le verra plus loin, l'espèce asservie est différente de l'espèce dominatrice.

Le mode de vie esclavagiste ne concerne qu'une cinquantaine d'espèces appartenant à seulement deux sous-familles. Dans celle des Formicinae, les trois genres qui partagent ces mœurs (*Rossomyrmex*, *Polyergus*, *Raptiformica*) appartiennent tous à la tribu des Formicini. Dans la sous-famille des Myrmicinae, deux tribus

sont concernées. Celle des Formicoxenini ou Leptothoracini comprend les genres *Chalepoxenus*, *Epimyrma*, *Harpagoxenus*, *Leptothorax* et *Protomognathus*. Celle des Tetramoriini comprend un seul genre, *Strongylognathus* (Buschinger *et al.*, 1980 ; Hölldobler et Wilson, 1990 ; D'Ettorre et Heinze, 2001). L'esclavagisme a donc évolué de manière indépendante à plusieurs reprises.

Toutes les fourmis esclavagistes ont en commun un certain nombre de comportements ou de caractères morphologiques, qui constituent un bel exemple d'évolution convergente. Elles ont bien sûr la faculté d'organiser des raids de pillage afin de s'emparer des nymphes d'une ou plusieurs espèces-hôtes hétérospécifiques. Ramené dans le nid de l'espèce esclavagiste, ce couvain renouvellera la population des ouvrières esclaves. Ce n'est que très exceptionnellement qu'une espèce esclavagiste (*Polyergus rufescens*) vole des cocons conspécifiques dans un nid voisin (Le Moli *et al.*, 1993). Un deuxième trait comportemental commun concerne la fondation : elle est obligatoirement de type parasitaire, avec une intrusion violente dans le nid d'une espèce-cible, différente bien que proche phylogénétiquement. Enfin, à de rares exceptions près, les fourmis esclavagistes sont monogynes. On ne connaît que quelques sociétés polygynes de la fourmi sanguine (Pamilo et Seppä, 1994). La polygynie se rencontre aussi dans une population d'*Epimyrma algeriana*, mais ces sociétés sont fonctionnellement monogynes (Buschinger, 1989). D'autres particularités concernent la morphologie adaptée aux combats. La cuticule est particulièrement robuste. Les modifications les plus spectaculaires concernent les mandibules. Les esclavagistes les plus évolués possèdent des mandibules étroites en forme de sabre courbe, parfaites pour transpercer la tête et le cerveau de leurs adversaires (*figure 13.5*). On remarquera que ces mandibules ont évolué de façon convergente chez les *Polyergus* (Formicinae) et chez les *Strongylognathus* (Myrmicinae). Pour leur part, les espèces d'*Harpagoxenus* possèdent des mandibules larges et sans dents, fonctionnant à la manière de ciseaux. Elles sont très efficaces pour sectionner pattes et antennes des espèces asservies qui tentent de défendre leur société. Enfin, un troisième groupe d'espèces telles que les *Epimyrma* et les *Chalepoxenus* est muni d'un puissant aiguillon annexé à une volumineuse glande à poison.

Les fourmis esclavagistes marquent une prédilection pour les régions froides et tempérées. Elles sont absentes des zones tropicales, où vivent pourtant la plus grande partie des espèces de fourmis du globe (Wilson, 1975 *b* ; Hölldobler et Wilson, 1990). Le froid relatif des régions tempérées permet peut-être aux reines fondatrices de s'infiltrer plus facilement dans un nid-hôte,



Figure 13.5 ■ *L'esclavagisme et les adaptations morphologiques.* L'esclavagisme est une forme de parasitisme basée sur l'exploitation de la force de travail d'une espèce apparentée. Les fourmis esclavagistes effectuent des raids de pillage en direction du nid d'une espèce-cible. Elles s'emparent par la violence des nymphes de cette espèce et les ramènent dans leur nid. Après leur émergence, ces nymphes fourniront les ouvrières esclaves qui élèveront le couvain de l'espèce esclavagiste. Les violences qui accompagnent les raids de pillage sont facilitées par des adaptations morphologiques. Ici, chez *Polyergus rufescens*, les ouvrières sont munies de mandibules arquées et pointues. Ces mandibules sont des armes efficaces pour transpercer la tête des ouvrières de l'espèce pillée. © par C. Schubert et P. D'Ettoire.

parce que les ouvrières résidentes sont moins actives. On peut aussi penser que dans les régions tropicales, l'abondance des espèces fait qu'une société d'esclavagistes se trouverait entourée par les nids de 10 ou 20 espèces différentes. Elle aurait peut-être des difficultés à trouver l'espèce-cible appropriée. De plus, les fourmis tropicales élevant du couvain toute l'année, il n'y a jamais de fortes concentrations de cocons ce qui réduirait les bénéfiques à attendre d'un raid (Franks et Bourke, 1988).

L'esclavagisme peut être *facultatif* ou *obligatoire*. Dans le premier cas, les ouvrières esclavagistes ne sont pas extrêmement spécialisées et elles peuvent participer avec efficacité aux activités de fourrage, de maintenance du nid et surtout de l'élevage du couvain (Wilson, 1971 *a*). Il s'agit sans doute d'une étape précoce vers la doulose absolue. L'espèce la plus représentative est la fourmi sanguine *Formica sanguinea*, commune en Europe. En présence d'ouvrières esclaves du groupe *Serviformica*, les ouvrières esclavagistes n'interviennent pratiquement pas dans les activités domestiques. Toutefois, privées de leurs esclaves, leur répertoire comportemental s'étend considérablement. En particulier, elles soignent avec une parfaite efficacité leur couvain. Elles peuvent ainsi survivre en l'absence d'ouvrières esclaves (Mori et Le Moli, 1988).

Chez les esclavagistes obligatoires, le répertoire comportemental est plus étroit. Si les *Chalepoxenus* conservent la faculté d'effectuer des échanges trophalactiques (Le Masne, 1970 *b*), Huber faisait remarquer dès 1810 que les *Polyergus* sont incapables de se nourrir sans l'aide d'esclaves et meurent très vite en leur absence. Leurs mandibules acérées, si efficaces au

combat, ne leur permettent pas de ronger la nourriture. Elles sont aussi incapables de nourrir leur propre couvain, ce qui rend l'esclavagisme obligatoire pour les espèces les plus spécialisées. Une société d'*Harpagoxenus canadensis* privées de ses esclaves est considérablement affaiblie au bout de 90 jours (Stuart, 1978). Pour leur part, les ouvrières de *Leptothorax duloticus* sont inaptes à fourrager et à ramener de la nourriture, même si on la place sur leur chemin (Wilson, 1975 *b*). Pourtant, les ouvrières esclavagistes obligatoires ont conservé des activités comportementales d'autant plus importantes que leur évolution vers un esclavagisme total est plus faible. C'est ce qui ressort de l'observation de quatre espèces d'*Harpagoxenus* esclavagistes obligatoires, mais à des degrés variés. La moins spécialisée, *H. canadensis*, quand elle est privée d'esclaves, parvient à fourrager ou à changer de nid en initiant des « tandem-running », alors qu'elle ne prend jamais ces initiatives en présence d'esclaves (Stuart et Alloway, 1985).

2.3.2. Reproduction des sociétés

2.3.2.1. Rencontre des sexes et accouplement

La première étape de l'établissement d'une nouvelle société de fourmis esclavagistes concerne le vol nuptial et la fécondation des reines ailées. Quelques différences apparaissent entre esclavagistes facultatifs et esclavagistes obligatoires. Le vol nuptial des sexués de la fourmi sanguine *Formica sanguinea* (esclavagiste facultatif) est semblable à celui des espèces libres (Mori et Le Moli, 1998). Les mâles et les femelles, qui sont le plus souvent produits dans des sociétés différentes, participent à des vols nuptiaux puissants et s'accouplent sur les arbres ou les rochers avoisinants. Ces vols syn-

chronisés s'apparentent à ce qu'Hölldobler et Bartz (1985) ont appelé le « male aggregation syndrome », avec émission simultanée de phéromones sexuelles (cf. chapitre 3). Les reines accouplées, puis désailées, font retour à une colonie de leur espèce. Elles suivront plus tard un raid de pillage pour s'approcher d'une colonie-cible (du groupe *Serviformica*), participeront au creusement et disparaîtront dans le nid-cible sans jamais plus en sortir.

Les sexués mâles et femelles de la fourmi amazone *Polyergus rufescens* (esclavagiste obligatoire) sont le plus souvent produits dans les mêmes sociétés, mais à des moments différents ce qui diminue les risques de consanguinité lors du vol nuptial (Mori *et al.*, 1994 *a*). Les modalités de l'accouplement sont très variables. Certaines reines s'accouplent en vol, d'autres ne décollent pas et sont inséminées au sol, tout près de leur nid d'origine. D'autres encore ne sortent que pour se mêler à un raid de pillage. Elles seront fécondées en chemin (Le Moli *et al.*, 1994 ; Mori *et al.*, 1994 *a* ; Mori *et al.*, 2001). Le comportement de l'espèce américaine *P. breviceps* est plus homogène. La reine s'accouple presque toujours pendant un raid de pillage. Les reines des deux espèces attirent les mâles grâce à une phéromone sexuelle émise par les glandes mandibulaires (Topoff et Greenberg, 1988 ; Le Moli *et al.*, 1994 *a*). Ce comportement s'apparente au « female calling syndrome », dont on verra plus loin qu'il caractérise les femelles inquilines. Il est sans doute lié à un mode de vie spécial, l'esclavagisme ou l'inquilinisme. Il évite aux reines de se disperser et facilite la recherche d'une société-hôte (Grasso *et al.*, 2003, 2004 *b*). On doit remarquer que l'émission de phéromones sexuelles par les glandes mandibulaires des femelles est un phénomène rarement observé chez les espèces libres. Quelle que soit la modalité d'accouplement, la jeune reine de la fourmi amazone attend la formation d'un raid de pillage pour se mêler aux ouvrières esclavagistes. Cette stratégie adaptative lui permet de parvenir à un nid-cible. Elle bénéficiera en outre de la panique provoquée par l'irruption des ouvrières pilleuses, pour pénétrer plus facilement dans le nid à usurper. Comme plusieurs jeunes reines pénètrent souvent en même temps, les chances de succès en sont accrues. La fondation serait alors pléométrique, avec un retour à une monogynie dont on ignore les modalités.

D'autres espèces esclavagistes ne pratiquent pas le vol nuptial. Cela semble concerner des esclavagistes facultatifs ou dégénérés. Le comportement des *Harpagoxenus* est un des mieux étudiés de ce point de vue. Les femelles de cet esclavagiste, dont certaines espèces pratiquent une doulose obligatoire et d'autres facultative, sont pour la plupart ergatoïdes. Elles pratiquent un ap-

pel sexuel (« Locksterzeln ») très caractéristique (Buschinger 1968 *b*, 1972 *a*, 1983). Les reines aptères, mais aussi les quelques reines ailées, grimpent sur un point élevé aux environs immédiats de leur nid : caillou, brindille, herbe ... Les pattes tendues, elles dressent leur abdomen et font saillir leur aiguillon au bout duquel on peut voir sourdre une minuscule goutte. Il s'agit d'une phéromone sexuelle émise par la glande à poison (Buschinger, 1972 *a*). Les mâles ailés sont attirés dans un rayon de 3 à 4 mètres. Ils arrivent en volant et s'accouplent (figure 13.6). Ce comportement concerne les formes européennes (*H. sublaevis*) et nord-américaines (*H. canadensis*) (Buschinger et Alloway, 1979).

Le vol nuptial manque aussi chez plusieurs espèces du genre *Epimyrma*, des esclavagistes dégénérés dont le cas sera évoqué plus loin. Toutes leurs femelles s'accouplent à l'intérieur du nid de naissance avec des mâles locaux (Buschinger et Winter, 1985). Celles d'E.

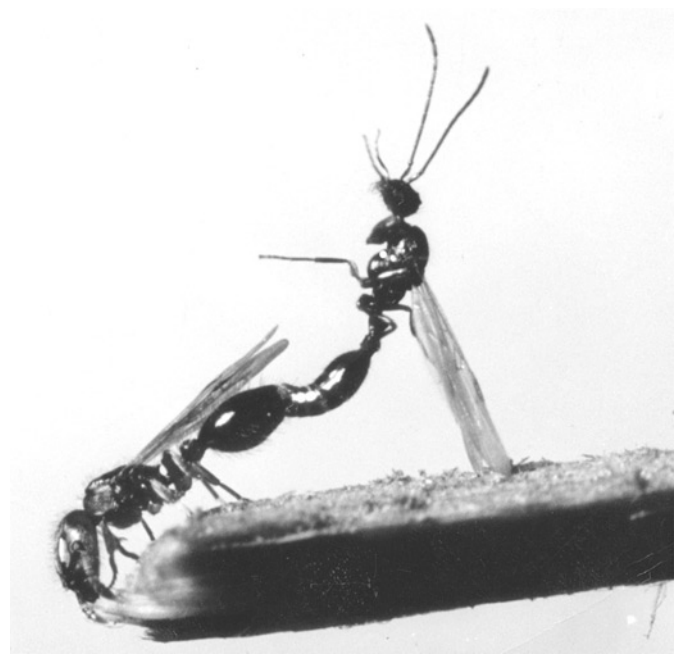


Figure 13.6 ■ Appel sexuel et accouplement d'une fourmi esclavagiste. La fourmi esclavagiste *Harpagoxenus sublaevis* ne s'accouple pas au cours d'un vol nuptial. Les reines, qu'elles soient ailées comme ici ou aptères car ergatoïdes (cas le plus fréquent), sortent de leur nid, grimpent sur un support comme cette brindille et pratiquent un « appel sexuel ». Dressant leur abdomen, elles font sourdre une goutte de phéromone sexuelle à l'extrémité de leur aiguillon dévaginé. Les mâles sont attirés dans un rayon de 4 à 5 mètres. Ils arrivent en volant et s'accouplent. Sur ce cliché, la reine a conservé sa posture d'appel, avec l'abdomen dressé. Le mâle est parvenu à s'accoupler. © par A. Buschinger avec son autorisation. In Buschinger A., 1971. *Zool. Anz.*, 187 : 184–198.

kraussei perdent leurs ailes dans les deux semaines qui suivent leur émergence sans jamais quitter leur nid. Cette chute des ailes suit la fécondation, comme des dissections le révèlent (Winter et Buschinger, 1983).

2.3.2.2. Usurpation des nids-cibles

La deuxième étape de la reproduction concerne l'usurpation d'un nid-hôte. Comme dans le parasitisme temporaire, elle passe par l'élimination de la reine résidente. Utilisant des reines fraîchement fécondées de *Formica sanguinea*, Mori et Le Moli (1998) ont réalisé diverses expériences de laboratoire qui permettent de proposer plusieurs scénarios compatibles avec les observations de terrain. Les meilleurs résultats sont obtenus avec de jeunes sociétés de *F. cunicularia* et *F. rufibarbis*. Le faible nombre d'ouvrières-hôtes facilite l'usurpation réalisée par la reine de la fourmi sanguine. La reine légitime est expulsée de son nid et les ouvrières résidentes adoptent, presque immédiatement, la reine intruse. Le choix de jeunes colonies comme cibles est confirmé par des observations de terrain réalisées par Ito et Higashi (1990). L'expulsion de la reine résidente n'est pas obligatoire et les reines des deux espèces peuvent cohabiter un certain temps dans la chambre à couvain, cette alliance temporaire facilitant la fondation. La pénétration d'un nid-cible peut-être aussi le fait de plusieurs reines de la fourmi sanguine. Dans ce cas, une des reines usurpatrices s'avère meilleure pondeuse que les autres qui se comportent comme des auxiliaires, au moins pendant le temps de la fondation. Cette situation conduirait à la réalisation de sociétés polygynes de la fourmi sanguine, une situation vérifiée par Pamilo et Seppä (1994). La plasticité comportementale, comme celle notée au moment de la fécondation, caractérise une espèce dont les mœurs esclavagistes sont facultatives.

La fondation des fourmis amazones du genre *Polyergus*, des espèces esclavagistes obligatoires, passe aussi par l'élimination de la reine de l'espèce-hôte. Les expériences de laboratoire montrent que la reine de *Polyergus rufescens* tue la reine résidente, mais aussi un certain nombre d'ouvrières-hôtes (Mori et al., 1995). Ce n'est qu'après qu'elle est acceptée par les autres ouvrières et pond ses premiers œufs. La fondation d'*Harpagoxenus canadensis* se déroule dans les mêmes conditions d'agressivité (Stuart, 1984).

La conquête par les fourmis amazones d'un nid par la violence est favorisée par des adaptations physiques et chimiques. Leurs reines, comme leurs ouvrières, sont pourvues de mandibules arquées et effilées et leur tégument est épais. Elles sont particulièrement bien armées pour le combat. Mais ce sont surtout les armes chimiques qui assurent le succès de la fondation, toujours

basée sur l'élimination de la reine du nid-cible. La première étape consiste à franchir l'entrée de la fourmilière à investir. Cette tâche est facilitée par l'émission de *substances d'apaisement* par la reine intruse. Cette phéromone agit comme une allomone, modifiant le comportement de sa cible. Elle a été trouvée chez l'espèce américaine *P. breviceps* (Topoff et al., 1988) et chez l'espèce européenne *P. rufescens* (Mori et al., 2000 a, b et c ; Visicchio et al., 2000). Des diverses glandes exocrines testées, seule la glande de Dufour s'avère efficace. Elle contient un ester particulier, le décyl butyrate, qui constitue à lui seul plus de 80 p. 100 du contenu de la glande. Des ouvrières de *Camponotus ligniperda* ou de *F. rufibarbis* sont badigeonnées avec ce composé, puis introduites dans une arène contenant l'espèce esclave. Les ouvrières ainsi traitées ne sont pas agressées, mais ignorées puis adoptées, exactement comme cela se passe pour une reine de la fourmi amazone. Dans d'autres essais, au cours desquels le décyl butyrate est mélangé à de la nourriture, les fourmis-cibles s'éloignent de la source chimique, amenant certains auteurs à prêter à cette substance un rôle répulsif plutôt qu'un rôle apaisant (D'Ettoire et al. 2000 ; Lenoir et al. 2001 a). Quel que soit le rôle exact de la sécrétion, il ne fait pas de doute qu'elle est émise dans le contexte de l'usurpation. Le volume maximal de la glande de Dufour coïncide du reste avec la période au cours de laquelle la reine de la fourmi amazone pénètre dans le nid étranger : l'adoption réalisée, la glande de Dufour diminue de volume (Billen et al., 2001).

Les reines ergatoïdes d'*Harpagoxenus sublaevis* utilisent aussi une arme chimique pour s'introduire dans les nids de *Leptothorax* (Allies et al., 1986). À l'aide de leur aiguillon, elles déposent une goutte du contenu de leur glande de Dufour sur la cuticule d'une ouvrière du *Leptothorax* cible. Cette allomone est assez comparable, par ces effets, à celle trouvée dans la glande de Dufour d'une fourmi sanguine américaine (*Formica pergandei*) et que Régnier et Wilson (1971) ont appelé *substance de propagande*. Chez la fourmi sanguine, elle fait fuir les ouvrières-hôtes attaquées, en les paniquant. Chez les *Leptothorax*, elle sème une confusion encore plus grande, puisque ces ouvrières ne se reconnaissent plus et se battent entre elles. La sécrétion étant gluante, les ouvrières se contaminent elles-mêmes lorsqu'elles se croisent. De proche en proche, c'est toute la société qui est affectée et s'entretue au sein d'une vaste mêlée. Très vite, il ne reste plus à la reine infiltrée qu'à tuer avec ses mandibules ou à expulser les dernières ouvrières et la reine résidente. Elle prend alors possession du couvain local et y ajoute sa propre production. Les premières ouvrières du *Leptothorax* qui émergeront se conduiront en esclaves et élèveront le couvain de l'*Harpagoxenus* (Buschinger, 1974 a) (figure 13.7).



Figure 13.7 ■ Le nid mixte d'une fourmi esclavagiste. *Harpagoxenus sublaevis* ne peut survivre que si des ouvrières esclaves de *Leptothorax acervorum* soignent et élèvent son propre couvain. Dans ce nid mixte les ouvrières esclavagistes (les plus grandes) côtoient les ouvrières esclaves (les plus petites). Les larves sont celles de l'esclavagiste, parfaitement alimentées par les ouvrières esclaves. © par A. Buschinger avec son autorisation.

L'élimination de la reine de la société-hôte est une constante chez les fourmis esclavagistes (figure 13.8). Bien que les mécanismes sous-jacents ne soient pas aussi bien connus que chez la fourmi amazone, le phénomène a été vérifié pour toutes les espèces d'*Epimyrma*. *E. ravouxi* (anciennement *E. goesswaldi*), effectue son vol nuptial en été. Immédiatement après, les femelles fécondées pénètrent dans un nid-cible de *Leptothorax unifasciatus* ou de *L. nigriceps* et étranglent la reine résidente (Gösswald, 1933). Stumper et Kutter (1951) et Kutter (1969) ont apporté des précisions, en étudiant le comportement d'*E. stumperi*. Comme l'esclavagiste précédent, cette *Epimyrma* effectue un vol nuptial avant de s'introduire dans un nid de *Leptothorax tuberum*. Elle peut alors « faire le mort » lors de la rencontre avec une ouvrière-hôte, ou capturer une de ces ouvrières. La reine esclavagiste monte sur son dos et pratique des antennations, qui semblent calmer l'hôte. Au moyen de ses pattes, elle s'enduit le corps des exsudations cuticulaires de la porteuse. C'est donc sans doute par camouflage chimique qu'elle force la barrière olfactive des *Leptothorax*. Ce n'est qu'ensuite qu'elle s'attaque à la reine-hôte en la renversant sur le dos et en l'étranglant lentement. Chez les *Epimyrma* qui s'accouplent dans leur nid en fin d'été, les jeunes femelles fécondées se désailent et passent l'hiver sur place. C'est au printemps qu'elles sortent à pied, à la recherche d'un nid-hôte. Pour *E. krausseii*, il s'agit d'un nid de *Temnothorax recedens*. L'élimination de la reine résidente s'effectue aussi par étranglement, l'opération pouvant durer plusieurs semaines (Winter et Buschinger, 1983). Le scénario est identique pour *E. corsica*, l'espèce-hôte étant ici *Leptothorax exilis* (Buschinger et Winter, 1985).

Quand la reine parasite ne tue pas toutes les ouvrières de la société-hôte, en même temps qu'elle neutralise leur agressivité, elle doit acquérir l'odeur du nid usurpé

pour être totalement intégrée. Cette opération est facilitée par le fait que la reine usurpatrice a une odeur plutôt neutre lorsqu'elle pénètre dans le nid. Une analyse chromatographique montre qu'elle est dépourvue des hydrocarbures cuticulaires, dont on sait qu'ils contribuent à former l'odeur des individus (D'Ettoire et Errard, 1998, Lenoir *et al.*, 2001 a). C'est au cours de sa lutte avec la reine de la société envahie qu'elle acquiert le camouflage chimique indispensable. Plusieurs observations montrent qu'après avoir blessé ou tué la reine de la *Formica*, la reine *Polyergus* se frotte contre elle ou se roule sur le sol du nid en maintenant le contact avec la reine (Topoff *et al.*, 1988 ; Mori *et al.*, 1995 ; D'Ettoire *et al.*, 1997). Ce frottement avec la reine de la société-hôte s'avère très important, puisque l'adoption de *P. breviceps* est plus difficile par une société orpheline que par une société possédant sa reine (Topoff *et al.*, 1988). Chez *P. rufescens*, si deux reines pénètrent en même temps dans le nid de la *Formica*, c'est la première à s'approcher de la reine-hôte qui survira, sa congénère étant éliminée par les ouvrières du nid infiltré (D'Ettoire *et al.*, 1997). Le phénomène doit être semblable pour les autres espèces esclavagistes. On a vu plus haut que les reines parasites d'*Epimyrma* se frottent contre les ouvrières-hôtes et montent sur le dos de la reine du *Leptothorax* qu'elles étranglent. L'opération, toujours très longue, doit favoriser l'acquisition passive de l'odeur coloniale du nid infiltré.

Il faut noter que la fondation est plus rigide chez les esclavagistes obligatoires que chez ceux qui sont facultatifs. Les premiers sont plus sélectifs dans le choix de leur hôte, tant en Europe qu'aux États-Unis. Au laboratoire, les tentatives d'adoption d'une jeune reine amazone par des sociétés de son hôte habituel, *Formica cunicularia*, s'avèrent positives dans 85 p. 100 des cas. Par contre l'échec est constant avec *F. rufibarbis*, un hôte potentiel (Mori *et al.*, 1995). Les ouvrières de *F.*

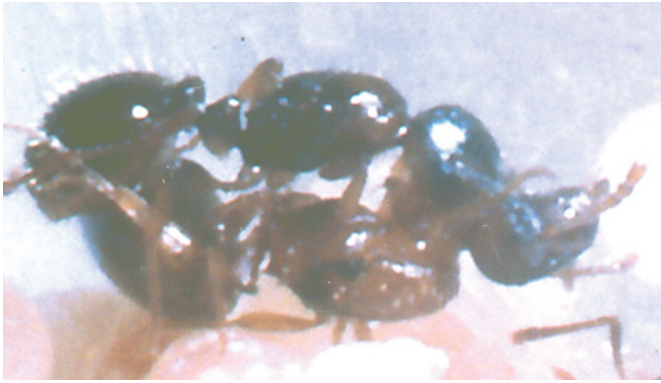


Figure 13.8 ■ Les fourmis esclavagistes et l'élimination de la reine de l'espèce-hôte. La fondation d'une nouvelle société par les reines des fourmis esclavagistes implique toujours une usurpation par la violence. La jeune reine nouvellement fécondée de l'espèce esclavagiste recherche une société-hôte. Après avoir forcé l'entrée du nid, elle attaque la reine résidante. Les reines esclavagistes appartenant au genre *Epimyrma* éliminent la reine de la société-hôte en l'étranglant, après l'avoir renversée sur le dos. C'est à cette tâche qu'est occupée cette reine d'*Epimyrma kraussei*. Elle a auparavant exécuté d'un coup d'aiguillon quelques ouvrières de *Temnothorax recedens* faisant partie de la société usurpée. © par A. Buschinger avec son autorisation.

rufibarbis se battent féroce­ment et tuent la reine intruse. D'ailleurs, dans la nature, les raids de pillage de la fourmi amazone en direction des nids de *F. rufibarbis* se terminent par la déroute de la fourmi assaillante (Forel, 1874 ; Mori *et al.*, 1995). La spécificité étroite entre la fourmi amazone et sa cible détermine peut-être un phénomène d'empreinte, qui amène l'esclavagiste à rechercher prioritairement des nids de *F. cunicularia* et les jeunes reines à investir préférentiellement une société de l'espèce-cible. Cette hypothèse a aussi été avancée pour expliquer la spécificité d'autres esclavagistes, comme *Polyergus lucidus* aux États-Unis (Godloe *et al.*, 1987) ou *Chalepoxenus muellerianus* en Europe (Schumann et Buschinger, 1994).

Enfin, une fois la reine de l'espèce-hôte éliminée, la reine esclavagiste commence sa ponte. La prise en charge de sa production par les ouvrières esclaves est facilitée par un autre mécanisme, sans doute lui aussi d'origine chimique. Au laboratoire, les ouvrières de *F. cunicularia* soignent avec la même attention des cocons de la fourmi amazone et des cocons de leur propre espèce. La même expérience réalisée avec des ouvrières de *Formica lugubris*, une espèce qui n'est jamais réduite en esclavage, se termine par la destruction des cocons de la fourmi amazone. On peut donc penser que les cocons de *P. rufescens* émettent une phéromone interspécifique, qui abuse les ouvrières de *F. cunicularia*

(Mori *et al.*, 1996). Il en est de même pour *P. breviceps* (Zimmerli et Mori, 1993).

2.3.3. Raids de pillage

Les expéditions entreprises par les fourmis esclavagistes pour renouveler la population esclave sont connues depuis les premières observations de Latreille (1805) et d'Huber (1810). Celles réalisées par les fourmis sanguines et les fourmis amazones, des espèces de grande taille facilement observables, ont fait l'objet de multiples descriptions par les myrmécologues des XIX^e et XX^e siècles (voir Hölldobler et Wilson, 1990).

2.3.3.1. Recrutement de masse

Les nids des fourmis sanguines et des fourmis amazones sont bien peuplés. Les sociétés de *Polyergus* peuvent contenir 2 500 ouvrières parasites et 6 000 esclaves. L'importance de la population leur permet d'initier, en vue des raids de pillage, des recrutements qui s'apparentent au *recrutement de masse alimentaire* déjà étudié au chapitre 7. La description de ces raids s'appuie sur les travaux récents de Mori *et al.*, (1991), Le Moli *et al.* (1994), Grasso *et al.* (1997) et Mori *et al.* (2001), qui eux-mêmes ont repris les très nombreuses études des auteurs plus anciens (Mori *et al.*, 2001).

Par de belles journées d'été, en début d'après-midi, des centaines d'ouvrières amazones sortent de leur fourmilière et décrivent des cercles concentriques autour de celle-ci. L'émergence est due à l'émission de phéromones de recrutement libérées par la glande de Dufour (Visicchio *et al.*, 2001). En même temps, ou un peu avant, de 2 à 15 ouvrières éclaireuses quittent le nid, en suivant un chemin tortueux et hésitant. Trouvées également chez la fourmi amazone américaine (Cool-Kwait et Topoff, 1984 ; Topoff *et al.*, 1987), ces fourmis éclaireuses sont spécialisées dans cette tâche de reconnaissance qu'elles accomplissent plusieurs jours d'affilée. Elles peuvent s'éloigner d'une distance de 60 à 80 mètres de leur nid (Forel, 1874 ; Dobrzanska et Dobrzanski, 1960), explorant toutes les craquelures du sol. Quand cette quête, qui dure une quarantaine de minutes, aboutit à la découverte d'un nid de *F. cunicularia*, les ouvrières éclaireuses reviennent en droite ligne vers leur colonie. Elles recrutent alors les compagnes déjà hors du nid et prennent la tête de la colonne de pillage, la conduisant à la fourmilière-cible.

Le nombre d'ouvrières esclavagistes impliquées dans un raid de pillage est variable au cours de la saison pour une même société. Il varie par exemple de 592 à 1 001. Visicchio *et al.* (2003) ont montré qu'il est déterminé par le nombre de cocons présents dans le nid à piller. On peut ainsi penser que les ouvrières éclaireuses déterminent l'importance du couvain à voler, puis communiquent l'information à leurs compagnes pour

ajuster le nombre de pillardes au nombre de cocons à piller. C'est d'ailleurs ce qui se passe au laboratoire quand les colonies de la fourmi-cible diffèrent par le nombre de cocons. Cet ajustement s'inscrit parfaitement dans le cadre de « l'optimal foraging theory » qui veut que l'effort de fourrageage soit une fonction de la qualité et/ou de la distance de la ressource alimentaire (Taylor, 1977).

Les ouvrières esclaves ne prennent jamais part aux raids de pillage. L'existence de fourmis éclaireuses a souvent été mise en doute et il n'est pas impossible que certains raids se réalisent sans leur participation (Dobrzanska et Dobrzanski, 1989). Il semble acquis que les fourmis éclaireuses, lorsqu'elles reviennent vers leur nid, s'orientent sur des repères célestes, que ce soit la position du soleil ou l'utilisation de la lumière polarisée. Elles utilisent les mêmes repères astronomiques lorsqu'elles prennent la tête du raid de pillage, imitées en cela par les ouvrières qui les suivent immédiatement. Les amazones du milieu et de la fin de colonne suivent le mouvement, mais en même temps déposent une trace chimique sur le sol. Cette phéromone de piste sera utilisée conjointement à la navigation astronomique par les amazones qui reviendront plus tard vers le nid, chargées de leur butin. Parmi les sécrétions de plusieurs glandes réputées pour émettre des phéromones de piste, seules celles qui sont issues de l'intestin postérieur et de la glande de Dufour se sont révélées efficaces (Visicchio *et al.*, 2000). Lorsque la cohorte des pillardes, soudée en une masse compacte de 10 m de long sur 20 à 50 cm de large, parvient à la hauteur du nid-cible, les premières arrivées débarrassent l'entrée des menus graviers qui l'obstruent ou, si ces derniers sont trop gros, creusent directement le sol. Il n'y a que peu de combats, les ouvrières de *F. cunicularia* préférant s'enfuir au fond de leur nid. Quelques minutes plus tard, les amazones sortent du nid pillé portant entre leurs mandibules des cocons et des grosses larves (figure 13.9). Il arrive parfois qu'elles transportent une ouvrière du nid pillé, qui replie ses appendices en une position nymphale typique. On ignore si ces ouvrières adultes seront dévorées ou incorporées à la force de travail (*eudoulose* de Kutter, 1957, 1969).

La fuite des fourmis de *F. cunicularia* est la conséquence de l'utilisation par les amazones d'une allomone qui déclenche la *panique* chez leurs ennemis. Cette substance a des effets comparables à la substance de propagande de *F. pergandei* évoquée plus haut. Chez la fourmi amazone européenne, elle est émise par les glandes mandibulaires et non par la glande de Dufour (Visicchio *et al.*, 2000, 2001 ; Grasso *et al.*, 2004 *b*). Chez les deux espèces amazones, l'américaine et l'euro-péenne, son action est double. D'une part, elle regroupe et stimule les assaillants pour l'assaut. D'autre



Figure 13.9 ■ *Raid de pillage et recrutement de masse.* La fourmi amazone *Polyergus rufescens* pratique un recrutement de masse, plusieurs dizaines d'ouvrières participant au raid de pillage. Le déplacement de la colonne de pillage met en œuvre l'utilisation conjointe de repères astronomiques et de repères chimiques. Lors de l'attaque les fourmis amazones libèrent une substance de propagande qui déclenche un mouvement de panique chez la fourmi pillée. Les ouvrières de *Formica cunicularia* qui résistent sont tuées d'un coup de mandibules. Les ouvrières esclavagistes repartent vers leur nid chargées des cocons de *F. cunicularia* qui, après leur éclosion, fourniront un nouveau contingent d'ouvrières esclaves. Redessiné d'après Wilson E.O., 1975. *Scientific Amer.*, **232** : 32–36.

part, elle provoque la fuite désordonnée des résidents du nid attaqué. Chez la fourmi sanguine européenne, *F. sanguinea*, la phéromone de propagande est sans doute moins puissante. L'assaillante doit donc combattre les propriétaires du nid convoité pour y pénétrer. Les combats se poursuivent d'ailleurs sous terre, puisque les ouvrières de la fourmi sanguine ne ressortent parfois que plusieurs heures plus tard avec leur butin, ce qui témoigne de la défense acharnée des fourmis résidentes. Le trajet retour des fourmis amazones chargées de leur butin suit exactement le trajet aller, ce qui démontre l'importance de la phéromone de piste. Leur marche est simplement plus désordonnée.

Les raids menés par la fourmi sanguine sont assez semblables à ceux de la fourmi amazone (Mori *et al.*, 2000 *b*). Peut-être sont-ils plus longs, puisqu'on a signalé des distances de 170 mètres (Brun et Kutter, 1949). Ils sont précédés par l'activité d'ouvrières éclaireuses et mettent en jeu une centaine d'ouvrières esclavagistes, qui participent aussi bien à des activités de fourrageage qu'aux raids de pillage (Czechowski, 1977). Quelques douzaines d'ouvrières esclaves participent aussi aux raids. Les raids sont plus fréquents que ne l'exige le renouvellement des ouvrières esclaves. Un seul nid a effectué 26 raids en 23 jours (Mori *et al.*,

2000 *b*), ce qui implique sans doute une activité simultanée de prédation. Comme il a déjà été dit, les combats sont plus violents et font plus de victimes. Les ouvrières tuées pendant l'assaut, appartenant aussi bien à *F. fusca* qu'à *F. cunicularia*, sont ramenées au nid de la fourmi sanguine. Les ouvrières esclavagistes ramènent aussi beaucoup de larves et même de menus insectes capturés pendant le raid. Il semble que le comportement dulotique puisse être ainsi considéré comme la continuation d'un comportement prédateur, puisque ces ouvrières consacrent une part importante de leur budget-temps à fourrager (Czechowski et Rotkiewicz 1997 ; Mori *et al.* 2000 *b*).

2.3.3.2. Recrutement de groupe

De bonnes observations ont été réalisées sur des espèces nord-américaines, *Protomognathus* (anciennement *Harpagoxenus*) *americanus* (Wesson, 1939 ; Alloway, 1979) et *Leptothorax duloticus* (Alloway, 1979). Une ou plusieurs ouvrières esclavagistes partent en reconnaissance. Elles peuvent être accompagnées d'ouvrières esclaves. Ces éclaireuses reviennent vers leur nid en ligne droite quand elles ont découvert un nid à piller. Elles recrutent alors un groupe d'ouvrières esclavagistes qu'elles conduisent vers le nid-cible. La cohésion du groupe, qui peut comporter aussi quelques esclaves, est due à une phéromone émise par les éclaireuses, dont l'abdomen est courbé vers le sol. Les ouvrières du groupe maintiennent leurs antennes en contact étroit avec le substrat. Ce recrutement ressemble parfaitement à celui exécuté lors d'un recrutement alimentaire (cf. chapitre 7).

Plusieurs espèces d'*Epimyrma* ont un comportement très semblable (Winter, 1979 *b*, Buschinger *et al.*, 1980, 1983). L'ouvrière esclavagiste recruteuse exécute une parade d'invitation dans le nid, dont elle sort suivie d'un peloton d'ouvrières (figure 13.10). Chez *E. ravouxi*, jusqu'à 40 ouvrières suivent ainsi la recruteuse jusqu'au nid à piller. Quelques ouvrières esclaves peuvent se mêler à la file. L'ouvrière de tête émet une phéromone de piste à courte durée d'action. Son abdomen touche régulièrement le sol. Les contacts entre ouvrières sont nécessaires à la progression du groupe, mais une fourmi distancée peut suivre la piste sans autre information sur une dizaine de centimètres. Les espèces qui pratiquent ainsi le recrutement de groupe s'engouffrent directement dans le nid et en ressortent rapidement, chargées de nymphes.

2.3.3.3. Recrutement par tandem running

Harpagoxenus sublaevis, *H. canadensis* et *Chalepoxenus muellerianus* pratiquent un recrutement individuel. Ils utilisent le *tandem running*, une stratégie utilisée par l'espèce pillée pour son fourragement alimentaire (cf. chapitre 7) (figure 13.11). L'ouvrière recruteuse (parfois aussi l'ouvrière recrutée) revient plusieurs fois vers son nid pour effectuer des recrutements supplémentaires. L'opération est toujours un peu longue et implique le siège du nid à piller, l'attaque n'intervenant que lorsque le nombre des assaillants est assez important (Buschinger et Winter, 1977 ; Winter 1979 *a* ; Buschinger *et al.*, 1980). Les *Harpagoxenus* et les *Chalepoxenus* tuent d'abord les ouvrières des *Leptothorax* à l'extérieur ou qui sortent de leur nid. Les *Harpagoxe-*

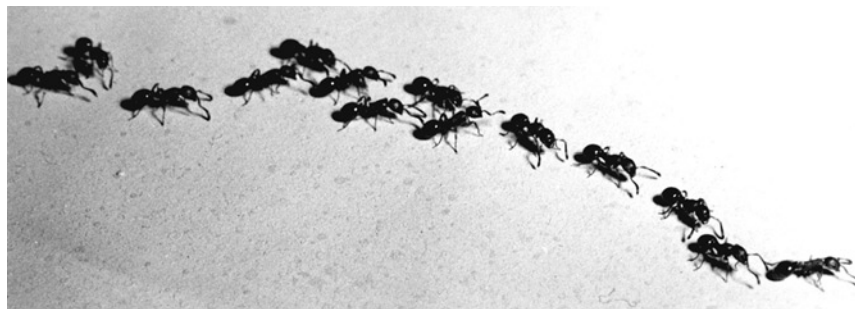


Figure 13.10 ■ Raid de pillage et recrutement de groupe. Si les raids de pillage chez les fourmis amazones ou les fourmis sanguines concernent des dizaines d'ouvrières esclavagistes, ils sont plus restreints chez des espèces comme *Epimyrma ravouxi*. L'ouvrière recruteuse se dirige vers le nid à piller en entraînant un petit peloton formé de fourmis esclavagistes et même de quelques fourmis esclaves. Il s'agit d'un recrutement de groupe nécessitant à la fois le dépôt d'une phéromone de piste par la fourmi de tête, mais aussi des stimulations tactiles entre les individus. © par A. Buschinger avec son autorisation. In Winter U., 1979 *b*. *Naturwissenschaften*, **66** : 581. © 1979 et autorisation de Springer-Verlag.



Figure 13.11 ■ Raid de pillage et recrutement par tandem running. Chez *Harpagoxenus sublaevis*, le recrutement vers un nid à piller se fait par tandem running. L'ouvrière esclavagiste de tête conduit vers la cible un congénère qu'elle a recruté. Ce recrutement par paire implique plusieurs allers-retours pour que le nombre des assaillants soit assez important. En attendant d'atteindre la masse critique, les esclavagistes font le siège du nid-hôte. © par A. Buschinger avec son autorisation.

nus utilisent leurs mandibules pour sectionner les appendices de leurs adversaires (Buschinger *et al.* 1980). Ils utilisent la même arme chimique (substance de propagande) que leur reine : le contenu de leur glande de Dufour sème la confusion chez les ouvrières de *Leptothorax* qui se battent entre elles (Buschinger, 1974 *b* ; Allies *et al.*, 1986). Il ne reste plus aux esclavagistes qu'à pénétrer dans le nid afin d'en chasser ou tuer les derniers habitants. Les nymphes sont alors emportées. Les *Chalepoxenus* préfèrent piquer l'adversaire au niveau des pièces buccales après l'avoir saisi avec leurs mandibules.

2.3.3.4. Recrutement par portage

Il s'agit encore d'un recrutement individuel, pratiqué par les représentants du genre *Rossomyrmex* dont on ne connaît que deux espèces. *R. proformicarum* se rencontre en Russie et au Kazakhstan, alors que *R. minuchae* forme une population réduite dans la Sierra Nevada espagnole. Ces fourmis sont des esclavagistes obligatoires. Le mieux connu, *R. minuchae*, asservit les ouvrières de *Proformica longiseta* (Ruano et Tinaut, 1999 ; Tinaut et Ruano, 1999). Les ouvrières de cet esclavagiste ne sortent jamais de leur nid, sauf pour effectuer des raids de pillage. Ces raids, au nombre de trois ou quatre par saison, se déroulent fin juillet – début août. Comme chez les fourmis amazones, ils commencent par la sortie d'une dizaine d'éclaireuses. Quand ces ouvrières ont trouvé un nid de l'espèce-hôte, elles reviennent vers leur société, excitent leurs compagnes et se saisissent chacune d'un congénère. L'ouvrière portée prend la position nymphale typique des Formicini (Hölldobler et Wilson, 1990). Ce transport par portage est identique chez *R. proformicarum*

(Arnoldi, 1932 ; Marikovsky, 1974). Le duo se rend ainsi à l'entrée du nid à piller, se désolidarise, les deux intervenants revenant vers leur nid d'origine. Chacun se livre alors à une nouvelle séance de portage si bien que le nombre des recrutées augmente selon une progression géométrique. Lorsqu'il y a 60 à 90 esclavagistes autour du nid de *P. longiseta*, ils pénètrent dans la société sans combat visible. La lutte doit être plus sévère dans le nid, puisque la reine résidante s'enfuit parfois. Les esclavagistes resteront chez leur victime 24 heures, avant de revenir dans leur colonie chargés de cocons, mais aussi de tout le couvain. Le nid pillé est donc totalement anéanti. Ce comportement, très différent de celui observé chez la fourmi amazone, laisse penser que les deux genres pourraient être plus éloignés phylogénétiquement qu'on ne l'a pensé. Cet éloignement a été confirmé par des études de phylogénie moléculaire (Hasegawa *et al.*, 2002).

2.3.4. Spécificité des ouvrières esclaves

Habituellement, dans les nids des fourmis esclavagistes obligatoires, toutes les ouvrières esclaves appartiennent à la même espèce. Pourtant, chaque espèce esclavagiste est susceptible d'asservir plusieurs espèces-cibles. Les fourmis amazones sont bien connues de ce point de vue. L'espèce européenne *Polyergus rufescens* est capable de réduire en esclavage diverses espèces appartenant au groupe *Formica fusca* (sous-genre *Serviformica*). Dobrzanski (1961) a ainsi trouvé dans des nids de *P. rufescens* des ouvrières asservies de *F. rufibarbis*, *cuni-cularia*, *glebaria* ou *cinerea*. Mais il est exceptionnel que l'on trouve deux espèces esclaves dans le même nid (Hölldobler et Wilson, 1990). De la même façon, la fourmi amazone américaine *P. lucidus* peut asservir les représentants de trois espèces, mais il n'y a jamais plus d'une espèce dans chaque nid (Godloe et Topoff 1987).

On connaît actuellement (Buschinger *et al.*, 1988) 10 espèces appartenant au genre *Chalepoxenus*, identifié pour la première fois par Le Masne (1970 *b*) comme étant un esclavagiste. Ces fourmis, comme les autres fourmis esclavagistes, possèdent plusieurs espèces-hôtes. Elles manifestent toutefois toujours une préférence pour l'une d'entre elles. Par exemple *C. kutteri*, que l'on trouve sur la côte méditerranéenne de l'Espagne à la France, est presque toujours associé à *Leptothorax* (sous-genre *Myrafant*) *massiliensis* : 77 fois sur 85 récoltes (Buschinger *et al.*, 1988). Mais il peut réduire aussi en esclavage *L. niger*, *L. exilis*, *L. specularis*, *L. rabaudi* et d'autres encore, tous ces *Leptothorax* appartenant au sous-genre *Myrafant*. Ce n'est que très rarement que l'on rencontre des esclaves appartenant à deux espèces différentes dans la même société de cette fourmi. Un autre *Chalepoxenus*, *C. muellerianus*, est connu pour asservir 12 espèces de

Leptothorax, mais en réalité son choix est beaucoup plus restreint. Sur 379 sociétés inventoriées, 73,6 p. 100 utilisaient *Leptothorax unifasciatus* comme seul esclave et 10 p. 100 fonctionnaient avec *Leptothorax (Temnothorax) recedens*. Seulement 3,4 p. 100 des sociétés comprenaient une population esclave mixte. Près du lac de Garde, toutes les colonies contenaient uniquement *L. unifasciatus* alors que *L. recedens* occupait les mêmes niches écologiques, avec une densité comparable (Buschinger *et al.*, 1988 ; Schumann et Buschinger, 1994).

Cette spécificité étroite contraste avec la flexibilité plus large manifestée par les esclavagistes facultatifs. Les nids de *Formica sanguinea* contiennent fréquemment deux espèces esclaves et parfois plus (Hölldobler et Wilson, 1990). *Harpagoxenus canadensis*, un autre esclavagiste facultatif, parasite deux espèces et dans certains biotopes, 22 p. 100 des nids asservissent les deux espèces simultanément (Heinze *et al.*, 1992 *b*). La flexibilité a d'ailleurs des limites. Il arrive parfois que les représentants de l'espèce esclave la mieux représentée agressent et expulsent ceux de la minorité. Les ouvrières esclaves ayant conservé un profil d'odeurs cuticulaires propre à leur espèce, on peut penser que celles appartenant à l'espèce la plus nombreuse considèrent les autres esclaves comme des individus étrangers à la société (Heinze *et al.*, 1994 *b*).

Plusieurs hypothèses peuvent rendre compte de cette fidélité plus ou moins forte à une espèce esclave (Buschinger, 1991 ; Schumann et Buschinger, 1991). La première concerne les espèces esclavagistes facultatives. L'éclectisme qu'elles manifestent dans le choix de leur esclave pourrait résulter de la disponibilité locale de l'hôte, le plus fréquent étant asservi plus souvent. On a déjà vu que ces fourmis manifestent une certaine souplesse comportementale dans leur mode de fondation, le degré de polygynie ou encore l'organisation des raids. Le choix de l'espèce esclave tiendrait compte du hasard des rencontres.

Plusieurs explications ont été avancées concernant les esclavagistes obligatoires. Certains auteurs ont mis en cause le comportement des ouvrières esclaves elles-mêmes. Pour Goodloe *et al.* (1987), les ouvrières pilieuses ramèneraient bien des nymphes de plusieurs espèces dans leur nid, mais les ouvrières esclaves détruiraient celles hétérospécifiques afin de favoriser leur propre espèce. Cette hypothèse semble confirmée chez l'esclavagiste européen *Harpagoxenus sublaevis* (Schumann et Buschinger (1991). Cette espèce est atypique puisque plus de la moitié des sociétés contiennent deux espèces esclaves, *Leptothorax acervorum* et *L. muscorum*. Mais si *L. muscorum* accepte les nymphes de *L. acervorum* ramenées à l'issue d'un raid, l'inverse n'est

pas vrai : les ouvrières de *L. acervorum* dévorent les nymphes de *L. muscorum*. La composition des nids dépend donc de l'espèce qui a permis à la reine d'*H. sublaevis* de réaliser sa fondation. S'il s'agit d'un nid de *L. muscorum*, quand plus tard les ouvrières esclavagistes rapporteront de leurs raids des nymphes de *L. acervorum*, ces dernières seront tolérées et seront à l'origine d'un nid possédant deux espèces esclaves. S'il s'agit d'un nid de *L. acervorum*, il restera monospécifique concernant l'espèce esclave.

D'autres explications mettent en avant des fondements théoriques plus solides. Le choix exercé par l'espèce esclavagiste peut reposer sur des mécanismes génétiques et/ou comportementaux. On sait que les fourmis sont très sensibles à des stimulations olfactives variées et « fixent » ces odeurs par un phénomène d'empreinte quand les stimulations sont disponibles, juste après l'émergence de la fourmi adulte (cf. chapitre 8). Quand on offre, dans des conditions de laboratoire, la possibilité à *Polyergus lucidus* d'effectuer des raids en direction de quatre espèces différentes de *Formica*, les esclavagistes choisissent de piller préférentiellement l'espèce déjà asservie. Il en est de même au moment de la fondation. Les jeunes reines préfèrent infiltrer un nid appartenant à l'espèce esclave présente dans le nid maternel (Goodloe et Sanwald, 1985 ; Goodloe *et al.*, 1987). La preuve expérimentale du rôle joué par l'apprentissage précoce à une espèce particulière a été apportée par Le Moli et Mori (1985, 1987 *a* et *b*). Ces auteurs sont partis de la constatation que les ouvrières âgées de la fourmi esclave *Formica cunicularia*, prélevées dans un nid pur, refusent de soigner les cocons de l'esclavagiste *Formica sanguinea*. Les résultats changent totalement lorsqu'on utilise des ouvrières de *F. cunicularia* fraîchement sorties de leur cocon. Pendant les deux premières semaines de leur vie adulte, ces toutes jeunes ouvrières sont élevées en présence de cocons de la fourmi sanguine. Le seizième jour, elles sont soumises à un test d'agression : elles sont mises en présence de cocons de leur propre espèce et de l'espèce esclavagiste, tués par le froid. Les jeunes ouvrières détruisent les cocons homospécifiques et conservent intacts ceux de la fourmi sanguine. Si ces mêmes jeunes ouvrières sont élevées sans aucun cocon pendant les 15 premiers jours de leur vie, elles détruiront tous les cocons qu'on leur présentera ultérieurement, qu'ils soient de leur propre espèce ou qu'ils appartiennent à la fourmi sanguine. C'est donc l'expérience précoce (Jaisson, 1980, 1985 *b*) qui est responsable du phénomène de la reconnaissance et des soins apportés aux cocons. C'est parce que les ouvrières de la fourmi esclave *F. cunicularia* éclosent dans l'environnement du couvain de la fourmi esclavagiste qu'elles soigneront ce dernier à la perfection, exactement comme s'il s'agissait du couvain de leur propre espèce. Ce mécanisme d'apprentissage précoce n'est possible que pendant les quelques jours

qui suivent l'émergence de l'adulte. Comme on l'a déjà vu au chapitre 8, la vie commune, ce que Jaisson (1985 b, 1993) appelle la *convivialité*, l'emporte sur la proximité génétique. On a là une explication rationnelle du phénomène de l'esclavagisme chez les fourmis, un comportement resté mystérieux pendant près de 2 siècles.

L'apprentissage précoce pourrait aussi être favorisé par les réactions des diverses espèces susceptibles d'être asservies. Ces réactions sont mesurées au cours de tests d'agressivité opposant des ouvrières de *Polyergus rufescens* à des ouvrières de trois esclaves potentiels : *F. gagates*, *F. rufibarbis* et *F. cunicularia* (Mori *et al.* 1994 b). Les combats entre l'esclavagiste et les représentants des deux premières espèces sont presque toujours violents, faisant intervenir des flexions du gastre et des morsures. Ceux qui opposent la fourmi amazone à son esclave habituel, *F. cunicularia*, font appel à de simples menaces ritualisées et se terminent habituellement par des antennations. On peut y voir l'origine d'une « tradition » conduisant les fourmis amazones à cibler *F. cunicularia* lors de leurs raids de pillage. L'apprentissage précoce amplifierait par la suite le choix et le rendrait plus rigide.

D'autres observations renforcent l'hypothèse du rôle joué par l'apprentissage précoce et la composante génétique. *Harpagoxenus canadensis* parasite fréquemment deux espèces du genre *Leptothorax* (sous-genre *Leptothorax*), l'une appelée *Leptothorax* sp. A, l'autre *Leptothorax* sp. B. Une troisième espèce du même sous-genre, *L. retractus*, bien que présente dans le biotope, est toujours négligée. La préférence pour le *Leptothorax* A ou B semble liée à leur densité dans le biotope considéré. Les reines fondatrices esclavagistes ont donc plus de chances de rencontrer l'une ou l'autre des espèces-hôtes. L'usurpation réussie, l'empreinte amplifiera le phénomène amenant chaque société à asservir l'espèce choisie par sa mère. Par contre, le fait que *L. retractus* ne soit jamais sélectionné montre l'existence d'une composante génétique dans le choix exercé par les fondatrices (Heinze *et al.*, 1992 b).

L'expérience décisive concernant le rôle joué par l'apprentissage précoce a été effectuée par Schumann et Buschinger (1994, 1995). Grâce à des artifices d'élevage, les auteurs disposent de femelles fraîchement fécondées de *Chalepoxenus muellerianus* élevées dans des sociétés contenant l'esclave habituellement sélectionné dans la nature (*Leptothorax unifasciatus*) ou dans des sociétés contenant un esclave moins apprécié, *Leptothorax (Temnothorax) recedens*. De plus, certaines femelles ont été élevées totalement dans ces élevages, alors que d'autres ont vécu leur vie larvaire dans un type de société et leur vie nymphale, jusqu'à l'émergence, dans l'autre type de société. Il apparaît

que les femelles élevées avec l'espèce esclave privilégiée recherchent pour fonder leur société un nid de *L. unifasciatus*, conformément à l'empreinte reçue. Celles qui sont élevées avec l'esclave moins apprécié se partagent à égalité entre les nids des deux esclaves. Ce choix partagé montre l'existence d'un mélange de facteurs liés à l'apprentissage précoce (elles ne refusent pas de s'infiltrer dans un nid de *T. recedens* conformément à l'empreinte reçue) et à l'aspect génétique (elles sont tout aussi attirées par *L. unifasciatus*, une espèce familière). D'autre part, les reines élevées pendant leur vie larvaire avec un des deux esclaves, et pendant leur nymphose avec l'autre esclave, sont plus hésitantes. L'empreinte larvaire est donc possible, mais elle reste moins efficace qu'une empreinte reçue pendant toute la durée du développement. Le même mélange de facteurs innés et relevant de l'expérience précoce préside au choix des ouvrières du *Chalepoxenus* lors de ses raids de pillage.

Pour conclure, il semble bien que les jeunes reines des fourmis esclavagistes apprennent les caractéristiques odorantes des esclaves dans le nid desquelles elles naissent. Lors de sa quête d'un nid à infiltrer, la jeune reine fécondée sélectionnera préférentiellement une société présentant les caractéristiques odorantes analogues à celles de sa société maternelle. Et les jeunes ouvrières esclavagistes seront sans doute familiarisées à l'odeur de la fourmi esclave. C'est tout naturellement qu'elles dirigeront leur raid, vers un nid de cette même espèce chaque fois que cela est possible. Il y a aussi de grandes chances pour que l'espèce-cible soit la plus accessible dans l'environnement de l'esclavagiste, ce qui renforce encore le choix. Toutefois, si les ouvrières esclavagistes échouent dans la localisation de l'espèce préférée, elles pourront toujours piller une espèce apparentée, présentant des caractéristiques phylogénétiques voisines de la première. C'est l'origine d'un nid comportant deux (ou plus) espèces esclaves, ce qui permettra un choix plus large lors d'un futur raid. Mais le choix par apprentissage précoce est aussi limité par un filtre inné. Si les *Chalepoxenus* peuvent asservir plusieurs espèces de *Leptothorax* appartenant au sous-genre *Myrafant*, et plus difficilement des espèces du sous-genre *Temnothorax*, ils ne s'attaquent jamais à d'autres *Leptothorax* du sous-genre *Leptothorax* plus éloignés phylogénétiquement. Aucune des 900 sociétés de divers *Chalepoxenus* recensées par Buschinger *et al.* (1988) n'avait capturé des représentants de ce sous-genre *Leptothorax*.

2.3.5. Relations olfactives entre les ouvrières esclavagistes et l'hôte

Avec leurs colonies mixtes naturelles, les sociétés d'esclavagistes se prêtent particulièrement bien aux

études relatives à la formation de l'odeur coloniale. On sait que dans les sociétés mixtes artificielles, par exemple celles réunissant des fourmis *Manica rubida* et *Formica selysi*, les représentants de chaque espèce acquièrent quelques-uns des hydrocarbures cuticulaires de l'autre espèce (Errard, 1984, 1994). Une première série de travaux montre que les ouvrières de l'esclavagiste pratiquent le camouflage chimique, exactement comme leur mère quand elle infiltre un nid. Ces ouvrières acquièrent les principaux hydrocarbures propres à leurs esclaves. Ce camouflage chimique a été vérifié chez *Harpagoxenus sublaevis* (Kaib *et al.* 1993), *Polyergus samurai* (Yamaoka, 1990) et *Polyergus breviceps* (Howard et Akre, 1995). L'esclavagiste calque son profil cuticulaire sur celui de l'esclave. Ce profil sera donc différent, selon par exemple que *Polyergus samurai* parasite une société de *Formica japonica* ou de *F. hayashi*. Si *Harpagoxenus sublaevis* asservit deux espèces en même temps, ses hydrocarbures seront un mélange de ceux qui sont trouvés sur *Leptothorax acervorum* et *Leptothorax muscorum* avec lesquels il vit (Heinze *et al.*, 1994 b).

La réalité pourrait être plus complexe. Bonavita-Cougourdan *et al.* (2004) ont montré que les *Polyergus* sont en fait parfaitement capables de synthétiser leurs propres hydrocarbures cuticulaires. Il est possible d'extraire des ouvrières de la fourmi esclavagiste de leur cocon de nymphose. Ces ouvrières nouveau-nées sont ensuite nourries « au biberon », à l'aide d'un pinceau imbibé de miel. La glande postpharyngienne de ces ouvrières, privées de tout contact avec des esclavagistes, contient les mêmes hydrocarbures que ceux que l'on trouve sur la cuticule. Ils ne peuvent provenir que d'une synthèse. Ces hydrocarbures ne sont pas spécifiques et se retrouvent tous, chez l'une ou l'autre des deux espèces de *Formica* (*F. cunicularia* et *F. rufibarbis*) susceptibles d'être réduites en esclavage (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1996, 1997). La cohabitation avec l'une ou l'autre des espèces esclaves ne modifie pas le profil qualitatif de l'esclavagiste. Il conserve les mêmes hydrocarbures. Par exemple, il continue à produire des alcènes, alors que ces hydrocarbures insaturés n'existent pas chez *F. rufibarbis*. Par contre, l'esclavagiste modifie quantitativement ceux qu'il partage avec son esclave, pour se rapprocher du profil de ce dernier. Ce processus se déroule dans les premiers jours qui suivent la sortie du cocon. L'esclave réagit pareillement mais à un degré moindre. Ces ajustements peuvent être reproduits expérimentalement en changeant la nature de l'espèce asservie. *Polyergus rufescens* est donc capable d'ajuster son profil cuticulaire selon l'environnement social dans lequel il vit, mais il n'y a pas homogénéisation qualitative totale des profils des cohabitants.

L'adoption du couvain de l'espèce esclavagiste montre aussi les limites de la ressemblance chimique. Les hydrocarbures cuticulaires des œufs de *Polyergus breviceps* présentent un profil différent de celui des œufs de deux espèces qu'il réduit en esclavage dans l'Arizona : *Formica gnava* et *F. occulta*. D'ailleurs, quand on présente au laboratoire des œufs de *P. breviceps* à des ouvrières des *Formica* issues de nids libres ou parasités, ces ouvrières les détruisent (Johnson *et al.*, 2005). Pourquoi sont-ils acceptés dans la nature alors que le pouvoir de discrimination des ouvrières des *Formica* est intact ? La présence de la reine esclavagiste (absente lors des expérimentations de laboratoire) a sans doute un effet déterminant. En mélangeant ses œufs aux œufs résiduels de la fourmi asservie lors de la phase d'usurpation, elle rend leur détection plus difficile (Ayasse et Paxon, 2002). Le coût engendré par les erreurs d'identification deviendrait prohibitif d'autant plus que les ouvrières esclaves sont évidemment dans l'incapacité d'ajouter au couvain des œufs de leur propre espèce. Dans ces conditions, les pressions de sélection ont amené les ouvrières esclaves à élever une progéniture étrangère (Johnson *et al.*, 2005). Le phénomène ressemble tout à fait à celui rencontré chez les oiseaux qui élèvent des couvées parasites.

2.4. Le parasitisme social permanent

Ce mode de vie, appelé aussi *inquilinisme*, renvoie à des espèces dont la caste ouvrière fortement réduite est inefficace, voire parfois totalement absente. Elles sont généralement représentées seulement par des sexués qui font élever leur couvain par une colonie-hôte. Les espèces inquilines vivent de façon permanente dans la société-hôte dont elles conservent le plus souvent la reine. Cette terminologie, proposée par Wilson (1971 a), Hölldobler et Wilson (1990), ou Buschinger (1990), implique que les fourmis inquilines représentent le stade terminal de l'évolution des parasites sociaux. Elle n'est pas suivie par tous les auteurs. Bourke et Franks (1991) réservent le terme d'inquilinisme aux espèces qui tolèrent la reine-hôte. Les autres, qui éliminent la reine-hôte, sont des parasites « meurtriers sans ouvrières ». L'inquilinisme, au sens de Wilson, est le groupe le plus important des parasites sociaux. La liste dressée par Hölldobler et Wilson (1990) comprend environ 80 espèces inquilines, 65 parasites sociaux temporaires, 55 esclavagistes et 10 espèces pratiquant la xénobiose. Comme pour l'esclavagisme, on remarquera qu'il est particulièrement bien représenté chez les Myrmicinae de la tribu des Leptothoracini.

2.4.1. Le syndrome de l'inquilinisme

Les parasites sociaux permanents sont tous dépendants de leur hôte, mais présentent des modifications qui rendent cette dépendance plus ou moins étroite. Leur

structure sociale est profondément bouleversée. Comme on va le voir, elle s'accompagne habituellement d'une réduction du polymorphisme avec disparition plus ou moins complète de la caste ouvrière et parfois même d'une réduction du dimorphisme sexuel (Le Masne, 1982). Les parasites sociaux ont tous acquis quelques-uns des 19 caractères physiques ou comportementaux qui constituent ce que Wilson (1971 *a*) et Hölldobler et Wilson (1990) appellent le *syndrome de l'inquilinisme*. C'est ainsi que l'on note une réduction de la taille des sexués (Douwes, 1990). Dans 18 des 19 espèces de parasites permanents dépourvus d'ouvrières étudiées par Nonacs et Tobin (1992), les reines sont plus petites, ou de même taille que les ouvrières de l'hôte. Pour ne prendre qu'un seul exemple, les cocons des reines de *Plagiolepis xene* mesurent en moyenne 1,35 mm, alors que ceux des reines et des ouvrières de leur hôte *P. pygmaea* atteignent respectivement 2,80 et 1,38 mm (Aron *et al.*, 1999 *b*). Cette miniaturisation joue sans doute un rôle dans l'évolution des fourmis inquilines, comme on le verra plus loin.

D'autres caractères, toujours en relation avec l'inquilinisme, ne concernent qu'une partie de ces fourmis. C'est le cas des myrmicines parasites qui possèdent toutes un pétiote et surtout un postpétiote épaissi. On peut y voir une défense contre les agressions de l'hôte qui pourrait s'en prendre à cette région, toujours fragile chez les fourmis (Heinze, 1995 *b*).

Beaucoup de fourmis inquilines montrent des modifications morphologiques allant de la simplification à la dégénérescence. Elles perdent fréquemment les ailes. Les vols nuptiaux sont rares et remplacés par des accouplements intranidiaux ou aux environs du nid. La dissémination est donc faible, ce qui fait des parasites inquilins des fourmis rares à distribution géographique fragmentée (Baroni Urbani, 1967). Les mâles sont souvent dépigmentés, leurs pièces génitales sont rejetées face ventrale comme chez *Plagiolepis xene* ; leur cuticule s'amincit et ils prennent une allure qualifiée de *pupoïde*. Les pièces buccales sont simplifiées à l'extrême avec une réduction des mandibules et une diminution du nombre des articles aux palpes. Les sexués deviennent totalement dépendants de leur hôte, car ils ne savent plus se nourrir eux-mêmes.

L'apparition de caractères dégénérés ne saurait être mieux démontrée que par la description des deux genres de fourmis inquilines sans doute les plus marqués par cette évolution. *Anergates atratulus* est un parasite sans ouvrières de *Tetramorium caespitum* dont l'habitat très fractionné, aussi bien en plaine qu'en altitude, est toutefois très étendu (Buschinger *et al.*, 2003 *b*). En Europe, on la trouve de la Finlande et la Suède jusqu'à la Sicile, en passant par l'Autriche, la Suisse, l'Angle-

terre, les Pays-Bas et la France. Elle se rencontre aussi en Amérique du Nord. La femelle est ailée. Après sa fécondation et son adoption par une société de *T. caespitum*, son abdomen gonfle de façon spectaculaire jusqu'à ressembler à un petit pois (*figure 13.12*). Ses mandibules et ses yeux sont réduits. Le mâle est aptère. Il est totalement dépigmenté, ce qui lui donne une couleur jaune sale. Il présente une allure pupoïde avec un abdomen recourbé par en dessous. Il se déplace avec lenteur. La maturité sexuelle, allant de pair avec une allure encore nymphale, évoque la néoténie. Pour Bourke et Franks (1995), cette acquisition précoce de la capacité reproductrice est le résultat d'une évolution favorisant l'accès le plus rapidement possible aux femelles dans le cadre de la compétition sexuelle.

Le stade ultime du parasitisme social est atteint par *Teletomyrmex schneideri*, un autre parasite sans ouvrières de *Tetramorium caespitum* ou de *T. impurum* (Kutter, 1950). Cette fourmi très rare n'a été trouvée que dans cinq biotopes d'altitude : la vallée de Saas Fee en Suisse, Briançon dans les Alpes et le lac de Fabrèges dans les Pyrénées, au Turkménistan et dans la Sierra Nevada espagnole. Pour cette dernière localité, il s'agit sans doute d'une deuxième espèce, *Teletomyrmex kutteri* (Tinaut, 1990). Les reines ailées à leur émergence ne mesurent que 2,5 mm et ont un comportement ectoparasite absolument unique chez les fourmis. Leur abdomen circulaire est concave par en



Figure 13.12 ■ La reine dégénérée d'*Anergates atratulus*. Cette fourmi inquiline sans ouvrières parasite des nids de *Tetramorium caespitum*. La reine-hôte est éliminée, ce qui limite la survie d'une telle myrmécobiose. Les reines des fourmis inquilines sont souvent attractives et tolérées par les ouvrières-hôtes. On pense qu'elles émettent des substances recherchées par les ouvrières du nid parasité. Cette reine d'*A. atratulus* est devenue physogastre. Elle est léchée par une ouvrière de *T. caespitum*. © par B. Schlick-Steiner et F. Steiner avec leur autorisation.

dessous. Elles peuvent ainsi se plaquer étroitement sur l'abdomen, parfois le thorax, de la reine-hôte sur laquelle elle vivent en se laissant transporter (figure 13.13). Cette position étrange est favorisée par l'existence de pattes aux tarsi élargis et aux griffes solides qui permettent à l'animal de se cramponner. On peut trouver jusqu'à huit parasites ainsi accrochés à leur support. Si on les sépare de leur porteur, elles s'efforcent d'y remonter et, à défaut, grimpent sur une ouvrière, une nymphe ou même une reine morte. C'est dans cette position qu'elles pondent leurs œufs, aussitôt emportés par les ouvrières-hôtes. Elles sont nourries par ces dernières et même nettoyées, puisqu'elles ont perdu l'organe tibio-tarsal de nettoyage présent chez toutes les fourmis et qui leur permet de garder dans un état de propreté indispensable leurs antennes (Kutter, 1950, 1969). Ces reines présentent d'autres signes de parasitisme et de dégénérescence (Stumper et Kutter, 1950 ; Brun, 1952 ; Gösswald, 1953). Les glandes labiales et post-pharyngiennes sont réduites et les glandes maxillaires et métapleurales manquent. Les téguments sont minces, si bien que l'abdomen n'a aucune difficulté à devenir physogastre. L'aiguillon et la glande à poison sont réduits. Les mandibules sont atrophiées. Le système nerveux lui-même est atrophié, avec un cerveau de petite taille et une dégénérescence des centres associatifs. Le long de la chaîne nerveuse, on note une fusion des ganglions. Par contre, ces fourmis possèdent un grand nombre de glandes unicellulaires localisées sous la cuticule du thorax, du pétiole et de l'abdomen. Elles sont associées à des poils et sécrètent sans doute un liquide attractif. Les mâles, minuscules, sont ailés et leurs pièces buccales réduites. Comme chez *Anergates*, ils sont pupoïdes. La cuticule est fine et dépigmentée, leur donnant une couleur grisâtre. Le pétiole et le post-pétiole sont épais, l'abdomen arqué par en dessous.

L'évolution des caractères qui forment le syndrome de l'inquilinisme est particulièrement bien documentée par l'examen de neuf espèces parasites appartenant toutes au genre *Pheidole* (Wilson, 1984 b). Lorsqu'un caractère est partagé par l'ensemble des espèces, on peut considérer qu'il est apparu précocement au cours de l'évolution. Quand ce trait est plus rare, l'existence de mâles pupoïdes par exemple, il s'agit d'un événement plus récent. Selon cette logique, l'évolution des inquilines s'est réalisée dans l'ordre suivant : la perte des ouvrières, la réduction de taille des sexués, la réduction des sculptures tégumentaires, le raccourcissement des segments antennaires, la réduction des mandibules et enfin l'apparition d'un habitus pupoïde chez les mâles.

2.4.2. Perte des ouvrières

La disparition de la caste des ouvrières est sans doute la modification la plus remarquable présentée par les

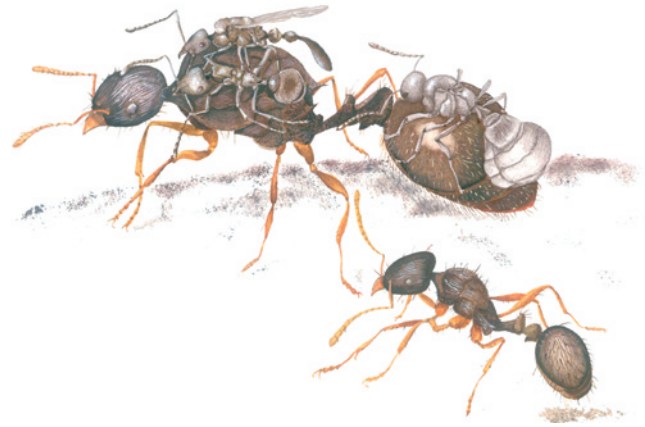


Figure 13.13 ■ *Le parasitisme social ultime.* Les fourmis parasites sociales permanentes ou fourmis inquilines sont des fourmis totalement dépendante d'un hôte pour leur alimentation et l'élevage de leur couvain. Elles vivent donc à l'intérieur d'une société-hôte dont elles conservent habituellement la ou les reines. *Teleutomyrmex schneideri* représente l'évolution ultime de ce parasitisme. L'espèce, dépourvue d'ouvrières, est un parasite de *Tetramorium caespitum*. Les reines vivent en ectoparasites sur le dos de la reine-hôte. Leur abdomen circulaire et concave leur permet de se plaquer étroitement contre leur support. Une des reines portées par le thorax est sans doute vierge, car encore ailée. Celle qui est sur l'abdomen est pondreuse. Son abdomen, qui a enflé sous la pression des ovaires, est devenu physogastre. Redessiné d'après W. Linsenmaier. In Kutter H., 1968. *Institut Grand-Ducal de Luxembourg. Section Sci. nat. Phys. Maths. Archives (Nouv. Sér.)*, **33** : 201–210.

fourmis inquilines. C'est chez une fourmi de Nouvelle-Guinée appartenant à la tribu des dacétines que l'on peut percevoir le début de la régression du rôle joué par les ouvrières chez les fourmis parasites. *Kyidris yaleogyna* a été trouvé dans des nids de son hôte *Strumigenys loriae* (Wilson et Brown, 1956). Les ouvrières du parasite sont nombreuses puisqu'elles dépassent le millier d'individus. Elles fourragent à l'extérieur du nid, mais échouent le plus souvent à capturer des proies. L'impression générale est que le comportement prédateur est régressé. De même, si elles manipulent le couvain, leur efficacité à le soigner semble faible ou nulle. Il ne fait pas de doute que les *Kyidris* sont incapables de survivre sans les soins des *Strumigenys*.

Acromyrmex insinuator est une autre fourmi inquiline qui parasite au Panama la fourmi champignonniste *Acromyrmex echinator*. Elle fait donc partie des quelques très rares fourmis parasites que l'on a identifiées en région tropicale. *A. insinuator* semble incapable de cultiver son champignon symbiote (Schultz *et al.*, 1998 ; Bekkevold et Boomsma, 2000). À la différence de *Pseudoatta argentina* (Gallardo, 1929) et *Pseu-*

doatta sp. (Delabie *et al.*, 1993), des parasites inquilins respectivement d'*Acromyrmex lundii* et d'*Acromyrmex rugosus*, *A. insinator* a conservé de nombreuses ouvrières. Il s'agit uniquement d'ouvrières *minor* dont le nombre réel est difficile à estimer car leur morphologie est absolument comparable à celle des ouvrières *minor* de son hôte. Seules des analyses génétiques permettent de différencier les deux espèces. L'existence d'ouvrières nombreuses, non modifiées, et l'occurrence d'un vol nuptial normal font penser qu'il s'agit d'une forme primitive de parasitisme.

Le cas de *Plagiolepis grassei* est remarquable. Cette fourmi parasite *Plagiolepis pygmaea* dans le sud de la France. Elle possède des ouvrières en nombre habituellement très faible, de l'unité à une ou deux dizaines (Le Masne, 1956 c ; Passera, 1967 b, 1968 b). Exceptionnellement ce chiffre peut atteindre 160 (Passera, 1977 c). Ces ouvrières, de petite taille, sont fortement gynécoïdes : présence d'ocelles, sclérites thoraciques plus ou moins développés comme dans la caste royale, présence de rudiments d'ailes (figure 13.14). Elles ont perdu toute fonction de nourrice. *P. pygmaea* possède un autre parasite inquilin, *P. xene* qui est totalement dépourvu d'ouvrières (Stumper et Kutter, 1952 ; Le Masne, 1956 c ; Passera, 1964). Les deux parasites peuvent se rencontrer dans le même nid-hôte (Le Masne, 1956 b). Un ensemble de mesures morphologiques font apparaître que *P. grassei* est intermédiaire entre l'hôte et le parasite inquilin sans ouvrières (figure 13.15). À ces caractères biométriques, il faut ajouter tout un cortège de traits de vie qui montrent le passage de la forme libre à la forme parasite ayant conservé quelques ouvrières, puis à la forme parasite dépourvue d'ouvrières : inhibition royale présente chez l'hôte et *P. grassei*, absente chez *P. xene* ; couvain hivernant présent chez l'hôte et *P. grassei* mais absent chez *P. xene* ; envol des sexués présent chez l'hôte et *P. grassei* mais absent chez *P. xene*. *P. grassei*, avec ses quelques ouvrières, représenterait donc une étape évolutive entre l'espèce-hôte et l'espèce inquilin sans ouvrières. Cette hypothèse a été confirmée par l'outil moléculaire (Trontti com. personnelle).

Les autres fourmis inquilines qui ont conservé des ouvrières représentent sans doute moins d'une dizaine d'espèces. Leurs ouvrières semblent totalement inactives. C'est le cas de *Pheidole inquilina*, parasite de *Pheidole pilifera*, qui possède encore à la fois quelques ouvrières *minor* et *major* (Wilson, 1984 b). Ou encore de *Camponotus universitatis* parasite de divers *Camponotus*, où il n'y a parfois qu'une seule ouvrière parasite par colonie (Tinaut *et al.*, 1992). En Angleterre et dans d'autres pays septentrionaux européens, *Myrmica hirsuta*, parasite de *Myrmica sabuleti*, n'est représentée que par des sexués. Au Danemark, Elmes (1994) a ce-

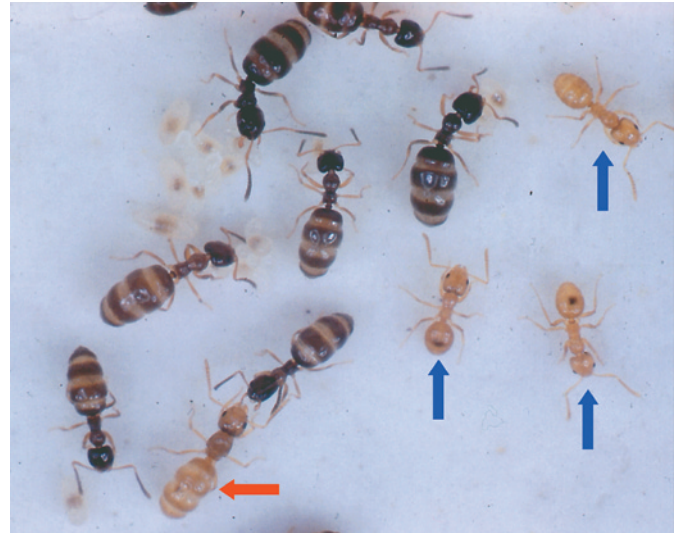


Figure 13.14 ■ Parasites permanents avec ouvrières. Quelques espèces de fourmis inquilines ont conservé une caste ouvrière représentée par de rares individus, inefficaces dans les soins aux larves. C'est le cas de *Plagiolepis grassei* dont la reine (marquée d'une flèche rouge), à peine plus grande que les ouvrières de l'hôte *Plagiolepis pygmaea*, s'apprête à recevoir un échange trophallactique. Trois ouvrières du parasite, plus petites que les ouvrières de *P. pygmaea*, sont marquées d'une flèche bleue. © par G. Le Masne avec son autorisation.

pendant trouvé de zéro à deux ouvrières de l'espèce parasite.

Sans remettre en cause le rôle vestigial et transitoire des ouvrières du parasite dans l'évolution des espèces inquilines (Hölldobler et Wilson, 1990 ; Nonacs et Tobin, 1992), il convient toutefois de ne pas le généraliser. On a dit plus haut que les ouvrières de la fourmi inquiline *Acromyrmex insinator*, qui parasite l'espèce champignoniste *Acromyrmex echinator*, sont nombreuses et nullement dégénérées. Il s'avère que leur rôle est crucial et non anecdotique. Elles favorisent la production des sexués de leur espèce aux dépens de ceux de la fourmi-hôte (Sumner *et al.*, 2003 a).

2.4.3. Inquilines sans ouvrières

Certains parasites permanents sans ouvrières sont des esclavagistes dégénérés (des *Epimyrma* par exemple). Leur cas a été examiné plus haut. Les lignes qui suivent sont consacrées aux véritables espèces inquilines, parvenues à ce stade du parasitisme après avoir perdu toutes leurs ouvrières, sans passer par l'esclavagisme.

Chez *Vollenhovia nipponica*, parasite de *V. emeryi*, les deux sexes sont ailés et doivent probablement essaimer. Les reines fécondées pénètrent dans les nids de l'hôte sans susciter l'hostilité des ouvrières qui les lèchent

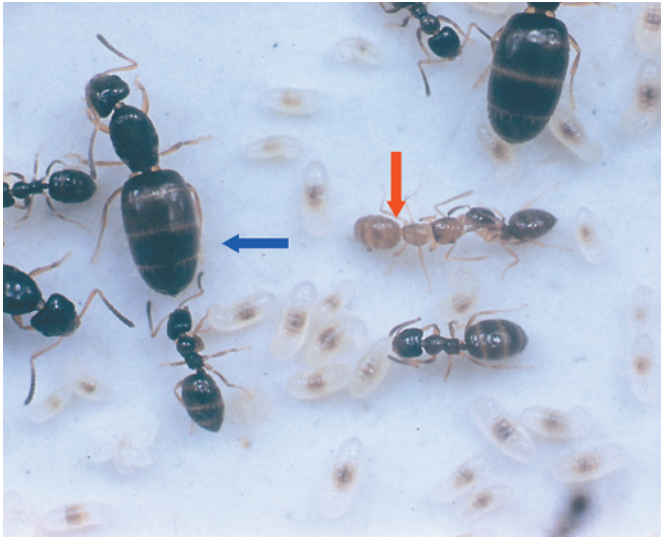


Figure 13.15 ■ Les fourmis inquilines sans ouvrières. De nombreuses fourmis parasites sociaux permanents, comme *Plagiolepis xene*, ont perdu la caste ouvrière. Les reines de ces parasites (flèche rouge) sont très souvent, comme ici, plus petites que les ouvrières de l'hôte et bien sûr que les reines de l'hôte *Plagiolepis pygmaea* (flèche bleue). Les reines du parasite dépendent totalement des ouvrières de la fourmi parasitée pour leur alimentation. La reine *P. xene* reçoit ici une régurgitation trophallactique. On remarquera aussi par comparaison avec la fig. 13.14 qu'il existe un gradient de taille chez les reines, depuis celle de *P. pygmaea* jusqu'à celle de *P. xene*. Par toute une série de caractères morphologiques et de traits de vie, l'espèce *P. grassei* est intermédiaire entre *P. pygmaea* et *P. xene*. C'est au cours de cette évolution que la caste ouvrière a été perdue. © par G. Le Masne avec son autorisation.

abondamment (Kinomura et Yamauchi, 1992). C'est sans doute cette facilité à infiltrer un nid-hôte qui autorise le vol nuptial, très rare chez les fourmis inquilines. Cette facilité est marquée par le pourcentage exceptionnel de nids parasités, qui atteint 57 p. 100 alors que le pourcentage des nids parasités chez les autres espèces est souvent voisin de 1 p. 100. Les deux sexes de *Pogonomyrmex colei* sont aussi ailés, mais le mâle ne décolle pas (Rissing, 1983 ; Johnson *et al.*, 1996). L'accouplement a donc lieu à l'entrée du nid, après quoi les reines s'envolent. Retombées sur le sol, elles cherchent une piste de fourrageage de leur hôte *Pogonomyrmex rugosus*. Elles suivent cette piste jusqu'au nid. Les ouvrières-hôtes sont agressives, tant sur la piste que dans le nid. De nombreuses reines parasites sont attaquées et ressortent du nid. Les deux sexes de la fourmi dégénérée *Teleutomyrmex schneideri* possèdent des ailes. L'accouplement a pourtant lieu dans le nid. Certaines reines se désaillent et restent dans le nid de naissance,

tandis que d'autres le quittent et cherchent un nid-hôte de *Tetramorium*. L'acceptation semble aisée, à condition que le nid de *Tetramorium caespitum* d'accueil provienne d'un biotope infesté (Stumper, 1951). Les reines et les mâles de *Doronomyrmex* (anciennement *Leptothorax*) *pacis* sont aussi ailés. L'accouplement a lieu à l'entrée du nid et, comme souvent chez les *Leptothoracini*, il implique l'usage d'un appel sexuel (Buschinger, 1972 *b* ; Heinze *et al.*, 1993 *b*). Il est tout à fait semblable à celui déjà décrit chez l'esclavagiste *Harpagoxenus sublaevis*. La femelle dresse son aiguillon et diffuse une phéromone sexuelle issue de sa glande à poison (figure 13.16). Les mâles sont attirés dans un rayon de quelques mètres.

Chez les autres fourmis inquilines, les ailes d'au moins un sexe sont réduites ou absentes. L'accouplement sera intranidal avec les mâles locaux ou se réalisera aux abords du nid. Au laboratoire, les reines gynormorphes ou intermorphes de *Leptothorax paraxenus* quittent ainsi leur nid et s'accouplent sans comportement particulier, avant d'errer dans l'aire de fourrageage à la recherche d'un nid de *Leptothorax canadensis* à infiltrer (Heinze et Alloway, 1991). L'accouplement intranidal, comme celui de *Plagiolepis xene* dont les reines sont ailées mais les mâles aptères (Passera, 1964 ; Aron *et al.*, 1999 *b*), s'effectue avec des mâles apparentés, ce qui a valu à ce comportement le nom d'*adelphogamie* (Kutter, 1952). La situation est semblable chez *Anergates atratulus*. L'accouplement entre reines ailées et mâles aptères a lieu dans le nid (Adlerz, 1886). Chez *Aporomyrmex ampeloni*, un parasite très voisin de *Plagiolepis xene*, mais qui parasite *Plagiolepis vindobonensis* en Europe Centrale, les deux sexes sont aptères rendant l'accouplement dans le nid obligatoire (Faber, 1969).

L'accouplement réalisé, la jeune reine inquiline doit trouver un nid-hôte et se faire accepter par les ouvrières résidentes. La localisation d'un nid d'accueil est sûrement très aléatoire, ce qui explique la rareté des nids parasités et leur localisation en des lieux très éloignés les uns des autres. *Plagiolepis xene* pourrait profiter de la dissémination par bouturage de la société à laquelle il appartient, pour s'établir avec la nouvelle entité à quelques dizaines de centimètres de l'ancienne (Passera, 1969 ; Passera *et al.*, 2001 *b*). On a cité plus haut la stratégie des jeunes reines de *Pogonomyrmex colei*, qui suivent une piste de fourrageage. La reine d'*Anergates atratulus* cherche activement un nid de son hôte, dans lequel elle pénètre sans rencontrer habituellement d'animosité de la part des ouvrières résidentes *Tetramorium caespitum*. Elle est d'ailleurs souvent portée à l'intérieur du nid par des ouvrières fourrageuses. Si elle est saisie un peu trop vigoureusement, elle feint la mort (Wheeler, 1910 *a*).



Figure 13.16 ■ Appel sexuel d'une fourmi inquiline. Comme souvent chez les parasites de la tribu des Leptothoracini, qu'ils soient esclavagistes ou inquilins, le comportement sexuel comprend un appel. Ici la reine ailée de *Doronomyrmex pacis*, parasite de *Leptothorax acervorum*, grimpe sur un support et dresse son abdomen en faisant saillir son aiguillon. Elle émet alors une phéromone issue de la glande à poison. Cette phéromone sexuelle attire les mâles situés dans un rayon de quelques mètres. © par A. Buschinger avec son autorisation. In Buschinger A., 1971. *Zool. Anz.*, **187** : 184–198.

L'infiltration dans le nid-cible constitue une autre difficulté majeure. Comme on l'a vu pour les fourmis esclavagistes, l'utilisation de moyens chimiques doit faire partie des stratégies utilisées, mais on ne dispose encore que de peu de données. L'infiltration la mieux connue est celle de la reine de *Doronomyrmex* (anciennement *Leptothorax*) *kutteri* (Allies *et al.*, 1986). Elle est semblable à celle pratiquée par l'esclavagiste *Harpagoxenus sublaevis*, ce qui ne surprendra pas puisque ces deux parasites infiltrent des nids de la même espèce, *Leptothorax acervorum*. La reine de *D. kutteri* émet par l'aiguillon une substance de propagande contenue dans sa glande de Dufour, dont elle barbouille les ouvrières-hôtes qu'elle rencontre. L'allomone brouille les signaux de reconnaissance utilisés par les

ouvrières du nid d'accueil. Ces ouvrières totalement perturbées se battent entre elles, ce dont profite sans doute la reine inquiline pour s'infiltrer. On peut reproduire le phénomène expérimentalement, en badigeonnant une ouvrière avec un extrait de la volumineuse glande de Dufour d'une reine de *D. kutteri*. Bien que l'introduction expérimentale d'une reine inquiline dans un nid-hôte est généralement suivie de sa mise à mort, la substance de propagande joue certainement un rôle déterminant. On connaît un deuxième *Doronomyrmex*, *D. pacis*, parasite du même *L. acervorum*. Lui aussi possède une glande de Dufour hypertrophiée, ce qui fait penser qu'il utilise le même stratagème pour pénétrer dans le nid (Buschinger, 1974 *b*). Ainsi trois fourmis parasites du même *Leptothorax*, un esclavagiste (*Harpagoxenus sublaevis*) et deux inquilines (*D. kutteri* et *D. pacis*) utilisent la même arme chimique pour infiltrer un nid-hôte.

Le camouflage chimique obtenu en acquérant l'odeur du nid est sans doute lui aussi employé, mais on manque de données expérimentales. Le comportement de *Teleutomyrmex schneideri* tel qu'il a été observé par Stumper (1950) et Gösswald (1953) pourrait s'y rapporter. Ces auteurs ont noté qu'en se frottant à la cuticule de la reine-hôte *Tetramorium caespitum*, la reine parasite semble calmer l'agressivité des ouvrières. Elle pourrait au cours de ce comportement s'imprégner des sécrétions odorantes de la reine-hôte. L'existence d'un camouflage chimique a été démontrée chez *Doronomyrmex kutteri*, parasite permanent de *Leptothorax acervorum* (Franks *et al.*, 1990 *a*). L'analyse des substances épicuticulaires portées par la reine inquiline montre qu'elles sont identiques à celles des femelles (reines et ouvrières) résidentes. On retrouve les mêmes 24 produits, mais au niveau quantitatif, la ressemblance est meilleure pour les acides gras identifiés que pour les hydrocarbures. C'est donc vraisemblablement la similitude des acides gras qui est responsable de l'acceptation de la reine parasite. Cette femelle lèche avec assiduité la reine-hôte et les ouvrières résidentes, ce qui doit favoriser l'homogénéisation des acides gras. La stratégie est identique à celle déjà vue chez la fourmi xénobionte *Formicoxenus provancheri* et chez plusieurs reines parasites temporaires.

2.4.4. Élimination de la reine-hôte

Il est assez rare que les reines des espèces inquilines éliminent la femelle de leur nid d'accueil, une pratique obligatoire chez les parasites sociaux temporaires et les fourmis esclavagistes. On connaît toutefois plusieurs cas de ce que Faber (1969) a appelé des « *Meuchelparasiten* » ou parasites meurtriers. La technique utilisée par *Doronomyrmex* (anciennement *Leptothorax*) *goesswaldi* est très particulière (Buschinger et Klump, 1988).

Les reines parasites, fécondées à l'automne, pénètrent parfois à plusieurs dans un nid de *Leptothorax acervorum*. Elles s'y dissimulent dans un recoin et passent à l'action au printemps suivant. La reine parasite attaque à de nombreuses reprises la reine-hôte, en coupant ses antennes au milieu du scape. Cette activité agressive dure assez longtemps et s'achève par la section des pattes. La reine ainsi mutilée est incapable de se déplacer et de solliciter des trophallaxies. Elle meurt au bout de 2 à 4 semaines. Cette longue agonie est à rapprocher de celle des victimes des *Epimyрма*, qui sont étranglées pendant plusieurs semaines. Quand l'invasion a été le fait de plusieurs reines, des combats opposent les reines parasites entre elles, si bien qu'une seule de ces dernières survit. Bien que privées de leurs reines, les sociétés de *L. acervorum* survivent 3 à 4 ans. Les larves, présentes au moment de l'infiltration, mettent pour certaines plus de 2 ans à se développer, ce qui est commun chez les *Leptothorax*. Le renouvellement des ouvrières-hôtes est donc suffisant pour assurer l'élevage des sexués du parasite.

Anergates atratulus, toujours trouvée sans reine-hôte, doit elle aussi se débarrasser de la sienne (Wheeler, 1910 a). L'adoption des femelles parasites s'effectue après l'exécution de la reine rivale par ses propres ouvrières (Stumper, 1950). D'autres espèces inquilines procèdent également à l'élimination de la reine-hôte. *Leptothorax wilsoni* au Canada tue la sienne (*Leptothorax* sp. B) d'un coup d'aiguillon (Heinze, 1989 ; Buschinger et Schumann, 1994).

Si l'on prend en compte l'ensemble des fourmis parasites, quatre techniques d'élimination de la reine-hôte sont utilisées. Les *Bothriomyrmex* (parasites temporaires) décapitent la leur, une opération qui dure plusieurs semaines. Les espèces esclavagistes du genre *Epimyрма* et les parasites temporaires du genre *Lasius* mettent aussi plusieurs semaines à éliminer la reine-hôte par étranglement. L'assassinat est plus rapide chez les esclavagistes *Polyergus*, qui transpercent la tête de la reine de la société infiltrée ainsi que chez les inquilines *Leptothorax*, qui utilisent leur aiguillon. Si l'élimination de la reine parasitée s'impose pour les parasites temporaires et les esclavagistes, la valeur adaptative de ce comportement meurtrier échappe pour les parasites inquilins. Il n'est pas le fruit d'une évolution commune, puisqu'il est présent chez *Doronomyrmex goesswaldi*, mais pas chez *D. pacis* et *D. kutteri*, alors même que ces trois espèces inquilines ont pour cible le même *Leptothorax acervorum*.

Les comparaisons entre les différentes espèces appartenant toutes à la tribu des Leptothoracini font apparaître aussi un parallèle étonnant entre deux *Leptothorax*. L'un, *Leptothorax* sp. B (sans doute *L. canadensis*), ap-

partient à la faune nord-américaine, l'autre, *Leptothorax acervorum*, appartient à la faune européenne (Buschinger et Schumann, 1994). Cette dernière fourmi est l'hôte d'un esclavagiste (*Harpagoxenus sublaevis*), de deux inquilines sans ouvrières qui tolèrent la reine-hôte (*Doronomyrmex pacis* et *D. kutteri*) et d'une inquiline meurtrière de la reine-hôte (*D. goesswaldi*). D'une manière symétrique, l'espèce américaine est l'hôte d'un esclavagiste (*Harpagoxenus canadensis*), de deux inquilines tolérant la reine-hôte (*Leptothorax faberi* et *L. paraxenus*) et d'une inquiline meurtrière (*L. wilsoni*).

2.5. Impact du parasitisme sur les espèces-hôtes

Quand les fourmis parasites sont des meurtrières, que ce soit lors du parasitisme temporaire ou du parasitisme permanent (inquilinisme), la colonie attaquée est vouée à l'extinction avec la mort de ses dernières ouvrières, puisque cette caste n'est pas renouvelée. Tant pour la survie de l'espèce parasite que pour celle parasitée, il importe que les attaques se produisent uniquement dans des biotopes bien fournis en hôtes, surtout si le parasite dissémine à pied. C'est habituellement le cas. Buschinger (1989) fait remarquer que les sites à haute densité en espèces-hôtes sont sûrement d'excellente qualité et donc très attractifs. Les femelles essaimantes des localités voisines, où la densité des fourmilières est moins forte car les ressources y sont restreintes, seraient attirées par les biotopes de qualité et viendraient les recoloniser et les repeupler en espèces-hôtes, qui seront disponibles pour les parasites locaux.

L'impact des fourmis esclavagistes est double. D'une part, il fait disparaître totalement les sociétés-cibles quand la reine esclavagiste exécute la reine résidante. D'autre part, plus tard, les sociétés pillées seront victimes de prélèvements répétés. Forel (1874) a comptabilisé 40 000 cocons ou larves prélevés dans un même nid de *Formica* par une société de *Polyergus* au cours d'une seule saison ! On a déjà signalé que des espèces comme *Harpagoxenus sublaevis* ou *Rossomyrmex minuchae* détruisent totalement le nid qu'elles pillent. *Leptothorax duloticus* tue au moins 75 p. 100 des ouvrières de *L. ambiguus* des nids pillés. Ces esclavagistes peuvent aussi déménager et installer leur propre nid dans celui qu'elles viennent de ravager (Alloway, 1979). Dans d'autres situations, les fourmis attaquées parviennent à fuir avec le couvain épargné et s'installent dans un nid voisin. C'est ce que font dans un tiers des cas les ouvrières des nids de *Leptothorax longispinosus* attaqués par *Protomognathus* (anciennement *Harpagoxenus*) *americanus* (Alloway, 1990). La pression exercée par les esclavagistes et ses conséquences sur la fitness des espèces-cibles est donc variable, ce qui conduit à poser deux questions : quel est l'impact

réel des esclavagistes sur leurs fourmis-cibles et les fourmis-cibles sont-elles en mesure d'élaborer des stratégies de défense ?

L'étude des interactions dans des conditions naturelles entre esclavagistes et esclaves a été rendue possible par l'utilisation de marqueurs microsatellites (Foitzik et Herbers, 2001 *b* ; Herbers et Foitzik, 2002). Cette technique a montré que les sociétés de *Protomognathus (Harpagoxenus) americanus* contiennent des esclaves faiblement apparentées entre elles, ce qui dénote leur origine plurielle. On a pu estimer ainsi que chaque nid d'esclavagiste accomplit une moyenne de six raids par an. Compte tenu de la densité de la fourmi-cible (*Leptothorax longispinosus*) dans le biotope considéré, ces auteurs estiment qu'un nid sur deux est pillé au cours d'une saison. Il en résulte que les nids de *L. longispinosus* contiennent moins d'ouvrières dans les régions où abonde l'esclavagiste que dans les régions où il est plus rare. Les *Leptothorax* souffrent donc du voisinage de l'esclavagiste, ne parvenant pas à constituer des sociétés bien peuplées, capables de produire de nombreux sexués.

Les relations dans ce couple parasite – hôte font d'ailleurs apparaître des adaptations réciproques, signes d'une coévolution impliquant une perpétuelle *course aux armements* (Foitzik *et al.*, 2001). Dans l'État de New York, où les *Protomognathus* sont nombreux, ils postent toujours un gardien à l'entrée du nid pillé afin que les *Leptothorax* ne puissent s'enfuir en sauvant leurs nymphes. Dans l'État de Virginie, ils sont moins nombreux et exercent une pression moins forte. Les esclavagistes ne mettent en place un gardien qu'une fois sur deux, si bien que les *Leptothorax* parviennent à sauver plus de couvain. En réaction à la menace bien plus forte de l'esclavagiste dans l'État de New York, la fourmi-cible a évolué pour mieux résister : elles tue plus d'assaillants que dans l'État de Virginie. De même, la coévolution peut s'exercer localement pour aboutir à un traitement différent des espèces-cibles. Dans l'État du Vermont, les populations de la fourmi-cible privilégiée, *Leptothorax longispinosus*, déclinent depuis une vingtaine d'années sans que la pression de l'esclavagiste puisse être mise en cause (Herbers et Foitzik, 2002). En réaction, la fourmi esclavagiste manifeste une stratégie de prudence, en limitant non pas la fréquence des raids, mais leur violence. Si une société de l'esclavagiste effectue en moyenne 2,7 raids par an en direction de *L. longispinosus*, elle ne détruit que deux nids sur trois attaqués. Dans l'État de New York, il est exceptionnel que les nids pillés survivent (Foitzik et Herbers, 2001 *b*). Par contre, les attaques de l'esclavagiste contre une deuxième fourmi-cible, *L. ambiguus*, sont bien plus violentes. Cette espèce étant plus rare dans le Vermont, chaque nid de l'esclavagiste ne

conduit que 1,7 raid en moyenne par an contre elle. Mais la violence de l'attaque est telle, que le nid pillé est toujours anéanti. La survie d'un nid de *L. ambiguus* ne semble pas pouvoir dépasser 4 ans (Blatrix et Herbers, 2003).

Un autre exemple de course aux armements est offert par l'observation du couple *Harpagoxenus sublaevis* – *Leptothorax acervorum* (Foitzik *et al.*, 2003 *a*). On sait que l'esclavagiste émet une substance de propagande qui incite les ouvrières *Leptothorax* à se battre entre elles, ce dont profite l'esclavagiste pour pénétrer dans le nid-cible (cf. plus haut). L'allomone est toujours plus efficace quand elle agit sur la fourmi originaire du même biotope que l'assaillant. Ainsi, les *Harpagoxenus* de Russie manipulent mieux le *Leptothorax acervorum* local que celui originaire d'Allemagne et vice-versa. De son côté, la fourmi attaquée se défend moins bien (moins de piqûres) contre un esclavagiste allopatrique que contre un esclavagiste sympatrique. Il y a adaptation locale du parasite qui, de ce point de vue, dirige donc la course aux armements. Le *Leptothorax* semble capable de prendre des contre-mesures. Par exemple en Allemagne, ses populations sont majoritairement monogynes. Or, les sociétés monogynes se défendent mieux que les sociétés polygynes : elles tuent davantage d'assaillants. Sans doute cela vient-il du fait que les sociétés monogynes ont une odeur plus homogène que leurs homologues polygynes. La monogynie peut alors être considérée comme une forme de résistance développée au cours de l'évolution. Il n'est pas sans intérêt de remarquer que les populations anglaises de *Leptothorax acervorum* comprennent un fort pourcentage de sociétés polygynes, alors que la fourmi esclavagiste est totalement absente de ce pays. Mais la monogynie plus fréquente dans les pays contaminés par l'*Harpagoxenus* peut aussi être la conséquence d'une faiblesse des nids constamment pillés, et dès lors incapables d'élever de nombreux sexués dont certains pourraient, en restant sur place, augmenter le degré de polygynie. Le problème de la coévolution et de la course aux armements, bien connu chez d'autres organismes comme les coucous par exemple (Davies *et al.*, 1989), gagnerait à bénéficier de davantage d'analyses expérimentales chez les fourmis.

La vigueur de l'attaque des esclavagistes et les possibilités de défense des espèces pillées dépendent sans doute aussi de l'ancienneté de la relation. *Protomognathus americanus* est considéré comme un esclavagiste particulièrement évolué. Si, comme on l'a vu plus haut, il affaiblit considérablement les colonies de sa cible *Leptothorax longispinosus* en prélevant de nombreuses nymphes, il n'anéantit la société pillée que si ses populations sont abondantes dans le biotope considéré. On peut penser que *P. americanus* est un esclavagiste

« prudent » soucieux de bien gérer sa source d'esclaves (Hare et Alloway, 2001). Au contraire, *Leptothorax duloticus* est un esclavagiste dont les mœurs sont considérées comme plus récentes. Ses attaques contre *L. longispinosus* sont beaucoup plus brutales et dévastatrices, si bien que les sociétés de la fourmi esclave disparaissent en grand nombre. Il semble ainsi que les espèces esclavagistes les plus évoluées se montrent plus habiles dans la gestion du stock des espèces qu'elles asservissent, que des esclavagistes plus récents et donc moins évolués.

Les espèces inquilines meurtrières font disparaître très vite la société qu'elles ont investie. Quand la reine-hôte est tolérée, les conséquences devraient être moins dramatiques. Toutefois, l'élevage du parasite est sûrement coûteux et dommageable à la société-hôte. C'est pourquoi les colonies de *Tetramorium* infestées par *Teleutoxymyrmex schneideri* sont toujours plus petites que les sociétés saines (Gösswald, 1953). Il en est de même pour les colonies de l'espèce polygyne *Solenopsis richteri* parasitées par l'inquiline sans ouvrières *Solenopsis* (anciennement *Labouchera*) *daguerrei* (Calcaterra *et al.*, 1999). Les sociétés parasitées sont moins nombreuses, moins peuplées, contiennent moins de reines-hôtes et produisent du couvain sexué plus tardivement. *Acromyrmex insinuator* est, comme nous l'avons vu, une fourmi inquiline qui a conservé de très nombreuses ouvrières et qui tolère les reines de son hôte polygyne *Acromyrmex echinator*. Sa nuisance est totale car sa présence empêche la production par l'hôte d'ouvrières *media* et *major*, qui participent aux tâches de fourrage. Faute d'être approvisionné en végétaux, le champignon décline conduisant la société mixte à sa perte (Bekkevold et Boomsma, 2000).

Les dommages infligés à l'espèce-hôte peuvent être plus discrets. Au laboratoire, les reines de *Doronomyrmex kutteri* mangent les œufs pondus par la reine-hôte *Leptothorax kutteri* (Franks *et al.*, 1990 *a*). Les reines-hôtes peuvent toutefois éviter cette oophagie comme cela a été démontré chez *Plagiolepis pygmaea*, parasité par l'inquiline sans ouvrières *P. xene* (Passera *et al.*, 2001 *b*). Au laboratoire, les reines du parasite dévorent tous les œufs de leur hôte auxquels elles ont accès. Pourtant, dans la nature, les sociétés des colonies parasitées ou libres produisent la même quantité de cocons de *P. pygmaea*. La raison en est simple. Les fourmilières naturelles sont polydomiques, ce qui permet aux reines de l'hôte de se rassembler pendant la saison de ponte dans des nids vides de reines du parasite. Par contre en hiver, la cohabitation des deux types de femelles est parfaite. Un phénomène analogue se produit peut-être chez *Myrmecia inquilina* qui parasite *M. vindex*. Au laboratoire, tous les œufs de la fourmi-hôte sont dévorés si bien qu'il n'apparaît plus d'ouvrières

M. vindex. Dans la nature, les nids parasités produisent des ouvrières, ce qui laisse supposer que les reines-hôtes parviennent à protéger leurs œufs par un moyen que l'on ignore (Haskins et Haskins, 1964).

Quand la société-hôte est vouée à l'extinction, que ce soit par élimination de sa reine ou par affaiblissement progressif, les espèces parasites doivent faire élever leurs descendants sexués au plus vite, avant la disparition des ouvrières-hôtes qui ne seront pas remplacées. On observe alors un changement fondamental de la phénologie de l'espèce parasite. Alors que les espèces libres pratiquent l'*itéroparité*, c'est-à-dire élèvent leurs sexués de manière répétée tout au long de la vie de la société, les espèces parasites passent à la *semelparité* : elles n'élèvent qu'un seul cycle, rarement deux, de sexués. C'est le cas des esclavagistes dégénérés, *Epiomyrma corsica* et *E. adlerzi*, qui tuent la reine du nid d'accueil. Leur couvain est élevé dans l'année, sans passer par une hibernation qui est la règle chez les espèces libres du genre *Leptothorax* (Buschinger, 1989). On retrouvera le même phénomène chez les inquilines sans ouvrières, comme *Plagiolepis xene*, dont l'espèce-hôte *P. pygmaea* élève toujours ses sexués à partir du couvain hivernant (Passera, 1969). Le cas le plus spectaculaire est celui d'*Acromyrmex insinuator* qui parasite et conduit à sa disparition l'espèce champignon-niste *A. echinator* qui l'héberge. Au moins au laboratoire, elle fait élever dans l'année sa génération de sexués en épuisant totalement les réserves en champignon du nid d'accueil, lequel meurt alors rapidement (Bekkevold et Boomsma, 2000).

2.6. Miniaturisation et facteurs proximaux

Avant de s'interroger sur les mécanismes évolutifs ayant conduit à la différenciation d'espèces vivant en parasites, on peut se demander par quels moyens une fourmi parasite parvient à tromper une fourmi-hôte en lui faisant élever des larves qui ne sont pas les siennes. La taille réduite des fourmis parasites fait partie du syndrome de l'inquilinisme. Elle a donné lieu à une hypothèse originale proposée par Bourke et Franks (1991) et Nonacs et Tobin (1992). Les sexués du parasite, plus petits souvent que les ouvrières de leur hôte, n'exigent pas plus de nourriture pour effectuer leur développement larvaire que les ouvrières résidentes. Cette miniaturisation serait un moyen de tromper les ouvrières nourrices. On a vu en effet au chapitre 4 que les ouvrières des espèces libres empêchent la sexualisation du couvain, en dehors de la période de reproduction, en attaquant et éliminant les larves qui deviennent plus grandes que la limite supérieure d'une larve ouvrière. La théorie de la miniaturisation postule que c'est parce que les larves du parasite restent en dessous d'une taille critique et qu'elles échappent ainsi à la vigilance

des ouvrières de l'hôte, qu'elles peuvent se développer en sexués. Cette situation pourrait se réaliser chez l'inquilin *Plagiolepis xene*, un parasite de *Plagiolepis pygmaea*. Les ouvrières résidentes élèvent sans difficulté les sexués du parasite, alors qu'au même moment elles éliminent les larves mâles de leur propre espèce, plus grandes que celles des deux sexes du parasite (Aron *et al.*, 1999 *b*). La taille n'est pourtant pas un signal suffisant. En effet, en dehors de la saison de la reproduction, les ouvrières de *P. pygmaea* éliminent les larves mâles de leur propre espèce alors même qu'elles n'ont pas atteint la taille maximale des larves ouvrières. On peut alors penser que si les larves du parasite ne sont pas détectées, c'est en raison d'un mimétisme ou d'un camouflage chimique avec les larves de l'hôte. La miniaturisation ne serait qu'un phénomène secondaire offrant un moyen supplémentaire d'échapper à la reconnaissance des ouvrières résidentes (Aron *et al.*, 2004).

2.7. Évolution du parasitisme social

L'origine et l'évolution des fourmis parasites est un domaine très controversé, en pleine évolution du fait de l'irruption des techniques moléculaires qui permettent d'analyser finement les relations entre les diverses espèces impliquées.

2.7.1. La règle d'Emery et ses conséquences

Un examen morphologique superficiel des parasites sociaux et de leurs hôtes fait apparaître immédiatement une forte ressemblance entre les deux catégories d'individus. Cette ressemblance a conduit Emery (1909) à postuler que les fourmis esclavagistes et les fourmis parasites, aussi bien temporaires que permanentes (les inquilines), ont toutes pour origine une forme étroitement apparentée qui leur sert d'esclave ou d'espèce-hôte. C'est ce que Le Masne (1956 *c*) a proposé d'appeler la *règle d'Emery*. On doit toutefois distinguer deux interprétations de la règle d'Emery (Ward, 1989 ; Bourke et Franks, 1991). Dans son acception *stricte*, le parasite doit être plus proche phylogénétiquement de son hôte qu'il ne l'est de n'importe quelle autre espèce libre. Dans son acception *lâche*, hôte et parasite sont simplement apparentés. Les ressemblances morphologiques ne sont pas suffisantes pour trancher entre les deux conceptions, car elles pourraient résulter de convergences et non de l'existence d'un ancêtre commun. Seul l'examen phylogénétique, surtout quand il repose sur l'analyse des enzymes ou des ADN, permet de choisir entre les deux interprétations.

Les deux formes de la règle d'Emery conduisent à des modèles de spéciation différents. Si l'apparement entre espèce parasite et espèce-hôte est lâche, la spéciation est plutôt de type *interspécifique*. Cette hypothèse

postule que le parasitisme se produit quand une espèce libre devient parasite d'une autre espèce libre. On invoque alors la spéciation « classique » de type allopatrique ou géographique. Par exemple, une espèce éclate en deux espèces-sœurs séparées géographiquement. C'est à l'occasion d'un regroupement géographique secondaire que l'une des deux espèces évolue en parasite de l'autre. Le modèle interspécifique est défendu par Wilson (1971 *a*) et Hölldobler et Wilson (1990). Si l'apparement entre l'hôte et son parasite obéit strictement à la règle d'Emery, la spéciation a toutes les chances d'avoir pour origine l'*intraspécificité*. Dans ce cas, la spéciation d'une espèce inquiline se réalise à partir du stock même de l'espèce, qui sera donc l'espèce-hôte. La spéciation est alors sympatrique, à l'intérieur d'une même population (Buschinger, 1970, 1990 ; Baroni Urbani, 1979 ; Bourke et Franks, 1991). L'hypothèse intraspécifique peut trouver aussi son origine dans une spéciation allopatrique. Il suffit pour cela qu'une des deux espèces-sœurs, séparées, manifeste plus de penchants vers le parasitisme que l'autre. Lorsqu'elles sont à nouveau réunies, la première deviendra parasite de la seconde (Starr, 1979 ; Lowe *et al.*, 2002).

L'intraspécificité semble, *a priori*, propice à la réalisation de la relation intime hôte – parasite. Certains caractères qui leur sont communs, comme le régime alimentaire ou le système de communication, doivent faciliter la rencontre. Plus les deux espèces seront proches phylogénétiquement, plus elles partageront de caractères et plus l'exploitation de l'une par l'autre sera rendue possible. Il ne faut toutefois pas exagérer les contraintes phylogénétiques (Bourke et Franks, 1991). On a vu que les esclavagistes peuvent asservir deux, voire trois espèces différentes. Mieux encore : les myrmécophiles (cf. chapitre 14) comme les chenilles de Lycaenidae ou les larves des coléoptères *Atemeles* ont une intimité avec les fourmis aussi forte que celle manifestée par les fourmis inquilines. Enfin, il est aisé de créer des sociétés mixtes artificielles (Errard, 1984, 1986 *b*) (cf. chapitre 8). Dans le cas de l'hypothèse interspécifique, la compatibilité biologique est sûrement plus difficile à obtenir, puisque les espèces sont restées éloignées longtemps l'une de l'autre. Mais elle n'est pas impossible.

Une des difficultés à laquelle pourrait se heurter l'hypothèse intraspécifique est la réalisation de l'isolement reproductif, facile à expliquer dans la spéciation allopatrique par la séparation géographique. Bourke et Franks (1991) proposent un modèle qui repose sur l'existence fréquente de la polygynie chez les fourmis. La petite taille des fourmis parasites serait à l'origine d'un comportement sexuel différent. Le polymorphisme, avec apparition de petites reines (microgynes), pourrait conduire à la mise en place d'un isolement reproductif.

On peut imaginer que ces reines s'accouplent à un moment différent de celui des reines de grande taille. On sait par exemple que le parasite inquilin *Plagiolepis grassei* produit ses sexués avant ses rares ouvrières, alors que l'hôte *P. pygmaea* produit les siens après l'élevage des ouvrières (Le Masne 1956 c ; Passera 1968 b). L'isolement sexuel pourrait aussi résulter d'une ségrégation spatiale lors de l'accouplement. Là encore, la petite taille de reines polymorphiques n'est pas un élément favorable à la participation à des vols nuptiaux lointains. Ces sexués préfèrent pratiquer l'accouplement intranidal ou proche du nid. Nous avons vu que c'était effectivement le cas de nombreuses espèces inquilines.

2.7.2. Origine de l'esclavagisme

En raison de l'ancienneté des observations de doulose chez les fourmis sanguines et les fourmis amazones, les premières tentatives d'explication ont été faites dès le XIX^e siècle.

2.7.2.1. Prédation

Selon Darwin (1859), l'origine de la doulose de la fourmi sanguine est à rechercher dans le comportement prédateur d'une espèce ancestrale de *Formica*. Cette espèce dérobe du couvain pour le manger. Quelques nymphes non consommées éclosent et deviennent des ouvrières. Elles sont intégrées dans la colonie prédatrice dont elles augmentent la force de travail. La sélection aurait favorisé les sociétés gagnant de plus en plus d'ouvrières par ce comportement. Les fourmis sanguines contemporaines ont encore des activités prédatrices, ce qui amène Mori *et al.* (2001) à estimer que cette thèse est toujours d'actualité. Mais il faut remarquer avec Buschinger (1990) que des fourmis comme les *Myrmecia*, les *Gnamptogenys*, les *Cerapachys* ou les fourmis nomades, pourtant grandes prédatrices, n'ont jamais été à l'origine de fourmis esclavagistes.

2.7.2.2. Territorialité

La compétition territoriale amène certaines espèces à envahir le territoire d'autres espèces et à s'emparer du couvain. Ce couvain est dévoré, mais quelques nymphes subsistent et évoluent en ouvrières qui augmentent la force de travail de la colonie dominante. Ce comportement est bien connu chez les esclavagistes facultatifs tels que *Myrmecocystus mimicus* et divers *Leptothorax*. Il s'agit selon Hölldobler (1976 b, 1979) d'esclavagisme intraspécifique. L'étape suivante voit les agressions territoriales se produire entre espèces différentes. Plus les espèces sont proches et plus les captifs seront tolérés, ce qui renvoie à la règle d'Emery. Cette hypothèse de la territorialité, soutenue par Wilson (1975 b), Alloway (1980), Stuart et Alloway (1982), Pollock et Rissing (1989) a gagné en crédibilité avec les travaux de Kronauer *et al.* (2003). Ces auteurs ont montré que

non seulement l'esclavagisme facultatif existe sous sa forme intraspécifique, mais qu'il se rencontre en outre sous une forme interspécifique, comme chez les esclavagistes permanents. En effet, on trouve des ouvrières de *M. mimicus* dans des nids de l'espèce *M. depilis*. Or les deux espèces, conformément à la forme stricte de la règle d'Emery, sont des espèces-sœurs, très proches l'une de l'autre du point de vue phylogénétique.

Comment peut-on passer de l'esclavagisme facultatif à l'esclavagisme obligatoire ? Kronauer *et al.* (2003) proposent que l'évolution a fait apparaître une caste d'ouvrières hautement spécialisée dans le pillage et une reine incapable de fonder de manière indépendante. Ceci exige que la future espèce parasite possède des préadaptations. Par exemple, qu'elle soit capable d'accepter de façon répétée une reine étrangère conspécifique dans sa colonie polygyne (Buschinger, 1970, 1986 ; Alloway, 1980 ; Topoff, 1990).

2.7.2.3. Transport de couvain

Une dernière hypothèse due à Buschinger (1970) propose que l'esclavagisme trouve son origine au sein de sociétés polygyne et polydomiques, quand les ouvrières transportent du couvain d'une chambre ou d'un nid à l'autre. Plus tard, ce comportement se transformerait en vol de couvain entre colonies de même espèce (esclavagisme intraspécifique), puis entre espèces différentes (esclavagisme interspécifique).

2.7.3. L'origine de l'inquilinisme

Avant d'évoquer les différentes théories explicatives de l'origine de l'inquilinisme, on doit rappeler que ce parasitisme sophistiqué implique une vie totalement dépendante de l'hôte. Les fourmis inquilines n'ont donc pas besoin de retenir un certain nombre de caractéristiques indispensables à la vie indépendante. En n'investissant pas dans des mécanismes coûteux permettant la vie libre, comme l'acquisition des ressources alimentaires, la construction du nid, les soins au couvain ... le parasite peut redistribuer ses dépenses énergétiques vers ce qui contribuera à son succès reproductif : la manipulation de l'hôte, le taux de reproduction ... Les économies ainsi réalisées sont rarement démontrées dans le domaine de la physiologie. Un excellent exemple est cependant proposé par Sumner *et al.* (2003 b). On sait que les sécrétions antibiotiques des glandes métapleurales contribuent à préserver le bon état sanitaire de la fourmilière. C'est particulièrement vrai chez les fourmis champignonnistes, où elles ont un rôle prépondérant dans la culture du champignon symbiotique en le préservant des attaques de parasites divers. Chez *Acromyrmex echinator*, le fonctionnement des glandes métapleurales représente 10 à 20 p. 100 du métabolisme de base des ouvrières, ce qui est considérable (Poulsen *et al.*, 2002). Cette fourmi possède un

parasite inquilin, *A. insinator*, qui a conservé ses ouvrières. Les glandes métapleurales du parasite ont un volume réduit, ce qui traduit un taux de sécrétion faible. De plus, ces ouvrières souffrent d'un taux de mortalité élevé quand elles sont exposées à un agent pathogène. C'est donc la sécrétion des ouvrière-hôtes qui les protège des infections. Le maintien d'un système protecteur coûteux a donc disparu au cours de l'évolution, en même temps qu'évoluait la possibilité d'exploiter le système protecteur de la société-hôte.

Concernant l'origine de l'inquilinisme au cours de l'évolution, deux hypothèses s'opposent. La première propose l'existence de différentes routes s'enchaînant pour mener au parasitisme permanent, la seconde donne la préférence à l'absence de transition entre les différentes formes de parasitisme.

2.7.3.1. Transitions évolutives

Selon cette approche, il existerait des relations phylogénétiques qui permettent de passer d'un type de parasitisme à un autre (Wilson, 1971 *a* ; Hölldobler et Wilson, 1990). La *figure 13.17* fait apparaître une idée-force : l'inquilinisme est un phénomène convergent at-

teint indépendamment par différentes espèces suivant une ou peut-être deux routes évolutives différentes. On distingue ainsi la route de la xénobiose, celle de la doulose et celle du parasitisme temporaire.

De fait, on dispose de quelques exemples allant dans le sens d'une progression évolutive, par exemple de la doulose vers l'inquilinisme. À l'intérieur de la tribu des Leptothoracini, le genre *Epimyrma* compte 11 espèces, dont les traits de vie permettent de faire la transition entre les fourmis esclavagistes et les fourmis inquilines. Les données que l'on possède pour sept d'entre elles ont conduit Buschinger (1989, 1997) à proposer un scénario évolutif original. Il faut d'abord remarquer que ces espèces sont très proches phylogénétiquement. Elles sont les seules des Leptothoracini à posséder 10 chromosomes et il est possible de croiser plusieurs d'entre elles (Jessen et Klinkicht, 1990). L'espèce ancestrale est sans doute *E. ravouxi* (anciennement *E. goesswaldi*). Elle possède toutes les caractéristiques d'un esclavagiste. Cette fourmi pratique le vol nuptial, possède de nombreuses ouvrières et accomplit des raids pour voler les nymphes de divers *Leptothorax* libres (Winter, 1979 *b* ; Buschinger, 1982). Certaines populations, peut-être isolées géographiquement

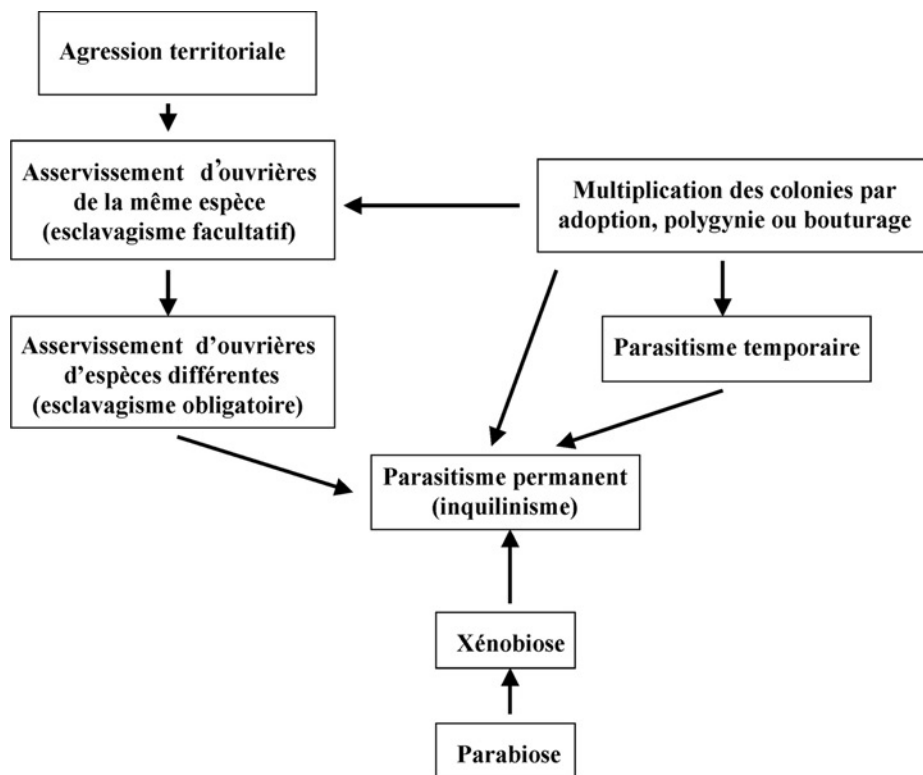


Figure 13.17 ■ Origine du parasitisme permanent et les transitions évolutives. Selon cette hypothèse, il existe des relations phylogénétiques entre les diverses formes de parasitisme. On peut alors atteindre le parasitisme permanent ou inquilinisme de manière convergente par différentes « routes ». On distingue ainsi la route de la xénobiose, celle de la doulose ou esclavagisme et celle du parasitisme temporaire. D'après Hölldobler B. et Wilson E.O., 1990. *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin.

ment ou soumises à des conditions écologiques particulières, ont ensuite évolué vers un mode de reproduction spécifique. Elles ont abandonné le vol nuptial pour l'accouplement intranidal. Ce comportement peut s'avérer avantageux, car les jeunes reines se dispersent à pied dans le voisinage immédiat, évitant les aléas d'un vol nuptial. Ces reines à faible dispersion sont aussi bien adaptées aux particularités comportementales, phéromonales et écologiques de la population-hôte locale. Ces fourmis, représentées aujourd'hui par *E. bernardi* et *E. algeriana*, ont conservé leurs ouvrières et la pratique des raids de pillage (Buschinger *et al.*, 1990). Mais, l'absence de dispersion des jeunes femelles augmente la compétition entre les reines fondatrices et entre anciennes et nouvelles sociétés dans la recherche de nids à infiltrer ou à piller. Cette pression écologique conduit à diminuer le nombre de raids et, partant, le nombre d'ouvrières esclavagistes. C'est la situation rencontrée chez *E. krausseii*, où l'on ne trouve plus que de 2 à 20 ouvrières alors qu'il y en a 70 chez *E. ravouxi* (Buschinger et Winter, 1983 ; Winter et Buschinger, 1983). Cette espèce peut être qualifiée d'*esclavagiste dégénéré*. La raréfaction du nombre de raids de pillage entraîne à son tour deux conséquences. La société, qui a besoin de moins d'ouvrières esclavagistes pour effectuer des raids, investit davantage dans l'élevage des sexués. D'autre part, en diminuant la fréquence des raids, on épargne les ouvrières de l'espèce-cible, ce qui augmente le nombre de nids disponibles pour l'infiltration des reines. L'évolution ultime est atteinte quand l'espèce esclavagiste n'élève plus aucune ouvrière et se spécialise dans la seule production de sexués. Deux espèces présentent cette configuration : *E. corsica* et *E. adlerzi*. Il s'agit d'inquilines d'un type un peu particulier, puisque contrairement aux inquilines vraies, elles éliminent la reine de la colonie-hôte au lieu de cohabiter avec cette dernière. Il convient de rappeler ici le cas particulièrement frappant des *Plagiolepis*. *P. grassei* et *P. xene* dérivent de toute évidence de l'ancêtre commun *P. pygmaea*. De par la structure de ses sociétés et sa morphologie, *P. grassei* est un « intermédiaire évolutif » entre l'hôte commun et *P. xene* (Le Masne, 1956 b, 1982 ; Passera, 1968 b).

Les analyses phylogénétiques, qui se sont multipliées ces dernières années, apportent des éléments plutôt contradictoires. Par exemple, Ward (1989, 1996) a montré que deux espèces inquilines sud-américaines, *Pseudomyrmex inquilinus* et *P. leptosus*, sont plus proches d'espèces parasites temporaires qu'elles ne le sont de leurs hôtes respectifs. C'est un argument en faveur d'une transition évolutive. Une évolution comparable se rencontre chez les parasites du groupe *Strongylognathus* (Sanetra et Buschinger, 2000). L'analyse des parentés phylogénétiques par la comparaison de 21 loci révélés par des techniques électrophorétiques montre

que les esclavagistes du groupe *S. huberi* sont les ancêtres des fourmis inquilines *S. testaceus* et *S. karawajewi*. À l'inverse, l'étude du polymorphisme enzymatique de *Tetramorium caespitum*, de ses fourmis esclavagistes du genre *Strongylognathus* et de ses inquilines dégénérées *Teleutomyrmex schneideri* et *Anergates atratulus*, montre que ces deux dernières espèces ne peuvent avoir évolué à partir des esclavagistes (Sanetra *et al.*, 1994).

2.7.3.2. Origine indépendante des diverses formes de parasitisme

Un examen de la liste des fourmis parasites, telle qu'elle est fournie par Hölldobler et Wilson (1990), révèle que sur environ 200 espèces, on ne trouve que quatre taxons (apparentés à *Formica*, *Tetramorium*, *Leptothorax* sous-genre *Leptothorax* et *Leptothorax* sous-genre *Myrafant*) comprenant plusieurs types de parasitisme. À l'inverse, l'existence de fourmis inquilines sans aucune autre catégorie de parasitisme (doulose ou xénobiose par exemple) est attestée dans 15 genres. De même, il existe cinq genres de fourmis pratiquant le parasitisme temporaire, mais aucune autre forme de parasitisme. Dans ces conditions, il est difficile de généraliser l'existence de transitions évolutives permettant de parvenir jusqu'à chacune des espèces inquilines. C'est pourquoi plusieurs auteurs (Buschinger, 1990 ; Bourke et Franks, 1991) ont proposé que les diverses formes d'esclavagisme, de parasitisme temporaire et d'inquinisme ont évolué indépendamment les unes des autres. Par ailleurs, Buschinger (1990) fait remarquer que dans tous les types de parasitisme, la fondation passe par l'adoption d'une reine parasite par une société-hôte. Ce phénomène ressemble beaucoup à celui de l'adoption ou de la réadoption d'une jeune reine nouvellement fécondée par une société conspécifique polygyne. Il fait aussi remarquer que les parasites sociaux ont souvent des relations avec la polygynie, soit parce qu'ils sont polygyne eux-mêmes, soit parce que leurs hôtes sont polygyne. La polygynie pourrait être alors un prérequis à l'évolution du parasitisme social.

Deux phénomènes conduiraient à la spéciation sympatrique d'une nouvelle forme parasite. Le premier serait l'apparition au sein d'une population polygyne, d'individus atypiques ou même « déficients ». Par exemple, des reines de petite taille, spécialisées dans la production d'autres reines au détriment de la production d'ouvrières. Ces individus « déficients » ne seraient pas éliminés, car selon West-Eberhard (1986) ce ne sont pas des individus « déviants », mais les représentants d'une stratégie alternative de reproduction adaptée à une variation environnementale. De telles reines, spécialisées dans la production d'autres reines, doivent

disparaître au cours de l'évolution si elles apparaissent dans des colonies monogynes, car elles entraîneraient leur perte. Par contre, elles peuvent être conservées dans des sociétés polygynes et polydomiques. Le cas des *Plagiolepis* s'inscrit facilement dans ce scénario. La parenté étroite que les formes parasites présentent avec l'hôte est un argument qui amène à penser que *P. grassei* et *P. xene* sont apparus dans les sociétés de l'espèce-mère. Il paraît difficile d'envisager ici que l'isolement sexuel soit à la base de la spéciation (Le Masne, 1982). Le second phénomène concerne la réalisation de l'isolement reproductif. Comme on l'a déjà souligné précédemment, ces petites reines peuvent y parvenir en raison d'une ségrégation temporelle ou spatiale lors de l'accouplement. Leur petite taille et le manque de réserves énergétiques les poussent à s'accoupler sur place. Il s'agit encore d'un comportement adaptatif, fréquent chez de nombreuses espèces polygynes. L'accouplement intranidal conduit à la consanguinité et à l'accumulation des gènes de la « déficience », donc à une augmentation des différences génétiques entre génotypes s'accouplant sur place et ceux pratiquant le vol nuptial. Selon le concept de Buschinger, on parvient ainsi à un stade de *préparasitisme* qui, dans des conditions d'isolement sexuel, aboutira à un isolement génétique. Au cours du processus qui conduit à la réalisation du préparasite, ce dernier peut manifester des caractéristiques particulières. Il peut par exemple continuer à produire quelques ouvrières ou cesser complètement d'investir dans cette caste. De son côté, le futur « hôte » développera lui aussi des caractéristiques variables : effectif de la colonie, distance entre les nids, transition de la polygynie vers la monogynie ... On assisterait alors à une *radiation évolutive* des préparasites conduisant de manière indépendante vers le parasitisme temporaire, l'esclavagisme, l'inquilinisme tolérant ou l'inquilinisme meurtrier (figure 13.18).

L'hypothèse de l'origine indépendante des parasites accorde beaucoup d'importance au phénomène d'une spéciation sympatrique, puisque l'espèce inquiline se différencie à partir d'une espèce polygyne. Les résultats obtenus par Heinze (1991, 1995 b) dans une étude des esclavagistes et des inquilines parasitant le sous-genre *Leptothorax* vont dans ce sens. L'étude de la morphologie, des allozymes et du nombre de chromosomes montre que l'esclavagiste *Harpagoxenus sublaevis* et les trois inquilins sans ouvrières du genre *Doronomyrmex* (*D. goesswaldi*, *D. kutteri*, *D. pacis*) sont plus proches des *Leptothorax* du sous-genre *Leptothorax* (leurs fourmis-hôtes) que de ceux du sous-genre *Myrafant*. La proximité phylogénétique est plutôt conforme à une règle d'Emery lâche, bien que pour deux des *Doronomyrmex* on ne puisse exclure l'existence d'une règle stricte résultant d'une spéciation sympatrique ou allopatrique. Il serait d'ailleurs con-

forme à ces résultats de ranger, en les synonymisant, les *Doronomyrmex* dans le sous-genre *Leptothorax* (Heinze, 1995 b). Cette proposition rejoindrait l'opinion de Baroni Urbani (1989), lequel suggérait d'inclure dans un même genre les parasites permanents et leurs hôtes.

Les travaux de Savolainen et Vepsäläinen (2003) vont dans la même direction. L'étude de l'ADN mitochondrial de trois parasites du genre *Myrmica* (*M. hirsuta*, *M. microrubra* et *M. karavajevi*) montre que les deux premiers obéissent strictement à la règle d'Emery. Ils sont plus proches de leur hôte unique (respectivement *M. sabuleti* et *M. rubra*) que de n'importe quel autre *Myrmica*. Ce sont donc des espèces-sœurs de leur hôte. Quant à *M. karavajevi*, qui est connu pour parasiter trois espèces de *Myrmica* (*M. sabuleti*, *M. scabrinodis* et *M. rugulosa*), il se situe à la base du clade qui contient toutes ses fourmis-hôtes. Il illustre bien l'existence d'une règle d'Emery lâche.

Toutefois, l'origine indépendante des parasites ne passe pas obligatoirement par une spéciation sympatrique. West-Eberhard (1990) et Bourke et Franks (1991) ont fait remarquer que l'interspécificité n'était pas incompatible avec la spéciation allopatrique. Les formes parasites sont alors issues d'ancêtres non-parasites, qui diffèrent de leurs espèces-hôtes. Ce pourrait être le cas de *Leptothorax paraxenus*, un parasite sans ouvrières de *Leptothorax canadensis*. L'étude des caractères morphologiques, enzymatiques et caryologiques le rapproche plus d'un *Leptothorax* sp. A de couleur marron, que de son hôte de couleur noire (Heinze, 1995 b).

La difficulté à trancher entre origine indépendante et transition évolutive est manifeste. Elle apparaît par exemple dans les travaux de Parker et Rissing (2002). Leur étude de phylogénie moléculaire de deux parasites inquilins de *Pogonomyrmex barbatus* (*P. anergismus* et *P. colei*) révèle que parasite et hôte sont très fortement apparentés mais pas au point de rentrer dans le cadre d'une application stricte de la règle d'Emery. Mais les résultats indiquent également que les parasites pourraient aussi bien avoir évolué à partir d'autres espèces parasites (transition évolutive) qu'à partir d'ancêtres non-parasites (origine indépendante).

Pour conclure, l'origine des fourmis parasites est encore largement hypothétique. Les deux principales hypothèses, l'existence de transitions évolutives d'une part, l'origine indépendante avec une évolution rayonnante d'autre part, bénéficient d'arguments solides et se heurtent en même temps à d'autres arguments non moins crédibles. Elles semblent quand même pouvoir s'appuyer sur un fondement commun, la règle d'Emery, qu'elle soit prise dans son acception stricte

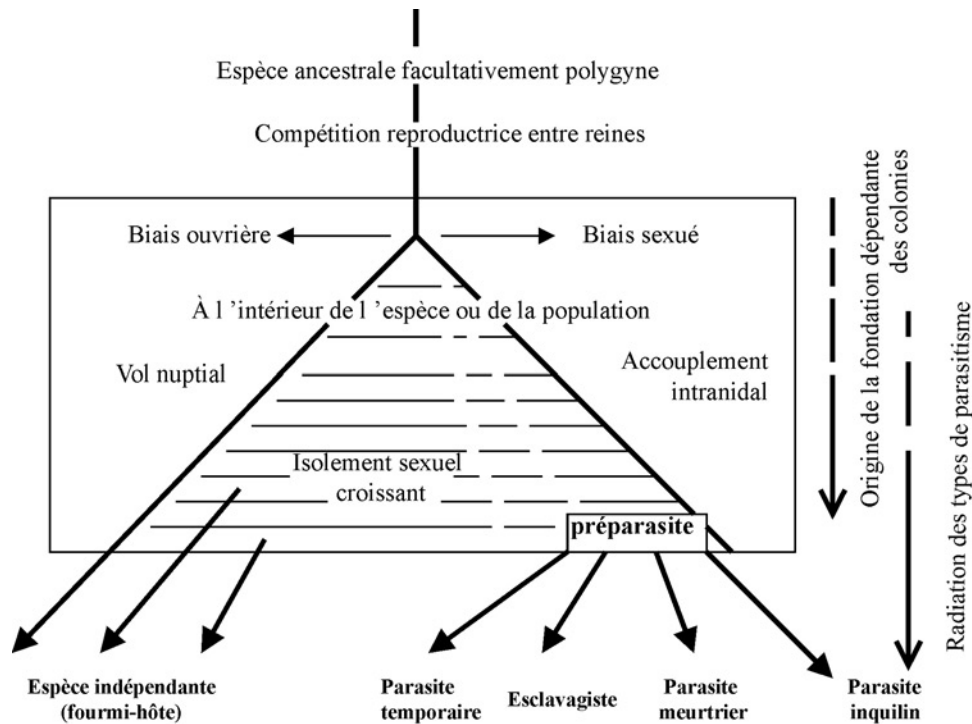


Figure 13.18 ■ Origine du parasitisme permanent et l'hypothèse indépendante. Selon cette hypothèse, parasitisme temporaire, esclavagisme et inquilinisme ont évolué indépendamment les uns des autres. La spéciation se réalise de manière rayonnante, à partir d'un stade « préparasitique ». À l'intérieur d'une espèce polygyne ancestrale, une sous-population se singularise par un mode de reproduction qui fait intervenir l'accouplement intranidal, alors que le reste de la population continue à pratiquer le vol nuptial. La pratique de l'accouplement intranidal favorise l'isolement sexuel ce qui permet à un préparasite de se séparer génétiquement de la population-hôte. C'est à partir du préparasite, selon certaines caractéristiques propres à la fois au préparasite et à l'espèce-hôte, qu'une radiation conduira aux divers types de parasitisme. D'après Buschinger A., 1990. *Z. zool. Syst. Evolut.forsch.*, **28** : 241–260.

ou lâche. Sans être remis en cause, ce paradigme souffre toutefois lui-même d'une exception spectaculaire (Maschwitz *et al.*, 2000). *Polyrhachis lama* est une Formicinae asiatique qui semble incapable de survivre librement. Représentée par des gynomorphes et des ergatomorphes, tous capables de produire des sexués, cette fourmi vit obligatoirement dans les nids de la Ponerinae *Diacamma* sp. Elle peut parasiter plusieurs nids de *Diacamma* en même temps, ses ouvrières transportant du couvain dans différents nids satellites de l'hôte, tandis que sa reine reste dans un nid central (Maschwitz *et al.*, 2004). Les ouvrières du parasite se nourrissent des gouttes sucrées ramenées par les ouvrières de l'hôte et déposées sur le sol, ou offertes directement au cours d'un don alimentaire. Le couvain des deux espèces est mélangé. Les larves du *Polyrha-*

chis se nourrissent des proies ramenées exclusivement par les ouvrières *Diacamma*. Le *Polyrhachis* présente ainsi toutes les caractéristiques de la première fourmi inquiline ne respectant pas la règle d'Emery, puisqu'elle n'appartient pas à la même sous-famille que la fourmi-hôte. Les deux espèces ne peuvent partager les mêmes caractéristiques biologiques, physiologiques et comportementales. Pour Maschwitz et ses collaborateurs, l'origine de ce parasitisme atypique est à rechercher dans la plésiobiose ou la parabiose. Kaufmann *et al.* (2003) invoquent quant à eux un passage par la xénobiose. Au cours de ces étapes, le parasite s'adapterait progressivement aux traits de vie de son hôte. Cette adaptation serait néanmoins favorisée par la ressemblance morphologique très forte qui existe entre les deux espèces.

14

Relations avec les autres taxons animaux

La recherche de ressources alimentaires est une obligation aussi bien pour les fourmis que pour les autres organismes de leur environnement. Si l'on exclut la prédation, cette quête alimentaire est l'occasion de nouer des relations trophiques particulières avec d'autres taxons animaux. Les relations fourmis – mycètes et fourmis – fourmis ayant fait l'objet de chapitres précédents, nous nous intéresserons ici à deux autres types d'associations : les unes sont à l'initiative des fourmis et les autres à l'initiative de divers taxons d'arthropodes. Les premières déterminent les fourmis à obtenir de la nourriture des hémiptères et de certains lépidoptères. Elles entrent dans le cadre des *trophobioses*. Les secondes déterminent de nombreux arthropodes à pénétrer dans les fourmilières pour s'y abriter et souvent pour s'y alimenter, parfois aux dépens des fourmis. Ces animaux sont qualifiés de *myrmécophiles*. Au total, on estime à environ 10 000 le nombre des insectes obligatoirement associés aux fourmis (Schönrogge *et al.*, 2000).

1. Trophobioses

Selon le néologisme créé par Wasmann (*in* Wheeler, 1910 *a*), dans les trophobioses les fourmis établissent des relations alimentaires avec un associé. Les trophobioses unissent dans leur grande majorité les fourmis à deux ordres d'insectes : celui des hémiptères et celui des lépidoptères. Dans les deux cas, les fourmis obtiennent des aliments sucrés qui ont été élaborés par leurs partenaires à partir d'un matériel végétal. La relation est largement de type mutualiste, mais tourne parfois à la prédation exercée le plus souvent par les fourmis. On doit toutefois signaler une exception. C'est celle qui concerne la fourmi *Myrmecina* sp. et un acarien oribate (Ito et Takaku, 1994). Les oribates, dont le cycle complet s'effectue dans la fourmilière, sont incapables de survivre en l'absence de fourmis. Ils pourraient se nourrir de bactéries et de champignons présents dans le nid. Les ouvrières prennent soin des acariens vivants : elles n'attaquent jamais aucune forme vivante, de l'œuf jusqu'à l'adulte, mais au contraire les lèchent et les transportent à travers les chambres. Par contre, dès

qu'un acarien meurt il est immédiatement dévoré. Ces oribates sont comparables à du bétail que l'on ne consomme qu'après sa mort.

1.1. Trophobioses fourmis – hémiptères

Les relations entre pucerons et fourmis sont connues depuis au moins le début du XIX^e siècle. Dans son ouvrage « Recherches Sur les Mœurs des Fourmis Indigènes » paru en 1810, Huber décrit déjà les soins que les fourmis qu'il compare à des « pasteurs » procurent à leurs « vaches et à leurs chèvres ». L'observation est complétée par Forel (1874) qui assimile les pucerons à des « vaches à lait », car ils produisent le miellat qui entre pour une part importante dans l'alimentation des fourmis. Les relations de type mutualiste entre fourmis et pucerons ont fait depuis l'objet de centaines de publications, confirmant et complexifiant les observations anciennes (Hölldobler et Wilson, 1990 ; Delabie, 2001). La trophobiose ne concerne pas seulement les pucerons, mais tous les insectes inféodés aux plantes par le prélèvement de sève dont ils vivent. Les trois sous-ordres d'hémiptères sont concernés : les Sternorrhyncha (cochenilles, pucerons ...), les Auchenorrhyncha (cicadelles, fulgorides ...), les Heteroptera (punaises vraies). Par commodité, les deux premiers sous-ordres — ils concernent la grande majorité des trophobiontes — seront désignés sous le vocable d'*homoptères*, bien que ce terme ait perdu sa signification systématique (Delabie, 2001). Les homoptères et de nombreuses punaises sont munis de pièces buccales spécialisées dans le prélèvement de la sève qui circule dans les canalicules du phloème des plantes vertes. La sève étant pauvre en acides aminés, les homoptères doivent en faire transiter d'importants volumes par leur tube digestif afin de retenir les protéines nécessaires à leur croissance. Le surplus de sève, partiellement digéré et mélangé à la production des tubes de Malpighi, est expulsé par l'anus. C'est le *miellat*, un liquide complexe, riche en carbohydrates (essentiellement du glucose, du fructose et du sucrose) et contenant aussi des acides aminés. La production de miellat varie considérablement d'une espèce d'homoptère à une autre. Pour une même espèce, elle se modifie selon les

saisons et la nature de la plante-support. Elle est toujours importante, représentant par heure plusieurs fois le poids de l'homoptère (Auclair, 1963 ; Larsen *et al.*, 1992). C'est la récolte de ce miellat par les fourmis qui est responsable de la trophobie avec les homoptères.

1.1.1. Comportements liés à la trophobie hémiptères – fourmis

Les homoptères doivent se libérer de l'excès de miellat produit, afin d'éviter les proliférations de moisissures (fumagines) dues à la fermentation des sucres et dommageables à la fois à la plante et à l'insecte. La plupart y parviennent en se déplaçant pour déféquer et en secouant vigoureusement leur abdomen pour se libérer de la goutte anale ou en l'expulsant à l'aide des pattes postérieures (Way, 1963 ; Gullan et Kosztarab, 1997). C'est pourquoi le mutualisme est loin d'être obligatoire pour l'ensemble des homoptères. Par exemple, seulement 24 p. 100 des espèces de pucerons trouvées dans les Montagnes Rocheuses sont fréquentées par des fourmis (Bristow, 1991). Les colonies de certains pucerons, comme *Cinara picea* ou *Cinara pruinosa*, se portent tout aussi bien, qu'elles soient ou non fréquentées par des fourmis.

L'hypothèse la plus probable est que la relation fourmis – homoptères pourrait avoir commencé par une relation prédateur – proie. Le passage à une trophobie facultative a sans doute été marqué par l'offrande de gouttes de miellat par le puceron (Stadler et Dixon, 1999). Le mutualisme serait apparu secondairement, quand les fourmis ont commencé à s'alimenter avec le miellat dispersé sur les feuilles. En s'approchant des pucerons, ceux qui avaient des mouvements lents, ressemblant à celui du couvain des fourmis, auraient été sélectionnés pour devenir des trophobiontes alors que ceux qui présentaient des mouvements rapides auraient plutôt été considérés comme des proies (Way, 1963). La densité des pucerons induit aussi des comportements différents. Les fourmis se comportent plus en prédateurs quand il y a un excès d'homoptères (Sakata, 1994).

Quand le mutualisme se met en place, qu'il soit de nature facultative ou obligatoire, on observe l'adoption de conduites particulières de la part des deux partenaires. Les sollicitations antennaires des fourmis et la réponse de l'homoptère, décrites dans leurs grandes lignes par Huber, ont été vérifiées à de nombreuses reprises (Hölldobler et Wilson, 1990). Les modalités de l'exploitation du miellat fourni par le puceron *Symydobius oblongus*, sollicité par la fourmi *Formica lugubris*, sont bien connues (Sudd, 1987). Chaque ouvrière passe 42 p. 100 de son temps au contact d'un groupe formé habituellement de trois pucerons. La plupart des gouttes de miellat ne sont produites qu'après une sollicitation antennaire de la fourmi, qui incite ainsi le puceron à

évacuer sa production (figure 14.1). Dans d'autres cas, c'est le trophobionte qui « appelle » la fourmi. Les pucerons signalent leur défécation en faisant apparaître la goutte anale et en la réabsorbant plusieurs fois, ce qui alerte les fourmis. Si aucune fourmi n'est intéressée, la goutte n'est pas expulsée, mais reste retenue dans le tube digestif. Ce même signal se retrouve chez le fulgoride *Euphyonarthex phyllostoma* associé à *Camponotus brutus* au Cameroun (Dejean et Bourgoïn, 1998) et chez des punaises Plataspidae (Dejean *et al.*, 2000). Les cicadelles établissent le même type de trophobie (figure 14.3).

Il est intéressant de comparer les espèces d'un même genre d'homoptères, dont les unes sont associées aux fourmis et les autres non. Prenons l'exemple des cica-

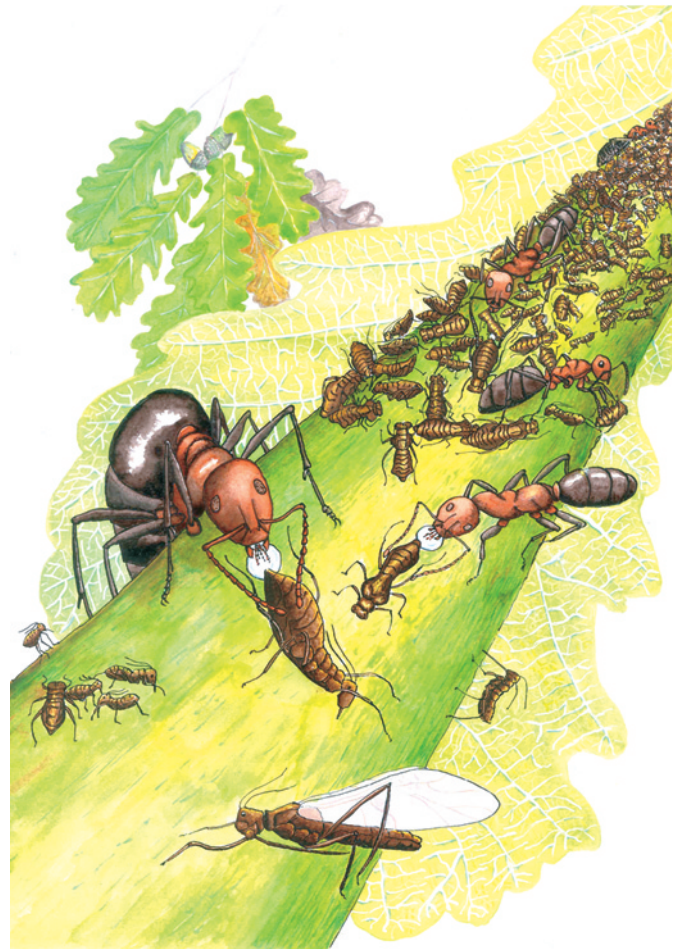


Figure 14.1 ■ La trophobie fourmis – pucerons . De nombreuses fourmis sont attirées par le miellat excrété par les homoptères et établissent une relation mutualiste, facultative ou obligatoire, avec leurs trophobiontes. La goutte de miellat est émise à la suite de sollicitations antennaires de la fourmi qui caresse l'abdomen du puceron. Dans d'autres situations, c'est l'homoptère qui « appelle » une fourmi en émettant et réabsorbant plusieurs fois de suite la goutte de miellat.



Figure 14.2 ■ La trophobie fourmis –fulgorides . Ce fulgoride africain de la famille des Tettigonometridae (*Euphyllorhina phyllostoma*) offre une goutte de miellat à une ouvrière de *Camponotus brutus*. © par A. Dejean avec son autorisation.

delles mexicaines du genre *Dalbulus*, dont certaines espèces sont exploitées par la fourmi *Tetramorium caespitum* et d'autres non (Larsen *et al.*, 1992). L'espèce qui fait partie de la trophobie, *D. quinquenotatus*, se distingue des autres espèces du genre en sécrétant de trois à six fois plus de miellat que les cicadelles non impliquées dans une association avec les fourmis. Ses représentants conservent temporairement la gouttelette anale à l'extrémité de leur abdomen au lieu de l'expulser au loin. Ce comportement permet à la fourmi de recueillir plus facilement le miellat. La rétention de la goutte est d'ailleurs bien plus longue quand les fourmis sont présentes. La fourmi ne sollicite que les représentants de *D. quinquenotatus*. Les autres cicadelles préfèrent s'éloigner quand une fourmi approche, car cette dernière les menace de ses mandibules ouvertes. La séquence peut se terminer par la prédation de la cicadelle.

1.1.2. Bénéfiques procurés par la présence des fourmis

Comme on l'a signalé plus haut, les fourmis libèrent les trophobiontes de leur miellat excédentaire qui pourrait devenir la source de diverses infections. Elles contribuent aussi à maintenir groupée la colonie de pucerons et diminuent le nombre de leurs nymphes se développant en adultes, ce qui contribue aussi à maintenir les aphidiens sur place (El-Ziady et Kennedy, 1956 ; Banks, 1958).

C'est toutefois dans le domaine de la protection que l'apport des fourmis est le plus important. De nombreuses espèces construisent un abri, formé de divers débris



Figure 14.3 ■ La trophobie fourmis –cicadelles . Les relations mutualistes peuvent aussi s'établir avec des représentants du sous-ordre des Auchenorrhyncha. Ici, des ouvrières de la fourmi à viande australienne *Iridomyrmex purpureus* absorbent une goutte de miellat émise par une nymphe d'*Eurymelda* (fulgoride). Dessiné d'après Hölldobler B. et Wilson E.O., 1990. In *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin.

autour des agrégations d'homoptères situées à des endroits favorables à la prise de sève. Ces abris protègent aussi les homoptères des attaques de leurs parasites et de la pluie. Les *Lasius* jaunes de nos régions tempérées ont des mœurs largement souterraines et ils tirent la plus grande partie de leur alimentation de l'excrétion de pucerons radicicoles. On sait depuis longtemps qu'ils prennent le plus grand soin de leurs pucerons (Nixon, 1951 ; Pontin, 1960). Pendant la saison active, printemps et été, les ouvrières transportent d'une chambre souterraine à une autre les aphides, afin qu'ils aient toujours une racine à leur disposition. Pendant l'hiver, les fourmis conservent les œufs des pucerons afin de pouvoir lancer un nouvel élevage au printemps suivant.

D'autres fourmis à mœurs souterraines ont des comportements aussi évolués. Les ouvrières des sociétés

d'*Acropyga*, qui élèvent des cochenilles dans des chambres souterraines, manipulent leur coccide associé afin qu'il soit toujours au contact d'une racine (Bünzli, 1937 ; Delabie *et al.*, 1990). Les *Camponotus* des forêts humides de Malaisie ou les *Pseudolasius* dont les mœurs sont comparables à celles de nos *Lasius* élèvent des cochenilles de la famille des Pseudococcidae (figure 14.4). On trouve dans leurs galeries des adultes et des larves de ces cochenilles farineuses, qu'ils démantent sans cesse afin de les placer au contact d'une racine. De la même manière, les ouvrières des *Pseudolasius* abritent leurs cochenilles dans des chambres souterraines construites avec de la terre autour des racines. Ces pavillons protègent les producteurs de miellat et ils sont immédiatement reconstruits quand l'expérimentateur les démolit (Malsch *et al.*, 2001). Les constructions sont encore plus fréquentes lorsqu'il s'agit de fourmis à mœurs épigées. Ce « trait d'industrie » est décrit avec admiration par Huber dès 1810. Fourmis rouges et fourmis brunes européennes construisent des manchons de terre autour des tiges herbacées colonisées par des pucerons. Depuis, ces constructions ont été décrites abritant des représentants de toutes les familles d'hémiptères trophobiontes, y compris des punaises Plataspidae (Dejean *et al.*, 2000). Les fourmis arboricoles productrices de soie, comme les *Polyrhachis*, utilisent cette matière pour construire des pavillons qui protégeront leurs trophobiontes (Dorow et Maschwitz, 1990). La construction devient obligatoire pour les fourmis *Azteca paraensis bondari*, qui installent les trophobiontes de façon permanente sur leur arbre myrmécophyte (Delabie, 1990).

Si la construction d'abris constitue une protection passive contre les prédateurs, un comportement actif des fourmis épigées visant à éloigner parasites, prédateurs ou concurrents des homoptères fixés sur des végétaux aériens est aussi largement connu. Les fourmis chassent activement les ennemis de leurs homoptères. Des expériences empêchant les fourmis *Lasius niger* d'accéder à leurs colonies de pucerons *Aphis fabae* montrent combien la présence des ouvrières est importante pour éloigner les parasites qui appartiennent à de multiples familles de guêpes : Aphelinidae, Braconidae, Aphidiinae, Encyrtidae ... (El-Ziady et Kennedy, 1956). Il en est de même pour les prédateurs. Les orangers de Kabylie souffrent beaucoup de la présence d'un puceron, *Toxoptera aurantii*, dont le miellat est recherché par les ouvrières de *Tapinoma simrothi*. Ce puceron fait l'objet de prédation par les larves de mouches syrphides. Celles d'*Epistrophe balteata* sont particulièrement voraces. Chaque larve peut détruire 200 à 300 pucerons par semaine. Cinquante-neuf pour cent des colonies du puceron sont détruites quand on empêche les fourmis de grimper dans les orangers, alors que seulement 12 p. 100 d'entre elles disparaissent si les fourmis ont libre



Figure 14.4 ■ La trophobiose avec des cochenilles. Cette ouvrière de *Camponotus* visite une colonie de cochenilles farineuses de Malaisie afin de récolter du miellat. Les adultes du *Pseudococcus* sécrètent des poils cireux, alors que leurs larves plus petites en sont dépourvues. © par U. Maschwitz avec son autorisation.

accès aux homoptères. Les ouvrières ne sont pas capables d'attaquer les larves de syrphes, mais leurs va-et-vient incessants les perturbent et suffisent à les maintenir à distance des populations du puceron (Dartigues, 1992).

La baisse de densité des parasitoïdes ennemis des pucerons peut être le résultat d'une action indirecte des fourmis. La fourmi de feu *Solenopsis invicta* développe une relation mutualiste facultative avec *Rhopalosiphum maidis*, le puceron des feuilles de maïs. Ce puceron est parasité par *Lysiphlebus testaceipes*, un Aphidiidae qui pond dans son hôte. La larve se développe aux dépens du puceron et effectue sa mue imaginale dans la dépouille de l'aphidien, qui apparaît comme momifié. Les ouvrières de la fourmi de feu, qui consomment le miellat des pucerons, profitent aussi de leur passage pour emporter vers leur fourmilière les pucerons momifiés, qui enrichissent leur régime en protéines. En dévorant les pucerons et la nymphe du parasitoïde prête à émerger, les fourmis font baisser considérablement le taux de parasitisme. Cette conduite, jointe à l'action perturbatrice de la fourmi quand elle fourrage sur les feuilles de maïs, s'avère globalement bénéfique pour l'aphide (Vinson et Scarborough, 1991).

Les pucerons protégés par des fourmis associées changent leur comportement défensif. Ces homoptères émettent à l'arrivée d'un prédateur des phéromones d'alarme à l'extrémité de leurs cornicules. Non seulement la phéromone repousse l'assaillant, mais elle informe les congénères de la présence d'un danger. Les pucerons voisins s'éloignent rapidement ou, mieux, se

laissent tomber au sol. Si ce comportement permet aux homoptères d'échapper au danger, il est coûteux en énergie et en temps d'alimentation. La comparaison du comportement d'alarme d'une espèce non fréquentée par des fourmis (*Sipha kurdjumovi*) et d'une autre associée à *Formica subsericea* (*Chaitophorus populicola*) est démonstrative. La diffusion de la phéromone d'alarme au sein d'une colonie de la première espèce détermine 80 p. 100 des individus à se laisser tomber au sol. Aucun des individus de la seconde espèce, habituellement fréquentée par des fourmis, n'abandonne sa plante nourricière. Plus un puceron de *C. populicola* a été au contact d'une fourmi et moins il manifeste « d'inquiétude » en s'éloignant de la source de phéromone d'alarme (Nault *et al.*, 1976). La fourmi elle-même est sensible à la phéromone des pucerons, riche en hydrocarbures. Elle est attirée par l'émetteur et chasse le prédateur, par exemple des coccinelles. La phéromone d'alarme des pucerons fréquentés par les fourmis permet donc de maintenir intacte l'agrégation des homoptères, ce qui est bénéfique à la fois au trophobionte et à la fourmi (Nault *et al.*, 1976).

Les parasites ou les prédateurs ne sont pas sans défense contre les fourmis. Le camouflage chimique leur permet d'échapper aux ouvrières (Völkl, 1997). Le cas le plus spectaculaire est sans doute celui de la larve d'une chrysope, *Chrysopa slossonae*, qui se nourrit de manière obligatoire du puceron lanigère *Prociphilus tessellatus*. Le puceron étant protégé par une fourmi *Camponotus*, la larve de chrysope utilise un stratagème surprenant. Elle se dissimule sous une touffe de filaments cireux, empruntés à ses victimes, si bien qu'il est presque impossible pour un œil humain de distinguer la chrysope au milieu des pucerons. Ce comportement, illustratif de la fable du loup déguisé en agneau, est volontaire, car si l'on brosse la larve, elle s'empresse de « plumer » deux ou trois pucerons pour placer sur son corps les filaments cireux. Elle utilise pour cela ses mandibules et se contorsionne vigoureusement pour que le matériel laineux emprunté s'accroche à ses propres poils. Le stratagème est efficace puisqu'une larve débarrassée de son camouflage sera repérée par les ouvrières et transpercée par leurs mandibules (Eisner *et al.*, 1978).

L'éloignement des parasites et prédateurs est évidemment bénéfique pour les colonies d'homoptères. Les pucerons *Aphis fabae* ont une descendance plus nombreuse. Leur vitesse de développement et la croissance des colonies est aussi plus rapide en présence des fourmis (El-Ziady et Kennedy, 1956 ; El-Ziady, 1960 ; Buckley, 1987 *a* et *b*). Toutefois, ces effets positifs dépendent de la densité des aphides. Par exemple, la croissance d'une colonie de pucerons fréquentés par des fourmis augmente jusqu'à une certaine densité,

puis ralentit considérablement, la présence des fourmis devenant coûteuse (Breton et Addicott, 1992). En réalité, il existe une controverse sur le bilan résultant de la présence des fourmis lorsque les homoptères n'ont pas d'ennemis. Plusieurs auteurs estiment que la production de miellat a un coût énergétique pour les homoptères, qui se traduit par une baisse du taux de reproduction (Way, 1963 ; Stadler et Dixon, 1998). L'étude menée par Yao *et al.* (2000) confirme cette baisse de performance relative à la reproduction. La comparaison est faite entre la reproduction du puceron *Tuberculatus quercicola*, visité ou non par la fourmi des bois *Formica yessensis*, dans des conditions telles que le puceron est protégé de ses ennemis même quand la fourmi est absente. Les pucerons fréquentés par les fourmis sont plus petits et produisent moins d'embryons que leurs homologues non visités par les *Formica*. Donc, bien que les fourmis aient un effet positif sur la longévité des colonies d'homoptères, elles ont un effet négatif sur leur croissance et leur reproduction.

Peut-être ces résultats négatifs sont-ils dus au fait que la valeur reproductive des pucerons est mesurée au sein de groupes plus ou moins importants. C'est pour éviter cette difficulté que Flatt et Weisser (2000) ont mesuré l'impact des fourmis, à l'échelon individuel, et ceci en l'absence de tout ennemi. Un puceron appartenant à l'espèce *Metopeurum fuscoviride*, âgé de moins de 24 heures, est visité ou non par des ouvrières de *Lasius niger*. Le succès reproductif de chaque puceron est supérieur quand il est visité. Il vit nettement plus longtemps, atteint plus rapidement le stade reproducteur, produit presque le double d'embryons dont les chances de survie sont cinq fois supérieures à celles d'homologues nés d'un puceron non visité. De plus, la longévité des pucerons est corrélée avec le nombre d'ouvrières qui leur rendent visite. Ainsi chez ce puceron, les bénéfices tirés de la présence des fourmis sont supérieurs aux coûts, même en l'absence d'ennemis. Dans ces conditions, la sélection naturelle n'a pu que favoriser l'association avec une fourmi.

La présence des fourmis peut se révéler positive en modifiant les résultats de la compétition entre les homoptères et d'autres suceurs de sève. On trouve en Malaisie une cicadelle, *Dalbulus quinquenotatus*, qui entretient des liens mutualistes avec des fourmis *Camponotus* et *Pheidole*. Une cicadelle appartenant au même genre, mais n'entretenant pas de liens avec les fourmis, *D. gelbus*, s'installe souvent sur la même plante qu'elle affaiblit par ses prélèvements. Cette concurrence est préjudiciable au trophobionte. Or, le concurrent est expulsé par les fourmis. La vigilance de ces dernières est moindre quand la plante-support est plus âgée, donc plus robuste (Moya-Ragoza et Nault, 2000). Les fourmis peuvent aussi protéger indirecte-

ment leur homoptère associé en chassant divers insectes phytophages qui consomment le feuillage de la plante-hôte. C'est le cas des *Formica* qui attaquent les adultes de coléoptères chrysomélidés dévorant le feuillage sur lequel est installé un membracide qui offre du miellat à ces fourmis.

1.1.3. Du mutualisme facultatif au mutualisme obligatoire

Le mutualisme obligatoire est rare entre hémiptères et fourmis. Il n'a pu se produire que si une série de coévolutions morphologiques, physiologiques et comportementales ont été réalisées. Par exemple, on a suggéré que les cornicules des pucerons, qui émettent chez les espèces libres des substances défensives, ont une longueur réduite chez les espèces fréquentées par les fourmis. Cette réduction contribuerait à assurer une ressemblance entre l'extrémité abdominale d'un puceron et la tête d'une fourmi offrant une trophallaxie (Kloft, 1959). Les pattes postérieures du puceron ressembleraient aux antennes de la fourmi, ses cornicules réduits aux mandibules et la région anale aux pièces buccales. Cette hypothèse n'est toutefois pas très convaincante, car la présentation d'une tête de fourmi étrangère déclenche plus souvent l'attaque qu'une offre trophallactique (Sudd, 1967). Les modifications anatomiques présentées par certaines cochenilles pseudococcides semblent plus en rapport avec la fréquentation des fourmis. Les soies qui entourent l'anus sont incurvées et jouent le rôle d'un panier recueillant les gouttes sucrées, avant que les fourmis ne viennent les consommer (Gullan et Kosztarab, 1997). Des glandes exocrines s'observent chez des punaises Plataspidae (Dejean *et al.*, 2000) ou chez le fulgoride *Euphyonarthex phyllostoma*. Situées sur l'abdomen et le thorax chez cette dernière espèce, leur contenu attire les fourmis associées et même les ouvrières d'espèces non associées (Bourgoin, 1986 ; Dejean et Bourgoin, 1998).

Un des meilleurs exemples de mutualisme obligatoire est fourni par les « fourmis-bergères » de Malaisie (Maschwitz et Hänel, 1985). *Dolichoderus cuspidatus* entretient des relations trophiques obligatoires avec la cochenille Pseudococcidae, *Malaicoccus formicarii*. L'originalité de la symbiose vient du comportement des fourmis lié au cycle de la sève en milieu tropical. Dans ces forêts, des plantes se développent ou arrêtent leur croissance à tous moments. Les sucres de sève doivent émigrer fréquemment, afin de trouver des plantes en forte croissance, les seules dont la sève contient assez de protéines pour assurer le développement des homoptères. Cette migration est assurée par les fourmis. Dès qu'un arbre cesse d'être exploitable par le trophobionte, les fourmis l'abandonnent et construisent une



Figure 14.5 ■ Le mutualisme fourmis –homoptères . L'attirance des fourmis pour la partie postérieure des pucerons, est peut-être due à la ressemblance que présente l'extrémité abdominale de l'homoptère avec une fourmi offrant une trophallaxie. Les pattes postérieures du puceron ressemblent aux antennes de la fourmi, les cornicules aux mandibules et la région anale aux pièces buccales. Cette hypothèse semble peu crédible. C'est plutôt l'offre d'une goutte de miellat qui attire les fourmis et initie le contact. Redessiné d'après Kloft W., 1959. *Biol. Zentr. Blatt.*, 78 : 863–870.

piste vers une nouvelle plante. Les ouvrières transportent alors les milliers de cochenilles vers un site provisoire, une sorte de parking. Elles utilisent pour le transport leurs mandibules, mais les cochenilles peuvent d'elles-mêmes s'accrocher sur leur dos (figure 14.6). À partir du site provisoire, des ouvrières portent quelques *Malaicoccus* vers de nouvelles feuilles. Si les cochenilles commencent à perforer les canaux du phloème, marquant en cela l'excellence du site, c'est l'ensemble des *Malaicoccus* qui seront déménagés vers le nouveau support. En cas d'échec, les ouvrières recommencent leur transport sur de nouvelles feuilles. Il existe là une étonnante analogie avec le comportement des nomades humains dont les déplacements sont conditionnés par les exigences alimentaires des troupeaux. Outre la recherche des meilleurs lieux d'alimentation, les fourmis-bergères procurent protection à leur cheptel. Tant sur le site temporaire que sur le lieu d'alimentation, les ouvrières, dont le nombre peut atteindre 10 000 individus, forment une véritable couche protectrice qui dissimule totalement les milliers de cochenilles. Les prédateurs éventuels sont attaqués et tués, et la pluie tropicale ruisselle sans atteindre les trophobiontes. Sur les sites alimentaires, le miellat qui sourd à l'anus de la pseudococcine adhère à des poils où les fourmis viennent l'ingérer. Ces ouvrières se dirigent immédiatement vers le nid, qui est situé à une dizaine de mètres du troupeau de trophobiontes. Le nid est plutôt un bivouac, car il est déplacé pour suivre au plus près le site d'alimentation des cochenilles. Le bivouac abrite le couvain du *Dolichoderus*, mais aussi des femelles de la cochenille et des jeunes larves, alors même qu'il n'y a aucun végétal pour les nourrir. Les



Figure 14.6 ■ *Les fourmis-bergères*. Les cochenilles *Hippococcus wegneri* sont associées à la fourmi *Dolichoderus gibbifer* au sein d'une trophobiose ambulante, dans les forêts de Java. Lorsque la sève du végétal dont se nourrissent les cochenilles vient à se tarir, les fourmis transportent la colonie de cochenilles vers un endroit plus propice à son développement. Pour diminuer la distance qui sépare leur nid du nouvel emplacement alimentaire, les fourmis déménagent leur nid, qui n'est en fait qu'un simple bivouac. Ce comportement n'est pas sans rappeler le nomadisme humain, au cours duquel les pasteurs suivent leur troupeau de pâturage en pâturage. Le mutualisme est devenu obligatoire et la cochenille est un véritable myrmécophile. Sur le cliché on aperçoit une ouvrière portant sur son thorax un adulte de la cochenille, tandis que des larves sont accrochées en dessous. L'étrange attelage se dirige vers un nouveau site alimentaire. © par U. Maschwitz avec son autorisation.

femelles du pseudococcus sont toujours des individus gravides, transportés dans le bivouac à seule fin qu'ils produisent leurs larves par viviparité en toute sécurité. Le mutualisme est obligatoire. Dans des conditions naturelles, la fourmi n'a jamais été vue obtenir des carbohydrates à partir d'une source qui ne soit pas son trophobionte. De même, elle ne ramène jamais dans son nid des proies animales. Quant à la cochenille à cire, elle n'a jamais été vue formant des colonies libres. Le trophobionte vivant au moins pendant une partie de son cycle à l'intérieur du nid de la fourmi, il présente toutes les caractéristiques d'un myrmécophile selon les définitions que l'on verra plus loin.

Le mutualisme obligatoire entre fourmis et sucres de sève implique que les fourmis trouvent à s'alimenter à partir des hémiptères. Mais ce n'est pas toujours l'obtention d'une goutte de miellat qui récompense les fourmis. Pour les *Melissotarsus*, dont on a présenté dans le chapitre 4 les nids soyeux creusés dans l'écorce des manguiers africains, l'intérêt est ailleurs. La cochenille associée appartient à la famille des Diaspididae, considérée comme la plus évoluée de tous les Coccoi-

dea. Dépourvues de chambre filtrante, ces cochenilles ne rejettent pas de miellat. Les fourmis ne sortant jamais de leur nid où elles vivent en totale réclusion, on peut penser que les cochenilles sont dévorées par les fourmis (Ben-Dov, 1978). Au lieu de servir de source de carbohydrates, elles procurent des protéines à leur fourmi symbiotique. La consommation des cochenilles semble favorisée par un autre phénomène. Alors que les Diaspididae sécrètent toutes un bouclier protecteur de structure soyeuse, les espèces associées aux fourmis en sont dépourvues (Delage-Darchen *et al.*, 1972). Il est possible que cette absence de protection soit due à l'émission d'une substance glandulaire par les fourmis, que l'on peut voir lécher longuement le pygidium des cochenilles (Prins *et al.*, 1975). Cette absence de bouclier n'est pas dommageable, puisque les cochenilles sont à l'abri de tout prédateur sous l'écorce des arbres. C'est aussi une économie d'énergie. L'intérêt des cochenilles réside dans les soins qu'elles reçoivent des fourmis : lorsque le nid s'étend, les nouvelles chambres sont « ensemencées » par le transport de larves nouveau-nées par les ouvrières (Delage-Darchen *et al.*, 1972). Il est vraisemblable aussi que les fourmis assurent la dissémination des cochenilles à l'occasion du vol nuptial, bien que les preuves directes manquent encore. Ce mutualisme très particulier, puisque les cochenilles bien que dévorées par les fourmis ne doivent leur survie et leur dissémination qu'à leur symbiote, se double d'une myrmécophilie, la diaspine vivant dans le nid de l'hyménoptère.

Les associations obligatoires posent le problème de la transmission des homoptères lors de la dissémination des fourmis, comme on vient de le voir avec les *Melissotarsus*. Dans le cas des fondations indépendantes, c'est la reine essaimante qui assure la continuité de la colonie d'homoptères, car il est essentiel que les premières ouvrières puissent s'alimenter à partir des exsudats sucrés. La solution passe par le comportement particulier des reines ailées. Elles emportent un homoptère de leur colonie, au moment de l'envol, exactement comme les reines des espèces champignonnistes emportent un morceau de mycélium. Le phénomène a été décrit au chapitre 3 pour les reines d'*Acropyga* en Europe ou au Brésil, de *Tetraponera* en Malaisie ou d'*Aphomomyrmex afer* en Afrique.

1.1.4. Du mutualisme au parasitisme

La présence de pucerons parmi les proies ramenées dans leur nid est un phénomène connu. Les fourmis des bois *Formica paralugubris* ont une alimentation mixte, faite de carbohydrates et de proies animales. C'est le même puceron, *Cinara picea* dont les colonies s'installent en grand nombre sur les branches d'épicéas, qui fournit à la fois les sucres et les protéines. L'observation du comportement des ouvrières révèle que les mê-

mes individus tantôt sollicitent une goutte de miellat, tantôt s'emparent du puceron et le tuent. Les homoptères constituent 30 p. 100 du total des proies ramenées au nid (Cherix, 1987). Ce sont sans doute les besoins trophiques de la colonie qui font qu'une ouvrière récolte du miellat ou considère le puceron comme une proie. Dès 1958, Pontin estimait que les ouvrières de *Lasius* dévoraient des pucerons quand leur régime alimentaire était carencé en protéines. Les observations d'Offenberg (2001) confirment cette hypothèse. Des fourmis *Lasius niger* sont réparties en deux lots. Le régime alimentaire du premier est carencé en sucres, celui du second en protéines. Quinze pour cent des premières collectent le miellat fourni par le puceron *Aphis fabae* et seulement 2 p. 100 d'entre-elles emportent un puceron pour le manger. Dans le second lot, les résultats s'inversent : 3 p. 100 des ouvrières récoltent du miellat, mais 12 p. 100 deviennent chasseuses de pucerons. Ainsi, les fourmis modifient leur comportement à l'égard du puceron, passant d'une relation symbiotique à une relation prédateur – proie, selon la nature des aliments auxquels elles ont accès.

Le comportement prédateur de la fourmi peut être également induit par le niveau de la population aphidienne. Quand les pucerons sont en très grand nombre, assurant largement le régime sucré, les ouvrières prélèvent davantage d'homoptères pour les manger (Sakata, 1994). Les fourmis peuvent aussi choisir l'espèce qui leur fournira des sucres et celle qui leur procurera des protéines. *Lasius niger* peut fréquenter deux pucerons du noyer, *Lachnus tropicalis* et *Myzocallis kuricola*. Si, au cours d'une première sortie destinée à recueillir du miellat, les ouvrières rencontrent fortuitement *L. tropicalis*, elles considéreront plus tard comme source de protéines l'espèce *Myzocallis kuricola*. Si, au contraire, c'est *M. kuricola* qui est rencontrée alors que les fourmis recherchent des matières sucrées, ce sera *L. tropicalis* qui sera considérée comme une proie (Sakata, 1994). Ce comportement est à rapprocher des phénomènes d'empreinte dont on a souligné l'importance dans la reconnaissance coloniale (cf. chapitre 7).

En résumé, le puceron est tantôt considéré comme un producteur de matières sucrées, tantôt comme une source de protéines. La symbiose fourmis – homoptères se déplace avec facilité du pôle interaction de type mutualiste vers le pôle interaction de type exploitation. Ce sont les besoins de la fourmilière et la richesse des ressources alimentaires qui règlent la nature des relations entre fourmis et homoptères. Ces facteurs dépendent fortement des saisons. Par exemple, l'élevage des sexués au printemps dans les régions tempérées exige davantage de protéines que celui des ouvrières. Mutualisme et prédation sont donc des comportements qui s'ajustent exactement aux intérêts des fourmis et témoi-

gnent d'une longue fréquentation. La découverte dans l'ambre de la Baltique (début du tertiaire) de pucerons associés à des ouvrières du genre *Iridomyrmex* confirme l'ancienneté du phénomène (Hölldobler et Wilson, 1990).

1.2. Les trophobioses fourmis – lépidoptères

La capacité pour les chenilles de papillons d'entretenir des relations symbiotiques avec les fourmis ne se rencontre que dans les familles des Riodinidae et des Lycaenidae. Cette dernière est immense, puisqu'elle regroupe à elle seule plus du tiers des 18 000 espèces de la superfamille des Papilionoidea, le taxon le mieux connu des papillons avec ses espèces actives le jour, à coloration souvent vive et à antennes en massue. Environ 75 p. 100 des Lycaenidae dont le mode de vie est connu entretiennent des relations plus ou moins complexes avec les fourmis (Pierce, 1987 ; Pierce *et al.*, 2002). Il n'est donc pas surprenant que de nombreuses fourmis interfèrent avec les lycènes. On connaît au moins 53 genres de Formicidae appartenant à six sous-familles qui présentent des associations avec ces lépidoptères. Les *Crematogaster* et les *Camponotus* forment le contingent le plus fourni, en raison de leur intérêt pour les sources sucrées (Fiedler, 2001).

Les Lycaenidae myrmécophiles développent deux grands types d'associations avec les fourmis. Dans un premier groupe, on rencontre des lycènes dont les chenilles ne sont associées que par intermittence à des fourmis. Ces chenilles peuvent fort bien effectuer leur développement en toute indépendance. L'association est alors *facultative*. C'est le hasard qui les met en présence de diverses espèces de fourmis, pour une relation mutualiste au cours de laquelle chaque partenaire trouve un bénéfice à l'association. L'association devient *obligatoire* quand les chenilles ne peuvent effectuer tout ou partie de leur croissance de manière indépendante. Leur survie passe obligatoirement par une association avec une espèce particulière de fourmi. À l'aspect trophobiotique vient alors s'ajouter une dimension myrmécophile. Les relations obligatoires peuvent être de type mutualiste ou virer au parasitisme.

1.2.1. Mécanismes des interactions fourmis – lépidoptères

L'association entre les fourmis et les lycènes a été marquée au cours de l'évolution par des modifications morphologiques des chenilles (Malicky, 1970 ; Fiedler *et al.*, 1996). L'organe le plus remarquable est la *glande de Newcomer* située sur la partie dorsale du 7^e segment abdominal. Sa partie visible forme une fente qui communique avec des cellules sécrétrices. Après une sollicitation antennaire sur les lèvres de la fente, la

glande délivre de petites gouttes d'une solution riche en sucres et parfois en acides aminés (*figure 14.7*). Il s'agit donc d'une glande exocrine, aussi appelée *organe nectarifère dorsal*. Les quantités de sécrétion délivrées sont faibles, mais riches en substances nutritives. Les ouvrières qui ont trouvé une chenille productrice de cette sécrétion entreprennent souvent un recrutement en direction de leurs compagnes du nid, ce qui stabilise l'association.

Avant d'accéder à la glande de Newcomer, la fourmi entrant en contact avec une chenille doit l'identifier comme une source de substances sucrées et non comme une proie. La chenille myrmécophile possède d'autres organes spécialisés qui lui évitent d'être attaquée. Lors de la première rencontre, la fourmi palpe la chenille de ses antennes comme elle le ferait d'une proie. Mais les antennes prennent une position particulière quand le contact se réalise au niveau de la partie dorsale du prothorax, latéralement près de l'ouverture des stigmates, et postérieurement au niveau des 7^e et 8^e segments abdominaux. On trouve à ces endroits particuliers des structures cellulaires spéciales, les *cupules perforées* (*figure 14.8*). Dérivant de cellules trichogènes, les



Figure 14.7 ■ *L'organe de Newcomer*. Les chenilles de nombreuses espèces de lépidoptères de la sous-famille des Lycaeninae entretiennent des relations mutualistes avec des fourmis. Les ouvrières sont attirées par des substances mimant des phéromones d'alarme, émises par des organes spécialisés du lépidoptère : cupules perforées et tentacules. En se dirigeant vers la chenille, elles perturbent et éloignent les prédateurs et parasites de cette dernière. Elles sont « récompensées » par des gouttelettes sucrées, sécrétées par une glande impaire localisée sur le 7^e segment abdominal des chenilles. Sur ce cliché d'une chenille de lycène de l'Asie du Sud-Est, *Eexylides tharis*, on voit nettement la goutte sucrée émise par la glande nectarifère dorsale, ou organe de Newcomer, que s'apprête à absorber une ouvrière d'*Acanthomyrmex* sp. © par K. Fiedler avec son autorisation In Fiedler K. et al., 1996. *Experientia*, 52 : 14–24. © 1996 et autorisation de Birkhauser Verlag, Basel.

cupules perforées sont supposées émettre des phéromones d'apaisement, ayant pour effet d'abaisser le niveau d'agressivité des fourmis. Ces phéromones pourraient être des mimétiques des phéromones du couvain des fourmis (Thomas *et al.*, 1989). Il faut ajouter aux cupules perforées, une paire d'organes érectiles, localisés sur le 8^e segment abdominal à proximité immédiate de la glande de Newcomer. En forme de *tentacules*, ces organes portent des poils très fins, fourchus à leur extrémité (*figure 14.9*). La chenille les fait saillir lors d'un premier contact. Les ouvrières accélèrent alors leur course, tournant autour de la chenille ou montant sur elle. Ce comportement laisse supposer que les tentacules libèrent des substances volatiles qui imitent les phéromones d'alarme des fourmis. Des extraits de la partie postérieure de la chenille myrmécophile sud-africaine *Aloeides dentatis* contiennent du dichlorométhane, une substance qui déclenche un comportement d'alarme chez une fourmi charpentière dont les glandes mandibulaires contiennent la même substance (Henning, 1983).

Malgré cette protection chimique, il arrive fréquemment que les chenilles soient attaquées et mordues par les fourmis. Un dernier rempart protecteur est fourni par la cuticule. Chez les chenilles de lycènes myrmécophiles, son épaisseur atteint 200 à 300 μm , soit 20 fois plus que chez des lycènes non associées aux fourmis. De plus, les organes fragiles, comme le vaisseau dorsal ou la chaîne nerveuse ventrale, sont protégés par des replis de la cuticule (Malicky, 1970).

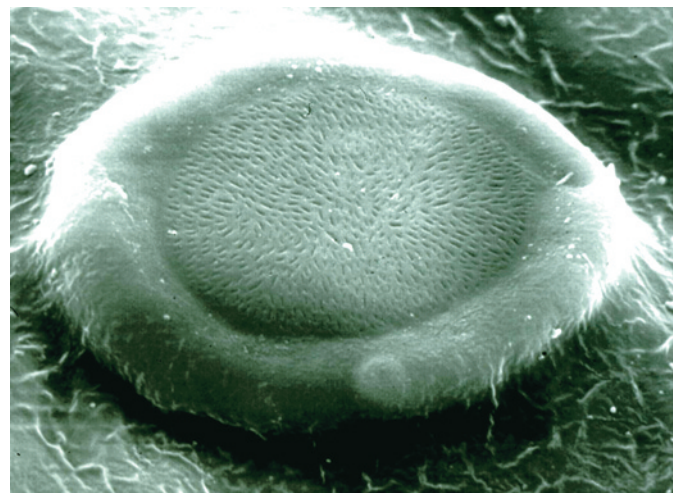


Figure 14.8 ■ *Cupule perforée*. Les chenilles myrmécophiles des Lycaenidae possèdent au niveau des 7^e et 8^e segments, des cupules perforées (diamètre d'environ 30 μm) qui émettent des phéromones d'apaisement abaissant le niveau d'agressivité des fourmis. © par K. Fiedler avec son autorisation.

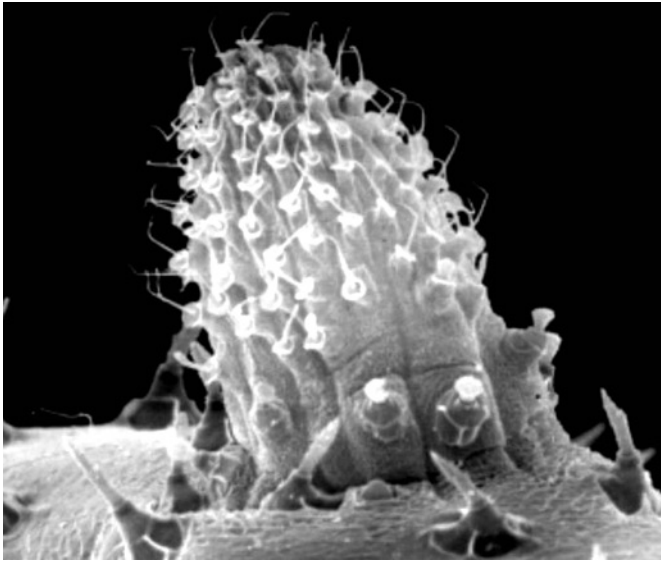


Figure 14.9 ■ *Tentacule érectile*. Les chenilles myrmécophiles portent à l'arrière de leur corps une paire de tentacules qu'elles peuvent faire saillir à volonté. Ces tentacules sécrètent des substances impliquées dans l'attraction des fourmis. Sur ce cliché on voit un des tentacules érectiles d'une chenille myrmécophile (*Drupadia ravindra*) de l'Asie du Sud-Est hérissé de papilles sensorielles. © par K. Fiedler et P. Seufert avec leur autorisation.

1.2.2. Associations mutualistes fourmis – lépidoptères

À l'instar des pucerons, l'avantage que les chenilles de lépidoptères tirent de la présence des fourmis concerne avant tout la protection. Cette protection est essentiellement passive. Les va-et-vient des fourmis autour de la chenille, occupée à dévorer le feuillage sur lequel elle vit, dissuadent les parasites et prédateurs du lépidoptère. Un bon exemple est fourni par l'observation de *Glaucopsyche lygdamus* qui se nourrit sur le lupin. Cette lycène est attaquée par des petites guêpes braconides ou des diptères tachinaires. Les parasitoïdes pondent dans le corps de la chenille qui meurt en libérant le stade adulte de son hôte. Dans une situation naturelle, c'est-à-dire quand les fourmis *Formica fusca* peuvent grimper sur les tiges de lupin, à peine 20 p. 100 de ces chenilles sont parasitées. Elles meurent avant la métamorphose. Si l'on empêche les fourmis de grimper sur la plante en entourant sa tige d'un anneau de glu, le taux de parasitisme est plus que doublé puisqu'il atteint 44,5 p. 100. Une observation attentive montre la manière dont les fourmis exercent leur rôle protecteur. Elles se saisissent des parasitoïdes à l'aide de leurs mandibules et les aspergent d'acide formique (Pierce et Mead, 1981). Des résultats comparables ont été obtenus par Seufert et Fiedler (1995/96) en Malaisie. Les

chenilles de *Drupadia theda*, protégées par des *Crematogaster*, subissent 73 p. 100 de pertes dues au parasitisme de guêpes braconides et de mouches tachinaires. Si l'on empêche les fourmis d'accéder aux chenilles, le pourcentage du parasitisme dépasse 96 p. 100.

Les chenilles peuvent jouer un rôle plus actif et solliciter la protection des fourmis. Le plus souvent, elles utilisent des signaux chimiques. Les organes érectiles dont on a parlé plus haut diffusent dans l'atmosphère des substances analogues aux phéromones d'alarme des fourmis. Comme leur spécificité est limitée, plusieurs espèces de fourmis peuvent réagir et se diriger vers la chenille en difficulté (Pierce *et al.*, 2002).

D'autres chenilles myrmécophiles, en particulier celles appartenant à la famille des Riodinidae, utilisent des signaux sonores pour attirer l'attention des hyménoptères protecteurs. Ces larves possèdent non seulement des organes sécréteurs qui récompensent la fourmi, mais aussi des structures appelées *papilles vibrantes* (de Vries, 1990). Les sons qu'elles produisent peuvent être captés dans un rayon de 5 cm par un microphone à condition que ce dernier soit au contact du support de la chenille. En effet, les fourmis ne captent que les sons transmis par le sol ou un support quelconque et non par l'air. Ces vibrations sont bien émises à l'intention des fourmis, car elles n'existent que chez les espèces de Riodinidae engagées dans une relation symbiotique avec des Formicidae, et ceci dans cinq régions biogéographiques différentes. Quand les Riodinidae mènent une vie indépendante, leurs chenilles sont muettes.

Le gardiennage effectué par les fourmis permet aux chenilles de s'alimenter plus longtemps, puisqu'elles ne sont plus perturbées par des parasites. Les chenilles de *Paralucia aurifera* élevées en présence de leur fourmi associée *Iridomyrmex nitidiceps* seront plus lourdes au moment de la nymphose, qu'elles accompliront plus vite. Les adultes qui en résultent seront plus grands (Cushman *et al.*, 1994). Comme la taille des femelles est corrélée avec leur fécondité, les papillons dont les chenilles sont associées aux fourmis auront un plus grand succès reproductif (Hill et Pierce, 1989). Toujours dans le cadre de la reproduction, les chenilles de lycènes trouvent d'autres avantages dans la présence des fourmis. Le mâle d'une espèce de lycène australienne localise les femelles disponibles en identifiant les fourmis qui les accompagnent. Quant aux femelles, c'est la plante propice à la ponte qu'elles trouvent grâce aux fourmis. (Pierce et Elgar, 1985 ; Elgar et Pierce, 1988).

Comme dans le cas des pucerons, les parasites des lépidoptères peuvent développer diverses stratégies pour éviter la prédation éventuelle par les fourmis (Baum-

garten et Fiedler, 1997/98). La guêpe braconide *Cotesia saltatoria* choisit comme victime une chenille encore jeune qui sécrète peu de substances sucrées et attire donc peu de fourmis. De plus, la guêpe détermine la diminution de la sécrétion de l'organe de Newcomer deux jours avant sa nymphose. Pour plus de sécurité, les larves du braconide s'éloignent de la lycène pour effectuer cette nymphose. Enfin, la chenille qui est restée vivante pendant l'éloignement des larves parasites cesse toute sécrétion et n'agit plus ses tentacules. Ces divers comportements ont pour but de tenir les fourmis éloignées du site de nymphose de la guêpe.

Les fourmis, pour leur part, sont récompensées par les substances qu'elles obtiennent de la glande de Newcomer. Comme on l'a déjà dit, la sécrétion de cet organe dorsal est riche en sucres. Les carbohydrates représentent 13 à 19 p. 100 de la sécrétion de *Lysandra hipana*, une espèce facultativement associée aux fourmis. Outre des sucres, la glande de Newcomer d'une lycène australienne fournit 14 acides aminés (Pierce et Nash, 1999). Des expériences, au cours desquelles on compare la durée de vie d'ouvrières d'*Iridomyrmex nitidiceps* autorisées à solliciter des chenilles d'une lycène à celle d'ouvrières privées de chenilles, montrent que 40 p. 100 des ouvrières vivent plus longtemps dans le premier lot (Cushman *et al.*, 1994).

L'association à bénéfices réciproques semble recherchée par de nombreuses lycènes. Les signaux chimiques émis par les chenilles constituent des signaux « honnêtes », car bénéfiques pour les fourmis (Fiedler *et al.*, 1996). Par exemple, les chenilles de *Polyommatus icarus* et de *Plebejus acmon* font saillir leurs tentacules quand l'expérimentateur simule l'attaque d'un parasite. En même temps, elles émettent une goutte de sécrétion sucrée à l'orifice de la glande de Newcomer pour récompenser les fourmis qui accourent. Les chenilles peuvent alors accroître le taux de sécrétion de l'organe dorsal nectarifère afin d'attirer un plus grand nombre de fourmis, ce qui favorisera leur protection (Leimar et Axen, 1993 ; Agrawal et Fordyce, 2000). D'autres observations confirment que les chenilles de nombreuses lycènes dirigent à l'aide de leurs tentacules les fourmis associées vers la glande de Newcomer, quand celle-ci est sécrétrice. Plus l'association est forte et plus les chenilles agitent leurs tentacules.

1.2.3. Du mutualisme au parasitisme

Les gains enregistrés par les chenilles ne sont pas toujours aussi évidents que ceux rapportés ci-dessus. Si les chenilles de *Paralucia aurifera* gagnent du poids quand elles sont élevées en présence de leur fourmi associée, le résultat est inversé chez d'autres lépidoptères. *Jalmenus evagoras* est facilement épuisé par sa fourmi associée (Pierce, 2001). Il se nymphose à un poids

inférieur à celui de congénères élevés en l'absence de fourmis et se développe en un adulte plus petit (Baylis et Pierce, 1992). L'association avec les fourmis peut aussi se révéler coûteuse en termes de dépenses énergétiques. C'est pourquoi l'organe de Newcomer des lycènes est plus ou moins développé selon son utilité. Les espèces qui vivent dans des régions où les fourmis sont rares (montagnes, toundras) ont des glandes peu développées. Il en est de même chez les espèces inféodées à des plantes peu fréquentées par les fourmis (Fiedler, 1991, 1998 ; Stadler *et al.*, 2001). Il n'est donc pas surprenant que l'évolution ait favorisé des stratégies visant à limiter l'investissement consenti par les papillons pour maintenir une association avec les fourmis (Fiedler *et al.*, 1996). Après la phase initiale, au cours de laquelle la chenille attire les fourmis, on note souvent un ralentissement net dans l'érection des tentacules et dans la fréquence des émissions de la glande de Newcomer. Le taux de sécrétion est ajusté de telle sorte qu'il soit suffisant pour maintenir la stabilité de l'association. La capacité de régulation de la sécrétion peut être impressionnante. La quantité de sécrétion émise par *Jalmenus evagoras* est modifiée en fonction du contexte social. Quand ses larves sont groupées, leur seuil d'attraction des fourmis protectrices est atteint pour un moindre coût. Plus le groupe est grand, plus l'influence d'une larve particulière sur la densité des fourmis est faible. Dans ce cas, la contribution de la sécrétion sucrée de chaque chenille sera réduite (Axen et Pierce, 1998).

Tant que le bénéfice pour les chenilles (leur protection) est supérieur au coût énergétique engendré par le fonctionnement de la glande de Newcomer, on restera dans un système mutualiste. Mais si l'émission des récompenses sucrées devient plus coûteuse que celle des signaux chimiques attirant les fourmis, les processus sélectifs favoriseront le parasitisme des fourmis au détriment des chenilles.

1.2.4. Lépidoptères parasites

Le passage du mutualisme plus ou moins facultatif au parasitisme obligatoire a évolué plusieurs fois chez les Lycaenidae (Pierce, 1995, 2001 ; Als *et al.*, 2004). Il s'accompagne d'un changement de régime alimentaire. Dans plusieurs genres de lycènes (*Maculinea*, *Lepidochrysops*, *Phengaris* ...), les chenilles passent au cours de leur vie d'un régime phytophage à un régime carnivore. Les premiers stades larvaires se déroulent sur des plantes hôtes, les chenilles consommant des végétaux. En fin de vie larvaire, les chenilles se laissent tomber au sol et sont saisies par des ouvrières qui les ramènent dans leur nid. Adoptant un mode de vie myrmécophile, elles deviennent alors carnivores et se nourrissent du couvain de leur hôte. Un palier évolutif se rencontre chez le genre australien *Acrodipsas*, où les chenilles ne passent plus par un stade phytophage, leur vie entière

se déroulant chez une fourmi-hôte dont elles mangent le couvain. Enfin, le stade ultime est atteint chez quelques « lycènes coucous » comme l'espèce *Niphanda fusca* ou diverses espèces du genre *Maculinea*. Elles copient les signaux émis par le couvain afin de détourner à leur profit les régurgitations trophallactiques des ouvrières. Concernant les *Maculinea*, on sait que la séparation entre espèces purement prédatrices et « espèces coucous » s'est produite il y a environ 5 millions d'années (Als *et al.*, 2004).

Ce mode de vie parasitaire suppose qu'au cours de l'évolution, les lycènes ont développé des mécanismes leur permettant de forcer l'entrée de la fourmilière. Les traits de vie des *Maculinea*, des lycènes de taille moyenne à ailes bleues connues sous le nom d'*argus*, permettent de comprendre ces adaptations. Il existe cinq espèces européennes de *Maculinea*, chacune parasitant une espèce particulière de *Myrmica*. *Maculinea arion* et sa fourmi-hôte *Myrmica sabuleti* se rencontrent en Europe septentrionale où leur cycle a été étudié par Thomas et Wardlaw (1992). Le papillon pond en début d'été sur le thym ou l'origan. La larve se nourrit des feuilles de sa plante-hôte jusqu'au troisième stade larvaire. Sa croissance est lente et elle grossit peu. Ramenée dans le nid de la fourmi en fin d'été, elle y séjournera 9 mois pendant lesquels elle atteint le quatrième et dernier stade larvaire. Sa croissance devient alors spectaculaire puisqu'elle acquiert aux dépens du couvain de la fourmi 99 p. 100 de son poids final, passant de 1,3 mg à 173 mg. La nymphose a lieu dans le nid et c'est à la fin du printemps suivant que le papillon adulte sortira de la fourmilière. L'importance de la prédation est telle, qu'elle amène la chenille à gérer au mieux le stock de larves de fourmis sous peine d'entraîner la disparition prématurée de la fourmilière. La chenille dévore en été les larves les plus grosses, juste avant qu'elles ne se nymphosent. En automne, elle s'en prend à la deuxième cohorte du couvain de la fourmi, qui a alors atteint le dernier stade larvaire. Son repos hivernal sera plus long que celui des fourmis, ce qui lui permettra à la sortie de son hibernation de trouver des larves de son hôte ayant atteint le dernier stade. Elle aura alors consommé une moyenne de 230 larves, ce qui exige des nids dont la population ouvrière atteint au moins 350 fourmis. L'observation montre que 85 p. 100 des nids sont trop petits pour nourrir une chenille. Ceux qui en sont capables n'en nourrissent habituellement qu'une seule.

D'autres *Maculinea*, *M. rebeli* ou *M. alcon* dont les adultes pondent sur les gentianes, ont une stratégie différente. Brisant les codes de reconnaissance des fourmis, elles se font directement nourrir par les ouvrières à l'aide de régurgitations (Elmes *et al.* 1991 *a* et *b*). Cette méthode est moins coûteuse pour la fourmi que

dans la situation précédente. Cinquante ouvrières suffisent en moyenne pour élever une chenille de ces « espèces coucous ». On trouvera alors plusieurs chenilles par nid, ce qui augmente le succès de l'espèce. La compétition reste toutefois vive entre chenilles, mais elle est réduite par un mécanisme ingénieux. Les chenilles les plus compétitives effectuent une croissance normale et bouclent leur cycle en 10 mois, ce qui permet aux adultes auxquels elles donnent naissance de sortir du nid au moment de la floraison des gentianes, en juillet. Les moins compétitives limitent leur prise de nourriture et ralentissent leur croissance. Elles passeront un second hiver dans le nid des fourmis, de manière à en émerger aussi en juillet, mais un an plus tard. Leur chance de survie est augmentée par un comportement adapté des fourmis. Les *Myrmica* déménagent souvent leur nid, ce qui augmente la probabilité de l'éloigner d'un pied de gentiane. Il est alors peu probable que les ouvrières ramènent dans leur nid de nouvelles chenilles susceptibles de concurrencer les chenilles de seconde année en cours d'élevage. Les deux populations de chenilles, celle vivant 10 mois dans le nid et l'autre 22 mois, atteignent exactement le même poids et donnent donc des adultes aux possibilités reproductrices identiques (Thomas *et al.*, 1998 *a*). L'existence au sein d'une même population animale d'un mécanisme de sélection disruptive conduisant à deux vitesses de développement est très rare, le seul autre exemple connu étant celui du saumon *Oncorhynchus kisutch*.

Quelle que soit la stratégie des *Maculinea*, le premier obstacle est l'accès au nid de la fourmi. Les observations de Thomas *et al.* (1998 *b*) ont permis de comprendre le mécanisme utilisé par *Maculinea rebeli*. Cet *argus* a été étudié à la limite méridionale de son aire de répartition, dans les Pyrénées et les prairies subalpines de Haute-Provence. L'adulte pond sur les boutons floraux d'une gentiane. La soirée du jour où elle accomplit sa mue du troisième au quatrième stade, la chenille se laisse tomber au sol. Comme on vient de le voir, la croissance en début de vie larvaire est très lente. Elle offre l'avantage de présenter aux ouvrières des chenilles très petites, qui miment parfaitement la taille de leur propre couvain. Ce syndrome d'une croissance minimale au cours des premiers stades libres se retrouve chez trois lignées de lycènes non apparentées, preuve qu'il s'agit là du résultat d'une pression de sélection (Elmes *et al.*, 2001). Le moment de la journée où les chenilles se laissent tomber au sol est justement celui où les ouvrières de *Myrmica schencki*, la fourmi-hôte, sont les plus actives. La petite taille des chenilles, une réaction comportementale adaptée lors des attouchements antennaire, l'émission de sons, déterminent la fourmi à ramener la chenille dans son nid (Elmes *et al.*, 2002). Mais le facteur le plus important est la présence

sur la cuticule des chenilles d'un mélange d'hydrocarbures très proches de ceux trouvés sur la cuticule des larves de la fourmi (Akino *et al.*, 1999) (figure 14.10). Les chenilles biosynthétisent des odeurs qui permettent une pré-adoption grâce à un mimétisme chimique. Le leurre chimique se perfectionne au fil des jours et après une semaine de présence dans le nid, les chenilles acquièrent les hydrocarbures qui leur faisaient encore défaut (phase de post-adoption). Il est vraisemblable qu'à une biosynthèse des premiers hydrocarbures imitant ceux de la fourmi vient s'ajouter une acquisition passive des hydrocarbures manquants au contact du couvain. Au bout d'une semaine, les profils cuticulaires des chenilles et des larves deviennent identiques. Grâce

à ces allomones, les chenilles seront traitées comme le couvain. Elles recevront des proies amenées par les ouvrières, des œufs alimentaires et des régurgitations alimentaires (figure 14.11).

Dans le sud et l'ouest de l'Europe, les hydrocarbures synthétisés par les chenilles avant leur adoption sont étroitement ressemblants à ceux de leur hôte *M. schencki*, ce qui explique leur rejet par d'autres espèces de *Myrmica* (Elmes *et al.*, 2002). La situation est différente en Europe Centrale. En Autriche, *Maculinea rebeli* est adoptée par plusieurs espèces de *Myrmica* : *schencki*, *scabrinodis*, *sulcinodis*, *specioides* et surtout *sabuleti* (Steiner *et al.*, 2003). Le profil cuticulaire des

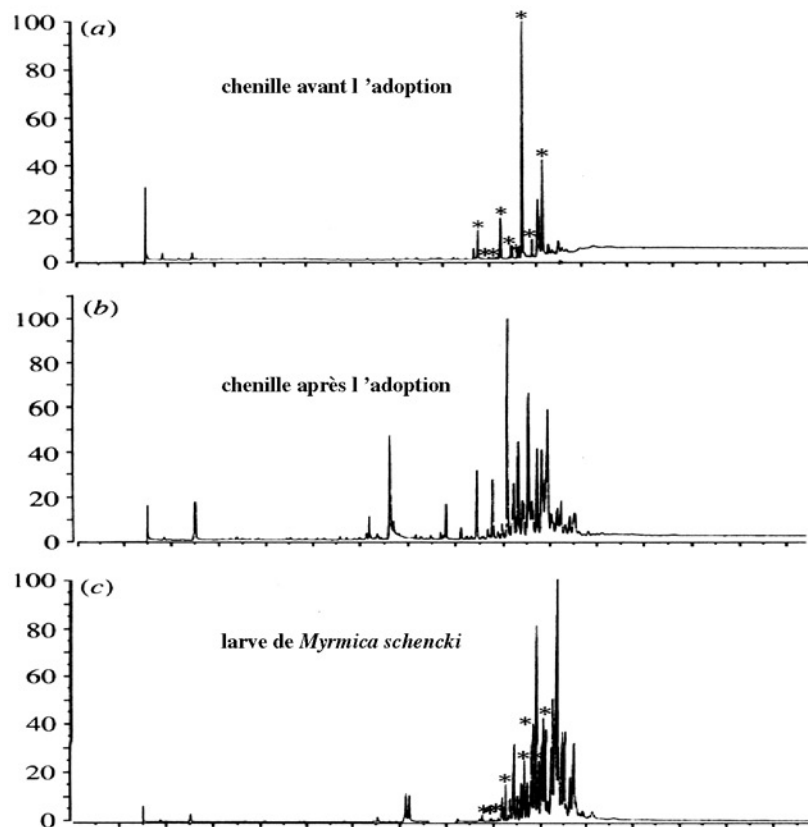


Figure 14.10 ■ *L'association lycène –fourmi*. De nombreuses chenilles des lépidoptères Lycaenidae entretiennent des relations complexes avec les fourmis, allant du mutualisme au parasitisme. Les chenilles de *Maculinea rebeli* se comportent en parasite, car après une phase libre elles se font nourrir par les ouvrières de *Myrmica schencki*. Les chenilles sont ramenées au nid par des ouvrières qu'elles leurrent en émettant une allomone qui imite l'odeur du couvain. Sur ce chromatogramme, on a figuré les hydrocarbures cuticulaires, extraits en (a) d'une chenille libre avant son adoption ; en (b) d'une chenille après son adoption ; en (c) d'une larve de la fourmi. On notera la ressemblance des profils cuticulaires de la chenille libre avec ceux de la larve de fourmi. Cette ressemblance est encore plus forte lorsque la chenille vit au milieu du couvain. La ressemblance porte essentiellement sur la possession de méthyl-alcanes et de n-alcanes communs, marqués par des astérisques. D'après Akino T. *et al.*, 1999. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **266** : 1419–1426. © 1999 et autorisation de R. Soc. Lond.

Figure 14.11 ■ *Nourrissage de la chenille de *Maculinea rebeli**. Une fois ramenée dans le nid par les ouvrières, la chenille de cette lycène sera traitée comme une larve du couvain. Leurrées par son odeur semblable à celle du couvain, les ouvrières de *Myrmica* lui offrent des régurgitations nourricières exactement comme elles le font au profit de leurs propres larves. La chenille achève sa croissance en parasite de la fourmi. Après avoir effectué sa nymphose dans la colonie, le papillon adulte sortira et mènera une vie libre. © par B. Schlick-Steiner et F.M. Steiner avec leur autorisation.



jeunes chenilles est différent de celui rencontré en Europe de l'Ouest. Les chenilles en phase de pré-adoption synthétisent un spectre plus large d'hydrocarbures qui se retrouvent tous chez les diverses espèces de *Myrmica*. Le mimétisme chimique convient à toutes ces fourmis, ce qui explique la perte de spécificité en Europe Centrale (Schlick-Steiner *et al.*, 2004).

La vie souterraine parasitaire menée par les *Maculinea* pendant une grande partie de leur cycle ne les met pas pour autant à l'abri des parasites. Si les fourmis chassent habituellement ces parasites des feuilles sur lesquelles s'alimentent les chenilles de lycènes phytophages, elles sont abusées par les parasites qui s'en prennent aux chenilles hébergées dans leur nid. C'est le cas de la guêpe *Ichneumon eumerus*, un parasite de la lycène *Maculinea rebeli* (Thomas *et al.*, 2002). Pour pénétrer sans dommages dans le nid-hôte de *Myrmica schencki*, la guêpe libère des allomones qui perturbent la reconnaissance sociale des fourmis. Ne s'identifiant plus comme congénères d'un même nid, les fourmis se battent entre elles. La guêpe pourra alors s'enfoncer dans les chambres à couvain et pondre sur la chenille de la lycène. Les allomones étant très volatiles, leur effet s'estompera rapidement. Le calme revient dans la société et les ouvrières continueront à nourrir la chenille, elle-même dévorée de l'intérieur par les larves de l'ichneumon.

L'origine de l'association fourmis – lépidoptères semble reposer sur l'existence de l'organe dorsal nectarifère. C'est sa présence qui a permis la manipulation des fourmis par les chenilles, une étape importante avant l'évolution des interactions myrmécophiles qu'elles soient de type mutualiste ou parasitaire. Mais le moment de l'apparition de cet organe n'est pas établi clairement. Pour Hinton (1951), il s'agit d'un organe ancestral, son absence chez de nombreuses lycènes étant secondaire. Pour d'autres (Fiedler, 1991),

l'absence d'associations claires chez des espèces appartenant à presque toutes les tribus de la sous-famille des Lycaeninae conduit à penser que la perte ou l'acquisition de la myrmécophilie s'est produite de façon indépendante, à de multiples reprises. Des progrès dans l'élucidation de l'origine des Lycaenidae, en particulier l'étude de la faune de l'Amérique du Sud, sont nécessaires pour mieux comprendre comment cette symbiose s'est mise en place (Pierce *et al.*, 2002).

2. Myrmécophiles

La fourmilière et ses abords offrent un milieu très riche en ressources alimentaires variées. À la périphérie du nid, les débris des proies animales rejetées par les ouvrières sont nombreux. À l'intérieur du nid, les proies encore entières ou en cours de consommation abondent. Dans les chambres les plus profondes se trouvent des œufs, des larves et des nymphes, c'est-à-dire un couvain qui n'a aucun moyen de défense. Enfin, les ouvrières elles-mêmes constituent ou bien des proies ou bien des conteneurs de matières sucrées si l'on considère leur jabot social. Pour qui parvient à pénétrer dans la forteresse et à s'y maintenir, la fourmilière constitue un milieu parfaitement protégé et dispensateur d'aliments constamment renouvelés. C'est pourquoi des milliers d'espèces animales entretiennent des relations avec les fourmis. Ces animaux qualifiés de *myrmécophiles* sont plus ou moins bien intégrés à la fourmilière. Nous en avons vu quelques exemples précédemment, puisque la trophobie amène parfois certains de ses adeptes à pénétrer dans la fourmilière et à entretenir des relations très étroites avec les fourmis. Les myrmécophiles étudiés à présent ne résultent pas d'une initiative des fourmis cherchant à s'alimenter en matières sucrées, mais d'un déplacement volontaire de divers animaux tirant profit de l'écosystème constitué par une fourmilière.

Les adaptations ayant favorisé la vie myrmécophile sont apparues à de nombreuses reprises au cours de l'évolution, principalement chez des arthropodes. On s'en convaincra en consultant les listes impressionnantes de myrmécophiles publiées après Wasmann (1894) par Janet (1897 *a*), Kistner (1982) et Hölldobler et Wilson (1990). Les taxons les plus souvent cités sont les crustacés isopodes, les acariens, mais surtout les insectes. Certaines espèces de thysanoures, de collembolles, d'homoptères, d'hémiptères vivent dans des fourmilières ou autour. Mais ce sont surtout les coléoptères, les lépidoptères, les hyménoptères et les diptères qui sont les mieux représentés : on les rencontre parfois en très grand nombre dans une même fourmilière.

2.1. Diversité

En dépit de la difficulté qu'il y a à s'approcher d'une fourmilière ou à y pénétrer, de nombreux taxons comprennent des représentants myrmécophiles. Le degré de l'association est très variable, allant d'un commensalisme facultatif visant à exploiter les déchets de la fourmilière jusqu'à une symbiose obligatoire. Dans ce dernier cas, les myrmécophiles dépendent obligatoirement des ressources procurées par la colonie pour boucler leur cycle, soit en y séjournant seulement pendant une partie de leur vie, au stade larvaire par exemple, soit en y résidant de façon permanente (Hölldobler et Wilson, 1990). On serait tenté de voir là une évolution des myrmécophiles, depuis des relations très lâches jusqu'à une intégration complète. C'est ce fil conducteur qu'a tenté de suivre Wasmann (1894) en proposant une classification en six catégories, calquée pensait-il sur l'intimité croissante entre le myrmécophile et son hôte. Les *synechtres* sont des prédateurs peu ou pas tolérés. Les *synoecètes* vivent des déchets de la société ; ils sont ignorés ou tolérés. Les *symphiles* entretiennent avec leurs hôtes des relations intimes et amicales. Les *trophobiontes* sont des producteurs de matières sucrées recherchées par les fourmis. Enfin, les *ectoparasites* et les *endoparasites* sont des nuisibles. Malheureusement, comme le fait remarquer Le Masne (1994), la grande majorité des myrmécophiles appartiennent successivement au cours de leur vie, ou même pendant le même stade de leur existence, à plusieurs de ces catégories. Ainsi, les coléoptères du genre *Edaphopausus* (anciennement *Paussus*) sont longuement léchés par les ouvrières de *Pheidole pallidula*, paraissant entrer dans la catégorie des symphiles de Wasmann (figure 14.12). Mais, en même temps qu'il est léché, *Edaphopausus* dévore le contenu de l'abdomen d'ouvrières-hôtes vivantes, se comportant alors en prédateur (Le Masne, 1961). Comment classer également *Dichillus minutus*, un coléoptère ténébrionide qui présente la particularité d'être un myrmécophile facultatif (Le Masne, 1970 *a*) ? Détritivore, il vit dans les chambres à déchets de *Phei-*

dole pallidula où il consomme de menus débris. Il peut être ignoré, léché ou attaqué faiblement par les ouvrières. Mais il peut vivre également en dehors des fourmilières, puisqu'on le trouve à la périphérie des nids de l'araignée *Uroctea durandi* où il consomme les restes des arthropodes dévorés par l'araignée. Il passe expérimentalement sans aucune difficulté d'un type d'habitat à l'autre (Le Masne, 1970 *a*) et est capable de suivre les pistes de fourrage de la fourmi (Cammaerts *et al.*, 1988). Dès lors, cette classification n'a plus aucune utilité, si ce n'est pour les trophobiontes ou les endoparasites évoqués plus haut, comme certaines chenilles de Lycaenidae passant de la symbiose au parasitisme.

On peut tenter de simplifier à l'extrême la classification de Wasmann en suivant celle proposée par Witte *et al.* (2002). Les myrmécophiles de *type 1* vivent à l'intérieur de la colonie et possèdent des mécanismes d'intégration sophistiqués. Ils correspondent assez largement aux symphiles de Wasmann (1894), aux espèces intégrées de Kistner (1979) ou aux symbiotes intranidaux de Gotwald (1995). Les myrmécophiles de *type 2* vivent en périphérie des nids et évitent les contacts prolongés avec les fourmis. Ils peuvent correspondre aux *synechtres* de Wasmann, aux espèces non intégrées de Kistner ou aux symbiotes extranidaux de Gotwald. Mais, même simplifiée au maximum, cette classification n'échappe pas aux remarques de Le Masne évoquées plus haut.

Certaines espèces de fourmis, à cause de leur mode de vie, attirent plus que d'autres les myrmécophiles. Les fourmis nomades dont on a évoqué les mœurs au cha-



Figure 14.12 ■ Un myrmécophile parasite. Ce coléoptère Paussidae (*Edaphopausus favieri*), bien reconnaissable à ses antennes démesurées, entretient des relations ambiguës avec sa fourmi-hôte *Pheidole pallidula*. En même temps qu'il est léché par les ouvrières, il peut dévorer une fourmi vivante ou du couvain. Ce comportement illustre parfaitement la difficulté à classer les myrmécophiles dont les comportements peuvent se modifier. © par L. Passera.

pitre 6 forment des nids temporaires gigantesques qui offrent une grande variété de niches permettant l'intégration (Wilson, 1971 *a*). Leur reproduction par fission offre aussi une permanence des colonies ce qui évite la recherche d'un nouvel hôte (Gotwald, 1995). Enfin, elles capturent des quantités énormes de proies. C'est ce qui explique la présence de très nombreux myrmécophiles chez ces fourmis. La plupart se nourrissent des déchets des colonies de chasse, qu'ils suivent dans leurs déplacements quotidiens. D'autres sont mieux intégrés et vivent dans la masse grouillante des bivouacs où ils peuvent se nourrir à partir des proies ou du couvain, d'une manière facultative ou obligatoire. Certains, essentiellement des acariens, sont fixés sur la cuticule des ouvrières. Ils peuvent se satisfaire de cette phorésie pour se laisser transporter, sans que l'on sache s'ils quittent ou non la colonie pendant les stades non phorétiques. D'autres acariens sont des prédateurs puisqu'ils se nourrissent de l'hémolymphe de leur hôte (Gotwald, 1995, 1996). On a pu ainsi établir que 12.566 espèces d'arthropodes entretiennent des relations variées avec les fourmis nomades du Nouveau-Monde (Rettenmeyer, 1962). Les acariens constituent à eux seuls (8 000 espèces), soit plus de la moitié du contingent.

Les myrmécophiles ne sont pourtant pas limités aux seuls arthropodes. L'organisation sociale des fourmis nomades, et en particulier leurs colonies de chasse quotidiennes, suscite aussi un comportement myrmécophile chez des vertébrés. Environ 50 espèces d'oiseaux suivent leurs déplacements (Gotwald, 1995). Certains sont de véritables « professionnels » qui trouvent plus de la moitié de leur nourriture en capturant des insectes, mais aussi des lézards et des grenouilles qui fuient l'avancée des fourmis. Les déjections de ces oiseaux entraînent à leur tour la présence de papillons qui se nourrissent des fientes et sont par conséquent des myrmécophiles indirects (Ray et Andrews, 1980). On trouve aussi au sein de cette véritable « ménagerie » associée aux raids de chasse des petits serpents aveugles (*Leptotyphlops dulcis*) qui suivent les phéromones de piste laissées par les fourmis et localisent ainsi le bivouac dans lequel ils s'introduisent pour dévorer le couvain (Watkins *et al.*, 1967 ; Gotwald, 1995). Toujours chez les fourmis nomades, qui sont de loin les espèces ayant le plus favorisé la myrmécophilie, citons un taxon inattendu : celui des gastéropodes. *Allopeas myrmekophilos* est le seul mollusque connu pour s'associer à des fourmis. (Witte *et al.*, 2002). On le rencontre chez une espèce migratrice de Malaisie, *Leptogenys distinguenda*. De la taille d'un cocon de son hôte, il se nourrit des proies capturées par les ouvrières. Lors des déménagements de la colonie, il est porté par les ouvrières qui le saisissent par l'ouverture de la coquille. Ce comportement est induit par une substance

attractive émise par l'escargot. Ainsi un myrmécophile particulièrement lent est-il associé à une des fourmis les plus rapides. Chez *Myrmecia*, une fourmi australienne de grande taille, un serpent primitif de la taille d'un ver de terre est capable de suivre la trace laissée par le passage d'une seule ouvrière. Là encore, parvenu au nid, le serpent dévore les larves (Webb et Shine, 1992). Des serpents plus évolués, des couleuvres, trouvent un abri dans les nids des fourmis champignonnistes (de Oliveira et Della Lucia, 1993). Des grenouilles africaines (*Kassina senegalensis*, *Phrynobatrachus latifrons*) cohabitent avec la fourmi chasseuse de termites *Pachycondyla analis* (anciennement *Megaponera foetens*) ou avec la fourmi-cadavre *Pachycondyla tarsata* (anciennement *Paltothyreus tarsatus*). Les anoues ne peuvent se nourrir de ces fourmis à la piqure redoutable, ni des larves entreposées dans des chambres auxquelles ils n'ont pas accès. De leur côté, les fourmis ne piquent pas les grenouilles, leur peau étant protégée par une substance répulsive. Il suffit de frotter un batracien myrmécophile avec la peau d'une grenouille non myrmécophile pour que le premier soit piqué. Puisqu'il n'y a aucune relation directe entre grenouilles et fourmis, la présence des premières est seulement motivée par la recherche de l'humidité trouvée dans le nid des secondes (Dejean et Amiet, 1992 ; Rödel et Braun, 1999).

2.2. Processus d'intégration

Quel que soit le degré d'intimité manifesté par les myrmécophiles, la principale question qui se pose à l'observateur est la suivante : comment ces animaux peuvent-ils franchir la frontière de la société et se faire accepter par les ouvrières ? On a vu au chapitre 7 que la plupart des sociétés de fourmis sont « fermées ». Leurs ouvrières attaquent et tuent les individus étrangers qui tentent d'y pénétrer. On peut distinguer trois types de mécanismes d'intégration permettant de briser ce que Wilson (1975 *c*) appelle le code d'entrée sans risques dans la « forteresse » : (1) le mimétisme morphologique, (2) l'imitation des signaux tactiles permettant d'obtenir de la nourriture par un mimétisme comportemental, (3) l'utilisation de messages chimiques amenant à un camouflage (Kistner, 1979). On sait que le mimétisme représente la démonstration la plus visible de la réalité de la sélection darwinienne (Fisher, 1930) et qu'il se rencontre chez de très nombreux organismes incluant les plantes, les invertébrés et les vertébrés (voir par exemple Pasteur, 1982, 1995).

2.2.1. Mimétisme morphologique

Il existe plus de 2 000 espèces d'arthropodes ayant acquis au cours de l'évolution une ressemblance physique avec les fourmis (McIver et Stonedahl, 1993). Concernant les myrmécophiles, le mimétisme morphologique apparaît principalement chez des araignées, des punai-

ses et des coléoptères staphylins. Ces arthropodes sont qualifiés de *myrmécomorphes* (figure 14.13). Les transformations tendant à imiter une fourmi sont bien sûr plus simples chez les insectes que chez les araignées. Les insectes ont déjà le corps divisé en trois parties et sont porteurs de trois paires de pattes. La modification principale porte sur la perte ou la réduction des ailes. L'abdomen est comprimé et souvent la région postérieure du thorax devient plus étroite et mime le pétiole des fourmis. La transformation est plus complexe chez les araignées, pourtant très nombreuses à imiter les fourmis (Boevé, 1992 ; Cushing, 1997). L'avant de leur céphalothorax est rétréci en son milieu donnant l'illusion d'une « tête » et d'un « thorax » d'insecte, tandis qu'un autre rétrécissement vers l'arrière imite le pétiole d'une fourmi. Quant à la première paire de pattes, dirigée vers l'avant, elle donne l'illusion d'une paire d'antennes et ramène du même coup le nombre de pattes à six. À ce mimétisme morphologique s'ajoute parfois un mimétisme comportemental. Les nymphes de la punaise *Hyalymenus* sp. non seulement ressemblent physiquement à des fourmis, mais les imitent dans leur déplacement en zigzag et les mouvements incessants de leurs antennes (Oliveira, 1985).

2.2.1.1. Mimétisme agressif

En règle générale, punaises et araignées myrmécomorphes n'entretiennent pas de relations intimes avec les fourmis. La signification adaptative de leur mimétisme n'apparaît pas clairement. Une possibilité est que les myrmécomorphes utilisent leur ressemblance pour s'approcher des fourmis et s'en emparer. Les araignées du genre *Aphantochilus* ressemblent à des fourmis et leur tégument est brillant et granuleux comme celui de leur victime, une ouvrière du genre *Cephalotes*. De plus, si une ouvrière s'approche, l'araignée s'empare de sa dernière proie qu'elle utilise comme un bouclier pour parfaire l'illusion (Oliveira et Sazima, 1984). La stratégie utilisée par les araignées européennes *Zoradidium germanicum* et *Z. rubidum* sont de même nature (Pekar et Kral, 2002). La première ressemble à *Formica cinerea*, la seconde à *Myrmica sabuleti*. Toutes deux s'emparent d'une première proie et s'en servent pour tromper d'autres fourmis. Elles utilisent leurs pattes antérieures pour échanger quelques tapotements antennaires avec une future victime. La partie distale des pattes antérieures de l'araignée est recouverte d'une pubescence imitant à la perfection celle qui recouvre les antennes de la fourmi, ce qui facilite la duperie tactile. Puis, très vite, elles exposent le cadavre qui trompe probablement la vérification chimique exercée par la fourmi contactée.

Le mimétisme agressif est aussi utilisé par l'araignée-crabe *Amyciaea forticeps*, qui capture des ouvrières de la fourmi tisserande indienne *Oecophylla smaragdina*

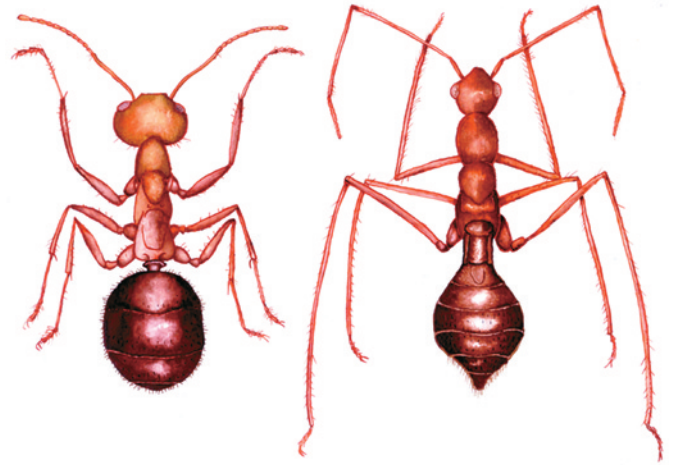


Figure 14.13 ■ La myrmécomorphie. Plus de 2 000 arthropodes imitent morphologiquement les fourmis. Pour certains d'entre eux il s'agit sans doute d'un mimétisme batésien. Par exemple, cette punaise Miridae (*Coquillettia insignis*) est épargnée par des punaises prédatrices qui préfèrent orienter leur chasse vers d'autres punaises sympatriques ayant conservé leur habitus normal. Les punaises prédatrices évitent de la même manière le modèle qui est la fourmi *Formica obscuripes*, une espèce riche en acide formique dangereux. Redessiné d'après McIver J.D. et Stonedahl G., 1993. *Annu. Rev. Entomol.*, **38** : 351–379.

(Hingston, 1927 ; Mathew, 1944). Cette araignée ne ressemble pas beaucoup à une fourmi, mais elle mime une ouvrière morte ou mourante, ce qui attire les congénères de cette dernière. Elle fond alors sur sa proie et l'emporte au loin. La ressemblance pourrait aussi être utilisée par les myrmécomorphes pour s'approcher subrepticement et s'emparer d'un trophobionte (une punaise, par exemple), peu méfiant à l'approche d'une « fourmi » symbiote (Donisthorpe, 1927 a).

2.2.1.2. Mimétisme batésien

D'autres auteurs voient plutôt dans la myrmécomorphie une illustration du mimétisme batésien. On sait qu'il s'agit d'une homotypie caractérisée par le développement d'une forme ou d'une coloration avertisseuse. Une espèce savoureuse – et donc recherchée par ses prédateurs – adopte la couleur et/ou la forme d'une autre espèce non consommable car dangereuse ou toxique. Elle se protège ainsi de ses prédateurs. Les insectes sociaux possèdent couramment des mécanismes de défense performants. Il n'est donc pas surprenant qu'ils soient imités par d'autres arthropodes (McIver et Stonedahl, 1993 ; Cushing, 1997). On peut citer les observations de McIver (1987) montrant que la punaise « assassin » *Sinea diadema* attaque volontiers des punaises qui ont conservé leur allure typique, alors qu'elles évitent une punaise sympatrique « dégouinée »

en fourmi, *Coquillettia insignis*. Elles évitent aussi le modèle qui est *Formica fusca* ou *F. obscuripes*, des espèces riches en acide formique dangereux pour le consommateur (figure 14.13). Dans d'autres cas, c'est la fourmi qui ressemble à un autre insecte redouté de ses prédateurs. *Pheidole nasutoïdes* de la forêt tropicale du Costa Rica nidifie à proximité d'un termite *Nasutitermes* bien connu pour son puissant armement chimique. Les soldats du *Pheidole*, tant pour les contrastes de couleur entre leur tête massive et le reste de leur corps que par leur déplacement frénétique quand ils sont dérangés, ressemblent parfaitement aux soldats du termite. Toutefois l'effet protecteur de ce mimétisme n'a pas encore été apporté expérimentalement (Hölldobler et Wilson, 1992).

Le mimétisme batésien peut concerner les fourmis elles-mêmes. La faune australienne possède une Myrmeciinae redoutable, *Myrmecia fulvipes*. Armée de mandibules impressionnantes et d'un aiguillon infligeant de douloureuses piqûres, cette espèce est évitée par les prédateurs. Il n'en est pas de même pour les représentants du genre *Camponotus*. L'acide formique qu'ils sécrètent n'est pas suffisant pour les protéger des oiseaux qui en font une grande consommation. Or, l'un de ces camponotes australiens, *Camponotus bendigenis*, est un mimétique visuel de *M. fulvipes* : même dimension, corps largement noir avec des pattes rouges et abdomen de couleur dorée due à une pubescence fournie. Cette combinaison de couleurs est largement connue pour être aposématique. De plus, les deux espèces partagent le même biotope où elles fourragent solitairement au crépuscule. Ces caractéristiques suggèrent que le *Camponotus* est un mimétique batésien de la redoutable *Myrmecia* (Merrill et Elgar, 2000). En Europe, *Camponotus lateralis* qui suit les pistes tracées par *Crematogaster scutellaris* auquel il ressemble chromatiquement, pourrait rechercher la protection de la myrmicine dont l'odeur désagréable repousserait des myrmécophages (Emery, 1886, 1915). La preuve expérimentale d'un tel mimétisme batésien entre fourmis a été apportée par Ito *et al.* (2004). La fourmi *Crematogaster inflata*, commune en Malaisie, possède un thorax d'une couleur jaune-citron qui contraste fortement avec la couleur noire du reste de son corps (figure 14.14). Elle possède des glandes métapleurales volumineuses qui sécrètent de larges gouttes d'une substance riche en composés phénoliques dont l'odeur est repoussante. Des poussins connus pour consommer des fourmis les évitent soigneusement après une première expérience désagréable. *Camponotus* sp. nidifie constamment dans son voisinage et circule sur ses pistes. Le premier segment de son gastre est aussi jaune vif alors que le reste du corps est noir. Sa ressemblance avec le *Crematogaster* est accentuée par sa démarche, abdomen relevé, exactement comme celle de son commen-



Figure 14.14 ■ Le mimétisme batésien. Dans cette forme de mimétisme les individus d'une espèce vulnérable imitent la coloration d'une espèce dangereuse à consommer, ceci afin de dissuader ses prédateurs. Le seul exemple connu chez les fourmis concerne le couple *Crematogaster inflata* – *Camponotus* sp. Les ouvrières de la première espèce possèdent des glandes métapleurales dont la sécrétion désagréable repousse les prédateurs (ouvrières de gauche). Les ouvrières de *Camponotus* sp., ici à droite, sont dépourvues de défense efficace. Mais le premier segment de leur abdomen présente la même couleur jaune vif que le métathorax du *Crematogaster*. La ressemblance est accentuée par une taille et une démarche identiques. Les oiseaux prédateurs qui ont appris à éviter les *Crematogaster* évitent aussi les *Camponotus*. Les deux espèces circulant sur la même piste, elles se partagent la nourriture comme on peut le voir sur ce cliché. © par F. Ito avec son autorisation.

sal. Les ouvrières du camponote sont avalées par des poussins naïfs sans aucune retenue. Toutefois, si ces poussins ont été confrontés au préalable à des *Crematogaster inflata*, ils refusent d'absorber les camponotes. Ce *Camponotus* est bien un mimétique batésien de *Crematogaster inflata*.

2.2.1.3. Mimétisme wasmannien

D'autres arthropodes pratiquant le mimétisme visuel entretiennent des relations réelles avec les fourmis. On réserve le qualificatif de mimétisme wasmannien (du nom du myrmécologue allemand Wasmann) à ce phénomène destiné à tromper la fourmi-hôte et/ou des prédateurs. Wasmann (1925) et plus tard Kistner (1979) ont développé l'idée que les staphylinins du type 2 de Witte, si nombreux à suivre les colonnes de chasse des fourmis nomades, se protègent des oiseaux qui survolent les colonnes en imitant la forme du corps des fourmis avec lesquelles ils vivent. Ces staphylinins poussent

le mimétisme visuel jusqu'à changer de coloration pour mieux ressembler aux variations géographiques de couleur de leur hôte (Kistner, 1979). Au Panama, le staphylin *Ecitomorpha nevermanni* est brun-rouge, exactement comme sa fourmi-hôte *Eciton burchelli*. Au Guatemala, cette fourmi voyageuse est noire, couleur adoptée à son tour par le myrmécomorphe. En Équateur, fourmi et staphylin sont tous deux bicolores. Les variations de couleur du staphylin ne sont sans doute pas destinées à la fourmi, celle-ci étant pratiquement aveugle, mais plutôt à tromper les oiseaux prédateurs qui suivent les raids de chasse. Le mimétisme wasmannien rejoint alors le mimétisme batésien.

D'autres imitations sont destinées à tromper les fourmis. La fourmi nomade *Eciton hamatum* transporte accrochés aux tibias de ses pattes des acariens du genre *Planodiscus*. La sculpture du tégument des acariens est presque identique à celle des pattes de l'ouvrière. Même le nombre et la disposition des soies qui recouvrent les acariens est comparable à ce que l'on observe sur la patte de la fourmi. Lorsque cette dernière nettoie ses appendices, les stimulations tactiles perçues sont similaires à celles qu'elle perçoit des tibias eux-mêmes (Kistner, 1979).

Les fourmis migratrices procurent une autre occasion d'étudier un cas de mimétisme wasmannien spectaculaire (Weissflog *et al.*, 1995). Cette fois l'organisme en cause se trouve mélangé au couvain d'un *Aenictus* de Malaisie. Au milieu des larves de la fourmi se trouvent des animaux vermiformes qu'il est extrêmement difficile pour l'œil humain de distinguer des larves de fourmis (figure 14.15). Il s'agit de la forme adulte d'un diptère Phoridae, *Vestigopoda myrmolarvoidea*. Les phorides sont des parasites de fourmis qui fondent sur une ouvrière pour y pondre un œuf, l'asticot auquel il donne naissance se nourrissant des tissus de l'hôte. Ici, le phoride adulte dépigmenté a perdu ses ailes et ses pattes pour prendre une allure larviforme. Seules ses pièces buccales en forme de trompe rappellent qu'il s'agit d'un diptère. Il accomplit la totalité de son cycle à l'intérieur de la fourmilière, sans jamais revenir à l'air libre. Sa forme, mimétique d'une larve, doit tromper les attouchements antennaires des ouvrières plus que leur vision, puisque ces fourmis sont quasi-aveugles et que le phoride est au plus profond du bivouac. Il est d'ailleurs possible qu'un mimétisme chimique permette de mieux confondre encore les fourmis.

2.2.2. Le mimétisme comportemental et les sécrétions odorantes

On a rapporté plus haut l'existence d'un cortège de myrmécophiles mêlés aux ouvrières des fourmis nomades en déplacement (Akre et Rettenmeyer, 1968). Au

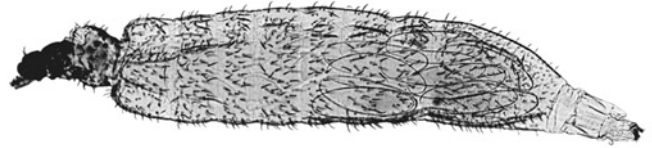


Figure 14.15 ■ *Le mimétisme wasmannien.* On réserve cette appellation aux organismes ayant établi des relations privilégiées avec les fourmis et pratiquant un mimétisme visuel. L'évolution ultime est sans doute atteinte par des diptères phorides vivant à l'intérieur des nids d'une fourmi nomade de Malaisie, *Aenictus* sp. Les adultes de cette mouche ont perdu à la fois leurs ailes et leurs pattes. Seule, la trompe rappelle leur appartenance à l'ordre des diptères. Leur allure larviforme est encore accrue par leur dépigmentation. Ils se confondent totalement avec les larves de la fourmi, qu'ils peuvent dévorer sans risque. La tromperie est sans doute facilitée par un mimétisme chimique venant s'ajouter au mimétisme visuel. L'exemplaire représenté ici est une femelle gravide dont on peut voir les œufs par transparence. © par R.H.L. Disney et N.C. Maskell avec leur autorisation.

Congo, ces myrmécophiles sont capables de suivre une piste sur laquelle la dernière fourmi d'une colonne de *Dorylus wilverthi* est passée 14 heures plus tôt. Ils sont donc aptes à détecter la phéromone résiduelle d'une piste, encore que le passage des *Dorylus* laisse aussi un sillon sur le sol (Kistner, 1979). Cette aptitude des myrmécophiles à « lire » les phéromones de piste est assez générale. Les myrmécophiles les moins intégrés (myrmécophiles de *type 2* selon Witte *et al.*) se contentent de cette aptitude pour rechercher leur nourriture. Ainsi, le petit staphylin *Homoeusa acuminata* se rencontre fréquemment en Europe sur les pistes suivies par *Lasius fuliginosus*, une espèce cartonnière qui recherche le miellat des pucerons mais aussi des proies animales. Il est le plus souvent ignoré des fourmis et répond aux rares agressions en redressant son abdomen. Comme on le verra plus loin, cette posture doit démasquer des glandes émettant des « substances d'apaisement ». Sa présence sur les pistes est uniquement motivée par la recherche des proies transportées par une ouvrière se déplaçant en sens inverse. Il grimpe promptement sur la proie et se laisse véhiculer par la fourmi porteuse, profitant du déplacement pour consommer une partie de la provende. Des expériences de laboratoire montrent que ce passager clandestin est capable de suivre une piste artificielle réalisée avec un extrait aqueux du contenu de l'intestin postérieur de la fourmi. On sait que c'est cet organe qui sécrète la phéromone de piste chez les formicinae. C'est aussi sur la piste qu'il rencontre des partenaires sexuels avec lesquels il s'accouple, sans jamais rentrer dans les nids (Quinet et Pasteels, 1995, 1996).

Pour d'autres myrmécophiles ayant tissé des rapports plus étroits avec les fourmis (myrmécophiles de *type 1* selon Witte *et al.*), l'aptitude à suivre la piste leur permet de trouver l'espèce-hôte au cours des déplacements qui assurent leur dissémination. C'est le cas d'*Edaphopausus favieri*, ce coléoptère aux antennes démesurées qui dévore le couvain et même les ouvrières de son hôte *Pheidole pallidula* (figure 14.12). Au laboratoire, bien que sa sensibilité soit moindre que celle des ouvrières de sa fourmi-hôte, il suit une trace réalisée avec l'équivalent de 0,03 glande à poison de l'ouvrière *minor* par cm de piste. Curieusement, ce n'est pas le composé principal de la phéromone de piste (le 3-éthyl-2,5-diméthyl-pyrazine) qui le stimule le plus, mais le contenu total de la glande (Cammaerts *et al.*, 1990 ; Cammaerts et Cammaerts, 1992).

Tous les papillons Lycaenidae ne sont pas des trophobiontes ou des parasites. Certains se contentent d'une vie myrmécophile leur permettant de se nourrir des restes des proies mangées par les larves et de matières sucrées dérobées à l'occasion d'une trophallaxie. C'est le cas d'*Euliphra mirifica* qui vit au cœur des sociétés d'*Oecophylla longinoda*. Les nids de feuilles des fourmis tisserandes sont fragiles ce qui amène les fourmis à effectuer de fréquents déménagements. Les chenilles de la lycène suivent sans aucune difficulté la piste chimique élaborée par les ouvrières pour permettre le changement de nid. Les chenilles peuvent même suivre des pistes âgées de plus de 2 mois (Dejean et Beugnon, 1996).

Si les araignées myrmécomorphes sont nombreuses, celles vivant de manière intime avec les fourmis sont plus rares. Ces araignées myrmécophiles ont conservé leur habitus d'araignée. La mieux connue est *Masoncus pogonophilus* qui vit dans le nid de la fourmi moissonneuse américaine *Pogonomyrmex badius*. Tous les stades se trouvent dans la fourmilière, où ils se nourrissent de collemboles eux-mêmes myrmécophiles. Cette araignée suit parfaitement les pistes tracées par la fourmi, ce qui lui permet d'émigrer en même temps que son hôte ou de trouver de nouveaux nids pour disséminer (Cushing, 1995). Le comportement de *Gamasomorpha maschwitzi*, que l'on rencontre dans les nids de la fourmi nomade *Leptogenys distinguenda*, est assez semblable (Witte *et al.*, 1999). À l'intérieur du nid, elle se nourrit des proies ramenées par les ouvrières. Lors des déménagements, elle suit la piste des ouvrières, mais les informations tactiles semblent importantes. En effet, sur de longues distances, l'araignée est amenée à maintenir un contact étroit avec la fourmi qui la précède, ce qui rappelle les déplacements en tandem évoqués au chapitre 7.

Les myrmécophiles les mieux intégrés (*type 1* selon Witte *et al.*) sont ceux qui, ayant franchi la barrière sociale, vivent au cœur du nid en obtenant de la nourriture régurgitée par les fourmis. Ces myrmécophiles sont alors léchés, transportés et soignés à l'égal du couvain, au milieu duquel ils vivent le plus souvent. Pour obtenir ce traitement, ces myrmécophiles évolués ont développé une communication avec la fourmi-hôte

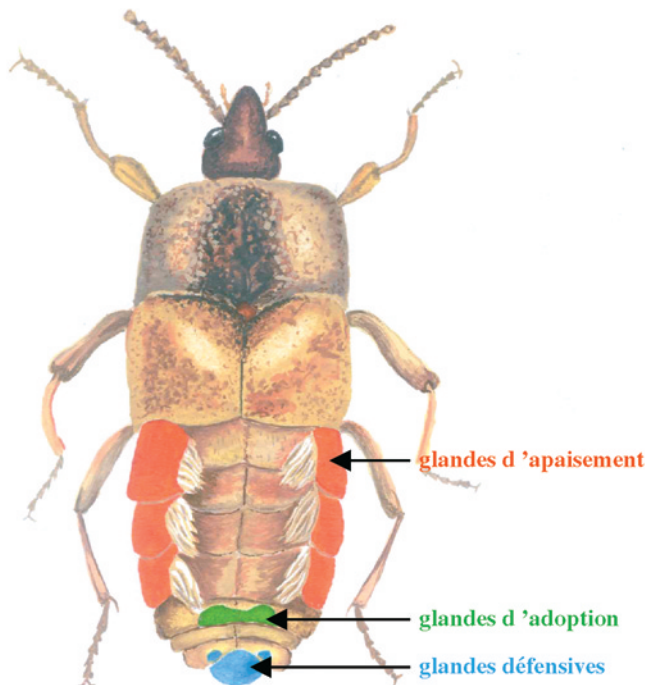


Figure 14.16 ■ La myrmécophilie et les glandes sécrétrices. Les myrmécophiles les plus évolués possèdent des glandes dont les sécrétions favorisent leur adoption par les fourmis. C'est le cas de ce coléoptère staphylin, *Ateomes pubicollis*, qui vit l'été dans les nids d'une fourmi des bois et l'hiver dans ceux d'une *Myrmica*. Les glandes pygidiales ou « glandes d'apaisement » émettent des substances apaisantes quand le coléoptère s'introduit dans un nid. Les « glandes d'adoption », situées de part et d'autre de la partie dorsale de l'abdomen, sont associées à des poils ou trichomes. Elles émettent une substance qui détermine les ouvrières à transporter le myrmécophile dans les profondeurs du nid. Enfin, des « glandes défensives » sécrètent une substance qui repousse des ouvrières agressives. Redessiné d'après Hölldobler B. et Wilson E.O., 1990. In *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin.

basée sur l'existence de signaux chimiques et mécaniques. Ces myrmécophiles particulièrement évolués se rencontrent principalement chez les coléoptères. Un exemple, devenu classique, est celui des staphylin *Lomechusa strumosa* et *Atemeles pubicollis*. Le premier vit dans les nids de *Formica sanguinea*, le second est l'hôte de la fourmi des bois *Formica polyctena* durant l'été et de diverses *Myrmica* durant l'hiver. Leurs relations intimes avec les fourmis ont été longuement décrites par Wasmann dès 1915, mais c'est à Hölldobler que l'on doit la compréhension du rôle joué par les allomones émises par ces staphylin (Hölldobler, 1967, 1970 ; Hölldobler et Wilson, 1990). Lorsque l'adulte d'*A. pubicollis* pénètre dans un nid de *Myrmica* à l'entrée de l'hiver, il adopte un comportement stéréotypé qui comprend plusieurs étapes. Relevant son abdomen, il découvre des glandes pygidiales qui, léchées par les fourmis, diminuent immédiatement leur agressivité. Ce sont des « glandes d'apaisement » (figure 14.16). En même temps, le coléoptère effleure l'ouvrière de ses antennes. La fourmi est attirée par une série de glandes localisées sur les côtés de l'abdomen du coléoptère. L'ouverture de ces glandes est entourée de poils dressés, les *trichomes*, que l'on retrouve chez de nombreux myrmécophiles. Saisissant ces trichomes, l'ouvrière transporte l'*Atemeles* à l'intérieur du nid. Les glandes associées aux trichomes sécrètent sans doute une substance dite d'*adoption*, car si l'on recouvre ces poils d'un vernis, l'adoption échoue. Il est vraisemblable que les glandes d'adoption sécrètent une allomone imitant l'odeur du couvain. L'arsenal chimique du coléoptère est complété par des glandes *défensives*, situées dorsalement sur l'abdomen. Leur sécrétion repousse les fourmis trop agressives. Une fois adopté, le myrmécophile obtiendra des régurgitations de son hôte en tapotant de ses pattes antérieures et de ses antennes la tête et les pièces buccales de la fourmi (figure 14.17). Il passera ainsi l'hiver dans le nid des *Myrmica* où il atteindra la maturité sexuelle. Au printemps, il s'envole et pénètre dans un dôme de la fourmi des bois. Il doit alors en quelque sorte changer de langage pour être adopté par une fourmi qui appartient à une autre sous-famille (Formicinae). L'accouplement et la ponte du myrmécophile ont lieu chez le nouvel hôte. La larve d'*Atemeles* qui en résulte se tient au milieu du couvain où elle développe aussi des interactions avec les fourmis, sur la base de sécrétions chimiques. Elle est longuement léchée par les ouvrières nourrices. Les glandes attractives sont situées dorso-latéralement sur chacun des segments larvaires. Leur réservoir s'ouvre à l'extérieur par un pore. Si l'on obstrue ces pores avec un vernis, la larve est délaissée ou éliminée. L'obtention de nourriture est déclenchée par la mise en œuvre de signaux mécaniques : la larve redresse l'avant de son corps vers une ouvrière et tapote le labium de la nourrice avec ses propres pièces buccales (figure

14.18). Elle obtient ainsi des régurgitations en quantité plus élevée que les propres larves de la fourmi, comme le montrent des mesures utilisant des éléments radioactifs mélangés à du miel. La larve va ainsi se développer puis se nymphoser pendant l'été pour donner un imago à l'entrée de l'automne. L'adulte obtiendra des régurgitations en employant les mêmes signaux tactiles qu'il utilisait dans le nid de *Myrmica* : tapotements des pièces buccales de la fourmi à l'aide de ses antennes et de ses pattes antérieures. Gavé de nourriture, il s'envolera pour une migration automnale à la recherche d'un nid de *Myrmica*. *Lomechusa strumosa* utilise les mêmes artifices chimiques et tactiles pour se faire adopter et nourrir par des ouvrières de *Formica sanguinea* (Hölldobler, 1967, 1970 ; Hölldobler et Wilson, 1990). Mais il accomplit la totalité de son cycle dans le même nid. Il ne s'envole que pour disséminer, à la recherche de nouveaux nids de la fourmi sanguine. Ce cycle simplifié, avec une seule fourmi-hôte, représente sans doute une première étape évolutive dépassée seulement par les *Atemeles* (Wasmann, 1915 ; Hölldobler, 1972).

Les sollicitations tactiles, antennaires ou tarsales font partie du répertoire comportemental de nombreux autres myrmécophiles. La minuscule guêpe *Lepidopria pedestris* (Diapriidae), hôte de la fourmi voleuse *Solenopsis fugax*, effleure de ses tarsi antérieurs le dessous de la tête des ouvrières au niveau du labium pour en obtenir très facilement de la nourriture (Lachaud, 1981). Effectuant sa croissance larvaire chez un hôte inconnu, l'adulte pénètre dans la fourmilière après un vol de dissémination. Très vite, il perd ses ailes, peut-être par autotomie, plus sûrement sans doute arra-



Figure 14.17 ■ *La myrmécophilie et les signaux tactiles.* Les myrmécophiles les mieux intégrés obtiennent des régurgitations nourricières des fourmis-hôtes. Pour déclencher ces régurgitations ils utilisent des signaux tactiles qui miment avec plus ou moins de précision les mouvements antennaires d'une ouvrière sollicitrice. Plusieurs coléoptères staphylin, comme ici *Atemeles pratensoides*, utilisent pour ces sollicitations leurs antennes et souvent leurs pattes antérieures. Pattes et antennes balayent la tête de la fourmi *Formica pratensis*. Malgré l'imitation assez grossière, ces mouvements suffisent à déclencher une régurgitation sur les pièces buccales du staphylin. Redessiné d'après Wasmann E., 1909. In *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen*. E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

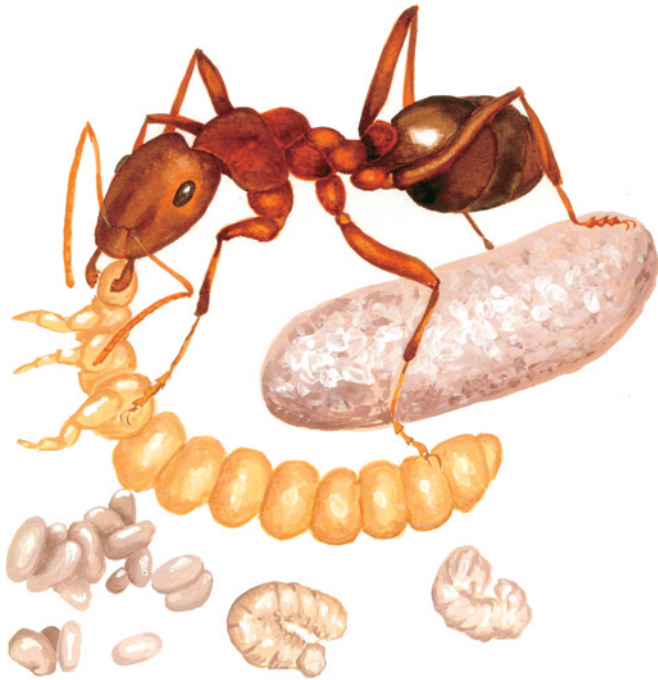


Figure 14.18 ■ La myrmécophilie et les sollicitations larvaires. Quand le cycle des myrmécophiles se déroule entièrement dans le nid des fourmis, leurs larves utilisent aussi des signaux tactiles pour obtenir de la nourriture. Ici, la larve d'*Ateleles pubicollis* effleure le labium d'une ouvrière nourrice avec ses propres pièces buccales. Dessiné d'après Hölldobler B. et Wilson E.O., 1990. *In The Ants*. Springer-Verlag, Berlin.

chées par les ouvrières. Quoi qu'il en soit, il mime alors parfaitement les ouvrières dont il a la taille et l'habitue ; seule sa couleur plus foncée permet à l'observateur de le reconnaître. Ce myrmécophile trompe donc aussi son hôte par mimétisme wasmannien. La ressemblance est encore plus frappante entre *Plagiopria passerai* et son hôte *Plagiolepis pygmaea* (Lachaud et Passera, 1982). Quand ce Diapriidae, qui effectue tout son cycle dans la fourmilière, a perdu ses ailes, sa couleur noire le dissimule totalement au milieu des ouvrières de même couleur (figure 14.19).

Les comportements sont identiques chez les acariens du genre *Antennophorus*. Ces Gamasidae passent la dernière partie de leur vie accrochés au corps d'une ouvrière de *Lasius* ou d'*Acanthomyops* (Janet, 1897 b ; Wheeler, 1910 b). Ils s'y positionnent de manière à ne pas déséquilibrer la fourmi. S'ils sont trois, deux d'entre eux se fixent de part et d'autre de l'abdomen et le troisième sous la tête. Quand quatre acariens sont présents, deux se positionnent de chaque côté de l'abdomen et les deux autres de chaque côté de la tête. Quand ils sont implantés sur la tête, ils obtiennent des



Figure 14.19 ■ Une guêpe myrmécophile. *Plagiopria passerai* est une minuscule guêpe de la famille des Diapriidae. Elle est l'hôte de la fourmi *Plagiolepis pygmaea*, sa larve se développant aux dépens des larves royales de son hôte. L'adulte ressemble beaucoup aux ouvrières de la fourmi, tant par sa couleur que par son habitue. La ressemblance est encore plus forte quand le myrmécophile perd ses ailes, sans doute par autotomie. © par L. Passera. *In Lachaud J.P. et Passera L., 1982. Insectes Soc., 29 : 561-568.* © 1982 et autorisation de Birkhauser Verlag, Basel.

régurgitations de la fourmi porteuse, après avoir tapoté ses pièces buccales à l'aide de leurs longues pattes antérieures. S'ils sont situés sur l'abdomen, ils sollicitent de la même manière l'ouvrière la plus proche. Ils sont aussi capables d'interférer dans un échange trophallactique entre deux ouvrières, en prélevant une partie de la goutte nourricière.

Les coléoptères sont riches en espèces myrmécophiles dépendant totalement des soins prodigués par une fourmi-hôte. Chez *Amorphacephalus coronatus*, un Brentidae de grande taille, les sollicitations antennaires sont réciproques. Ce myrmécophile pratique en effet de véritables échanges trophallactiques avec sa fourmi-hôte appartenant au genre *Camponotus* (figure 14.20). Le coléoptère obtient de la nourriture régurgitée par la fourmi, mais il offre aussi à cette dernière des régurgitations alimentaires ou des sécrétions salivaires après avoir été sollicité par des flagellations antennaires (Le Masne et Torossian, 1965 ; Le Masne, 1994).

Comme la famille des Staphilinidae, celle des Pselaphidae comprend de nombreuses espèces complètement intégrées à la vie de la fourmilière. *Claviger testaceus* est une espèce européenne hébergée par la fourmi jaune *Lasius flavus*. On sait depuis longtemps que ce coléoptère est léché, transporté et nourri par les ouvrières (Müller, 1818). Comme les staphylins, il possède de chaque côté du corps, à la jonction des élytres et de l'abdomen, des trichomes dorés associés à des glandes sécrétrices. D'autres glandes débouchent au niveau



Figure 14.20 ■ Un myrmécophile bien intégré. *Amorphocephalus coronatus* est un coléoptère Brenthidæ assez voisin des charançons que l'on trouve sur le pourtour de la Méditerranée, associé à plusieurs espèces du genre *Camponotus*. C'est le seul myrmécophile connu pour pratiquer des échanges trophallactiques complets avec son hôte puisque la nourriture liquide circule dans les deux sens. © par G. Le Masne In Le Masne G. et Torossian C., 1965. *Insectes Soc.*, 12 : 185–194. © 1965 et autorisation de Birkhauser Verlag, Basel.

d'une dépression dorsale de l'abdomen, la *cuvette ter-gale*, et surtout à la surface des pièces buccales (glandes labrales) (Cammaerts, 1974). Les ouvrières-hôtes manifestent souvent des comportements agressifs en s'approchant du coléoptère, mandibules ouvertes et gastre fléchi. Ces comportements agonistiques sont désamorçés par le léchage des pièces buccales ou des trichomes, associés sans doute à des glandes émettant des substances apaisantes (Cammaerts, 1991). Le léchage des sécrétions glandulaires labrales et celui des trichomes entraînent aussi la régurgitation par l'ouvrière d'une goutte alimentaire au niveau des pièces buccales du myrmécophile (Cammaerts, 1992) (figure 14.21). Mais la régurgitation ne semble pas ici répondre à l'émission d'une allomone imitant l'odeur du couvain, comme cela semble être le cas chez les staphylins myrmécophiles. Cette régurgitation présente toutes les caractéristiques du dégorgeement du jabot des ouvrières sur les cadavres d'insectes, qu'elles préparent afin de les rendre consommables par leurs larves. Les allomones émises par le *Claviger* pourraient alors ressembler aux substances produites par la décomposition d'une proie. Cette allomone incite l'ouvrière à régurgiter sur le *Claviger* comme elle le fait sur un cadavre. Peut-être s'agit-il d'ajouter des carbohydrates à un aliment protéique ; ou peut-être le liquide issu du jabot de l'ouvrière contient-il des enzymes protéolytiques. Quoi qu'il en soit, le *Claviger* est traité comme un cadavre, ce qui lui permet de bénéficier de régurgitations nourri-



Figure 14.21 ■ L'obtention de nourriture sans sollicitations antennaires. L'ouvrière de *Lasius flavus* régurgite sur les pièces buccales du coléoptère *Claviger testaceus*, exactement comme elle le fait sur une proie afin de la rendre consommable. Le myrmécophile pourrait alors émettre une allomone imitant les substances émises par un cadavre en décomposition et non les allomones émises par le couvain comme cela semble être le cas chez d'autres myrmécophiles. Traité comme un cadavre, le *Claviger* bénéficie de régurgitations sans solliciter son hôte par des mouvements antennaires. © par R. Cammaerts avec son autorisation. In Cammaerts R., 1991. *Bull. Anns Soc. r. belge Ent.*, 127 : 155–190.

cières sans que des mouvements antennaires soient en cause (Cammaerts, 1995). Ni les antennes de l'ouvrière donneuse, qui restent « ouvertes » en forme de U, ni celles du myrmécophile ne sont mises en mouvement lors de la régurgitation. De plus, les mandibules de l'ouvrière donneuse restent fermées pendant cette régurgitation, alors qu'elles sont ouvertes quand il s'agit d'un véritable échange trophallactique entre ouvrières.

Le comportement des *Claviger* attire l'attention sur le rôle joué par les sollicitations antennaires dans la communication entre myrmécophiles et fourmis. On doit se demander comment, au cours de l'évolution, certains myrmécophiles ont pu s'insérer dans le système de la communication qui accompagne les échanges de nourriture entre ouvrières de fourmis. Ce problème se comprend mieux si l'on tient compte de l'organisation de la trophallaxie, telle qu'elle a été évoquée au chapitre 1. L'ouvrière sollicitieuse exerce bien des stimulations efficaces — et nécessaires — sur la tête de l'ouvrière donneuse ; par contre, les mouvements d'antennes de cette dernière ne constituent pas des signaux pour la receveuse. Par conséquent, si le myrmécophile doit bien être capable d'exercer des stimulations tactiles qui *miment* celles d'une ouvrière sollicitieuse, il n'a pas à interpréter des signaux de réponse venant de la fourmi

sollicitée (Bonavita-Cougourdan, 1981, 1988). Une évolution complexe a été nécessaire pour permettre l'acquisition du comportement de sollicitation par le myrmécophile. Mais il n'y a pas eu chez la fourmi une évolution parallèle. Il n'y a pas eu co-évolution, mais bien évolution du seul myrmécophile (Le Masne, 1982, 1994). Cette hypothèse est confortée par une comparaison avec les sociétés des guêpes Vespidae ou celles de l'abeille domestique. Chez ces dernières, les contacts trophallactiques comportent un véritable échange de signaux antennaires : ceux émis par l'ouvrière donneuse sont nécessaires, comme ceux de la solliciteuse. Or, ces sociétés hébergent peu de commensaux et aucun qui obtienne de ses hôtes la régurgitation de nourriture (Bonavita-Cougourdan, 1981, 1988).

2.2.3. Mimétisme et camouflage chimiques

Tous les myrmécophiles ne possèdent pas l'équipement glandulaire leur permettant d'émettre des substances apaisantes afin de circuler librement dans la fourmière. Une autre stratégie permet de franchir la barrière dressée par l'agressivité des fourmis en brisant leur code de reconnaissance. On a vu au chapitre 7 que ce dernier est dû à la présence sur la cuticule d'un mélange d'hydrocarbures dont les composants et les proportions relatives sont caractéristiques de chaque espèce et le plus souvent de chaque société. Il suffit alors au myrmécophile de présenter le profil chimique caractéristique de l'espèce et/ou de la société dans laquelle il s'introduit pour tromper la vigilance des fourmis gardiennes. Il existe plusieurs conceptions de la ressemblance chimique (Howard *et al.*, 1990 *a* ; Dettner et Liepert, 1994). Celle d'Howard et ses collaborateurs s'applique particulièrement bien aux myrmécophiles. On distinguera avec eux le *mimétisme chimique*, qui consiste pour un organisme à synthétiser les composés lui permettant d'obtenir l'odeur de la fourmi, et le *camouflage chimique* qui consiste à acquérir de façon passive cette même odeur afin de masquer sa propre odeur.

2.2.3.1. Mimétisme chimique

Les cas indiscutables de mimétisme chimique sont encore rares chez les fourmis. Le premier connu concerne une mouche de la famille des Sirphidae. Les larves de *Microdon albicomatus* et *M. piperi* sont des prédateurs obligatoires du couvain de *Myrmica incompleta*. Elles se déplacent librement dans les chambres à couvain, sans jamais être molestées par les fourmis (Howard *et al.*, 1990 *a* et *b*). Les larves du prédateur sont même transportées par les ouvrières comme des larves de fourmis (Garnett *et al.*, 1985). L'analyse chimique révèle que le profil des hydrocarbures cuticulaires des larves du syrphide correspond à celui des nymphes de la fourmi. Il inclut des n-alcane, des mono et des di-

méthyl-alcane avec des chaînes carbonées comprenant entre 22 et 29 atomes de carbone (Howard *et al.*, 1990 *b*). La correspondance est également parfaite entre le profil cuticulaire des larves de *Microdon piperi* et celui du couvain de *Camponotus modoc* (Howard *et al.*, 1990 *a*). Même des substances comme les mono-méthyl et diméthyl-(Z)-alcènes, rares chez les insectes, se retrouvent à la fois sur la cuticule du prédateur et sur celle de son hôte. Il semble que l'on soit bien en présence d'une biosynthèse des hydrocarbures, ce qui suppose une *co-évolution* ancienne de la mouche et de la fourmi.

Le mimétisme chimique s'étend aussi à l'œuf de ces syrphides (Elmes *et al.*, 1999). Après avoir effectué sa nymphose à l'intérieur d'une nymphe de la fourmi, la mouche femelle sort et pond à l'entrée du nid. C'est ainsi qu'en Écosse, l'espèce européenne *Microdon mutabilis* dépose ses œufs à l'entrée des nids de son hôte exclusif, *Formica lemani*. Les ouvrières ignorent ces œufs, qui donnent naissance à des larves rampant d'elles-mêmes pour pénétrer dans le nid afin de répéter le cycle. Mais si l'on fait pondre la mouche à l'entrée d'un nid de la même espèce situé dans un biotope éloigné, les œufs sont détectés par les ouvrières locales : ils sont dévorés avec d'autant plus de rapidité que le biotope est plus éloigné de celui de la pondeuse. Comme la larve, l'œuf des *Microdon* est protégé par des substances qui miment l'odeur de reconnaissance coloniale de la fourmi. Non seulement la mouche synthétise des substances identiques à celles produites par *Formica lemani*, mais encore la similitude se limite à l'échelle de la population. C'est ce qui explique la répartition très fragmentée de ce myrmécophile parasite. On peut remarquer aussi que les myrmécophiles parasites stricts sont beaucoup plus spécialisés dans le choix de l'hôte que ne le sont des myrmécophiles dont le régime alimentaire est plus varié, allant de la prédation jusqu'à des régurgitations.

Certains lépidoptères myrmécophiles sont peut-être aussi des adeptes du mimétisme chimique. Les chenilles de la lycène *Acantholepis capensis* sont dépourvues de structures émettant des substances sucrées. Ce ne sont pas des trophobiontes et elles ne sont donc pas recherchées par les fourmis sur leur plante nourricière. Pourtant, parvenues au 3^e stade larvaire, elles sont emportées vers leur nid par des ouvrières de *Camponotus niveosetosus*. Introduites dans les chambres à couvain, elles y dévorent les larves sans susciter l'agressivité des fourmis. L'analyse d'extraits des cupules perforées de ces chenilles montre qu'elles émettent des substances semblables à celles trouvées sur la cuticule des larves de la fourmi. Il semble que ces chenilles synthétisent des hydrocarbures qui imitent ceux de leur victime (Henning, 1983). La situation est analogue chez l'argus

Maculinea rebeli dont le cas a été envisagé plus haut. Les larves du 4^e stade qui sont emportées vers leur nid par les ouvrières de *Myrmica schencki* synthétisent certainement les mêmes hydrocarbures que ceux élaborés par le couvain de la fourmi (Thomas *et al.*, 1998 b ; Akino *et al.*, 1999).

En Guyane, les larves de la coccinelle *Thalassa saginata* vivent à l'intérieur des nids de *Dolichoderus bidens* sans que l'on sache de quoi elles se nourrissent (Orivel *et al.*, 2004). Les ouvrières de la fourmi ne manifestent aucune agressivité à l'encontre des larves et des nymphes de ce myrmécophile dont elles sollicitent des gouttes anales. Il s'agit d'une myrmécophilie sans doute obligatoire, puisque les formes larvaires du coléoptère n'ont jamais été trouvées en dehors du nid de la fourmi. Le profil des hydrocarbures cuticulaires des larves et des nymphes de la coccinelle est très proche de celui trouvé sur la cuticule des larves du couvain de la fourmi. Comme les larves de la coccinelle ne semblent pas entrer en contact avec le couvain, il est possible que le mécanisme chimique repose sur la biosynthèse des hydrocarbures plutôt que sur leur acquisition passive. Cette hypothèse est renforcée par le fait que les ouvrières ont un profil cuticulaire très différent de celui de leurs larves et donc de celui des larves de la coccinelle. Il est par conséquent exclu que les larves du myrmécophile acquièrent leurs hydrocarbures au contact des ouvrières de l'hôte.

2.2.3.2. Camouflage chimique

Il semble bien que dans beaucoup de cas, l'odeur coloniale est acquise de façon passive à l'occasion de contacts avec les ouvrières du nid. Cette stratégie, moins évoluée, s'avère avantageuse quand le myrmécophile n'est pas étroitement inféodé à une seule espèce de fourmi-hôte, mais qu'au contraire, il change régulièrement de colonie d'accueil et que son régime alimentaire est varié. Le camouflage chimique par acquisition passive est une stratégie adoptée par les myrmécophiles appartenant à des taxons très divers. On le rencontre chez des coléoptères, des orthoptères, des hyménoptères, des arachnides ... L'exemple de *Martinezia duterteri* (anciennement *Myrmecaphodius excavaticollis*) est démonstratif. Ce petit scarabée pénètre indifféremment dans les nids de diverses espèces de *Solenopsis* ou dans ceux d'au moins deux *Iridomyrmex* au sein desquels se déroule la totalité de son cycle. Il se nourrit aussi bien de régurgitations obtenues des ouvrières que de cadavres de fourmis, ou de larves qu'il dévore. Lors d'une nouvelle introduction, il est attaqué par les ouvrières résidentes, ce qui démontre qu'il n'est pas porteur de l'odeur de la société. Ce n'est qu'au bout de quelques jours qu'il acquiert les hydrocarbures de son nouvel hôte. À chaque transfert, il change ainsi de signature chimique pour s'adapter à l'odeur ambiante. La nou-

velle odeur doit résulter des contacts avec les ouvrières, en particulier à l'occasion des activités de léchage ou de régurgitation (Vander Meer et Wojcik, 1982).

On connaît d'autres myrmécophiles appelés à modifier leur profil cuticulaire à chaque changement d'hôte. C'est le cas des grillons myrmécophiles du genre *Myrmecophila* (figure 14.22). Ces minuscules orthoptères sont aptères et leur cycle se déroule entièrement dans le nid des fourmis (Henderson et Akre, 1986). Ils s'y accouplent et y pondent. Leur nourriture est variée : ils peuvent consommer des matières sucrées, lécher les ouvrières ou les larves et obtenir des régurgitations. L'intégration n'est pas parfaite et ils sont fréquemment agressés par les ouvrières, trouvant alors leur salut dans la fuite. Les lipides de leur cuticule comprennent des esters et des hydrocarbures. Les premiers sont spécifiques du grillon et permanents. Par contre, les hydrocarbures ressemblent beaucoup à ceux de la fourmi avec laquelle ils vivent. Ils disparaissent d'ailleurs quand on isole les grillons pendant



Figure 14.22 ■ Un grillon myrmécophile. *Myrmecophila acervorum* est un grillon européen que l'on trouve chez plusieurs espèces de *Crematogaster*, de *Camponotus*, de *Messor* et, comme ici, chez *Pheidole pallidula*. Assez mal accepté, il doit souvent fuir l'agressivité des ouvrières. Effectuant la totalité de son cycle chez les fourmis, il se nourrit en léchant ses hôtes ou quémant des régurgitations. Il passe souvent du nid d'une espèce à celui d'une autre, ce qui fait penser qu'il est capable d'acquérir la bonne odeur coloniale de façon passive, bien que son camouflage chimique ne soit pas parfait. © par L. Passera.

quelques jours, pour réapparaître lors de leur introduction chez une nouvelle fourmi. Ces myrmécophiles sont donc capables de changer d'odeur grâce à des contacts directs avec les ouvrières du nid d'accueil (Akino *et al.*, 1996).

Les minuscules hyménoptères appartenant à la sous-famille des Eucharitinae sont tous des parasitoïdes de fourmis (Heraty, 1994). Les femelles pondent leurs œufs sur des plantes fréquentées par la fourmi-hôte. L'éclosion libère une larve de premier stade de type *planidium* qui attend, dressée sur une feuille, le passage de la fourmi adéquate. Se fixant sur une patte de l'ouvrière, la larve pénètre sans difficulté dans le nid et atteint la chambre du couvain. Elle ne reprend son développement que lorsqu'une larve sur laquelle elle est fixée entreprend sa métamorphose. C'est à l'intérieur de la nymphe qu'elle dévore que l'Eucharitinae effectue son développement. Après l'émergence, l'adulte sort de la fourmière afin de s'accoupler et de pondre. À quelques variantes près, le même cycle est réalisé par *Orasema xanthopus*, une guêpe parasite de la fourmi de feu. L'analyse des hydrocarbures portés par la nymphe du parasitoïde montre qu'il existe une convergence importante entre ces substances et celles de la fourmi. Quant aux jeunes adultes fraîchement éclos, ils partagent 75 p. 100 des hydrocarbures de l'hôte. Par contre, dès que la guêpe a quitté le nid, son profil cuticulaire se modifie rapidement, seulement 14 p. 100 des hydrocarbures restant communs aux deux espèces (Vander Meer *et al.*, 1989). Les résultats obtenus avec *Kapala iridocolor*, un Eucharitinae parasitoïde de l'Ectatomminae *Ectatomma ruidum*, sont assez semblables (figure 14.23). (Howard *et al.*, 2001). Après son émergence, la guêpe est saisie par les épines thoraciques dont elle est pourvue et progressivement transportée par les ouvrières vers la sortie ; il n'y a alors aucune manifestation d'hostilité. À cette époque de sa vie, 40 hydrocarbures des 55 que possède le parasitoïde sont communs avec ceux des ouvrières et ils représentent 92,6 p. 100 du total des hydrocarbures portés par la guêpe. La *Kapala* est alors parfaitement déguisée olfactivement en fourmi. C'est sans doute au contact de la larve qu'elle a dévorée que la *Kapala* a acquis cette odeur. Mais il ne s'agit que d'une situation transitoire, maintenue le temps nécessaire à la sortie du parasitoïde. S'il en est empêché par l'expérimentateur (fermeture du nid), il sera attaqué par les fourmis car son profil cuticulaire s'éloigne rapidement de celui de son hôte.

L'acquisition des hydrocarbures cuticulaires de la fourmi-hôte peut résulter d'un processus moins passif. C'est le cas de l'araignée *Cosmophasis bitaeniata* qui vit dans les nids de la fourmi tisserande indienne *Oecophylla smaragdina*. L'analyse par chromatographie gazeuse de sa cuticule révèle qu'elle partage les mêmes 14 hydrocarbures présents sur la cuticule des ouvrières



Figure 14.23 ■ Le camouflage chimique. *Kapala iridocolor* est une guêpe Eucharitinae parasitoïde de la fourmi *Ectatomma ruidum*. Le mâle que l'on voit ici s'accouple à l'extérieur, la femelle pondant sur les végétaux. La larve du premier stade est transportée dans le nid par phorésie. Elle se développe aux dépens d'une larve de fourmi accomplissant sa nymphose. À l'émergence, l'adulte de la guêpe a acquis passivement l'odeur des fourmis. Ce camouflage chimique explique pourquoi les fourmis le transportent sans agressivité vers la sortie en le saisissant par les épines thoraciques. Le camouflage n'est que temporaire. Si la *Kapala* reste trop longtemps dans le nid, elle est reconnue comme étrangère et attaquée par les fourmis. © par J.P. Lachaud avec son autorisation.

(Allan *et al.*, 2002). Or, les ouvrières sont très agressives et ne se laissent pas aborder par l'araignée myrmécophile qu'elles pourchassent d'ailleurs à la moindre occasion. Il n'y a donc aucun contact entre l'araignée et les ouvrières. Par contre, l'araignée se conduit en prédateur et consomme les larves de la fourmi. L'acquisition d'hydrocarbures par le biais de l'alimentation a déjà été signalée au chapitre 7 pour ce qui concerne les fourmis elles-mêmes. Elgar et Allan (2004) ont montré que le processus est identique chez cet arachnide. Le profil cuticulaire de l'araignée ressemble plus à celui du couvain qu'à celui des ouvrières. De plus, les variations des profils cuticulaires détectées chez les araignées dépendent davantage de la colonie de fourmis chez laquelle elles vivent que de leur propre parenté génétique.

Les myrmécophiles ont ainsi élaboré des stratégies très variées leur permettant d'exploiter au mieux l'écosystème que représente un nid de fourmis. Certains, comme *Dichillus minutus*, ne sont que des myrmécophiles facultatifs puisqu'ils peuvent subsister dans d'autres milieux que celui de la fourmière (Le Masne, 1970 a). Mais pour briser le code d'entrée, ou tout au moins pour être tolérés dans l'environnement immédiat, les *Dichillus* comme les myrmécophiles permanents ont développé diverses adaptations. La plus

simple est celle qui leur permet de suivre la piste chimique de leur hôte. Les autres les autorisent à franchir la barrière de la société. Elles peuvent faire appel au mimétisme morphologique, comportemental ou chimique. Mais il faut remarquer que ces adaptations concernent seulement le myrmécophile (Hölldobler, 1971 *b* ; Le Masne, 1994). La fourmi, pour sa part, n'a pas modifié son comportement car, même si elle peut tirer profit de quelques sécrétions, elle vit fort bien sans myrmécophiles. La situation est ici différente de celle des trophobiontes : dans ce dernier cas, les fourmis dépendent étroitement de leur association avec des pucerons ou des cochenilles et sont amenées à manifester des comportements nouveaux.

En conclusion, la fourmilière constitue un écosystème partiellement isolé. Cet écosystème est structuré en micro-habitats qui, de l'extérieur vers l'intérieur, comprennent l'aire de récolte avec ses pistes de fourrage-ment, les environs immédiats du nid contenant souvent des accumulations de déchets divers, des chambres périphériques où stationnent des gardiens, des chambres de stockage de la nourriture et enfin, au cœur du dispositif, les chambres à couvain. Ces différents habitats sont peuplés de nombreux symbiotes. À l'extérieur se rencontrent des trophobiontes, à l'intérieur des myrmécophiles. Les uns comme les autres ont développé des adaptations en rapport avec leur position topographique.

15

Fourmis envahissantes

Les fourmis, comme d'autres organismes, participent aux invasions biologiques que l'on considère comme l'une des menaces les plus graves concernant la biodiversité. Ces invasions constituent la deuxième cause de la raréfaction des espèces, après la destruction des habitats (Mack *et al.*, 2000).

À ce jour, 150 espèces de fourmis ont été signalées en dehors de leur aire d'origine. Beaucoup ont été aperçues de façon seulement ponctuelle. Ce sont des fourmis *déplacées* ou, selon McGlynn (1999 *a*), des fourmis *transférées*. Parmi ces fourmis transférées, 30 à 35 sont capables de s'installer sur un nouveau territoire et d'y prospérer de façon durable, en augmentant régulièrement la zone colonisée. Ce sont les espèces *envahissantes* dont la plupart, si non toutes, ont été transportées par l'homme (McGlynn, 1999 *a* ; Holway *et al.*, 2002 *a*) (tableau 15. 1). Les fourmis envahissantes sont une menace pour la biodiversité. La liste des 100 organismes envahissants les plus dangereux au monde (GISP, 2001) comprend 14 insectes parmi lesquels cinq espèces de fourmis : *Anoplolepis gracilipes*, *Linepithema humile*, *Pheidole megacephala*, *Solenopsis invicta*, *Wasmannia auropunctata*. À cette liste subjective mais « officielle », on peut ajouter *Tapinoma melanocephalum*, *Monomorium pharaonis* et *Solenopsis geminata* (tableau 15.1). Ces huit fourmis sont parmi les plus largement distribuées, leurs populations sont très abondantes et les dégâts qu'elles commettent considérables. On les appelle souvent des *fourmis-pestes*. Quelques-unes de ces fourmis envahissantes assurent leur succès en combattant et en repoussant des espèces locales, dont elles monopolisent les sources de nourriture. Comme elles, on les rencontre donc en pleine nature. La plus typique est sans doute la fourmi de feu rouge *Solenopsis invicta*, que l'on continuera d'appeler ainsi, bien que selon Bolton (1995), elle devrait s'appeler désormais *S. wagneri*. Les autres fourmis envahissantes présentent un caractère supplémentaire : non seulement elles sont transportées d'une région à une autre par le commerce humain, mais elles établissent un commensalisme étroit avec l'homme. Ce sont les fourmis *vagabondes* ou *tramp species* selon la termino-

logie anglo-saxonne (Hölldobler et Wilson, 1990 ; Passera, 1994). Ces fourmis occupent des niches écologiques négligées par les espèces indigènes. La plupart peuvent vivre à l'intérieur des maisons et ne sont pas confrontées aux espèces locales. Les habitations sont parfois leur biotope exclusif quand leurs exigences thermiques ne leur permettent pas de vivre à l'extérieur. C'est le cas en Europe de la fourmi du pharaon *Monomorium pharaonis* ou de la fourmi fantôme *Tapinoma melanocephalum*. La première se rencontre un peu partout dans les lieux chauffés (Passera, 1994) ; la seconde, pour le moment plus rare, a été localisée dans des immeubles bien chauffés en Suisse (Bustos et Chérix, 1998). Mais ces deux espèces vivent dans la nature, lorsque les conditions thermiques s'y prêtent. C'est le cas dans diverses îles de l'archipel des Galapagos, où la température est évidemment élevée (Pezzatti *et al.*, 1998). D'autres espèces vagabondes vivent à la fois à l'extérieur et dans les habitations, comme en Europe *Lasius neglectus* (Passera non publié), la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* ou dans les milieux tropicaux *Pheidole megacephala* (Passera, 1994).

Le nombre des espèces déplacées semble proportionnel à l'importance numérique de la sous-famille à laquelle elles appartiennent. Ainsi, les Myrmicinae, qui regroupent 52 p. 100 des espèces de la faune myrmécologique mondiale, fournissent 58 p. 100 du total des espèces transférées. Ces chiffres sont respectivement 26 et 27 p. 100 pour les Formicinae, 14 et 16 p. 100 pour les ponéromorphes et 6 et 8 p. 100 pour les Dolichoderinae (McGlynn, 1999 *a*). Par contre, à l'intérieur de chaque sous-famille, le mode de vie prédispose ou non à un transfert. Ce sont uniquement des espèces cryptiques, généralistes et opportunistes (Andersen, 1997) qui constituent le noyau des fourmis transférées. Les espèces prédatrices sont rarement représentées chez les fourmis transférées en raison de leur mode de vie très spécialisé. Aussi, les véritables fourmis nomades de l'Ancien-Monde et du Nouveau-Monde appartenant aux Aenictinae, aux Dorylinae et Ecitoninae ne sont qu'exceptionnellement concernées, alors qu'elles ont un rôle majeur dans la structuration des communautés

Tableau 15.1 ■ *Les fourmis envahissantes*. Les fourmis de cette liste prospèrent en dehors de leur région d'origine, la plupart ayant été transportées par l'homme. Le plus grand nombre d'entre elles vivent d'ailleurs en commensaux de l'espèce humaine établissant leurs sociétés, quand la température l'exige, dans les habitations ou des milieux anthropisés. Ce sont les fourmis vagabondes ou tramp-species. Un peu moins d'une dizaine de ces espèces constituent une menace sérieuse pour la biodiversité, la santé ou les activités humaines qu'elles perturbent par leur densité. Ce sont des fourmis-pestes, marquées en rouge sur ce tableau. Modifié d'après McGlynn T.P, 1999 *a. J. Biogeogr.*, **26** : 535–548. Holway D.A. *et al.*, 2002. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **33** : 181–233. Steiner F. *et al.*, 2005. *Biol. Invas.* (sous presse).

Espèces	Fourmi vagabonde	Localité d'origine
Sous-famille Dolichoderinae		
<i>Linepithema humile</i>	oui	Amérique du Sud
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	oui	Inconnue
<i>Technomyrmex albipes</i>	oui	Région indo-pacifique
Sous-famille Formicinae		
<i>Anoplolepis gracilipes</i>	oui	Afrique ?
<i>Anoplolepis custodiens</i>	?	Afrique
<i>Lasius neglectus</i>	oui	Asie Mineure
<i>Paratrechina bourbonica</i>	oui	La Réunion
<i>Paratrechina fulva</i>	oui	Brésil
<i>Paratrechina longicornis</i>	oui	Afrique ?
<i>Paratrechina vaga</i>	oui	Australie et Asie du Sud-Est
<i>Plagiolepis alluaudi</i>	oui	Seychelles
Sous-famille Myrmicinae		
<i>Cardiocondyla emeryi</i>	oui	Afrique
<i>Cardiocondyla nuda</i>	oui	Australie
<i>Cardiocondyla venustula</i>	?	Ancien-Monde
<i>Cardiocondyla (wroughtonii) obscurior</i>	oui	Asie tropicale et Australie
<i>Monomorium destructor</i>	oui	Afrique ou Inde
<i>Monomorium floricola</i>	oui	Inde et Asie du Sud-Est
<i>Monomorium pharaonis</i>	oui	Afrique ?
<i>Pheidole megacephala</i>	oui	Afrique ?
<i>Quadristruma emmae</i>	?	Papouasie
<i>Solenopsis geminata</i>	non	Amérique tropicale
<i>Solenopsis invicta</i>	non	Brésil
<i>Solenopsis richteri</i>	non	Argentine
<i>Tetramorium caespitum</i>	?	Europe
<i>Tetramorium bicarinatum</i>	oui	Asie du Sud-Est
<i>Tetramorium lanuginosum</i>	?	Asie du Sud-Est
<i>Tetramorium pacificum</i>	?	Antilles
<i>Tetramorium simillimum</i>	?	Europe
<i>Tetramorium tsushimae</i>	?	Japon
<i>Trichoscapa membranifera</i>	?	Europe ?
<i>Wasmannia auropunctata</i>	oui	Amérique tropicale
Sous-famille Ponerinae		
<i>Hypoponera eduardi</i>	?	Afrique
<i>Hypoponera opaciceps</i>	?	Brésil
<i>Hypoponera punctatissima</i>	?	Europe ?

de fourmis des écosystèmes forestiers tropicaux. Seuls des *Cerapachys* et des *Leptogenys*, des fourmis légionnaires, ont été trouvés dans des îles du Pacifique. Il en est de même pour les fourmis champignonnistes. Leur régime alimentaire spécialisé, ainsi que la monogynie et la grande taille des reines sont un obstacle pour le moment non surmonté à leur déplacement lointain. Si des *Acromyrmex* polygynes ont colonisé des îles des Antilles à partir du continent américain, les champignonnistes n'ont pas abordé le continent africain. Compte tenu des énormes dégâts commis à l'agriculture par ces fourmis, cette éventualité qui ne peut être écartée serait une catastrophe économique.

La plupart des fourmis transférées sont originaires des continents qui entourent le Pacifique, en particulier les régions néotropicales et orientales. Les îles du Pacifique constituent leur destination privilégiée (Wilson et Taylor, 1967). Dans l'île de Santa Cruz qui fait partie de l'archipel des Galapagos, on trouve 17 espèces de fourmis dont seulement quatre sont endémiques (Clark *et al.*, 1982). La situation est analogue sur celle de Floreana qui fait partie du même archipel. On y dénombre une vingtaine d'espèces, dont quatre ou cinq seulement sont endémiques ou natives (Pezzatti *et al.*, 1998). Les archipels de la Polynésie ou de la Mélanésie constituent d'excellentes terres d'accueil, en raison de leur climat très comparable aux régions d'origine, et au fait qu'il y a peu d'espèces locales capables de s'opposer avec succès aux espèces envahissantes. Toutes les fourmis qui peuplent les îles Hawaii sont des espèces introduites (Clark *et al.*, 1982).

Dans les conditions que l'on vient d'énoncer, le déplacement des fourmis envahissantes est bien sûr limité, à quelques exceptions près (fourmi de feu, fourmi d'Argentine, *Lasius neglectus*), par le climat qui doit être tropical ou subtropical. Les seules espèces détectées dans des régions paléarctiques sont des fourmis vagabondes liées à l'homme et à ses constructions chauffées. La plus répandue est *Monomorium pharaonis* installée durablement dans de nombreuses villes européennes. Les autres fourmis vagabondes peuvent se rencontrer épisodiquement dans des serres ou autres bâtiments fréquentés par les voyageurs internationaux. Ainsi, la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* a été signalée dans des serres exotiques à Londres (Donisthorpe, 1927 *b*) et à Vancouver (Naumann, 1994). Les papilloramas, devenus à la mode depuis quelques années, accueillent aussi des fourmis vagabondes dans des pays à climat tempéré. Celui de Neuchâtel en Suisse héberge un *Plagiolepis* sp. qui présente toutes les caractéristiques d'une fourmi vagabonde (Bijleveld, 1994). *Paratrechina longicornis*, la fourmi folle, se rencontre occasionnellement dans les grandes villes françaises (Bernard, 1968). Sa présence dans le terminal

d'arrivée de l'aéroport international de Zurich est typique de la stratégie opportuniste des fourmis vagabondes. Sans doute importée avec des marchandises, elle trouve dans ces locaux de nombreux points chauds comme les moteurs des distributeurs de boissons. La nourriture est dans les corbeilles qui recueillent les emballages des sandwiches et autres denrées comestibles (Freitag *et al.*, 2000).

1. Syndrome des fourmis envahissantes

Les fourmis envahissantes partagent plusieurs traits dont certains favorisent leur migration et leur implantation durable (Passera, 1994, Holway *et al.*, 2002 *a*).

1.1. Invasion et colonisation

Le premier caractère des fourmis envahissantes est évidemment leur propension à envahir de nouveaux biotopes. Si pour les espèces les plus communes on a une idée assez précise de leur répartition actuelle, les itinéraires suivis sont plus difficiles à établir et reposent souvent sur des suppositions.

1.1.1. Fourmi d'Argentine

Depuis sa description dans les environs de Buenos Aires en 1868, cette dolichodérine a fait le tour du monde en colonisant les régions à climat méditerranéen et subtropical des six continents (*figure 15.1*) (Passera, 1994 ; Majer, 1994 ; Suarez *et al.*, 2001). Elle atteint l'Amérique du Nord en Louisiane vers 1891 (Newell et Barber, 1913), l'Europe du Sud vers 1904 – 1905 (Marchal, 1917), l'Afrique du Sud en 1908, l'Australie en 1939 et l'Asie (Japon) en 1993 (Sugiyama, 2000). Les limites à l'extension de la fourmi d'Argentine sont essentiellement abiotiques. Originaire du nord de l'Argentine et du sud du Paraguay où elle prospère le long des grandes rivières, elle ne survit ni dans des régions tropicales, ni dans des régions froides. C'est pour cela que sa présence signalée en Suisse par Kutter (1981) n'a été que provisoire (Cherix, com. personnelle). Les observations réalisées en Californie montrent que cette espèce vagabonde est confinée aux régions côtières, ou à des régions intérieures à condition que leur altitude soit faible et leur hygrométrie moyenne (Ward, 1987 ; Holway, 1998 *b* ; Human *et al.*, 1998). Ces conditions ont été vérifiées au laboratoire (Holway *et al.*, 2002 *a* et *b*). Les températures trop fortes ainsi que des environnements trop secs leur sont néfastes. La survie des sociétés expérimentales dépasse 80 p. 100 si l'on ajoute chaque jour 15 à 25 mL d'eau au sable qui contient le tube de verre dans lequel elles vivent. Cinquante pour cent d'entre elles meurent si l'on ajoute seulement cinq mL d'eau, et toutes disparaissent si le sable reste sec. Elles sont d'ailleurs capables de trouver elles-mêmes les emplacements les plus



Figure 15.1 ■ *Distribution mondiale de la fourmi d'Argentine*. Cette fourmi vagabonde occupe actuellement de très nombreuses régions des six continents à climat méditerranéen. L'invasion est partie de l'Amérique du Sud à la fin du XIX^e siècle. Les points rouges indiquent la répartition des super-colonies envahissantes. Les plus significatifs sont flanqués de l'année présumée de l'invasion. Redessiné d'après Suarez A.V. *et al.*, 2001. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **98** : 1095–1100.

humides, en situation de choix entre des compartiments d'hygrométrie variable (Walters et Mackay, 2003). C'est ce qui explique que sur la côte méditerranéenne européenne, la distribution des fourmis d'Argentine est limitée à une étroite frange littorale soumise à l'humidité apportée par les vents du large (Passera, non publié). Le succès qu'elle rencontre en Californie est dû pour une grande part à l'arrosage des zones urbanisées et l'irrigation des cultures (Holway *et al.*, 2002 *b*). Une projection des changements climatiques globaux, en particulier le réchauffement climatique, sur ses préférences thermiques laisse penser que si elle abandonnera les régions tropicales, sa répartition s'étendra considérablement en direction de latitudes plus élevées. La côte tropicale africaine et le sud-est asiatique, le nord-est des États-Unis semblent particulièrement vulnérables. On peut s'attendre à ce qu'elle colonise en profondeur les bords de la Méditerranée et de la mer Caspienne (Roura-Pascual *et al.*, 2004). En 2002, elle a été trouvée à Albi (Passera non publié).

La présence de la fourmi d'Argentine aux États-Unis depuis plus d'un siècle a permis d'obtenir des données sur la vitesse à laquelle elle colonise de nouveaux biotopes. Suarez *et al.* (2001) ont comptabilisé le nombre de comtés (l'unité administrative des États-Unis) contaminés à partir du point d'introduction dans l'Alabama (*figure 15.2*). La courbe a une allure sigmoïde. La colonisation est lente, de l'origine jusqu'aux années 1930

(environ 60 comtés colonisés), puis s'accélère des années 1930 aux années 1940 (220 comtés supplémentaires colonisés), pour ralentir à nouveau avec 70 autres comtés colonisés entre 1940 et 2000. En analysant les données recueillies sur le terrain depuis 1930, la vitesse de l'invasion due à l'activité humaine est de l'ordre de 450 m par an. Quant à la propagation naturelle des fourmis, nous verrons plus loin qu'elle est uniquement le résultat de bouturages. Elle est extrêmement faible, la distance maximale atteignant en moyenne 150 m par an. Holway (1998 *b*) donne même un chiffre sensiblement inférieur, avec une progression moyenne de 16 m par an. Les mâles semblent pouvoir disperser leurs gènes à des distances supérieures (Ingram et Gordon, 2003).

Ces données sont comparables à celles obtenues avec d'autres espèces : 37 à 402 m par an pour *Anoplolepis gracilipes* aux Seychelles (Haines et Haines, 1978 *b*), 15 m par an pour *Pheidole megacephala* en Australie (Hoffmann *et al.*, 1999).

1.1.2. Petite fourmi de feu

Wasmannia auropunctata est sans doute originaire de l'Amérique tropicale et peut-être aussi de la zone antillaise (*figure 15.3*). Son cheminement a été résumé par Wetterer et Porter (2003). Dans les forêts néotropicales, elle cohabite avec les autres communautés de fourmis sans les dominer. À l'instar des autres espèces envahis-

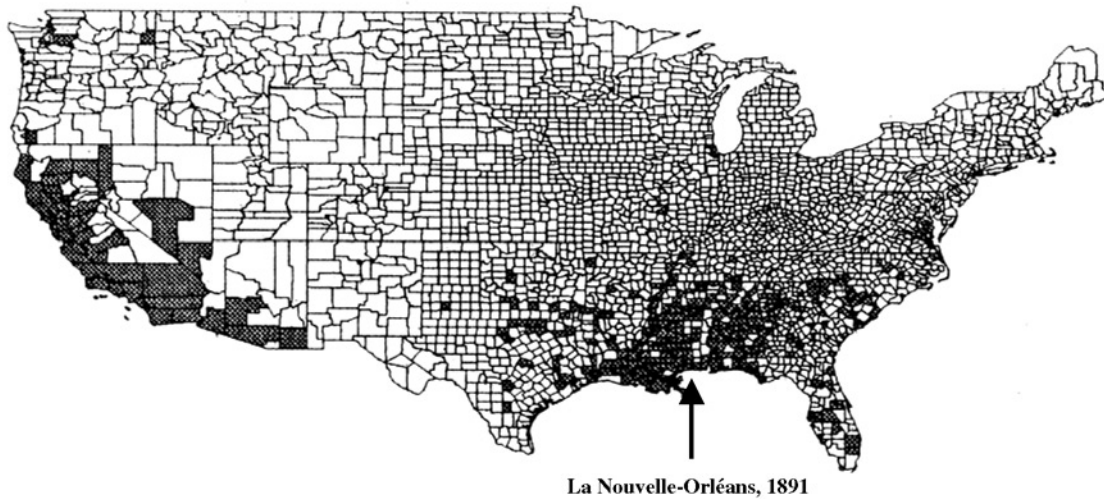


Figure 15.2 ■ *Distribution de la fourmi d'Argentine aux États-Unis.* La fourmi d'Argentine a envahi le sud des États-Unis à partir de La Nouvelle-Orléans en 1891. Actuellement 350 comtés (en noir) sont contaminés. Redessiné d'après Suarez A.V. *et al.*, 2001. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **98** : 1095–1100. © 2001 et autorisation de National Academy of Sciences, U.S.A.

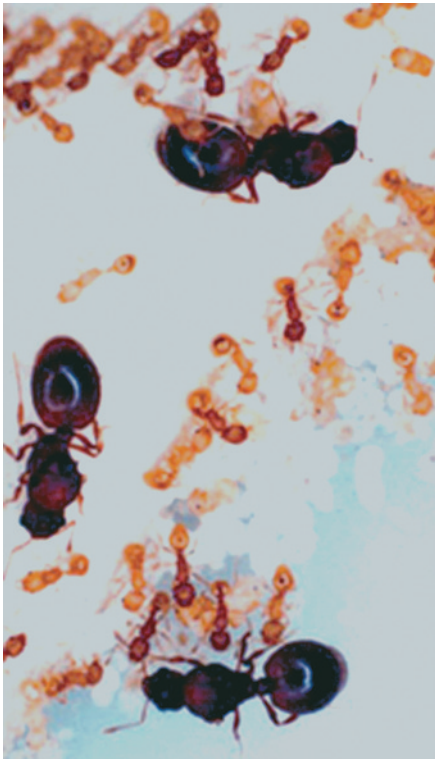


Figure 15.3 ■ *La petite fourmi de feu.* *Wasmannia auropunctata* est devenue une peste majeure des régions tropicales. En dépit de la petite taille des ouvrières, elle déplace de nombreux éléments des faunes locales, réduisant ainsi dangereusement la biodiversité. Sa pullulation est favorisée par la présence de nombreuses reines. © par H. Jourdan avec son autorisation.

santes, ce n'est qu'expatriée qu'elle devient une peste agricole, non seulement en augmentant les populations d'homoptères dont elle consomme le miellat, mais aussi en piquant douloureusement les fermiers (Delabie *et al.*, 1994).

Son aire de distribution est immense. En Amérique, on la trouve depuis le Mexique, au nord, où elle ne semble pas dépasser le Tropique du Cancer (23°00 N), jusque dans la province de Tucuman en Argentine, au sud, à une latitude de 32°40 S (*figure 15.4*). On ne peut déterminer avec certitude s'il s'agit de populations natives ou d'invasions. Par contre, les populations des Bahamas, des Bermudes, de Californie et de Floride résultent d'une introduction. Dans l'océan Pacifique, elle s'est installée dans les îles Galapagos dès 1905 (Silberglied, 1972), devenant au fil des ans un véritable danger pour la faune si particulière de ce célèbre biotope (Ulloa-Chacon et Cherix, 1994). Dans cet archipel, elle gagne du terrain à raison de 170 m par an (Lubin, 1984), mais sa vitesse de propagation peut atteindre 500 m par an quand les conditions de température et d'hygrométrie sont optimales, par exemple pendant les années du phénomène « El Niño ». Elle occupe aussi les îles Wallis et Futuna, mais c'est du côté de l'Australasie qu'elle est devenue particulièrement menaçante. C'est à partir de la Nouvelle-Calédonie, infestée entre 1960 et 1970 (Fabres et Brown, 1978 ; Jourdan, 1999), qu'elle gagne du terrain dans toute la Polynésie. Les premières mentions de la présence de *W. auropunctata* en Afrique sont dues à Santschi (1914), à partir d'échantillons récoltés à Libreville au Gabon. La présence de cette fourmi peste avait suffisamment frappé le Dr. Schweitzer dans son hôpital

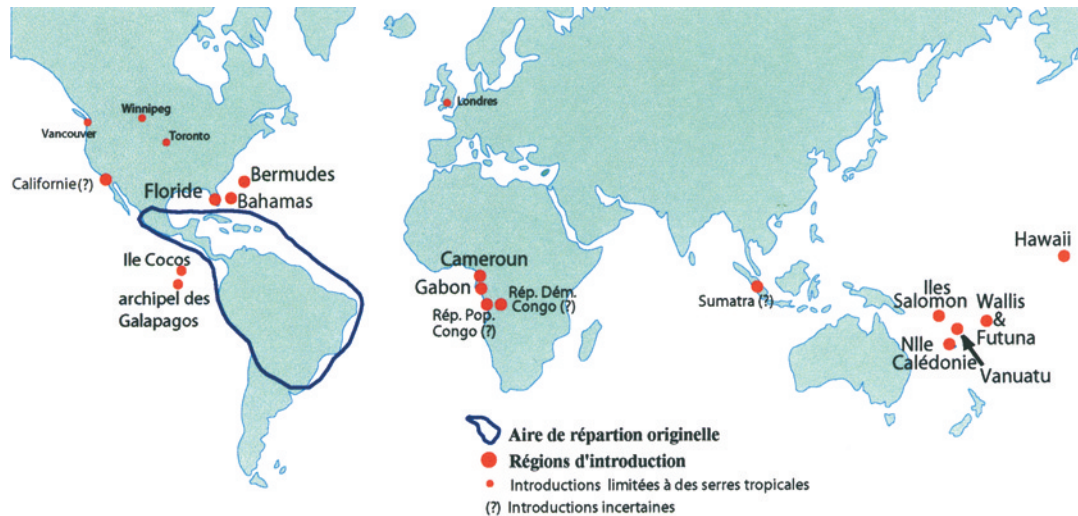


Figure 15.4 ■ Distribution mondiale de la petite fourmi de feu. La petite fourmi de feu est en voie d'extension rapide dans toutes les régions à climat tropical. Son aire de répartition originelle, en Amérique, est entourée d'un trait continu. Les régions d'introduction sont signalées par un rond. Elle survit également dans des serres tropicales de régions tempérées. Redessiné d'après Jourdan H., 1999. *Thèse*, Toulouse.

de Lambaréné, pour qu'il en fasse mention dans ses écrits de l'époque. La petite fourmi de feu est aussi présente au Cameroun, où elle est utilisée volontiers en lutte biologique (Bruneau de Miré, 1969). Il y a de grandes chances pour qu'elle soit aussi présente dans l'ancien Zaïre (Jourdan *et al.*, 2002).

1.1.3. Fourmis de feu

Trois fourmis envahissantes portent le nom de fourmi de feu (Buren, 1972). La première, *Solenopsis richteri*, est la « black imported fire ant ». Originnaire du sud du Brésil, de l'Uruguay et du nord-est de l'Argentine, elle a atteint les États-Unis à Mobile (Alabama) avant 1918. La deuxième espèce est *Solenopsis geminata*. Son origine est plus délicate à établir. Elle est signalée dès 1518 dans l'île d'Hispaniola devenue depuis Haïti (Wilson, 2005). On la trouve de manière continue depuis le nord de l'Amérique du Sud jusqu'au sud des États-Unis, en passant par les Antilles, sans que l'on sache très bien où se trouve la population d'origine (Ross *et al.*, 1987). Elle se rencontre actuellement en Afrique subsaharienne, en Asie, en Australie, dans îles du Pacifique et dans les îles de l'océan Indien (Taber, 2000 ; Holway *et al.*, 2002 a). Enfin, « la fourmi de feu rouge » *Solenopsis invicta* a atteint les États-Unis à Mobile entre 1920 et 1930 (Vinson et Greenberg, 1985). Elle provient du Brésil (Mato Grosso). Avec *S. richteri*, *S. invicta* a dû profiter des échanges maritimes, intenses à ces époques, entre l'Amérique du Sud et les ports de la « Gulf Coast ».

Les fourmis de feu constituent une exception parmi les fourmis envahissantes, car si l'invasion primaire est bien en relation avec des activités humaines, leur commensalisme s'arrête là. Elles vivent en plein air dans des zones incultes ou cultivées et n'ont nullement besoin de l'homme pour assurer l'extension de leur territoire. Les reines polygynes de *S. geminata* participent à des essaimages, ce qui leur permet de gagner facilement de nouveaux biotopes. La forme monogyne de *S. invicta* effectue de puissants vols nuptiaux de dissémination, longs de plusieurs kilomètres (Wilson et Brown, 1958), ce qui permet aussi à la forme polygyne de gagner du terrain puisqu'elle s'individualise à partir des populations monogynes (DeHeer *et al.*, 1999 ; Goodman *et al.*, 2000). Mais à partir d'un foyer initial, la forme polygyne se heurte aux mêmes difficultés que les autres fourmis envahissantes : sa reproduction par bouturage ne l'autorise à gagner que 10 à 40 m par an (Porter *et al.*, 1988).

Solenopsis richteri ne s'est pas beaucoup déplacé depuis son introduction, restant confiné à une bande étroite allant du nord-est du Mississippi au nord-ouest de l'Alabama, où d'ailleurs il a tendance à s'hybrider avec la fourmi de feu rouge (Shoemaker *et al.*, 1996). Par contre, l'extension de *S. invicta* a été spectaculaire à partir de 1950. Dès 1953, la fourmi de feu rouge a envahi de nombreuses localités de la Louisiane et de la Caroline du Sud (Wilson et Brown, 1958). En 1974, 25 millions d'hectares sont infestés du Texas à la Caroline du Nord. En 2004, les deux espèces de fourmis de feu

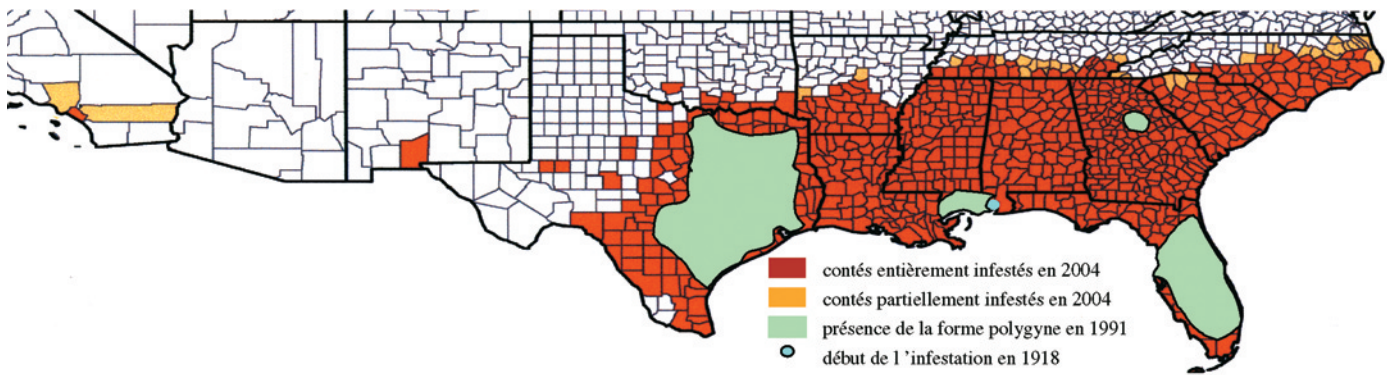


Figure 15.5 ■ Progression de la fourmi de feu rouge aux États-Unis. C'est à partir du port de Mobile (Alabama) que deux fourmis de feu, la noire (*Solenopsis richteri*) et la rouge (*S. invicta*), ont entamé la conquête des États-Unis dès 1918 pour la première, un peu plus tard pour la seconde. La carte fait le point de la progression de l'invasion en 2004, avec 13 états du sud (plus Porto Rico) entièrement ou partiellement envahis. Les deux espèces occupent à cette date 132 millions d'hectares dans 670 comtés. La forme polygyne de *Solenopsis invicta* est surtout présente en Floride et au Texas. Redessiné d'après Vinson S.B., 1994. In *Exotic Ants : Biology Impact, and Control of Introduced Species* (D.F. Williams, Ed.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford, pp. 240–258 et document USDA, 2004.

occupent un peu plus de 132 millions d'hectares dans 670 comtés, couvrant entièrement ou partiellement les 13 états les plus au sud des États-Unis (Callcott et Collins, 1995 ; Allen *et al.*, 2004) (figure 15.5). Vers le sud, sa propagation est limitée par l'hygrométrie, car elle fuit les biotopes trop secs recevant moins de 510 mm d'eau par an. La limite nord semble être celle de l'isotherme 10 °C de janvier (Pimm et Bartell, 1980). Plusieurs îles des Grandes Antilles ont été contaminées à partir de la Floride. La plus importante est Porto-Rico, où la fourmi de feu rouge est très commune depuis 1982. Mais elle a aussi installé des colonies dans plusieurs îles des Bahamas, dans les îles Vierges. Les Petites Antilles sont en passe d'être conquises, puisqu'elle occupe au nord Antigua et au sud l'île de la Trinité. Il est probable qu'elle ne tardera pas, si ce n'est déjà fait, à polluer la Jamaïque et Cuba (Davis *et al.*, 2001).

Si sa présence dans une serre de Finlande reste anecdotique, son identification le 22 février 2001 en Australie est beaucoup plus préoccupante (Natrass et Vanderwoude, 2001). Deux populations, séparées par la ville de Brisbane, occupent déjà 36 000 hectares. Il est vraisemblable que l'infestation s'est produite vers 1996, à partir d'un cargo touchant le port de Brisbane. Une simulation prenant en compte le climat de l'Australie prédit qu'elle pourrait envahir entre 600 000 et 4 000 000 de km² à l'horizon de 2035, si rien n'est fait pour la contenir (Moloney et Vanderwoude, 2002). Le Ministère de l'Agriculture de l'Australie a engagé de gros moyens pour arrêter tant qu'il en est temps cette invasion : 500 personnes sont affectées à un programme

d'éradication depuis septembre 2001. Elles traitent les parties contaminées, surveillent les régions voisines et imposent des contrôles rigoureux à la circulation de matériaux comme la terre, le sable et les végétaux (Vanderwoude *et al.*, 2004).

Comme il a été dit plus haut, la fourmi de feu existe à présent aux États-Unis sous deux formes sociales. À la forme monogyne est venue s'ajouter une forme polygyne, identifiée d'abord dans le Mississippi dans les années 70 (Glancey *et al.*, 1973). La forme polygyne est apparue de manière répétée à partir de la forme monogyne et elle forme des enclaves en mosaïques au milieu des populations monogynes (Ross *et al.*, 1996 ; Tschinkel, 1998 *a*). Par exemple en Floride, la forme polygyne occupe 15 p. 100 des sites infestés par la fourmi de feu. Sa densité est supérieure à celle de la forme monogyne avec respectivement une moyenne de 262 et 115 dômes par hectare (Porter, 1992). Localement, la forme polygyne peut occuper jusqu'à 1 400 nids par hectare et la densité moyenne de la fourmi de feu aux États-Unis est 35 fois plus élevée qu'en Amérique du Sud (Porter *et al.*, 1991, 1992).

1.1.4. *Lasius neglectus*

Cette espèce est sans doute la dernière fourmi vagabonde recensée (figure 15.6). Décrite par Van Loon *et al.* (1990), elle a été trouvée pour la première fois dans un faubourg de Budapest, en 1974. Il semble qu'elle soit originaire d'Asie Mineure (Iran, Syrie) et qu'elle se soit séparée de *Lasius turcicus* pour suivre sa propre évolution (Seifert, 2000 *b*). Depuis, elle forme des foyers répartis sur plus de 6 000 km, entre l'Asie Cen-



Figure 15.6 ■ *Lasius neglectus*. Cette espèce originaire de l'Asie Mineure est la plus récente des fourmis envahissantes. Elle n'est pas arrêtée par la barrière climatique si bien que les grandes métropoles européennes sont menacées d'être envahies. Elle s'installe à la fois dans les espaces extérieurs urbanisés et à l'intérieur des habitations. © par G. Brovad avec son autorisation.

trale et l'Espagne. Presque tous les pays d'Europe sont contaminés, de la Géorgie à la Belgique et de la Pologne à l'Espagne (Seifert, 2000 *b*). Cette répartition montre qu'elle n'est pas soumise à une barrière climatique, comme les autres fourmis vagabondes. Il est donc à prévoir qu'elle envahira très rapidement toutes les grandes cités européennes.

1.2. Unicolonialité

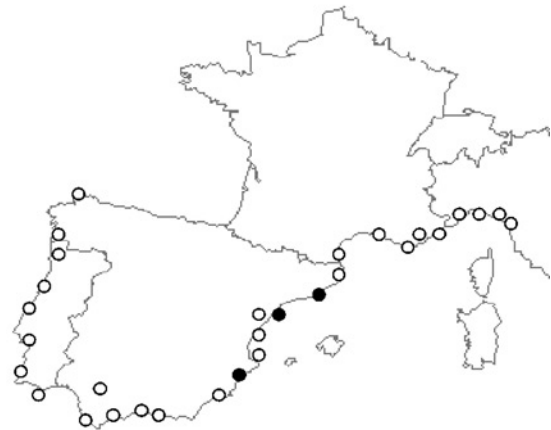
Les ouvrières de la plupart des espèces de fourmis sont hostiles à tout représentant de la même espèce originaire d'une colonie étrangère. Cette « fermeture » des sociétés (Le Masne, 1952 *b*) à tout congénère issu d'une société voisine conduit à l'établissement de populations *multicoloniales*, au sein desquelles chaque colonie apparaît relativement bien différenciée. À l'inverse, les fourmis d'invasion sont caractérisées par l'absence de comportement agressif entre individus appartenant aux différentes fourmilières d'une même région. Il n'y a pas de frontières entre les divers nids. Les fourmilières s'associent en d'énormes colonies de colonies ou *super-colonies*, dont l'étendue peut devenir gigantesque. Maeterlinck dans son langage anthropomorphique parlait de « sociétés confédérées ». De telles populations sont dites *unicoloniales* (Wilson, 1971 *a*). Les ouvrières de la fourmi d'Argentine peuvent ainsi être transférées d'un nid à l'autre sans susciter de réactions hostiles. Ce phénomène, établi par Newell et Barber aux États-Unis dès 1913, a été confirmé à de multiples reprises : au Chili et en Californie, des ouvrières prélevées parfois à plus de 100 km de distance se tolèrent parfaitement (Suarez *et al.* 1999 ; Tsutsui *et al.*, 2000). Cette tolérance se retrouve dans tous les biotopes envahis. Sur la côte méditerranéenne européenne, il est parfaitement possible de mélanger des populations prélevées dans l'Hérault et dans l'Aude (Kaufmann et Passera, 1991) ou même dans le Var et les Pyrénées-Orientales (Passera, non publié). Les premières populations sont distantes d'une centaine de km, les

secondes d'environ 500 km. Une étude exhaustive à grande échelle a été réalisée par Giraud *et al.* (2002). Trente-trois prélèvements, régulièrement espacés, ont été effectués le long de la Méditerranée et de l'Atlantique, depuis le golfe de Gênes en Italie, jusqu'à la côte Cantabrique au nord-ouest de l'Espagne (figure 15.7). Des tests d'agressivité ont opposé les ouvrières de chaque population à des ouvrières de chacune des 32 autres populations. Ils révèlent l'existence de deux super-colonies, au sein desquelles la tolérance est parfaite. La plus importante s'étend sur toute la longueur du littoral exploré, soit environ 6 000 km entre les points extrêmes !

À l'instar des fourmis d'Argentine, les différents nids de la fourmi du pharaon sont « ouverts » et leurs occupants peuvent être échangés, sans susciter de batailles, tant en Angleterre (Peacock et Baxter, 1950 ; Edwards, 1986), qu'en Allemagne (Berndt et Eichler, 1987).

La forme polygyne de *Solenopsis invicta*, apparue *de novo* à la suite de l'introduction de la forme monogyne aux États-Unis il y a une soixantaine d'années, présente aussi le caractère unicolonial. Le mélange d'ouvrières provenant de différents nids s'effectue avec peu ou pas d'agression (Mirenda et Vinson, 1982). Ces ouvrières ne sont même pas agressives envers leurs congénères de la forme monogyne, alors que ces dernières sont intolérantes quand on leur présente des ouvrières de colonies monogynes étrangères (Morel *et al.*, 1990). On doit toutefois remarquer que des ouvrières de la forme polygyne, élevées au laboratoire et nourries à l'aide de régimes alimentaires comprenant des protéines et des sucres d'origines différentes, se battent après 10 semaines (Obin *et al.*, 1993). Les odeurs acquises à partir de l'environnement jouent donc un rôle dans la reconnaissance des individus. Le même phénomène a été observé chez la fourmi d'Argentine, comme on le verra plus loin.

Figure 15.7 ■ *Le gigantisme des super-colonies.* Cette carte matérialise l'emplacement de 33 prélèvements de la fourmi d'Argentine réalisés depuis le golfe de Gênes en Italie, jusqu'à la Côte Cantabrique en Espagne. Les tests d'agressivité réalisés entre les individus appartenant à tous les prélèvements font apparaître l'existence de deux super-colonies. La plus petite (cercles noirs) correspond à une population catalane. La principale (cercles blancs) s'étire sur 6 000 km de long. Il n'y a aucune agressivité entre partenaires d'une même super-colonie. D'après Giraud T. *et al.*, 2002. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99** : 6075–6079. © 2002 et autorisation de National Academy of Sciences, U.S.A.



Les autres fourmis envahissantes sont moins bien connues, mais elles semblent partager l'absence d'agressivité entre individus de nids différents. Les ouvrières de *Tapinoma melanocephalum*, originaires de nids différents, ne manifestent pas d'hostilité lorsqu'elles sont regroupées (Smith, 1965). À Zurich, des ouvrières prélevées dans le Jardin Zoologique tolèrent d'autres ouvrières provenant de l'École Polytechnique, mais s'entretuent quand elles sont confrontées à des congénères provenant de Colombie (Bustos et Cherix, 1998). La fourmi folle jaune (« yellow crazy ant ») *Anoplolepis gracilipes* (anciennement *A. longipes*) est une espèce transférée de l'Asie tropicale vers diverses îles du Pacifique, de l'océan Indien ou des Antilles. Elle exhibe la même absence d'hostilité (Haines et Haines, 1978 a). Les populations de *Tetramorium bicarinatum* récoltées en divers endroits de l'île de Kume au Japon et au Brésil ne s'agressent pas (Astruc, 2000). *Lasius neglectus* est également caractérisée par l'absence de frontières coloniales. Le mélange de nids récoltés dans l'Aude à Port-Leucate et à Toulouse s'effectue sans difficultés (Passera, non publié).

L'unicolonialité est sans conteste le phénomène biologique qui contribue le plus puissamment au caractère envahissant des fourmis, en faisant d'elles un formidable compétiteur écologique (Holway et Suarez, 1999 ; Chapman et Bourke, 2001 ; Tsutsui et Suarez, 2003). Holway *et al.* (1998) ont mesuré les bénéfices procurés par cette organisation sociale chez la fourmi d'Argentine. Ils ont constitué des petites sociétés homogènes, issues de populations agressives entre elles ou non. Elles ont accès à une aire de fourrage commune. Lorsque les sociétés connectées sont issues de populations tolérantes, elles ne tardent pas à fusionner, alors qu'elles restent séparées et se battent dans le cas inverse. Le dénombrement des ouvrières et du couvain montre une élévation significative de ces paramètres quand les sociétés coopèrent. Ceci est dû à une augmentation de l'intensité du fourrage et donc à

la quantité de nourriture ramenée au nid devenu commun.

L'origine de l'unicolonialité est un champ d'investigations encore largement ouvert. L'importance des hydrocarbures dans la reconnaissance coloniale a amené Astruc et ses collaborateurs (2001) à étudier leurs caractéristiques chez les fourmis vagabondes. Il semble que les hydrocarbures saturés et ramifiés, les méthylalcanes, soient absents ou faiblement représentés chez ces fourmis, en particulier chez *Tetramorium bicarinatum*. Il pourrait s'agir là d'un caractère commun à ces fourmis. À l'inverse, ces substances sont très nombreuses chez des fourmis fortement coloniales comme *Myrmica rubra*.

On peut se demander si l'unicolonialité est un trait de vie qui a précédé le phénomène de l'invasion ou s'il est au contraire la conséquence de l'invasion. Les recherches effectuées sur trois espèces, la fourmi d'Argentine, la petite fourmi de feu et la fourmi de feu rouge permettent de répondre à cette question.

1.2.1. Fourmi d'Argentine

Dans les populations natives de la fourmi d'Argentine *Linepithema humile*, en Amérique du Sud, les sociétés sont « fermées » et les ouvrières de sociétés différentes se battent lorsqu'elles se rencontrent (Tsutsui *et al.*, 2000, 2001 ; Tsutsui et Case, 2001). L'unicolonialité pourrait être une conséquence de l'introduction, encore qu'Heller (2004) ait identifié des populations unicoloniales de cette fourmi en Argentine, leur biotope d'origine. Quoi qu'il en soit, toutes les populations importées étant unicoloniales, on a tenté d'en trouver la raison.

On sait que la reconnaissance coloniale chez les fourmis est due en grande partie à l'existence d'une signature chimique cuticulaire. Ces phéromones de reconnaissance peuvent être acquises à partir de l'environne-

ment ou être l'expression du génome. Concernant la fourmi d'Argentine, on a vu au chapitre 7 que les signaux de reconnaissance reflètent l'alimentation des fourmis, mais que cette situation résulte d'une alimentation forcée qui n'existe pas dans la nature (Liang et Silverman, 2000 ; Silverman et Liang, 2001). L'expression du génome a une importance beaucoup plus grande, puisque des ouvrières récoltées à des milliers de km de distance ne manifestent pas d'agressivité alors même que leur alimentation est forcément différente (Giraud *et al.*, 2002). Par contre, les ouvrières appartenant à chacune des deux populations évoquées plus haut (population catalane et population générale) se battent quand elles sont confrontées à des ouvrières de l'autre supercolonie, alors même que leurs nids d'origine sont séparés par moins de 30 m. L'étude génétique des deux populations méditerranéennes montre que leurs pools géniques sont totalement séparés, ce qui exclut tout flux entre ces populations, même dans les zones de contact (Jaquière *et al.*, 2005). L'hypothèse génétique a reçu du crédit à la suite des recherches de Tsutsui *et al.* (2000, 2001) et Tsutsui et Case (2001). En utilisant des marqueurs microsatellites, ces auteurs ont génotypé des ouvrières appartenant à des populations d'origine (Argentine), caractérisées par la multicolonialité, et des ouvrières de populations importées (Californie). En Argentine, les individus ont été prélevés dans des nids contigus, dont les ouvrières ne s'agressent pas entre elles, et dans des nids plus éloignés dont les ouvrières attaquent celles des premiers nids. En Californie, les échantillons provenaient de super-colonies éloignées. Il n'y a pas d'agressivité au sein de telles super-colonies, mais bien entre ouvrières des diverses super-colonies. Deux résultats s'imposent : les échantillons provenant d'Argentine présentent un taux d'hétérozygotie nettement plus élevé que celui des échantillons de la Californie. Les premiers sont caractérisés par 59 allèles portés par les sept loci étudiés, alors que chez les seconds on ne retrouve que 30 allèles. D'autre part, pour les représentants de chacun des deux pays, c'est le pourcentage d'allèles communs qui détermine le degré d'agressivité. Plus il y a d'allèles communs et plus la tolérance est forte. Les ouvrières d'une même super-colonie de Californie partagent 80 à 100 p. 100 de leurs allèles et elles sont tolérantes entre elles. Mais, si les ouvrières prélevées dans des super-colonies différentes n'ont plus que 40 à 80 p. 100 d'allèles communs, elles deviennent agressives comme leurs congénères d'Argentine. En Amérique du Sud, les ouvrières ne possèdent en effet que 20 à 60 p. 100 d'allèles communs et sont agressives. L'importance du polymorphisme génétique est confirmée par les recherches de Buczkowski *et al.* (2004). Dans les populations de Californie marquées par l'absence d'agressivité intercoloniale, ces auteurs identifient 23 allèles situés sur sept loci polymorphes. À l'inverse, les ouvrières de diffé-

rents nids situés dans trois états du sud-est des États-Unis montrent de l'agressivité intercoloniale. Or ces fourmis possèdent 47 allèles sur les mêmes loci. L'évolution de l'unicolonialité reposerait donc sur une réduction du nombre d'allèles aux gènes impliqués dans le système de reconnaissance. Pour Tsutsui *et al.* (2000), la perte des allèles résulterait d'un goulot d'étranglement (« bottleneck »). C'est lors de l'invasion de nouveaux territoires par quelques individus que se produirait la perte de la diversité allélique, tant au niveau des loci de reconnaissance que des loci neutres, si bien que toutes les colonies auraient les mêmes allèles aux loci de reconnaissance.

Les recherches de Giraud *et al.* (2002) confirment les travaux de Tsutsui *et al.* (2000). L'étude de deux populations méditerranéennes et leur comparaison avec des populations d'origine montre une perte de la diversité génétique. Toutefois, cette réduction est moins spectaculaire que celle révélée par les travaux de Tsutsui sur les populations de Californie, puisqu'elle ne concerne en moyenne que 28 p. 100 des allèles par locus. Le « bottleneck » semble alors insuffisant pour expliquer l'émergence de l'unicolonialité. L'hypothèse soutenue par Giraud *et al.* accorde la préférence à une contre-sélection des allèles de reconnaissance. L'introduction de la fourmi d'Argentine dans des territoires dépourvus de parasites et de compétiteurs aurait conduit à la réalisation de populations de haute densité. La probabilité de rencontre d'individus appartenant à différents nids devient alors importante et augmente les coûts associés à la défense d'un territoire. Pour parer à cette dépense, la sélection opérerait en diminuant la diversité allélique aux loci de reconnaissance, en particulier en contre-sélectionnant les allèles rares. Les individus ne possédant plus que les allèles de reconnaissance les plus fréquents, il s'ensuit une chute du niveau moyen d'agressivité et la formation des super-colonies.

L'importance du rôle joué par la diversité génétique dans le comportement agressif est confirmée par les manipulations réalisées par Tsutsui *et al.* (2003). Les ouvrières prélevées au hasard sur le terrain, dans des super-colonies de Californie, sont obligatoirement les filles de plusieurs reines, dont on sait que la densité est de plusieurs dizaines au m² chez cette fourmi. Leur diversité génétique révélée par l'analyse des microsatellites est relativement forte. Quand on élève au laboratoire des ouvrières à partir d'une seule reine originaire de ces super-colonies, on obtient des individus dont la variabilité génétique est forcément plus réduite. Or, ces ouvrières d'élevage, confrontées à des ouvrières prélevées dans la nature dans la super-colonie d'où provient leur mère, prennent l'initiative de combats dont elles sortent le plus souvent victorieuses. Ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse selon laquelle

l'absence de combats à l'intérieur des super-colonies résulte bien d'une homogénéisation des allèles et des loci polymorphes. Ils montrent aussi que la réduction de la diversité génétique qui résulte de l'invasion d'un nouveau biotope augmente l'agressivité des envahisseurs. Ces individus se battent, avec succès, contre de nouvelles ouvrières importées depuis leur pays d'origine et qui possèdent une plus grande variabilité génétique. La réduction de la variabilité génétique rend tolérant envers les autres et favorise l'émergence de l'unicolonialité. Mais en même temps, l'agressivité envers des congénères à diversité génétique plus forte crée une barrière contre les derniers arrivants, ce qui contribue à diminuer encore la variabilité génétique et donc à renforcer le caractère unicolonial.

1.2.2. Petite fourmi de feu

Wasmannia auropunctata, malgré sa petite taille, est pourvue d'un aiguillon dont la piqûre douloureuse lui a valu le surnom de « little fire ant » par les auteurs anglo-saxons, ou de fourmi électrique par les habitants de la Nouvelle-Calédonie. Elle n'utilise pourtant pas cette arme à l'encontre de représentants conspécifiques dans les régions envahies. Ainsi, les sociétés récoltées dans l'archipel des Galapagos peuvent être mélangées sans problème au laboratoire (Clark *et al.*, 1982, Ulloa-Chacon, 1990). On retrouve la même absence d'agressivité quand on confronte des ouvrières de cette fourmi récoltées dans des nids distants de 450 km en Nouvelle-Calédonie, une île récemment colonisée (Le Breton *et al.*, 2004 ; Errard *et al.*, 2005). Par contre, les relations agonistiques existent chez les représentants de cette espèce quand ils sont originaires de nids espacés de seulement trois km au Brésil, leur région d'origine (Le Breton *et al.*, 2004 ; Errard *et al.*, 2005). Le changement de comportement est donc une conséquence du déplacement de la fourmi. Il s'accompagne de modifications dans la signature chimique coloniale. Le profil des hydrocarbures cuticulaires d'ouvrières récoltées dans des localités éloignées du Brésil présente une plus grande complexité chimique que celui des ouvrières prélevées dans des localités distantes de plusieurs centaines de km en Nouvelle-Calédonie. Cette complexité concerne notamment les hydrocarbures ramifiés de haut poids moléculaire (Errard *et al.*, 2005). Ces différences expliquent pourquoi les ouvrières des populations séparées du Brésil se battent lorsqu'on les oblige à se rencontrer, alors que dans les mêmes conditions celles de la Nouvelle-Calédonie se tolèrent. L'unicolonialité semble bien résulter de modifications dans l'odeur coloniale intervenues lors de l'invasion.

1.2.3. Fourmi de feu rouge

La forme polygyne unicoloniale de *Solenopsis invicta* est apparue aux États-Unis après l'introduction de la

forme monogyne multicoloniale. Exactement comme pour la fourmi d'Argentine ou la petite fourmi de feu, il s'agit d'une innovation consécutive à la colonisation d'un nouveau sous-continent. En effet, si l'on trouve en Amérique du Sud des sociétés polygyne de cette espèce, elles sont « fermées » et ne possèdent que quelques reines. D'ailleurs, le degré de parenté entre reines est positif (Ross *et al.*, 1996) en Argentine, alors qu'il ne se distingue pas de zéro aux États-Unis (Goodisman et Ross, 1997). Le fait qu'il ait fallu plusieurs décennies pour voir émerger des sociétés polygyne aux États-Unis a conduit d'abord à privilégier un mécanisme écologique. Les sociétés monogynes se seraient installées avec succès en raison de leur supériorité dans la compétition qui opposait la fourmi de feu aux espèces locales. Ce succès aurait conduit à une saturation des espaces colonisables. La polygynie serait apparue comme une réponse à la saturation de l'habitat, l'unicolonialité présentant des avantages quand la densité de l'espèce augmente (Ross et Keller, 1995 *b* ; Ross *et al.*, 1996).

Bien qu'on ne puisse exclure l'hypothèse écologique, des facteurs génétiques semblent déterminants sur l'apparition de la polygynie et de l'unicolonialité chez cette fourmi. Comme pour la fourmi d'Argentine, l'introduction de la fourmi de feu a eu pour conséquence une réduction de la variabilité génétique, car il est vraisemblable qu'elle s'est produite à partir d'une population de faible importance (Ross *et al.*, 1993). Le « bottleneck » favorise la survenue de mâles porteurs des mêmes allèles sexuels que ceux rencontrés chez les femelles. Les œufs diploïdes homozygotes pour ces allèles sexuels se développent en mâles diploïdes, véritables fardeaux pour la jeune société (cf. chapitre 3). Ces reines, devenues incapables de fonder solitairement, sont soumises à des forces de sélection qui les amènent à rejoindre une colonie déjà établie favorisant ainsi la polygynie (Ross et Fletcher, 1986). De plus, on se souvient que la répartition entre sociétés monogynes et polygyne est en partie sous le contrôle du locus polymorphique *Gp-9* (cf. chapitre 3). Les ouvrières porteuses de l'allèle *b* ne tolèrent des reines multiples que si ces dernières sont aussi porteuses de ce même allèle. Cet allèle est responsable d'un effet « barbe verte » : ses porteurs détectent les reines dépourvues de l'allèle *b* et les éliminent, contribuant à sélectionner des reines polygyne. Toutefois, on ignore encore si ce système est la cause ou le résultat de l'unicolonialité.

En conclusion, sur la base des études menées chez *L. humile*, *W. auropunctata* et *S. invicta*, il semble que l'unicolonialité soit une conséquence du déplacement des espèces et qu'elle soit causée par des facteurs écologiques et surtout génétiques (Chapman et Bourke, 2001). L'unicolonialité n'est pas obligatoirement liée

à des migrations considérables telles que les connaissent les fourmis envahissantes. Elle s'observe également chez différentes populations de fourmis des bois. *Formica truncorum* est capable de passer d'une forme monogyne à une forme polygyne. Si le changement concerne une seule société, cette dernière est avantagée par la possession de nombreuses reproductrices. Elle prend le dessus et éliminera les sociétés monogynes. Elias *et al.* (2005) ont montré que dans une telle population, les fourmilières ne sont pas structurées génétiquement, la parenté entre nids approchant de zéro exactement comme chez la fourmi d'Argentine. Comme chez cette dernière espèce, l'unicolonialité est marquée par un regroupement hivernal des nids suivi de leur éclatement pendant la saison de reproduction. Par contre, si au sein d'une même population plusieurs sociétés deviennent polygynes, la compétition reste vive entre elles et conduit à l'établissement d'une population certes polygyne, mais génétiquement structurée. La situation est encore différente chez une autre fourmi des bois, *Formica paralugubris* (Chapuisat *et al.*, 2005). Les agressions, bien que limitées, restent possibles entre ouvrières appartenant à des nids polygynes sans que la distance soit un facteur déterminant. La discrimination entre ouvrières de sociétés différentes est donc conservée. Dans ce cas, l'unicolonialité n'a plus pour cause la perte du processus de reconnaissance tel qu'on l'a vu chez la fourmi d'Argentine. Plusieurs auteurs (Chapman et Bourke, 2001 ; Chapuisat et Keller, 1999 *a* ; Chapuisat *et al.*, 2005) préfèrent mettre en cause la saturation de l'habitat. L'augmentation de la densité des colonies rend difficile la fondation indépendante. Les reines sont incitées à rester dans leur nid de naissance qui s'étend plus tard par bouturage. Les habitats stables sont occupés par des nids bien peuplés en reines et restant actifs plusieurs années. Il est plus avantageux pour ces nids d'accepter des ouvrières étrangères que de courir le risque de rejeter par erreur des compagnes. C'est pourquoi les agressions sont rares. L'unicolonialité, au même titre que la polygynie, est un paradoxe de l'eusocialité si l'on considère que le moteur évolutif de cette vie commune est l'existence d'une sélection de la parentèle. Chez la fourmi des bois *Formica paralugubris*, une étude génétique des populations montre qu'au centre de l'aire étudiée par Chapuisat *et al.* (1997 *a*), les individus appartenant à des nids voisins ont un degré d'apparentement différent de zéro. Les accouplements se réalisent entre sexués d'un même nid. Les bouturages et les échanges permanents entre nids voisins déterminent une viscosité génétique, avec des nids proches dont les individus sont plus apparentés qu'avec ceux des nids plus éloignés. La situation devient différente au sein des gigantesques super-colonies de la fourmi d'Argentine, composées de millions ou de milliards d'individus.

Dans ces populations, le degré de parenté entre les ouvrières nourrices et les larves qu'elles élèvent n'est pas distinct (Kaufmann *et al.*, 1992 ; Krieger et Keller, 2000). Plusieurs auteurs ont souligné la contradiction entre cette eusocialité parfaite et l'absence d'intérêt génétique pour les ouvrières nourrices (Crozier et Pamilo, 1996 ; Bourke et Franks, 1995 ; Keller, 1995 *b*). Faut-il alors voir dans l'émergence de ces « sociétés de sociétés » une nouvelle transition évolutive ? C'est ce que pense Jaisson (1993). Ou bien l'unicolonialité est-elle évolutivement instable et condamnée à disparaître (Queller et Strassmann, 1998 ; Queller, 2000 ; Giraud *et al.*, 2002) ?

1.3. Commensalisme humain

Si l'ensemble des espèces envahissantes sont véhiculées par le commerce humain, seules les fourmis vagabondes entretiennent des relations étroites avec l'homme, tant pour leur nidification que pour leurs sources de nourriture.

1.3.1. Fourmi d'Argentine

À chaque fois que l'origine du déplacement peut être identifiée, l'activité humaine est en cause. Newell et Barber (1913) notent que sur la centaine de bateaux à vapeur qui naviguaient au début du XX^e siècle, chaque année, sur le Mississippi entre La Nouvelle-Orléans et Bâton Rouge, presque tous étaient fortement infestés. En France, la fourmi d'Argentine a probablement été introduite avec des orchidées achetées en Amérique du Sud par des pépiniéristes de la Côte d'Azur. En Afrique du Sud, on suppose qu'elle a voyagé avec la litière des chevaux importés d'Argentine, pour équiper la cavalerie de l'armée des Boers. En Polynésie, elle a suivi les mouvements des troupes pendant la seconde guerre mondiale. Le littoral languedocien a été envahi vers 1960, quand des plantes en containers furent amenées de la Côte d'Azur pour aménager les nouvelles stations balnéaires de Port-Leucate et de La Grande-Motte. Il faut souligner qu'au moins en France, la fourmi est étroitement associée à l'homme. Si les stations touristiques du littoral languedocien sont presque toutes contaminées, les étendues sableuses, vides de constructions, qui les séparent sont indemnes. Cette espèce ne prospère que dans endroits modifiés ou perturbés : espaces verts, jardins, campings, maisons, dépôts d'ordures ... Si l'homme joue un rôle primordial dans la dissémination de cette fourmi vagabonde, des déplacements naturels ne sont pourtant pas exclus. Newell et Barber (1913) ont signalé la dérive de morceaux de bois porteurs de nids de la fourmi d'Argentine, lors des crues du Mississippi. C'est pour cela que l'on peut la rencontrer aussi dans des milieux faiblement anthropiques (Holway, 1998 *b* ; Suarez *et al.*, 2001 ; Gómez *et al.*, 2003).

1.3.2. Fourmi du pharaon

Monomorium pharaonis est une espèce cosmopolite sans doute originaire de la région éthiopienne. On la trouve dans toutes les régions tropicales, à la fois à l'extérieur et à l'intérieur des habitations. Dans les régions paléarctiques, elle ne peut coloniser que l'intérieur des habitations. Elle préfère d'ailleurs les pays septentrionaux (Grande-Bretagne, Danemark, Belgique, Allemagne ...). À Lausanne, elle est présente dans de nombreux immeubles à chauffage collectif (Cherix, com. personnelle). Paradoxalement, elle peut s'installer, au moins temporairement, dans les hôtels des régions d'altitude des pays méridionaux, l'Andorre par exemple (Passera, 1994).

Sa préférence pour l'Europe septentrionale s'explique sans doute par l'arrêt du chauffage en période d'été, moins long dans le nord de l'Europe que dans le sud. D'ailleurs, elle niche préférentiellement dans des bâtiments bien chauffés : maisons de retraite, hôpitaux, crèches ... Comme la fourmi d'Argentine, elle est véhiculée par l'homme. À Toulouse, elle a été trouvée dans la caisse d'emballage d'un microscope électronique en provenance du Japon (Passera, 1984).

1.3.3. Petite fourmi de feu

En Nouvelle-Calédonie, il semble que *Wasmannia auropunctata* a été introduite dans la Grande-Terre avec des lots de mycorhizes destinés à favoriser la plantation de pins Caraïbe, les organismes symbiotiques venant du Honduras et du Costa Rica. En moins de 25 ans, la quasi-totalité des îles de l'archipel, en particulier l'île du Pin et les îles Loyauté, ont été contaminées (Jourdan, 1997). Les îles Salomon et l'archipel du Vanuatu, plus au nord, ont été atteints vers 1995 (Jourdan *et al.*, 2002). L'invasion a dû se réaliser par le biais de l'importation dans les îles Banks au nord du Vanuatu, de matériaux de construction provenant des îles Salomon.

1.3.4. *Lasius neglectus*

Sa présence est manifestement liée au transport des végétaux et elle nidifie toujours dans un environnement perturbé par les activités humaines : maisons et jardins d'un quartier de Budapest (Van Loon *et al.*, 1990), campus universitaire à Toulouse (Gomel et Passera, non publié), habitations et jardins d'un lotissement résidentiel proche de Barcelone (Espadaler, 1999), parc arboré à Gand (Dekoninck *et al.*, 2002).

1.3.5. Autres fourmis vagabondes

Les indices d'une nidification des autres espèces vagabondes fortement liée à la présence humaine sont nombreux. On peut citer divers *Cardiocondyla*, *Anoplolepis gracilipes*, *Pheidole megacephala*. Par exemple, des nids de *Tapinoma melanocephalum* (la fourmi fantôme)

ont été trouvés dans des appartements de Barcelone dont les propriétaires voyagent couramment en Afrique tropicale (Espadaler et Espejo, 2002). La fourmi fantôme et la fourmi folle *Paratrechina longicornis* se rencontrent, à l'occasion, dans des locaux chauffés en Suisse (Bustos et Cherix, 1998 ; Freitag *et al.*, 2000 ; von Aesch et Cherix, 2001). *Tetramorium bicarinatum* a été trouvé en Afrique du Sud dans des orchidées provenant de l'Asie du Sud-Est (Bolton, 1980). Le commensalisme humain est donc un caractère universel pour toutes ces fourmis.

La facilité avec laquelle les fourmis vagabondes se déplacent, que ce soit à l'intérieur d'un biotope ou d'un biotope à l'autre, peut être mise en relation avec leur faible exigence en matière de nidification (Passera, 1994). La fourmi d'Argentine niche aussi bien sous les pierres qu'en pleine terre, sous un tas de feuilles ou dans les anfractuosités des constructions. À la moindre perturbation, elle déménage. Pour sa part, la fourmi du pharaon s'installe dans les cloisons des maisons, voire entre les plis d'une pile de draps dans une armoire, quand ce n'est pas dans le manche d'un couteau faisant partie des couverts d'un paquebot transatlantique du XIX^e siècle ! La petite fourmi de feu affectionne les feuilles de la litière, tout comme *T. melanocephalum* que l'on trouve dans les débris végétaux ou ... derrière une machine à laver (Espadaler et Espejo, 2002). Seules les fourmis de feu, qui ne sont pas des espèces vagabondes au sens attribué à ce terme au début du chapitre, échappent à cette généralisation en construisant de véritables nids. C'est ce qui explique qu'elle ne s'introduisent que rarement dans les habitations.

1.4. Polygynie

Fourmis envahissantes et surtout fourmis vagabondes sont caractérisées par une très forte polygynie. En raison de l'absence de frontières entre les sociétés, le nombre de reines est difficile à estimer avec précision. Une autre raison rend le dénombrement délicat : le nombre de reines peut varier au cours de la saison, comme cela a été montré au moins chez *Linepithema humile* (figure 15.8). Il est alors plus fiable d'établir le ratio nombre de reines/nombre d'ouvrières ou d'estimer le nombre de reines par unité de surface. On trouve ainsi de 1 à 16 reines pour 1 000 ouvrières chez la fourmi d'Argentine sur les bords de la Méditerranée (Keller *et al.*, 1989). En disposant des appâts empoisonnés tout au long de l'année dans un verger de 10 hectares en Californie, Horton (1918) a récupéré 1 307 222 reines soit un rapport de 63 reines pour 1 000 ouvrières, un chiffre sensiblement supérieur au précédent. Il pourrait donc y avoir environ 13 reines au m² chez cette fourmi. La même technique de piégeage utilisée en Écosse par Peacock *et al.* (1955 b) indique

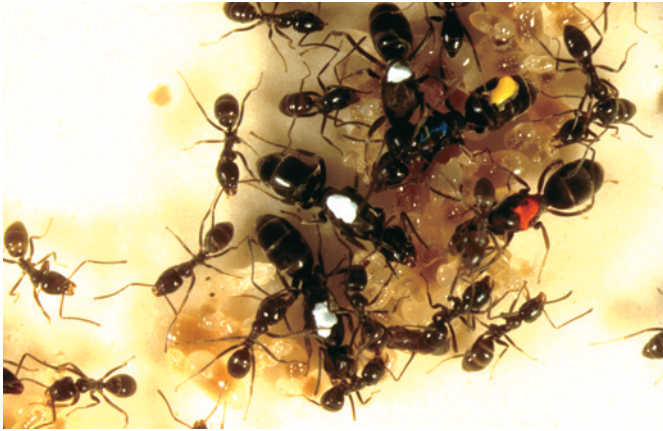


Figure 15.8 ■ La polygynie de la fourmi d'Argentine. Comme chez toutes les fourmis vagabondes, le nombre de reines est élevé chez *Linepithema humile* puisque l'on trouve jusqu'à 13 femelles reproductrices au m². © par L. Passera.

la présence de 8 à 53 reines de *Monomorium pharaonis* pour 1 000 ouvrières. Dans un seul bâtiment fortement infesté, Bellevoye (1889) a récupéré 1 360 000 ouvrières et 1 809 reines de cette même espèce. Aux Galapagos, la petite fourmi de feu présente une densité moyenne de 10 reines au m² accompagnées de 1 950 ouvrières, soit 5 reines pour 1 000 ouvrières (Ulloa-Chacon et Cherix, 1994). Concernant *Lasius neglectus*, Espadaler *et al.* (2004) ont réalisé des prélèvements, à la fois sous les pierres et dans le sol, d'une super-colonie occupant 14 hectares dans les environs de Barcelone. Une extrapolation leur permet d'avancer le chiffre de 356 580 reines et $1,2 \times 10^8$ ouvrières, soit environ 2,5 reines au m² et 3 reines pour 1 000 ouvrières. Les données concernant ces quatre espèces sont très grossièrement du même ordre de grandeur.

Les structures de nidification, parfois mieux définies, autorisent des comptages plus précis par nid. Ulloa-Chacon (1990) a ainsi dénombré de 1 à 13 reines par nid de la petite fourmi de feu qui contiennent de quelques centaines à plusieurs milliers d'ouvrières. La fourmi folle jaune *Anoplolepis gracilipes* forme des nids de 10 à 20 000 ouvrières, accompagnées de plusieurs dizaines de reines (Baker, 1976). Haines et Haines (1978 *b*) ont comptabilisé jusqu'à 300 reines dans les nids de cette même espèce aux Seychelles et les nids de *Paratrechina longicornis* possèdent plusieurs douzaines de reproductrices (Baker, 1976). Dans les serres du jardin zoologique de Zurich, on trouve une moyenne de 25 reines par nid chez *Tapinoma melanocephalum* (Bustos et Cherix, 1998). La plus forte proportion de reproductrices pourrait se rencontrer chez *Cardiocondyla (wroughtonii) obscurior*, avec jusqu'à 18 reines pour seulement quelques douzaines

d'ouvrières (Kinomura et Yamauchi, 1987). La forme polygyne de la fourmi de feu est une espèce dont les nids sont particulièrement bien définis. On y trouve de 50 à 500 reproductrices par colonie (Ross et Fletcher, 1985 *a*).

La polygynie se rencontre chez d'autres espèces de fourmis, mais elle est rarement aussi importante. Son ampleur chez les fourmis envahissantes contribue à favoriser le succès de leur implantation.

1.5. Accouplement intranidal et bouturage

L'absence de vol nuptial est un caractère largement répandu chez les espèces envahissantes. Bien que d'ordinaire ailées, la plupart de ces fourmis s'accouplent à l'intérieur du nid. Le cas de la fourmi d'Argentine est exemplaire (Newell et Barber, 1913 ; Markin, 1970 *a* ; Keller et Passera, 1988). Les femelles sont matures quelques heures après leur émergence et s'accouplent avec des mâles de leur propre nid ou avec des mâles extérieurs. L'absence de vol chez les femelles semble être en relation avec la valeur des réserves en carbohydrates, insuffisante pour alimenter en énergie les muscles du vol. Par contre, les mâles mieux pourvus en carbohydrates sont capables de voler sur quelques mètres, favorisant ainsi le brassage génétique (Passera et Keller, 1990 ; Ingram et Gordon, 2003).

La fourmi du pharaon se comporte de manière semblable. Les femelles sont inséminées à l'intérieur du nid (Peacock *et al.*, 1950 ; Edwards, 1986). La petite fourmi de feu (Ulloa-Chacon et Cherix, 1989) se reproduit parfaitement au laboratoire sans vol nuptial, ainsi que *Tapinoma melanocephalum* (Bustos et Cherix, 1998). Comme chez *L. humile*, les mâles de la petite fourmi de feu sont capables de s'envoler (Jourdan, 1999). Les reines elles-mêmes peuvent effectuer des vols nuptiaux et fonder de manière indépendante (Torres *et al.*, 2001). Quelques vols nuptiaux ont été observés aussi chez *Pheidole megacephala*, mais la règle semble quand même être l'accouplement intranidal (Hoffmann, 1998).

L'accouplement intranidal pourrait être associé à l'absence d'émission de phéromone sexuelle par la femelle. Le mâle trouverait une partenaire en se déplaçant au hasard dans le nid. Les observations de Petersen et Buschinger (1971) réalisées sur la fourmi du pharaon montrent qu'aucune des glandes prélevées sur les reines matures n'attire les mâles. De même, chez la fourmi d'Argentine les femelles sont incapables d'attirer les mâles, même à très courte distance (Passera, non publié). L'accouplement intranidal permettrait de faire l'économie d'une phéromone, sans nuire pour autant au succès des accouplements.

Lorsqu'il n'y a pas de vol nuptial, comme c'est généralement le cas chez les fourmis vagabondes, la dissémination se fait obligatoirement par bouturage. Des groupes d'ouvrières, accompagnés de reines fécondées, s'éloignent à pied du nid-mère et établissent un nouveau nid jamais très éloigné du premier. Cette dissémination naturelle en « tache d'huile » complète, comme nous l'avons vu plus haut, la dissémination due aux activités humaines et permet de densifier les nouveaux territoires colonisés.

Le cas de *Lasius neglectus* est particulier. Cette fourmi ne semble pas pratiquer le vol nuptial et l'accouplement se réalise sans difficulté dans les nids (Van Loon *et al.*, 1990 ; Espadaler et Rey, 2001 ; Passera, non publié). Si le bouturage est la voie normale de la dissémination, comme pour les autres fourmis vagabondes, cette espèce semble avoir retenu la possibilité d'une fondation isolée (Espadaler et Rey, 2001). Au moment de l'accouplement, les reines possèdent une réserve de corps gras qui est intermédiaire entre celle qui caractérise les espèces à fondation dépendante et celle des espèces à fondation indépendante. Cette fourmi aurait ainsi un éventail très large d'options pour fonder de nouvelles sociétés. Elle pourrait se reproduire par un bouturage classique, mais également par le départ à pied de reines isolées fondant de manière indépendante.

La reproduction de *Tetramorium bicarinatum* présente de nombreuses analogies avec celle de *L. neglectus* (Astruc, 2000). L'accouplement est intranidal, avec peut-être un vol nuptial facultatif. Mais surtout, la fondation peut être indépendante, avec toutefois des sorties de fourrage de la reine (fondation semi-claustrale). Elle est aussi dépendante, impliquant alors un bouturage.

La forme monogyne de *Solenopsis invicta* constitue une exception à la dissémination par bouturage, puisqu'elle effectue des vols nuptiaux. La dissémination de la forme polygyne est plus complexe et différente de celle des autres fourmis envahissantes. Les jeunes reines peuvent s'envoler et donc participer à des vols nuptiaux, mais les accouplements se réalisent à faible distance du nid-mère (DeHeer, 1997 in Tschinkel, 1998 *a*). Les reines nouvellement inséminées sont incapables de fonder d'une manière indépendante, car elles manquent de réserves énergétiques. Elles ne pèsent que 10 à 11 mg, alors que celles issues des sociétés monogynes qui fondent seules atteignent 14 à 16 mg (Keller et Ross, 1993 *a*). Ce faible poids ne tient pas à un facteur intrinsèque lié aux reines, mais résulte d'une « tradition culturelle » transmise par les ouvrières des sociétés polygynes. En limitant l'alimentation des gynés, et par conséquent la constitution de réserves énergétiques, les ouvrières les contraignent à ignorer la fondation isolée

pour perpétuer la polygynie. Les reines n'ont en effet d'autre option que de se faire adopter par une société polygyne voisine, dont elles augmentent encore le degré de polygynie (Porter, 1991). Cette augmentation entraîne à son tour un accroissement de la population ouvrière, ce qui amène le nid surpeuplé à entreprendre un bouturage. Des ouvrières et des reines quittent le nid principal par un tunnel souterrain, et installent un nouveau dôme à quelques mètres de l'ancien (Vargo et Porter, 1989). En cinq mois, un nid principal peut ainsi donner naissance à huit autres dômes-filles.

1.6. Durée de vie des reines

On a déjà évoqué au chapitre 4 la durée de vie des reines. Celle des espèces polygynes est en général fortement abrégée (Keller et Passera, 1990). Les fourmis envahissantes et vagabondes, dont le degré de polygynie est très élevé, sont aussi celles dont la vie de la reine est la plus courte (Passera, 1994). Harada (1990) donne le chiffre de quelques semaines pour celles de la fourmi fantôme, mais au laboratoire elles vivent au moins plusieurs mois (von Aesch, com. personnelle). La vie des reines de la fourmi du pharaon semble aussi fort brève : 38 semaines en moyenne, selon Edwards (1987). La vie de la femelle reproductrice de *Wasmanina auropunctata* dépasse tout juste un an (Ulloa-Chacon et Cherix, 1989).

Chez la fourmi d'Argentine, on a pu établir que ce sont les ouvrières qui abrègent la vie de leurs reines, en les exécutant en masse chaque année au printemps (Markin, 1970 *a* ; Keller *et al.*, 1989). Quatre-vingt-dix pour cent des reines vivent ainsi moins d'un an, puisque nées en juin, elles sont éliminées en avril – mai de l'année suivante. La conséquence immédiate est la diminution de la quantité de phéromone inhibitrice émise par les reproductrices, ce qui permet l'élevage d'une nouvelle génération de reines (Vargo et Passera, 1991). Comment se fait le choix entre les reines éliminées et celles qui sont épargnées ? L'âge n'est pas en cause puisqu'elles sont toutes âgées d'environ 10 mois. D'autre part, il n'y a pas de différence dans le poids, le stock de spermatozoïdes ou la fécondité des deux types de reproductrices (Keller *et al.*, 1989). Il a été supposé que les reines éliminées sont celles le moins apparentées aux ouvrières, ce qui permettrait à ces dernières d'augmenter leur valeur adaptative globale. Ce n'est pas le cas. Une analyse génétique réalisée en France montre qu'il n'y a aucune différence dans le degré de parenté moyen entre les ouvrières de 10 nids et les reines exécutées ou épargnées des mêmes nids (Reuter *et al.*, 2001). De plus, les ouvrières sont génétiquement identiques d'un nid à l'autre. Elles sont donc apparentées de manière identique à n'importe quelle reine, qu'elle soit issue de leur nid ou d'un nid voisin. Le ré-

gicide est peut-être un comportement relique dont la signification est à rechercher dans les populations sud-américaines multicoloniales. Dans ces conditions, la parenté entre les individus d'un même nid est positive et il devient sélectivement avantageux d'éliminer une reine non familière (Reuter *et al.*, 2001). Une autre hypothèse, plus proximale, repose sur l'expression de la fertilité des reines. Chez la fourmi d'Argentine, comme chez d'autres espèces, il a été montré que les reines sont porteuses d'une signature chimique particulière due à la présence d'hydrocarbures cuticulaires liés à la fécondité (de Biseau *et al.*, 2004). Ce signal de fertilité pourrait être utilisé par les ouvrières pour sélectionner les reines les plus fertiles.

1.7. Stérilité des ouvrières

La stérilité des ouvrières est un caractère commun aux espèces envahissantes (Passera, 1994). Il est connu depuis longtemps chez la fourmi d'Argentine (Markin, 1970 *b* ; Benois, 1973 ; Passera *et al.*, 1988 *a*). Il est aussi bien établi chez la fourmi du pharaon (Edwards, 1986), la petite fourmi de feu (Ulloa-Chacon et Cherix, 1989) et *Tetramorium bicarinatum* (Astruc, 2000). C'est une caractéristique importante des fourmis de feu (Fletcher et Ross, 1985). On peut supposer qu'il en est de même chez *Pheidole megacephala* puisque les ouvrières de nombreuses espèces du genre sont stériles (Choe, 1988). Des ouvrières de *Paratrechina longicornis* élevées pendant 80 jours (Passera et Aron, non publié) et plus (von Aesch, com. personnelle) sont restées stériles.

Le cas le plus intéressant est celui de *Lasius neglectus*. Les ouvrières d'au moins trois espèces du genre *Lasius* (*L. niger*, *L. alienus*, *L. brunneus*) sont connues pour pondre des œufs haploïdes (Choe, 1988). On a même montré que la ponte des ouvrières de *L. niger* peut se produire en présence de la reine (van der Have *et al.*, 1988). Pourtant, les ouvrières de la fourmi vagabonde *L. neglectus* maintenues plus de deux mois en élevage orphelin ne pondent jamais (Espadaler et Rey, 2001 ; Passera, non publié). La fécondité des ouvrières, qui semble générale chez les *Lasius*, pourrait avoir été perdue en même temps que l'espèce devenait vagabonde.

1.8. Régime alimentaire

Les fourmis envahissantes sont des opportunistes omnivores (Holway *et al.*, 2002 *a*). Comme beaucoup d'espèces fourrageant à la surface du sol, elles récupèrent de manière opportuniste les cadavres de petits invertébrés. Les vertébrés ne sont pas dédaignés pour autant. Un cadavre de chat a été vu recouvert d'une telle quantité de fourmis d'Argentine qu'il semblait

bouger encore (Passera et Kaufmann, non publié). Les fourmis de feu du genre *Solenopsis* ainsi que la petite fourmi de feu *W. auropunctata* sont pourvues d'un aiguillon efficace. Elles sont alors à même de capturer et de tuer de grandes quantités d'arthropodes leur procurant des protéines.

Les fourmis envahissantes sont aussi très fortement attirées par les productions sucrées des plantes. Il ne semble pas que leur régime alimentaire change après l'invasion. La fourmi d'Argentine, qui consomme d'énormes quantités de miellat en Europe, est connue sous le nom vernaculaire de « fourmi à sucre » en Argentine (Newell et Barber, 1913). La petite fourmi de feu recherche particulièrement les carbohydrates à travers un mutualisme avec les homoptères. En Guyane Française, une zone d'origine, elle exploite avec assiduité le miellat des cochenilles sur les caféiers. Son comportement ne change pas quand elle fourrage dans la strate arboricole de la Nouvelle-Calédonie, une terre de colonisation : elle explore longuement les stipes d'un palmier local, à la recherche des productions sucrées des hémiptères (Le Breton, 2003) (figure 15.9). Elle exploite aussi les nectaires extrafloraux et consomme les graines de petite taille contenues dans les déjections des oiseaux (Kaspari, 1996). La fourmi fantôme procède à un recrutement de masse très rapide



Figure 15.9 ■ Le régime alimentaire des fourmis vagabondes. Une des raisons qui explique le succès des fourmis vagabondes est leur opportunisme en matière d'alimentation. Elles sont capables de consommer des proies animales, mais marquent une préférence pour les matières sucrées. Elles entretiennent de fréquentes relations mutualistes avec des homoptères. Ici des ouvrières de *Wasmannia auropunctata* exploitent le miellat produit par les pupariums d'Aleyrodidae, une cochenille installée sur un cocotier dans la région de Thio en Nouvelle-Calédonie. La petite fourmi de feu est aussi capable de tuer à l'aide de son aiguillon de menus arthropodes qu'elle transporte et consomme dans son nid. Elle peut même consommer des graines contenues dans les déjections d'oiseaux. L'omnivorie des fourmis vagabondes leur permet une adaptation rapide à de nouveaux biotopes. © par H. Jourdan avec son autorisation.

lorsqu'elle trouve une source alimentaire sucrée (von Aesch et Cherix, 2001).

1.9. Potentiel de régénération à partir des propagules

La colonisation de nouveaux biotopes à partir de super-colonies déjà établies passe souvent par le transport passif de fragments de sociétés. La facilité avec laquelle ces propagules peuvent reconstituer des colonies est un atout supplémentaire qui contribue au succès des fourmis envahissantes. Il n'est pas nécessaire qu'une reine soit présente dans le fragment de colonie. Presque 80 p. 100 des propagules de la fourmi d'Argentine, formées de 650 ouvrières accompagnées par du couvain non sexué, élèvent des mâles et des reines qui, après accouplement, constituent le noyau d'une future société (Passera *et al.*, 1988 *b*). Le succès est permanent puisque l'on trouve des œufs haploïdes, susceptibles d'évoluer en mâles, tout au long de la période de ponte (Aron *et al.*, 1994). Quant aux larves diploïdes, soustraites à l'inhibition de la reine, elles sont nombreuses à évoluer en larves royales (Vargo et Passera, 1991, 1992). L'accouplement intranidal favorise le démarrage de la nouvelle société (Passera *et al.*, 1988 *b* ; Aron, 2001).

L'origine d'une nouvelle société peut aussi résulter de l'isolement d'une reine accompagnée de quelques ouvrières. Pour la fourmi d'Argentine, il suffit de 10 ouvrières pour que l'embryon de société se développe (Hee *et al.*, 2000). La reine de *Pheidole megacephala* se contente de 10 nymphes d'ouvrières pour redémarrer une jeune société (Chang, 1985) et celle de la fourmi du pharaon y parvient accompagnée seulement de quelques larves et nymphes (Petersen et Buschinger, 1971). S'il semble aisé d'obtenir une nouvelle société de fourmis envahissantes à partir d'une propagule de quelques ouvrières ou de quelques ouvrières accompagnant une reine, les reines isolées semblent en général incapables de fonder. Le phénomène a été vérifié chez la fourmi du pharaon (Peacock *et al.*, 1955 *a*), la petite fourmi de feu (Ulloa-Chacon, 1990) ou la fourmi d'Argentine (Passera non publié ; Hee *et al.*, 2000). Il est vraisemblable que les reines des fourmis envahissantes, qui sont de petite taille, manquent de réserves énergétiques (corps gras, carbohydrates) pour fonder solitairement. Cette règle ne s'applique bien sûr pas à la forme monogyne de la fourmi de feu rouge, ni à *Lasius neglectus*, comme on l'a vu plus haut.

1.10. Monomorphisme et taille des fourmis envahissantes

Les fourmis envahissantes et les fourmis vagabondes sont toujours de petite taille (Passera, 1994). La plus

petite pourrait être la minuscule fourmi fantôme, *Tapi-noma melanocephalum*, dont les ouvrières ne dépassent pas 1,5 mm. Un *Plagiolepis* non décrit, trouvé dans une serre à papillons en Suisse, possède des ouvrières dont la longueur varie de 1,29 à 1,77 mm (Bijleveld, 1994). *Wasmannia auropunctata* est également une espèce de faible dimension, avec des ouvrières inférieures à deux mm. Les autres espèces ne dépassent pas 3,5 mm à l'exception des fourmis de feu. Le monomorphisme semble aussi une règle, transgressée une fois encore par les fourmis de feu, mais aussi par *Pheidole megacephala* qui, comme toutes les espèces du genre, possède des soldats.

La petite dimension des espèces déplacées pourrait être un caractère évolutif facilitant leur implantation lors des invasions. McGlynn (1999 *b*) a comparé la taille des ouvrières appartenant à des espèces envahissantes, à celle des espèces locales appartenant aux mêmes genres. Les premières sont plus petites. Ce caractère pourrait être un avantage lors des compétitions qui opposent les fourmis déplacées aux espèces locales. La réduction de taille est plus marquée chez les espèces batailleuses que chez les plus pacifiques. La diminution de taille semble même se retrouver au sein d'une unique espèce. Les ouvrières des populations d'origine de *Wasmannia auropunctata* (Amérique du Sud) sont plus grandes que celles des populations ayant envahi la Jamaïque ou la Floride.

Le syndrome des fourmis envahissantes comprend donc de nombreux caractères. Beaucoup d'entre eux se rencontrent aussi chez les espèces non envahissantes, comme la polygynie ou l'accouplement intranidal. Chacun pris individuellement est insuffisant pour que le déplacement de la fourmi soit un succès. Celui qui pourrait avoir l'impact le plus fort sur les traits de vie des fourmis envahissantes est l'unicolonialité (Wilson, 1971 *a* ; Passera, 1994 ; Tsutsui et Suarez, 2003). Cette structure permet la coopération de tous les individus dans des espaces immenses couvrant des centaines de km². Rappelons toutefois que l'unicolonialité, en dépit du rôle fondamental qu'elle joue dans l'expansion des fourmis envahissantes, peut aussi se rencontrer chez des espèces qui ne se déplacent pas d'un continent à l'autre : c'est le cas par exemple de *Formica paralugubris* qui forme d'immenses super-colonies dans le Jura suisse sans pour autant envahir des contrées lointaines.

2. Causes proximales du succès des fourmis envahissantes

L'implantation d'une espèce envahissante est marquée d'abord par l'élimination des espèces locales. C'est un phénomène bien connu qui sera abordé dans le chapitre suivant. Les causes immédiates qui permettent le succès

des fourmis envahissantes, et en particulier des fourmis vagabondes, n'ont été étudiées que plus récemment. Les mécanismes mis en jeu restent encore imprécis.

D'une manière générale, les animaux envahissants affectent les communautés locales par le biais de la compétition, de la prédation et du parasitisme (Diamond et Case, 1986). Chez les fourmis, la prédation ne joue qu'un rôle mineur, sauf en ce qui concerne la fourmi de feu *Solenopsis invicta*. La compétition alimentaire semble avoir une action déterminante. Elle peut s'accompagner d'interférences physiques. Un tableau très complet des mécanismes en cause a été dressé par Holway *et al.* (2002 *a*). Les comportements peuvent intervenir à l'échelle individuelle, comme les agressions physiques et l'usage de substances chimiques de défense, ou à l'échelle collective quand ils impliquent le recrutement de congénères ou la réalisation de raids. Les batailles à l'issue des raids en direction des nids des fourmis locales sont bien connus chez *Solenopsis invicta*. En six à sept semaines, la fourmi de feu peut ainsi éliminer 1 200 ouvrières d'un nid de *Pogonomyrmex barbatus* au Texas (Hook et Porter, 1990). La fourmi d'Argentine, bien que dépourvue d'aiguillon mais capable d'émettre des substances défensives, entreprend aussi parfois des raids destructeurs (Human et Gordon, 1999).

C'est toutefois au niveau de l'exploitation des sources de nourriture que les fourmis envahissantes se montrent les plus habiles. Cette compétition témoigne de l'activité de la société dans son entier. Le résultat dépend des asymétries notées dans la vitesse de recrutement et/ou du nombre d'individus recrutés (Hölldobler et Lumsden, 1980 ; Traniello, 1989). L'unicolonialité permet une dominance numérique. De plus, à effectif équivalent, Holway et Case (2000) ont montré que les fourrageuses des espèces envahissantes patrouillent sur une plus grande surface que les espèces locales qui n'occupent le plus souvent qu'un seul nid. La polydomie permet aussi une flexibilité du système, car les reines et les ouvrières peuvent être déplacées très rapidement, d'un nid à l'autre, si les caractéristiques abiotiques deviennent défavorables.

Comparées aux fourmis locales, les espèces envahissantes sont plus performantes dans l'exécution de comportements indispensables à l'appropriation des sources de nourriture. Grâce à des ouvrières éclaireuses très actives, elles trouvent la nourriture avant les autres fourmis. Ce phénomène a été vérifié à la frontière d'une population californienne de *Linepithema humile* confrontée à la présence de fourmis locales, telles que *Camponotus semitestaceus*, *Messor andrei* et *Pheidole californica* (Human et Gordon, 1996, 1999). La rapidité des ouvrières éclaireuses de la fourmi d'Argentine est telle que seulement 5 p. 100 des sources de nourriture sont trou-

vées en premier par les fourmis locales dans la zone frontalière, alors que ces mêmes fourmis découvrent 70 p. 100 des sources quand la fourmi envahissante est absente. La rapidité du recrutement est un comportement qui caractérise aussi la fourmi d'Argentine, dont on sait depuis les travaux d'Aron *et al.* (1990 *b*) qu'elle piste dans les deux sens. Les ouvrières de la fourmi fantôme *Tapinoma melanocephalum* sont aussi très rapides. Au laboratoire, elles explorent un territoire nouveau en envoyant un nombre élevé d'ouvrières sur l'aire vierge. Elles s'y déplacent à grande vitesse et laissent une piste chimique qui leur permet d'effectuer un recrutement de masse extrêmement rapide, dès qu'elles trouvent une source de nourriture (von Aesch et Cherix, 2001). Elles pistent aussi dans les deux sens, exactement comme la fourmi d'Argentine.

Si dans la zone contestée, la source alimentaire est découverte en même temps par la fourmi vagabonde et une fourmi locale, des combats interviennent. Ils sont gagnés dans 60 p. 100 des cas par la fourmi d'Argentine, grâce à un recrutement de masse qui submerge l'espèce locale. Les fourmis locales battent en retraite, même quand il n'y a pas de recrutement de masse. En effet, quelle que soit l'espèce concernée, c'est la fourmi qui initie la rencontre qui fait fuir le plus souvent son adversaire. Or, les fourmis d'Argentine initient 75 p. 100 des rencontres, restant maîtresses du terrain plus souvent que leurs adversaires. Ces comportements se retrouvent largement chez les autres fourmis envahissantes étudiées. En Nouvelle-Calédonie, *Wasmannia auropunctata* monopolise les appâts distribués par les expérimentateurs. Elle les trouve avant les espèces locales, se montre très agressive et est active tout au long de la journée (Delsinne *et al.*, 2001). La présence d'un aiguillon venimeux contribue aussi à son succès (Le Breton *et al.*, 2003).

On a pu estimer objectivement l'avantage procuré par l'absence de conflits qui résulte de l'émergence de l'unicolonialité chez la fourmi d'Argentine. Le dispositif expérimental mis au point par Holway et Suarez (2004) permet à deux nids de la fourmi d'Argentine et à un nid d'une espèce concurrente, *Forelius mccooki*, d'accéder à une aire de fourrageage commune. Si les deux sociétés de *L. humile* sont originaires de deux super-colonies différentes, leurs ouvrières se battent quand elles se rencontrent et elles restent dans leurs nids respectifs. Si les deux colonies sont originaires d'une même super-colonie, elles fusionnent rapidement. Les conséquences pour *F. mccooki* sont d'importance. Alors que dans la dernière situation leurs ouvrières cessent de fourrager dans l'aire commune, elles continuent de la fréquenter dans la première situation. Cette variation dans l'intensité du fourrageage se répercute très vite sur la productivité de la colonie. On

trouve six fois moins d'œufs dans la société de *F. mccooki* confrontée à des fourmis d'Argentine agressives, que dans celle opposée à des fourmis d'Argentine paisibles.

La fourmi d'Argentine intervient aussi en empêchant la fondation de nouvelles sociétés des fourmis locales. Les reines ailées de *Messor andrei*, placées par les expérimentateurs dans la zone occupée par *Linepithema humile*, sont attaquées par en moyenne 16 ouvrières en moins de trois heures. Les reines sont agressées violemment. Elles sont mordues aux pattes, aux antennes et à la racine des ailes.

Le succès des espèces envahissantes repose également sur un manque de réactivité des fourmis locales, qui ne parviennent pas à identifier l'espèce introduite comme étant dangereuse. Les observations de Le Breton (2003) sont démonstratives. En Guyane Française, la petite fourmi de feu est dans son biotope d'origine. Quand elle est en compétition alimentaire avec des *Pheidole* locaux, les ouvrières *minor* de ces derniers évitent le contact et procèdent au recrutement de leurs soldats. Les soldats attaquent les petites ouvrières de la fourmi de feu, les tuent en grand nombre et les empêchent de fourrager. En Nouvelle-Calédonie, un territoire envahi par la petite fourmi de feu, la situation est différente. Quand les ouvrières *minor* des *Pheidole* locaux rencontrent celles de *W. auropunctata*, elles ne retournent pas vers leur nid pour y recruter des soldats. La confrontation leur est fatale et elles perdent le contrôle du site alimentaire. Les *Pheidole* de Nouvelle-Calédonie ne semblent pas « reconnaître » la dangerosité représentée par *W. auropunctata* qui est une espèce nouvelle pour eux. On peut rapprocher l'expérimentation de Le Breton de l'observation de Heller (2004) relative à la fourmi d'Argentine. La comparaison d'une région d'origine (Argentine) et d'une région envahie (Californie) fait apparaître un cortège plus important d'espèces cohabitantes dans la première situation. La compétition interspécifique serait alors plus forte dans les régions d'origine, limitant ainsi les velléités expansionnistes de la fourmi d'Argentine. On ne peut toutefois pas généraliser ce comportement. Aux États-Unis, *Solenopsis invicta* est incapable de conquérir des territoires densément peuplés par *Solenopsis (Diplorhoptrum) molesta*. Sur ce terrain, les jeunes fondations de la fourmi de feu comptant 50 à 60 ouvrières sont détruites par des raids d'ouvrières de la fourmi voleuse parfaitement capables d'identifier l'espèce envahissante (Vinson et Rao, 2004). En moins de trois jours toutes les fondations sont détruites. *S. molesta* agit comme la fourmi voleuse européenne *S. fugax*. Ses ouvrières minuscules s'emparent du couvain de l'espèce cible et peuvent même tuer les adultes du nid pillé (Rao et Vinson, 2004).

Enfin, signalons que l'activité des fourmis envahissantes est continue. En exploitant la source alimentaire 24 heures sur 24, elles la monopolisent et en interdisent l'accès à des compétiteurs locaux. Cette activité permanente a été vérifiée chez *Wasmannia auropunctata* (Clark *et al.*, 1982), *Anoplolepis gracilipes* (Haines *et al.*, 1994), *Linepithema humile* (Human et Gordon, 1996), *Pheidole megacephala* (Hoffmann, 1998). Les ouvrières de *Solenopsis invicta* construisent des abris en terre autour des sources fixes de nourriture (homoptères), qui permettent une exploitation du site en toute sécurité tout au long du nyctémère.

3. Impact des fourmis envahissantes sur la faune des fourmis locales

3.1. Fourmi d'Argentine

Parmi les fourmis envahissantes plusieurs sont sans incidence sur la faune locale (McGlynn, 1999 *a*). On peut citer comme exemple *Pheidole obscurithorax* introduite aux États-Unis en même temps et par les mêmes ports que *Solenopsis invicta*. Cette fourmi, originaire de l'Amérique, du Sud, cohabite sans difficulté avec les espèces locales, même quand il s'agit de la fourmi de feu (Storz et Tschinkel, 2004). Ce sont essentiellement les fourmis-pestes — monis d'une dizaine des espèces envahissantes — qui entrent en compétition avec les espèces indigènes. Les observations les plus anciennes concernent la fourmi d'Argentine. En même temps que cette fourmi vagabonde avance dans le sud des États-Unis, Newell et Barber (1913) constatent la disparition des fourmis locales. D'autres observations ponctuelles ont pu être faites sur le littoral languedocien. En 1977, entre Collioure et Narbonne-Plage, on pouvait compter 17 espèces de fourmis dans les stations balnéaires non encore envahies par *L. humile*. Par contre, dans la station de Port-Leucate envahie par la fourmi peste à partir de 1963, il ne restait plus que deux fourmis indigènes très difficiles à trouver : quelques sociétés du minuscule *Plagiolepis pygmaea*, un faible compétiteur, et quelques nids de la fourmi à mœurs souterraines *Solenopsis fugax* (Passera, 1977 *b*).

Les recherches réalisées par Human et Gordon (1997) en Californie sont plus élaborées. Ces auteurs ont disposé des pièges dans des territoires contigus, les uns colonisés par la fourmi d'Argentine, les autres indemnes. Dans les premiers, ils capturent 14 460 ouvrières de la fourmi envahissante et seulement 19 ouvrières appartenant à des espèces locales. Il s'agit surtout de fourmis hypogées. Dans les derniers, ils capturent 1 994 ouvrières d'espèces locales. L'éradication des fourmis locales épigées est confirmée par une autre étude (Holway, 1998 *a*). La seule espèce indigène épigée qui échappe à la destruction est *Prenolepis im-*

paris, une fourmi active l'hiver, quand la fourmi d'Argentine réduit sa propre activité. Toujours en Californie, les études réalisées pendant 7 ans par Sanders *et al.* (2003) sont particulièrement intéressantes car elles ont permis de mesurer l'impact de la fourmi d'Argentine lors de sa progression. Dans les sites non encore envahis par *L. humile*, les espèces locales forment des communautés bien définies, pouvant exploiter les diverses sources alimentaires disponibles. Ces communautés sont totalement modifiées quand la fourmi d'Argentine progresse dans de nouveaux biotopes. Non seulement la biodiversité s'en trouve atteinte, mais les assemblages de fourmis locales sont rompus.

Au Portugal, des pièges alimentaires attirent 41 espèces de fourmis dans des forêts de chênes, d'eucalyptus ou de pins, non colonisées par la fourmi d'Argentine. Dans les forêts voisines, envahies par *L. humile*, 27 des 31 sites alimentaires offerts aux fourmis sont monopolisés par l'espèce envahissante. Dans les quatre autres appâts, on trouve quelques ouvrières de *Leptothorax racovitzae*, *L. unifasciatus*, *Plagiolepis pygmaea* et *P. schmitzii*, qui ne constituent que 1 p. 100 des ouvrières attirées (Cammell *et al.*, 1996).

Cet impact négatif peut entraîner des conséquences dommageables inattendues. Parmi les fourmis éliminées se trouvent parfois des espèces pratiquant la myrmécochorie. En Catalogne espagnole, l'irruption de la fourmi d'Argentine gêne considérablement la dispersion des graines de *Rhamnus alaternus*. De plus, les graines restant plus longtemps au sol, du fait de l'absence des fourmis transporteuses, elles sont consommées par des oiseaux et donc perdues pour la reproduction (Gómez *et al.*, 2003). Le rôle perturbateur de la fourmi d'Argentine dans la dispersion des graines a été également vérifié dans l'écosystème de type « fynbos » en Afrique du Sud (Slingsby et Bond, 1984). Comme le fait remarquer Christian (2001), l'invasion de la fourmi d'Argentine et celle d'autres fourmis exotiques pourrait avoir des effets dévastateurs sur les écosystèmes terrestres, en raison de la rupture des relations que de nombreuses fourmis ont nouées avec les graines. Ness et Bronstein (2004) attribuent cette action perturbatrice à leur taille plus faible que celle des espèces locales pratiquant la myrmécochorie.

3.2. Petite fourmi de feu

Wasmannia auropunctata est en passe de devenir la fourmi peste la plus dangereuse des milieux tropicaux. Son impact sur la faune locale a été particulièrement bien étudié dans les îles Galapagos et dans l'archipel de la Nouvelle-Calédonie. Aux Galapagos, la diversité et la densité des fourmis sympatriques est fortement diminuée (Clark *et al.*, 1982 ; Lubin, 1984). En Nou-

velle-Calédonie, elle constitue selon les dires de Jourdan (1997) la menace la plus forte concernant la faune locale. La myrmécofaune de la Nouvelle-Calédonie est l'une des plus originale de la planète, en raison de sa biodiversité. On compte sur ce petit territoire au moins 155 espèces de fourmis, dont presque 75 p. 100 sont endémiques bien que 23 espèces aient été introduites par l'activité humaine (Jourdan, 1999 ; Jourdan et Chazeau, 1999). L'habitat sclérophylle est très modifié par l'activité humaine à cause des feux de brousse et des exploitations minières. La petite fourmi de feu y est très présente. Dans les zones encore indemnes, des pièges ont permis de capturer 21 espèces, les espèces introduites étant d'ailleurs sur-représentées dans ce milieu perturbé. Dans la forêt sclérophylle envahie, la domination de *W. auropunctata* est écrasante : 2 719 851 individus ont été récoltés dans une série de pièges, contre seulement 16 appartenant à cinq autres espèces. Mais la petite fourmi de feu ne s'en tient pas aux seules régions anthropisées. La forêt dense humide sur roches ultrabasiques, bien que représentant un milieu naturel, est à son tour envahie (Le Breton *et al.*, 2003). Dans les zones atteintes, elle représente plus de 92 p. 100 des captures. Des 23 espèces natives présentes dans ce milieu, seules quatre résistent à la poussée de la fourmi vagabonde. Il s'agit d'espèces cryptiques comme des *Hypoponera* ou un *Strumigenys*.

3.3. Fourmis de feu

L'impact exercé sur la faune par les fourmis de feu, plus particulièrement par *Solenopsis invicta*, a fait l'objet d'une synthèse par Vinson (1994). Cette fourmi est essentiellement un prédateur, dont l'action s'exerce d'abord à l'encontre des fourmis indigènes. Son influence au Texas a été évaluée au moyen de pièges régulièrement distribués le long d'un transect partant d'une région indemne pour aboutir à une région lourdement infestée, en passant par une autre région moyennement infestée. Dans la région indemne, on trouve 14 à 21 espèces de fourmis selon que la zone est pâturée ou non. Dans les pièges placés dans une région moyennement infestée, on ne trouve plus que neuf espèces et seulement trois dans ceux installés dans une région lourdement infestée (Camilo et Philips, 1990). Les résultats de Porter et Savignano (1990) sont très comparables. Dans les zones contaminées, le nombre de fourmis locales capturées est divisé par 10 et l'on ne trouve plus que 30 p. 100 des espèces présentes en zone non infestée. Les effets les plus sévères sont enregistrés en présence de la forme polygyne de la fourmi de feu (Porter et Savignano, 1990). Les seules espèces capables de lui résister sont *Paratrechina terriicola*, une fourmi extrêmement rapide, et des espèces cryptiques ou souterraines comme des *Strumigenys*, des *Hypo-*

nera ou des *Brachymyrmex*. *Monomorium minimum* résiste également, mais sa population est extrêmement appauvrie, comme l'avaient déjà remarqué Baroni Urbani et Kownowski (1974). Bien qu'étant une fourmi terricole, *Solenopsis invicta* peut grimper aux arbres pour chasser. Des pièges placés en forêts de chênes, à une dizaine de mètres de haut, montrent qu'elle est capable d'exercer une action perturbatrice à l'encontre de fourmis arboricoles. Dans les forêts infestées, des espèces strictement arboricoles, telles que *Camponotus texanus* ou *Crematogaster laeviuscula*, voient leur abondance diminuer (Kaspari, 2000).

Comme pour la fourmi d'Argentine, non seulement la fourmi de feu fait disparaître la faune locale, mais elle bouleverse la structure des communautés myrmécéennes. Gotelli et Arnett (2000) ont échantillonné le long d'un transect allant de l'état de New York à celui de Floride. Dans de telles circonstances, la biodiversité des espèces locales augmente avec la latitude. Or, leur travail montre que dans les zones infestées, c'est l'inverse qui se produit. Parmi les 15 espèces de fourmis trouvées dans le sud des États-Unis, seules quatre espèces locales résistent. Les autres sont des fourmis importées.

Un dernier exemple concerne *Pheidole megacephala* dans une forêt humide d'Australie (Hoffmann *et al.*, 1999). Des pièges disposés le long d'un gradient allant d'une zone indemne, hébergeant environ 35 espèces locales, à une zone fortement infestée, montrent que la biomasse des *P. megacephala* est 110 fois plus forte que l'ensemble des fourmis locales de la zone indemne. Il y a saturation complète du milieu infesté par la fourmi vagabonde. Quant aux fourmis natives, elles disparaissent totalement, à l'exception de quelques individus appartenant à des espèces cryptiques comme *Hypoponera* ou de petites espèces opportunistes (*Tapinoma* et *Cardiocondyla*).

Le déplacement des fourmis locales par les fourmis envahissantes est un phénomène général, rencontré chaque fois que cet aspect de la biologie des fourmis déplacées a été étudié. Le plus souvent, les espèces les plus sensibles à la présence d'une fourmi envahissante sont celles qui partagent avec elle les mêmes caractéristiques biologiques. Aux États-Unis, *Solenopsis xyloni* et *S. geminata* sont les premières victimes des fourmis de feu (Porter *et al.*, 1988 ; Morrison, 2000 *b*). En Californie, ce sont des dolichodérines, *Tapinoma sessile* et *Liometopum occidentale*, qui succombent les premières lors de l'arrivée de la fourmi d'Argentine, elle aussi une dolichodérine (Ward, 1987). Les fourmis envahissantes peuvent pourtant déplacer des espèces dont le

régime alimentaire diffère considérablement du leur. La fourmi de feu a totalement fait disparaître la fourmi moissonneuse *Pogonomyrmex barbatus* du Texas (Hook et Porter, 1990).

Parfois, les dégâts infligés à la faune locale sont surtout spectaculaires au cours des premières années qui suivent une invasion. Morrison (2002) a mesuré l'importance de la faune locale dans des comtés du Texas, avant l'implantation des fourmis de feu, immédiatement après son arrivée et 12 ans plus tard. Les fourmis locales, qui disparaissent presque totalement au plus fort de l'invasion, refont leur apparition quelques années plus tard et retrouvent leur importance numérique primitive, alors même que la fourmi envahissante reste quand même la forme la plus représentée. De la même manière, des observations visuelles sur la Côte d'Azur indiquent que les fourmis locales font leur réapparition dans des secteurs d'où elles avaient été totalement chassées par la fourmi d'Argentine (Passera, non publié ; Lenoir, com. personnelle).

4. Impact des fourmis envahissantes sur les autres faunes

Compte tenu du rôle écologique joué par les fourmis éliminées par les espèces envahissantes, il n'est pas surprenant que les autres faunes, tant chez les invertébrés que chez les vertébrés, soient affaiblies par ricochet. De plus, les fourmis importées, grâce à leur abondance, leur agressivité et leur vivacité, peuvent agir directement sur ces différents taxons (Holway *et al.*, 2002 *a*). L'effet est particulièrement bien marqué dans des écosystèmes insulaires qui manquent de fourmis locales. C'est encore pour la fourmi d'Argentine et les diverses fourmis de feu que l'on possède le plus de données.

4.1. Fourmi d'argentine

Dans le site californien dont on déjà fait mention (Human et Gordon, 1997), les collemboles, les diptères et les arachnides disparaissent, alors que les carabiques et les isopodes sont sur-représentés. Des observations comparables ont été réalisées par Cole *et al.* (1992) et Kennedy (1998). Ces auteurs ont montré la raréfaction de la faune des pollinisateurs à Hawaii, dans les secteurs envahis par la fourmi. Toutefois, dans un site californien, la faune des invertébrés autres que les fourmis n'est pas modifiée (Holway, 1998 *a*).

Les vertébrés ne sont pas épargnés. La disparition des fourmis locales entraîne à son tour la disparition des vertébrés qui s'en nourrissent. C'est le cas du lézard cornu *Phrynosoma cornutum* qui, en Californie, se nourrit principalement de fourmis moissonneuses. Ces fourmis

locales ayant disparu en même temps que l'invasion de la fourmi d'Argentine progressait, les populations du lézard ont fortement diminué (Suarez *et al.*, 2000).

4.2. Petite fourmi de feu

L'étude la plus complète a été réalisée par Jourdan (1999) en Nouvelle-Calédonie. Les arthropodes du sol sont capturés à l'aide de pièges d'interception du type « pièges de Barber », alors que ceux de la canopée le sont par la fumigation d'insecticides. Dans la forêt sclérophylle envahie par la petite fourmi de feu, on observe une réduction globale de 27 p. 100 du nombre d'arthropodes récoltés, les fourmis étant exclues. L'impact dû à la fourmi envahissante n'est pas identique pour tous les taxons. Si les orthoptères, les hémiptères, les coléoptères, les acariens et les collemboles subissent une réduction sensible de leur niveau d'abondance, les araignées, les hyménoptères hors fourmis, les psocoptères, les diplopodes, les lépidoptères et les gastéropodes sont plus fréquents. Il n'existe donc pas une réponse simple des communautés face à *W. auropunctata*. La faune de la canopée est aussi fortement recomposée. Les pseudoscorpions en sont totalement exclus, tandis que les homoptères dont le miellat profite à *Wasmannia*, et leur guildes de parasites, sont favorisés. Le nombre de coccides explose littéralement.

Comme pour les fourmis, la Nouvelle-Calédonie représente un haut lieu de la biodiversité pour les reptiles. On y compte 71 espèces de lézards terrestres, dont plus de 85 p. 100 sont endémiques. Ces reptiles (geckos et scinques) ont la particularité unique de représenter en Nouvelle-Calédonie le milieu trophique supérieur, une situation qui ne se rencontre qu'aux îles Galapagos. La forêt sclérophylle est le biotope le plus transformé par la présence humaine et aussi le plus contaminé par la petite fourmi de feu. Alors que dans les zones encore indemnes Jourdan *et al.* (2001) ont capturé 38 reptiles, l'effectif est réduit à 13 dans les forêts contaminées. Ces reptiles étant insectivores, il est probable que leur rareté en zone infestée soit le résultat d'une compétition alimentaire avec les *Wasmannia*. Les fourmis peuvent également exercer une prédation directe sur les œufs et les jeunes lézards fraîchement éclos.

Les piqûres infligées par la fourmi électrique sont particulièrement désagréables et gênent considérablement l'activité agricole. Elles peuvent avoir des effets particulièrement graves sur les mammifères, même s'il s'agit de phénomènes ponctuels. Au Gabon et dans des îles du Pacifique, les vétérinaires ont signalé des cas de cécité affectant les chats et les chiens domestiques. Même des éléphants d'Afrique pourraient être rendus aveugles à la suite d'ulcération de la cornée due à la piqûre des ces minuscules fourmis (Wetterer et Porter, 2003).

4.3. Fourmis de feu

L'utilisation de pièges d'interception et d'appâts indique que la faune des invertébrés est profondément modifiée dans les secteurs contaminés (Porter et Savignano, 1990). Si l'on exclut les fourmis des comptages, la richesse en espèces d'arthropodes diminue de 30 p. 100 dans les zones infestées et le nombre des individus de 70 p. 100. Les isopodes sont fortement affectés ainsi que les acariens. Par contre, une espèce de grillon, des blattes aptères et un scarabée symbiotique des fourmis de feu sont en augmentation. En réalité, *S. invicta* attaque pratiquement tous les invertébrés pas assez agiles pour se sauver. Les formes larvaires constituent une part importante de son régime alimentaire. Cette prédation peut concerner de nombreux insectes-pestes des cultures comme la canne à sucre et le coton, si bien que la fourmi de feu se comporte alors en auxiliaire précieuse. Mais elle peut aussi s'en prendre à des insectes utilisés en lutte biologique, en réduisant par exemple les populations de trichogrammes lâchées à cet effet (Lofgren, 1986 ; Vinson, 1994).

L'impact des fourmis de feu sur les vertébrés a été souvent évoqué (Allen *et al.*, 1994, 2004 ; Holway *et al.*, 2002 a). On a rapporté de nombreux cas de prédation affectant des animaux en cage, non libres de leurs mouvements, comme des rats pris au piège. Leur nuisance s'exerce aussi en pleine nature. En leur présence, les alligators nouveau-nés du Mississippi sont délaissés par la femelle, faisant diminuer la population de ces reptiles (Reagan *et al.*, 2000). Les tortues d'eau douce *Pseudemys nelsoni* sont attaquées dès que la coquille de l'œuf s'ouvre, ou juste après l'éclosion, 70 p. 100 des jeunes étant ainsi éliminés (Allen *et al.*, 2001). Les fourmis établissent des tunnels débouchant dans le nid et « surveillent » les éclosions. Les tortues de mer *Caretta caretta* sont attaquées dans les mêmes conditions. Sur les côtes de la Géorgie, 15 p. 100 des jeunes ne gagnent pas la mer après l'éclosion du fait de la présence des fourmis (Moullis, 1997). Le déclin d'une espèce de vertébré peut être indirectement dû à la présence de la fourmi de feu. Au Texas, *Solenopsis invicta* fait disparaître les espèces de fourmis granivores du genre *Pogonomyrmex*. Comme on l'a vu en Californie avec la fourmi d'Argentine, les populations du lézard cornu, privées de leur nourriture, pâtissent de la présence de la fourmi de feu (Donaldson *et al.*, 1994). Les oiseaux souffrent aussi d'une manière directe ou indirecte de la prolifération de *S. invicta*. Les études les plus complètes concernent une caille locale, *Colinus virginianus* (Allen *et al.*, 2000). Il existe une nette corrélation entre la présence des fourmis de feu et une diminution du nombre de ces oiseaux. Les fourmis affectent la croissance des oisillons, en réduisant leur temps de sommeil et de nourrissage. La survie des poussins est aussi af-

fectée directement par les piqûres infligées par les ouvrières. Les petits mammifères ne sont pas épargnés. Les populations de la souris pygmée, *Baiomys taylori*, sont diminuées dans zones infestées par la fourmi de feu. Le comportement de fourrage des rongeurs est altéré : ils évitent de s'engager dans la branche d'un dispositif en Y qui a reçu un extrait de fourmi (Lechner et Ribble, 1996). Pour en finir avec cette fourmi, on doit aussi rappeler les gênes infligées à l'homme. La piqûre douloureuse de *S. invicta* a été longuement évoquée au chapitre 7.

4.4. Autres fourmis-pestes

Les études consacrées à d'autres fourmis envahissantes sont plus rares, mais elles indiquent aussi la réalité des dégâts occasionnés à divers taxons. Les recherches d'Hoffmann *et al.* (1999) en Australie montrent qu'en forêt tropicale humide, *Pheidole megacephala* réduit de 42 à 85 p. 100 la faune des arthropodes, fourmis exclues.

L'équilibre fragile des écosystèmes insulaires peut être mis en danger par l'irruption d'une fourmi envahissante. C'est ce qui se produit avec la fourmi folle jaune *Anoplolepis gracilipes* qui a envahi avec une densité de 70 millions d'individus à l'hectare, la minuscule île Christmas au milieu de l'océan Indien. Les crabes terrestres qui s'aventurent sur le territoire des super-colonies sont détruits par les jets d'acide formique. Or, ces crabes consomment la litière des forêts humides, permettant la survie d'autres animaux comme le fou d'Abbott. En détruisant en une quinzaine d'années le tiers des 45 millions de crabes terrestres, la fourmi folle met l'écosystème en danger. Il a fallu répandre des appâts empoisonnés par hélicoptère pour éliminer cette peste (Nowak, 2003). Cette même fourmi a été introduite en 1969 aux Seychelles. Elle perturbe la faune locale et cause une telle prolifération des cochenilles que les arbres porteurs du coccide dépérissent (Hill *et al.*, 2003).

5. Des fourmis-pestes

Aux actions largement négatives des fourmis envahissantes sur la faune des fourmis locales et des autres

taxons, il convient d'ajouter divers effets pervers sur la végétation. Les premiers résultent de la grande attirance des fourmis vagabondes pour le miellat des homoptères. Bien que les comparaisons directes manquent, le remplacement des fourmis locales par des fourmis envahissantes se traduit habituellement par une augmentation de la population des homoptères (Vega et Rust, 2001 ; Holway *et al.*, 2002 *a* ; Wetterer et Porter, 2003). Les relations de type mutualiste que la fourmi d'Argentine, la petite fourmi de feu ou la fourmi folle jaune, entretiennent avec les cochenilles ou les pucerons se traduisent par un affaiblissement des plantes, dont certaines sont cultivées. Les dégâts infligés aux végétaux peuvent être plus directs. *S. invicta* endommage fortement de nombreuses plantes cultivées en rongant les graines ou les racines (Shatters et Vander Meer, 2000). Il est rare que la présence d'une fourmi vagabonde s'avère partiellement bénéfique. On a déjà cité l'utilisation de *W. auropunctata* en lutte biologique, dans les cacaoyères du Cameroun. Rappelons aussi l'action des fourmis de feu dans les champs de canne à sucre ou de coton. Au Portugal la fourmi d'Argentine grimpe dans les pins pour y traire les pucerons. À cette occasion, elle peut compléter son régime alimentaire en chassant les chenilles processionnaires, ce dont l'arbre tire un bénéfice (Way *et al.*, 1999).

Il est évidemment difficile de chiffrer le coût généré par les nuisances des fourmis envahissantes qui se conduisent comme des pestes. Pour le seul État du Texas, on a estimé à 300 millions de dollars par an les pertes causées par les fourmis de feu en raison de leur action sur la vie sauvage, les récoltes et la santé humaine. Il faut ajouter à ces dommages le coût des traitements et contrôles, estimés à 200 millions de dollars par an. En extrapolant ces dépenses à l'ensemble des États-Unis, on parvient à un total supérieur à un milliard de dollars par an (Pimentel *et al.*, 2000). S'il semble trop tard pour envisager l'éradication des fourmis-pestes installées depuis des décennies dans diverses parties du monde, ces coûts élevés justifient toutefois la mise en place d'unités de contrôle dans les pays directement menacés par de nouvelles invasions.

16

Auto-organisation

1. Les structures collectives chez les insectes sociaux : complexité ou simplicité individuelle ?

Les termites africains habitant les savanes, comme les *Macrotermes*, sont certainement parmi les plus grands bâtisseurs du règne animal. Les nids en terre qu'ils construisent sont des chefs-d'œuvre d'architecture (Grassé, 1984). Il s'agit d'édifices aériens, évoquant de façon grossière une cathédrale avec ses clochetons et ses flèches, le tout pouvant atteindre plusieurs mètres de hauteur. Bordée d'une muraille externe de 40 à 50 cm d'épaisseur, la structure est composée d'un ensemble d'arches soutenues par des piliers. Le cœur du nid est occupé par la cellule royale ainsi que par une multitude de chambres dont l'architecture répond à des exigences précises permettant d'assurer le maintien d'un taux d'hygrométrie et de gaz carbonique constant. Les orifices qui unissent les chambres facilitent la défense du nid, car ils sont percés à la dimension des soldats qui peuvent, en situation de danger, bloquer les carrefours de communications. À l'instar des nids de termites, de nombreuses activités collectives réalisées par les insectes sociaux entraînent l'émergence de structures spatiales et/ou temporelles souvent complexes. C'est par exemple le cas de la construction des cellules à miel selon un plan précis chez l'abeille (Skarka *et al.*, 1990 ; Winston, 1993), ou de la sélection d'une source de nourriture en situation de choix chez les fourmis (Pasteels *et al.*, 1987 *a*) et chez les abeilles (Camazine et Sneyd, 1991). Quels sont les mécanismes à l'origine de telles structures complexes et cohérentes ? Deux interprétations radicalement différentes, quoique non mutuellement exclusives, peuvent être envisagées.

La première, classiquement adoptée en biologie, considère que les systèmes doués de comportements collectifs structurés doivent être composés d'un ensemble d'unités fonctionnellement spécialisées. Il existerait un codage explicite au niveau individuel pour la réalisation de telle ou telle tâche. Par conséquent, l'élaboration de structures complexes à l'échelle des sociétés d'insectes

ne serait possible que dans la mesure où les individus manifesterait eux-mêmes des comportements sophistiqués. Cette complexité individuelle reposerait sur la combinaison de deux caractéristiques biologiques principales. (1) L'existence d'une division du travail (ou polyéthisme) entre les individus d'une société, chacun étant spécialisé dans la réalisation de tâches particulières. Cette spécialisation peut éventuellement reposer sur des différences morphologiques (polymorphisme), sur des différences d'origine génétique, sur des différences d'âges ou encore sur les opportunités d'apprentissage antérieures. (2) L'utilisation de systèmes de communication adaptés, permettant de coordonner les activités des spécialistes. Un argument en faveur d'une telle interprétation de l'organisation sociale repose sur le concept d'*adaptation démographique* (Wilson, 1971 *a* ; Oster et Wilson, 1978), selon lequel à l'augmentation de l'effectif des sociétés correspondrait une spécialisation croissante du comportement des ouvrières. Chez les fourmis coupeuses de feuilles appartenant au genre *Atta*, il existe en effet une tendance très nette à une augmentation du polymorphisme et de la spécialisation des ouvrières à mesure que l'effectif des sociétés s'accroît (Wilson, 1983 *a*, 1985 *b*). Par exemple, chez *Atta rubropilosa*, les ouvrières de taille moyenne (*media*) s'engagent dans les arbres pour y découper les feuilles et les transporter, alors que les ouvrières les plus grandes (*major*) assurent la défense des colonies. Comment un tel schéma comportemental s'applique-t-il à la construction des nids-cathédrales de termites *Macrotermes* ? Comme les fourmis coupeuses de feuilles, ces termites présentent un fort polymorphisme : il existe une grande variabilité de la taille des individus, tant au sein de la caste des ouvriers que de la caste des soldats. Selon le concept de la « complexité individuelle », on s'attend alors à ce que les ouvriers de grande taille participent essentiellement au gros œuvre, c'est-à-dire à l'élaboration des piliers de soutènement, alors que ceux de petite taille contribuent au façonnage des arches et à leur renforcement. Des systèmes de communication chimique permettraient de coordonner les activités des individus et d'assurer la cohérence de l'édifice.

La seconde interprétation soutient que des structures collectives complexes et cohérentes peuvent émerger spontanément à partir d'un *grand nombre d'interactions* entre des individus dont le comportement n'est plus spécialisé mais, au contraire, obéit à des *lois* très simples. Ceci n'exclut pas que les individus et les comportements qu'ils manifestent puissent être complexes. La coordination des activités individuelles reposerait essentiellement sur des systèmes de communication à effets rétroactifs (*feedbacks*) positifs présentant un caractère amplifiant. Cette seconde approche ne fait donc plus appel à une quelconque forme de compétence individuelle pour justifier la complexité au plan collectif. Sa logique repose sur le concept d'*auto-organisation* : les effets amplifiants des rétroactions positives orienteraient les activités des individus et conduiraient à structurer les activités sociales (Deneubourg *et al.*, 1986 ; Pasteels *et al.*, 1987 *b*; Bonabeau *et al.*, 1997 ; Camazine *et al.*, 2001). Les tenants de l'auto-organisation ne sont pas radicaux dans leurs propos : ils ne nient évidemment pas l'apport du polyéthisme et de la spécialisation des individus dans l'organisation des sociétés ; simplement ils soutiennent que, dans bien des cas, les mécanismes de l'auto-organisation suffisent à expliquer l'élaboration de structures collectives, complexes et cohérentes (Bonabeau et Théraulaz, 1997 ; Bonabeau *et al.*, 1997). La construction des nids du termite *Macrotermes* illustre parfaitement l'articulation entre la simplicité des comportements individuels et la structuration collective par auto-organisation (Deneubourg, 1977). La construction du nid débute par la disposition *au hasard*, le long de pistes chimiques, de particules de terre longuement mâchonnées par les ouvriers et imprégnées de phéromones attractives issues, semble-t-il, des glandes mandibulaires (Grassé, 1959 ; Bruinsma et Leuthold, 1977). Ces dépôts répétés conduisent à l'accumulation aléatoire de petits amas de particules. Lorsque ces amas atteignent une densité suffisante, les phéromones attractives qu'ils dégagent stimulent les termites à les agrandir en premières ébauches de piliers. Plus la densité de particules en un endroit sera élevée, plus le pilier sera attractif pour les ouvriers. L'insecte ne dirige pas son travail, mais au contraire il est guidé par lui. Les ouvriers sont stimulés par les travaux mêmes qu'ils réalisent, plus précisément par l'état actuel du travail réalisé. À chaque moment, l'avancement de la construction du pilier détermine une réponse précise et adaptée. C'est à cette stimulation que Grassé (1959, 1984) a donné le nom de *stigmergie* signifiant littéralement « incitation par l'état du travail » : le plan de la construction s'actualise progressivement à travers les séquences des activités bâtisseuses réalisées par l'ensemble des individus de la colonie. Les ouvriers déposeront une nouvelle particule de terre avec d'autant plus de probabilité que l'état d'avancement de la cons-

truction sera plus avancé. Ce processus typiquement autocatalytique conduit à la sélection progressive de certains piliers aux dépens d'autres moins attractifs. Au sommet des plus attractifs seront ensuite façonnées les arches. Si la densité de termites est suffisante, le processus s'amplifie et conduit à l'élaboration d'un nid structuré de murs et de piliers surmontés d'arches, régulièrement disposés. Par contre, si la densité d'individus est trop faible, le processus ne peut s'amplifier et, malgré le comportement bâtisseur des termites, aucune structure cohérente n'apparaît (Deneubourg, 1977).

Un autre exemple de stigmergie est fourni par la construction du nid par les fourmis tisserandes (Sudd, 1963 ; Wilson, 1971 *a*). On sait que leurs ouvrières replient ou rapprochent des feuilles tandis que d'autres assurent le maintien de cette architecture en déplaçant des larves qui secrètent un fil de soie « cousant » les divers éléments du feuillage entre eux. Au début du processus, les ouvrières travaillent individuellement, essayant de replier la feuille en divers endroits. Dès que l'une parvient à ses fins (souvent l'extrémité de la feuille), les autres ouvrières abandonnent leur travail et sont attirées par celui en cours. Le nombre d'individus impliqués dans cette activité s'accroît rapidement par l'effet amplifiant de l'attraction.

Le concept d'auto-organisation n'est pas propre aux sciences biologiques. Il a initialement été développé dans le domaine de la physique et de la chimie afin de décrire l'émergence de structures collectives macroscopiques à partir d'interactions entre particules microscopiques (Nicolis et Prigogine, 1977 ; Babloyantz, 1986). Les travaux réalisés dans ces disciplines ont été les premiers à démontrer comment des interactions entre un grand nombre d'entités au comportement relativement simple peuvent conduire à la formation de patterns collectifs souvent sophistiqués, flexibles et robustes. Dans ce chapitre, nous illustrerons les apports considérables du concept d'auto-organisation dans notre compréhension actuelle des mécanismes responsables du fonctionnement des sociétés de fourmis. Nous montrerons comment des comportements individuels simples et aléatoires, associés à des interactions multiples entre les fourmis, peuvent être à l'origine de structures collectives complexes et cohérentes à l'échelle des sociétés.

2. Propriétés de l'auto-organisation

Définir précisément l'auto-organisation n'est pas chose aisée ; il existe en effet presque autant de définitions que de champs de la science. En ce qui concerne les insectes sociaux, l'auto-organisation peut être définie comme un mécanisme permettant l'élaboration de structures organisées à l'échelle collective à partir des

multiples interactions entre ses composantes individuelles (Camazine *et al.*, 2001). En d'autres termes, le grand nombre d'interactions entre les individus aboutit à un comportement nouveau et de nature collective puisqu'il implique l'ensemble de la société. La cohérence du comportement collectif ne dépend donc pas d'un agent central qui coordonne les activités des individus ; au contraire, chacun dispose d'une information locale, décentralisée et y répond selon une règle comportementale simple. L'auto-organisation correspond à une approche proximale, mécaniste, du fonctionnement des sociétés. Elle repose sur des mécanismes soumis au principe de la sélection naturelle, au même titre que n'importe quel autre trait phénotypique.

Quatre propriétés principales caractérisent les mécanismes d'auto-organisation dans les sociétés animales (Bonabeau *et al.*, 1997). Nous les illustrons ici dans le cadre du recrutement alimentaire par piste chimique, tel qu'il s'observe chez les fourmis (cf. chapitre 7). Ce type de recrutement est un processus collectif assuré par l'intermédiaire de marques chimiques déposées sur le sol par les ouvrières ayant atteint une source de nourriture et regagnant leur nid. Le marquage au sol est attractif et suffit à recruter des congénères qui, après s'être nourris à la source, renforceront la piste chimique lors de leur retour au nid, devenant de ce fait eux-mêmes des recruteurs. Or, plus la piste est chimiquement concentrée, plus elle attire de nouvelles ouvrières. Ce processus, typiquement autocatalytique, entraîne une exploitation structurée des sources de nourriture par un nombre croissant d'individus se déplaçant en colonne le long de la piste.

Primo, parmi les interactions impliquées entre les individus, certaines doivent être de nature autocatalytique et présenter des effets rétroactifs (feedback) *positifs* à caractère amplifiant. Dans le contexte du recrutement alimentaire, plus la piste chimique est marquée, plus elle attire des ouvrières. Ces dernières renforceront à leur tour la piste en y déposant de la phéromone, ce qui accroît encore son attractivité à l'égard d'autres ouvrières, et ainsi de suite. Secundo, pour stabiliser le système, certaines des interactions entre les individus doivent avoir des effets rétroactifs *négatifs* permettant de limiter le taux et/ou les effets des rétroactions positives. Dans le cas du recrutement alimentaire, le facteur limitant peut être la saturation de la piste en phéromone, l'évaporation de la phéromone de piste le nombre d'ouvrières dans la société, la satiété, l'encombrement à la source de nourriture ou encore son épuisement. Dans certains cas, les effets négatifs résultent d'une compétition entre plusieurs rétroactions positives qui s'inhibent l'une l'autre. Par exemple, ceci peut se produire en situation de compétition pour l'exploitation simultanée de plusieurs sources de nourriture. Dans ce

cas, aucune des découvertes ne sera exploitée de manière optimale. Si les rétroactions négatives sont de natures diverses chez les fourmis, à notre connaissance aucune ne présente un effet amplifiant (négatif), à l'exception peut-être de la disparition de la phéromone de piste par évaporation. Tertio, l'auto-organisation repose sur l'amplification de certaines fluctuations, c'est-à-dire l'accroissement des écarts à un état moyen qui caractérise le système biologique étudié. Les rétroactions négatives tendent à minimiser les fluctuations, alors que les rétroactions positives les amplifient. Ce n'est que si ces dernières l'emportent que l'état uniforme est déstabilisé. Ainsi, dans le cas du recrutement alimentaire, les individus se déplaçant le long d'une piste chimique peuvent quitter celle-ci (suite à des erreurs de navigation et/ou à des collisions avec des congénères) et découvrir de nouvelles sources de nourriture, éventuellement plus attrayantes que celle exploitée. Dans cette situation, la fluctuation peut être amplifiée par le jeu de la communication chimique et conduire à un nouvel état stable se traduisant par une modification du réseau de pistes due au déplacement de l'activité des ouvrières vers les nouvelles découvertes. Quarto, en règle générale, l'auto-organisation requiert l'existence de multiples interactions entre un grand nombre d'individus capables d'utiliser le résultat de leurs propres activités ainsi que celui de leurs congénères. Par exemple, des réseaux de pistes collectives conduisant à des sources de nourriture ne peuvent s'auto-organiser qu'à la condition qu'il y ait amplification de l'information. Or, les phéromones de pistes ont souvent une durée de vie relativement réduite compte tenu de leur évaporation et/ou de leur dégradation. Une densité suffisante d'individus est par conséquent nécessaire pour assurer l'amplification du signal chimique.

De nombreux exemples de structuration collective par auto-organisation ont été décrits chez les insectes sociaux (Pasteels et Deneubourg, 1987 ; Deneubourg et Goss, 1989 ; Camazine *et al.*, 2001 ; Théraluz *et al.*, 2003). Les travaux consacrés aux fourmis ont essentiellement porté sur deux aspects de l'organisation sociale : la sélection collective d'une unique solution en situation de choix et la réalisation de structures spatiales, sous la forme de constructions et d'agrégats.

2.1. Auto-organisation et choix collectifs

2.1.1. Sélection de l'itinéraire le plus court chez *Linepithema humile*

On a déjà évoqué dans le chapitre précédent le succès écologique remporté par l'espèce envahissante *Linepithema humile*. Rappelons que la fourmi d'Argentine a conquis en un peu plus d'un siècle toutes les régions du monde à climat méditerranéen. Ses populations sont caractérisées par une absence de compétition entre les

ouvrières appartenant aux multiples nids regroupés en super-colonies.

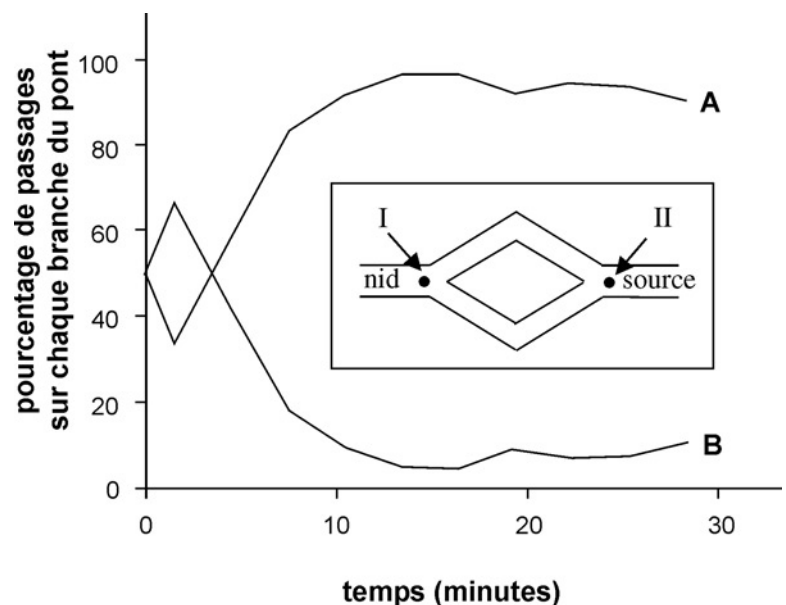
Le comportement envahissant de la fourmi d'Argentine est facilité par l'existence d'un recrutement massif et rapide d'ouvrières le long de pistes chimiques, lui permettant d'explorer de nouveaux territoires et de monopoliser rapidement de nouvelles sources alimentaires (Aron *et al.*, 1990 *a* et *b* ; Deneubourg *et al.*, 1990). La phéromone de piste est issue de la glande de Pavan logée ventralement dans l'abdomen en position médiane. Cette phéromone présente une double fonction d'attraction et d'orientation. Des enregistrements vidéo permettent de voir que les ouvrières appliquent de manière répétée la face ventrale de l'abdomen sur le substrat. C'est au cours de ce comportement de marquage, réalisé tant en quittant le nid qu'en le regagnant, que les fourmis délivrent sur le sol de minuscules gouttelettes de phéromone dont le composant actif principal est le (Z)-9-hexadécénal (Cavill *et al.*, 1980 ; Van Vorhis Key *et al.*, 1981 ; Van Vorhis Key et Baker, 1982 *b*, 1986 ; Aron *et al.*, 1989). Dans la lutte pour l'accès aux sources de nourriture, le premier arrivé est non seulement le premier servi, mais surtout il monopolise l'accès à la nourriture réduisant ses concurrents à la famine. En situation de compétition alimentaire, le choix du meilleur itinéraire entre les sources et le nid représente un avantage certain. Comme l'ont montré Goss *et al.* (1989), la fourmi d'Argentine excelle à ce jeu.

Un pont en carton se séparant en deux branches de longueurs égales, A et B, permet aux ouvrières d'accéder à une source de nourriture (*figure 16.1*). Le pont, en forme de losange, présente deux points de choix: l'un

du côté du nid (I), l'autre du côté de la source (II). Au début, les ouvrières explorent le pont en empruntant aléatoirement l'une ou l'autre branche du pont. Toutefois, très rapidement une des deux branches est sélectionnée et monopolise la majorité du trafic des ouvrières. L'explication de ce choix est relativement simple. Il suffit que, de manière fortuite, quelques individus empruntent majoritairement une des deux branches, disons A, soit à l'aller, soit au retour. Les fourmis déposant de la phéromone de piste au cours de leurs déplacements, la présence d'une plus grande quantité de phéromone sur la branche A stimulera les ouvrières parvenant aux deux points de choix à emprunter cette dernière. Ce processus collectif s'emballe et très rapidement la branche A, de plus en plus marquée, est sélectionnée aux dépens de l'itinéraire B. La répétition de l'expérience montre en effet que dans plus de 70 p. 100 des cas, plus de 80 p. 100 des ouvrières empruntent une seule branche du pont entre le nid et la source de nourriture.

Lorsque les branches du pont sont de longueurs inégales, les ouvrières empruntent presque toujours le chemin le plus court, une solution hautement adaptative en termes de coût énergétique (Goss *et al.*, 1989). Une fois encore, des ponts en carton se séparant en deux branches permettent aux fourmis de gagner une source de nourriture. Cependant, contrairement à l'expérience précédente, chaque pont est composé de deux branches de différentes longueurs : une longue et une courte (*figure 16.2 a, b, c*). La distance à parcourir entre les points de choix I et II est 1,5 fois supérieure si les individus empruntent la branche longue plutôt que la courte. Les premières ouvrières s'engageant sur le pont et parvenant au

Figure 16.1 ■ Sélection collective d'un chemin en situation de choix chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile*. Dynamique du nombre d'ouvrières empruntant les deux branches d'un pont en losange (insert) au cours du recrutement. Initialement, le flux d'ouvrières sur les deux branches du pont est symétrique. Rapidement, cette symétrie s'estompe et un seul itinéraire est sélectionné par les ouvrières. D'après Deneubourg J.L. *et al.*, 1990. *J. Insect Behav.*, 3 : 159–168. © 1990 et autorisation de Springer Science & Business Media.



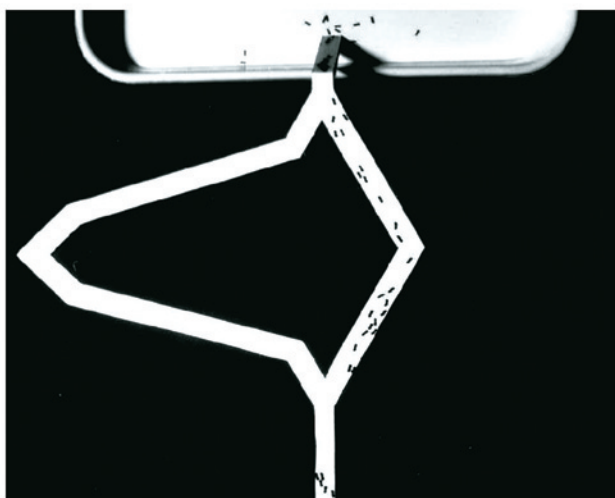
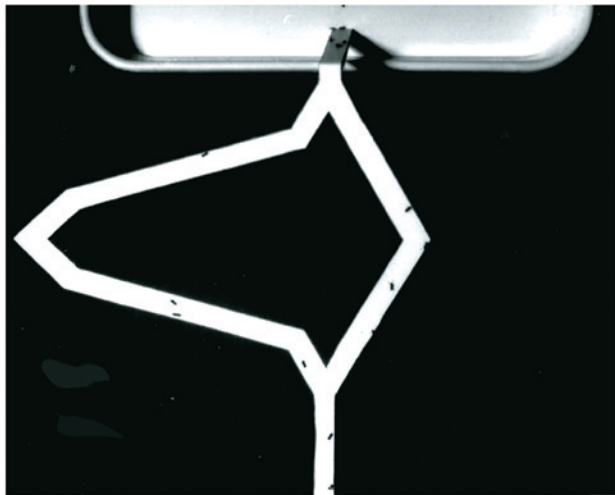
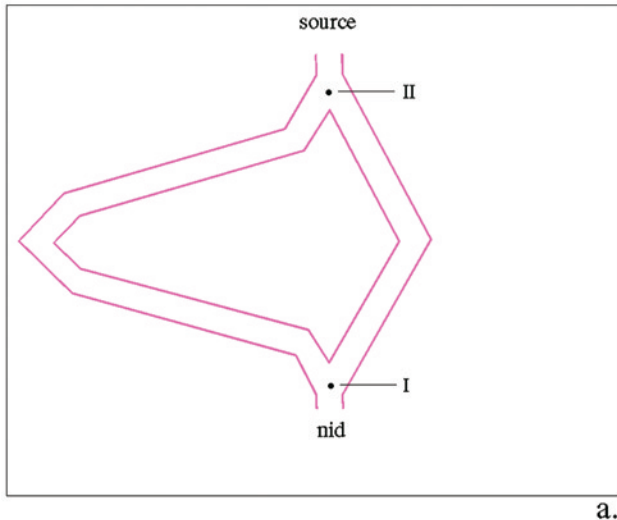


Figure 16.2 ■ Sélection collective du chemin le plus court chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile*. a. Schéma d'un module du pont ; b, c : respectivement quatre et huit minutes après la disposition du pont entre le nid et la source de nourriture.

point de choix I empruntent aléatoirement l'une ou l'autre branche en y déposant de la phéromone. Celles qui traversent par le chemin court atteignent plus rapidement le point de choix II. À ce niveau, la phéromone déposée au cours de leur déplacement influence immédiatement le choix des ouvrières qui reviennent vers le nid. Par comparaison, les marques chimiques déposées par les ouvrières qui ont emprunté la branche longue et atteignent le point de choix II n'influencent que quelques instants plus tard l'orientation des congénères regagnant leur nid. En d'autres termes, la légère différence de temps de parcours entre les deux itinéraires se traduit par une sensible inégalité de la concentration en phéromone de piste entre les deux branches du pont au point de choix II. C'est cette différence qui favorisera la sélection de la branche courte par les ouvrières se rendant au nid. Le même processus se produit ensuite au point de choix I : les individus regagnant leur nid par la branche courte arrivent plus rapidement au point de choix I que ceux ayant emprunté la branche longue. L'effet amplifiant du comportement de dépôt et de suivi de piste fera progressivement basculer le trafic d'ouvrières sur la branche la plus courte du pont. Il faut noter que la sélection du chemin le plus court n'est possible que dans la mesure où les ouvrières déposent des marques chimiques tant en se rendant vers la source de nourriture que lorsqu'elles en reviennent. Le dépôt de phéromone dans un seul sens de déplacement (par exemple, uniquement en rentrant de la source vers le nid) ne peut conduire, seul, à la sélection du chemin le plus court.

2.1.2. Sélection de l'itinéraire le plus court chez *Lasius niger*

Chez la fourmi des jardins *Lasius niger*, un mécanisme sensiblement différent permet aux ouvrières de sélectionner l'itinéraire le plus court entre le nid et la nourriture (Beckers *et al.*, 1992 *b*). Chez cette espèce, le dépôt de piste bi-directionnel existe, mais il contribue moins que la réalisation de demi-tours effectués par les ouvrières lorsqu'elles s'éloignent de l'axe nid – source. Les ouvrières de *L. niger* combinent l'orientation par pistes chimiques avec une orientation visuelle lors de leurs déplacements (Aron *et al.*, 1993). Lorsqu'elles atteignent le milieu de la branche longue, les fourmis semblent réaliser qu'elles se déplacent presque perpendiculairement à la direction requise, ce qui les pousse à faire demi-tour. En moyenne, la proportion de ces demi-tours est en effet jusqu'à quatre fois supérieure sur la branche longue que sur la courte. Cette différence dans la fréquence des demi-tours se répercute directement sur la concentration en phéromone de piste aux points de choix I et II et favorise la sélection de la branche courte.

2.1.3. Sélection d'une source de nourriture chez *Tetramorium caespitum*

Le recrutement massif d'ouvrières par l'intermédiaire de pistes chimiques constitue une puissante stratégie permettant de concentrer rapidement un grand nombre d'individus à un endroit déterminé, par exemple une source de nourriture. Cependant, le comportement des ouvrières recrutées n'est pas totalement déterministe : une certaine proportion d'entre elles circulant sur les pistes quittent celles-ci — fortuitement ou non — avant d'avoir atteint leur objectif. Le taux d'erreurs varie d'une espèce à l'autre et, pour une espèce déterminée, il se modifie au cours du recrutement (Verhaeghe *et al.*, 1980 ; Pasteels *et al.*, 1986). En effet, au fur et à mesure que le recrutement se réalise, la concentration en phéromone de piste entre le nid et la source de nourriture s'accroît et le taux d'erreurs dans le suivi de piste diminue. En outre, il a été démontré que les ouvrières de plusieurs espèces de fourmis sont capables d'ajuster leur comportement de marquage de piste en fonction de la qualité des sources découvertes. Plus la source est riche, plus la quantité de phéromone de piste déposée sera élevée, ce qui se traduit par un recrutement plus intense (Hangartner, 1969 *a* ; Verhaeghe, 1982 ; Crawford et Rissing, 1983).

Les erreurs de navigation le long de la piste sont créatrices de nouvelles découvertes, pour peu que les opportunités existent. Cette fonctionnalité, issue d'une certaine inefficacité dans le recrutement, a été démontrée chez quelques espèces dont la fourmi des trottoirs *Tetramorium caespitum* (Deneubourg *et al.*, 1986 ; Pasteels *et al.*, 1987 *a*). Cette espèce pratique un recrutement de type groupe/masse. Lorsqu'une ouvrière fait une nouvelle découverte, elle gagne son nid en déposant une piste chimique sur le sol. Arrivée au nid, elle recrute un petit groupe d'ouvrières qu'elle conduit directement vers le butin. La cohésion du groupe est assurée par l'émission de phéromones attractives d'origine abdominale. Ce type de recrutement est très efficace, puisque les individus recrutés sont guidés précisément jusqu'à la source. À mesure que la concentration en phéromone de piste s'accroît, le recrutement de groupe se transforme en un recrutement de masse classique et la piste seule suffit à recruter et à orienter les ouvrières inactives dans le nid. Des sociétés de *T. caespitum* ont accès à une source de nourriture constituée de sucrose à une concentration de 0,1M. La découverte de cette solution déclenche un recrutement de groupe/masse d'ouvrières. Lorsque l'exploitation de la source est bien entamée, une seconde source plus riche (sucrose 1M) est introduite sur l'aire de fourrage. Cette source est découverte par quelques ouvrières perdues, ayant quitté la piste conduisant à la première source de nourriture et errant sur l'aire. La découverte

de la seconde source déclenche un nouveau recrutement. L'observation montre que le nombre d'ouvrières alors recrutées (c'est-à-dire dans le groupe) est plus élevé lorsque la source de nourriture est plus concentrée (Beckers *et al.*, 1990). De plus, comme les ouvrières ajustent la quantité de phéromone de piste déposée en fonction de la qualité de la nourriture, la découverte de la seconde source entraîne un recrutement de masse dont la piste chimique devient rapidement plus concentrée, donc plus attractive et efficace que celle conduisant à la première source. On assiste alors à un accroissement rapide du nombre de fourmis à la source 1M et, simultanément, à une chute de la population autour de la source 0,1M (figure 16.3). La compétition entre les deux pistes de recrutement tourne donc à l'avantage de celle qui conduit à la source la plus énergétique. Comme le soulignent Deneubourg *et al.* (1983), l'erreur due au comportement aléatoire des individus alimente « l'imagination des sociétés ».

Des analyses complémentaires indiquent que la proportion d'ouvrières qui s'alimentent à la source pauvre dépend de la différence de concentration en sucrose entre

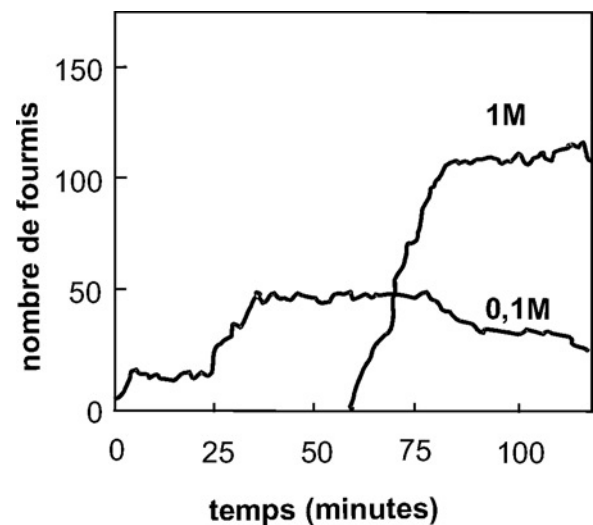


Figure 16.3 ■ Sélection collective de la source de nourriture la plus énergétique chez *Tetramorium caespitum*. Nombre d'ouvrières exploitant deux sources sucrées de concentration différente (0,1M et 1M), disposées successivement sur l'aire de récolte. La source pauvre (0,1M) est disponible 60 minutes avant la source riche (1M). Le déplacement de l'activité de récolte de la source pauvre vers la source riche est un processus auto-organisé reposant sur les simples comportements de dépôt et de suivi de piste manifestés par les ouvrières. D'après Pasteels J. *et al.*, 1987 *a*. In *From Individual to Collective Behavior in Social Insects* (J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg, Eds), pp. 155–175. © 1987 et autorisation de Birkhäuser Verlag, Basel.

les deux sources : plus importante est cette différence, plus faible est la proportion d'ouvrières à la source pauvre. Bien qu'une telle flexibilité dans le recrutement soit remarquable, elle n'est pas totalement surprenante dans la mesure où la sélection naturelle a dû favoriser les stratégies permettant aux sociétés d'orienter leurs activités de forragement vers les sources les plus énergétiques.

Plus étonnant, par contre, est le comportement d'exploitation asymétrique de la nourriture lorsque deux sources de concentrations identiques (1M) et équidistantes du nid sont mises *simultanément* à la disposition des ouvrières (Pasteels *et al.*, 1987 *a*). Initialement, les deux sources sont exploitées également, le recrutement procédant à la même vitesse vers chacune (*figure 16.4*). Cette symétrie d'exploitation disparaît toutefois rapidement et une source devient largement plus exploitée que l'autre. Le passage abrupt d'une exploitation symétrique à une exploitation asymétrique des sources de nourriture par les fourmis est un exemple classique de *phénomène de bifurcation*. Les phénomènes de bifurcation, courants en physique et en chimie, sont une propriété des systèmes auto-organisés. Dans le cas présent, la bifurcation s'explique en tenant compte de l'effet « boule de neige » du recrutement par piste chimique et de l'aspect stochastique du comportement de suivi de piste. Malgré un recrutement d'égale intensité vers les deux sources, un plus grand nombre d'ouvrières peut — à un moment donné et par hasard — emprunter une des deux pistes. Compte tenu du simple comportement de dépôt et de suivi de piste, cette légère fluctuation sera amplifiée et une piste deviendra progressivement plus concentrée, et donc plus empruntée, que l'autre. L'aspect aléatoire de ce phénomène est important : il est en effet totalement impossible de prédire quelle sera la source sélectionnée. La sélection d'une source de nourriture parmi d'autres est donc un processus collectif auto-organisé. Les individus ne décident pas quelle est la meilleure source à exploiter après avoir visité chacune d'elles.

La situation est comparable lors de la sélection d'un nouveau nid (Jeanson *et al.*, 2004). Les ouvrières de *Messor barbarus* pratiquent le recrutement de masse. Quand on leur permet de choisir comme nid des tubes présentant des qualités physiques différentes (degrés d'humidité ou d'obscurité), les individus scouts ne visitent pas les différents tubes. Mais la piste qu'ils laissent en revenant vers leurs congénères est plus marquée quand le tube visité peut former un nid convenable : un tube obscurci suscite un comportement de marquage plus vigoureux qu'un tube transparent. Cela suffit à déclencher un processus autocatalytique qui fait se regrouper les fourmis dans le tube le plus favorable à la

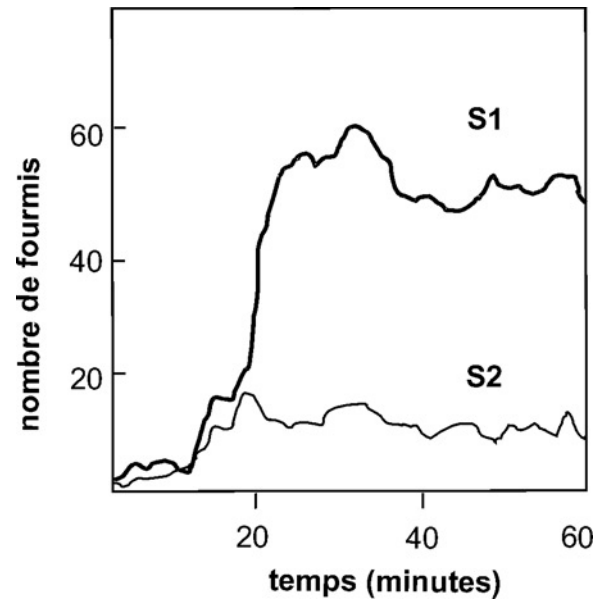


Figure 16.4 ■ Sélection collective d'une source de nourriture en situation de choix chez *Tetramorium caespitum*. Nombre d'ouvrières exploitant deux sources sucrées de qualité identique (1M), disposées simultanément sur l'aire de récolte. La concentration de l'activité des ouvrières sur une seule source est une décision collective auto-organisée. D'après Pasteels J.M. *et al.*, 1987 *a*. In *From Individual to Collective Behavior in Social Insects* (J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg, Eds), pp. 155–175. © 1987 et autorisation de Birkhäuser Verlag, Basel.

nidification. Le phénomène de bifurcation signalé plus haut chez les *Tetramorium* exploitant deux sources alimentaires se retrouve chez les *Messor* à la recherche d'un nid. Si on leur offre deux tubes d'égale valeur, très vite les fourmis se dirigent vers l'un des deux : une petite variation dans le taux de recrutement, due par exemple à une légère différence dans le temps de retour de la première exploratrice, suffit à faire basculer le recrutement vers l'un des deux nids.

2.1.4. Formation des colonnes de chasse chez les fourmis nomades *Eciton*

«*The driver and legionary ants are the Huns and Tartars of the insect world* » (Wheeler, 1910 *a*). Par leur comportement extrêmement vorace, les fourmis nomades appartenant à la sous-famille des Dorylinae sont les plus remarquables et les plus redoutées des fourmis prédatrices. Elles occupent essentiellement les forêts tropicales humides, où elles sont représentées en Afrique par les fourmis « magnans » appartenant au genre *Dorylus* et en Amérique du Sud par les genres *Neivamyrmex* et *Eciton*. Les dorylines prédatrices ne constituent pas réellement de nid. Elles pratiquent le nomadisme et changent

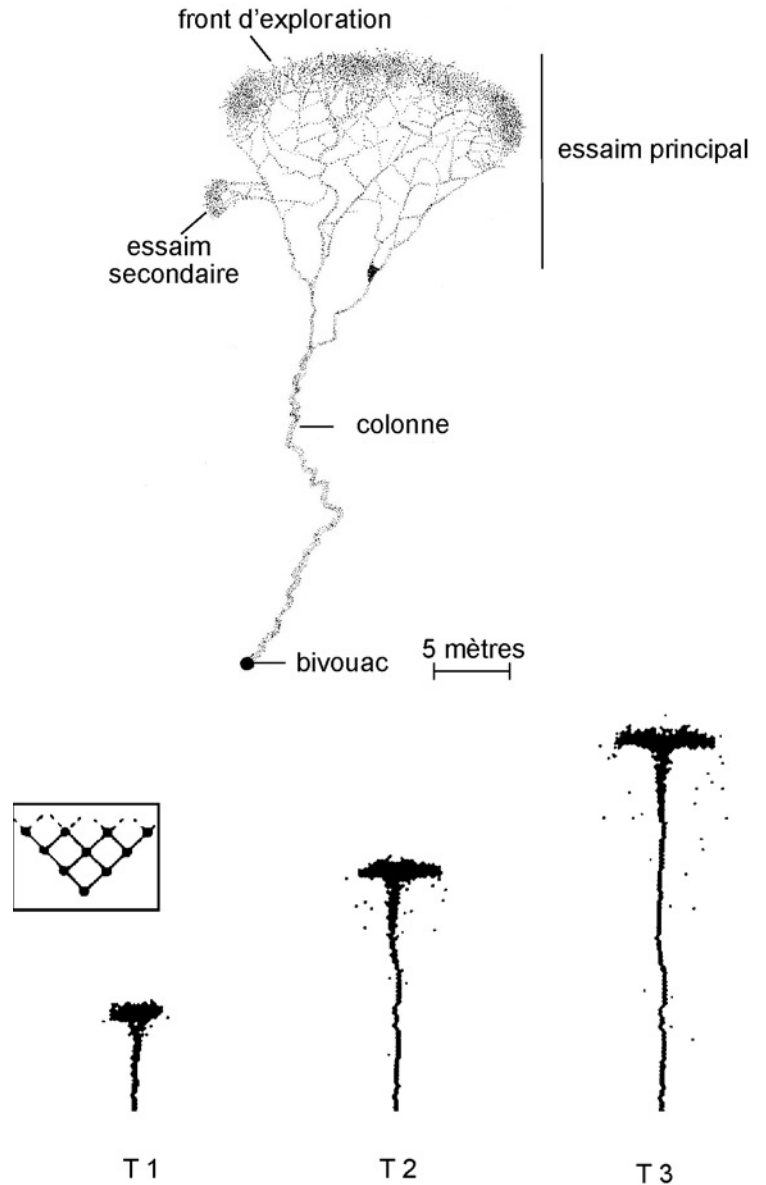
régulièrement de « bivouac » au départ duquel elles lancent presque quotidiennement des raids de chasse dévastateurs (cf. chapitre 6). Les sociétés d'*Eciton burchelli* constituent un modèle du genre. Elles présentent un effectif considérable pouvant atteindre jusqu'à 750 000 ouvrières (Franks, 1985). Les raids de chasse sont remarquablement structurés. Ils sont menés par des colonnes composées de plusieurs milliers d'individus, qui s'éclatent à leur extrémité distale en un éventail (ou essaim) grouillant d'ouvrières ratissant la forêt sur plusieurs dizaines de mètres carrés (figure 16.5). Les arthropodes, surtout les fourmis, mais aussi les sauterelles, les grillons, les scarabées, les carabes, les araignées, les guêpes et les scorpions sont leurs victimes privilégiées. Même les vertébrés ne sont pas épargnés : serpents et oisillons au nid sont dévorés en quelques heures (Rettenmeyer, 1963 ; Schneirla, 1971). Chez *E. burchelli*, les colonnes de chasse restent toujours en contact avec le bivouac grâce au va-et-vient continu des ouvrières entre celui-ci et le front d'exploration. Une division du travail associée aux différentes castes d'ouvrières peut être distinguée : le rôle des ouvrières de petite taille et celui des *sub-major* a été évoqué au chapitre 6. Les ouvrières *major*, munies de fortes mandibules, circulent aux abords de la colonne et assurent sa protection. L'avidité des *Eciton* est telle, que les populations visées sont rapidement décimées et que les sociétés sont amenées à déménager régulièrement afin de trouver de nouvelles aires de chasse.

La question la plus intrigante posée par de tels raids est de savoir comment les comportements individuels conduisent à la réalisation d'une structure en colonne se terminant par un essaim, organisée dans l'espace et dans le temps, et regroupant des dizaines de milliers d'individus. Le premier point important est de remarquer que les colonnes de chasse ne présentent pas de guide particulier ; chaque ouvrière partant du bivouac se retrouvera dans l'essaim puis, chargée du butin, reviendra vers le bivouac. De plus, les ouvrières sont pratiquement aveugles, ce qui limite leurs capacités d'orientation visuelle au cours des déplacements. L'observation détaillée du comportement des individus indique que les ouvrières atteignant le front d'exploration progressent de quelques centimètres en territoire inconnu en déposant des phéromones de piste originaires de l'intestin postérieur et probablement des glandes pygidiales (Hölldobler et Engel, 1978). Elles font ensuite rapidement demi-tour pour retourner vers le centre de la colonne et sont immédiatement remplacées par d'autres individus qui assureront à leur tour la progression du raid. Les ouvrières de l'essaim rencontrant des proies déposent une plus grande quantité de phéromone de piste, ce qui a pour effet de recruter des congénères en masse vers la nouvelle découverte (Chadab et Rettenmeyer, 1975).

Le modèle proposé par Deneubourg *et al.* (1989) montre que les caractéristiques d'un raid de fourmis *Eciton* peuvent être générées seulement par les innombrables interactions entre ouvrières, chacune motivée par le dépôt et le suivi de phéromone de piste. L'espace dans lequel les fourmis se déplacent est matérialisé par un maillage de pistes convergeant vers le bivouac (figure 16.5, insert). Ce maillage représente une série de choix binaires que doit exécuter chaque fourmi parvenant à un nœud. Les paramètres pris en compte dans le modèle mathématique sont en concordance avec les observations de terrain : équivalence comportementale des ouvrières d'un raid, nombre de fourmis quittant le bivouac, quantité de phéromone déposée par unité de temps, relation entre la quantité de phéromone déposée et la saturation en phéromone de la piste, sélection de la piste la plus chargée en phéromone, nombre de nœuds possédant des proies ... Une simulation de Monte-Carlo intégrant toutes ces données avec la présence de proies à 50 p. 100 des nœuds conduit à la figure 16.5.

Au plan individuel, Deneubourg *et al.* (1989) proposent le schéma suivant : chaque fourmi arrivant à un nœud non marqué chimiquement choisit au hasard la piste de droite ou de gauche qu'elle marquera lors de son passage. La fourmi suivante arrivant à ce même nœud est dès lors influencée dans son choix. La probabilité de choisir la branche droite ou gauche dépendra de leur concentration relative en phéromone : plus la différence de concentration en phéromone entre les deux branches sera élevée, plus la probabilité qu'aura la fourmi de prendre la branche la plus concentrée s'accroît (pour autant que les concentrations absolues soient perçues par les ouvrières). Ce processus autocatalytique, semblable à celui décrit lors du comportement de la fourmi d'Argentine face à un pont à deux branches, conduit rapidement à la sélection de l'une d'entre elles. Répété à chaque nœud du maillage, ce comportement est à la base de l'édification du système de piste à partir de l'essaim. La simplicité des règles comportementales adoptées par les ouvrières peut conduire à l'établissement de structures spatiales différentes selon l'hétérogénéité du milieu. Ainsi, la géométrie des raids varie avec la distribution spatiale des items alimentaires. Dans la majorité des cas étudiés, la géométrie des raids alimentaires qui émergent dans les simulations informatiques est en effet remarquablement similaire à celle observée chez différentes espèces d'*Eciton* vivant dans des milieux au sein desquels les items alimentaires sont distribués différemment (Franks *et al.*, 1991). Remarquons que la simulation postule un comportement identique de toutes les fourmis arrivant à un point de choix. Cette rigidité est peut-être exagérée dans la réalité, compte tenu de la flexibilité des comportements indivi-

Figure 16.5 ■ *Colonne de chasse de la fourmi légionnaire *Eciton burchelli**. La figure du haut représente schématiquement l'éclatement d'une colonne de chasse à son extrémité distale. Ce sont les ouvrières de l'essaim frontal qui capturent les proies. Une simulation de Monte-Carlo est réalisée dans un espace à deux dimensions comme représenté dans l'insert de la figure du bas. En intégrant divers paramètres à chaque nœud du maillage (nombre de fourmis, quantité de phéromone déposée ...), on obtient une représentation progressive de la forme de l'essaim semblable à la réalité. D'après Burton J.L. et Franks N.R., 1985. *Ecol. Entomol.*, **10** : 131–141 et Deneubourg J.L. et al., 1989. *J. Insect Behav.*, **2** : 719–725. © 1989 et autorisation de Springer Science & Business Media.



duels et du polyéthisme associé au polymorphisme connu chez cette espèce. Mais le modèle proposé a le mérite de la simplicité et de la parcimonie : il n'est nullement nécessaire de faire appel à des comportements individuels sophistiqués pour expliquer la cohérence des colonnes de chasse.

2.1.5. Rotation des colonnes de récolte chez *Messor pergandei*

Un paramètre déterminant la géométrie des pistes chez les fourmis est la distribution de la nourriture. Chez les espèces appartenant aux genres *Formica* ou *Lasius*, qui exploitent des colonies de puçerons, les pistes sont longues et conduisent directement les ouvrières vers des sources alimentaires abondantes et stables dans l'espace et dans le temps (des arbres). Il en résulte une

économie considérable du temps consacré à la recherche et au trajet. À l'inverse, les observations de Bernstein (1975) et Rissing et Wheeler (1976) relatives à l'espèce moissonneuse nord-américaine *Messor (Veromessor) pergandei* révèlent un spectaculaire changement de direction des pistes en fonction de l'abondance des graines. Chez cette fourmi, la récolte de graines procède par l'intermédiaire d'une piste principale, conduisant les ouvrières dans une zone déterminée de l'aire de récolte, et d'un réseau de pistes secondaires. La direction de la piste principale effectue une rotation autour de l'entrée du nid à la manière des aiguilles d'une horloge, si bien qu'en une douzaine de séquences l'ensemble du territoire est balayé et totalement exploité. La rotation complète demande de quelques jours à plusieurs semaines selon la densité des graines.

Chaque nid respecte un sens de rotation (lévogyre ou dextrogyre) pendant plusieurs semaines successives. Les changements de sens et la vitesse de rotation de la piste principale dépendent des conditions de dispersion et de l'abondance de la nourriture. Goss et Deneubourg (1989) ont analysé à l'aide d'un modèle mathématique et d'une simulation informatique le mécanisme qui permet de rendre compte de ce comportement. Les pourvoyeuses qui fréquentent un secteur particulier y déposent de la phéromone, ce qui attire d'autres ouvrières. Quand les graines du secteur ont été récoltées, les ouvrières se détournent vers les deux secteurs adjacents. Il apparaît alors une compétition entre les deux secteurs et, par un mécanisme similaire à celui impliqué dans la sélection d'une source ou d'une des deux branches d'un pont, seule une piste subsistera conduisant les ouvrières vers un secteur déterminé. Lorsque ce secteur sera à son tour épuisé, un des deux secteurs adjacents est encore pauvre suite à son exploitation antérieure alors que l'autre est riche en graines. Le recrutement se détourne alors vers ce secteur. La répétition de ce processus à chaque fois qu'un secteur est exploité se traduit par une rotation perpétuelle de la piste principale. Plus la richesse alimentaire d'un secteur est élevée, plus la rotation est lente. Comme on le voit, ce modèle est d'une grande simplicité et ne fait appel à aucun comportement sophistiqué des individus : il n'y a ni mémoire spatiale, ni mécanisme complexe de coordination des activités individuelles, ni modulation du comportement des ouvrières en fonction de la densité en graines. Les simulations basées sur le modèle proposé par Goss et Deneubourg (1989) correspondent pourtant parfaitement aux observations de Rissing et Wheeler (1976).

2.1.6. Nombre d'individus, amplification de la communication et auto-organisation

Comme nous l'avons évoqué précédemment, l'auto-organisation par l'intermédiaire de systèmes de communication autocatalytiques n'est possible que si un grand nombre d'individus sont impliqués dans la réalisation d'une activité identique et présentent des systèmes de communication assez puissants pour posséder des propriétés amplifiantes. Chez les fourmis, en effet, le recrutement de masse par pistes chimiques se rencontre essentiellement chez les espèces dont les sociétés présentent un fort effectif (Beckers *et al.*, 1989). L'influence du nombre d'individus sur l'amplification de la communication a clairement été mise en évidence chez au moins deux espèces de fourmis, *Pheidole pallidula* (Detrain *et al.*, 1991) et la fourmi du pharaon *Monomorium pharaonis* (Beekman *et al.*, 2001 ; Sumpter et Beekman, 2003). Cette dernière espèce constitue des super-colonies de plusieurs milliers d'individus. Quand on expérimente avec des sociétés dont l'effectif est in-

férieur à 600 individus, il est impossible de déclencher un recrutement de masse vers une source sucrée. La piste de recrutement ne se met en place que pour des effectifs supérieurs. Les auteurs expliquent cet échec par le fait que la phéromone de piste, très volatile chez cette espèce, s'évapore avant le passage d'une autre ouvrière. Il existe donc un nombre critique d'individus recrutés en dessous duquel la récolte procède de façon désorganisée et au-dessus duquel une piste organisée se met en place. L'accroissement du nombre d'individus, et par conséquent du nombre d'interactions entre ces derniers, permet de stabiliser le système (Beekman *et al.*, 2001).

Outre le nombre d'individus impliqués dans la réalisation d'une activité, des facteurs abiotiques peuvent également influencer l'amplification de la communication chez les fourmis. Ces facteurs ne se résument pas à des facteurs climatiques. Par exemple, la nature du substrat sur lequel se déplacent les fourmis a un rôle sur la durée de vie des phéromones de piste. On a déjà évoqué au chapitre 7 que les phéromones de piste déposées par les ouvrières de *Monomorium pharaonis* lors du recrutement ont une durée de demi-vie trois fois supérieure sur un substrat en plastique qu'en papier (Jeanson *et al.*, 2003). C'est vraisemblablement la raison pour laquelle les ouvrières de *Lasius niger* effectuent un choix quand elles sont placées devant un pont à deux branches dont l'une est recouverte d'un papier léger et l'autre d'un papier à grammage plus fort. Après un temps d'exploration, les ouvrières sélectionnent le plus souvent la branche couverte du papier léger. Pourtant, la vitesse de déplacement des fourmis, la fréquence des demi-tours et le nombre de traces déposées pendant la période exploratoire sont identiques sur les deux substrats (Detrain *et al.*, 2001). L'hétérogénéité physique de l'environnement influence également l'amplification de la communication. De nombreuses espèces animales manifestent une forte tendance à suivre les coins ou les bords de murs. Ce comportement repose sur des stimulations mécaniques (tigmotactisme) et/ou visuelles. Des expériences réalisées chez *Lasius niger* montrent qu'en situation de choix, les ouvrières longent préférentiellement les parcours munis d'une paroi verticale. Cette préférence individuelle est accentuée par la communication chimique et conduit à l'élaboration d'un choix collectif pour se déplacer entre deux points (Dussutour *et al.*, 2005).

D'autres facteurs associés à l'environnement ont été peu étudiés. C'est le cas de la distance qui sépare la fourmière de la source de nourriture. Chez *Solenopsis geminata*, *Pogonomyrmex occidentalis* (Taylor, 1977) ou encore *Lasius niger* (Devigne et Detrain, 1999), les ouvrières recrutent plus de congénères vers les sources proches du nid. De même, chez *Paraponera clavata*

plus la source alimentaire est lointaine et moins d'ouvrières sont recrutées (Fewell *et al.*, 1992). Au total, les décisions collectives de fourrager ou d'y renoncer émergent des nombreuses interactions des fourmis entre elles, ainsi qu'avec le milieu. Detrain *et al.* (1999) ont modélisé certaines de ces décisions à l'aide d'algorithmes simples. Ces auteurs montrent comment les choix s'opèrent entre deux sources d'égale valeur alimentaire mais différant par la distance ou par des risques associés. De la même manière, le poids d'une proie et la possibilité qu'une ouvrière puisse la transporter seule ou non amènera les fourmis à prendre une décision individuelle ou collective par le seul biais de la quantité de phéromone de piste mise en jeu. Là encore, le respect d'un algorithme rend compte du résultat (Detrain et Deneubourg, 1997).

2.2. Auto-organisation et structures spatiales

2.2.1. Formation des cimetières chez *Messor sanctus*

Le phénomène de l'auto-organisation avec ses effets « boule-de-neige » semble pouvoir expliquer de façon simple de plus en plus de comportements dont la complexité laissait les chercheurs perplexes. C'est le cas des cimetières des fourmis. Ces amas de cadavres, situés dans des chambres de la fourmilière ou aux abords du nid, ont excité depuis longtemps la curiosité des naturalistes. Plin l'Ancien et Plutarque y voyaient une mise en scène comparable à une activité humaine. Ils décrivent le transport cérémonieux du cadavre dans un petit cercueil adapté à la taille du défunt. C'est Wilson qui, dans un travail de jeunesse, montre que ce transport n'est que la réponse de l'animal à un signal chimique (Wilson *et al.*, 1958). Le composé responsable est l'acide oléique. Sa formation résulte de l'hydrolyse enzymatique *post mortem* des triglycérides présents dans l'hémolymphe des fourmis (Akino et Yamaoka, 1996). De petits morceaux de papier-filtre imbibés de 1 mL de ce produit sont traités comme des cadavres et transportés vers le dépotoir. Mais une observation plus attentive montre que chez les fourmis moissonneuses, les cadavres sont disposés en petits agrégats dont la constitution obéit à des lois biochimiques du type « activation locale et inhibition à longue portée » (Gierer et Meinhardt, 1972). L'idée générale de ce modèle biochimique est qu'à l'accroissement de la concentration locale d'une substance stimulant un comportement (par exemple, le dépôt d'un cadavre) correspond une inhibition de l'expression de ce même comportement à une certaine distance de la source. L'expérience réalisée est la suivante. Théraulaz *et al.* (2002) ont distribué de manière homogène des cadavres de *Messor sanctus* tout autour d'une arène. Ils observent que les ouvrières s'en emparent et les regroupent en petits tas. Au fil du

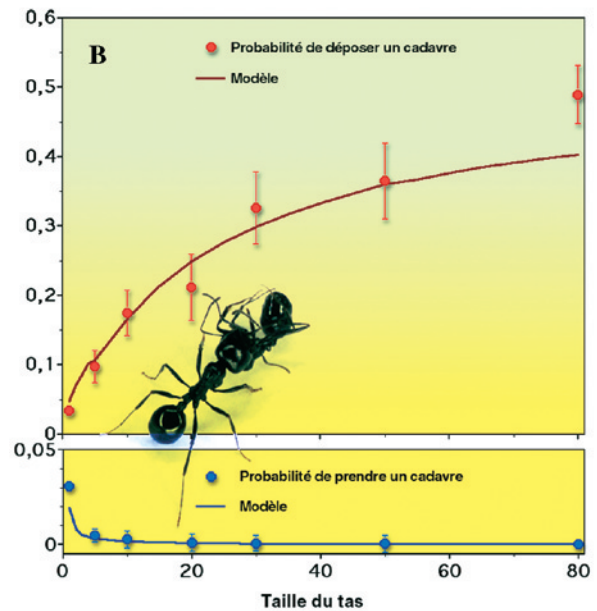
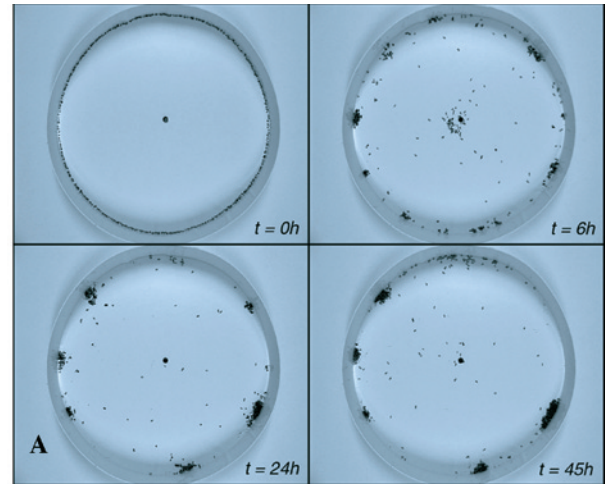


Figure 16.6 ■ Dynamique de la formation spatiale des cimetières chez les fourmis. (A) Structure spatiale résultant de l'agrégation des cadavres chez la fourmi *Messor sanctus* observée dans une arène de 50 cm de diamètre avec 400 cadavres. (B) Comportements individuels de prise et de dépôt de cadavres en fonction de la taille du tas, de cadavres rencontré. La probabilité de déposer un cadavre augmente en fonction de la taille du tas, alors que la probabilité de prise diminue. Ces mécanismes conduisent à une autocatalyse du dépôt. D'après Théraulaz G. *et al.*, 2002. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99** : 6075–6079. © 2002 et autorisation de National Academy of Sciences, U.S.A.

temps, certains tas disparaissent alors que d'autres augmentent de taille (figure 16.6). L'analyse fine du comportement des ouvrières révèle qu'une fourmi s'emparera d'un cadavre sur un agrégat avec une fré-

quence d'autant plus forte que l'agrégat est petit. À l'inverse, elle le posera sur un autre tas avec une fréquence d'autant plus forte que le tas est gros. Ces deux phénomènes autocatalytiques correspondent à l'aspect « activation locale » du modèle de Gierer et Meinhardt : les ouvrières doivent entrer en contact avec les cadavres pour stimuler le comportement de transport et de dépôt de ceux-ci. Ce mécanisme conduit à l'amplification locale du nombre de cadavres. L'aspect « inhibition à longue portée » du modèle résulte de la « compétition » entre les différents tas qui est due au nombre limité de cadavres. La croissance d'un tas (et par conséquent de la concentration locale en phéromones) induit (ou inhibe) en effet la croissance des tas voisins ce qui, toute proportion gardée, se produit à longue portée. L'ensemble du processus explique la disparition des petits amoncellements de cadavres au profit de quelques agrégats plus conséquents. On est loin des visions simplistes, quoique plus poétiques, de Pline l'Ancien !

2.2.2. Comportement d'agrégation chez *Lasius niger*

Chez les insectes sociaux, un grand nombre d'activités reposent sur des phénomènes d'agrégation. Le comportement défensif (Millor *et al.*, 1999) ou la formation d'essaims (Visscher et Camazine, 1999 ; Visscher, 2003) manifestés par les abeilles constituent des exemples classiques. La formation d'agrégats est également fréquente chez les fourmis. Ainsi, la tendance qu'ont les ouvrières à regrouper les œufs, les larves et les nymphes en amas séparés est commune chez plusieurs espèces. Ce phénomène est plus facile à observer chez les espèces à faible effectif où le couvain occupe une chambre unique, comme chez *Leptothorax* (Franks et Sendova-Franks, 1992). Les larves sont disposées concentriquement selon un ordre déterminé. Au centre se trouvent les œufs et les larves de petite taille. Les larves de taille moyenne sont placées sur un cercle plus éloigné. Les plus grandes et les plus âgées sont à la périphérie. Cette disposition facilite sans doute le repérage des stades larvaires et contribue au partage des rôles concernant leur alimentation (Sendova-Franks et Franks, 1995). Les larves les plus exigeantes en nourriture – les plus grandes – sont à la périphérie. Leur emplacement permet de les nourrir en priorité. Ce positionnement des larves constitue un des principaux exemples d'intelligence collective chez les fourmis. Le poids des larves joue un rôle important. On a pu montrer lors d'un déménagement provoqué, que les larves les plus légères – les plus petites – sont portées sur une distance plus longue que les larves plus lourdes. Il est logique qu'elles se trouvent plus loin de l'entrée du nid, donc plus au centre (Sendova-Franks *et al.*, 2004).

L'agrégation agit aussi comme régulateur d'autres activités collectives, comme l'excavation permettant d'ajuster le volume du nid à sa population (Rasse et Deneubourg, 2001). Dans la nature, deux types de facteurs semblent impliqués dans le comportement d'agrégation : l'hétérogénéité du milieu et l'interattraction entre les individus. Ce second facteur est particulièrement manifeste chez les animaux sociaux. L'étude détaillée du comportement d'agrégation des ouvrières de la fourmi des jardins *Lasius niger* montre qu'il s'agit d'un processus auto-organisé reposant sur des systèmes de communication à effets amplifiants (Depickère *et al.*, 2004 *b*). Des ouvrières sont placées selon une disposition aléatoire dans un anneau couvrant une surface de 98,2 cm². Quatre densités d'équivalents – ouvrières ont été testées : 0,1 individu/cm², 0,25 individu/cm², 0,51 individu/cm² et 1,02 individu/cm². L'expérience est réalisée dans le noir, afin d'éviter toute influence des repères extérieurs sur le comportement des fourmis. Les résultats montrent une très forte tendance à l'agrégation : après 10 minutes, plus de 80 p. 100 des ouvrières forment des agrégats, quelle que soit la densité de fourmis étudiée. En outre, 70 p. 100 de la population d'ouvrières disposées dans l'anneau se retrouve dans un unique agrégat. L'analyse du comportement des individus montre que l'agrégation résulte d'un mécanisme amplifiant : plus le nombre d'ouvrières composant l'agrégat est élevé, plus le temps de séjour d'un individu dans l'agrégat est long. Un modèle mathématique prenant en compte les chances de rencontre entre les individus et la probabilité de rester dans un agrégat en fonction de l'effectif de celui-ci permet de reproduire fidèlement le comportement naturel des ouvrières. Une fois encore, des mécanismes très simples présentant des propriétés amplifiantes conduisent à la formation de structures spatiales par auto-organisation.

3. Schémas alternatifs de l'organisation collective

L'auto-organisation permet d'expliquer plusieurs caractéristiques de la vie sociale chez les fourmis, comme l'accomplissement de choix collectifs ou la réalisation de structures spatiales. Elle a également été avancée pour justifier la genèse d'autres patterns spatio-temporels complexes, tels la rythmicité de l'activité des ouvrières (Cole, 1991 ; Franks *et al.*, 1990 *b*), la synchronisation des activités de récolte de nourriture (Bonabeau *et al.*, 1998 *c*) ou encore le tri des larves dans le nid (Deneubourg *et al.*, 1991). En dépit de sa forte puissance explicative, l'auto-organisation ne permet évidemment pas d'expliquer tous les phénomènes collectifs observés à l'échelle des sociétés. Chez plusieurs espèces, comme la fourmi des bois *Formica polyctena* ou la fourmi rouge *Myrmica rubra*, la cons-

truction du nid et la distribution structurée du couvain en son sein sont directement influencées par des facteurs abiotiques comme les gradients de température et d'humidité (Brian, 1983 ; Ceusters, 1986).

Les facteurs génétiques sont également à prendre en considération. Ils peuvent influencer les seuils de réponse des individus à divers stimuli et, par là, conduire à un polyéthisme ne reposant en rien sur des mécanismes auto-organisés (Robinson, 1992; Bonabeau *et al.*, 1998 *b*). On a évoqué au chapitre 6 le rôle de la génétique dans la spécialisation des individus. Par exemple chez la fourmi *Gnamptogenys striatula*, une Ectatomminae constituant des sociétés polygynes, il existe une étroite association entre l'origine maternelle des ouvrières et leur comportement social. Les ouvrières issues des différentes lignées maternelles semblent spécialisées dans la réalisation de différentes activités, comme les soins au couvain ou à la reine, la récolte de nourriture ou le comportement de gardiennage (Blatrix *et al.*, 2000). Une telle spécialisation des individus en fonction de leur origine maternelle a également été observée chez d'autres fourmis, comme *Leptothorax rudis* (Stuart et Page, 1991) et *Formica argentea* (Snyder, 1993). L'influence des facteurs génétiques sur le comportement des ouvrières pourrait également être issue de leur origine paternelle. Bien qu'un effet paternel n'ait jamais été observé chez les fourmis (sans doute car les reines sont généralement monandres ou faiblement polyandres), une forte corrélation entre la lignée paternelle et les tâches accomplies par les ouvrières est aujourd'hui bien démontrée chez l'abeille domestique *Apis mellifera*, laquelle est hautement polyandre (Frumhoff et Baker, 1988 ; Robinson et Page, 1988 ; Page *et al.*, 1989 ; Page et Robinson, 1991 ; Oldroyd *et al.*, 1993 ; Kryger *et al.*, 2000). Ainsi, parmi les différentes activités de la ruche, la récolte de pollen est principalement assurée par les ouvrières qui sont issues du père A, la récolte de nectar ou d'eau par les ouvrières issues du père B, le gardiennage de la ruche par celles issues du père C, le choix des plantes butinées par celles du père D, et ainsi de suite.

Des mécanismes alternatifs doivent aussi être envisagés pour expliquer des activités collectives chez d'autres insectes sociaux. Par exemple chez les termites, si comme nous l'avons vu au début de ce chapitre la construction du nid repose clairement sur des mécanismes amplifiants, la construction de la loge royale est, elle, une activité réalisée à partir d'un patron de référence d'ordre chimique. Les reines de termites émettent

en effet une phéromone stimulant les ouvriers à construire la loge royale. La diffusion de cette phéromone entraîne la formation d'un gradient chimique. Il existe donc un codage *explicite* de la construction, une « architecture invisible » mais bien présente sous la forme d'un gradient d'odeur. Les ouvriers bâtisseurs suivent alors ce plan d'architecture. Ils ne construisent la loge que dans une zone correspondant à une fenêtre de concentration précise, de telle sorte que la forme de la loge suit les contours de la reine à une certaine distance de son corps (Bruinsma, 1979). La construction de la loge royale chez les termites, aussi complexe soit-elle, ne repose en rien sur un processus auto-organisé. L'utilisation de patrons de références est un phénomène très commun chez les fourmis ; il s'observe par exemple lors de la construction des dômes en aiguilles de pins chez les *Formica* ou des cratères autour de l'entrée du nid chez les fourmis moissonneuses *Messor* (Théraulaz *et al.*, 2003).

Enfin, dans les exemples consacrés aux mécanismes d'auto-organisation, nous avons évoqué la simplicité du comportement des ouvrières et l'absence de polymorphisme. De tels caractères, s'ils s'observent en effet chez plusieurs espèces, ne sont toutefois pas généralisables. Chez beaucoup de fourmis, en effet, le comportement des ouvrières est fortement influencé par l'ex-périence individuelle ainsi que par un polymorphisme parfois très marqué (cf. chapitre 6). En réalité, les sociétés ne sont jamais réellement composées d'unités absolument *identiques*. Cette approche, caricaturale, a toutefois le mérite de mettre en exergue la puissance de l'auto-organisation. Elle permet de montrer que des structures collectives complexes et organisées peuvent émerger à partir d'un grand nombre d'interactions entre des individus identiques au sein d'une population. En d'autres termes, les modèles basés sur des processus auto-organisés montrent qu'il est souvent inutile de faire appel à la complexité et/ou à la variabilité inter-individuelle pour expliquer l'émergence des phénomènes collectifs complexes. Bien entendu, l'auto-organisation ne requiert pas absolument une telle simplicité. Elle s'applique aussi parfaitement lorsque les individus qui interagissent ne sont pas identiques, mais au contraire présentent une certaine diversité due, par exemple, à l'existence de différentes castes. Dans cette situation, la synergie entre les avantages de la diversité interindividuelle et des mécanismes auto-organisés permet sans doute de mieux répondre encore aux contraintes de l'environnement.

17

Super-organisme

Le succès écologique partagé par les fourmis avec les autres insectes sociaux est indéniable. Avec les abeilles et les termites, elles occupent l'une des deux extrémités des arbres généalogiques, l'autre étant mobilisée par les vertébrés sociaux. La vie sociale, grâce aux structures coopératives, se révèle être une réponse particulièrement efficace face aux contraintes de l'environnement.

1. Les analogies et l'homéostasie sociale

La socialité est certainement la résultante évolutive de la complexification de la vie depuis son origine. Des cellules procaryotes sans membrane nucléaire, on est passé aux eucaryotes puis aux métazoaires. Le dernier emboîtement hiérarchique soulignant l'évolution de la vie à la recherche d'un meilleur succès reproductif a conduit à former des unités fonctionnelles rassemblant des individus, comme le métazoaire rassemble différentes cellules. Le caractère unitaire des sociétés d'insectes a peut-être été entrevu pour la première fois par Perrier (1881), mais c'est à Wheeler (1911) que revient le mérite d'avoir comparé la société de fourmis à un organisme car elle se comporte comme un tout. Un peu plus tard (1926), ce même auteur qualifie les sociétés d'insectes de *super-organismes*, un néologisme repris par Emerson (1939, 1949) qui préfère d'ailleurs celui de supra-organismes (Emerson, 1952).

Wheeler voit dans un organisme trois fonctions vitales qui trouvent leur équivalent dans une société de fourmis : la reproduction, la protection et la nutrition. Il apparaît en effet des *analogies* dans les réponses que les métazoaires, comme les sociétés de fourmis, apportent dans le maintien de leurs fonctions essentielles. Ces analogies tiennent principalement à ce qui constitue le fondement des sociétés d'insectes : l'existence de castes.

La reproduction est sans doute l'analogie la plus frappante. Les individus reproducteurs, reines et mâles, peuvent être assimilés au *germen*, alors que les ouvrières représentent le *soma*. Les cellules somatiques et les ouvrières ne se reproduisent pas. Mais elles peuvent

promouvoir la propagation de leurs gènes dans les générations futures en aidant d'autres structures capables de disséminer des copies de leur génome. Les cellules somatiques d'un métazoaire contribuent au bon fonctionnement des cellules germinales qui produiront des gamètes, tout comme les ouvrières soigneront leur reine qui produira les futures reines et les futurs mâles.

La protection constitue, elle aussi, une analogie de choix. On sait que chez les vertébrés, il existe un mécanisme qui permet de distinguer le soi du non-soi. Le complexe majeur d'histocompatibilité (système « HLA ») en est responsable. Le signal chimique qu'une fourmi étrangère porte sur son corps, par le biais des hydrocarbures cuticulaires, peut se comparer à la molécule antigénique associée au HLA (Bonavita-Cougourdan, 1988 ; Jaisson, 1993). Les réactions sont identiques : chez la fourmi, l'ouvrière du nid envahi manifeste un comportement agressif. Chez l'organisme, c'est le lymphocyte T qui produit un clone de cellules tueuses activant des lymphocytes B eux-mêmes à l'origine d'anti-corps. Toujours dans le cadre de la défense, on peut évoquer l'existence chez certaines espèces d'individus pourvus de mandibules impressionnantes. C'est le cas des fourmis *major* ou des soldats rencontrés chez les fourmis nomades ou les *Pheidole*. Ces individus sont souvent sacrifiés au cours des combats. Pour diminuer le coût social de la compétition, la société des fourmis tisserandes confie la surveillance des frontières territoriales aux individus les plus âgés. La mort d'un élément stérile, en fin de vie, rapporte plus à la société dont il maintient les ressources intactes, qu'elle ne lui coûte (Hölldobler et Lumsden, 1980). Rappelons également le « suicide » de *Colobopsis saundersi* qui se fait exploser pour défendre sa société. Jaisson (1993) fait remarquer que ces individus comptent aussi peu que les globules blancs des métazoaires, chargés de détecter et détruire les corps étrangers à l'organisme.

Quant à la circulation de la nourriture, extraite du tube digestif par des cellules spécialisées puis diffusée dans tout l'organisme via les vaisseaux sanguins, elle peut se comparer à la trophallaxie. Le liquide nourri-

cier circule de bouche en bouche entre les adultes de la fourmilière ou entre les larves et les adultes, exactement comme entre les diverses cellules d'un organisme.

La coordination des tâches que l'on vient d'évoquer exige la circulation de l'information d'un bout à l'autre de la société. Elle est assurée par les attouchements antennaires dans lesquels Emerson voyait l'équivalent de la transmission de l'influx nerveux chez un organisme. Mais le véritable véhicule de l'information est constitué par les phéromones, qu'elles soient émises par les reines pour réguler des processus physiologiques ou par les ouvrières pour déclencher des comportements. L'analogie avec les hormones des organismes pluricellulaires s'impose. La méthodologie en pratique dans l'étude des hormones sécrétées par les organismes a son équivalent dans celle des phéromones. Si l'on extirpe des organes suspectés produire des hormones, on peut pareillement éliminer des individus suspectés de produire des phéromones. De la même manière, la transplantation d'organes chez un organisme trouve son équivalent dans une colonie d'insectes par l'introduction d'individus supplémentaires. Concernant l'injection d'extraits d'organes susceptibles de contenir des hormones, on peut la remplacer en nourrissant la société par des extraits d'individus (Lüscher, 1962).

La convergence qui existe entre les tissus différenciés des métazoaires (os, sang, muscles ...) et les sous-castes ouvrières est aussi remarquable. Les premiers remplissent différentes fonctions physiologiques, exactement comme les dernières qui sont spécialisées dans divers rôles : soins aux jeunes, récolte de la nourriture, construction du nid ...

C'est l'observation des grandes sociétés de fourmis, les fourmis tisserandes, les fourmis champignonnistes ou les fourmis voyageuses qui permet d'être au plus près du concept de super-organisme. La vision d'une société de fourmis nomades effectuant son raid de chasse quotidien (cf. chapitre 6) fait penser à une immense amibe étendant un pseudopode géant sur des dizaines de mètres (Heinze *et al.*, 1994 *a*). L'observation d'une ouvrière hors du contexte social n'informe en rien sur le comportement de récolte. L'activité d'une fourmi isolée est plutôt banale ; elle creuse ou charrie une proie comme n'importe quel insecte solitaire. Ce n'est que collectivement que des propriétés nouvelles apparaissent au niveau de la société. La colonie se comporte alors comme une entité étroitement régulée, comme un tout qui transcende ses parties. Ces « phénomènes d'émergence » sont le fruit de la coopération de centaines de milliers d'individus impliqués dans l'organisation du raid. La nappe frontale ratisse tout ce qui grouille au sol, les individus chargés qui reviennent

vers l'arrière étant immédiatement remplacés par d'autres individus venant du nid en un va-et-vient incessant (Gotwald, 1995 ; Hölldobler et Wilson, 1996). La division du travail est poussée à l'extrême chez les fourmis champignonnistes. On a vu au chapitre 6 que pas moins de 29 tâches différentes, accomplies par des ouvrières à la taille appropriée, sont nécessaires pour récolter, ramener et traiter les feuilles incorporées au jardin à champignon, cultiver et récolter ce dernier (Wilson, 1980, 1983 *b*).

La recherche des analogies a atteint son apogée avec les conceptions d'Emerson relatives à l'auto-régulation (1956). L'homéostasie physiologique qui sépare les animaux unicellulaires et pluricellulaires possède son pendant chez les insectes sociaux avec *l'homéostasie sociale*. Selon Emerson, l'homéostasie serait même un principe unificateur de la théorie de l'évolution, tandis que pour Lumsden (1982) il s'agit plutôt d'un paradigme du super-organisme. La régulation des facteurs abiotiques en est le meilleur exemple, en particulier pour la ruche et la termitière. Mais elle n'est pas absente non plus du monde des fourmis. Les espèces champignonnistes sont capables de réguler la ventilation de leur habitacle en ouvrant ou en fermant des cheminées comme nous l'avons vu dans le chapitre 4. La recherche d'une température optimale amène les fourmis des bois à modifier la forme de leur dôme selon le biotope occupé (Ceusters, 1977). L'insolation, combinée à la capacité de stockage de la chaleur par les matériaux du nid, explique en partie que la température au cœur du dôme soit plus élevée que la température ambiante (Horstmann, 1983). Toutefois, quand la température interne du nid de *Formica rufa* reste stable à 30 °C alors qu'il gèle l'extérieur, un tel écart ne peut s'expliquer que par la chaleur métabolique produite par les ouvrières (Rosengren *et al.*, 1987). Même les fourmis dépourvues d'un habitacle protecteur pratiquent la thermorégulation. On sait que les fourmis nomades d'Amérique établissent un bivouac, temporaire ou fixe selon le moment de leur cycle migrateur. Chez *Eciton burchelli*, ces bivouacs prennent la forme d'une « goutte pendante » suspendue à la fourche d'un arbre. Les plus grandes mesurent 800 mm de long et 400 mm de large. On y trouve de 200 000 à 800 000 ouvrières, la reine et le couvain résidant au cœur de la structure. La température interne oscille entre 27,5 et 29,5 °C alors que la température ambiante varie de 22 à 27 °C selon le moment du nyctémère (Franks, 1989 *a*). Le calcul permet de montrer que le métabolisme de base des fourmis suffit à produire de la chaleur quand la température ambiante est trop faible. Les baisses de température sont obtenues passivement, grâce à des passages tubulaires qui se creusent dans la masse grouillante des fourmis. Ces canaux assurent la ventilation du bivouac et son refroidissement.

Pour de très nombreuses autres espèces de fourmis, ce sont les migrations du couvain dans les chambres du nid qui permettent aux larves de se trouver dans des gammes de température compatibles avec leurs exigences. Il est banal de remarquer que le couvain des espèces terricoles, dont le nid est coiffé d'une pierre, est déménagé selon les heures de la journée pour profiter de la chaleur emmagasinée par la pierre ou au contraire pour s'éloigner d'une température excessive. Chez *Solenopsis invicta* dont les nids peuvent atteindre deux mètres de profondeur, les ouvrières déplacent le couvain plusieurs fois par jour pour le faire bénéficier de conditions d'incubation optimales (Porter et Tschinkel, 1993). Ces manœuvres ne sont pas toujours suffisantes et le comportement nourricier des ouvrières est alors mis à contribution pour maintenir l'obtention d'ouvrières de la taille souhaitée. Alors que la taille du corps des insectes solitaires est inversement proportionnelle à la température qui règne pendant leur développement larvaire (règle de von Bertalanffy), celle des ouvrières de la fourmi de feu reste stable. Ceci est dû à des mécanismes de compensation qui font que quelle que soit la température d'élevage, la quantité d'aliments régurgités aux larves ne change pas. Même la quantité de nourriture qui pénètre dans la fourmilière reste identique. Si le rythme de recrutement augmente bien avec la température, sa durée diminue, si bien que le flux nourricier est stable (Cassill et Tschinkel, 2000). Ajoutons que pour Tschinkel (2003), le nid n'est pas un simple abri mais aussi un mécanisme d'intégration favorisant la survenue du super-organisme. Son architecture structure les tâches des ouvrières exactement comme l'architecture d'une usine structure celle du personnel.

Les régulations sont aussi comportementales. La suppression des fourrageuses d'*Aphaenogaster albisetosus* entraîne la sortie prématurée d'ouvrières du service intérieur qui les remplaceront (McDonald et Topoff, 1985). De même, l'éviction de 90 p. 100 des ouvrières fourrageuses de la champignoniste *Atta cephalotes* amène les 10 p. 100 d'ouvrières survivantes à multiplier leur activité par cinq (Wilson, 1983 b). Ce phénomène de vicariance a une valeur adaptative. Bonavita-Cougourdan (1988) le rapproche des réorganisations fonctionnelles du système nerveux central qui se réalisent chez les organismes supérieurs après une lésion. Dans les deux situations, des systèmes compensatoires pallient des lésions comportementales ou organiques.

L'homéostasie peut également être morphologique. Elle vise à augmenter ou au contraire à freiner la différenciation d'une catégorie d'individus de manière à retrouver l'équilibre naturel à l'espèce. Ainsi, dans les sociétés de *Pheidole pallidula* maintenues en élevage, la suppression expérimentale des soldats amène la

colonie à réagir en accélérant les processus physiologiques qui, à partir de jeunes larves, permettent d'obtenir de nouveaux soldats pour retrouver une situation d'équilibre. Ce phénomène est à comparer à la régénération cellulaire des métazoaires. À l'inverse, si l'on augmente le nombre des défenseurs, la colonie cesse d'en produire de nouveaux (Passera, 1974). Dans un cas comme dans l'autre, la colonie retrouvera en quelques semaines sa composition initiale.

Sociétés animales et organismes pluricellulaires présentent ainsi une élasticité fonctionnelle qui va peut-être au-delà de la simple analogie pour constituer une propriété fondamentale des êtres vivants (Bonavita-Cougourdan, 1988). L'homéostasie, un paradigme de la super-colonie, n'est réalisée pleinement selon Lumsden (1982) que lorsque les informations passent directement d'une ouvrière à l'autre, le long d'une chaîne ininterrompue. Ce stade n'est réalisé qu'après le franchissement de plusieurs étapes. Chez les fourmis ancestrales, à faible effectif, la caste ouvrière reste monomorphique. De plus, les ouvrières ont peu d'interactions entre elles et les fonctions sociales s'accomplissent de manière indépendante, comme par exemple dans le fourrageage individuel. Une étape est franchie quand des contacts indirects s'établissent entre les individus par le biais, par exemple, de la construction. C'est le travail réalisé par les individus qui coordonne alors leur comportement. Quand les liens directs entre individus apparaissent, on aboutit à une coopération élaborée comme on en trouve dans la récolte des proies chez les fourmis voyageuses ou le transport des feuilles chez les espèces champignonnistes.

La recherche intensive des analogies a trouvé assez vite ses limites. Comme le fait remarquer Sudd (1967), on peut se demander à quelle sorte d'organisme la colonie de fourmis peut-elle ressembler ? Quel est cet animal curieux sans système nerveux central et sans organe des sens ? Cette opinion est partagée par Grassé (1986). Voir dans une termitière une sorte de termite géant ne lui paraît pas acceptable, car il manque à cette société l'organe même de la direction, c'est-à-dire un cerveau. Ce qui n'empêche pas Franks (1989 b) de comparer le cerveau humain à une société d'insectes. La puissance de traitement d'un cerveau humain résulte de la mise en connexion de 10^{12} neurones, le travail d'un neurone isolé étant nul. De la même manière, la résolution des problèmes dans une société de fourmis nomades résulte de l'intercommunication qui s'établit entre les 500 000 ouvrières qui la composent, chacune d'entre elles s'avérant totalement inefficace si elle est isolée avec son cerveau comptant moins de 100 000 neurones. Franks pousse la comparaison plus loin. Tant à l'intérieur d'une ouvrière qu'à l'intérieur d'un neu-

rone, la communication est largement de nature électrique. Mais la communication entre fourmis et entre neurones se fait par le biais de messages chimiques. Toutefois, la vitesse de la communication entre fourmis est beaucoup plus lente que celle entre neurones. Les neurotransmetteurs des organismes transmettent l'information des milliers de fois plus vite que ne le font les phéromones des fourmis. C'est pourquoi les véritables super-organismes animaux sont à rechercher chez les Cnidaires où il existe un système nerveux qui unit et intègre les différentes cellules étroitement spécialisées. Le modèle le plus abouti est représenté par les siphonophores, dont les méduses et les polypes sont spécialisés dans des fonctions de digestion, de reproduction ou de capture des proies.

D'autres comparaisons ont été tentées avec d'autres règnes. Ainsi, Rayner et Franks (1987) ont fait remarquer que les hyphes des mycètes (principalement ceux des ascomycètes et des basidiomycètes) peuvent être comparés (dans une certaine mesure) aux ouvrières des fourmis. Le mycélium constitue des unités fonctionnelles intégrées dans une ensemble plus large. Ces unités ont conservé une certaine autonomie, le mycélium fonctionnant comme un embryon capable d'opter entre divers modèles de développement pour mieux s'adapter aux besoins de l'ensemble. La comparaison avec le règne végétal souligne des concordances dans la manière dont les représentants des deux taxons s'approprient les ressources de leur environnement et dispersent leurs gènes (López *et al.*, 1994 ; Bourke et Franks, 1995). La présence fréquente de plusieurs reines ou l'existence de la polyandrie font que la société disperse de multiples lignées germinales, exactement comme cela se produit chez un végétal dont les graines résultent de la fécondation par des pollens d'origine variée.

2. Phénomène social de masse et sociogenèse

C'est à Lumsden (1982) et Wilson et Sober (1989) que l'on doit une réactualisation du concept du super-organisme. L'idée nouvelle est de voir à travers la colonie prise dans son ensemble un *phénomène social de masse* capable de régler de façon adaptative les activités de soins au couvain, la structure du nid ou encore le fourrageage. La recherche d'un processus unificateur, permettant d'articuler les informations dont disposait la biologie du développement avec celles résultant de l'étude des sociétés d'insectes, a conduit Wilson (1985 *b*) à comparer la *morphogenèse* des êtres pluricellulaires à ce qu'il appelle la *sociogenèse* des insectes sociaux. Dans la morphogenèse, les cellules changent de forme et de compétences chimiques, puis migrent en masse pour édifier progressivement un organisme. Le

processus clef immédiatement supérieur est la sociogenèse (Hölldobler et Wilson, 1996). Elle représente la succession des étapes démographiques qui président à la mise en place des castes nécessaires au bon fonctionnement de la société, grâce à leurs compétences comportementales particulières (Wilson, 1985 *b*). L'édification d'une nouvelle société de fourmis champignonnistes est démonstrative (Wilson, 1983 *a*, 1985 *a*). Lors de la fondation, la reine élève un premier lot d'ouvrières capables d'assurer toutes les fonctions nécessitées par la culture du champignon. On trouve donc dans la première couvée, des ouvrières minimales (largeur céphalique = 0,8 mm), des ouvrières fourrageuses (largeur céphalique = 1,6 mm) et des ouvrières généralistes de taille intermédiaire. Ce n'est que plus tard que la colonie produira des ouvrières dont les dimensions iront vers les deux extrémités du spectre des tailles : d'un côté, elle élèvera des ouvrières de grande taille dont la capsule céphalique pourra atteindre 5,0 mm de large, et de l'autre, elle produira de minuscules ouvrières dont la tête ne dépasse pas 0,6 mm. Mais l'événement le plus intrigant se produit quand Wilson manipule des colonies âgées de trois ou quatre ans. Ces sociétés d'environ 10 000 individus possèdent alors de grandes ouvrières et même des *major*. L'expérimentateur les ramène artificiellement à 236 individus en restaurant le caste ratio d'une jeune colonie naturelle de même importance. Ces sociétés pourtant âgées se comportent alors comme de jeunes sociétés, en élevant seulement des ouvrières de taille moyenne. Autrement dit, c'est la taille de la colonie, et non son âge, qui détermine la distribution des castes. Cette sorte de « juvénalisation » de la société indique un mécanisme de rétroaction dont la nature est inconnue.

Le parallèle entre morphogenèse et sociogenèse est également applicable à d'autres phénomènes physiologiques. Le processus de différenciation des cellules d'un métazoaire passe par plusieurs étapes au cours desquelles les cellules vieillissantes perdent leur potentialité à se différencier. Pour s'en tenir au seul tissu sanguin, des cellules-souches hématopoïétiques entrent dans un processus de différenciation qui conduit à la production des diverses lignées cellulaires sanguines : globules rouges, globules blancs, plaquettes. Mais cette possibilité est limitée dans le temps. Exactement comme au cours de la morphogenèse les cellules perdent peu à peu leur potentialité évolutive, au cours de la sociogenèse ce sont les individus des colonies qui perdent leur plasticité en vieillissant et parviennent à l'état adulte sous les traits d'une caste déterminée. La détermination phénotypique des castes du genre *Pheidole* est un bon exemple de cette restriction de plus en plus étroite. L'œuf conserve la possibilité de donner une larve qui s'engagera dans la voie reproductrice ou stérile. La larve elle-même, au cours du dernier stade,

évoluera en une ouvrière *minor* ou *major* (Passera et Suzzoni, 1979 ; Wheeler et Nijhout, 1984). Il est d'ailleurs possible que le point à partir duquel l'ouvrière *major* (le soldat) se différencie se situe directement sur la lignée royale (Baroni Urbani et Passera, 1996).

3. Super-organisme ou communauté d'intérêts ?

L'analogie entre un organisme pluricellulaire et une colonie de fourmis, et par conséquent le concept de super-organisme, a fait aussi l'objet de critiques sévères. La première interrogation est venue à propos du niveau de sélection. Il ne fait pas de doute que pour ce qui concerne les organismes, la sélection naturelle a opéré au niveau individuel, éventuellement au niveau de ses gènes. Assimiler le super-organisme à l'organisme implique que la sélection a agi au niveau de l'ensemble, donc de la colonie. On a déjà évoqué au chapitre 2 la difficulté éprouvée par les spécialistes pour déterminer à quel niveau intervient la sélection naturelle (Reeve et Keller, 1999 ; Aron et Passera, 2000). Dans le cadre de ce paragraphe, rappelons seulement que la sélection de groupe prônée par Wynne-Edwards (1962, 1986) a longtemps prévalu. Cette position a été violemment combattue par Maynard Smith (1964, 1976) car un tel type de sélection ne peut être stable au cours de l'évolution. La position la plus extrême, à la limite de la provocation, a été celle proposée par Dawkins (1978) pour lequel l'organisme n'est plus qu'une simple enveloppe dont la fonction est de véhiculer les gènes. Pour Dawkins comme pour Hamilton (1964), le gène est le seul niveau de sélection possible. Actuellement, les positions sont moins tranchées et de nombreux évolutionnistes adoptent une position médiane. À la suite des travaux de Wade (1978), il est apparu que pour une société, la valeur adaptative globale dépend de la performance de la totalité de ses composants et pas uniquement de celle de ses membres considérés individuellement. Dans un groupe génétiquement hétérogène, un individu peut être porteur d'un gène défavorable. La sélection naturelle fera disparaître cet individu, mais s'il joue un rôle important dans le groupe, c'est le groupe dans son intégralité qui en pâtira. La sélection de la parentèle rejoint alors la sélection de groupe (Jaisson, 1993). Les travaux de West-Eberhard (1981), ou Moritz et Southwick (1992) ont contribué à montrer qu'il n'était pas déraisonnable de considérer le groupe social comme une cible possible de la sélection naturelle.

La seconde critique relative au concept de super-organisme trouve sa source dans les variations génétiques rencontrées dans les sociétés et les conflits qu'elles génèrent. Il est évident que concernant les métazoaires, on ne connaît pas d'espèces chez lesquelles

différentes lignées cellulaires issues de différents parents coexistent de façon naturelle. Or c'est le cas dans les sociétés d'insectes. Certaines colonies fonctionnent avec plusieurs reines ou une reine fécondée par plusieurs mâles. Dans ces cas, le degré d'apparentement d'individus choisis aléatoirement dans la colonie est bien moindre que celui des cellules somatiques choisies au hasard dans un individu. Les intérêts génétiques des congénères sont rarement identiques (cf. chapitre 5). Dans le meilleur des cas, celui d'une société monogyne et monandre, les descendants ne sont apparentés qu'à 75 p. 100. D'autre part, chez de nombreuses espèces les ouvrières ont gardé la possibilité de pondre des œufs haploïdes qui seront à l'origine de mâles. C'est là une source de conflits entre la reine et les ouvrières quant à l'origine des mâles de la société. Les ouvrières et la reine sont également en opposition lors de l'élevage des sexués. Le sexe ratio souhaité par les deux types de femelles est différent. Enfin, quand la reine a été fécondée par plusieurs mâles, un autre type de conflit peut surgir concernant la sélection des lignées paternelles qui seront choisies par les ouvrières pour devenir des femelles reproductrices. Il existe toutefois de nombreux mécanismes évolutifs qui tendent à minimiser ces oppositions génétiques (Ratnieks et Reeve, 1992). Ces mécanismes ayant été détaillés au chapitre 5, nous ne ferons que les résumer. Concernant la ponte des ouvrières, rappelons qu'elle peut être supprimée par l'inhibition royale, par la police ouvrière par "self-policing" ou même par disparition de l'appareil reproducteur des ouvrières. Les ouvrières ne sont d'ailleurs fertiles qu'un court moment au début de leur vie. En vieillissant leur fertilité décline à cause de la sénescence. Cette évolution physiologique s'accompagne d'un mouvement centrifuge au cours duquel les ouvrières migrent du cœur du nid vers l'extérieur. West-Eberhard (1981) y voit le résultat d'une sélection au niveau de l'individu ayant joué un rôle dans la division du travail. Lorsqu'elle ne peut plus exprimer son potentiel reproducteur, la meilleure stratégie pour une ouvrière qui vise à disséminer ses gènes est de contribuer à l'épanouissement de sa société, en augmentant par son activité de fourragement le nombre de sexués élevés. Ces ouvrières vieillissantes deviennent selon l'expression de Porter et Jorgensen (1981) une caste « jetable » comparable aux vieilles ouvrières des fourmis tisserandes veillant aux frontières de leur territoire. La coopération de tous les individus dans le but de propager au mieux leurs gènes, exactement comme les cellules d'un organisme travaillent à disséminer les leurs, est le critère retenu par Seeley (1989) pour définir le passage de l'organisme au super-organisme.

Le népotisme présente aussi ses limites. Une méprise de la part des ouvrières dans l'identification des lignées royales peut les amener à détruire une fraction impor-

tante de leurs sœurs. De plus, la discrimination peut s'avérer coûteuse. Les ouvrières affectées à cette fonction pourraient se détourner des tâches de fourrage. Une société moins bien nourrie produit alors moins de sexués, ce qui diminue les gains attendus d'une manipulation ouvrière (Ratnieks et Reeve, 1991). Au total, comme l'ont souligné Ratnieks et Reeve (1992), un conflit potentiel ne devient pas obligatoirement un conflit réel.

Il convient également de remarquer que les organismes ne sont pas eux-mêmes à l'abri de divers conflits génétiques internes (Queller et Strassmann, 1998). Pour s'en tenir à un seul exemple, les gènes transmis à l'embryon par le père et la mère sont soumis à des contraintes de sélection opposées. Les gènes paternels ne sont pas apparentés à ceux de la mère. Ils sont soumis à une force de sélection qui, pour donner toutes ses chances de survie à l'embryon porteur, s'efforcera de tirer un maximum de ressources de la mère sans mettre toutefois la vie de cette dernière en péril. Au contraire, pour ne pas compromettre la reproduction future de la mère, les gènes maternels se doivent de limiter au maximum les ressources que la mère alloue à l'embryon. C'est cette logique qui a été évoquée pour expliquer le mode d'expression des gènes soumis à une empreinte parentale (Hurst *et al.*, 1996).

Après avoir été fortement critiqué pour les raisons que l'on vient d'exposer, le concept du super-organisme bénéficie à nouveau de quelque crédit (D.S. Wilson, 1980, 1990 ; West-Eberhard, 1981 ; Brian, 1983 ; Jaisson, 1985 *b* ; Seeley, 1989 ; Hölldobler et Wilson, 1990 ; Heinze *et al.*, 1994 *a* ; Bourke et Franks, 1995). Cette nouvelle prise en compte doit beaucoup aux réflexions de Lumsden (1982) et surtout de D.S. Wilson et Sober (1989). Pour ces derniers auteurs, le caractère qui définit à la fois les organismes et les sociétés est l'existence d'une *organisation fonctionnelle*. Il est clair qu'une telle organisation fonctionnelle adaptative est présente dans les sociétés. Le niveau de sélection devient alors le point de clivage, ces auteurs acceptant que la sélection naturelle puisse agir à différents niveaux. Il y a super-organisme quand la sélection entre groupes l'emporte sur la sélection au sein des groupes. Par exemple, quand une société de fourmis développe une stratégie de fourrage ou une stratégie territoriale qui lui permet d'augmenter le nombre de sexués élevés plus vite que ne le fait une autre société moins efficace, on a clairement affaire à un super-organisme, même si la société en cause est le siège d'une compétition reproductrice. Selon cette conception, les conflits internes à la colonie doivent être considérés comme seulement des éléments qui prennent leur place au sein d'une hiérarchie formée par les différents niveaux de sélection. La colonie sera plus ou moins proche du

super-organisme selon l'importance de la sélection qui s'exerce à l'intérieur de la société. D.S. Wilson et Sober excluent par exemple du super-organisme les sociétés d'insectes dans lesquelles la compétition pour la reproduction est vive. Bien que globalement en accord avec la théorie du super-organisme, Ratnieks et Reeve (1992) se montrent prudents. Ils font remarquer que le degré des conflits internes à la société peut varier selon le moment et la nature de la tâche exécutée. Ils préfèrent considérer la colonie comme une mosaïque d'éléments eux-mêmes plus ou moins proches d'un super-organisme. La colonie devient alors un ensemble de *communautés d'intérêts* à l'intérieur desquelles il n'y a pas ou peu de conflits. On porte alors sur la colonie un regard pluriel et non plus typologique, étroitement centré sur une unité taxonomique.

Super-organisme ou assemblage de communautés d'intérêts, la société de fourmis doit être vue d'abord comme un dispositif heuristique qui aide à étudier le rôle joué par les colonies dans l'écosystème. L'essentiel est d'analyser cette formidable machine vivante qui s'établit, augmente sa taille, devient mature et se multiplie. Considérer la fourmilière comme une seule unité fonctionnelle ou comme un assemblage de sous-unités n'empêche pas d'étudier la complexité des modalités de la division du travail, de la communication sociale, des stratégies de fourrage et des conflits territoriaux. Sans oublier que ces activités sont aussi la résultante d'un comportement reproducteur souvent modelé par l'égoïsme discret de ses membres.

4. Les raisons d'un succès

Quelle que soit la manière de considérer les sociétés de fourmis, l'accord est total quant au succès écologique qu'elles ont rencontré. Selon Wilson (1990, 1992), la notion de succès peut se définir à l'aide de trois critères qui se recoupent aisément. Tout d'abord, l'organisme considéré doit être dominant, c'est-à-dire que son abondance relative qui lui permet de s'approprier une part importante de la biomasse a un impact sur les autres organismes. Il doit être aussi largement distribué à l'échelle géographique. Enfin, selon une approche plus darwinienne, il doit bénéficier d'une importante longévité. Tous ces caractères s'appliquent aux fourmis et plus largement d'ailleurs aux autres insectes sociaux, en particulier les termites. Nous ne reviendrons pas sur les chiffres qui témoignent du caractère dominant des fourmis. Ils ont été fournis au chapitre 1. On peut toutefois s'interroger sur l'origine d'un tel succès. Il est indubitablement dû à l'émergence de la vie sociale. Cet événement peut être considéré comme une étape décisive dans l'évolution de la super-classe des hexapodes, au même titre que l'acquisition du vol ou l'apparition des métamorphoses.

Pour mieux comprendre l'importance de la vie sociale dans la réussite écologique des fourmis, suivons le scénario proposé par Wilson (1990, 1992). Imaginons une agrégation d'une centaine de guêpes aptères et solitaires entrant en compétition avec une société d'une centaine d'ouvrières de fourmis. Chaque guêpe creuse un terrier, capture une proie sur laquelle elle pond, puis ferme le nid. Si elle échoue au cours de l'une des tâches successives, c'est l'opération tout entière qui s'interrompt. Puisque son génotype est en compétition avec celui des autres guêpes, chaque échec diminuera la fréquence de son génome dans les générations futures. L'ouvrière d'une colonie de fourmis située à proximité de cette agrégation de guêpes commencera aussi par creuser une cavité afin d'agrandir le nid. Elle pourra ensuite transporter dans cette chambre une larve afin de l'y nourrir. Si elle échoue à n'importe quelle étape de son entreprise, il est probable qu'une ouvrière-sœur achèvera la séquence. En clair, la guêpe solitaire accomplit une série d'opérations se succédant les unes aux autres. Si l'on considère la population de guêpes comme une seule unité de travail, l'ensemble peut être vu comme la juxtaposition d'individus effectuant chacun des travaux en série, mais parallèlement les uns aux autres. Les ouvrières d'une colonie de fourmis effectuent aussi une série de tâches en parallèle. Mais à tout moment, le travail interrompu par une ouvrière peut être complété par l'activité d'une autre ouvrière. Au total, il y a moins de chances qu'une colonie de fourmis échoue dans une tâche déterminée qu'une population de guêpes. En d'autres termes, si différentes cohortes d'ouvrières entreprennent de façon simultanée des tâches de fourragement ou de soins aux œufs, il y a plus de chances qu'elles parviennent à leur but que des insectes solitaires accomplissant ces mêmes étapes répétitives mais de manière isolée (Oster et Wilson, 1978 ; Herbers, 1981).

Considérons à présent des contestations territoriales entre la population de guêpes solitaires et la colonie de fourmis. À chaque fois qu'une guêpe est tuée ou blessée dans la confrontation, son succès reproductif est compromis, exactement comme quand elle ne pouvait achever de construire ou d'approvisionner son nid. Par contre, la perte d'une ouvrière est sans importance pour la société de fourmis. L'individu stérile sera aussitôt remplacé par une sœur. Aussi longtemps que la reine sera épargnée, la perte de quelques ouvrières n'aura aucun effet sur l'avenir du pool génique de la colonie. Même la destruction de la majorité des ouvrières sera rapidement compensée par la production de la reine qui restaurera le génotype original. Quant aux guêpes, en admettant que la population puisse être rétablie à partir de quelques survivantes, la variabilité génétique du départ sera perdue. Comme la sélection naturelle agit chez elles à l'échelon individuel, elles

réagiront en évitant de combattre, surtout face à des insectes sociaux. Au contraire, chez les fourmis, l'entité sur laquelle s'exerce la sélection naturelle est la colonie (Wilson, 1992). Les fourmis auront tendance à évoluer en consacrant plus de moyens à la défense de leur territoire. Il en résultera des populations de fourmis de plus en plus agressives, donc de plus en plus victorieuses.

La plus grande capacité des fourmis à défendre leur territoire contre des insectes solitaires leur assurera les meilleurs emplacements et les sites les plus riches en nourriture. Ces nids, établis souvent pour plusieurs décennies, produiront des quantités de sexués, année après année. Si certains d'entre eux s'accouplent sur place, la colonie devient potentiellement immortelle. La longue durée de vie des nids favorise à son tour l'émergence de processus susceptibles de réguler leur microclimat, au moins dans les sociétés fortement peuplées comme celles des fourmis champignonnistes ou celles des fourmis des bois. Le succès de la colonie de fourmis est parachevé par l'apparition de l'homéostasie sociale, un phénomène inconnu des insectes solitaires. Comme nous l'avons évoqué au début de ce chapitre, l'homéostasie sociale est liée à l'existence des castes qui sont la clef du succès des insectes sociaux. Grâce à elles, les apports de nourriture sont régularisés à travers la présence de larves et d'adultes spécialisés capables de stocker les nutriments sous la forme de corps gras ou de liquides nourriciers. D'autres individus se spécialisent dans la défense, la construction du nid, la recherche de la nourriture ... La coopération, qui permet par exemple de mobiliser de nombreux individus pour faire face à une agression, est rendue possible par l'existence d'une communication chimique entre les ouvrières.

En résumé, on peut considérer avec Wilson (1992) que les avantages de la vie coloniale comparée à la vie solitaire tiennent à l'existence de quatre facteurs. (1) Les activités comportementales sont menées sous formes de séquences parallèles où chaque individu peut achever la tâche interrompue par un partenaire ; la colonie évite ainsi les « pannes ». (2) L'agressivité des comportements de défense est augmentée et permet la dominance écologique. (3) La transmission des ressources par « héritage » est supérieure. (4) L'homéostasie est plus efficace.

Puisque la vie coloniale est si favorable, on peut se demander pourquoi elle a tant tardé à se manifester. Les premiers collemboles datent du Dévonien moyen, il y a 400 millions d'années. Au commencement du Secondaire, la plupart des familles actuelles étaient représentées et dès le Permien (290 millions d'années) on

trouve des ordres d'insectes évolués, hémiptères et coléoptères. La première manifestation de l'eusocialité chez les hexapodes est apparue avec les termites beaucoup plus tard, au Jurassique. Quant aux hyménoptères sociaux, on ne les rencontre qu'à partir du début du Crétacé (100 millions d'années). Pourquoi a-t-il fallu attendre 200 millions d'années pour voir émerger la vie sociale ? Et pourquoi cette innovation n'a-t-elle pas conquis davantage d'insectes ? Alors qu'il existe des milliers de familles d'insectes, l'eusocialité s'est manifestée seulement chez les sept familles de termites, la famille des Vespidae, 33 familles d'Apoïdea et la famille des Formicidae (Wilson, 1971 *a* ; Michener, 1974 ; Carpenter et Hermann, 1979 ; Grassé 1986). Le décompte par espèces est tout aussi révélateur. On connaît actuellement 2 290 espèces de termites (J. Korb com. personnelle), peut-être 1 000 à 1 500 espèces d'abeilles sociales, environ 800 guêpes sociales et 12 000 fourmis. On arrive à un total très approximatif de 16 000 espèces eusociales à comparer aux deux ou trois millions d'espèces d'insectes (Hodkinson et Casson *in* Barbault, 1997). La vie sociale ne s'est ainsi imposée que pour 0,5 à 0,75 p. 100 de l'ensemble des insectes. Même si l'on ne retient que le chiffre d'un million d'espèces d'insectes, une valeur sûrement sous-estimée, l'eusocialité n'a triomphé que pour 1,5 p. 100 des hexapodes.

Une faiblesse de la vie sociale est peut-être liée aux conditions qui président à la fondation des sociétés. On a évoqué au chapitre 3 les dangers qui guettent les reines fondatrices des sociétés monogynes. Tant que les premières ouvrières ne sont pas apparues, la reine se comporte comme un insecte solitaire particulièrement fragile en raison d'une mobilité réduite. Elle doit choisir seule le bon emplacement pour aménager son terrier. Bien qu'elle soit aidée par le fait que le plus souvent le vol nuptial ne l'éloigne guère d'un environnement propice puisque son nid-mère a su y prospérer, l'entreprise est risquée. On sait aussi combien les premiers stades de la fondation sont aléatoires et on ignore largement l'importance du coût infligé à la valeur adaptative globale des ouvrières par les comportements qu'elles sont amenées à adopter pour protéger efficacement leur reine. Ces difficultés ont dû peser au cours de l'évolution pour faire apparaître la fondation dépendante, qui protège mieux la reine en réduisant ou supprimant le vol nuptial et minore sa valeur reproductive en favorisant la polygynie.

On peut aussi tenter de répondre aux interrogations concernant les avantages de la vie sociale en renversant la question et en s'interrogeant sur les avantages procurés par la vie solitaire, puisqu'elle a si bien résisté à l'apparition de la vie sociale. Pour Wilson (1990, 1992) et Hölldobler et Wilson (1996), la réponse est à rechercher dans la comparaison de la vitesse de développement des deux types d'organismes. Chez les insectes solitaires, accouplement et ponte ont lieu rapidement après l'émergence des imagos. Le cycle est bouclé en quelques semaines ou quelques mois. Cette vitesse de reproduction est combinée à une plus grande adaptabilité à exploiter des ressources diffuses ou éphémères. Une mouche ou un papillon découvre très rapidement un nouveau site alimentaire, même s'il est éloigné de plusieurs centaines de mètres de son lieu d'émergence. En comparaison, les fourmis et les insectes sociaux en général sont beaucoup plus lents à se reproduire. Il ne faut pas oublier que c'est la colonie et non l'ouvrière qui est l'unité de production. Or, pour produire la première génération de sexués, la colonie de fourmis ou de termites doit d'abord élever des centaines ou des milliers d'ouvrières. La phase ergonomique qui précède l'élevage des sexués peut durer plusieurs années, au moins chez les espèces monogynes. Ce handicap se double d'une inertie importante dans l'exploitation d'une nouvelle source alimentaire. Si la découverte par une fourrageuse d'un site alimentaire convenable peut s'effectuer rapidement, l'information des congénères et leur recrutement nécessite plus de temps qu'il n'en faut à un papillon pour se déplacer de fleur en fleur. Les insectes sociaux peuvent être considérés comme les « poids lourds » de l'écosystème. Ils sont lents à se mobiliser et à se déplacer. C'est sans doute la raison pour laquelle ils se focalisent fréquemment sur des sources alimentaires stables et durables.

On peut imaginer des fourmis et des insectes solitaires en concurrence pour se loger dans le bois et se nourrir sur un territoire commun. Grâce à leur agressivité, les fourmis s'empareront des souches et des bûches pour y bâtir leur nid. Mais elles laisseront les menues brindilles ou les écorces à la disposition des insectes solitaires, plus mobiles. Les fourmis contrôleront les ressources alimentaires importantes, mais elles laisseront à la disposition de leurs concurrents solitaires des sites trophiques médiocres. Grâce à leur petite taille et leur rapidité, les insectes solitaires peuvent survivre en exploitant les niches minuscules intercalées entre les colonies d'insectes sociaux. Ils y survivront à l'abri des attaques des fourmis ou des termites.

Bibliographie

- Abell A.J., Cole B.J., Reyes R., Wiernasz D.C., 1999. Sexual selection on body size and shape in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis* Cresson. *Evolution*, **53** : 535–545.
- Abouheif E., Wray G.A., 2002. Evolution of the gene network underlying wing polyphenism in ants. *Science*, **297** : 249–252.
- Abraham M., Deneubourg J.L., Pasteels J.M., 1984. Idiosyncrasie lors du déménagement de *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera Formicidae). *Actes Coll. Insectes Soc.*, **1** : 19–25.
- Abraham M., Pasteels J.M., 1980. Social behaviour during nest-moving in the ant *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera Formicidae). *Insectes Soc.*, **27** : 127–147.
- Acosta F.J., López F., Serrano J.M., 1993. Branching angles of ant trunk trails as an optimization cue. *J. Theor. Biol.*, **160** : 297–310.
- Acosta F.J., López F., Serrano J.M., 1995. Dispersed versus central-place foraging : Intra- and intercolonial competition in the strategy of trunk trail arrangement of a harvester ant. *Am. Nat.*, **145** : 389–411.
- Acosta-Avalos D., Wajnberg E., Oliveira P.S., Leal I., Farina M., Esquivel D.M.S., 1999. Isolation of magnetic nanoparticles from *Pachycondyla marginata* ants. *J. Exp. Biol.*, **202** : 2687–2692.
- Adams C.T., 1986. Agricultural and medical impact of the imported fire ant. In *Fire Ants & Leaf-Cutting Ants; Biology & Management* (C.S. Lofgren & R.K. Vander Meer, Eds.), Westview Press, Boulder, pp. 48–57.
- Adams E.S., 1990. Boundary disputes in the territorial ant *Azteca trigona* : Effects of asymmetries in colony size. *Anim. Behav.*, **39** : 321–328.
- Adams E.S., 1994. Territory defence by the ant *Azteca trigona* : maintenance of an arboreal mosaic. *Oecologia*, **97** : 202–208.
- Adams E.S., Traniello J.F.A., 1981. Chemical interferences competition by *Monomorium minimum* (Hymenoptera : Formicidae). *Oecologia*, **51** : 265–270.
- Adams E.S., Tschinkel W.R., 1995 a. Spatial dynamics of colony interactions in young populations of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Oecologia*, **102** : 156–163.
- Adams E.S., Tschinkel W.R., 1995 b. Density-dependent competition in fire ants : effects on colony survivorship and size variation. *J. Anim. Ecol.*, **64** : 315–324.
- Adams E.S., Tschinkel W.R., 1995 c. Effects of foundress number on brood raids and queen survival in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **37** : 233–242.
- Adams R.M.M., Mueller U.G., Holloway A.K., Green A.M., Narozniak J., 2000 b. Garden sharing and garden stealing in fungus-growing ants. *Naturwissenschaften*, **87** : 491–493.
- Adams R.M.M., Mueller U.G., Schultz T., Norden B., 2000 a. Agro-predation : usurpation of attine fungus gardens by *Megalomyrmex* ants. *Naturwissenschaften*, **87** : 549–554.
- Adlerz G., 1886. Myrmecologiska Studier. II. Svenska Myror och deras Lefnadförhallanden, Bih. till K. Svenska Vet.-Akad. Handl. II, **18** : 1–329.
- Aesch L. von, Cherix D., 2001. Recrutement alimentaire et recrutement exploratoire chez la fourmi fantôme *Tapinoma melanophilum* : une seule et même stratégie? *Actes Coll. Insectes Soc.*, **14** : 7–11.
- Agbogba C., Howse P.E., 1992. Division of labour between foraging workers of the ponerine ant *Pachycondyla caffraria* (Smith) (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **39** : 455–458.
- Agosti D., Grimaldi D., Carpenter J.M., 1997. Oldest known ant fossils discovered. *Nature*, **391** : 447.
- Agrawal A.A., Dubin-Thaler B.J., 1999. Induced responses to herbivory in the Neotropical ant-plant association between *Azteca* ants and *Cecropia* trees : response of ants to potential inducing cues. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **45** : 47–54.
- Agrawal A.A., Fordyce J.A., 2000. Induced indirect defence in a lycanid-ant association : the regulation of a resource in a mutualism. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **267** : 1857–1861.
- Akino T., Knapp J.J., Thomas J.A., Elmes G.W., 1999. Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **266** : 1419–1426.
- Akino T., Mochizuki R., Morimoto M., Yamaoka R., 1996. Chemical camouflage of myrmecophilous cricket *Myrmecophilus* sp. to be integrated with several ant species. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.*, **40** : 39–46.
- Akino T., Yamaoka R., 1996. Origin of oleic acid, corpse recognition signal in the ant, *Formica japonica* Motschlsky (Hymenoptera : Formicidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.*, **40** : 265–271.
- Akre R.D., Rettenmeyer C.W., 1968. Trail-following by guests of army ants (Hymenoptera, Formicidae, Ecitonini). *J. Kans. Entomol. Soc.*, **41** : 165–74.
- Alcock J., 2001. *The Triumph of Sociobiology*. Oxford University Press, Oxford.
- Alexander R.D., 1974. The evolution of social behavior. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **5** : 325–383.
- Alexander R.D., Sherman P.W., 1977. Local mate competition and parental investment in social insects. *Science*, **196** : 494–500.
- Ali M.F., Morgan E.D., 1990. Chemical communication in insect communities : a guide to insect pheromones with special emphasis on social insects. *Biol. Rev.*, **65** : 227–247.
- Allan R.A., Capon R.J., Brown W.V., Elgar M.A., 2002. Mimicry of host cuticular hydrocarbons by salticid spider *Cosmophasis bitaeniata* that preys on larvae of tree ants *Oecophylla smaragdina*. *J. Chem. Ecol.*, **28** : 835–848.
- Allard D., Gobin B., Ito F., Tsuji K., Billen J., 2002. Sperm transfer in the Japanese queenless ant *Diacamma* sp. (Hymenoptera : Formicidae). *Netherl. J. Zool.*, **52** : 77–86.
- Allen C.R., Demarais S., Lutz R.S., 1994. Red imported fire ant impact on wildlife : an overview. *Tex. J. Sci.*, **46** : 51–59.
- Allen C.R., Epperson D.M., Garmestan A.S., 2004. Red imported fire ant impacts on wildlife : A decade of research. *Am. Midl. Nat.*, **152** : 88–103.

- Allen C.R., Forys E.A., Rice K.G., Wojcik D.P., 2001. Effects of fire ants (Hymenoptera : Formicidae) on hatching turtles and prevalence of fire ants on sea turtle nesting beaches in Florida. *Fla. Entomol.*, **84** : 250–253.
- Allen C.R., Willey R.D., Myers P.E., Horton P.M., Buffa J., 2000. Impact of red imported fire ant infestation on northern bobwhite quail abundance trends in southwestern United States. *J. Agric. Urban Entomol.*, **17** : 43–51.
- Allies A.B., Bourke A.F.G., Franks N.R., 1986. Propaganda substances in the cuckoo ant *Leptothorax kutteri* and the slave-maker *Harpagoxenus sublaevis*. *J. Chem. Ecol.*, **12** : 1285–1293.
- Alloway T.M., 1979. Raiding behaviour of two species of slave-making ants, *Harpagoxenus americanus* (Emery) and *Leptothorax duloticus* Wesson (Hymenoptera, Formicidae). *Anim. Behav.*, **27** : 202–210.
- Alloway T.M., 1980. The origins of slavery in Leptothoracine ants (Hymenoptera : Formicidae). *Am. Nat.*, **115** : 247–261.
- Alloway T.M., 1990. Slave-species ant colonies recognize slavemakers as enemies. *Anim. Behav.*, **39** : 1218–20.
- Alonso L.E., Vander Meer R.K., 1997. Source of alate excitant pheromones in the red imported fire ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae). *J. Insect Behav.*, **10** : 541–555.
- Als T.D., Vila R., Kandul N.P., Nash D.R., Yen S.H., Hsu Y.F., Mignault A.A., Boomsma J.J., Pierce N.E., 2004. The evolution of alternative parasitic life histories in large blue butterflies. *Nature*, **432** : 386–390.
- Andersen A.N., 1987. Effects of seed predation by ants on seedling densities at a wood land site in SE Australia. *Oikos*, **2** : 171–174.
- Andersen A.N., 1997. Functional groups and patterns of organization in North American ant communities : a comparison with Australia. *J. Biogeogr.*, **24** : 433–460.
- Anderson C., Franks N.R., 2001. Teams in animal societies. *Behav. Ecol.*, **12** : 534–540.
- Anderson C., Franks N.R., McShea D.W., 2001. The complexity and hierarchical structure of tasks in insect societies. *Anim. Behav.*, **62** : 643–651.
- Anderson C., McShea D.W., 2001. Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies. *Biol. Rev.*, **76** : 211–237.
- Anderson J.B., Vander Meer R.K., 1993. Magnetic orientation in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Naturwissenschaften*, **80** : 568–570.
- Anderson M., 1984. The evolution of eusociality. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **15** : 165–189.
- Andrade M.L. de, Baroni Urbani C., 1999. Diversity and adaptation in the ant genus *Cephalotes*, past and present. *Stuttgarter Beitr. Naturkunde*, B, **271** : 1–871.
- André J.B., Peeters C., Doums C., 2001. Serial polygyny and colony genetic structure in the monogynous queenless ant *Diacamma cyaneiventre*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **50** : 72–80.
- Arnold G., 2003. La loi du père chez les abeilles. *La Recherche*, **363** : 48–52.
- Arnoldi K.V., 1932. Biologische Beobachtungen an der neuen paläarktischen Sklavenhalterameise *Rossomyrmex proformicarum* K. Arn. bebst einigen Bemerkungen über die Beförderungsweise der Ameisen. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **24** : 319–326.
- Arnqvist G., Nilsson T., 2000. The evolution of polyandry : multiple mating and female fitness in insects. *Anim. Behav.*, **60** : 145–164.
- Aron S., 1992. Queen retrieval in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*. *Experientia*, **48** : 694–697.
- Aron S., 2001. Reproductive strategy : an essential component in the success of incipient colonies of the invasive Argentine ant. *Insectes Soc.*, **48** : 25–27.
- Aron S., Beckers R., Deneubourg J.L., Pasteels J.M., 1993. Memory and chemical communication in the orientation of two mass-recruiting ant species. *Insectes Soc.*, **40** : 369–380.
- Aron S., Campan E., Boomsma J.J., Passera L., 1999 a. Social structure and split sex ratios in the ant *Pheidole pallidula*. *Ethol. Ecol. Evol.*, **11** : 209–227.
- Aron S., Deneubourg J.L., Goss S., Pasteels J.M., 1990 a. Functional self-organisation illustrated by inter-nest traffic in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*. *Lecture Notes in Biomathematics; Biological Motion*, **89** : 533–547.
- Aron S., Deneubourg J.L., Pasteels J.M., 1988. Visual cues and trail-following idiosyncrasy in *Leptothorax unifasciatus* : an orientation process during foraging. *Insectes Soc.*, **35** : 355–366.
- Aron S., Passera L., 1999. Mode of colony foundation influences the primary sex ratio in ants. *Anim. Behav.*, **57** : 325–329.
- Aron S., Passera L., 2000. *Les Sociétés Animales. Évolution de la Coopération et Organisation Sociale*. Éditions De Boeck Université, Bruxelles.
- Aron S., Passera L., Keller L., 1994. Queen-worker conflict over sex ratio. A comparison of primary and secondary sex ratios in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. *J. Evol. Biol.*, **7** : 403–418.
- Aron S., Passera L., Keller L., 1999 b. Evolution of social parasitism in ants : size of sexuals, sex ratio and mechanisms of caste determination. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **266** : 173–177.
- Aron S., Passera L., Keller L., 2004. Evolution of miniaturisation in inquiline parasitic ants : Timing of male elimination in *Plagiolepis pygmaea*, the host of *Plagiolepis xene*. *Insectes Soc.*, **51** : 395–399.
- Aron S., Pasteels J.M., Deneubourg J.L., 1989. Trail-laying behaviour during exploratory recruitment in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Biol. Behav.*, **14** : 207–217.
- Aron S., Pasteels J.M., Goss S., Deneubourg J.L., 1990 b. Self-organizing spatial patterns in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). In *Applied Myrmecology : A World Perspective* (R.K. Vander Meer, K. Jaffé & A. Cedeno, Eds.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford, pp. 438–451.
- Aron S., Vargo E.L., Passera L., 1995. Primary and secondary sex ratios in monogynous colonies of the fire ant. *Anim. Behav.*, **49** : 749–757.
- Ashe A., Oldroyd B., 2003. Do queens select sperm? *Trends Ecol. Evol.*, **18** : 108.
- Astruc C., 2000. Etude de la fourmi *Tetramorium bicarinatum* : approches biologiques et moléculaires. *Thèse*, Tours.
- Astruc C., Julien J.F., Errard C., Lenoir A., 2004. Phylogeny of ants (Formicidae) based on morphology and DNA sequence data. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **31** : 880–893.
- Astruc C., Malosse C., Errard C., 2001. Lack of intraspecific aggression in the ant *Tetramorium bicarinatum* : a chemical hypothesis. *J. Chem. Ecol.*, **27** : 1229–1278.
- Attygalle A.B., Morgan E.D., 1984. Identification of trail pheromone of the ant *Tetramorium caespitum* L. (Hymenoptera : Myrmicidae). *J. Chem. Ecol.*, **10** : 1453–1468.
- Attygalle A.B., Morgan E.D., 1985. Ant trail pheromones. *Adv. Insect Physiol.*, **18** : 1–30.
- Attygalle A.B., Mutti A., Rohe W., Maschwitz U., Garbe W., Bestmann H.J., 1998. Trail pheromone from the Pavan gland of the ant *Dolichoderus thoracicus* (Smith). *Naturwissenschaften*, **85** : 275–277.
- Attygalle A., Siegel B., Vostrowsky O., Bestmann H., Maschwitz U., 1989. Chemical composition and function of metapleural gland secretion of the ant, *Crematogaster deformis* Smith (Hymenoptera Myrmicinae). *J. Chem. Ecol.*, **15** : 317–328.
- Auclair J., 1963. Aphid feeding and nutrition. *Annu. Rev. Entomol.*, **8** : 439–490.

- Autuori M., 1940. Algumas observações sobre formigas cultivado-reas de fungo (Hym. Formicidae). *Rev. Entomol.*, **11** : 215–226.
- Axen A.H., Pierce N.E., 1998. Aggregation as a cost-reducing strategy for lycaenid larvae. *Behav. Ecol.*, **9** : 109–115.
- Ayala F.J., Campbell C.A., 1974. Frequency-dependent selection. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **5** : 115–138.
- Ayasse M., Paxton R.J., 2002. Brood protection in social insects. In *Chemoecology of Insects Eggs and Egg Deposition* (M. Hilker & T. Meinert, Eds.). Blackwell, Berlin, pp. 117–148.
- Ayasse M., Paxton R.J., Tengo J., 2001. Mating behavior and chemical communication in the order Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, **46** : 31–78.
- Babloyantz A., 1986. *Molecules, Dynamics and Life : An Introduction to the Self-Organization of Matter*. Wiley Interscience, New York.
- Baer B., Maile R., Schmid-Hempel P., Morgan E.D., Jones G.R., 2000. Chemistry of a mating plug in bumblebees. *J. Chem. Ecol.*, **26** : 1869–1875.
- Baer B., Schmid-Hempel P., 1999. Experimental variation in polyandry affects parasite loads and fitness in a bumble-bee. *Nature*, **397** : 151–154.
- Bagnères A.G., Morgan E.D., 1991. The postpharyngeal glands and the cuticle of Formicidae contain the same characteristic hydrocarbons. *Experientia*, **47** : 106–111.
- Bailey I.W., 1920. Some relations between ants and fungi. *Ecology*, **1** : 174–189.
- Bailey K.H., Polis G.A., 1987. Optimal and central-place foraging theory applied to a desert harvester ant, *Pogonomyrmex californicus*. *Oecologia*, **72** : 440–448.
- Baker G.L., 1976. The seasonal life cycle of *Anoplolepis longipes* (Jerdon) (Hymenoptera Formicidae) in a cacao plantation and under brushed rain forest in the northern district of Paaua New Guinea. *Insectes Soc.*, **23** : 253–62.
- Balloux F., Keller L., 1999. La sociobiologie aujourd'hui. *Magazine Littéraire*, **374** : 62–65.
- Banks A.N., Srygley R.B., 2003. Orientation by magnetic field in leaf-cutter ants, *Atta colombica* (Hymenoptera : Formicidae). *Ethology*, **109** : 835–846.
- Banks C.J., 1958. Effects of the ant, *Lasius niger* (L.), on the behaviour and reproduction of the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. *Bull. Entomol. Res.*, **49** : 701–714.
- Barbault R., 1997. *Biodiversité*. Hachette Supérieur, Paris.
- Barbier M., Delage B., 1967. Le contenu des glandes pharyngiennes de la fourmi *Messor capitatus* (Insecte Hyménoptère Formicidé). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **264** : 1520–22.
- Barbier M., Lederer E., 1960. Structure chimique de la substance royale de la reine d'abeille (*Apis mellifera*). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **250** : 4467–4469.
- Bargum K., Boomsma J.J., Sundström L., 2004. A genetic component to size in queens of the ant, *Formica truncorum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **57** : 9–16.
- Baroni Urbani C., 1967. La distribuzione geografiche discontinue dei Formicidi mirmecobiotici. *Arch. Bot. Biog. Italiano*, **43** : 355–365.
- Baroni Urbani C., 1969. Trail sharing between *Camponotus* and *Crematogaster* : some comments and ideas. *Proc. VIth Int. IUSSI Congr.*, Bern, pp. 1–17.
- Baroni Urbani C., 1973. Simultaneous mass recruitment in exotic Ponerine ants. *Proc. VIIIth Int. IUSSI Congr.*, London, pp. 12–15.
- Baroni Urbani C., 1979. Territoriality in social insects. In *Social Insects*. (H.R. Hermann Ed.), Academic Press, New York, vol. **I** : 91–120.
- Baroni Urbani C., 1989. Phylogeny and behavioural evolution in ants, with a discussion of the role of behaviour in evolutionary processes. *Ethol. Ecol. Evol.*, **1** : 137–168.
- Baroni Urbani C., 1991. Indiscriminate oophagy by ant larvae : an explanation for brood serial organization? *Insectes Soc.*, **38** : 229–239.
- Baroni Urbani C., 1993. The diversity and evolution of recruitment behaviour in ants, with a discussion of the usefulness of parsimony criteria in the reconstruction of evolutionary histories. *Insectes Soc.*, **40** : 233–260.
- Baroni Urbani C., 1998. The number of castes in ants, where major is smaller than minor and queens wear the shield of the soldiers. *Insectes Soc.*, **45** : 315–333.
- Baroni Urbani C., 2000. Rediscovery of the Baltic amber ant genus *Prionomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae) and its taxonomic consequences. *Eclogae geol. Helv.*, **93** : 471–480.
- Baroni Urbani C., 2005. Phylogeny and biogeography of the ant subfamily Prionomyrmecinae (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Mus. Civ. St. Nat. Genova*, **96** : 581–596.
- Baroni Urbani C., Aktac N., 1981. The competition for food and circadian succession in the ant fauna of a representative Anatolian semi-steppic environment. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **54** : 33–56.
- Baroni Urbani C., Andrade M.L. de, 2003. *The Ant Genus Proceratium in the Extant and Fossil Record (Hymenoptera : Formicidae)*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Morografie **XXXVI**, Torino.
- Baroni Urbani C.B., Andrade M.L. de, 1997. Pollen eating, storing, and spitting by ants. *Naturwissenschaften*, **84** : 256–258.
- Baroni Urbani C., Bolton B., Ward P.S., 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera Formicidae). *Syst. Entomol.*, **17** : 301–329.
- Baroni Urbani C., Boyan G.S., Blarer A., Billen J., Musthak Ali T.M., 1994. A novel mechanism for jumping in the Indian ant *Harpegnathos saltator* (Jerdon) (Formicidae, Ponerinae). *Experientia*, **50** : 63–71.
- Baroni Urbani C., Buser M.W., Schilliger E., 1988. Substrate vibration during recruitment in ant social organization. *Insectes Soc.*, **35** : 241–250.
- Baroni Urbani C., Josens G., Peakin G. J., 1978. Empirical data and demographic parameters. In *Production Ecology of Ants and Termites* (M. V. Brian Ed.), Cambridge University Press, pp. 5–44.
- Baroni Urbani C., Kanno P.B., 1974. Patterns in the red imported fire ant settlement of a Louisiana pasture : some demographic parameters, interspecific competition and food sharing. *Env. Ent.*, **3** : 755–760.
- Baroni Urbani C., Passera L., 1996. Origin of ant soldiers. *Nature*, **383** : 223.
- Barron A.B., Oldroyd B.P., Ratnieks F.L.W., 2001. Worker reproduction in honey-bees (*Apis*) and the anarchic syndrome : a review. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **50** : 199–208.
- Barton K.E., Sanders N.J., Gordon D.M., 2002. The effects of proximity and colony age on interspecific interference competition between the desert ants *Pogonomyrmex barbatus* and *Aphaenogaster cockerelli*. *Am. Midl. Nat.*, **148** : 376–382.
- Bartz S.H., Hölldobler B., 1982. Colony founding in *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera, Formicidae) and the evolution of foundress associations. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **10** : 137–147.
- Bass J.A., Hays S.B., 1979. Nuptial flight of the imported fire ant in South Carolina. *J. Georgia Entomol. Soc.*, **14** : 158–161.
- Bass M., Cherrett J.M., 1995. Fungal hyphae as a source of nutrients for the leaf-cutting ant *Atta sexdens*. *Physiol. Entomol.*, **20** : 1–6.

- Baudry E., Peeters C., Brazier L., Veuille M., Doums C., 2003. Shift in the behaviours regulating monogyny is associated with high genetic differentiation in the queenless ant *Diacamma ceylonense*. *Insectes Soc.*, **50** : 390–397.
- Baumgarten H.T., Fiedler K., 1997–1998. Parasitoids of Lycaenid butterfly caterpillars : different patterns in resource use and their impact on the host'symbiosis with ants. *Zool. Anz.*, **236** : 167–180.
- Baylis M., Pierce N.E., 1992. Lack of compensation by final instar larvae of the myrmecophilous lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*, for the loss of nutrients to ants. *Physiol. Entomol.*, **17** : 107–114.
- Bazire-Bénazet M., Zylberberg L., 1979. An integumentary gland secreting a territorial marking pheromone in *Atta* sp. : detailed structure and histochemistry. *J. Insect Physiol.*, **25** : 751–765.
- Beattie A.J., 1985. *The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualisms*. Cambridge University Press.
- Beattie A.J., 1995. Natural history at the cutting edge. *Ecol. Eco.*, **13** : 93–97.
- Beattie A.J., Culver D.C., 1982. Inhumation : how ants and other invertebrates help seeds. *Nature*, **297** : 627.
- Beattie A.J., Turnbull C., Hough T., Jobson S., Knox R.B., 1985. The vulnerability of pollen and fungal spore to ant secretions : Evidence and some evolutionary implications. *Am. J. Bot.*, **72** : 606–614.
- Beattie A.J., Turnbull C.L., Hough T., Knox R.B., 1986. Antibiotic production : a possible function for the metapleural glands of ants (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **79** : 448–450.
- Beckers R., Deneubourg J.L., Goss S., 1992 a. Trail laying behaviour during food recruitment in the ant *Lasius niger* (L.). *Insectes Soc.*, **39** : 59–72.
- Beckers R., Deneubourg J.L., Goss S., 1992 b. Trails and U-turns in the selection of a path by the ant *Lasius niger*. *J. Theor. Biol.*, **159** : 397–415.
- Beckers R., Deneubourg J.L., Goss S., 1993. Modulation of trail laying in the ant *Lasius niger* (Hymenoptera : Formicidae) and its role in the collective selection of food source. *J. Insect Behav.*, **6** : 751–759.
- Beckers R., Deneubourg J.L., Goss S., Pasteels J.M., 1990. Collective decision making through food recruitment. *Insectes Soc.*, **37** : 258–267.
- Beckers R., Goss S., Deneubourg J.L., Pasteels J.M., 1989. Colony size, communication and ant foraging strategy. *Psyche*, **96** : 239–256.
- Beckers R., Lachaud J.P., Fresneau D.F., 1994. The influence of olfactory conditioning on food preference in the ant *Lasius niger* (L.). *Ethol. Ecol. Evol.*, **6** : 159–167.
- Beekman M., 2004. Is Her Majesty at home? *Trends Ecol. Evol.*, **19** : 505–506.
- Beekman M., Komdeur J., Ratnieks F.L.W., 2003. Reproductive conflicts in social animals : who has power? *Trends Ecol. Evol.*, **18** : 277–282.
- Beekman M., Ratnieks F.L.W., 2003. Power over reproduction in social Hymenoptera. *Philos. Trans. R. Soc. London. B*, **358** : 1741–1753.
- Beekman M., Sumpter D.J.T., Ratnieks F.L.W., 2001. Phase transition between disordered and ordered foraging in Pharaoh's ants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **98** : 9703–9706.
- Bekkevold D., Boomsma J.J., 2000. Evolutionary transition to a semelparous life history in the socially parasitic ant *Acromyrmex insinuator*. *J. Evol. Biol.*, **13** : 615–623.
- Bekkevold D., Frydenberg J., Boomsma J.J., 1999. Multiple mating and facultative polygyny in the Panamanian leafcutter ant *Acromyrmex echinator*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **46** : 103–109.
- Belin-Depoux M., 1991. Écologie et évolution des jardins de fourmis en Guyane française. *Rev. Ecol.*, **46** : 1–38.
- Belle J.S. de, Sokolowski M.B., 1987. Heredity of rover/sitter : alternative foraging strategies of *Drosophila melanogaster* larvae. *Heredity*, **59** : 73–83.
- Bellevoeye M.A., 1889. Observations on *Monomorium pharaonis* Latr. *Insect Life*, **2** : 230–233.
- Belt T., 1874. *The Naturalist in Nicaragua*. John Murray, London.
- Ben-Dov Y., 1978. *Andaspis formicarum* n.sp. (Homoptera Diaspididae) associated with a species of *Melissotarsus* (Hymenoptera Formicidae) in South Africa. *Insectes Soc.*, **25** : 315–321.
- Benford F.A., 1978. Fisher's theory of the sex ratio applied to the social Hymenoptera. *J. Theor. Biol.*, **72** : 401–727.
- Benois A., 1973. Incidences des facteurs écologiques sur le cycle annuel et l'activité saisonnière de la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) dans la région d'Antibes. *Insectes Soc.*, **20** : 267–296.
- Benzing D.H., 1991. Myrmecotrophy : origins, operation, and importance. In *Ant-Plant Interactions* (C.R. Huxley & D.F. Cutler, Eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 353–373.
- Berg R.Y., 1975. Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. *Austr. J. Bot.*, **68** : 477–508.
- Berman D.I., Zhigul'skaya Z.A., Leirikh A.N., 1982. Ekologiya *Leptothorax muscorum* (Hymenoptera, Formicidae) basseine verkhnei Indigirki. *Zool. Zh.*, **61** : 1509–1516.
- Bernard F., 1968. *Les Fourmis (Hymenoptera : Formicidae) d'Europe Occidentale et Septentrionale, Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen*. Masson, Paris.
- Bernard F., 1971. Comportement de la fourmi *Messor barbara* (L.) pour la récolte des graines de *Trifolium stellatum* L. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr.*, **62** : 15–20.
- Bernard F., 1975. Données nouvelles sur l'écologie de la Fourmi *Proformica ferreri* Bondroit, avec références particulières aux ouvrières nourrices. *Insectes Soc.*, **22** : 151–168.
- Bernasconi G., Keller L., 1996. Reproductive conflicts in cooperative associations of fire ant queens (*Solenopsis invicta*). *Proc. R. Soc. Lond. B*, **263** : 509–513.
- Bernasconi G., Keller L., 1998. Phenotype and individual investment in cooperative foundress associations of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol.*, **9** : 478–485.
- Bernasconi G., Krieger M.J.B., Keller L., 1997. Unequal partitioning of reproduction and investment between cooperating queens in the fire ant, *Solenopsis invicta*, as revealed by microsatellites. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **264** : 1331–1336.
- Bernasconi G., Strassmann J.E., 1999. Cooperation among unrelated individuals : the ant foundress case. *Trends Ecol. Evol.*, **14** : 477–482.
- Berndt K.P., Eichler W., 1987. Die Pharaoameise, *Monomorium pharaonis* (L.) (Hym., Myrmicidae). *Mitt. Zool. Mus. Berl.*, **63** : 3–186.
- Bernstein R.A., 1974. Seasonal food abundance and foraging activity in some desert ants. *Am. Nat.*, **108** : 491–498.
- Bernstein R.A., 1975. Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology*, **56** : 213–219.
- Berthold P., Helbig A.J., Mohr G., Querner U., 1992. Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature*, **360** : 668–670.
- Berthold P., Pulido F., 1994. Heritability of migratory activity in a natural bird population. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **257** : 311–315.
- Berton F., Lenoir A., Le Roux A.M., Le Roux G., 1988. Attractivité de la reine homocoloniale *Cataglyphis cursor* Fonscolombe (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **5** : 145–152.

- Berton F., Lenoir A., Nowbahari E., Barreau S., 1991. Ontogeny of queen attraction to workers in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **38** : 293–305.
- Beshers S.N., Fewell J.H., 2001. Models of division of labor in social insects. *Annu.Rev.Entomol.*, **46** : 413–440.
- Beshers S.N., Robinson G.E., Mitterthaler J.E., 1999. Response thresholds and division of labor in insect colonies. In *Information Processing in Social Insects* (C. Detrain, J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 115–139.
- Beshers S.N., Traniello J.F.A., 1994. The adaptiveness of worker demography in the attine ant *Trachymyrmex septentrionalis*. *Ecology*, **75** : 763–775.
- Bestmann H.J., Attygalle A.B., Glasbrenner J., Riemer R., Vostrowsky O., Gomes Constantino M., Melikian G., Morgan E.D., 1988. Identification of the volatile components of the mandibular gland secretion of the ant *Manica rubida* : structure elucidation, synthesis, and absolute configuration of manicone. *Liebigs Ann. Chem.*, pp. 55–60.
- Bestmann H.J., Übler E., Hölldobler B., 1997. First biosynthetic studies on trail pheromones in ants. *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.*, **36** : 395–397.
- Beugnon G., 1986. Spatial orientation memories. In *Orientation in Space* (G. Beugnon Ed.), Privat IEC, Toulouse pp. 9–19.
- Beugnon G., Chagné P., Dejean A., 2001. Colony structure and foraging behavior in the tropical formicine ant, *Gigantiops destructor*. *Insectes Soc.*, **48** : 347–351.
- Beugnon G., Dejean A., 1992. Adaptive properties of the chemical trail system of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* Latreille (Hymenoptera : Formicidae, Formicinae). *Insectes Soc.*, **39** : 341–346.
- Beugnon G., Fourcassé V., 1988. How do red wood ants orient during diurnal and nocturnal foraging in a three dimensional system? II. Field experiments. *Insectes Soc.*, **35** : 106–124.
- Beugnon G., Pastergue Ruiz I., Schatz B., Lachaud J.P., 1996. Cognitive approach of spatial and temporal information processing in insects. *Behav. Processes*, **35** : 55–62.
- Beugnon G., Schatz B., Lachaud J.P., 1995. Les fourmis sont à l'heure aux rendez-vous. *La Recherche*, **272** : 72–73.
- Beye M., Hasselmann M., Fondrk M.K., Page R.E., Omholt S.W., 2003. The gene *csd* is the primary signal for sexual development in the honeybee and encodes an SR-type protein. *Cell*, **114** : 419–429.
- Bhatkar A.P., 1983. Interspecific trophallaxis in ants, its ecological and evolutionary significance. In *Social Insects in the Tropics*. (P. Jaisson Ed.) Presses de l'Université de Paris XIII, Paris. vol. 2 : 105–123.
- Bijleveld C.F.A., 1994. A contribution to pest control in tropical gardens. The case of Papiliorama, the swiss tropical butterfly garden. *Diplôme*, Neuchâtel.
- Billen J., 1982. Ovariole development in workers of *Formica sanguinea* (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **29** : 86–94.
- Billen J., 1991. Ultrastructural organization of the exocrine glands in ants. *Ethol. Ecol. Evol.*, **1** : 67–73.
- Billen J., 1998. The social insect as a glandular factory. *Insect Social Life. Proc. 7th Conf. Ital. Section of the IUSSI*, Bologna, pp. 9–14.
- Billen J., 2000. A novel exocrine gland in the antennal scape of the army ant *Eciton burchelli*. *Belg. J. Zool.*, **130** : 159–160.
- Billen J., 2002. The source of semiochemicals in social insects. *Proc. XIVth Int. IUSSI Congr.*, Sapporo, pp. 11.
- Billen J., Buschinger A., 2000. Morphology and ultrastructure of a specialized bacterial pouch in the digestive tract of *Tetraponera* ants (Formicidae, Pseudomyrmecinae). *Arthr. Struct. Develop.*, **29** : 259–266.
- Billen J., Grasso D.A., Mori A., Le Moli F., 2001. Structural and functional changes of the Dufour gland in gynes of the amazon ant *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae). *Zoomorphology*, **121** : 55–61.
- Billen J., Morgan E.D., 1998. Pheromones communication in social insects : sources and secretions. In *Pheromone Communication in Social Insects : Ants, Wasps, Bees, and Termites* (R.K. Vander Meer, M.D. Breed, M.L. Winston & K.E. Espelie, Eds.), Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 3–33.
- Billen J., Thijs B., Ito F., Gobin B. 2005. The pretarsal footprint gland of the ant *Amblyopone reclinata* (Hymenoptera, Formicidae) and its role in nesmate recruitment. *Arthro. Struct. Develop.* (sous presse).
- Biseau J.C. de, Deneubourg J.L., Pasteels J.M., 1991. Collective flexibility during mass recruitment in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche*, **98** : 323–336.
- Biseau J.C. de, Passera L., Daloz D., Aron S., 2004. Ovarian activity correlates with extremes changes in cuticular hydrocarbon profile in the highly polygynous ant *Linepithema humile*. *J. Insect Physiol.*, **50** : 585–593.
- Biseau J.C. de, Pasteels J.M., 1994 a. Mass recruitment in ants : an ambiguous term covering different techniques partly constrained by biological characteristics of the colonies. In *Les Insectes Sociaux (Proc. XIIIth Int. Congr. IUSSI)*, Paris, pp. 151.
- Biseau J.C. de, Pasteels J.M., 1994 b. Regulated food recruitment through individual behavior of scouts in the ant, *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Insect Behav.*, **7** : 767–777.
- Biseau J.C. de, Quinet Y., Deffernez L., Pasteels J.M. 1997. Explosive food recruitment as a competitive strategy in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **44** : 59–73.
- Biseau J.C. de, Schuiten M., Pasteels J.M., Deneubourg J.L., 1994. Respective contributions of leader and trail during recruitment to food in *Tetramorium bicarinatum* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **41** : 241–254.
- Bitsch J., Peeters C., 1991. Moignons alaires et morphologie thoracique chez l'ouvrière de la fourmi *Diacamma australe* (Fabricius) (Hym. Formicidae Ponerinae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, **96** : 213–221.
- Blanchard G.B., Orledge G.M., Reynolds S.E., Franks N.R., 2000. Division of labour and seasonality in the ant *Leptothorax albipennis* : worker corpulence and its influence on behaviour. *Anim. Behav.*, **59** : 723–738.
- Blatrix R., Durand J.L., Jaisson P., 2000. Task allocation depends on matriline in the ponerine ant *Gnamptogenys striatula* Mayr. *J. Insect Behav.*, **13** : 553–562.
- Blatrix R., Herbers J.M., 2003. Coevolution between slave-making ants and their hosts : host specificity and geographical variation. *Mol. Ecol.*, **12** : 2809–2816.
- Blatrix R., Herbers J.M., 2004. Intracolony conflict in the slave-making ant *Protomognathus americanus* : dominance hierarchies and individual reproductive success. *Insectes Soc.*, **51** : 131–138.
- Blatrix R., Jaisson P., 2000. Optional gamergates in the queenright ponerine ant *Gnamptogenys striatula* Mayr. *Insectes Soc.*, **47** : 193–197.
- Blatrix R., Jaisson P., 2001. Reproductive strategy of the ponerine ant *Gnamptogenys striatula* Mayr (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology*, **37** : 147–161.
- Blatrix R., Jaisson P., 2002. Absence of kin discrimination in a ponerine ant. *Anim. Behav.*, **64** : 261–268.
- Bloch G., Borst D.W., Huang Z.Y., Robinson G.E., Cnaani J., Hefetz A., 2000. Juvenile hormone titers, juvenile hormone bio-

- synthesis, ovarian development and social environment in *Bombus terrestris*. *J. Insect Physiol.*, **46** : 47–57.
- Blochmann F., 1887. Über das Vorkommen bakterienähnlicher Gebilde in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten. *Zentbl. Bakteriol.*, **11** : 234–240.
- Blum M.S., 1969. Alarm pheromons. *Annu. Rev. Entomol.*, **14** : 57–80.
- Blum M.S., 1985. Alarm pheromones. In *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology* (G. Kerkut & L.I. Gilbert, Eds.), vol. **9**. Pergamon Press, Oxford, pp. 193–224.
- Blum M.S., Hermann H.R., 1978. Venom and venom apparatuses of the Formicidae : Dolichoderinae and Aneuretinae. In *Arthropods Venoms* (S. Bertini Ed.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 871–894.
- Blum M.S., Jones T.H., Hölldobler B., Fales H.M., Jaouni T., 1980. Alkaloidal venom mace : offensive use by a thief ant. *Naturwissenschaften*, **67** : 144–145.
- Blum M.S., Portocarrero C.A., 1964. Chemical releasers of social behavior. IV. The hindgut as the source of the odor trail pheromone in the neotropical army ant genus *Eciton*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **57** : 793–794.
- Blum M.S., Warter S.L., 1966. Chemical releasers of social behavior. VII. The isolation of 2-heptanone from *Conomyrma pyramica* (Hymenoptera : Formicidae : Dolichoderinae) and its Modus Operandi as a releaser of alarm and digging behavior. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **59** : 774–779.
- Boevé J.L., 1992. Association of some spiders with ants. *Revue suisse Zool.*, **99** : 81–85.
- Bolton B., 1980. The ant tribe Tetramoriini (Hymenoptera : Formicidae) : the genus *Tetramorium* Mayr in the Ethiopian zoogeographical region. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, *Entomol.*, **40** : 193–384.
- Bolton B., 1986. Apterous females and shift of dispersal strategy in the *Monomorium salomonis* group. *J. Nat. Hist.*, **20** : 267–272.
- Bolton B., 1994. *Identification Guide to the Ant Genera of the World*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Bolton B., 1995. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Bolton B., 2003. Synopsis and classification of Formicidae. *Mem. Am. Entomol. Inst.*, **71** : 1–370.
- Bonabeau E., Théraulaz G., 1997. Auto-organisation et comportements collectifs : la modélisation des sociétés d'insectes. In *Auto-organisation et Comportement*. (G. Théraulaz & F. Spitz, Eds.), Hermès, Paris, pp. 91–140.
- Bonabeau E., Théraulaz G., 1999. Role and variability of response thresholds in the regulation of division of labor in insect societies. In *Information Processing in Social Insects* (C. Detrain, J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 141–163.
- Bonabeau E., Théraulaz G., Deneubourg J.L., 1996. Quantitative study of the fixed threshold model for the regulation of division of labour in insect societies. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **263** : 1565–1569.
- Bonabeau E., Théraulaz G., Deneubourg J.L., 1998 a. Group and mass recruitment in ant colonies : The influence of contact rates. *J. Theor. Biol.*, **195** : 157–166.
- Bonabeau E., Théraulaz G., Deneubourg J.L., 1998 b. Fixed response thresholds and the regulation of division of labor in insect societies. *Bull. Math. Biol.*, **60** : 753–807.
- Bonabeau E., Théraulaz G., Deneubourg J.L., 1998 c. The synchronization of recruitment-based activities in ants. *Biosystems*, **45** : 195–211.
- Bonabeau E., Théraulaz G., Deneubourg J.L., Aron S., Camazine S., 1997. Self-organization in social insects. *Trends Ecol. Evol.*, **12** : 188–193.
- Bonadonna F., Nevitt G.A., 2004. Partner-specific odor recognition in an antarctic seabird. *Science*, **306** : 835.
- Bonavita A., Le Masne G., 1970. Les échanges alimentaires entre adultes chez la Fourmi *Mesoponera caffraria* F. Smith. *C. R. Acad. Sci. Paris*, Série D, **270** : 1511–1514.
- Bonavita A., Povéda A., 1970. Mise en évidence d'une division du travail chez une Fourmi primitive. *C. R. Acad. Sci. Paris*, Série D, **270** : 515–518.
- Bonavita-Cougourdan A., 1981. Analyse des communications antennaires chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. *C. R. UIEIS sect. française*, Toulouse, pp. 29–33.
- Bonavita-Cougourdan A., 1983. Activité antennaire et flux trophallactique chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **30** : 423–442.
- Bonavita-Cougourdan A., 1988. Contribution à l'étude des communications et de leur rôle dans l'organisation sociale chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. *Thèse*, Marseille.
- Bonavita-Cougourdan A., Bagnères A.G., Provost E., Düsticier G., Clément J.L., 1997. Plasticity of the cuticular hydrocarbon profile of the slave-making ant *Polyergus rufescens* depending on the social environment. *Comp. Biochem. Physiol.*, **116 B** : 287–302.
- Bonavita-Cougourdan A., Clément J.L., 1994. Complexité du message chimique cuticulaire chez les fourmis : le modèle *Camponotus vagus* (Scop.) (Hymenoptera, Formicidae). *Memorabilia Zoologica*, **48** : 23–37.
- Bonavita-Cougourdan A., Clément J.L., Lange C., 1987. Nestmate recognition : the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J. Entomol. Sci.*, **22** : 1–10.
- Bonavita-Cougourdan A., Clément J.L., Lange C., 1988. Reconnaissance des larves chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. Phénotypes larvaires des spectres d'hydrocarbures cuticulaires. *C. R. Acad. Sci. Paris*, Série III, **306** : 299–305.
- Bonavita-Cougourdan A., Clément J.L., Lange C., 1993. Functional subcaste discrimination (foragers and brood-tenders) in the ant *Camponotus vagus* Scop. : polymorphism of cuticular hydrocarbon patterns. *J. Chem. Ecol.*, **19** : 1461–1477.
- Bonavita-Cougourdan A., Gavioli M., 1981. Les inversions du sens du flux alimentaire au cours d'un même contact entre deux ouvrières chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. (Hymenoptera, Formicidae) *Insectes Soc.*, **28** : 321–340.
- Bonavita-Cougourdan A., Le Masne G., Rage P., 1979. Une nouvelle méthode pour l'étude des échanges alimentaires dans les sociétés de fourmis. *Insectes Soc.*, **26** : 5–12.
- Bonavita-Cougourdan A., Morel L., 1984. Les activités antennaires au cours des contacts trophallactiques chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. ont-elles valeur de signal ? *Insectes Soc.*, **31** : 113–131.
- Bonavita-Cougourdan A., Morel L., 1986. Relations entre trophallaxie, lésion des antennes et facteurs saisonniers chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. *Insectes Soc.*, **33** : 132–141.
- Bonavita-Cougourdan A., Morel L., 1988. Interindividual variability and idiosyncrasy in social behaviours in the ant *Camponotus vagus* Scop. *Ethology*, **77** : 58–66.
- Bonavita-Cougourdan A., Passera L., 1978. Etude comparative au moyen d'or radioactif de l'alimentation des larves d'ouvrières et des larves de reine chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. *Insectes Soc.*, **25** : 275–287.
- Bonavita-Cougourdan A., Provost E., Rivière G., Bagnères A.G., Düsticier G., 2004. Regulation of cuticular and postpharyngeal

- hydrocarbons in the slave-making ant *Polyergus rufescens* : effect of *Formica rufibarbis* slaves. *J. Insect Physiol.*, **50** : 285–293.
- Bonavita-Cougourdan A., Riviere G., Provost E., Bagnères A.G., Roux M., Dusticier G., Clément J.L., 1996. Selective adaptation of the cuticular hydrocarbon profiles of the slave-making ants *Polyergus rufescens* Latr., and their *Formica rufibarbis* Fab., and *F. cunicularia* Latr. slaves. *Comp. Biochem. Physiol.*, **113** B : 313–329.
- Bonavita-Cougourdan A., Théraulaz G., Bagnères A.G., Roux M., Pratte M., Provost E., Clément J.L., 1991. Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a polistine wasp : *Polistes dominulus* Christ. *Comp. Biochem. Physiol.*, **100** B : 667–680.
- Bonnet C., 1779. Observation XLIII : Observations sur de petites Fourmis qui s'estoient établies dans la tête d'un chardon à bonnetier. *Oeuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie*, **I**. Neuchâtel, 535–536.
- Bono J.M., Herbers J.M. 2003. Proximate and ultimate control of sex ratios in *Myrmica brevispinosa* colonies *Proc. R. Soc. Lond. B*, **270** : 811–817.
- Boomsma J.J., 1989. Sex-investment ratios in ants : has female bias been systematically overestimated? *Am. Nat.*, **133** : 517–532.
- Boomsma J.J., 1993. Sex ratio variation in polygynous ants. *In Queen Number and Sociality in Insects* (L. Keller Ed.), Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, pp. 86–109.
- Boomsma J.J., 1996. Split sex ratios and queen-male conflict over sperm allocation. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **263** : 697–704.
- Boomsma J.J., Fjerdingstad E.J., Frydenberg J., 1999. Multiple paternity, relatedness and genetic diversity in *Acromyrmex* leaf-cutter ants. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **266** : 249–254.
- Boomsma J.J., Grafen A., 1990. Intraspecific variation in ant sex ratios and the Trivers-Hare hypothesis. *Evolution*, **44** : 1026–1034.
- Boomsma J.J., Grafen A., 1991. Colony-level sex ratio selection in the eusocial Hymenoptera. *J. Evol. Biol.*, **3** : 383–407.
- Boomsma J.J., Ratnieks F.L.W., 1996. Paternity in eusocial Hymenoptera. *Philos. Trans. R. Soc. London B*, **351** : 947–975.
- Borgesen L.W., 2000. Nutritional function of replete workers in the Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.). *Insectes Soc.*, **47** : 141–146.
- Borgesen L.W., Jensen P.V., 1995. Influence of larvae and workers on egg production of queens of the Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.). *Insectes Soc.*, **42** : 103–112.
- Borm S. van, Buschinger A., Boomsma J.J., Billen J., 2002. *Tetraponera* ants have gut symbionts related to nitrogen-fixing root-nodule bacteria. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **269** : 2023–2027.
- Bot A.N.M., Currie C.R., Hart A.G., Boomsma J.J., 2001 a. Waste management in leaf-cutting ants. *Ethol. Ecol. Evol.*, **13** : 225–237.
- Bot A.N.M., Rehner S.A., Boomsma J.J., 2001 b. Partial incompatibility between ants and symbiotic fungi in two sympatric species of *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Evolution*, **55** : 1980–1991.
- Bot A.N.M., Ortius-Lechner D., Finster K., Maile R., Boomsma J.J., 2002. Variable sensitivity of fungi and bacteria to compound produced by the metapleural glands of leaf-cutting ants. *Insectes Soc.*, **49** : 363–370.
- Boulay R., Hefetz A., Soroker V., Lenoir A., 2000. *Camponotus fellah* colony integration : worker individuality necessitates frequent hydrocarbon exchanges. *Anim. Behav.*, **59** : 1127–1133.
- Boulay R., Katzav Gozansky T., Vander Meer R.K., Hefetz A., 2003. Colony insularity through queen control on worker social motivation in ants. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **270** : 971–977.
- Boulay R., Quagebeur M., Godzinska E.J., Lenoir A., 1999. Social isolation in ants : Evidence of its impact on survivorship and behavior in *Camponotus fellah* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology*, **33** : 111–124.
- Boulay R., Fedriani J., Manzaneda A., Cerdá X., 2005. Indirect effects of alternative food resources in an ant-plant interaction. *Oecologia*, **143**. doi: 10.1007/s00442-005-0040-5
- Bourgoin T., 1986. Les glandes tégumentaires chez les Tettigomtridae (Hemiptera : Fulgoromorpha). *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, **22** : 139–144.
- Bourke A.F.G., 1988 a. Worker reproduction in the higher eusocial Hymenoptera. *Quart. Rev. Biol.*, **63** : 291–311.
- Bourke A.F.G., 1988 b. Dominance orders, worker reproduction, and queen-worker conflict in the slave-making ant *Harpagoxenus sublaevis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **23** : 323–333.
- Bourke A.F.G., Chan G.L., 1999. Queen-worker conflict over sexual production and colony maintenance in perennial social insects. *Am. Nat.*, **154** : 417–426.
- Bourke A.F.G., Franks N.R., 1991. Alternative adaptations, sympatric speciation and the evolution of parasitic inquiline ants. *Biol. J. Linn. Soc.*, **43** : 157–178.
- Bourke A.F.G., Franks N.R., 1995. *Social Evolution in Ants*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Bourke A.F.G., Have T.M. van der, Franks N.R., 1988. Sex ratio determination and worker reproduction in the slave-making ant *Harpagoxenus sublaevis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **23** : 233–245.
- Bourke A.G.F., Heinze J., 1994. The ecology of communal breeding : The case of multiple-queen leptothoracine ants. *Philos. Trans. R. Soc. London B*, **345** : 359–372.
- Bourke A.F.G., Ratnieks F.L.W., 1999. Kin conflict over caste determination in social Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **46** : 287–297.
- Boursaux-Eude C., Gross R., 2000. New insights into symbiotic associations between ants and bacteria. *Res. Microbiol.*, **151** : 513–519.
- Bourtzis K., O'Neill S., 1998. *Wolbachia* infections and arthropod reproduction. *BioScience*, **48** : 287–293.
- Boyd N.D., Martin M.M., 1975. Faecal proteinases of the fungus-growing ant, *Atta texana* (Hym., Formicidae) : their fungal origin and ecological significance. *J. Insect Physiol.*, **21** : 1815–1820.
- Bradshaw J.W.S., Baker R., Howse P.E. 1975. Multicomponent alarm pheromones of the weaver ant. *Nature*, **258** : 230–231.
- Bradshaw J.W.S., Baker R., Howse P.E., 1979 a. Chemical composition of the poison apparatus secretions of the African weaver ant *Oecophylla longinoda*, and their role in behaviour. *Physiol. Entomol.*, **4** : 39–46.
- Bradshaw J.W.S., Baker R., Howse P.E., 1979 b. Multicomponent alarm pheromones in the mandibular glands of major workers of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda*. *Physiol. Entomol.*, **4** : 15–25.
- Brady S.G., 2003. Evolution of the army ant syndrome : The origin and long-term evolutionary stasis of a complex of behavioral and reproductive adaptations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **100** : 6575–6579.
- Braekman J.C., Daloz D., Pasteels J.M., Hecke P. van, Declercq J.P., Sinwell J., Francke W., 1987. Tetraponerine - 8, an alkaloidal contact poison in a Neoginean Pseudomyrmecinae ant *Tetraponera* sp. *Z. Naturforsch.*, **42** C : 627–630.

- Braendle C., Hockley N., Brevig T., Shingleton AW., Keller L. 2003. Size-correlated division of labour and spatial distribution of workers in the driver ant, *Dorylus molestus*. *Naturwissenschaften*, **90** : 277–281.
- Brandao C.R.F., 1990. Systematic revision of the neotropical ant genus *Megalomyrmex* Forel (Hymenoptera : Formicidae : Myrmicinae), with the description of thirteen new species. *Arq. Zool. Sao Paulo*, **31** : 411–481.
- Brandao C.R.F., Diniz J.L.M., Tomotake E.M., 1991. *Thaumatomyrmex* strips millipedes for prey : a novel predatory behaviour in ants, and the first case of sympatry in the genus (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **38** : 335–344.
- Breed M.D., Abel P., Bleuze T.J., Denton S.E., 1990. Thievery, home ranges, and nestmate recognition in *Ectatomma ruidum*. *Oecologia*, **84** : 117–121.
- Breed M.D., Bennett B., 1985. Mass recruitment to nectar sources in *Paraponera clavata* : a field study. *Insectes Soc.*, **32** : 198–208.
- Breed M.D., McGlynn T.P., Stocker E.M., Klein A.N., 1999. Thief workers and variation in nestmate recognition behavior in a ponerine ant, *Ectatomma ruidum*. *Insectes Soc.*, **46** : 327–331.
- Brent C.S., Vargo E.L., 2003. Changes in juvenile hormone biosynthetic rate and whole body content in maturing virgin queens of *Solenopsis invicta*. *J. Insect Physiol.*, **49** : 967–974.
- Breton L.M., Addicott J.F., 1992. Density-dependent mutualism in an aphid-ant interaction. *Ecology*, **73** : 2175–2180.
- Brian M.V., 1952 a. The natural density of *Myrmica rubra* and associated ants in west Scotland. *Insectes Soc.*, **3** : 473–487.
- Brian M.V., 1952 b. The structure of a dense natural ant population. *J. Anim. Ecol.*, **21** : 12–24.
- Brian M.V., 1962. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra*. 5. Social conditions affecting early larval differentiation. *Insectes Soc.*, **4** : 295–310.
- Brian M.V., 1973. Queen recognition by brood-rearing workers of the ant *Myrmica rubra* L. *Anim. Behav.*, **21** : 691–698.
- Brian M.V., 1975. Larval recognition by workers of the ant *Myrmica* (Hym. Formicidae). *Anim. Behav.*, **23** : 745–756.
- Brian M.V., 1976. Endocrine control over caste determination in a Myrmicine ant. In *Phase and Caste Determination in Insects. Endocrine Aspects* (M. Lüscher Ed.), Pergamon Press, Oxford, pp. 63–70.
- Brian M.V., 1977. The control of food flow in a society of the ant *Myrmica rubra* L. (Hym. Formicidae). *Anim. Behav.*, **25** : 1047–1057.
- Brian M. V., 1979. Caste differentiation and division of labor. In *Social Insects*. (H.R. Hermann Ed.), Academic Press, New-York, vol. **I** : 122–222.
- Brian M.V., 1981. Treatment of male larvae in ants of the genus *Myrmica*. *Insectes Soc.*, **28** : 161–166.
- Brian M.V., 1983. *Social Insects : Ecology and Behavioural Biology*. Chapman & Hall, London.
- Brian M.V., 1989. Social factors affecting queen fecundity in the ant *Myrmica rubra*. *Physiol. Entomol.*, **14** : 381–389.
- Brian M.V., Elmes G., Kelley A.F., 1967. Populations of the ant *Tetramorium caespitum* Latreille. *J. Anim. Ecol.*, **36** : 337–342.
- Briese D.T., 1983. Different modes of reproductive behaviour (including a description of colony fission) in a species of *Chelaner* (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **30** : 308–316.
- Bristow C.M., 1991. Why are so few aphids ant-tended? In *Ant-Plant Interactions* (C.R. Huxley & D.F. Cutler, Eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 104–119.
- Brossut R., 1996. *Pheromones. La Communication Chimique chez les Animaux*. CNRS Éditions, Belin, Paris.
- Brouat C, McKey D., Bessière J.M., Pascal L., Hossaert-McKey M., 2000. Leaf volatile compounds and the distribution of ant patrolling in an ant-plant protection mutualism : preliminary results on *Leonardoxa* (Fabaceae : Cesalpinioideae) and *Petalomyrmex* (Formicidae : Formicinae). *Acta Oecologica* **21** : 349–357.
- Brown J.H., Davidson D.W., 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science*, **196** : 880–882.
- Brown J.H., Davidson D.W., Reichman O.J., 1979. An experimental study of competition between seed-eating desert rodents and ants. *Amer. Zool.*, **19** : 1129–1143.
- Brown M.J.F., 1999 a. Semi-claustral founding and worker behaviour in gynes of *Messor andrei*. *Insectes Soc.*, **46** : 194–195.
- Brown M.J.F., 1999 b. Nest relocation and encounters between colonies of the seed-harvesting ant *Messor andrei*. *Insectes Soc.*, **46** : 66–70.
- Brown M.J.F., Bonhoeffer S., 2003. On the evolution of claustral colony founding in ants. *Evol. Ecol. Res.*, **5** : 305–313.
- Brown M.J.F., Schmid-Hempel P., 2003. The evolution of female multiple mating in social Hymenoptera. *Evolution*, **57** : 2067–2081.
- Brown W.D., Keller L., 2000. Colony sex ratios vary with queen number but not relatedness asymmetry in the ant *Formica exsecta*. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **267** : 1751–1757.
- Brown W.D., Keller L., 2002. Queen recruitment and split sex ratios in polygynous colonies of the ant *Formica exsecta*. *Ecol. Lett.*, **5** : 102–109.
- Brown W.D., Keller L., Sundström L., 2002. Sex allocation in mound-building ants : The roles of resources and queen replenishment. *Ecology*, **83** : 1945–1952.
- Brown W.D., Liautard C., Keller L., 2003. Sex-ratio dependent execution of queens in polygynous colonies of the ant *Formica exsecta*. *Oecologia*, **134** : 12–17.
- Brown W.L., 1954. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. *Insectes Soc.*, **1** : 21–31.
- Brown W.L., 1958. Predation of arthropod eggs by the ant genera *Proceratium* and *Discothyrea*. *Psyche*, **64** : 115.
- Brown W.L., 1960. The release of alarm and attack behavior in some New World army ants. *Psyche*, **66** : 25–27.
- Brown W.L., 1980. A remarkable new species of *Proceratium*, with dietary and other notes on the genus (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche*, **86** : 337–346.
- Brühl C.A., Gunsalem G., Linsenmair E.K., 1998. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *J. Trop. Ecol.*, **14** : 285–297.
- Bruinsma O.H. 1979. An analysis of building behaviour of the termite *Macrotermes subhyalinus*. *Thèse*, Wageningen, Pays-Bas.
- Bruinsma O.H., Leuthold R.H., 1977. Pheromones involved in the building behaviour of *Macrotermes subhyalinus* (Rambur). *Proc. VIIIth Int. IUSSI Congr.*, Wageningen, pp. 257–258.
- Brun R., 1914. *Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im allgemeinen*. Fischer, Jena.
- Brun R., 1952. Das Zentralnervensystem von *Teleutomyrmex Schneideri* Kutt. femelle (Hym. Formicid.). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **25** : 73–86.
- Brun R., Kutter H., 1949. Nachträge zu dem 1946 in Binn beobachteten Grossraubzug von *Formica sanguinea* ohne Zwischenheimkehr. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **22** : 309–322.
- Bruneau de Miré P., 1969. Une fourmi utilisée au Cameroun dans la lutte contre les Mirides du cacaoyer, *Wasmannia auropunctata* (Roger). *Café, Cacao, Thé*, **13** : 209–212.

- Bruyn G.J. de, Mabelis A.A., 1972. Predation and aggression as possible regulatory mechanisms in *Formica*. *Ecol. Pol.*, **20** : 93–101.
- Buckley R.C., 1987 a. Interactions involving plants, Homoptera, and ants. *Annu. Rev. Entomol.*, **18** : 111–135.
- Buckley R.C., 1987 b. Ant–plan–homopteran interactions. *Adv. Ecol. Res.*, **16** : 53–85.
- Buczowski G., Vargo E.L., Silverman J., 2004. The diminutive supercolony : the Argentine ants of the southeastern United States. *Mol. Ecol.*, **13** : 2235–2242.
- Buhl J., Gautrais J., Deneubourg J.L., Théraulaz G., 2004. Nest excavation in ants : groups size effects on the size and structure of tunneling networks. *Naturwissenschaften*, **91** : 602–606.
- Bünzli G.H., 1937. Untersuchungen über coccidophile Ameisen aus den Kaffeefeldern von Surinam. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **16** : 455–493.
- Buren W.F., 1972. Revisionary studies on the taxonomy of the imported fire ants. *J. Ga. Entomol.*, **7** : 1–26.
- Burns S.N., Teal P.E.A., Vander Meer R.K., Nation J.L., Vogt J.T., 2002. Identification and action of juvenile hormone III from sexually mature alate females of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *J. Insect Physiol.*, **48** : 357–365.
- Burton J.L., Franks N.R., 1985. The foraging ecology of the army ant *Eciton rapax* : An ergonomic enigma? *Ecol. Entomol.*, **10** : 131–141.
- Buschinger A., 1968 a. Mono- und Polygynie bei Arten der Gattung *Leptothorax* Mayr (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **15** : 217–226.
- Buschinger A., 1968 b. Locksterzeln Begattungsbereiter ergatoider Weibchen von *Harpagoxenus sublaevis* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Experientia*, **24** : 297.
- Buschinger A., 1970. Neue Vorstellungen zur Evolution des Sozialparasitismus und der Dulosis bei Ameisen (Hymenoptera : Formicidae). *Biol. Zentralbl.*, **89** : 273–290.
- Buschinger A., 1971. Weitere Untersuchungen zum Begattungsverhalten sozialparasitischer Ameisen (*Harpagoxenus sublaevis* Nyl. und *Doronomyrmex pacis* Kutter, Hym., Formicidae). *Zool. Anz.*, **187** : 184–198.
- Buschinger A., 1972 a. Giftdrüsensekret als Sexualpheromon bei der Ameise *Harpagoxenus sublaevis*. *Naturwissenschaften*, **59** : 313–314.
- Buschinger A., 1972 b. Kreuzung zweier sozialparasitischer Ameisenarten *Doronomyrmex pacis* Kutter und *Leptothorax kutteri* Buschinger (Hym. Formicidae). *Zool. Anz.*, **189** : 70.
- Buschinger A., 1973. Transport und Ansetzen von Larven an Beutestücke bei der Ameise *Aphaenogaster subterranea* (Latr.) (Hym. Formicidae). *Zool. Anz.*, **190** : 63–66.
- Buschinger A., 1974 a. Experimente und Beobachtungen zur Gründung und Entwicklung neuer Sozietäten der Sklavenhaltenden ameise *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.). *Insectes Soc.*, **21** : 381–406.
- Buschinger A., 1974 b. Zur biologie der sozialparasitischen Ameise *Leptothorax goesswaldi* Kutter (Hym. Formicidae). *Insectes Soc.*, **21** : 133–143.
- Buschinger A., 1975. Eine genetische Komponente in Polymorphismus der dulotischen Ameise *Harpagoxenus sublaevis*. *Naturwissenschaften*, **62** : 239.
- Buschinger A., 1976. Giftdrüsensekret als Sexualpheromon bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) (Hym., Form.). *Insectes Soc.*, **23** : 215–226.
- Buschinger A., 1982. *Epimyrma goesswaldi* Menozzi 1931 = *Epimyrma ravouxi* (André 1896). Morphologischer und biologischer Nachweis der Synonymie (Hym. Formicidae). *Zool. Anz.*, **208** : 352–358.
- Buschinger A., 1983. Sexual behavior and slave raiding of the dulotic ant, *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.) under field conditions (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **30** : 235–240.
- Buschinger A., 1986. Evolution of social parasitism in ants. *Trends Ecol. Evol.*, **1** : 155–160.
- Buschinger A., 1987. Polymorphism and reproductive division of labor in advanced ants. In *Chemistry and Biology of Social Insects*. (J. Eder & H. Rembold, Eds.), Verlag J. Peperny, Munich, pp. 257–258.
- Buschinger A., 1989. Evolution, speciation, and inbreeding in the parasitic ant genus *Epimyrma* (Hymenoptera : Formicidae). *J. Evol. Biol.*, **2** : 265–283.
- Buschinger A., 1990. Sympatric speciation and radiative evolution of socially parasitic ants. Heretic hypotheses and their factual background. *Z. zool. Syst. Evolut.forsch.*, **28** : 241–260.
- Buschinger A., 1991. Host specificity and host selection in parasitic ants. *Proc. 4th ECE/XIII. SIEEC*, Gödöllö, pp. 682–685.
- Buschinger A., 1997. Socially parasitic formicoxenine ants from Western Europe. A review (Hymenoptera, Formicidae). *Proc. Int. Coll. Soc. Insects, IUSSI*, St. Petersburg. vol. **3–4** : 1–9.
- Buschinger A., 1999. *Stenamma debile* (Hymenoptera, Formicidae) : Facultative polygyny, and an extreme 1997 sex ratio. *Insectes Soc.*, **46** : 53–57.
- Buschinger A., Alloway T.M., 1979. Sexual behaviour in the slave-making ant, *Harpagoxenus canadensis* M.R. Smith, and sexual pheromone experiments with *H. canadensis*, *H. americanus* (Emery), and *H. sublaevis* (Nylander) (Hymenoptera, Formicidae). *Z. Tierpsychol.*, **49** : 113–119.
- Buschinger A., Ehrhard W., Fischer K., Ofer J., 1988. The slave-making ant genus *Chalepoxenus* (Hymenoptera : Formicidae). I. Review of literature, range, slave species. *Zool. Jb. Syst.*, **115** : 383–401.
- Buschinger A., Ehrhardt W., Winter U., 1980. The organization of slave raids in dulotic ants. A comparative study (Hymenoptera : Formicidae). *Z. Tierpsychol.*, **53** : 245–264.
- Buschinger A., Francoeur A., 1991. Queen polymorphism and functional monogyny in the ant *Leptothorax sphagnicolus*. *Psyche*, **98** : 119–133.
- Buschinger A., Heinze J., 1992. Polymorphism of female reproductives in ants. In *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen Ed.), Leuven University Press, Leuven, Belgium, pp. 11–23.
- Buschinger A., Heinze J., 2001. *Stenamma debile* (Hymenoptera, Formicidae) : Productivity and sex allocation across three years. *Insectes Soc.*, **48** : 110–117.
- Buschinger A., Heinze J., Jessen K., 1987. First european record of an ant queen carrying a mealybug during her mating flight. *Naturwissenschaften*, **74** : 139–140.
- Buschinger A., Jessen K., Cagniant H., 1990. The life history of *Epimyrma algeriana* a slave-making ant with facultative polygyny (Hymenoptera Formicidae). *Zool. Beitr. N. F.*, **33** : 23–50.
- Buschinger A., Klein R.W., Maschwitz U., 1994. Colony structure of a bamboo-dwelling *Tetraponera* sp. (Hymenoptera, Formicidae, Pseudomyrmecinae) from Malaysia. *Insectes Soc.*, **41** : 29–41.
- Buschinger A., Klump B., 1988. Novel strategy of host-colony exploitation in a permanently parasitic ant *Doronomyrmex goesswaldi*. *Naturwissenschaften*, **75** : 577–578.
- Buschinger A., Maschwitz U., 1984. Defensive behavior and defensive mechanisms in ants. In *Defensive Mechanisms in Social Insects*. (H.R. Hermann Ed.), Praeger, New-York, pp. 95–149.
- Buschinger A., Peeters C., Crozier R.H., 1989. Life-pattern studies on an australian *Sphinctomyrmex* (Formicidae : Ponerinae; Cera-pachyini) : functional polygyny, brood periodicity, and raiding behavior. *Psyche*, **96** : 287–300.

- Buschinger A., Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Espadaler X., 2003 a. On the geographic distribution of queen polymorphism in *Myrmecina graminicola* (Hymenoptera : Formicidae). *Myrmeco. Nachr.*, **5** : 37–41.
- Buschinger A., Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Sanetra M., 2003 b. *Anergates atratulus* eine ungewöhnlich seltene Parasiten-Ameise. *Ameisenschutz aktuell*, **17** : 1–6.
- Buschinger A., Schumann R.D., 1994. New records of *Leptothorax wilsoni* from western North America. *Psyche*, **101** : 13–18.
- Buschinger A., Seifert B., 1997. On the host species of a temporary parasitic ant, *Lasius (Austrolasius) carnolicus* Mayr, 1861 (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **44** : 299–301.
- Buschinger A., Winter U., 1976. Funktionelle Monogynie bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) (Hym., Form.). *Insectes Soc.*, **23** : 549–558.
- Buschinger A., Winter U., 1977. Rekrutierung von Nestgenossen mittels Tandemlaufen bei Sklavenraubzügen der dulotischen Ameise *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.). *Insectes Soc.*, **24** : 183–190.
- Buschinger A., Winter U., 1983. Population studies of the dulotic ant, *Epimyrma ravouxi* and the degenerate slavemaker, *E. krausei* (Hymenoptera : Formicidae). *Entomol. Gen.*, **8** : 251–266.
- Buschinger A., Winter U., 1985. Life history and male morphology of the workerless parasitic ant *Epimyrma corsica* (Hymenoptera : Formicidae). *Entomol. Gen.*, **10** : 65–75.
- Buschinger A., Winter U., Faber W., 1983. The biology of *Myrmoxenus gordiagini* Ruzsky, a slave-making ant (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche*, **90** : 335–342.
- Bustos X., Cherix D., 1998. Contribution à la biologie de *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius) (Hymenoptera : Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **11** : 95–101.
- Butler C.G., 1954. The importance of queen substance in the life of a honeybee colony. *Bee World*, **35** : 169–176.
- Butler C.G., 1966. Mandibular gland pheromone of worker honeybee. *Nature*, **212** : 530.
- Butler C.G., Callow R.K., 1968. Pheromones of the honeybee (*Apis mellifera* L.) : the inhibitory scent of the queen. *Proc. R. Entomol. Soc. Lond. B*, **43** : 62–65.
- Cagniant H., 1979. La parthénogénèse thélytoque et arrhénotoque chez la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonsc. Cycle biologique en élevage des colonies avec reine et des colonies sans reine. *Insectes Soc.*, **26** : 51–60.
- Cahan S.H., Fewell J.H., 2004. Division of labor and the evolution of task sharing in queen associations of the harvester ant *Pogonomyrmex californicus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **56** : 9–17.
- Cahan S., Julian G.E., 1999. Fitness consequences of cooperative colony founding in the desert leaf-cutter ant *Acromyrmex versicolor*. *Behav. Ecol.*, **10** : 585–591.
- Calabi P., 1988. Behavioral flexibility in Hymenoptera : a re-examination of the concept of caste. In *Advances in Myrmecology* (J.C. Trager Ed.), E.J. Brill, Leiden, pp. 237–258.
- Calabi P., Porter S.D.F., 1989. Worker longevity in the fire ant *Solenopsis invicta* : ergonomic consideration of correlations between temperature, size and metabolic rates. *J. Insect. Physiol.*, **35** : 643–649.
- Calabi P., Traniello J.F.A., 1989. Behavioral flexibility in age castes of the ant *Pheidole dentata*. *J. Insect Behav.*, **2** : 663–677.
- Calcaterra L.A., Briano J.A., Williams D.F., 1999. Field studies of the parasitic ant *Solenopsis daguerrei* (Hymenoptera : Formicidae) on fire ants in Argentina. *Environ. Entomol.*, **28** : 88–95.
- Caldera E.J., Holway D.A., 2004. Evidence that queens do not influence nestmate recognition in Argentine ants. *Insectes Soc.*, **51** : 109–112.
- Callcott A.M., Collins H., 1995. Invasion and range expansion of imported fire ants in North America from 1918 to 1993. In *Proc. International Pest Symposia and 1995 Imported Fire Ant Research Conference*, San Antonio, Texas, pp. 50–61.
- Camazine S., Deneubourg J.L., Franks N.R., Sneyd J., Théraulaz G., Bonabeau E., 2001. *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton University Press, Princeton & Oxford.
- Camazine S., Sneyd J., 1991. A model of collective nectar source selection by honey bees : self-organization through simple rules. *J. Theor. Biol.*, **149** : 547–571.
- Camilo G.R., Philips Jr. S.A., 1990. Evolution of ant communities in response to invasion by the fire ant *Solenopsis invicta*. In *Applied Myrmecology : A World Perspective* (R.K. Vander Meer, K. Jaffé & A. Cedeno Eds.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford, pp. 191–198.
- Çamlitepe Y., Stradling D.J., 1995. Wood ants orient to magnetic fields. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **261** : 37–41.
- Cammaerts M.C., 1977. Recrutement d'ouvrières vers une source d'eau pure ou sucrée chez la fourmi *Myrmica rubra* L. (Formicidae). *Biol. Behav.*, **2** : 287–308.
- Cammaerts M.C., 1978. Recrutement to food in *Myrmica rubra* L. *Biol. Behav.*, **4** : 159–172.
- Cammaerts M.C., 1980. Systèmes d'approvisionnement chez *Myrmica scabrinodis* (Formicidae). *Insectes Soc.*, **27** : 328–342.
- Cammaerts M.C., 1981. Comparative study of the mandibular gland secretion of four species of *Myrmica* ants. *J. Insect Physiol.*, **27** : 225–231.
- Cammaerts M.C., 1982. Une source inédite de phéromone chez *Myrmica rubra* L. *Insectes Soc.*, **29** : 524–534.
- Cammaerts M.C., 2004. Classical conditioning, temporal learning and spatial learning in the ant *Myrmica sabuleti*. *Biologia*, **59** : 243–256.
- Cammaerts M.C., Attygalle A.B., Evershed R.P., Morgan E.D., 1985. The pheromonal activity of chiral 3-octanol for *Myrmica* ants. *Physiol. Entomol.*, **10** : 33–36.
- Cammaerts M.C., Cammaerts R., 1980. Food recruitment strategies of the ant *Myrmica sabuleti* and *Myrmica ruginodis*. *Behav. Processes*, **5** : 251–270.
- Cammaerts M.C., Cammaerts R., 1998. Marking of nest entrance vicinity in the ant *Pheidole pallidula* (Formicidae, Myrmicinae). *Behav. Processes*, **42** : 19–31.
- Cammaerts M.C., Cammaerts R., 2000 a. Nest odour in the ant *Myrmica rubra*. *Biologia*, **55** : 509–523.
- Cammaerts M.C., Cammaerts R., 2000 b. Foraging area marking in two related *Tetramorium* ant species (Hymenoptera : Formicidae). *J. Insect Behav.*, **13** : 679–698.
- Cammaerts M.C., Evershed R.P., Morgan E.D., 1981. Comparative study of pheromones emitted by different species of *Myrmica*. In *Biosystematics of Social Insects*. (P.E. Howse & J.L. Clément, Eds.) Academic Press, London, New York, pp. 185–192.
- Cammaerts M.C., Evershed R.P., Morgan E.D., 1983. The volatile components of the mandibular gland secretion of workers of the ants *Myrmica lobicornis* and *Myrmica sulcinodis*. *J. Insect Physiol.*, **29** : 659–664.
- Cammaerts M.C., Morgan E.D., Tyler R.C., 1977. Territorial marking in the ant *Myrmica rubra* L. (Formicidae). *Biol. Behav.*, **2** : 263–272.
- Cammaerts R., 1974. Le système glandulaire tégumentaire du Coléoptère myrmécophile *Claviger testaceus* Preysslér, 1790 (Pselaphidae). *Z. Morph. Tiere*, **77** : 187–219.
- Cammaerts R., 1991. Interactions comportementales entre la Fourmi *Lasius flavus* (Formicidae) et le Coléoptère myrmécophile *Claviger testaceus* (Pselaphidae). I. Éthogramme et moda-

- lités des interactions avec les ouvrières. *Bull. Ann. Soc. R. Belge Entomol.*, **127** : 155–190.
- Cammaerts R., 1992. Stimuli inducing the regurgitation of the workers of *Lasius flavus* (Formicidae) upon the myrmecophilous beetle *Claviger testaceus* (Pselaphidae). *Behav. Processes*, **28** : 81–95.
- Cammaerts R., 1995. Regurgitation behaviour of the *Lasius flavus* worker (Formicidae) towards the myrmecophilous beetle *Claviger testaceus* (Pselaphidae) and other recipients. *Behav. Processes*, **34** : 241–264.
- Cammaerts R., Cammaerts M.C., 1987. Nest topology, nestmate recognition, territorial marking and homing in the ant *Manica rubida* (Hymenoptera, Formicidae). *Biol. Behav.*, **12** : 65–81.
- Cammaerts R., Cammaerts M.C., 1992. Response of the myrmecophilous beetles *Edaphopausus favieri* (Carabidae, Paussinae) to 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine, the only known component of its host trail pheromone. In *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen Ed.), Leuven University Press, Leuven, Belgium, pp. 211–216.
- Cammaerts R., Cammaerts M.C., Detrain C., 1988. Response of the myrmecophilous beetles *Edaphopausus favieri* (Carabidae Paussinae) and *Dichillus minutus* (Tenebrionidae) to the trail of their host, *Pheidole pallidula*. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **5** : 199–206.
- Cammaerts R., Detrain C., Cammaerts M.C., 1990. Host trail following by the myrmecophilous beetle *Edaphopausus favieri* (Fairmaire) (Carabidae Paussinae). *Insectes Soc.*, **37** : 200–211.
- Cammaerts-Tricot M.C., 1974 a. Production and perception of attractive pheromone by differently aged workers of *Myrmica rubra* (Hymenoptera Formicidae). *Insectes Soc.*, **21** : 235–247.
- Cammaerts-Tricot M.C., 1974 b. Ontogenesis of trail pheromone production and trail following behaviour in the workers of *Myrmica rubra* L. (Formicidae) *Insectes Soc.*, **21** : 275–282.
- Cammaerts-Tricot M.C., 1975. Ontogenesis of the defence reactions in the workers of *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera : Formicidae). *Anim. Behav.*, **23** : 124–130.
- Cammell M.E., Way M.J., Paiva M.R., 1996. Diversity and structure of ant communities associated with oak, pine, eucalyptus and arable habitats in Portugal. *Insectes Soc.*, **43** : 37–46.
- Carew M.E., Tay W.T., Crozier R.H., 1997. Polygyny via unrelated queens indicated by mitochondrial DNA variation in the Australian meat ant *Iridomyrmex purpureus*. *Insectes Soc.*, **44** : 7–14.
- Cariou-Etienne A., Aron S., Passera L., 1992. Queen attractivity in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Behav. Processes*, **27** : 179–186.
- Cariou-Etienne A., Passera L., 1993. Queen power in relation to age and mating status in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Insectes Soc.*, **40** : 87–94.
- Carlin N.F., Hölldobler B., 1983. Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. *Science*, **222** : 1027–1029.
- Carlin N.F., Hölldobler B., 1986. The kin recognition system of carpenter ants (*Camponotus* spp.) I. Hierarchical cues in small colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **19** : 123–134.
- Carlin N.F., Reeve H.K., Cover S.P., 1993. Kin discrimination and division of labour among matrilineal in the polygynous carpenter ant *Camponotus planatus*. In *Queen Number and Sociality in Insects* (L. Keller Ed.), Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, pp. 362–401.
- Carlin N.F., Schwartz P.H., 1989. Pre-imaginal experience and nestmate brood recognition in the carpenter ant *Camponotus floridanus*. *Anim. Behav.*, **38** : 89–95.
- Carpenter F.M., Hermann H.R., 1979. Antiquity of sociality in insects. In *Social Insects*. (H.R. Hermann Ed.), Academic Press, New York, vol. **I** : 81–89.
- Carthy J.D., 1951. The orientation of two allied species of British ant. II. Odour trail laying and following in *Acanthomyops (Lasius) fuliginosus*. *Behaviour*, **4** : 304–318.
- Cartwright B.A., Collett T.S., 1982. How honey-bees use landmarks to guide their return to a food source. *Nature*, **295** : 560–564.
- Casewitz-Weulersse J., 1972. Habitats et comportement nidificateur de *Crematogaster scutellaris* Olivier. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, **77** : 12–19.
- Cassill D.L., 2002. Brood care strategies by newly mated monogynous *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae) queens during colony founding. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **95** : 208–212.
- Cassill D.L., 2003. Rules of supply and demand regulate recruitment to food in an ant society. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **54** : 441–450.
- Cassill D.L., Tschinkel W.R., 1995. Allocation of liquid food to larvae via trophallaxis in colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Anim. Behav.*, **50** : 801–813.
- Cassill D.L., Tschinkel W.R., 1996. A duration constant for worker-to-larva trophallaxis in fire ants. *Insectes Soc.*, **43** : 149–166.
- Cassill D.L., Tschinkel W.R., 1999 a. Task selection by workers of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **45** : 301–310.
- Cassill D.L., Tschinkel W.R., 1999 b. Regulation of diet in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *J. Insect Behav.*, **12** : 307–328.
- Cassill D.L., Tschinkel W.R., 1999 c. Information flow during social feeding in ant societies. In *Information Processing in Social Insects* (C. Detrain, J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 69–81.
- Cassill D.L., Tschinkel W.R., 2000. Behavioral and developmental homeostasis in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *J. Insect Physiol.*, **46** : 933–939.
- Cavalli-Sforza L.L., Feldman M.W., 1981. *Cultural Transmission and Evolution : A Quantitative Approach*. Princeton University Press, Princeton.
- Cavill G.W.K., Davies N.W., McDonald F.J., 1980. Characterisation of aggregation factors and associated compounds from the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*. *J. Chem. Ecol.*, **6** : 371–384.
- Cavill G.W.K., Robertson P.L., Davies N.W., 1979. An Argentine ant aggregation factor. *Experientia*, **35** : 989–990.
- Cerdá X., Retana J., 1992. A behavioural study of transporter workers in *Cataglyphis iberica* ant colonies (Hymenoptera Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **4** : 359–374.
- Cerdá X., Retana J., 1994. Food exploitation patterns of two sympatric seed-harvesting ants *Messor bouvieri* (Bond.) and *Messor capitatus* (Latr.) (Hym., Formicidae) from Spain. *J. Appl. Entomol.*, **117** : 268–277.
- Cerdá X., Retana J., 1998. Interference interactions and nest usurpation between two subordinate ant species. *Oecologia*, **113** : 577–583.
- Cerdá X., Retana J., 2000. Alternative strategies by thermophilic ants to cope with extreme heat : individual versus colony level traits. *Oikos*, **89** : 155–163.
- Cerdá X., Retana J., Cros S., 1998. Critical thermal limits in Mediterranean ant species : trade-off between mortality risk and foraging performance. *Funct. Ecol.*, **12** : 45–55.
- Cerdá X., Retana J., Haro A. de, 1994. Social carrying between nests in polycalic colonies of the monogynous ant *Cataglyphis iberica* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology*, **23** : 215–231.
- Cerdan P., Borel L., Palluel J., Délye G., 1986. Les fourmis moissonneuses et la végétation de la Crau (Bouches-du-Rhône). *Ecol. Med.*, **12** : 14–23.

- Ceusters R., 1977. Social homeostasis in colonies of *Formica polyctena* Foerster. (Hymenoptera, Formicidae) : nestform and temperature preferences. *Proc. VIIIth Int. IUSSI Congr.*, Wageningen, pp. 111–112.
- Ceusters R., 1986. Simulation du nid naturel des fourmis par des nids artificiels placés sur un gradient de température. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **3** : 235–241.
- Chadab R., Rettenmeyer C.W., 1975. Mass recruitment by army ants. *Science*, **188** : 1124–1125.
- Chameron S., Beugnon G., 1999. Cognition spatiale chez l'insecte : de la perception à la navigation. In *Éléments d'Ethologie Cognitive* (J. Gervet & M. Pratte, Eds.), Hermes Sciences Publications, Paris, pp. 181–204.
- Chameron S., Schatz B., Pastergue-Ruiz I., Beugnon G., Collett T.S., 1998. The learning of a sequence of visual patterns by the ant *Cataglyphis cursor*. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **265** : 2309–2313.
- Champalbert A., 1986. Individual ontogenesis of social behaviour in *Ectatomma tuberculatum* (Ponerinae) ants. In *The Individual and Society* (L. Passera & J.P. Lachaud, Eds.), Privat, IEC, Toulouse, pp. 127–137.
- Champalbert A., Lachaud J.P., 1990. Existence of a sensitive period during the ontogenesis of social behaviour in a primitive ant. *Anim. Behav.*, **39** : 850–59.
- Chang V.C., 1985. Colony revival and notes on rearing and life history of the big-headed ant. *Proc. Hawaii. Entomol. Soc.*, **25** : 53–58.
- Chapman R.E., Bourke A.F.G., 2001. The influence of sociality on the conservation biology of social insects. *Ecol. Lett.*, **4** : 650–662.
- Chapuisat M., Bernasconi C., Hoehn S., Reuter M., 2005. Nest-mate recognition in the unicolonial ant *Formica paralugubris*. *Behav. Ecol.*, **16** : 15–19.
- Chapuisat M., Bocherens S., Rosset H., 2004. Variable queen number in ant colonies : No impact on queen turnover, inbreeding, and population genetic differentiation in the ant *Formica selysi*. *Evolution*, **58** : 1064–1072.
- Chapuisat M., Goudet J., Keller L., 1997 a. Microsatellites reveal high population viscosity and limited dispersal in the ant *Formica paralugubris*. *Evolution*, **51** : 475–482.
- Chapuisat M., Keller L., 1999 a. Extended family structure in the ant *Formica paralugubris* : the role of the breeding system. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **46** : 405–412.
- Chapuisat M., Keller L., 1999 b. Testing kin selection with sex allocation data in eusocial Hymenoptera. *Heredity*, **82** : 473–478.
- Chapuisat M., Keller L., 2002. Division of labour influences the rate of ageing in weaver ant workers. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **269** : 909–913.
- Chapuisat M., Sundström L., Keller L., 1997 b. Sex-ratio regulation : the economics of fratricide in ants. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **264** : 1255–1260.
- Charlat S., Hurst G.D.D., Mercot H., 2003. Evolutionary consequences of *Wolbachia* infections. *Trends Genet.*, **19** : 217–223.
- Charnov E.L., 1978. Evolution of eusocial behavior : offspring choice or parental parasitism. *J. Theor. Biol.*, **75** : 451–465.
- Chauvin R., 1969. *Le Monde des Fourmis*. Plon, Paris.
- Chen S.C., 1937 a. Social modification of the activity of ants in nest-building. *Physiol. Zool.*, **10** : 420–436.
- Chen S.C., 1937 b. The leaders and followers among the ants in nest-building. *Physiol. Zool.*, **10** : 437–455.
- Chen Y.P., Vinson S.B., 2000. Effects of queen attractiveness to workers on the queen nutritional status and egg production in the polygynous *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **93** : 295–302.
- Cherix D., 1980. Note préliminaire sur la structure, la phénologie et le régime alimentaire d'une super-colonie de *Formica lugubris* Zett. *Insectes Soc.*, **27** : 226–236.
- Cherix D., 1982. Structure de la fourmière de *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). *Bull. Rom. Entomol.*, **1** : 71–77.
- Cherix D., 1987. Relation between diet and polyethism in *Formica* colonies. In *From Individual to Collective Behavior in Social Insects* (J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 93–115.
- Cherix D., Chautems D., Fletcher D.J.C., Gris G., Keller L., Passera L., Rosengren R., Vargo E.L., Walter F., 1991. Alternative reproductive strategies in *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **1** : 61–66.
- Cherix D., Gris G., 1978. Relations et agressivité chez *Formica lugubris* Zett. dans le Jura. *Proc. 8th. Meeting of Soc. Ins. Sect. PES*, Pulawy, pp. 7–12.
- Cherix D., Maeder A., Bernasconi C., Castella G., Freitag A., 2004. Red wood ants : new species and new questions. *Insect Social Life*, **5** : 47–54.
- Cherix D., Rosengren R., 1979. 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. UIEIS sect. française*, Lausanne, pp. 61–69.
- Cherrett J.M., 1968. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae). 1. Foraging pattern and plants species attacked in tropical rain forest. *J. Anim. Ecol.*, **37** : 387–403.
- Cherrett J.M., 1970. Possible reasons for the mutualism between leaf-cutting ants (Hymenoptera : Formicidae). *Biol. Ecol. méditerran.*, **7** : 113–127.
- Cherrett J.M., 1982. The economic importance of leaf-cutting ants. In *The Biology of Social Insects* (M.D. Breed, C.D. Michener & H.E. Evans, Eds.), San Francisco & Oxford, pp. 114.
- Cherrett J.M., Pollard G.V., Turner J.A., 1974. Preliminary observations on *Acromyrmex landolti* (For.) and *Atta laevigata* (Fr. Smith) as pasture pests in Guyana. *Trop. Agric.*, **51** : 69–74.
- Cherrett J.M., Powell R.J., Stradling D.J., 1989. The mutualism between leaf-cutting ants and their fungus. In *Insect-Fungus Interactions*. (N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond & J.F. Weber, Eds.), Academic Press, London, pp. 93–120.
- Choe J.C., 1988. Worker reproduction and social evolution in ant (Hymenoptera Formicidae). In *Advances in Myrmecology* (J.C. Trager Ed.), E.J. Brill, Leiden, pp. 163–187.
- Christe P., Oppliger A., Bancala F., Castella G., Chapuisat M., 2003. Evidence for collective medication in ants. *Ecol. Lett.*, **6** : 19–22.
- Christian C.E., 2001. Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature*, **413** : 635–639.
- Clark A.B., 1978. Sex ratio and local resource competition in a multiple prosimian primate. *Science*, **201** : 163–165.
- Clark D.B., Guayasamin C., Pazmino O., Donoso C., Paez de Villalacis Y., 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata* : autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica*, **14** : 196–207.
- Clark J., 1951. *The Formicidae of Australia*. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Melbourne, vol **1** : 1–230.
- Clutton-Brock T.H., Brotherton P.N.M., Smith R., McIlrath G.M., Kansky R., Gaynor D., O'Riain M.J., Skinner J.D., 1998. Infanticide and expulsion of females in a cooperative mammal. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **265** : 2291–2295.
- Coglitore C., Cammaerts M.C., 1981. Etude du pouvoir agrégatif des reines de *Myrmica rubra* L. *Insectes Soc.*, **28** : 353–370.

- Cogni R., Oliveira P.S., 2004 *a*. Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant, *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.*, **51** : 123–130.
- Cogni R., Oliveira P.S., 2004 *b*. Recruitment behavior during foraging in the neotropical ant *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae : Ponerinae) : Does the type of food matter? *J. Insect Behav.*, **17** : 443–458.
- Cole B.J., 1981. Dominance hierarchies in *Leptothorax* ants. *Science*, **212** : 83–84.
- Cole B.J., 1983. Multiple mating and the evolution of social behavior in the Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **12** : 191–201.
- Cole B.J., 1986. The social behavior of *Leptothorax allardycei* (Hymenoptera, Formicidae) : time budgets and the evolution of worker reproduction. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18** : 165–173.
- Cole B.J., 1991. Short term activity cycles in ants generation of periodicity by worker interaction. *Am. Nat.* **137** : 244–259.
- Cole B.J., Wiernasz D.C., 1999. The selective advantage of low relatedness. *Science*, **285** : 891–893.
- Cole B.J., Wiernasz D.C., 2000. Colony size and reproduction in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Insectes Soc.*, **47** : 249–255.
- Cole F.R., Medeiros A.C., Loope L.L., Zuehlke W., 1992. Effects of the Argentine ant on arthropod fauna of Hawaiian high-elevation shrubland. *Ecology*, **73** : 1312–1322.
- Collett M., Collett T.S., Bisch S., Wehner R., 1998. Local and global vectors in desert ant navigation. *Nature*, **394** : 269–272.
- Collett T.S., Graham P., Durier V., 2003. Route learning by insects. *Curr. Opin. Neurobiol.*, **13** : 718–725.
- Combes M., 1937. Existence probable d'une élite non différenciée d'aspect, constituant les véritables ouvrières chez les *Formica*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **204** : 1674–1675.
- Conway J.R., 1977. Analysis of clear and dark amber repletes of the honey ant *Myrmecocystus mexicanus hortideorum*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **70** : 367–369.
- Conway J.R., 1990. Notes on repletes myrmecophiles and predators of honey ant nests *Myrmecocystus mexicanus* (Hymenoptera Formicidae) in Arizona USA. *J. N. Y. Entomol. Soc.*, **98** : 103–107.
- Cook J.M., 1993. Sex determination in the Hymenoptera : a review of models and evidence. *Heredity*, **71** : 421–435.
- Cook J.M., Crozier R.H., 1995. Sex determination and population biology in the Hymenoptera. *Trends Ecol. Evol.*, **10** : 281–286.
- Cool-Kwait E., Topoff H., 1984. Raid organization and behavioral development in the slave-making ant *Polyergus lucidus* Mayr. *Insectes Soc.*, **31** : 361–374.
- Corbara B., 1991. L'organisation sociale et sa genèse chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger. *Thèse*, Paris XIII.
- Corbara B., Dejean A., 1996. Arboreal nest building and ant-garden initiation by a ponerine ant. *Naturwissenschaften*, **83** : 227–230.
- Corbara B., Dejean A., Orivel J., 1999. Les jardins de fourmis, une association plantes-fourmis originale. *Année Biol.*, **38** : 73–89.
- Couret H., Passera L., 1979. Marquage des pistes alimentaires chez trois espèces de Dolichoderinae (Hym. Formicidae) : *Tapinoma erraticum* (Latr.), *Tapinoma nigerrimum* (Nyl.) et *Iridomyrmex humilis* (Mayr.). *Annls Sci. Nat. Zool.*, **1** : 39–48.
- Cover S.P., Sanwald R., 1988. Colony founding in *Acanthomyops murphi* a temporary social parasite of *Lasius neoniger*. In *Advances in Myrmecology*. (J.C. Trager Ed.), E.J. Brill Leiden, pp. 405–417.
- Cowan C.W., Watson P.J., 1992. *The Origins of Agriculture*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Craig R., 1979. Parental manipulation, kin selection and the evolution of altruism. *Evolution*, **33** : 319–334.
- Crawford D.L., Rissing S.W., 1983. Regulation of recruitment by individual scouts in *Formica oreas* (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **30** : 177–183.
- Creemers B., Billen J., Gobin B., 2003. Larval begging behaviour in the ant *Myrmica rubra*. *Ethol. Ecol. Evol.*, **15** : 261–272.
- Cremer S., Heinze J., 2002. Adaptive production of fighter males : queens of the ant *Cardiocondyla* adjust the sex ratio under local mate competition. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **269** : 417–422.
- Cremer S., Heinze J., 2003. Stress grows wings : Environmental induction of winged dispersal males in *Cardiocondyla* ants. *Curr. Biol.*, **13** : 219–223.
- Cremer S., Sledge M.F., Heinze J., 2002. Chemical mimicry - Male ants disguised by the queen's bouquet. *Nature*, **419** : 897.
- Crespi B.J., 1992. Cannibalism and trophic eggs in subsocial and eusocial insects. In *Cannibalism : Ecology and Evolution among Diverse Taxa* (M. Elgar & B. Crespi Eds.), Oxford University Press, pp. 176–213.
- Crespi B.J., 2001. The evolution of social behavior in microorganisms. *Trends Ecol. Evol.*, **16** : 178–183.
- Crespi B.J., Yanega D., 1995. The definition of eusociality. *Behav. Ecol.*, **6** : 109–115.
- Crist T.O., MacMahon J.A., 1991. Individual foraging components of harvester ants : movements patterns and seed patch fidelity. *Insectes Soc.*, **38** : 379–396.
- Cros S., Cerdá X., Retana J., 1997. Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. *Ecoscience*, **4** : 269–278.
- Crosland M.W., 1988. Inability to discriminate between related and unrelated larvae in the ant *Rhytidoponera confusa* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **80** : 844–850.
- Crosland M.W., 1989. Kin recognition in the ant *Rhytidoponera confusa*. I. Environmental odour. *Anim. Behav.*, **37** : 912–919.
- Crosland M.W., 1990. The influence of the queen, colony size and worker ovarian development on nestmate recognition in the ant *Rhytidoponera confusa*. *Anim. Behav.*, **39** : 413–425.
- Crozier R.H., 1977. Evolutionary genetics of the Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, **22** : 263–288.
- Crozier R.H., 1979. Genetics of sociality. In *Social Insects*. (H.R. Hermann Ed.), Academic Press, New-York, vol. **I** : 223–286.
- Crozier R.H., Dix M.W., 1979. Analysis of two genetic models for the innate components of colony odor in social Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **4** : 217–224.
- Crozier R.H., Fjerdingstad E.J., 2001. Polyandry in social Hymenoptera. Disunity in diversity? *Ann. Zool. Fenn.*, **38** : 267–285.
- Crozier R.H., Jermin L.S., Chiotis M., 1997. Molecular evidence for a Jurassic origin of ants. *Naturwissenschaften*, **84** : 22–23.
- Crozier R.H., Page R.E., 1985. On being the right size : Male contributions and multiple mating in social Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18** : 105–115.
- Crozier R.H., Pamilo P., 1996. *Evolution of Social Insect Societies. Sex Allocation and Kin Selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Currie C.R., 2001. A community of ants, fungi and a bacteria : a multilateral approach to studying symbiosis. *Annu. Rev. Microbiol.*, **55** : 357–380.
- Currie C.R., Bot A.N.M., Boomsma J.J., 2003 *b*. Experimental evidence of a tripartite mutualism : bacteria protect ant fungus gardens from specialized parasites. *Oikos*, **101** : 91–102.
- Currie C.R., Mueller U.G., Malloch D., 1999 *b*. The agricultural pathology of ant fungus gardens. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **96** : 7998–8002.
- Currie C.R., Scott J.A., Summerbell R.C., Malloch D., 1999 *a*. Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. *Nature*, **398** : 701–704.

- Currie C.R., Scott J.A., Summerbell R.C., Malloch D., 2003 *c*. Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. *Nature*, **423** : 461.
- Currie C.R., Stuart A.E., 2001. Weeding and grooming of pathogens in agriculture by ants. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **268** : 1033–1039.
- Currie C.R., Wong B., Stuart A.E., Schultz T.R., Rehner S.A., Mueller U.G., Sung G.H., Spatafora J.W., Straus N.A., 2003 *a*. Ancient tripartite coevolution in the attine ant-microbe symbiosis. *Science*, **299** : 386–388.
- Curtis B.A., 1985. Temperature tolerances in the Namib Desert dune ant, *Camponotus detritus*. *J. Insect. Physiol.*, **31** : 463–466.
- Cushing P.E., 1995. Description of the spider *Masoncus pogonophilus* (Araneae, Linyphiidae), a harvester ant myrmecophile. *J. Arachnol.*, **23** : 55–59.
- Cushing P.E., 1997. Myrmecomorphy and myrmecophily in spiders : a review. *Fla. Entomol.*, **80** : 165–193.
- Cushman J.H., Rashbrook V.K., Beattie A.J., 1994. Assessing benefits to both participants in a lycaenid-ant association. *Ecology*, **75** : 1031–1041.
- Cuvillier-Hot V., Cobb M., Malosse C., Peeters C., 2001. Sex, age and ovarian activity affect cuticular hydrocarbons in *Diacamma ceylonense*, a queenless ant. *J. Insect Physiol.*, **47** : 485–493.
- Cuvillier-Hot V., Gadagkar R., Peeters C., Cobb M., 2002. Regulation of reproduction in a queenless ant : aggression, pheromones and reduction in conflict. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **269** : 1295–1300.
- Cuvillier-Hot V., Lenoir A., Crewe R., Malosse C., Peeters C., 2004 *a*. Fertility signalling and reproductive skew in queenless ants. *Anim. Behav.*, **68** : 1209–1219.
- Cuvillier-Hot V., Lenoir A., Peeters C., 2004 *b*. Reproductive monopoly enforced by sterile police workers in a queenless ant. *Behav. Ecol.*, **15** : 970–975.
- Cuvillier-Hot V., Renault V., Peeters C., 2005. Rapid modification in the olfactory signal of ants following a change in reproductive status. *Naturwissenschaften*, **92** : 73–77.
- Czechowski W., 1977. Recruitment signals and raids in slave-maker ants. *Ann. Zool.*, **34** : 1–26.
- Czechowski W., 1985. Competition between *Myrmica laevinodis* and *Lasius niger* (Hymenoptera : Formicoidea). *Ann. Zool.*, **39** : 153–174.
- Czechowski W., 2004. Scarcity of sites suitable for nesting promotes plesiobiosis in ants (Hymenoptera : Formicidae). *Entomol. Fenn.*, **15** : 211.
- Czechowski W., Rotkiewicz W., 1997. Relations between *Formica sanguinea* Latr., and *Formica cinerea cinerea* Mayr (Hymenoptera, Formicidae). An unusual form of dulosis. *Ann. Zool.*, **47** : 469–478.
- Czechowski W., Vepsäläinen K., 1999. Plesiobiosis between *Formica fusca* L. and *Formica aquilonia* Yarr. (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Zool.*, **49** : 125–127.
- D'Ettoire P., Errard C., 1998. Chemical disguise during colony founding in the dulotic ant *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Insect Soc. Life*, **2** : 71–77.
- D'Ettoire P., Errard C., Ibarra F., Francke W., Hefetz A., 2000. Sneak in or repel your enemy : Dufour's gland repellent as a strategy for successful usurpation in the slave-maker *Polyergus rufescens*. *Chemoecology*, **10** : 135–142.
- D'Ettoire P., Heinze J., 2001. Sociobiology of slave-making ants. *Acta Ethol.*, **3** : 67–82.
- D'Ettoire P., Heinze J., Ratnieks F.L.W., 2004 *b*. Worker policing by egg eating in the ponerine ant *Pachycondyla inversa*. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **271** : 1427–1434.
- D'Ettoire P., Heinze J., Schulz C., Francke W., Ayasse M., 2004 *a*. Does she smell like a queen? Chemoreception of a cuticular hydrocarbon signal in the ant *Pachycondyla inversa*. *J. Exp. Biol.*, **207** : 1085–1091.
- D'Ettoire P., Mora P., Dibangou V., Rouland C., Errard C., 2002. The role of the symbiotic fungus in the digestive metabolism of two species of fungus-growing ants. *J. Comp. Physiol. B*, **172** : 169–176.
- D'Ettoire P., Mori A., Le Moli F., 1997. Haplometrotic colony founding by the slave-making ant *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae). *Ital. J. Zool.*, **64** : 49–53.
- Dahbi A., Hefetz A., Cerdá X., Lenoir A., 1999. Trophallaxis mediates uniformity of colony odor in *Cataglyphis iberica* ants (Hymenoptera, Formicidae). *J. Insect Behav.*, **12** : 559–567.
- Dahbi A., Lenoir A., 1998. Queen and colony odour in the multiple nest ant species, *Cataglyphis iberica* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **45** : 301–313.
- Dartigues D., 1992. Interactions entre prédateurs aphidiphages et la fourmi *Tapinoma simrothi*, sur les orangers en Kabylie. *Vie & Milieu*, **42** : 283–287.
- Dartigues D., Passera L., 1979. La ponte des ouvrières chez la fourmi *Camponotus aethiops* Latreille (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Soc. Ent. Fr. (N. S.)*, **15** : 109–116.
- Darwin C.R., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. John Murray, London (1968) Edition Penguin Books, Harmondsworth.
- David C.T., Wood D.L., 1980. Orientation to trails by a carpenter ant, *Camponotus modoc* (Hymenoptera : Formicidae) in a giant sequoia forest. *Can. Ent.*, **112** : 993–1000.
- Davidson D.W., 1977. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, **58** : 725–737.
- Davidson D.W., 1978. Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor pergandei* Mayr) as a function of the competitive environment. *Am. Nat.*, **112** : 523–532.
- Davidson D.W., 1982. Sexual selection in harvester ants (Hymenoptera, Formicidae : *Pogonomyrmex*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **10** : 245–250.
- Davidson D.W., 1988. Ecological studies of neotropical ant gardens. *Ecology*, **69** : 1138–1152.
- Davidson D.W., 1997. The role of imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *J. Linn. Soc.*, **61** : 153–181.
- Davidson D.W., Cook S.C., Snelling R.R., 2004. Liquid-feeding performances of ants (Formicidae) : ecological and evolutionary implications. *Oecologia*, **139** : 255–266.
- Davidson D.W., Cook S.C., Snelling R.R., Chua T.H., 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science*, **300** : 969–972.
- Davidson D.W., Inouye R.S., Brown J.H., 1984. Granivory in a desert ecosystem : experimental evidence for indirect facilitation of ants by rodents. *Ecology*, **65** : 1780–1786.
- Davidson D.W., Longino J.T., Snelling R.R., 1988. Pruning of host plant neighbors by ants : an experimental approach. *Ecology*, **69** : 801–808.
- Davidson D.W., McKey D., 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationship. *J. Hym. Res.*, **2** : 13–83.
- Davidson D.W., Patrell-Kim L., 1996. Tropical arboreal ants : why so abundant? In *Neotropical Biodiversity and Conservation* (A.C. Gibson Ed.), Midred E. Mathias Botanical Garden, Los Angeles, pp. 127–140.
- Davidson D.W., Seidel J.L., Epstein W.W., 1990. Neotropical ant-gardens. II. Bioassays of seed compounds. *J. Chem. Ecol.*, **13** : 2993–3013.

- Davies N.B., Bourke A.F.G., Brooke M.D., 1989. Cuckoos and parasitic ants interspecific brood parasitism as an evolutionary arms race. *Trends Ecol. Evol.*, **4** : 274–278.
- Davis L.R., Vander Meer R.K., Porter S.D., 2001. Red imported fire ants expand their range across the West Indies. *Florida Entomol.*, **84** : 735–736.
- Dawkins R., 1978. *Le Gène Égoïste*. Éditions Menges (traduction française), Paris.
- De Carli P., Lachaud J.P., Beugnon G., López-Méndez A., 1998. Études en milieu naturel du comportement de cleptobiose chez la fourmi néotropicale *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **11** : 29–32.
- De Carli P., Pavan G., Priano M., Lachaud J.P., Fanfani A., Giovannotti M., 1996. Analyse comparative des stridulations émises par 4 espèces de fourmis ponérines (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **10** : 125–131.
- Debout G., Provost E., Renucci M., Tirard A., Schatz B., McKey D., 2003. Colony structure in a plant-ant : behavioural, chemical and genetic study of polydomy in *Cataulacus mckeyi* (Myrmicinae). *Oecologia*, **137** : 195–204.
- Deffernez L., Champagne Ph., Verhaeghe J.C., Josens G., Loreau M., 1990. Analysis of the spatio-temporal niche of foraging grassland ants in the field. *Insectes Soc.*, **37** : 1–13.
- DeHeer C.J., Goodisman M.A.D., Ross K.G., 1999. Queen dispersal strategies in the multiple-queen form of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Am. Nat.*, **153** : 660–675.
- DeHeer C.J., Ross K.G., 1997. Lack of detectable nepotism in multiple-queen colonies of the fire ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **40** : 27–33.
- DeHeer C.J., Tschinkel W.R., 1998. The success of alternative reproductive tactics in monogyne populations of the ant *Solenopsis invicta* : Significance for transitions in social organization. *Behav. Ecol.*, **9** : 130–135.
- Dejean A., 1986. Etude du comportement de prédation dans le genre *Strumigenys* (Formicidae, Myrmicinae). *Insectes Soc.*, **33** : 388–405.
- Dejean A., 1990. Influence de l'environnement pré-imaginal et précoce dans le choix du site de nidification de *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa*. *Behav. Processes*, **21** : 107–125.
- Dejean A., Amiet J.L., 1992. Un cas de myrmécophilie inattendu : la cohabitation de l'Anoure *Kassina senegalensis* avec la fourmi *Megaponera foetens*. *Alytes*, **10** : 31–36.
- Dejean A., Bashingwa E.P., 1985. La prédation chez *Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.*, **32** : 23–423.
- Dejean A., Beugnon G., 1991. Persistent intercolonial trunkroute-marking in the African Weaver Ant *Oecophylla longinoda* Latreille (Hymenoptera, Formicidae) : Tom Thumb's versus Ariadne's orienting strategies. *Ethology*, **88** : 89–98.
- Dejean A., Beugnon G., 1996. Host ant trail following by myrmecophilous larvae of Liphyrinae (Lepidoptera, Lycaenidae). *Oecologia*, **106** : 57–62.
- Dejean A., Bourgoïn T., 1998. Relationships between ants (Hymenoptera : Formicidae) and *Euphyonarthex phyllostoma* (Hemiptera : Tettigometridae). *Sociobiology*, **32** : 91–100.
- Dejean A., Corbara B., 2003. Review of mosaics of dominant ants in rainforest and plantations. In *Arthropods of Tropical Forest. Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy* (Y. Basset, V. Novotny, S.E. Miller & R.L. Kitching, Eds.), Cambridge University Press, pp. 341–347.
- Dejean A., Corbara B., Oliva-Rivera J., 1990. Mise en évidence d'une forme d'apprentissage dans le comportement de capture des proies chez *Pachycondyla* (*Neoponera*) *villosa* (Formicidae, Ponerinae). *Behaviour*, **115** : 175–187.
- Dejean A., Gibernau M., Bourgoïn T., 2000. A new case of trophobiosis between ants and Heteroptera. *C. R. Acad. Sci.*, Série III, **323** : 447–454.
- Dejean A., Lachaud J.P., 1994. Ecology and behavior of the seed-eating ponerine ant *Brachyponera senaarensis* (Mayr). *Insectes Soc.*, **41** : 191–210.
- Dejean A., Lenoir A., Godzinska E.J., 1994. The hunting behavior of *Polyrhachis laboriosa*, a nondominant arboreal ant of the African equatorial forest (Hymenoptera, Formicidae, Formicinae). *Sociobiology*, **23** : 293–313.
- Dejean A., Passera L., 1974. Ponte des ouvrières et inhibition royale chez la fourmi *Temnothorax recedens* (Nyl.) (Formicidae, Myrmicinae). *Insectes Soc.*, **21** : 343–356.
- Dejean A., Solano P.J., Ayroles J., Corbara B., Orivel J., 2005. Arboreal ants build traps to capture prey. *Nature*, **434** : 973.
- Dejean A., Suzzoni J.P., 1997. Surface tension strengths in the service of a ponerine ant : A new kind of nectar transport. *Naturwissenschaften*, **84** : 76–79.
- Dekoninck W.C., Baere J. de, Mertens J., Maelfait J.P., 2002. On the arrival of the Asian invader ant *Lasius neglectus* in Belgium (Hymenoptera, Formicidae). *Bull. Ann. Soc. R. Belge Entomol.*, **138** : 45–48.
- Delabie J.H.C., 1990. The ant problem of cocoa farms in Brazil. In *Applied Myrmecology : A World Perspective* (R.K. Vander Meer, K. Jaffé & A. Cedeno, Eds.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford, pp. 555–569.
- Delabie J.H.C., 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha) : an overview. *Neotrop. Entomol.*, **30** : 501–516.
- Delabie J.H.C., Benton F.P., Medeiros M.A. de, 1991. La polydomie chez les formicidae arboricoles dans les cacaoyères du Brésil : optimisation de l'occupation de l'espace ou stratégie défensive ? *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **7** : 173–178.
- Delabie J.H.C., Encarnaçao A.V.M. da, Cazorla I.M., 1994. Relations between *Wasmannia auropunctata* and its associated mealybug, *Planococcus citri* in Brazilian cocoa farms. In *Exotic Ants : Biology Impact, and Control of Introduced Species* (D.F. Williams, Ed.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford, pp. 91–103.
- Delabie J.H.C., Fowler H.G., Schindwein M.N., 1993. Ocorrência do parasita social *Pseudoatta* sp. nova em ninhos de *Acromyrmex rugosus* em Ilhéus, Bahia : primeiro registro para os tropicos. *4th Int. Symp. on Pest Ants*, Belo Horizonte, Brasil.
- Delabie J.H.C., Mantovani J.E., Mauricio I.C., 1990. Observações sobre a biologia de duas espécies de *Acropyga* (Formicidae, Formicinae, Plagirolepidini) associadas a rizosfera do cacauero. *Rev. Brasil. Biol.*, **51** : 198–192.
- Delage B., 1962. Recherches sur l'alimentation des fourmis granivores *Messor capitatus*. *Insectes Soc.*, **9** : 137–143.
- Delage B., 1968. Recherche sur les fourmis moissonneuses du Bassin Aquitain : éthologie, physiologie de l'alimentation. *Ann. Sc. Nat. (Zool)*, 12^e série, **10** : 197–266.
- Delage-Darchen B., 1972. Une fourmi de Côte d'Ivoire : *Melissotarsus titubans* Del. n. sp. *Insectes Soc.*, **19** : 213–226.
- Delage-Darchen B., 1974. Écologie et biologie de *Crematogaster impressa* Emery, fourmi savanicole d'Afrique. *Insectes Soc.*, **21** : 13–34.
- Delage-Darchen B., Matile-Ferrero D., Balachowsky A.S., 1972. Sur un cas aberrant de symbiose Cochenilles – Fourmis. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D*, **275** : 2359–2361.
- Delsinne T., Jourdan H., Chazeau J., 2001. Premières données sur la monopolisation de ressources par l'envahisseur *Wasmannia auropunctata* (Roger) au sein d'une myrmécophage de forêt sèche néo-calédonienne. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **14** : 1–5.

- Délye G., 1968. Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des Fourmis du Sahara. *Thèse*, Marseille.
- Délye G., 1971. Observations sur le nid et le comportement de *Messor arenarius* (Hym. Formicidae). *Insectes Soc.*, **18** : 15–20.
- Délye G., 1974. Observations sur le comportement de la fourmi *Cataglyphis bicolor* (Fabricius) lors d'une éclipse totale de soleil. *Insectes Soc.*, **21** : 369–380.
- Deneubourg J.L., 1977. Application de l'ordre par fluctuations à la description de certaines étapes de la construction du nid chez les Termites. *Insectes Soc.*, **24** : 117–130.
- Deneubourg J.L., Aron S., Goss S., Pasteels J.M., 1990. The self-organizing exploratory pattern of the Argentine ant. *J. Insect Behav.*, **3** : 159–168.
- Deneubourg J.L., Aron S., Goss S., Pasteels J.M., Duerinck G., 1986. Random behaviour, amplification processes and number of participants : how they contribute to the foraging properties of ants. *Physica*, **22 D** : 176–186.
- Deneubourg J.L., Goss S., 1989. Collective patterns and decision-making. *Ethol. Ecol. Evol.*, **1** : 295–311.
- Deneubourg J.L., Goss S., Franks N., Pasteels J.M., 1989. The blind leading the blind : modeling chemically mediated army ant raid patterns. *J. Insect Behav.*, **2** : 719–725.
- Deneubourg J.L., Goss S., Franks N.R., Sendova-Franks A.B., Detrain C., Chrétien L., 1991. The dynamics of collective sorting : Robot-like ant and ant-like robot. *In From Animals to Animals* (J.A. Meyer & S.W. Wilson, Eds.), MIT Press, Cambridge, pp. 346–355.
- Deneubourg J.L., Goss S., Pasteels J.M., Fresneau D., Lachaud J.P., 1987. Self-organization mechanisms in ant societies (II) : Learning in foraging and division of labor. *In From Individual to Collective Behavior in Social Insects* (J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 177–196.
- Deneubourg J. L., Pasteels J. M., Verhaeghe J.C., 1983. Probabilistic behaviour in ants : A strategy of errors? *J. Theor. Biol.*, **105** : 259–271.
- Denny A.J., Franks N.R., Powell S., Edwards K.J., 2004. Exceptionally high levels of multiple mating in an army ant. *Naturwissenschaften*, **91** : 396–399.
- Depickère S., Fresneau D., Deneubourg J.L., 2004 b. The influence of red light on the aggregation of two castes of the ant, *Lasius niger*. *J. Insect Physiol.*, **50** : 629–635.
- Depickère S., Fresneau D., Detrain C., Deneubourg J.L., 2004 a. Marking as a decision factor in the choice of a new nesting site in *Lasius niger*. *Insectes Soc.*, **51** : 243–246.
- deShazo R.D., Kemp S.F., deShazo M.D., Goddard J., 2004. Fire ant attacks on patients in nursing homes : An increasing problem. *J. Am. Med.*, **116** : 843–846.
- Deslippe R.J., Savolainen R., 1994. Role of food supply in structuring a population of *Formica* ants. *J. Anim. Ecol.*, **63** : 756–764.
- Deslippe R.J., Savolainen R., 1995. Sex investment in a social insect : The proximate role of food. *Ecology*, **76** : 375–382.
- Detrain C., 1990. Field study on foraging by the polymorphic ant species, *Pheidole pallidula*. *Insectes Soc.*, **37** : 315–332.
- Detrain C., Deneubourg J.L., 1997. Scavenging by *Pheidole pallidula* : A key for understanding decision-making systems in ants. *Anim. Behav.*, **53** : 537–547.
- Detrain C., Deneubourg J.L., Pasteels J.M., 1999. Decision-making in foraging by social insects. *In Information Processing in Social Insects* (C. Detrain, J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 351–354.
- Detrain C., Deneubourg J.L., Quinet Y., 1991. Dynamics of collective exploration in the ant *Pheidole pallidula*. *Psyche*, **98** : 21–31.
- Detrain C., Natan C., Deneubourg J.L., 2001. The influence of the physical environment on the self-organised foraging patterns of ants. *Naturwissenschaften*, **88** : 171–174.
- Detrain C., Pasteels J.M., 1991. Caste difference in behavioral thresholds as a basis for polyethism during food recruitment in the ant, *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera : Myrmicinae). *J. Insect Behav.*, **4** : 157–176.
- Detrain C., Pasteels J.M., 1992. Caste polyethism and collective defense in the ant *Pheidole pallidula*. The outcome of quantitative differences in recruitment. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **29** : 405–412.
- Detrain C., Tasse O., 2000. Seed drops and caches by the harvester ant *Messor barbarus* : do they contribute to seed dispersal in Mediterranean grasslands? *Naturwissenschaften*, **87** : 373–376.
- Dettner K., Liepert C., 1994. Chemical mimicry and camouflage. *Annu. Rev. Entomol.*, **39** : 129–154.
- Devigne C., Detrain C., 1999. Effet de la distance sur le recrutement alimentaire chez la fourmi *Lasius niger* (L.). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **12** : 79–85.
- Diamond J., Case T.J., 1986. Overview : introductions, extinctions, exterminations and invasions. *In Community Ecology*. (J. Diamond & T.J. Case, Eds.), Harper & Row, New York, pp. 65–79.
- Dietemann V., Peeters C., 2000. Queen influence on the shift from trophic to reproductive eggs laid by workers of the ponerine ant *Pachycondyla apicalis*. *Insectes Soc.*, **47** : 223–228.
- Dietemann V., Peeters C., Hölldobler B., 2004. Gamergates in the Australian ant subfamily Myrmeciinae. *Naturwissenschaften*, **91** : 432–435.
- Dietemann V., Peeters C., Liebig J., Thivet V., Hölldobler B., 2003. Cuticular hydrocarbons mediate discrimination of reproductives and nonreproductives in the ant *Myrmecia gulosa*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **100** : 10341–10346.
- Di Giusto B., Anstett M.C., Dounias E., McKey D., 2001. Variation in the effectiveness of biotic defence : the case of an opportunistic ant-protection mutualism. *Oecologia*, **129** : 367–375.
- Dijkstra M.B., Boomsma J.J., 2003. *Gnamptogenys hartmani* Wheeler (Ponerinae : Ectatommini) : an agro-predator of *Trachymyrmex* and *Sericomyrmex* fungus-growing ants. *Naturwissenschaften*, **90** : 568–571.
- Djipto-Lordon C., Dejean A., 1999. Tropical arboreal ant mosaics : innate attraction and imprinting determine nest site selection in dominant ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **45** : 219–225.
- Dlussky G.M., 1983. A new family of Upper Cretaceous Hymenoptera : an “intermediate link” between the ants and the scoliids. *Paleo. Zhl.*, **3** : 65–67.
- Dobrzanska J., Dobrzanski J., 1960. Quelques nouvelles remarques sur l'éthologie de *Polyergus rufescens* Latr. *Insectes Soc.*, **7** : 1–8.
- Dobrzanska J., Dobrzanski J., 1989. Controversies on the subject of slave-raids in Amazon ants (genus *Polyergus*). *Acta Neurobiol. Exp.*, **49** : 367–379.
- Dobrzanski J., 1956. Badania nad zmysten czasu u mrowek. *Fol. Biol. Krakow*, **4** : 385–397.
- Dobrzanski J., 1961. Sur l'éthologie guerrière de *Formica sanguinea* Latr. (Hyménoptères, Formicidae). *Acta Biol. Experiment.*, **21** : 53–73.
- Doflein F., 1905. Beobachtungen an den Weberameisen (*Oecophylla smaragdina*). *Biol. Centralblatt*, **25** : 497–507.
- Donaldson W., Price A.H., Morse J., 1994. The current status and future prospects of the Texas horned lizard (*Phrynosoma cornutum*) in Texas. *Texas J. Sci.*, **46** : 97–113.
- Donisthorpe H.St.J.K., 1927 a. *The Guests of British Ants, Their Habits and Life Histories*. George Routledge & Sons, London.
- Donisthorpe H.St.J.K., 1927 b. *British Ants. Their Life-History and Classification*. George Routledge & Sons, London.

- Dorow W.H.O., Maschwitz U., 1990. The arachnae-group of *Polyrhachis* (Formicidae, Formicinae) : weaver ants cultivating Homoptera on bamboo. *Insectes Soc.*, **37** : 73–89.
- Doums C., Cabrera H., Peeters C., 2002. Population genetic structure and male-biased dispersal in the queenless ant *Diacamma cyaneiventre*. *Mol. Ecol.*, **11** : 2251–2264.
- Douwes P., 1990. Morphology of the parasitic myrmicine ant. *In Social Insects and the Environment* (G.K. Veeresh, B. Mallik & C.A. Viraktamath, Eds.), Oxford & IBH Publishing Co., New Delhi, pp. 147–148.
- Droual R., Topoff H., 1981. The emigration behavior of two species of the genus *Pheidole* (Formicidae Myrmicinae). *Psyche*, **88** : 135–150.
- Duelli P., Näf W., Baroni Urbani C., 1989. Flughöhen verschiedener Ameisenarten in der Hochrheinebene. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **62** : 29–35.
- Duffy J.E., 1996. Eusociality in a coral-reef shrimp. *Nature*, **381** : 512–514.
- Dugatkin L.A., 1997. *Cooperation Among Animals. An Evolutionary Perspective*. Oxford University Press, Oxford.
- Duncan F.D., Crewe R.M., 1994. Field study on the foraging characteristics of a ponerine ant *Hagensia havilandi* Forel. *Insectes Soc.*, **41** : 85–98.
- Durier V., Graham P., Collett T.S., 2003. Snapshot memories and the use of landmark in wood ants. *Curr. Biol.*, **13** : 1614–1618.
- Dussutour A., Deneubourg J.L., Fourcassié V., 2005. Amplification of individual preferences in a social context : the case of wall-following ants. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **272** : 705–714.
- Duvoisin N., Baer B., Schmid-Hempel P., 1999. Sperm transfer and male competition in a bumblebee. *Anim. Behav.*, **58** : 743–749.
- Dzierzon J., 1845. Gutachten über die von Herrn Direktor-Stöhr im ersten und zweiten Kapitel des General-Gutachtens aufgestellten Fragen. *Eichst. Bienenz.*, **1** : 109–113, 119–121.
- Ebbers B.C., Barrows E.M., 1980. Individual ants specialize on particular aphid herds (Hymenoptera, Formicidae; Homoptera, Aphididae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, **82** : 405–407.
- Edwards J.P., 1986. The biology, economic importance and control of the Pharaoh's ant *Monomorium pharaonis* (L.). *In Economic Impact and Control of Social Insects* (S.B. Vinson Ed.), Praeger, New York, pp. 257–271.
- Edwards J. P., 1987. Caste regulation in the Pharaoh's ant *Monomorium pharaonis* : the influence of queens on the production of new sexual forms. *Physiol. Entomol.*, **12** : 31–39.
- Edwards J.P., 1991. Caste regulation in the Pharaoh's ant *Monomorium pharaonis* : recognition and cannibalism of sexual brood by workers. *Physiol. Entomol.*, **16** : 263–271.
- Edwards J.P., Chambers J., 1984. Identification and source of a queen-specific chemical in the Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.). *J. Chem. Ecol.*, **12** : 1731–1747.
- Ehmer B., 1999. Orientation in the ant *Paraponera clavata*. *J. Insect Behav.*, **12** : 711–722.
- Eibl-Eibesfeldt I., Eibl-Eibesfeldt E., 1967. Das Parasitenbewehren der Minima-Arbeiterinnen der Blattschneider-Ameise (*Atta cephalotes*). *Z. Tierpsychol.*, **24** : 278–281.
- Eisner T., 1957. A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera : Formicidae). *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, **11** : 439–490.
- Eisner T., Eisner M., Deyrup M., 1996. Millipede defense : Use of detachable bristles to entangle ants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **93** : 10848–10851.
- Eisner T., Hicks K., Eisner M., Robson D.S., 1978. Wolf-in-sheep's-clothing strategy of a predaceous insect larva. *Science*, **199** : 790–794.
- El-Ziady S., 1960. Further effects of *Lasius niger* L. on *Aphis fabae* Scopoli. *Proc. R. Soc. Lond. A*, **35** : 30–38.
- El-Ziady S., Kennedy J.S., 1956. Beneficial effects of the common garden ant, *Lasius niger* L., on the black bean aphid, *Aphis fabae* Scopoli. *Proc. R. Soc. Lond. A*, **31** : 61–65.
- Elgar M.A., Allan R.A., 2004. Predatory spider mimics acquire colony-specific cuticular hydrocarbons from their ant model prey. *Naturwissenschaften*, **91** : 143–147.
- Elgar M., Pierce E., 1988. Mating success and fecundity in an ant-tended lycaenid butterfly. *In Reproductive Success : Studies of Selection and Adaptation in Contrasting Breeding Systems* (T.H. Clutton-Brock, Ed.), Chicago University Press, Chicago, pp. 59–75.
- Elias T.S., 1983. Extrafloral nectaries : their structure and distribution. *In The Biology of Nectaries* (B.L. Bentley & T.S. Elias, Eds.), Columbia University Press, New York, pp. 174–203.
- Elias M., Rosengren R., Sundström L., 2005. Seasonal polydomy and unicoloniality in a polygynous population of the red wood ant *Formica truncorum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **57** : 339–349.
- Elmes G.W., 1994. A population of the social parasite *Myrmica hirsuta* Elmes (Hymenoptera, Formicidae) recorded from Jutland, Denmark, with a 1st description of the worker caste. *Insectes Soc.*, **41** : 437–442.
- Elmes G.W., Akino T., Thomas J.A., Clarke R.T., Knapp J.J., 2002. Interspecific differences in cuticular hydrocarbon profiles of *Myrmica* ants are sufficiently consistent to explain host specificity by *Maculinea* (large blue) butterflies. *Oecologia*, **130** : 525–535.
- Elmes G.W., Barr B., Thomas J.A., Clarke R.T., 1999. Extreme host specificity by *Microdon mutabilis* (Diptera : Syrphidae), a social parasite of ants. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **266** : 447–453.
- Elmes G.W., Thomas J.A., Munguira M.L., Fiedler K., 2001. Larvae of lycaenid butterflies that parasitize ant colonies provide exceptions to normal insect growth rules. *Biol. J. Linn. Soc.*, **73** : 259–278.
- Elmes G.W., Wardlaw J.C., Thomas J.A., 1991 a. Larvae of *Maculinea rebeli*, a large blue butterfly and their *Myrmica* host ants : patterns of caterpillar growth and survival. *J. Zool. Lond.*, **224** : 79–92.
- Elmes G.W., Thomas J.A., Wardlaw J.C., 1991 b. Larvae of *Maculinea rebeli*, a large blue butterfly and their *Myrmica* host ants wild adoption and behavior in ant nests. *J. Zool. Lond.*, **223** : 447–460.
- Emerson A.E., 1939. Social coordination and the super-organism. *Amer. Midl. Nat.*, **21** : 182–209.
- Emerson A.E., 1949. The organization of insect societies. *In Principles of Animal Ecology*. (W.C. Allee, A.E. Emerson, O. Park, K.P. Schmidt, Eds.), W.B. Saunders Co., Philadelphia, pp. 419–435.
- Emerson A.E., 1952. The supraorganism aspects of the society. *In Structure et Physiologie des Sociétés Animales*. Coll. Int. CNRS n° **34**, Paris, pp. 333–353.
- Emerson A.E., 1956. Regenerative behavior and social homeostasis in termites. *Ecology*, **37** : 248–258.
- Emery C., 1886. Mimetismo e costumi parassitari del *Camponotus lateralis* Ol. *Bull. Soc. Ent. Ital.*, **18** : 412–413.
- Emery C., 1899. Végétarianisme chez les fourmis. *Arch. Sci. Phys. Nat.*, **8** : 488–490.
- Emery C., 1909. Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. *Biol. Centralbl.*, **29** : 352–362.
- Emery C., 1915. *La Vitta Delle Formiche*. Ed. Bocca, Torino.
- Endler A., Liebig J., Schmitt T., Parker J.E., Jones G.R., Schreier P., Hölldobler B., 2004. Surface hydrocarbons of queen eggs re-

- gulate worker reproduction in a social insect. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **101** : 2945–2950.
- Errard C., 1984. Evolution en fonction de l'âge, des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospecifics chez les fourmis des genres *Camponotus* et *Pseudomyrmex*. *Insectes Soc.*, **31** : 185–198.
- Errard C., 1986 a. Artificial mixed colonies : a model for the investigation of colony odor in ants. *In The Individual and Society* (L. Passera & J.P. Lachaud, Eds.), Privat, IEC, Toulouse, pp. 55–66.
- Errard C., 1986 b. Role of early experience in mixed-colony odor recognition in the ants *Manica rubida* and *Formica selysi*. *Ethology*, **72** : 243–249.
- Errard C., 1994. Development of interspecific recognition behavior in the ants *Manica rubida* and *Formica selysi* (Hymenoptera : Formicidae) reared in mixed-species groups. *J. Insect Behav.*, **7** : 83–99.
- Errard C., Delabie J., Gourdan H., Hefetz A., 2005. Intercontinental chemical variation in the invasive ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera Formicidae) : a key to the invasive success of tramp species. *Naturwissenschaften* (sous presse).
- Errard C., Fresneau D., Heinze J., Francoeur A., Lenoir A., 1997. Social organization in the guest-ant *Formicoxenus provancheri*. *Ethology*, **103** : 149–159.
- Errard C., Ipinza Regla J., Hefetz A., 2003. Interspecific recognition in Chilean parabiocotic ant species. *Insectes Soc.*, **50** : 268–273.
- Errard C., Jaisson P., 1984. Étude des relations sociales dans les colonies mixtes hétérospecifics chez les fourmis (Hymenoptera : Formicidae). *Folia Entomol. Mex.*, **61** : 135–146.
- Errard C., Jaisson P., 1991. Les premières étapes de la reconnaissance interspecifics chez les fourmis *Manica rubida* et *Formica selysi* (Hymenoptera, Formicidae) élevées en colonies mixtes. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série III*, **313** : 73–80.
- Erthal M. Jr., Peres Silva C., Samuels R.I., 2004. Digestive enzymes of leaf-cutting ants, *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera : Formicidae : Attini) : distribution in the gut of adult workers and partial characterization. *J. Insect Physiol.*, **50** : 881–891.
- Esch H.E., Burns J.E., 1995. Honeybees use optic flow to measure the distance of a food source. *Naturwissenschaften*, **82** : 38–40.
- Espadaler X., 1999. *Lasius neglectus* Van Loon, Boomsma & Andrasfalvy, 1990 (Hymenoptera, Formicidae), a potential pest ant in Spain. *Orsis*, **14** : 43–46.
- Espadaler X., Espejo F., 2002. *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius, 1793), a new exotic ant in Spain (Hymenoptera, Formicidae). *Orsis*, **17** : 101–104.
- Espadaler X., Gómez C., 1996. Seed production, predation and dispersal in the Mediterranean myrmecophile *Euphorbia characias* (Euphorbiaceae). *Ecography*, **19** : 7–15.
- Espadaler X., Gómez C., 1997. Soil surface searching and transport of *Euphorbia characias* seeds by ants. *Acta Oecol.*, **18** : 39–46.
- Espadaler X., Rey S., 2001. Biological constraints and colony founding in the polygynous invasive ant *Lasius neglectus* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **48** : 159–164.
- Espadaler X., Rey S., Bernal V., 2004. Queen number in a supercolony of the invasive garden ant, *Lasius neglectus*. *Insectes Soc.*, **51** : 232–238.
- Evans J.D., 1995. Relatedness threshold for the production of female sexuals in colonies of a polygynous ant, *Myrmica tahoenensis*, as revealed by microsatellite DNA analysis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **92** : 6514–6517.
- Evans J.D., Shearman D.C.A., Oldroyd B.P. 2004. Molecular basis of sex determination in haplodiploids. *Trends Ecol. Evol.*, **19** : 1–3.
- Evans J.D., Wheeler D.E., 1999. Differential gene expression between developing queens and workers in the honey bee, *Apis mellifera*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **96** : 5575–5580.
- Evans J.D., Wheeler D.E., 2001. Gene expression and the evolution of insect polyphenisms. *BioEssays*, **23** : 2–68.
- Faber W., 1967. Beiträge zur Kenntnis sozialparasitischer Ameisen. I. *Lasius (Austrolasius n.sp.) reginae* n.sp. eine neue temporär sozialparasitische Erdameise aus Österreich (Hym. Formicidae). *Pflanzenschutz Ber.*, **36** : 73–108.
- Faber W., 1969. Beiträge zur Kenntnis sozialparasitischer Ameisen. II. *Aporomyrmex ampeloni* nov. gen., nov. spec. (Hym. Formicidae), ein neuer permanenter Sozialparasit bei *Plagiolipsis vindobonensis* Lomnicki aus Österreich. *Pflanzenschutz Ber.*, **39** : 39–100.
- Fabre G., Brown Jr.W.L., 1978. The recent introduction of the pest ant *Wasmannia auropunctata* into New Caledonia. *J. Austr. Entomol. Soc.*, **17** : 139–142.
- Fan Y., Dykstra M., Schal C., 2003. Hydrocarbon synthesis by enzymatically dissociated oenocytes of the abdominal integument of the German cockroach, *Blattella germanica*. *Naturwissenschaften*, **90** : 121–126.
- Faulkes C.G., Bennett N.C., 2001. Family values : group dynamics and social control of production in African mole-rats. *Trends Ecol. Evol.*, **16** : 184–190.
- Febvay G., Kermarrec A., 1981. Morphologie et fonctionnement du filtre infrabuccal chez une Attine *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera : Formicidae) : rôle de la poche infrabuccale. *Int. J. Insect. Morphol. Embryol.*, **10** : 441–449.
- Febvay G., Kermarrec A., 1983. Enzymes digestives de la fourmi Attine *Acromyrmex octospinosus* (Reich) : caractérisation des amylases, maltase et tréhalose des glandes labiales et de l'intestin moyen. *C. R. Acad. Sci., Paris, Série III*, **296** : 453–456.
- Febvay G., Kermarrec A., 1986. Digestive physiology of leaf-cutting ants. *In Fire Ants & Leaf-cutting Ants ; Biology & Management* (C.S. Lofgren & R.K. Vander Meer, Eds.), Westview Press, Boulder. pp. 274–288.
- Febvay G., Mallet F., Kermarrec A., 1984. Attractivité du couvain et comportement des ouvrières de la fourmi Attine *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera : Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **1** : 79–86.
- Federle W., Brainerd E.L., McMahon T.A., Hölldobler B., 2001. Biomechanics of the movable pretarsal adhesive organ in ants and bees. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **98** : 6215–6220.
- Federle W., Endlein T., 2004. Locomotion and adhesion : dynamic control of adhesive surface contact in ants. *Arthr. Struct. Develop.*, **33** : 67–75.
- Federle W., Maschwitz U., Fiala, B., Riederer M., Hölldobler B., 1997. Slippery ant-plants and skilful climbers : selection and protection of specific ant partners by epicuticular wax blooms in *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Oecologia*, **112** : 217–224.
- Federle W., Rohrseitz K., Hölldobler B., 2000. Attachment forces of ants measured with a centrifuge : Better “wax-runners” have a poorer attachment to a smooth surface. *J. Exp. Biol.*, **203** : 505–512.
- Feener D.H., 1981. Competition between ant species : outcome controlled by parasitic flies. *Science*, **214** : 815–817.
- Feener D.H., Brown B.V., 1992. Reduced foraging of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera Formicidae) in the presence of parasitic *Pseudacteon* spp. (Diptera, Phoridae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **85** : 80–84.

- Feener D.H., Jacobs L.F., Schmidt J.O., 1996. Specialized parasitoid attracted to a pheromone of ants. *Anim. Behav.*, **51** : 61–66.
- Feener D.H., Moss K., 1990. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants : a quantitative assessment. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **26** : 17–29.
- Fénéron R., Billen J., 1996. Ovarian cycle in *Ectatomma tuberculatum* workers (Formicidae, Ponerinae). *Invertebr. Reprod. Dev.*, **29** : 9–85.
- Fent K., 1986. Polarized skylight orientation in the desert ant *Cataglyphis*. *J. Comp. Physiol. A*, **158** : 145–150.
- Fernández I., Ballesta M., Tinaut A., 1994. Worker polymorphism in *Proformica longiseta* (Hymenoptera Formicidae). *Sociobiology*, **24** : 39–46.
- Fernández-Escudero I., Tinaut A., 1999. Factors determining nest distribution in the high-mountain ant *Proformica longiseta* (Hymenoptera Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **11** : 325–338.
- Fernández-Escudero I., Seppä P., Pamilo P., 2001. Dependent colony founding in the ant *Proformica longiseta*. *Insectes Soc.*, **48** : 80–82.
- Fernández-Marin H., Zimmermann J.K., Weislo W.T., 2003. Nest-founding in *Acromyrmex octospinosus* (Hymenoptera, Formicidae, Attini) : demography and putative prophylactic behaviors. *Insectes Soc.*, **50** : 304–308.
- Fernández-Marin H., Zimmerman J.K., Weislo W.T., 2004. Ecological traits and evolutionary sequence of nest establishment in fungus-growing ants (Hymenoptera, Formicidae, Attini). *Biol. J. Linn. Soc.*, **81** : 39–48.
- Fewell J.H., Harrison J.F., Stiller T.M., Breed M.D., 1992. Distance effects on resource profitability and recruitment in the giant ant *Paraponera clavata*. *Oecologia*, **92** : 542–547.
- Fiala B., 1996. Ants benefit pioneer trees : the genus *Macaranga* as an example of ant–plant associations in dipterocarp forest ecosystems. In *Dipterocarp Forest Ecosystems : Structure, Function, Ecology and Sustainable Management*. (A. Schulze Ed.), World Scientific, Singapore, New Jersey, London, Hongkong, pp. 102–123.
- Fiala B., Maschwitz U., 1990. Studies on the south east asian ant–plant association *Crematogaster/Macaranga* : adaptations of the ant partner. *Insectes Soc.*, **37** : 212–231.
- Fiala B., Maschwitz U., Pong T., Helbig A., 1989. Studies of a south east Asian plant association protection of *Macaranga* trees by *Crematogaster borneensis*. *Oecologia*, **79** : 463–470.
- Fiedler K., 1991. Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta : Lepidoptera : Papilionidae). *Bonner Zool. Monogr.*, **31** : 1–210.
- Fiedler K., 1998. Geographical patterns in life-history traits of Lycaenid butterflies. Ecological and evolutionary implications. *Zoology*, **100** : 336–347.
- Fiedler K., 2001. Ants that associate with Lycaeninae butterfly larvae : diversity, ecology and biogeography. *Diversity & Distribution*, **7** : 45–60.
- Fiedler K., Hölldobler B., Seufert P., 1996. Butterflies and ants : the communicative domain. *Experientia*, **52** : 14–24.
- Fielde A.M., 1905. The progressive odor of ants. *Biol. Bull (Woods Hole)*, **10** : 1–16.
- Finnegan R.J., 1975. Introduction of a predaceous red wood ant, *Formica lugubris* (Hymenoptera : Formicidae), from Italy to eastern Canada. *Can. Ent.*, **107** : 1271–1274.
- Fischer R.C., Richter A., Wanek W., Mayer V., 2002. Plants feed ants : food bodies of myrmecophytic *Piper* and their significance for the interaction with *Pheidole bicornis* ants. *Oecologia*, **133** : 186–192.
- Fischer R.C., Wanek W., Richter A., Mayer V., 2003. Do ants feed plants? A N-15 labelling study of nitrogen fluxes from ants to plants in the mutualism of *Pheidole* and *Piper*. *J. Ecol.*, **91** : 126–134.
- Fisher B.L., Robertson, H.G., 1999. Silk production by adult workers of the ant *Melissotarsus emeryi* (Hymenoptera, Formicidae) in South African fynbos. *Insectes Soc.*, **46** : 78–83.
- Fisher R.A., 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Fjerdingstad E.J., Boomsma J.J., 1998. Multiple mating increases the sperm stores of *Atta colombica* leafcutter ant queens. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **42** : 257–261.
- Fjerdingstad E.J., Keller L., 2004. Relationships between phenotype, mating behavior, and fitness of queens in the ant *Lasius niger*. *Evolution*, **58** : 1056–1063.
- Flatt T., Weisser W.W., 2000. The effects of mutualistic ants on aphid life history traits. *Ecology*, **81** : 3522–3529.
- Fletcher D.J.C., Blum M.S., 1981. Pheromonal control of dealation and oogenesis in virgin queen fire ants. *Science*, **212** : 73–75.
- Fletcher D.J.C., Blum M.S., 1983 a. The inhibitory pheromone of queen fire ants : effects of disinhibition on dealation and oviposition by virgin queens. *J. Comp. Physiol. A*, **153** : 467–475.
- Fletcher D.J.C., Blum M.S., 1983 b. Regulation of queen number by workers in colonies of social insects. *Science*, **219** : 312–314.
- Fletcher D.J.C., Ross K.G., 1985. Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, **30** : 319–343.
- Foitzik S., DeHeer C.J., Hunjan D.N., Herbers J.M., 2001. Coevolution in host-parasite systems : behavioural strategies of slave-making ants and their hosts. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **268** : 1139–1146.
- Foitzik S., Fischer B., Heinze J., 2003 a. Arms races between social parasites and their hosts : geographic patterns of manipulation and resistance. *Behav. Ecol.*, **14** : 80–88.
- Foitzik S., Heinze J., 1998. Nest site limitation and colony takeover in the ant *Leptothorax nylanderi*. *Behav. Ecol.*, **9** : 367–375.
- Foitzik S., Heinze J., 2000. Intraspecific parasitism and split sex ratios in a monogynous and monandrous ant (*Leptothorax nylanderi*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **47** : 424–431.
- Foitzik S., Heinze J., 2001. Microgeographic genetic structure and intraspecific parasitism in the ant *Leptothorax nylanderi*. *Ecol. Entomol.*, **26** : 449–456.
- Foitzik S., Heinze J., Oberstadt B., Herbers J.M., 2002. Mate guarding and alternative reproductive tactics in the ant *Hypoponera opacior*. *Anim. Behav.*, **63** : 597–604.
- Foitzik S., Herbers J.M., 2001 a. Colony structure of a slavemaking ant. I. Intracolony relatedness, worker reproduction, and polydomy. *Evolution*, **55** : 307–315.
- Foitzik S., Herbers J.M., 2001 b. Colony structure of a slavemaking ant. II. Frequency of slave raids and impact on the host population. *Evolution*, **55** : 316–323.
- Foitzik S., Strätz M., Heinze J., 2003 b. Ecology, life history and resource allocation in the ant, *Leptothorax nylanderi*. *J. Evol. Biol.*, **16** : 670–680.
- Folgarait P.J., 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning : a review. *Biodiv. Conserv.*, **7** : 1221–1244.
- Fonseca C.R., 1994. Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. *J. Ecol.*, **82** : 833–842.
- Forel A., 1869. Observations sur les mœurs du *Solenopsis fugax*. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **3** : 105.
- Forel A., 1874. *Les Fourmis de la Suisse*. Soc. Helv. Sc. Nat., Zurich.
- Forel A., 1878. Etudes myrmécologiques en 1878 (première partie) avec l'anatomie du gésier des fourmis. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.*, **15** : 337–392.
- Forel A., 1921–1923. *Le Monde Social des Fourmis*. Librairie Kundig, Genève, 5 vol.

- Foster K.R., Gulliver J., Ratnieks F.L.W., 2002. Worker policing in the european hornet *Vespa crabro*. *Insectes Soc.*, **49** : 41–44.
- Foster K.R., Ratnieks F.L.W., 2000. Social insects. Facultative worker policing in a wasp. *Nature*, **407** : 692–693.
- Foster K.R., Ratnieks F.L.W., 2001. Convergent evolution of worker policing by egg eating in the honeybee and common wasp. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **268** : 169–174.
- Foster K.R., Seppä P., Ratnieks F.L.W., Thoren P.A., 1999. Low paternity in the hornet *Vespa crabro* indicates that multiple mating by queens is derived in vespine wasps. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **46** : 252–257.
- Fourcassié V., 1991. Landmark orientation in natural situations in the red wood ant *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **3** : 89–100.
- Fourcassié V., Dahbi A., Cerdá X., 2000. Orientation and navigation during adult transport between nests in the ant *Cataglyphis iberica*. *Naturwissenschaften*, **87** : 355–359.
- Fourcassié V., Henriques A., Fontella C., 1999 a. Route fidelity and spatial orientation in the ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae) in a primary forest : a preliminary study. *Sociobiology*, **34** : 505–524.
- Fourcassié V., Schatz B., Beugnon G., 1999 b. Temporal information in social insects. *In Information Processing in Social Insects* (C. Detrain, J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 261–275.
- Fourcassié V., Traniello J.F.A., 1993. Effects of experience on food-searching behavior in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera : Formicidae). *J. Insect Behav.*, **6** : 287–299.
- Fourcassié V., Traniello J.F.A., 1994. Food searching behaviour in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera, Formicidae) : Response of naive foragers to protein and carbohydrate food. *Anim. Behav.*, **48** : 69–79.
- Fournier D., Aron S., Milinkovitch M.C., 2002. Investigation of the population genetic structure and mating system in the ant *Pheidole pallidula*. *Mol. Ecol.*, **11** : 1805–1814.
- Fournier D., Estoup A., Orivel J., Foucaud J., Jourdan H., Le Breton J., 2005. Clonal reproduction by males and females in the little fire ant. *Nature* (sous presse).
- Fournier D., Keller L., Passera L., Aron S., 2003. Colony sex ratios vary with breeding system but not relatedness asymmetry in the facultatively polygynous ant *Pheidole pallidula*. *Evolution*, **57** : 1336–1342.
- Fowler H.G., 1984. Recruitment, group retrieval and major worker behavior in *Pheidole oxyops* Forel (Hymenoptera : Formicidae). *Rev. Bras. Biol.*, **44** : 21–24.
- Fowler H.G., 1985. Alloethism in the carpenter ant, *Camponotus pennsylvanicus* (Hymenoptera : Formicidae). *Entomol. Gen.*, **11** : 69–76.
- Fowler H.G., 1992. Patterns of colonization and incipient nest survival in *Acromyrmex niger* and *Acromyrmex balzani* (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **39** : 347–350.
- Fowler H.G., Roberts R.B., 1983. Anomalous social dominance among queens of *Camponotus ferrugineus* (Hymenoptera : Formicidae). *J. Nat. Hist.*, **17** : 185–188.
- Fowler H.G., Robinson S.W., 1979. Foraging by *Atta sexdens* (Formicidae : Attini) : seasonal patterns, caste and efficiency. *Ecol. Entomol.*, **4** : 239–247.
- Francoeur A., Loiselle R., Buschinger A., 1985. Biosystématique de la tribu Leptothoracini (Formicidae, Hymenoptera). 1. Le genre *Formicoxenus* dans la région holarctique. *Naturaliste can.*, **112** : 343–403.
- Frank S.A., 1987. Variable sex ratio among colonies of ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **20** : 195–201.
- Franks N.R., 1985. Reproduction, foraging efficiency and worker polymorphism in army ants. *In Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology*. Fortschr. Zool. **31** (B. Hölldobler & M. Lindauer, Eds.), G. Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 91–107.
- Franks N.R., 1986. Teams in social insects : group retrieval of prey by army ants (*Eciton burchelli*), (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18** : 425–429.
- Franks N.R., 1989 a. Thermoregulation in army ant bivouacs. *Physiol. Entomol.*, **14** : 397–404.
- Franks N.R., 1989 b. Army ants : a collective intelligence. *Am. Sci.*, **77** : 139–145.
- Franks N.R., Blum M., Roy-Keith S., Allies A.B., 1990 a. Behavior and chemical disguise of cuckoo ant *Leptothorax kutteri* in relation to its host *Leptothorax acervorum*. *J. Chem. Ecol.*, **16** : 1431–1444.
- Franks N.R., Bourke A.F.G., 1988. Slaves of circumstance. *New Scientist*, **119** : 45–49.
- Franks N.R., Bryant S., Griffiths R., Hemerik L., 1990 b. Synchronization of the behaviour within nests of the ant *Leptothorax acervorum* (Fabricius) I. Discovering the phenomenon and its relation to the level of starvation. *Bull. Math. Biol.*, **52** : 597–612.
- Franks N.R., Fletcher C.R., 1983. Spatial patterns in army ant foraging and migration : *Eciton burchelli* on Barro Colorado Island, Panama. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **12** : 261–270.
- Franks N.R., Gomez N., Goss S., Deneubourg J.L. 1991. The blind leading the blind in army ant raid patterns testing a model of self-organization (Hymenoptera, Formicidae). *J. Insect Behav.*, **4** : 583–608.
- Franks N.R., Hölldobler B., 1987. Sexual competition during colony reproduction in army ants. *Biol. J. Linn. Soc.*, **30** : 229–243.
- Franks N.R., Partridge L.W., 1993. Lanchester battles and the evolution of combat in ants. *Anim. Behav.*, **45** : 197–199.
- Franks N.R., Scovell E., 1983. Dominance and reproductive success among slave-making worker ants. *Nature*, **304** : 724–725.
- Franks N.R., Sendova-Franks A.B., 1992. Brood sorting by ants : distributing the workload over the work-surface. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **30** : 109–123.
- Franks N.R., Sendova-Franks A.B., 2000. Queen transport during ant colony emigration : a group-level adaptive behavior. *Behav. Ecol.*, **11** : 315–318.
- Franks N.R., Sendova-Franks A.B., Anderson C., 2001. Division of labour within teams of New World and Old World army ants. *Anim. Behav.*, **62** : 635–642.
- Franks N.R., Tofts C., 1994. Foraging for work : How tasks allocate workers. *Anim. Behav.*, **48** : 470–472.
- Franz N.M., Wcislo W.T., 2003. Foraging behavior in two species of *Ectatomma* (Formicidae : Ponerinae) : Individual learning of orientation and timing. *J. Insect Behav.*, **16** : 381–410.
- Fraser V.S., Kaufmann B., Oldroyd B.P., Crozier R.H., 2000. Genetic influence on caste in the ant *Camponotus consobrinus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **47** : 188–194.
- Freitag A., Dorn K., Cherix D., 2000. First occurrence of the crazy ant *Paratrechina longicornis* (Latreille) (Hym. Formicidae : Formicinae) in Switzerland. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **73** : 301–303.
- Fresneau D., 1979. Étude du rôle sensoriel de l'antenne dans l'éthogénèse des soins aux cocons chez *Formica polyцена* Forst (Hym. Form.). *Insectes Soc.*, **26** : 170–195.
- Fresneau D., 1984. Ovarian development and social status in a primitive ant, *Neoponera obscuricornis* Emery (Hymenoptera : Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.*, **31** : 387–402.
- Fresneau D., 1985. Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. *Insectes Soc.*, **32** : 109–116.

- Fresneau D., 1994. Biologie et comportement social d'une fourmi ponérine néotropicale (*Pachycondyla apicalis*). Thèse, Paris XIII.
- Fridman S., Avital E., 1983. Foraging by queens of *Cataglyphis bicolor nigra* (Hymenoptera : Formicidae) an unusual phenomenon among the Formicinae. *Israel J. Zool.*, **32** : 229–230.
- Frumhoff P.C., Baker J., 1988. A genetic component to division of labour within honey bee colonies. *Nature*, **333** : 358–361.
- Fukumoto Y., Abe T., Taki A., 1989. A novel form of colony organization in the queenless ant *Diacamma rugosum*. *Physiol. Ecol. Japan*, **26** : 55–61.
- Furey R.E., 1992. Division of labour can be morphological and (or) temporal : A reply to Tsuji. *Anim. Behav.*, **44** : 571.
- Gadagkar R., 1997. Social evolution. Has nature ever rewound the tape? *Curr. Sci.*, **72** : 950–956.
- Gadagkar R., 2004. Why do honey bee worker destroy each other's eggs? *J. Biosci.*, **29** : 213–217.
- Gadau J., Gertsch P.J., Heinze J., Pamilo P., Hölldobler B., 1998. Oligogyny by unrelated queens in the carpenter ant *Camponotus ligniperdus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **44** : 23–33.
- Gadau J., Strehl C.P., Oettler J., Hölldobler B., 2003. Determinants of intracolony relatedness in *Pogonomyrmex rugosus* (Hymenoptera; Formicidae) : mating frequency and brood raids. *Mol. Ecol.*, **12** : 1931–1938.
- Galizia C.G., Menzel R., Hölldobler B., 1999. Optical imaging of odor-evoked glomerular activity patterns in the antennal lobes of the ant *Camponotus rufipes*. *Naturwissenschaften*, **86** : 533–537.
- Gallardo A., 1929. Note sur les mœurs de la fourmi *Pseudoatta argentina*. *Rev. Soc. Entomol. Argent.*, **2** : 197–202.
- García-Pérez J.A., 1987. Ant-plant relationships : environmental induction by early experience in 2 species of ants : *Camponotus vagus* (Formicinae) and *Crematogaster scutellaris* (Myrmicinae). *Folia. Entomol. Mex.*, **71** : 55–66.
- Garnett W.B., Akre R.D., Sehlke G., 1985. Cocoon mimicry and predation by myrmecophilous Diptera (Diptera : Syrphidae). *Fla. Entomol.*, **68** : 615–621.
- Gaume L., Matile-Ferrero D., McKey D., 2000. Colony foundation and acquisition of coccid trophobionts by *Aphomomyrmex afer* (Formicinae) : co-dispersal of queens and phoretic mealybugs in an ant-plant-homopteran mutualism. *Insectes Soc.*, **47** : 84–91.
- Gaume L., McKey, D., Anstett M.C., 1997. Benefits conferred by timid ants : active anti-herbivore protection of the rainforest tree *Leonardoxa africana* by the minute ant *Petalomyrmex phylax*. *Oecologia*, **112** : 209–216.
- Gaume L., McKey, D., Terrin S., 1998. Ant-plant homopteran mutualism : how the third partner affects the interaction between a plant-specialist ant and its myrmecophyte host. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **265** : 569–575.
- Gehring W.J., Wehner R., 1995. Heat shock protein synthesis and thermotolerance in *Cataglyphis*, an ant from the Sahara desert. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **92** : 2994–2998.
- Gibb H., Hochuli D.F., 2003. Nest relocation in the golden spiny ant, *Polyrhachis ammon* : environmental cues and temporal castes. *Insectes Soc.*, **50** : 323–329.
- Giberneau M., Dejean A., 2001. Ant protection of a Heteropteran trophobiont against a parasitoid wasp. *Oecologia*, **126** : 53–57.
- Gierer A., Meinhardt H., 1972. A theory of biological pattern formation. *Kybernetik*, **12** : 30–39.
- Giraud T., Pedersen J.S., Keller L., 2002. Evolution of supercolonies : The Argentine ants of southern Europe. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99** : 6075–6079.
- GISP, 2001. Invasive Species Specialist Group Global Invasive Species Database and Early Warning System. *WWW document*, URL <http://www.issg.org/database>.
- Glancey B.M., Craig C.H., Stringer C.E., Bishop P.M., 1973. Multiple fertile queens in colonies of the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *J. Ga. Entomol. Soc.*, **8** : 237–238.
- Glancey B.M., Lofgren C.S., 1985. Spermatozoon counts in males and inseminated queens of the imported fire ants, *Solenopsis invicta* and *S. richteri* (Hymenoptera : Formicidae). *Fla. Entomol.*, **68** : 162–168.
- Glancey B.M., Vander Meer R.K., Glover A., Lofgren C.S., Vinson S.B., 1981. Filtration of microparticles from liquids ingested by the red imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren. *Insectes Soc.*, **28** : 95–401.
- Gobin B., Billen J., Peeters C., 1999. Policing behaviour towards virgin egg layers in a polygynous ponerine ant. *Anim. Behav.*, **58** : 1117–1122.
- Gobin B., Billen J., Peeters C., 2001. Dominance interactions regulate worker mating in the polygynous ponerine ant *Gnamptogenys menadensis*. *Ethology*, **107** : 495–508.
- Gobin B., Heinze J., Strätz M., Roces F., 2003 b. The energetic cost of reproductive conflicts in the ant *Pachycondyla obscuricornis*. *J. Insect Physiol.*, **49** : 747–752.
- Gobin B., Ito F., 2000. Queens and major workers of *Acanthomyrmex ferox* redistribute nutrients with trophic eggs. *Naturwissenschaften*, **87** : 323–326.
- Gobin B., Ito F., 2003. Sumo wrestling in ants : major workers fight over male production in *Acanthomyrmex ferox*. *Naturwissenschaften*, **90** : 318–321.
- Gobin B., Ito F., Billen J., 2003 a. The subepithelial gland in ants : a novel exocrine gland closely associated with the cuticle surface. *Acta Zool.*, **84** : 285–291.
- Gobin B., Peeters C., Billen J., 1998 a. Production of trophic eggs by virgin workers in the ponerine ant *Gnamptogenys menadensis*. *Physiol. Entomol.*, **23** : 329–336.
- Gobin B., Peeters C., Billen J., 1998 b. Colony reproduction and arboreal life in the ponerine ant *Gnamptogenys menadensis* (Hymenoptera : Formicidae). *Neth. J. Zool.*, **48** : 53–63.
- Gobin B., Peeters C., Billen J., Morgan E.D., 1998 c. Interspecific trail following and commensalism between the ponerine ant *Gnamptogenys menadensis* and the formicine ant *Polyrhachis rufipes*. *J. Insect Behav.*, **11** : 361–369.
- Goetsch W., 1959. *La Cité des Fourmis*. Librairie Hachette, Paris.
- Goetsch W., Stoppel R., 1940. Die Pilze der Blattschneider-Ameisen. *Biol. Zentralbl.*, **60** : 693–698.
- Gómez C., Espadaler X., 1997. Manipulación por hormigas de semillas de *Euphorbia characias* (Euphorbiaceae) dentro del hormiguero. *Sci. gerund.*, **23** : 53–61.
- Gómez C., Pons P., Bas J.M., 2003. Effects of the Argentine ant *Linepithema humile* on seed dispersal and seedling emergence of *Rhamnus alaternus*. *Ecography*, **26** : 532–538.
- Gómez J.M., Zamora R., Hódar J.A., García D., 1996. Experimental study of pollination by ants in Mediterranean high mountain and arid habitats. *Oecologia*, **105** : 236–242.
- Goodall J., 1986. *The Chimpanzee of Gombe : Patterns of Behavior*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Goodisman M.A.D., DeHeer C.J., Ross K.G., 2000. Unusual behavior of polygyne fire ant queens on nuptial flights. *J. Insect Behav.*, **13** : 455–468.
- Goodisman M.A.D., Ross K.G., 1997. Relationship of queen number and queen relatedness in multiple-queen colonies of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Ecol. Entomol.*, **22** : 150–157.
- Goodisman M.A.D., Ross K.G., 1998. A test of queen recruitment models using nuclear and mitochondrial markers in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Evolution*, **52** : 1416–1422.
- Goodloe L., Sanwald R., 1985. Host specificity in colony founding

- by *Polyergus lucidus* queens (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche*, **92** : 297–302.
- Goodloe L., Sanwald R., Topoff H., 1987. Host specificity in raiding behavior of the slave-making ant *Polyergus lucidus*. *Psyche*, **94** : 39–44.
- Goodloe L., Topoff H., 1987. Pupa acceptance by slaves of the social parasitic ant *Polyergus* (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche*, **94** : 293–302.
- Gorb E.V., Gorb S.N., 2003. *Seed dispersal by ants in a deciduous forest ecosystem : mechanisms, strategies, adaptations*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Gorb S.N., Gorb E.V., 1999. Effects of ant species composition on seed removal in deciduous forest in eastern Europe. *Oikos*, **84** : 110–118.
- Gordon D.M., 1983. Daily rhythms in social activities of the harvester ant *Pogonomyrmex badius*. *Psyche*, **90** : 413–423.
- Gordon D.M., 1984. Species-specific patterns in the social activities of harvester ant colonies (*Pogonomyrmex*). *Insectes Soc.*, **31** : 74–86.
- Gordon D.M., 1986. The dynamics of the daily round of the harvester ant colony (*Pogonomyrmex barbatus*). *Anim. Behav.*, **34** : 1402–1419.
- Gordon D.M., 1987. Group level dynamics in harvester ants young colonies and the role of patrolling. *Anim. Behav.*, **35** : 833–843.
- Gordon D.M., 1988. Nest-plugging : interference competition in desert ants (*Novomessor cockerelli* and *Pogonomyrmex barbatus*). *Oecologia*, **75** : 114–118.
- Gordon D.M., 1989 a. Caste and change in social insects. In *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* (P.H. Harvey & L. Partridge, Eds.), Oxford University Press, New York. *Evol. Biol.*, **6** : 55–72.
- Gordon D.M., 1989 b. Dynamics of task switching in harvester ants. *Anim. Behav.*, **38** : 194–204.
- Gordon D.M., 1991. Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. *Am. Nat.*, **138** : 379–411.
- Gordon D.M., 1992 a. How colony growth affects forager intrusion between neighboring harvester ant colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **31** : 417–427.
- Gordon D.M., 1992 b. Nest relocation in harvester ants. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **85** : 44–47.
- Gordon D.M., 1994. How social insect colonies respond to variable environments. In *Behavioral Mechanisms in Evolutionary Ecology* (L.A. Real, Ed.). The University of Chicago Press, Chicago & London, pp. 409–422.
- Gordon D.M., 1995. The development of an ant colony's foraging range. *Anim. Behav.*, **49** : 649–659.
- Gordon D.M., 1996. The organization of work in social insect colonies. *Nature*, **380** : 121–124.
- Gordon D.M., 1999 a. *Ants at Work : How an Insect Society is Organized*. Free Press, New York.
- Gordon D.M., 1999 b. Interaction patterns and task allocation in ant colonies. In *Information Processing in Social Insects* (C. Detrain, J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 51–67.
- Gordon D.M., 2002. The regulation of foraging activity in red harvester ant colonies. *Am. Nat.*, **159** : 509–518.
- Gordon D.M., Kulig A.W., 1996. Founding, foraging, and fighting : Colony size and the spatial distribution of harvester ant nests. *Ecology*, **77** : 2393–2409.
- Gordon D.M., Mehdiabadi N.J., 1999. Encounter rate and task allocation in harvester ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **45** : 370–377.
- Gordon D.M., Paul R.E., Thorpe K., 1993. What is the function of encounter patterns in ant colonies? *Anim. Behav.*, **45** : 1083–1100.
- Goss S., Aron S., Deneubourg J.L., Pasteels J.M., 1989. Self-organized shortcuts in the Argentine ant. *Naturwissenschaften*, **76** : 579–581.
- Goss S., Deneubourg J.L., 1989. The self-organising clock pattern of *Messor pergandei* (Formicidae, Myrmicinae). *Insectes Soc.*, **36** : 339–346.
- Gösswald K., 1933. Weitere Untersuchungen über die Biologie von *Epimyrma gösswaldi* Men. und Bemerkungen über andere parasitische Ameisen. *Z. wiss. Zool.*, **144** : 262–288.
- Gösswald K., 1938. Grundsätzliches über parasitische Ameisen unter besonderer Berücksichtigung der abhängigen Koloniegründung von *Lasius umbratus mixtus*. *Z. wiss. Zool.*, **151** : 101–148.
- Gösswald K., 1953. Histologische Untersuchungen an der arbeitlosen Ameise, *Teleutomyrmex schneideri* Kutter. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **36** : 81–128.
- Gösswald K., 1956. Neue Erfahrungen über Einwirkung der roten Waldameise auf den Massenwechsel von Schadinsekten sowie einige methodische Verbesserungen bei ihrem praktischen Einsatz. *Proc. 10th Int. Congr. Entomol.*, Montreal, **4** : 567–571.
- Gotelli N.J., Arnett A.E., 2000. Biogeographic effects of red fire ant invasion. *Ecol. Lett.*, **3** : 257–261.
- Gotoh A., Sameshima S., Tsuji K., Matsumoto T., Miura T., 2005. Apoptotic wing degeneration and formation of an altruism-regulating glandular appendage (gemma) in the ponerine ant *Diacamma* sp. from Japan (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Develop. Genes Evol.*, **245** : 69–77.
- Gotwald W.H., 1974. Predatory behavior and food preferences of driver ants in selected African habitats. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **67** : 877–886.
- Gotwald W.H., 1979. Phylogenetic implications of army ant zoogeography (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **72** : 462–467.
- Gotwald W.H., 1982. Army Ants. In *Social Insects*. (H.R. Hermann Ed.), Academic Press, New York, vol. **IV** : 157–254.
- Gotwald W.H., 1995. *Army Ants. The Biology of Social Predation*. Cornell University Press, Ithaca.
- Gotwald W.H., 1996. Mites that live with army ants : A natural history of some myrmecophilous hitch-hikers, browsers, and parasites. *J. Kans. Entomol. Soc.*, **69** : 232–237.
- Gotwald W.H., Léveux J., 1972. Taxonomy and biology of a new West African belonging to the genus *Amblyopone* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **65** : 383–396.
- Gould S.J., 1997. *La Mal-Mesure de l'Homme*. Éditions Odile Jacob, Paris.
- Gould S.J., 1980. *The Panda's Thumb*. W.W. Norton & C°, New York.
- Grassé P.P., 1950. Le fait social, ses critères biologiques, ses limites. In *Structure et Physiologie des Sociétés Animales*. Coll. Int. CNRS n° **34**, Paris, pp. 7–17.
- Grassé P.P., 1959. La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La théorie de la Stigmergie : essai d'interprétation du comportement des Termites constructeurs. *Insectes Soc.*, **6** : 41–83.
- Grassé P.P., 1984. *Termitologia*, tome **II** : *Fondation des Sociétés, Construction*. Masson, Paris.
- Grassé P.P., 1986. *Termitologia*, tome **III** : *Comportement, Socialité, Écologie, Évolution, Systématique*. Masson, Paris.
- Grassé P.P., Chauvin R., 1944. L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'insectes. *Revue scientifique*, **82** : 461–464.
- Grasso D.A., Mori A., Giovannotti M., Le Moli F., 2004 a. Interspecific interference behaviours by workers of the harvesting ant

- Messor capitatus* (Hymenoptera Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **16** : 197–207.
- Grasso D.A., Priano M., Pavan G., Mori A., Le Moli F., 2000 *a*. Stridulation in four species of *Messor* ants (Hymenoptera, Formicidae). *Ital. J. Zool.*, **67** : 281–285.
- Grasso D.A., Romani R., Castracani C., Visicchio R., Mori A., Isidoro N., Le Moli F., 2004 *b*. Mandible associated glands in queens of the slave-making ant *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **51** : 74–80.
- Grasso D.A., Ugolini A., Visicchio R., Le Moli F., 1997. Orientation of *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae) during slave-making raids. *Anim. Behav.*, **54** : 1425–1438.
- Grasso D.A., Visicchio R., Castracani C., Mori A., Le Moli F., 2003. The mandibular glands as a source of sexual pheromones in virgin queens of *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae). *Ital. J. Zool.*, **70** : 229–232.
- Grasso D.A., Wenseleers T., Mori A., Le Moli F., Billen J., 2000 *b*. Thelytokous worker reproduction and lack of *Wolbachia* infection in the harvesting ant *Messor capitatus*. *Ethol. Ecol. Evol.*, **12** : 309–314.
- Green A.M., Mueller U.G., Adams R.M.M., 2002. Extensive exchange of fungal cultivars between sympatric species of fungus-growing ants. *Mol. Ecol.*, **11** : 191–195.
- Greenberg L., Aliabadi A., McElfresh J.S., Topoff H., Millar J.G., 2004. Sex pheromone of queens of the slave-making ant, *Polyergus breviceps*. *J. Chem. Ecol.*, **30** : 1297–1303.
- Greene M.J., Gordon D.M., 2003. Cuticular hydrocarbons inform task decisions. *Nature*, **423** : 32.
- Greenslade P.J.M., 1974. Some relations of the meat-ant, *Iridomyrmex purpureus*, with soil in S. Australia. *Soil Biol. Biochem.*, **6** : 7–14.
- Greenslade P.J.M., 1975. Dispersion and history of a population of the meat ant *Iridomyrmex purpureus* (Hymenoptera Formicidae). *Aust. J. Zool.*, **23** : 495–510.
- Grimaldi D., Agosti D., 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera : Formicidae) and early evolution of the ants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **97** : 13678–13683.
- Grimaldi D., Agosti D., Carpenter J.M., 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera : Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *Am. Mus. Novitates*, **3208** : 1–43.
- Gris G., Cherix D., 1977. Les grandes colonies de fourmis des bois du Jura (groupe *Formica rufa*). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **50** : 249–250.
- Gronenberg W., 1995 *a*. The fast mandible strike in the trap-jaw ant *Odontomachus*. 1. Temporal properties and morphological characteristics. *J. Comp. Physiol. A*, **176** : 391–398.
- Gronenberg W., 1995 *b*. The fast mandible strike in the trap-jaw ant *Odontomachus*. 2. Motor control. *J. Comp. Physiol. A*, **176** : 399–408.
- Gronenberg W., 1996. The trap-jaw mechanism in the dacetine ants *Daceton armigerum* and *Strumigenys* sp. *J. Exp. Biol.*, **199** : 2021–2033.
- Gronenberg W., Heeren S., Hölldobler B., 1996. Age-dependent and task-related morphological changes in the brain and the mushroom bodies of the ant *Camponotus floridanus*. *J. Exp. Biol.*, **199** : 2011–2019.
- Gronenberg W., Hölldobler B., 1999. Morphologic representation of visual and antennal information in the ant brain. *J. Comp. Neurol.*, **412** : 229–240.
- Gronenberg W., Hölldobler B., Alpert G.D., 1998. Jaws that snap : control of mandible movements in the ant *Myrmica*. *J. Insect Physiol.*, **44** : 241–253.
- Gronenberg W., Just S., Hölldobler B., 1997. Mandible muscle fibers in ants : Fast or powerful? *Cell Tissue Res.*, **289** : 347–361.
- Gronenberg W., Peeters C., 1993. Central projections of the sensory hairs on the gemma of the ant *Diacamma* : substrate for behavioral modulation? *Cell Tissue Res.*, **273** : 401–415.
- Gronenberg W., Tautz J., Hölldobler B., 1993. Fast trap jaws and giant neurons in the ant *Odontomachus*. *Science*, **262** : 561–562.
- Guerin D.G., Banks W.A., Leynadier F., 1995. Systemic reactions to the Samsun ant : an IgE-mediated hypersensitivity. *J. Allergy Clin. Immunol.*, **96** : 465–472.
- Gullan P.J., Kosztarab M., 1997. Adaptations in scale insects. *Annu. Rev. Entomol.*, **42** : 23–50.
- Haberl M., Tautz D., 1998. Sperm usage in honey bees. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **42** : 247–255.
- Hahn D.A., Johnson R.A., Buck N.A., Wheeler D.E., 2004. Storage protein content as a functional marker for colony-founding strategies : A comparative study within the harvester ant genus *Pogonomyrmex*. *Physiol. Biochem. Zool.*, **77** : 100–108.
- Hahn M., Maschwitz U., 1985. Foraging strategies and recruitment behaviour in the European harvester ant *Messor rufitarsis*. *Oecologia*, **68** : 45–51.
- Haines I.H., Haines J.B., 1978 *a*. Pest status of the crazy ant, *Anoplolepis longipes* (Jerdon) (Hymenoptera : Formicidae) in the Seychelles. *Bull. Entomol. Res.*, **68** : 627–638.
- Haines I.H., Haines J.B., 1978 *b*. Colony structure, seasonality and food requirements of the crazy ant *Anoplolepis longipes* (Jerd.) in the Seychelles. *Ecol. Entomol.*, **3** : 109–118.
- Haines I.H., Haines J.B., Cherrett J.M., 1994. The impact and control of the crazy ant *Anoplolepis longipes* (Jerd.) in the Seychelles. In *Exotic Ants : Biology Impact and Control of Introduced Species* (D.F. Williams, Ed.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford, pp. 206–218.
- Haldane J.B.S., 1932. *The Causes of Evolution*. Longman et Princeton University Press, Princeton (1990).
- Halling L.A., Oldroyd B.P., Wattanachaiyingcharoen W., Barron A.B., Nanork P., Wongsiri S., 2001. Worker policing in the bee *Apis florea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **49** : 509–513.
- Hamilton W.D., 1964. The genetical evolution of social behavior. I & II. *J. Theor. Biol.*, **7** : 1–52.
- Hamilton W.D., 1967. Extraordinary sex ratios. *Science*, **156** : 477–488.
- Hamilton W.D., 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **3** : 193–232.
- Hammond R.L., Bourke A.F.G., Bruford M.W., 2001. Mating frequency and mating system of the polygynous ant, *Leptothorax acervorum*. *Mol. Ecol.*, **10** : 2719–2728.
- Hammond R.L., Bruford M.W., Bourke A.F.G., 2002. Ant workers selfishly bias sex ratios by manipulating female development. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **269** : 173–178.
- Hammond R.L., Bruford M.W., Bourke A.F.G., 2003. Male parentage does not vary with colony kin structure in a multiple-queen ant. *J. Evol. Biol.*, **16** : 446–455.
- Hammond R.L., Keller L., 2004. Conflict over male parentage in social insects. *PLoS Biol.*, **2** : e248.
- Handel S.N., 1978. The competitive relationship of three woodland sedges and its bearing on the evolution of ant-dispersal of *Carex pedunculata*. *Evolution*, **32** : 151–163.
- Hangartner W., 1967. Spezifität und Inaktivierung des Spurpheromones von *Lasius fuliginosus* Latr. und Orientierung der Arbeiterinnen im Duftfeld. *Z. vergl. Physiol.*, **57** : 103–136.
- Hangartner W., 1969 *a*. Structure and variability of the individual odor trail in *Solenopsis geminata* Fabr. (Hym. Formicidae). *Z. vergl. Physiol.*, **62** : 111–120.
- Hangartner W., 1969 *b*. Carbon dioxide, a releaser for digging behavior in *Solenopsis geminata* (Hymenoptera : Formicidae).

- Psyche*, **76** : 59–67.
- Hannonen M., Sledge M.F., Turillazzi S., Sundström L., 2002. Queen reproduction, chemical signalling and worker behaviour in polygyne colonies of the ant *Formica fusca*. *Anim. Behav.*, **64** : 477–485.
- Hannonen M., Sundström L., 2002. Proximate determinants of reproductive skew in polygyne colonies of the ant *Formica fusca*. *Ethology*, **108** : 961–973.
- Hannonen M., Sundström L., 2003 a. Reproductive sharing among queens in the ant *Formica fusca*. *Behav. Ecol.*, **14** : 870–875.
- Hannonen M., Sundström L., 2003 b. Worker nepotism among polygynous ants. *Nature*, **421** : 910.
- Hara K., 2003. Queen discrimination ability of ant workers (*Camponotus japonicus*) coincides with brain maturation. *Brain Behav. Evol.*, **62** : 56–64.
- Harada A.Y., 1990. Ant pests of the Tapinomini tribe. In *Applied Myrmecology : A World Perspective* (R.K. Vander Meer, K. Jaffé & A. Cedeno Eds.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford, pp. 298–315.
- Hare J.F., Alloway T.M., 1987. Early learning and brood discrimination in leptothoracine ants (Hymenoptera : Formicidae). *Anim. Behav.*, **35** : 1720–1724.
- Hare J.F., Alloway T.M., 2001. Prudent *Protomognathus* and despotic *Leptothorax duloticus* : Differential costs of ant slavery. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **98** : 12093–12096.
- Harman D., 1956. Aging : a theory based on free radical and radiation chemistry. *J. Geront.*, **11** : 298–300.
- Harrison J.M., Breed M.D., 1987. Temporal learning in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Physiol. Entomol.*, **12** : 317–320.
- Hart A.G., Ratnieks F.L.W., 2001. Task partitioning, division of labour and nest compartmentalisation collectively isolate hazardous waste in the leafcutting ant *Atta cephalotes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **49** : 387–392.
- Hartmann A., Heinze J., 2003. Lay eggs, live longer : Division of labor and life span in a clonal ant species. *Evolution*, **57** : 2424–2429.
- Hartmann A., Wantia J., Torres J.A., Heinze J., 2003. Worker policing without genetic conflicts in a clonal ant. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **100** : 12836–12840.
- Hasegawa E., 1993. Nest defense and early production of the major workers in the dimorphic ant *Colobopsis nipponicus* (Wheeler) (Hymenoptera Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **33** : 73–77.
- Hasegawa E., 1994. Sex allocation in the ant *Colobopsis nipponicus* (Wheeler). I. Population sex ratio. *Evolution*, **48** : 1121–1129.
- Hasegawa E., 1997. The optimal caste ratio in polymorphic ants : estimation and empirical evidence. *Am. Nat.*, **149** : 706–722.
- Hasegawa E., Sanada S., Satoh T., Obara Y., 2001. Microsatellite loci and genetic polymorphism among colony members in the parthenogenetic ant *Pristomyrmex pungens*. *Entomol. Sci.*, **4** : 399–402.
- Hasegawa E., Tinaut A., Ruano F., 2002. Molecular phylogeny of two slave-making ants : *Rossomyrmex* and *Polyergus* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Zool. Fenn.*, **39** : 267–271.
- Hasegawa E., Yamaguchi T., 1995. Population structure, local mate competition, and sex-allocation pattern in the ant *Messor aciculatus*. *Evolution*, **49** : 260–265.
- Hashimoto Y., Yamauchi K., Hasegawa E., 1995. Unique habits of stomodeal trophallaxis in the ponerine ant *Hypoconerops* sp. *Insectes Soc.*, **42** : 137–144.
- Haskins C.P., 1970. Researches in the biology and social behavior of primitive ants. In *Development and Evolution of Behavior* (L.R. Aronson, R. Tobach, D.S. Lehrman & J.S. Rosenblatt, Eds.), W.H. Freeman, San Francisco, pp. 355–388.
- Haskins C.P., Enzmann E.V., 1945. On the occurrence of impatrate females in the Formicidae. *J. N.Y. Ent. Soc.*, **53** : 263–277.
- Haskins C.P., Haskins E.F., 1950 a. Notes on the biology and social behaviour of the archaic ponerine ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **43** : 461–491.
- Haskins C.P., Haskins E.F., 1950 b. Note on the method of colony foundation of the ponerine ant *Brachyponera (Euponera) lutea* Mayr. *Psyche*, **57** : 1–9.
- Haskins C.P., Haskins E.F., 1951. Note on the method of colony foundation of the Ponerine ant *Amblyopone australis* Erichson. *Am. Midl. Nat.*, **45** : 432–445.
- Haskins C.P., Haskins E.F., 1964. Notes on the biology and social behaviour of *Myrmecia inquilina*, the only known myrmecine social parasite. *Insectes Soc.*, **11** : 267–282.
- Have T.M. van der, Boomsma J.J., Menken S.B.J., 1988. Sex-investment ratios and relatedness in the monogynous ant *Lasius niger* (L.). *Evolution*, **42** : 160–172.
- Heddi A., Grenier A.M., Khatchadourian C., Charles H., Nardon P., 1999. Four intracellular genomes direct weevil, biology : nuclear, mitochondrial, principal endosymbiont, and *Wolbachia*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **96** : 6814–6819.
- Hee J.J., Holway D.A., Suarez A.V., Case T.J., 2000. Role of propagule size in the success of incipient colonies of the invasive Argentine ant. *Conserv. Biol.*, **14** : 559–563.
- Heil M., Fiala B., Maschwitz U., Linsenmair K.E., 2000. On benefits of indirect defence : short- and long-term studies in antiherbivore protection via mutualistic ants. *Oecologia*, **126** : 395–403.
- Heil M., McKey D., 2003. Protective ant–plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **34** : 425–453.
- Heim R., 1957. A propos de *Rozites gongylophora* A. Möller. *Rev. Mycol.*, **22** : 293–299.
- Heinze J., 1989. *Leptothorax wilsoni* n. sp., a new parasitic ant from eastern North America (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche*, **96** : 49–61.
- Heinze J., 1990. Dominance behavior among ant females. *Naturwissenschaften*, **77** : 41–43.
- Heinze J., 1991. Biochemical studies on the relationship between socially parasitic ants and their hosts. *Bioch. Syst. Ecol.*, **19** : 195–206.
- Heinze J., 1995 a. Reproductive skew and genetic relatedness in *Leptothorax* ants. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **261** : 375–379.
- Heinze J., 1995 b. The origine of workerless parasites in *Leptothorax* (s.str.) (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche*, **102** : 195–214.
- Heinze J., 1996. Reproductive hierarchies among workers of the slave-making ant, *Chalepoxenus muellerianus*. *Ethology*, **102** : 117–127.
- Heinze J., Alloway T.M., 1991. *Leptothorax paraxenus* n. sp. a workerless social parasite from North America (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche*, **98** : 195–206.
- Heinze J., Buschinger A., 1987. Queen polymorphism in a non-parasitic *Leptothorax* species (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **34** : 28–43.
- Heinze J., Buschinger A., 1989. Queen polymorphism in *Leptothorax* spec. A : its genetical and ecological background (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **36** : 139–155.
- Heinze J., Buchinger A., Hölldobler B., 1997. Worker reproduction and social hierarchies in *Leptothorax* ants. *Anim. Behav.*, **54** : 849–864.
- Heinze J., Cover S.P., Hölldobler B., 1995. Neither worker, nor queen : an ant caste specialized in the production of unfertilized eggs. *Psyche*, **102** : 173–185.

- Heinze J., Foitzik S., Fischer B., Wanke T., Kipyatkov V.E., 2003. The significance of latitudinal variation in body size in a holarctic ant, *Leptothorax acervorum*. *Ecography*, **26** : 349–355.
- Heinze J., Foitzik S., Hippert A., Hölldobler B., 1996 c. Apparent dear-enemy phenomenon and environment-based recognition cues in the ant *Leptothorax nylanderii*. *Ethology*, **102** : 510–522.
- Heinze J., Foitzik S., Oberstadt B., 1999. A female caste specialized for the reproduction of unfertilized egg in the ant *Crematogaster smithi*. *Naturwissenschaften*, **86** : 93–95.
- Heinze J., Hölldobler B., 1993. Fighting for a harem of queens : physiology of reproduction in *Cardiocondyla* male ant. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **90** : 8412–8414.
- Heinze J., Hölldobler B., 1995. Thelytokous parthenogenesis and dominance hierarchies in the ponerine ant, *Platythyrea punctata*. *Naturwissenschaften*, **82** : 40–41.
- Heinze J., Hölldobler B., Peeters C., 1994 a. Conflict and cooperation in ant societies. *Naturwissenschaften*, **81** : 489–497.
- Heinze J., Kauffmann S., Hülsen B., 1993 b. *Doronomyrmex pacis* Kutter 1945, a socially parasitic ant new to Germany. *Spixiana*, **16** : 171–172.
- Heinze J., Keller L., 2000. Alternative reproductive strategies : a queen perspective in ants. *Trends Ecol. Evol.*, **15** : 508–512.
- Heinze J., Kühnholz S., Schilder K., Hölldobler B., 1993 a. Behavior of ergatoid males in the ant *Cardiocondyla nuda*. *Insectes Soc.*, **40** : 273–282.
- Heinze J., Lipski N., Hölldobler B., 1992 a. Reproductive competition in colonies of the ant *Leptothorax gredleri*. *Ethology*, **90** : 265–278.
- Heinze J., Oberstadt B., 1999. Worker age, size and social status in queenless colonies of the ant *Leptothorax gredleri*. *Anim. Behav.*, **58** : 751–759.
- Heinze J., Oberstadt B., 2003. Costs and benefits of subordinate queens in colonies of the ant, *Leptothorax gredleri*. *Naturwissenschaften*, **90** : 513–516.
- Heinze J., Ortius D., Hölldobler B., Kaib M., 1994 b. Intracolony discrimination among heterospecific slaves of the ant, *Harpagoxenus sublaevis*. *Behav. Evol. Sociobiol.*, **35** : 75–83.
- Heinze J., Smith T.A., 1990. Dominance and fertility in a functionally monogynous ant. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **27** : 1–10.
- Heinze J., Stahl M., Hölldobler B., 1996 b. Ecophysiology of hibernation in boreal *Leptothorax* ants (Hymenoptera : Formicidae). *Ecoscience*, **3** : 429–435.
- Heinze J., Stengl B., Sledge M.F., 2002. Worker rank, reproductive status and cuticular hydrocarbon signature in the ant, *Pachycondyla cf. inversa*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **52** : 59–65.
- Heinze J., Stratz M., Pedersen J.S., Haberl M., 2000. Microsatellite analysis suggests occasional worker reproduction in the monogynous ant *Crematogaster smithi*. *Insectes Soc.*, **47** : 299–301.
- Heinze J., Stuart R.J., Alloway T.M., Buschinger A., 1992 b. Host specificity in the slave-making ant *Harpagoxenus canadensis* M.R. Smith. *Can. J. Zool.*, **70** : 167–171.
- Heinze J., Trunzer B., Oliveira P.S., Hölldobler B., 1996 a. Regulation of reproduction in the neotropical ponerine ant, *Pachycondyla villosa*. *J. Insect Behav.*, **9** : 441–450.
- Heinze J., Tsuji K., 1995. Ant reproductive strategies. *Res. Pop. Ecol.*, **37** : 135–149.
- Helanterä H., Sundström L., 2005. Worker reproduction in the ant *Formica fusca*. *J. Ecol. Biol.*, **18** : 162–171.
- Heller N.E., 2004. Colony structure in introduced and native populations of the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*. *Insectes Soc.*, **51** : 378–386.
- Helms K.R., 1999. Colony sex ratios, conflict between queens and workers, and apparent queen control in the ant *Pheidole desertorum*. *Evolution*, **53** : 1470–1478.
- Helms K.R., Fewell J.H., Rissing S.W., 2000. Sex-ratio determination by queens and workers in the ant *Pheidole desertorum*. *Anim. Behav.*, **59** : 523–527.
- Helms K.R., Fournier D., Keller L., Passera L., Aron S., 2004. Colony sex ratios in the facultatively polygynous ant *Pheidole pallidula* : a reanalysis with new data. *Evolution*, **58** : 1141–1142.
- Helms Cahan S., 2001. Ecological variation across a transition in colony-founding behavior in the ant *Messor pergandei*. *Oecologia*, **129** : 629–635.
- Helms Cahan S., Blumstein D.T., Sundström L., Liebig J., Griffin A., 2002 b. Social trajectories and the evolution of social behavior. *Oikos*, **96** : 206–216.
- Helms Cahan S., Fewell J.H., 2004. Division of labor and the evolution of task sharing in queen associations of the harvester ant *Pogonomyrmex californicus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **56** : 9–17.
- Helms Cahan S., Julian G.E., Rissing S.W., Schwander T., Parker J.D., Keller L., 2004. Loss of phenotypic plasticity generates genotype-caste association in harvester ants. *Curr. Biol.*, **14** : 2277–2282.
- Helms Cahan S., Keller L., 2003. Complex hybrid origin of genetic caste determination in harvester ants. *Nature*, **424** : 306–309.
- Helms Cahan S., Parker J.D., Rissing S.W., Johnson R.A., Polony T.S., Weiser M.D., Smith D.R., 2002 a. Extreme genetic differences between queens and workers in hybridizing *Pogonomyrmex harvester* ants. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **269** : 1871–1877.
- Helmy O., Jander R., 2003. Topochemical learning in black carpenter ants (*Camponotus pennsylvanicus*). *Insectes Soc.*, **50** : 32–37.
- Henderson G., Akre R.D., 1986. Biology of the myrmecophilous cricket, *Myrmecophila manni* (Orthoptera : Gryllidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, **59** : 454–467.
- Henning S.F., 1983. Chemical communication between lycaenid larvae (Lepidoptera : Lycaenidae) and ants (Hymenoptera : Formicidae). *J. Entomol. Soc. Sth. Afr.*, **46** : 341–366.
- Heraty J.M., 1994. Biology and importance of two Eucharitid parasites of *Wasmannia* and *Solenopsis*. In *Exotic Ants : Biology Impact and Control of Introduced Species* (D.F. Williams Ed.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford, pp. 104–120.
- Herbers J.M., 1981. Reliability theory and foraging by ants. *J. Theor. Biol.*, **89** : 175–189.
- Herbers J.M., 1986. Nest site limitation and facultative polygyny in the ant *Leptothorax longispinosus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **19** : 115–122.
- Herbers J.M., 1989. Community structure in north temperate ants temporal and spatial variation. *Oecologia*, **81** : 201–211.
- Herbers J.M., 1993. Ecological determinants of queen number in ants. In *Queen Number and Sociality in Insects* (L. Keller Ed.), Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, pp. 262–293.
- Herbers J.M., Bansbach V.S., 1998. Food supply and reproductive allocation in forest ants : repeated experiments give different results. *Oikos*, **83** : 145–151.
- Herbers J.M., DeHeer C.J., Foitzik S., 2001. Conflict over sex allocation drives conflict over reproductive allocation in perennial social insect colonies. *Am. Nat.*, **158** : 178–192.
- Herbers J.M., Foitzik S., 2002. The ecology of slavemaking ants and their hosts in north temperate forests. *Ecology*, **83** : 148–163.
- Hermann H.R., 1971. Sting autotomy, a defensive mechanism in certain social Hymenoptera. *Insectes Soc.*, **18** : 111–120.
- Herre E.A., Knowlton N., Mueller U.G., Rehner S.A., 1999. The evolution of mutualisms : exploring the paths between conflict and cooperation. *Trends Ecol. Evol.*, **14** : 49–53.

- Herrera C.M., Herrera J., Espadaler X., 1984. Nectar thievery by ants from southern Spanish insect-pollinated flowers. *Insectes Soc.*, **31** : 142–154.
- Higashi S., Ito F., Sugiura N., Ohkawara K., 1994. Workers age regulates the linear dominance hierarchy in the queenless Ponerine ant, *Pachycondyla sublaevis* (Hymenoptera : Formicidae). *Anim. Behav.*, **47** : 179–184.
- Higashi S., Yamauchi K., 1979. Influence of a supercolonial ant *Formica (Formica) yessensis* Forel on the distribution of other ants in Ishikari coast. *Jap. J. Ecol.*, **29** : 257–264.
- Hill C.J., Pierce N.E., 1989. The effect of adult diet on the biology of butterflies. 1. The common imperial blue, *Jalmenus evagoras*. *Oecologia*, **81** : 249–257.
- Hill M., Holm K., Vel T., Shah N.J., Matyot P., 2003. Impact of the introduced yellow crazy ant *Anoplolepis gracilipes* on Bird Island, Seychelles. *Biodiv. Conserv.*, **12** : 1969–1984.
- Hingston R.W.G., 1927. Field observation on spider mimics. *Proc. Zool. Soc. London*, **56** : 841–858.
- Hinton H.E., 1951. Myrmecophilous Lycaenidae and other Lepidoptera. A summary. *Proc. London Entomol. Nat. Hist. Soc.*, pp. 111–175.
- Hoffmann B.D., 1998. The big-headed ant *Pheidole megacephala* : a new threat to monsoonal northwestern Australia. *Pac. Conserv. Biol.*, **4** : 250–255.
- Hoffmann B.D., Andersen A.N., Hill G.J.E., 1999. Impact of an introduced ant on native rain forest invertebrates : *Pheidole megacephala* in monsoonal Australia. *Oecologia*, **120** : 595–604.
- Hölldobler B., 1964. Untersuchungen zum Verhalten der Ameisenmännchen während der imaginalen Lebenszeit. *Experientia*, **20** : 329.
- Hölldobler B., 1966. Futterverteilung durch Männchen im Ameisenstaat. *Z. vergl. Physiol.*, **52** : 430–455.
- Hölldobler B., 1967. Zur Physiologie der Gast-Wirt-Beziehungen (Myrmecophilie) bei Ameisen. I. Das Gastverhältnis der *Atemeles*- und *Lomechusa*-Larven (Col. Staphylinidae) zu *Formica* (Hym. Formicidae). *Z. vergl. Physiol.*, **56** : 1–21.
- Hölldobler B., 1970. Zur Physiologie der Gast-Wirt-Beziehungen (Myrmecophilie) bei Ameisen. II. Das Gastverhältnis der imaginalen *Atemeles pubicollis* Bris. (Col. Staphylinidae) zu *Myrmica* und *Formica* (Hym. Form.). *Z. vergl. Physiol.*, **66** : 215–250.
- Hölldobler B., 1971 a. Recruitment behaviour in *Camponotus socius* (Hymenoptera : Formicidae). *Z. vergl. Physiol.*, **75** : 123–142.
- Hölldobler B., 1971 b. Communication between ants and their guests. *Sci. Am.*, **224** : 86–93.
- Hölldobler B., 1971 c. Sex pheromone in the ant *Xenomyrmex floridanus*. *J. Insect Physiol.*, **17** : 1497–1499.
- Hölldobler B., 1972. Verhaltenphysiologische Adaptationen an ökologische Nischen in Ameisennester. In *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*. (W. Rathmayer Ed.), Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 137–144.
- Hölldobler B., 1973. Chemische Strategie beim Nahrungserwerb der Diebsameise *Solenopsis fugax* Latr.) und der Pharaoameise (*Monomorium pharaonis* L.). *Oecologia*, **11** : 371–380.
- Hölldobler B., 1974. Home range orientation and territoriality in harvesting ants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, **71** : 3274–3277.
- Hölldobler B., 1976 a. Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex* (Hym., Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **1** : 3–44.
- Hölldobler B., 1976 b. Tournament and slavery in a desert ant (Hym. Formicidae). *Science*, **192** : 912–914.
- Hölldobler B., 1976 c. The behavioral ecology of mating in harvester ants (Hymenoptera : Formicidae : *Pogonomyrmex*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **1** : 405–423.
- Hölldobler B., 1977. Communication in social Hymenoptera. In *How Animals Communicate*. (T.A. Sebeok Ed.), Indiana University Press, Bloomington, pp. 418–471.
- Hölldobler B., 1978. Ethological aspects of chemical communication in ants. In *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press Inc. New York, San Francisco, London, vol. **8** : 75–115.
- Hölldobler B., 1979. Territoriality in ants. *Proc. Amer. Philo. Soc.*, **123** : 211–218.
- Hölldobler B., 1980. Canopy orientation : a new kind of orientation in ants. *Science*, **210** : 86–88.
- Hölldobler B., 1981. Foraging and spatiotemporal territories in the honey ant *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **9** : 301–314.
- Hölldobler B., 1982. Communication, raiding behavior and prey storage in *Cerapachys* (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche*, **89** : 3–23.
- Hölldobler B., 1983. Territorial behavior in the green tree ant (*Oecophylla smaragdina*). *Biotropica*, **15** : 241–250.
- Hölldobler B., 1984. Evolution of insect communication. In *Insect Communication. Symp. of the R. Entomol. Soc. London* (T. Lewis, Ed.), Academic Press, London, **12** : 349–377.
- Hölldobler B., 1985. Liquid food transmission and antennation signals in Ponerine Ants. *Isr. J. Entomol.*, **19** : 89–99.
- Hölldobler B., 1986. Food robbing in ants, a form of interference competition. *Oecologia*, **69** : 12–15.
- Hölldobler B., 1995. The chemistry of social regulation : Multi-component signals in ant societies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **92** : 19–22.
- Hölldobler B., 1999. Multimodal signals in ant communication. *J. Comp. Physiol. A*, **184** : 129–141.
- Hölldobler B., Bartz S.H., 1985. Sociobiology of reproduction in ants. In *Fortschritte der Zoologie. Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology* (B. Hölldobler & M. L. Lindauer, Eds.), G. Fischer Verlag, Stuttgart, New-York, vol. **31**, pp. 237–257.
- Hölldobler B., Carlin N. F., 1985. Colony founding, queen dominance and oligogyny in the Australian meat ant *Iridomyrmex purpureus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18** : 45–58.
- Hölldobler B., Carlin N.F., 1989. Colony founding, queen control, and worker reproduction in the ant *Aphaenogaster* (= *Novomessor*) *cockerelli* (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche*, **96** : 131–151.
- Hölldobler B., Engel H., 1978. Tergal and sternal glands in ants. *Psyche*, **85** : 285–330.
- Hölldobler B., Haskins C.P., 1977. Sexual calling behavior in primitive ants (Hym. Formicidae). *Science*, **195** : 793–794.
- Hölldobler B., Liebig J., Alpert G.D., 2002 b. Gamergates in the myrmicine genus *Metapone* (Hymenoptera : Formicidae). *Naturwissenschaften*, **89** : 305–307.
- Hölldobler B., Lumsden C.J., 1980. Territorial strategies in ants. *Science*, **210** : 732–739.
- Hölldobler B., Maschwitz U., 1965. Der Hochzeitsschwarm der Rossameise *Camponotus herculeanus* L. (Hym. Formicidae). *Z. vergleich. Physiol. Dstch.*, **50** : 551–568.
- Hölldobler B., Möglich M., 1980. The foraging system of *Pheidole militica* (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **27** : 237–264.
- Hölldobler B., Möglich M., Maschwitz U., 1974. Communication by tandem running in the ant *Camponotus sericeus*. *J. Comp. Physiol.*, **90** : 105–127.
- Hölldobler B., Morgan E.D., Oldham N.J., Liebig J., Liu Y., 2004. Dufour gland secretion in the harvester ant genus *Pogonomyrmex*. *Chemoecology*, **14** : 101–106.

- Hölldobler B., Obermayer M., Wilson E.O., 1992. Communication in the primitive cryptobiotic ant *Prionopelta amabilis*. *J. Comp. Physiol. A*, **171** : 9–16.
- Hölldobler B., Oldham N.J., Alpert G.D., Liebig J., 2002 a. Predatory behavior and chemical communication in two *Metapone* species (Hymenoptera : Formicidae). *Chemoecology*, **12** : 147–151.
- Hölldobler B., Oldham N.J., Morgan E.D., König W.A., 1995. Recruitment pheromones in the ants *Aphaenogaster albisetosus* and *A. cockerelli* (Hymenoptera : Formicidae). *J. Insect Physiol.*, **41** : 739–744.
- Hölldobler B., Palmer J.M., 1989. A new tarsal gland in ants and the possible role in chemical communication. *Naturwissenschaften*, **76** : 385–386.
- Hölldobler B., Roces F., 2001. The behavioral ecology of stridulation communication in leaf-cutting ants. In *Model Systems in Behavioral Ecology. Integrating Conceptual, Theoretical, and Empirical Approaches* (L.A. Dugatkin Ed.) Princeton University Press, Princeton & Oxford, pp. 92–109.
- Hölldobler B., Taylor R.W., 1983. A behavioral study of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops*. *Insectes Soc.*, **30** : 384–401.
- Hölldobler B., Traniello J.F.A., 1980. The pygidial gland and chemical recruitment communication in *Pachycondyla laevigata*. *J. Chem. Ecol.*, **6** : 883–893.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1970. Recruitment trails in the harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Psyche*, **77** : 385–399.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1977 a. The number of queens : an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, **64** : 8–15.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1977 b. Colony-specific territorial pheromone in the african weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hym. Formicidae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **74** : 2072–2075.
- Hölldobler B., Wilson E. O., 1977 c. Weaver ants : Social establishment and maintenance of territory. *Science*, **195** : 900–902.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1978. The multiple recruitment systems of the african weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **3** : 19–60.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1983 a. The evolution of communal nest-weaving in ants. *Am. Scientist*, **71** : 490–499.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1983 b. Queen control in colonies of weaver ants (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **76** : 235–238.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1990. *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1992. *Pheidole nasutoides*, a new species of Costa Rican ant that apparently mimics termites. *Psyche*, **99** : 15–22.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1996. *Voyage chez les Fourmis*. Éditions du Seuil, Paris.
- Holway D.A., 1998 a. Effect of Argentina ant invasions on ground-dwelling arthropods in northern California riparian woodlands. *Oecologia*, **116** : 252–258.
- Holway D.A., 1998 b. Factors governing rate of invasion : a natural experiment using Argentine ants. *Oecologia*, **115** : 206–212.
- Holway D.A., Case T.J., 2000. Mechanisms of dispersed central-place foraging in polydomous colonies of the Argentine ant. *Anim. Behav.*, **59** : 433–441.
- Holway D.A., Lach L., Suarez A.V., Tsutsui N.D., Case T.J., 2002 a. The causes and consequences of ant invasions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **33** : 181–233.
- Holway D.A., Suarez A.V., 1999. Animal behavior : an essential component of invasion biology. *Trends Ecol. Evol.*, **14** : 328–330.
- Holway D.A., Suarez A.V., 2004. Colony-structure variation and interspecific competitive ability in the invasive Argentine ant. *Oecologia*, **138** : 216–222.
- Holway D.A., Suarez, A.V., Case, T.J., 1998. Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. *Science*, **282** : 949–952.
- Holway D.A., Suarez A.V., Case T.J., 2002 b. Role of abiotic factors in governing susceptibility to invasion : A test with Argentine ants. *Ecology*, **83** : 1610–1619.
- Hook A.W., Porter S.D., 1990. Destruction of harvester ant colonies by invading fire ants in south-central Texas (Hymenoptera : Formicidae). *Southwest. Nat.*, **35** : 477–478.
- Horstmann K., 1983. Regulation der Temperatur in Waldameisen-Nestern (*Formica polyctena* Förster). *Z. Naturforsch.*, **38** : 508–510.
- Horton J.R., 1918. The Argentine ant in relation to citrus groves. *USDA Bull.*, **647** : 1–73.
- Hosken D.J., Pitnick S., 2002. Do queens select sperm? *Trends Ecol. Evol.*, **18** : 107.
- Howard J.J., Cazin Jr. J., Wiemer D.F., 1988. Toxicity of terpenoid deterrents to the leafcutting ant *Atta cephalotes* and its mutualistic fungus. *J. Chem. Ecol.*, **14** : 59–69.
- Howard J.J., Henneman M.L., Cronin G., Fox J.A., Hormiga G., 1996. Conditioning of scouts and recruits during foraging by a leaf-cutting ant, *Atta colombica*. *Anim. Behav.*, **52** : 299–306.
- Howard R.W., Akre R.D., 1995. Propaganda, crypsis, and slavemaking. In *Chemical Ecology in Insects*. (R.T. Cardé & W.J. Bell, Eds.). Chapman & Hall, London, vol. **II**, pp. 364–429.
- Howard R.W., Akre R.D., Garnett W.B., 1990 a. Chemical mimicry in an obligate predator of carpenter ants (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **83** : 607–616.
- Howard R.W., Pérez-Lachaud G., Lachaud J.P., 2001. Cuticular hydrocarbons of *Kapala sulcifacies* (Hymenoptera : Eucharitidae) and its host, the ponerine ant *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **94** : 707–716.
- Howard R.W., Stanley-Samuelson D.W., Akre R.D., 1990 b. Biosynthesis and chemical mimicry of cuticular hydrocarbons from the obligate predator *Microdon albicomatus* Novak (Diptera Siphidae) and its ant prey *Myrmica incompleta* Provancher (Hymenoptera Formicidae). *J. Kans. Entomol. Soc.*, **63** : 437–443.
- Huang H.T., Yang P., 1987. The ancient cultured citrus ant. *Biosciences*, **37** : 336–671.
- Huang Z.Y., Robinson G.E., 1999. Social control of division of labor in honey bee colonies. In *Information Processing in Social Insects* (C. Detrain, J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 165–186.
- Huang Z.Y., Robinson G.E., 1992. Honeybee colony integration : worker-worker interactions mediate hormonally regulated plasticity in division of labor. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **89** : 11726–11729.
- Huber P., 1810. *Recherches Sur les Mœurs des Fourmis Indigènes*. Paschoud, Paris, Genève.
- Hughes L., Westoby M., Jurado E., 1994. Convergence of elaiosomes and insect prey : evidence from ant foraging behaviour and fatty composition. *Funct. Ecol.*, **8** : 358–365.
- Hughes W.O.H., Boomsma J.J., 2004. Genetic diversity and disease resistance in leaf-cutting ant societies. *Evolution*, **58** : 1251–1260.
- Hughes W.O.H., Sumner S., Borm S. van, Boomsma J.J., 2003. Worker caste polymorphism has a genetic basis in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **100** : 9394–9397.
- Hull D.A., Beattie A.J., 1988. Adverse effects on pollen exposed to *Atta texana* and other North American ants : implications for ant pollination. *Oecologia*, **75** : 153–155.

- Human K.G., Gordon D.M., 1996. Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia*, **105** : 405–412.
- Human K.G., Gordon D.M., 1997. Effects of Argentine ants on invertebrate biodiversity in northern California. *Conserv. Biol.*, **11** : 1242–1248.
- Human K.G., Gordon D.M., 1999. Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. *Insectes Soc.*, **46** : 159–163.
- Human K.G., Weiss S., Weiss A., Sandler B., Gordon D.M., 1998. Effects of abiotic factors on the distribution and activity of the invasive Argentine ant (Hymenoptera : Formicidae). *Environ. Entomol.*, **27** : 822–833.
- Hung A.C.F., Vinson S.B., Summerlin J.W., 1974. Male sterility in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **67** : 909–912.
- Hunt J.H., Nalepa C.A., 1994. Nourishment, evolution and insect sociality. In *Nourishment and Evolution in Insect Societies*. (J.H. Hunt & C.A. Nalepa, Eds.). Boulder, Colorado, Westview Press, pp. 1–20.
- Hurst G.D.D., 1997. *Wolbachia*, cytoplasmic incompatibility, and the evolution of eusociality. *J. Theor. Biol.*, **184** : 99–100.
- Hurst L.D., 1993. The incidences, mechanisms and evolution of cytoplasmic sex ratio distorters in animals. *Biol. Rev.*, **68** : 121–193.
- Hurst L.D., Atlan A., Bengtsson D.O., 1996. Genetic conflicts. *Quart. Rev. Biol.*, **71** : 317–364.
- Huwyler S., Grob K., Viscontini M., 1975. The trail pheromone of the ant *Lasius fuliginosus* : Identification of six components. *J. Insect. Physiol.*, **21** : 299–304.
- Imai H.T., Taylor R.W., 1986. The exceptionally low chromosome number $n = 2$ in an Australian bulldog ant *Myrmecia piliventris* Smith. *Annu. Rep. Nat. Inst. Genetics, Japan*, **36** : 59–61.
- Imai H.T., Taylor R.W., Kubota M., Ogata K., Wada M.Y., 1991. Notes on the remarkable karyology of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops*, and of the related genus *Myrmecia* (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche*, **97** : 133–140.
- Ingram K.K., 2002. Plasticity in queen number and social structure in the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). *Evolution*, **56** : 2008–2016.
- Ingram K.K., Gordon D.M., 2003. Genetic analysis of dispersal dynamics in an invading population of Argentine ants. *Ecology*, **84** : 2832–2842.
- Ingram K.K., Oefner P., Gordon D.M., 2005. Task-specific expression of the foraging gene in harvester ants. *Mol. Ecol.*, **14** : 813–818.
- Isidoro N., Romani R., Velasquez D., Renthal R., Bin F., Vinson S.B., 2000. Antennal glands in queen and worker of the fire ant, *Solenopsis invicta* Buren : first report in female social Aculeata (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **47** : 236–240.
- Isingrini M., Lenoir A., 1986. La reconnaissance coloniale chez les Hyménoptères sociaux. *Ann. Biol.*, **25** : 219–254.
- Isingrini M., Lenoir A., Jaisson P., 1985. Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant *Cataglyphis cursor*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **82** : 8545–8547.
- Ito F., 1993 a. Observation of group recruitment to prey in a primitive ponerine ant, *Amblyopone* sp. (*reclinata* group) (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **40** : 163–167.
- Ito F., 1993 b. Functional monogyny and dominance hierarchy in the queenless ponerine ant *Pachychondyla* (= *Bothroponera*) sp. in West Java, Indonesia (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, **95** : 126–140.
- Ito F., Billen J., 1998. Larval hemolymph feeding and oophagy : Behavior of queen and workers in the primitive Ponerine ant *Prionopelta kraepelini* (Hymenoptera, Formicidae). *Belg. J. Zool.*, **128** : 201–209.
- Ito F., Hashim R., Huei Y.S., Kaufmann E., Akino T., Billen J., 2004. Spectacular Batesian mimicry in ants. *Naturwissenschaften*, **91** : 481–484.
- Ito F., Higashi S., 1990. Temporary social parasitism in the enslaving ant species *Formica sanguinea* Latreille. An important discovery related to the evolution of dulosis in *Formica* ants. *J. Ethol.*, **8** : 33–35.
- Ito F., Higashi S., 1991. A linear dominance hierarchy regulating reproduction and polyethism of the queenless ant *Pachychondyla sublaevis*. *Naturwissenschaften*, **78** : 80–82.
- Ito F., Takaku G., 1994. Obligate myrmecophily in an oribatid mite. Novel symbiont of ants in the oriental tropics. *Naturwissenschaften*, **81** : 180–182.
- Ito T., Kobayashi K., Kubota M., Ogata K., Imai H. T., Crozier R. H., 1984. The reproductive cycle of the queenless ant *Pristomyrmex pungens*. *Insectes Soc.*, **31** : 87–102.
- Iwanishi S., Hasegawa E., Ohkawara K., 2003. Worker oviposition and policing behaviour in the myrmicine ant *Aphaenogaster smythiesi japonica* Forel. *Anim. Behav.*, **66** : 513–519.
- Jackson B.D., Keegans S.J., Morgan E.D., Cammaerts M.C., Cammaerts R., 1990. Trail pheromone of the ant *Tetramorium meridoniale*. *Naturwissenschaften*, **77** : 294–296.
- Jackson B.D., Morgan E.D., 1993. Insect chemical communication : pheromones and exocrine glands of ants. *Chemoecology*, **4** : 125–144.
- Jackson B.D., Wright P.J., Morgan E.D., 1989. 3 ethyl-2 5-dimethylpyrazine a component of the trail pheromone of the ant *Messor bouvieri*. *Experientia*, **45** : 487–489.
- Jackson B.D., Wright P.J., Morgan E.D., 1991. Chemistry and trail following of a harvester ant. In *Insect Chemical Ecology* (I. Hrady Ed.), Academia, Prague & SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 109–112.
- Jackson D.E., Holcombe M., Ratnieks F.L.W., 2004. Trail geometry gives polarity to ant foraging networks. *Nature*, **432** : 907–909.
- Jaffé K., 1984. Negentropy and the evolution of chemical recruitment in ants (Hymenoptera : Formicidae). *J. Theor. Biol.*, **106** : 587–604.
- Jaffé K., Bazire-Bénazet M., Howse P.E., 1979. An integumentary pheromone-secreting gland in *Atta* sp. : territorial marking with a colony specific pheromone in *Atta cephalotes*. *J. Insect Physiol.*, **25** : 833–839.
- Jaffé K., Howse P.E., 1979. The mass recruitment system of the leaf cutting ant, *Atta cephalotes*. *Anim. Behav.*, **27** : 230–239.
- Jaffé K., Marcuse M., 1983. Nestmate recognition and territorial behavior in the ant *Odontomachus bauri* Emery (Formicidae : Ponerinae). *Insectes Soc.*, **30** : 466–481.
- Jaffé K., Pérez E., 1989. Comparative study of brain morphology in ants. *Brain Behav. Evol.*, **33** : 25–33.
- Jaffé K., Puche H., 1984. Colony-specific territorial marking with the metapleural gland secretion in the ant *Solenopsis geminata* (Fabr.). *J. Insect. Physiol.*, **30** : 265–270.
- Jahyny B., Delabie J.H.C., Fresneau D., 2002. Mini-sociétés sans reine chez le genre néotropical *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887 (Formicidae : Ponerinae). *C. R. UIEIS sect. française*, Versailles, pp. 33–34.
- Jaisson P., 1973. L'imprégnation dans l'ontogenèse du comportement de soins aux cocons chez les formicines. *Proc. VIIIth Int. IUSSI Congr.*, Wageningen, pp. 176–181.
- Jaisson P., 1974. Proposition d'un néologisme : Éthogenèse. *Rev. Comp. Anim.*, **8** : 351.
- Jaisson P., 1975. L'imprégnation dans l'ontogenèse des comporte-

- ments de soins aux cocons chez la jeune fourmi rousse (*Formica polyctena* Först.). *Behaviour*, **52** : 1–37.
- Jaisson P., 1980. Environmental preference induced experimentally in ants (Hymenoptera : Formicidae). *Nature*, **286** : 388–389.
- Jaisson P., 1985 a. Conviviality and social integration. *19th int. Ethol. Conf. Toulouse*, **3** : 87–90.
- Jaisson P., 1985 b. Social behaviour. In *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology* (G. Kerkut & L.I. Gilbert, Eds.), Pergamon Press, Oxford, vol. **9**, pp. 673–794.
- Jaisson P., 1987. The construction of fellowship between nestmates in social Hymenoptera. In *From Individual to Collective Behaviour in Social Insects*. (J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 313–331.
- Jaisson P., 1991. Kinship and fellowship in ants and social wasps. In *Kin Recognition*. (P.G. Hepper Ed.), Cambridge University Press, pp. 60–93.
- Jaisson P., 1993. *La Fourmi et le Sociobiologiste*. Éditions Odile Jacob, Paris.
- Jaisson P., 1995. L'inné et l'acquis en éthologie. *Sci. Hum.*, **54** : 20–23.
- Jaisson P., Fresneau D., 1978 a. Évolution sociale chez deux fourmis mexicaines. *Film 16 mm, SFRS-Univ. Paris Nord – CIES*.
- Jaisson P., Fresneau D., 1978 b. The sensitivity and responsiveness of ants to their cocoons in relation to age and methods of measurement. *Anim. Behav.*, **26** : 1064–1071.
- Jaisson P., Fresneau D., Lachaud J.P., 1988. Individual traits of social behavior in ants. In *Interindividual Behavioral Variability in Social Insects*. (R. L. Jeanne Ed.), Westview Press, Boulder, pp. 1–51.
- Jaisson P., Fresneau D., Taylor R.W., Lenoir A., 1992. Social organization in some primitive Australian ants. I. *Nothomyrmecia macrops* Clark. *Insectes Soc.*, **39** : 425–438.
- Jander R., Jander U., 1998. The light and magnetic compass of the weaver ant, *Oecophylla smaragdina* (Hymenoptera : Formicidae). *Ethology*, **104** : 743–758.
- Janet C., 1894. Sur l'appareil de stridulation de *Myrmica rubra* L. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **63** : 109–117.
- Janet C., 1897 a. *Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Rapports des Animaux Myrmécophiles avec les Fourmis*. Imprimerie Ducourtieux et Gout, Limoges.
- Janet C., 1897 b. Sur les rapports de l'*Antennophorus uhlmanni* Haller avec le *Lasius mixtus* Nyl. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **124** : 583–585.
- Janet C., 1899. Sur les corpuscules de nettoyage des fourmis. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **24** : 177–178.
- Janet C., 1907. *Anatomie du Corselet et Histolyse des Muscles Vibratoires après le Vol Nuptial chez la Reine de la Fourmi (Lasius niger)*. Imprimerie Ducourtieux et Gout, Limoges.
- Janssen E., Bestmann H.J., Hölldobler B., Kern F., 1995. N,N-dimethyluracil and actinidine, two pheromones of the ponerine ant *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera : Formicidae). *J. Chem. Ecol.*, **21** : 1947–1955.
- Janssen E., Hölldobler B., Bestmann H.J., 1999. A trail pheromone component of the African stink ant, *Pachycondyla (Paltothyreus) tarsata* Fabricius (Hymenoptera : Formicidae : Ponerinae). *Chemoecology*, **9** : 9–11.
- Janzen D.H., 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, **20** : 249–275.
- Janzen D.H., 1969. Allelopathy by myrmecophytes : the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology*, **50** : 147–153.
- Janzen D.H., 1973. Evolution of polygynous obligate acacia-ants in western Mexico. *J. Anim. Ecol.*, **42** : 727–751.
- Janzen D.H., 1980. When it is coevolution? *Evolution*, **34** : 611–612.
- Janzen D.H., 1995. Who survived the Cretaceous? *Science*, **268** : 785.
- Jaquière J., Vogel V., Keller L., 2005. Multilevel genetic analyses of two European supercolonies of the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Mol. Ecol.*, **14** : 589–598.
- Jeanne R.L., 1986. The evolution of the organization of work in social insects. *Monitor. Zool. Ital.*, **20** : 119–134.
- Jeanson R., Ratnieks F.L.W., Deneubourg J.L., 2003. Pheromone trail decay rates on different substrates in the Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis*. *Physiol. Entomol.*, **28** : 192–198.
- Jeanson R., Deneubourg J., Grimal A., Théraulaz G., 2004. Modulation of individual behavior and collective decision-making during aggregation site selection by the ant *Messor barbarus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **55** : 388–394.
- Jemielity S., Keller L., 2003. Queen control over reproductive decisions – no sexual deception in the ant *Lasius niger*. *Mol. Ecol.*, **12** : 1589–1597.
- Jensen T.F., Maschwitz U., 1985. Individual specific trails in the ant *Pachycondyla tesserinoda* (Formicidae, Ponerinae). *Naturwissenschaften*, **72** : 549–550.
- Jerome C.A., McInnes D.A., Adams E.S., 1998. Group defense by colony-founding queens in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol.*, **9** : 301–308.
- Jessen K., Klinkicht M., 1990. Hybridization in the social parasitic ant genus *Epimyrmica* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **37** : 273–293.
- Johnson C., Agosti D., Delabie J.H., Dumpert K., Williams D.J., Tschirnhaus M. von, Maschwitz U., 2001. *Acropyga* and *Azteca* ants (Hymenoptera : Formicidae) with scale insects (Sternorrhyncha : Coccoidea) : 20 million years of intimate symbiosis. *Am. Mus. Novitates*, **3335** : 1–18.
- Johnson C.A., Topoff H., Vander Meer R.K., Lavine B., 2005. Do these eggs smell funny to you? : an experimental study of egg discrimination by hosts of the social parasite *Polyergus breviceps* (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **57** : 245–255.
- Johnson J., 1999. Phylogenetic relationships within *Lepiota sensu lato* based on morphological and molecular data. *Mycologia*, **9** : 443–458.
- Johnson R.A., 1991. Learning memory and foraging efficiency in two species of desert seed-harvester ants. *Ecology*, **72** : 1408–1419.
- Johnson R.A., 2000. Water loss in desert ants : caste variation and the effect of cuticle abrasion. *Physiol. Entomol.*, **25** : 48–53.
- Johnson R.A., 2001. Biogeography and community structure of North American seed-harvester ants. *Annu. Rev. Entomol.*, **46** : 1–29.
- Johnson R.A., 2002. Semi-claustral colony founding in the seed-harvester ant *Pogonomyrmex californicus* : a comparative analysis of colony founding strategies. *Oecologia*, **132** : 60–67.
- Johnson R.A., 2004. Colony founding by pleometrosis in the semi-claustral seed-harvester ant *Pogonomyrmex californicus* (Hymenoptera : Formicidae). *Anim. Behav.*, **68** : 1189–1200.
- Johnson R.A., Parker J.D., Rissing S.W., 1996. Rediscovery of the workerless inquiline ant *Pogonomyrmex colei* and additional notes on natural history (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **43** : 69–76.
- Johnson R.A., Gibbs A.G., 2004. Effect of mating stage on water balance, cuticular hydrocarbons and metabolism in the desert harvester ant, *Pogonomyrmex barbatus*. *J. Insect Physiol.*, **50** : 943–953.
- Johnson R.A., Rissing S.W., Killeen P.R., 1994. Differential learning and memory by co-occurring ant species. *Insectes Soc.*, **41** : 165–177.

- Johnston T.D., 1985. Introduction : conceptual issues in the ecological study of learning. In *Issues in the Ecological Study of Learning*. (T.D. Johnston & A.T. Pietriwicz, Eds.), Earlbaum, Hillsdale, New Jersey, pp. 1–24.
- Jolivet P., 1986. *Les Fourmis et les Plantes. Un Exemple de Coévolution*. Boubée, Paris.
- Jones T.H., Clerk D.A., Edwards A.A., Davidson D.W., Spande T.F., Snelling R.R., 2004. The chemistry of exploding ants, *Camponotus* spp. (*cylindricus* complex). *J. Chem. Ecol.*, **30** : 1479–1492.
- Jonkman J.C.M., 1977. Biology and ecology of *Atta vollenweideri* Forel 1893 and its impact on paraguayean pastures. *Thèse*, Leiden.
- Jorgensen C.D., Porter S.D., 1982. Foraging behaviour of *Pogonomyrmex owyheeii* in Southeast Idaho. *Environ. Entomol.*, **11** : 381–384.
- Josens R.B., Farina W.M., Roces F., 1998. Nectar feeding by the ant *Camponotus mus* : intake rate and crop filling as a function of sucrose concentration. *J. Insect Physiol.*, **44** : 579–585.
- Josens R.B., Roces F., 2000. Foraging in the ant *Camponotus mus* : nectar-intake rate and crop filling depend on colony starvation. *J. Insect Physiol.*, **46** : 1103–1110.
- Jourdan H., 1997. Threats on Pacific islands : the spread of the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera : Formicidae). *Pac. Conserv. Biol.*, **3** : 61–64.
- Jourdan H., 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédonniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger), 1863 (Hymenoptera : Formicidae). *Thèse*, Toulouse.
- Jourdan H., Bonnet de Larbogne L., Chazeau J., 2002. The recent introduction of the neotropical tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera : Formicidae) into Vanuatu archipelago (Southwest Pacific). *Sociobiology*, **40** : 483–509.
- Jourdan H., Chazeau J., 1999. Les fourmis comme bio-indicateurs : l'exemple de la myrmécofaune néo-calédonienne. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **12** : 165–170.
- Jourdan H., Sadler R.A., Bauer A.M., 2001. Little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata*) as a threat to New Caledonian lizards : Evidences from a sclerophyll forest (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology*, **38** : 283–301.
- Jouvenaz D.P., Blum M.S., MacConnell J.G., 1972. Antimicrobial activity of venom alkaloids from the imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren. *Antimicrob. Agents Chemother.*, **2** : 291–293.
- Judd S.P.D., Collett T.S., 1998. Multiple stored views and landmark guidance in ants. *Nature*, **392** : 710–714.
- Julian G.E., Fewell J.H., 2004. Genetic variation and task specialization in the desert leaf-cutter ant, *Acromyrmex versicolor*. *Anim. Behav.*, **68** : 1–8.
- Julian G.E., Fewell J.H., Gadau J., Johnson R.A., Larrabee D., 2002. Genetic determination of the queen caste in an ant hybrid zone. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99** : 8157–8160.
- Julian G.E., Gronenberg W., 2002. Reduction of brain volume correlates with behavioral changes in queen ants. *Brain Behav. Evol.*, **60** : 152–164.
- Jutsum A.R., Saunders T.S., Cherrett J.M., 1979. Intraspecific aggression in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus*. *Anim. Behav.*, **27** : 839–844.
- Kaib M., Heinze J., Ortius D., 1993. Cuticular hydrocarbon profiles in the slave-making ant *Harpagoxenus sublaevis* and its hosts. *Naturwissenschaften*, **80** : 281–285.
- Kannowski P.B., 1959. The flight activities of formicine ants. *Symp. Gen. Biol. Italica*, **12** : 74–102.
- Kaptein N., Billen J., Gobin B., 2005. Larval begging for food enhances reproductive options in the ponerine ant *Gnamptogenys striatula*. *Anim. Behav.*, **69** : 293–299.
- Karolson P., Butenandt A., 1959. Pheromones (ectohormones) in insects. *Annu. Rev. Ent.*, **4** : 39–58.
- Karolson P., Lüscher M., 1959. Pheromones : a new term for a class of biologically active substances. *Nature*, **183** : 55–56.
- Kaspari M., 1996. Worker size and seed size selection by harvester ants in a neotropical forest. *Oecologia*, **105** : 397–404.
- Kaspari M., 2000. Do imported fire ants impact canopy arthropods? Evidence from simple arboreal pitfall traps. *Southwest. Nat.*, **45** : 118–122.
- Kaspari M., Vargo E.L., 1994. Nest site selection by fire ant queens. *Insectes Soc.*, **41** : 331–333.
- Katzav-Gozansky T., Boulay R., Vander Meer R., Hefetz A., 2004. In-nest environment modulates nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah*. *Naturwissenschaften*, **91** : 186–190.
- Kaufmann B., Boomsma J.J., Passera L., Petersen K.N., 1992. Relatedness and inbreeding in a French population of the unicolonial ant *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Insectes Soc.*, **39** : 195–213.
- Kaufmann B., Passera L., 1991. Première approche du problème de la reconnaissance coloniale chez *Iridomyrmex humilis* (Formicidae; Dolichoderinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **7** : 75–82.
- Kaufmann E., Malsch A.K.F., Erle M., Maschwitz U., 2003. Compound nesting of *Strumigenys* sp. (Myrmicinae) and *Diacamma* sp. (Ponerinae), and other nesting symbioses of myrmicine and ponerine ants in Southeast Asia. *Insectes Soc.*, **50** : 88–97.
- Kaufmann E., Weissflog A., Hashim R., Maschwitz U., 2001. Antgardens on the giant bamboo *Gigantochloa scortechinii* (Poaceae) in West-Malaysia. *Insectes Soc.*, **48** : 125–133.
- Kay A.D., Scott S.E., Schade J.D., Hobbie S.E., 2004. Stoichiometric relations in an ant-treehopper mutualism. *Ecol. Lett.*, **7** : 1024–1028.
- Kearney G.P., Toom P.M., Blomquist G.J., 1977. Induction of dealation in virgin female *Solenopsis invicta* with juvenile hormones. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **70** : 699–701.
- Keller L., 1988. Evolutionary implications of polygyny in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Hymenoptera : Formicidae) : an experimental study. *Anim. Behav.*, **36** : 159–165.
- Keller L., 1991. Queen number, mode of colony founding and queen reproductive success in ants (Hymenoptera; Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **3** : 307–316.
- Keller L., 1995 a. Parasites, worker polymorphism and queen number in social insects. *Am. Nat.*, **145** : 842–845.
- Keller L., 1995 b. Social life : the paradox of multiple-queen colonies. *Trends Ecol. Evol.*, **10** : 355–360.
- Keller L., 1997. Indiscriminate altruism : Unduly nice parents and siblings. *Trends Ecol. Evol.*, **12** : 99–103.
- Keller L., 1998. Queen lifespan and colony characteristics in ants and termites. *Insectes Soc.*, **45** : 235–246.
- Keller L., Aron S., Passera L., 1996 b. Internest sex-ratio variation and male brood survival in the ant *Pheidole pallidula*. *Behav. Ecol.*, **7** : 292–298.
- Keller L., Chapuisat M., 1999. Cooperation among selfish individuals in insect societies. *Bioscience*, **49** : 899–909.
- Keller L., Fournier D., 2002. Lack of inbreeding avoidance in the Argentine ant *Linepithema humile*. *Behav. Ecol.*, **3** : 28–31.
- Keller L., Genoud M., 1997. Extraordinary lifespans in ants : a test of evolutionary theories of ageing. *Nature*, **389** : 958–960.
- Keller L., Lhoste G., Balloux F., Plumey O., 1996 a. Queen number influences the primary sex ratio in the Argentine ant, *Linepithema humile* (= *Iridomyrmex humilis*). *Anim. Behav.*, **51** : 445–449.
- Keller L., Nonacs P., 1993. The role of queen pheromones in social insects : queen control or queen signal? *Anim. Behav.*, **45** : 787–794.

- Keller L., Passera L., 1988. Energy investment in gynes of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr) in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera : Formicidae). *Int. J. Invert. Repr.*, **13** : 31–38.
- Keller L., Passera L., 1989. Size and fat content of gynes in relation with the mode of colony founding in ants (Hymenoptera; Formicidae). *Oecologia*, **80** : 236–240.
- Keller L., Passera L., 1990. Fecundity of ant queens in relation to their age and the mode of colony founding. *Insectes Soc.*, **37** : 116–130.
- Keller L., Passera L., Suzzoni J.P., 1989. Queen execution in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Physiol. Entomol.*, **14** : 157–163.
- Keller L., Reeve H.K., 1994. Genetic variability, queen number, and polyandry in social Hymenoptera. *Evolution*, **48** : 694–704.
- Keller L., Reeve H.K., 1995. Why do females mate with multiple males? The sexually selected sperm hypothesis. *Adv. Stud. Behav.*, **24** : 291–315.
- Keller L., Ross K.G., 1993 a. Phenotypic plasticity and cultural transmission of alternative social organizations in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **33** : 121–129.
- Keller L., Ross K.G., 1993 b. Phenotypic basis of reproductive success in a social insect : genetic and social determinants. *Science*, **260** : 1107–1110.
- Keller L., Ross K.G., 1995. Gene by environment interaction : Effects of a single gene and social environment on reproductive phenotypes of Fire Ant queens. *Funct. Ecol.*, **9** : 667–676.
- Keller L., Ross K.G., 1998. Selfish genes : a green beard in the red fire ant. *Nature*, **394** : 573–575.
- Keller L., Vargo E. L., 1993. Reproductive structure and reproductive roles in colonies of eusocial insects. In *Queen Number and Sociality in Insects* (L. Keller Ed.), Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, pp. 16–44.
- Kempf W.W., 1964. On the number of ant species in the Neotropical region. *Sud. Entomol.*, n.s. **7** : 481–482.
- Kenne M., Schatz B., Durand J.L., Dejean A., 2000. Hunting strategy of a generalist ant species proposed as a biological control agent against termites. *Entomol. Exp. Appl.*, **94** : 31–40.
- Kennedy T.A., 1998. Patterns of an invasion by Argentine ants (*Linepithema humile*) in a riparian corridor and its effects on ant diversity. *Am. Midl. Nat.*, **140** : 343–350.
- Kermarrec A., Febvay G., Decharme M., 1986. Protection of leaf-cutting ants from biohazards : is there a future microbiological control? In *Queen Fire Ants & Leaf-Cutting Ants; Biology & Management* (C.S. Lofgren & R.K. Vander Meer Eds.), Westview Press, Boulder, pp. 339–356.
- Kern F., Klein R.W., Janssen E., Bestmann H.J., Attygalle A.B., Schafer D., Maschwitz U., 1997. Mellein, a trail pheromone component of the ant *Lasius fuliginosus*. *J. Chem. Ecol.*, **23** : 779–792.
- Kikuta N., Tsuji K.F., 1999. Queen and worker policing in the monogynous and monandrous ant, *Diacamma* sp. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **46** : 180–189.
- Kinomura K., Yamauchi K., 1987. Fighting and mating behaviors of dimorphic males in the ant *Cardiocondyla wroughtoni*. *J. Ethol.*, **5** : 75–81.
- Kinomura K., Yamauchi K., 1992. A new workerless socially parasitic species of the genus *Vollenhovia* (Hymenoptera, Formicidae) from Japan. *Jpn. J. Entomol.*, **60** : 203–206.
- Kistner D.H., 1979. Social and evolutionary significance of social insect symbiosis. In *Social Insects*. (H.R. Hermann Ed.), Academic Press, New York, vol. **I** : 340–413.
- Kistner D.H., 1982. The social insects' bestiary. In *Social Insects*. (H.R. Hermann Ed.), Academic Press, New York, vol. **III** : 2–244.
- Klein R.W., Kovac D., Schellerich A., Maschwitz U., 1992. Mealybug-carrying by swarming queens of a southeast Asian bamboo-inhabiting ant. *Naturwissenschaften*, **79** : 422–423.
- Kleineidam C., Ernst R., Roces F., 2001. Wind-induced ventilation of the giant nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Naturwissenschaften*, **88** : 301–305.
- Kleineidam C., Roces F., 2000. Carbon dioxide concentrations and nest ventilation in nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes Soc.*, **47** : 241–248.
- Kleineidam C., Tautz J., 1996. Perception of carbon dioxide and other "air-condition" parameters in the leaf cutting ant *Atta cephalotes*. *Naturwissenschaften*, **83** : 566–568.
- Kleinfeldt S.E., 1978. Ant-gardens : the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology*, **59** : 449–456.
- Klobuchar E.A., Deslippe R.J., 2002. A queen pheromone induces workers to kill sexual larvae in colonies of the red imported fire ant (*Solenopsis invicta*). *Naturwissenschaften*, **89** : 302–304.
- Kloft W., 1959. Versuch einer Analyse der trophobiotischen Beziehungen von Ameisen zu Aphiden. *Biol. Zentr. Blatt.*, **78** : 863–870.
- Klotz J.H., Reid B.L., 1993. Nocturnal orientation in the black carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* (DeGeer) (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **40** : 95–106.
- Knaden M., Wehner R., 2003. Nest defense and conspecific enemy recognition in the desert ant *Cataglyphis fortis*. *J. Insect Behav.*, **16** : 717–730.
- Knaden M., Wehner R., 2004. Path integration in desert ants controls aggressiveness. *Science*, **305** : 60.
- Koenig W.D., Stacey P.B., 1990. Acorn woodpeckers : group-living and food storage under contrasting ecological conditions. In *Cooperative Breeding in Birds*. (P.B. Stacey & W.D. Koenig, Eds.), Cambridge University Press.
- Kohl E., Hölldobler B., Bestmann H.J., 2001. Trail and recruitment pheromones in *Camponotus socius*. *Chemoecology*, **11** : 67–73.
- Kolman W.A., 1960. The mechanism of natural selection for the sex ratio. *Am. Nat.*, **94** : 373–377.
- Kolmer K., Heinze J., 2000. Rank orders and division of labour among unrelated cofounding ant queens. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **267** : 1729–1734.
- Kolmer K., Hölldobler B., Heinze J., 2002. Colony and population structure in *Pachycondyla* cf. *inversa*, a ponerine ant with primary polygyny. *Ethol. Ecol. Evol.*, **14** : 157–164.
- Komene Y., Higashi S., Ito F., Miyata H., 1999. Effect of colony size on the number of gamergates in the queenless ponerine ant *Rhytidoponera aurata*. *Insectes Soc.*, **46** : 29–33.
- Krieger M.J.B., 2004. To b or not to b : a pheromone-binding protein regulates colony social organization in fire ants. *BioEssays*, **27** : 91–99.
- Krieger M.J.B., Keller L., 2000. Mating frequency and genetic structure of the Argentine ant *Linepithema humile*. *Mol. Ecol.*, **9** : 119–126.
- Krieger M.J.B., Ross K.G., 2002. Identification of a major gene regulating complex social behavior. *Science*, **295** : 328–332.
- Krieger M.J.B., Ross K.G., Chang C.W.Y., Keller L., 1999. Frequency and origin of triploidy in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Heredity*, **82** : 142–150.
- Kronauer D.J.C., Gadau J., Hölldobler B., 2003. Genetic evidence for intra- and interspecific slavery in honey ants (genus *Myrmecocystus*). *Proc. R. Soc. Lond. B*, **270** : 805–810.
- Kronauer D.J.C., Schoning C., Pedersen J.S., Boomsma J.J., Gadau J., 2004. Extreme queen-mating frequency and colony fission in African army ants. *Mol. Ecol.*, **13** : 23981–2388.

- Kryger P., Kryger U., Moritz R.F.A., 2000. Genotypical variability for the tasks of water collecting and scenting in a honey bee colony. *Ethology*, **106** : 769–779.
- Kuriachan I., Vinson S.B., 2000. A queen's worker attractiveness influences her movement in polygynous colonies of the red imported fire ant (Hymenoptera : Formicidae) in response to adverse temperatures. *Environ. Entomol.*, **29** : 943–949.
- Kusnezov N., 1957. Number of species of ants in fauna of different latitudes. *Evolution*, **11** : 298–299.
- Kutter H., 1950. Über eine neue extrem parasitische Ameise *Teleutomyrmex schneideri* Kutter). 1. Mitteilung. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **23** : 81–94.
- Kutter H., 1952. Über *Plagiolepis xene* Stärke. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **25** : 57–72.
- Kutter H., 1957. Eine neue Form der Sklavengewinnung bei Ameisen. *Umschau*, pp. 327–329.
- Kutter H., 1967. Beschreibung neuer Sozialparasiten von *Leptothorax acervorum* F. (Formicidae). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **40** : 78–91.
- Kutter H., 1968. Liste sozialparasitischer Ameisen. *Institut Grand-Ducal de Luxembourg. Section Sci. nat. Phys. Maths. Archives (Nouv. Sér.)*, **33** : 201–210.
- Kutter H., 1969. *Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz*. Neujahrsbl. Viertel. Naturforsch. Ges. Zürich.
- Kutter H., 1977. *Formicidae – Hymenoptera*. Fauna Insecta Helvetica **6**. S.E.G., Zürich.
- Kutter H., 1981. *Iridomyrmex humilis* Mayr (Hym; Formicidae), Gattung und Art neu für die Schweiz. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **54** : 171–172.
- Kutter H., Stumper R., 1969. Hermann Appel, ein leidgeadelter Entomologe (1892–1966). *Proc. VIth Int. Congr. IUSSI*, Bern, pp. 275–266.
- Lachaud J.P., 1981. Etude des relations hôte-myrmécophile entre les Diapriidae *Lepidopria pedestris* Kieffe et *Solenopsis imitatrix* Wasmann et la fourmi *Diplorhoptum fugax* Latreille. *C. R. UIEIS sect. française*, Toulouse, pp. 135–137.
- Lachaud J.P., Fresneau D., Garcia-Pérez J., 1984. Etude des stratégies d'approvisionnement chez trois espèces de fourmis Ponerines (Hymenoptera, Formicidae). *Folia Entomol. Mex.*, **61** : 159–177.
- Lachaud J.P., López Méndez J.A., Schatz B., De Carli P., Beugnon G., 1996. Comparaison de l'impact de prédation de deux ponérides du genre *Ectatomma* dans un agrosystème néotropical. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **10** : 67–74.
- Lachaud J.P., Passera L., 1982. Données sur la biologie de trois Diapriidae myrmécophiles : *Plagiopria passerai* Masner, *Solenopsis imitatrix* Wasmann et *Lepidopria pedestris* Kieffer. *Insectes Soc.*, **29** : 561–568.
- Lachaud J.P., Passera L., Grimal A., Detrain C., Beugnon G., 1992. Lipid storage by major workers and starvation resistance in the ant *Pheidole pallidula* (Hymenoptera, Formicidae) *In Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen Ed.), Leuven University Press, Leuven, Belgium, pp. 153–160.
- Lahav S., Soroker V., Hefetz A., Vander Meer R.K., 1999. Direct behavioral evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. *Naturwissenschaften*, **86** : 246–249.
- Lahav S., Soroker V., Vander Meer R.K., Hefetz A., 1998. Nest-mate recognition in the ant *Cataglyphis niger* : do queens matter? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **43** : 203–212.
- Langen T.A., Triplet F., Nonacs P., 2000. The red and the black : habituation and the dear-enemy phenomenon in two desert *Pheidole* ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **48** : 285–292.
- Langridge E.A., Franks N.R., Sendova-Franks A.B., 2004. Improvement in collective performance with experience in ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **56** : 523–529.
- Larsen K.J., Heady S.E., Nault L.R., 1992. Influence of ants (Hymenoptera : Formicidae) on honeydew excretion and escape behaviors in a myrmecophile *Dalbulus quinquevittatus* (Homoptera : Cicadellidae) and its congeners. *J. Insect Behav.*, **5** : 109–122.
- Latreille P., 1798. *Essai sur l'Histoire des Fourmis de la France*. Imprimerie Bourdeaux, Brive.
- Latreille P.A., 1805. *Histoire naturelle générale et particulière des Crustacés et des Insectes*, vol. **13**. Imprimerie F. Dufart, Paris.
- Le Bourg E., 1998 a. *Le Vieillessement en Questions*. CNRS Éditions, Paris.
- Le Bourg E., 1998 b. Evolutionary theories of aging : handle with care. *Gerontology*, **44** : 345–348.
- Le Bourg E., 2001. A mini-review of the evolutionary theories of aging. Is it time to accept them? <http://www.demographic-research.org>, **4** : 1–28.
- Le Breton J., 2003. Etude des interactions entre la fourmi *Wasmannia auropunctata* et la myrmécofaune. Comparaison d'une situation d'introduction : la Nouvelle-Calédonie et d'une situation en zone d'origine : la Guyane Française. *Thèse*, Toulouse.
- Le Breton J., Chazeau J., Jourdan H., 2003. Immediate impacts of invasion by *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera : Formicidae) on native litter ant fauna in a New Caledonian rainforest. *Austr. Ecol.*, **28** : 204–209.
- Le Breton J., Delabie J.H.C., Chazeau J., Dejean A., Jourdan H., 2004. Experimental evidence of large scale unicoloniality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger). *J. Insect Behav.*, **17** : 263–271.
- Le Masne G., 1952 a. Les échanges alimentaires entre adultes chez la Fourmi *Ponera eduardi* Forel. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **235** : 1549–1551.
- Le Masne G., 1952 b. Classification et caractéristiques des principaux types de groupements sociaux réalisés chez les Invertébrés. *In Structure et Physiologie des Sociétés Animales*. Coll. Int. CNRS n° **34**, Paris, pp. 19–70.
- Le Masne G., 1953. Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les Fourmis. *Ann. Sc. Nat. Zool. et Biol. anim.*, 11° série, **15** : 1–56.
- Le Masne G., 1956 a. La signification des reproducteurs chez la fourmi *Ponera eduardi* Forel. *Insectes Soc.*, **3** : 239–259.
- Le Masne G., 1956 b. Recherches sur les fourmis parasites. Le parasitisme social double. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **243** : 1243–1246.
- Le Masne G., 1956 c. Recherches sur les fourmis parasites. *Plagiolepis grassei* et l'évolution des *Plagiolepis* parasites. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **243** : 673–675.
- Le Masne G., 1961. Recherches sur la biologie des animaux myrmécophiles : observations sur le régime alimentaire de *Paussus favieri* Fairm., hôte de la fourmi *Pheidole pallidula* Nyl. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **253** : 1356–1357.
- Le Masne G., 1970 a. Recherches sur la biologie des animaux myrmécophiles. IV. Le comportement de *Dichullus minutus* Sol. (Col. Tenebrionidae), hôte de la Fourmi *Pheidole pallidula* Nyl : un cas de myrmécophilie facultative. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D*, **270** : 1377–1380.
- Le Masne G., 1970 b. Recherches sur la biologie des Fourmis parasites. III. Les relations des ouvrières de *Chalepoxenus* avec leurs hôtes. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D*, **271** : 1038–1041.
- Le Masne G., 1980. Remarques sur les relations entre adultes et stades jeunes chez les insectes sociaux. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, **20** : 779–790.
- Le Masne G., 1982. Le rôle du comportement dans l'évolution biologique : l'évolution des systèmes de communication intra- et interspécifiques. *In Modalités, Rythmes et Mécanismes de l'Évolution Biologique*. Coll. Int. CNRS, Dijon, **330**, pp. 303–309.

- Le Masne G., 1994. Remarques sur l'évolution du comportement des myrmécophiles. *Memorabilia Zool.*, **48** : 115–132.
- Le Masne G., Bonavita A., 1969 a. La fondation des sociétés selon le type *Myrmecia* chez la fourmi *Manica rubida* Latr. *Proc. VIth Int. Congr. IUSSI*, Bern, pp. 137–147.
- Le Masne G., Bonavita A., 1969 b. La fondation des sociétés selon un type archaïque par une fourmi appartenant à une sous-famille évoluée. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D*, **269** : 2373–2376.
- Le Masne G., Bonavita-Cougourdan A., 1972. Premiers résultats d'une irradiation prolongée au césium sur les populations de Fourmis, en Haute-Provence. *Ekol. Polsk.*, **20** : 130–144.
- Le Masne G., Torossian Cl., 1965. Observations sur le comportement du coléoptère myrmécophile *Amorphocephalus coronatus* Germar (Brentidae), hôte des *Camponotus*. *Insectes Soc.*, **12** : 185–194.
- Le Moli F., Grasso D.A., D'Etterre P., Mori A., 1993. Intraspecific slavery in *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera : Formicidae) : field and laboratory observations. *Insectes Soc.*, **40** : 433–437.
- Le Moli F., Grasso D.A., Mori A., Ugolini A., 1994. Eco-ethological factors affecting the scouting and raiding behaviour of the slave-making ant, *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology*, **96** : 289–302.
- Le Moli F., Mori A., 1982. Early learning and cocoon nursing behaviour in the red wood-ant *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). *Boll. Zool.*, **49** : 93–97.
- Le Moli F., Mori A., 1985. The influence of the early experience of worker ants on enslavement. *Anim. Behav.*, **33** : 1384–1386.
- Le Moli F., Mori A., 1987 a. Why a slave species accepts and cares for cocoons of its slave-maker. *Insectes Soc.*, **34** : 136–141.
- Le Moli F., Mori A., 1987 b. The problem of enslaved ant species : origin and behavior. In *From Individual to Collective Behavior in Social Insects* (J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 333–363.
- Le Moli F., Mori A., 1990. Laboratory experiments on environmental sources of nestmate and non-nestmate discrimination in three species of *Formica* ants (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche*, **97** : 147–169.
- Le Moli F., Mori A., Grasso D.A., 1992. Nestmate and conspecific non-nestmate recognition in *Formica cunicularia* Latr. : the effect of diet differences. In *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen Ed.), Leuven University Press, Leuven, Belgium, pp. 1161–1165.
- Le Moli F., Passeti M., 1978. The effect of early learning on recognition, acceptance and care of cocoons on the ant *Formica rufa* L. *Atti Soc. Ital. Sci. Nat.*, **118** : 49–64.
- Le Roux G., 1976. Etude des stridulations produites par *Myrmica laevinodis* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, **12** : 615–620.
- Lechner K.A., Ribble D.O., 1996. Behavioral interactions between red imported fire ants (*Solenopsis invicta*) and three rodent species of South Texas. *Southwest. Nat.*, **41** : 123–128.
- Ledoux A., 1949. La ponte des ouvrières de la fourmi fileuse *Oecophylla longinoda*. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D*, **228** : 1154–1155.
- Ledoux A., 1954. Recherches sur le cycle chromosomique de la fourmi fileuse *Oecophylla longinoda* Latr. *Insectes Soc.*, **1** : 149–175.
- Ledoux A., 1984. Sur la présence d'ouvrières à parthénogenèse thélytoque observée chez *Aphaenogaster senilis* (Mayr.) (Hyménoptère Formicoidea). *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D*, **299** : 859–861.
- Leigh E.G., 1972. The golden section and spiral leaf arrangement. In *Growth by Intussusception* (W.S. Deevy Ed.). *Conn. Acad. Arts Sci. Trans.*, **44** : 163–176.
- Leimar O., Axen A.H., 1993. Strategic behaviour in an interspecific mutualism. Interactions between lycaenid larvae and ants. *Anim. Behav.*, **46** : 1177–1182.
- Lenoir A., 1971. Rôle des tarsi antérieurs dans le comportement de trophallaxie de deux espèces de Fourmis (*Myrmica scabrinodis rugulosoides* For. et *Lasius emarginatus* Ol.). *96^e Congr. Nat. Soc. savantes*, Toulouse, pp. 531–540.
- Lenoir A., 1979 a. Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger*. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **CXIII** : 79–314.
- Lenoir A., 1979 b. Feeding behaviour in young societies of the ant *Tapinoma erraticum* L. : trophallaxis and polyethism. *Insectes Soc.*, **26** : 19–37.
- Lenoir A., 1981. Brood retrieving in the ant *Lasius niger* L. *Sociobiology*, **6** : 153–178.
- Lenoir A., Ataya H., 1983. Polyéthisme et répartition des niveaux d'activité chez la fourmi *Lasius niger* L. *Z. Tierpsychol.*, **63** : 213–232.
- Lenoir A., 1984. Brood-colony recognition in *Cataglyphis cursor* worker ants (Hymenoptera : Formicidae). *Anim. Behav.*, **32** : 942–944.
- Lenoir A., 1987. Factors determining polyethism in social insects. In *From Individual to Collective Behavior in Social Insects* (J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 219–240.
- Lenoir A., Cuisset D., Hefetz A., 2001 c. Effects of social isolation on hydrocarbon pattern and nestmate recognition in the ant *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **48** : 101–109.
- Lenoir A., D'Etterre P., Errard C., Hefetz A., 2001 a. Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annu. Rev. Entomol.*, **46** : 573–599.
- Lenoir A., Dejean A., 1994. Semi-claustral colony foundation in the Formicine ants of the genus *Polyrhachis*. *Insectes Soc.*, **41** : 225–234.
- Lenoir A., Detrain C., Barbazanges N., 1992 b. Host trail following by the guest ant *Formicoxenus provancheri*. *Experientia*, **48** : 94–97.
- Lenoir A., Errard C., Francoeur A., Loïselle R., 1992 a. Relations entre la fourmi parasite *Formicoxenus provancheri* et son hôte *Myrmica incompleta*. Données biologiques et éthologiques (Hym. Formicidae). *Insectes Soc.*, **39** : 81–97.
- Lenoir A., Fresneau D., Errard C., Hefetz A., 1999. Individuality and colonial identity in ants : the emergence of the social representation concept. In *Information Processing in Social Insects* (C. Detrain, J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 219–237.
- Lenoir A., Hefetz A., Simon T., Soroker V., 2001 b. Comparative dynamics of gestalt odour formation in two ant species *Camponotus fellah* and *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera : Formicidae). *Physiol. Entomol.*, **26** : 275–283.
- Lenoir A., Jaisson P., 1982. Évolution et rôle des communications antennaires chez les Insectes sociaux. In *Social Insects in the Tropics*. (P. Jaisson Ed.), Presses de l'Université de Paris XIII, Paris. vol. **2** : 158–180.
- Lenoir A., Malosse C., Yamaoka R., 1997. Chemical mimicry between parasitic ants of the genus *Formicoxenus* and their host *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae). *Biochem. Syst. Ecol.*, **25** : 379–389.
- Lenoir A., Quérard L., Pondicq N., Berton F., 1988. Reproduction and dispersal of the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche*, **95** : 21–44.
- Lepage M. G., Darlington J. P., 1984. Observations on the ant *Ca-*

- rebara vidua* F. Smith preying on termites in Kenya. *J. Nat. Hist.*, **18** : 293–302.
- Leston D., 1978. A neotropical ant mosaic. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **71** : 649–653.
- Letourneau D.K., 1990. Code of ant–plant mutualism broken by parasite. *Science*, **248** : 215–217.
- Letourneau D.K. 1991. Parasitism of plant-mutualism and the novel case of *Piper*. In *Ant–Plant Interactions* (C.R. Huxley & D.F. Cutler, Eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 390–396.
- Leuthold R.H., 1968. A tibial gland scent-trail and trail-laying behavior in the ant *Crematogaster ashmeadi* Mayr. *Psyche*, **75** : 233–248.
- Lévi-Strauss C., 1967. *Les Structures Élémentaires de la Parenté*. Éditions Mouton, Paris.
- Lévieux J., 1966. Traits généraux du peuplement en Fourmis terri- coles d'une savane de Côte d'Ivoire. *C. R. Acad. Sci. Paris*, Série D, **262** : 1583–1585.
- Lévieux J., 1971. Mise en évidence de la structure des nids et de l'implantation des zones de chasse de deux espèces de *Camponotus* (Hym. Form.) à l'aide de radio-isotopes. *Insectes Soc.*, **18** : 29–48.
- Lévieux J., 1977. La nutrition des fourmis tropicales. V. Éléments de synthèse. Les modes d'exploitation de la biocoenose. *Insectes Soc.*, **24** : 235–260.
- Lévieux J., Louis D., 1975. La nutrition des fourmis tropicales. II. Comportement alimentaire et régime de *Camponotus vividus* (Smith) (Hymenoptera, Formicidae). Comparaison intragéné- rique. *Insectes Soc.*, **22** : 391–404.
- Levings S.C., Franks N.R., 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology*, **63** : 338–344.
- Levings S.C., Traniello J.F.A., 1981. Territoriality, nest dispersion and community structure in ants. *Psyche*, **88** : 265–319.
- Lewis T., Pollard G.V., Dibley G.C., 1974. Rhythmic foraging in leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicinae : Attini). *J. Anim. Ecol.*, **43** : 129–142.
- Liang D., Silverman J., 2000. You are what you eat : Diet modifies cuticular hydrocarbons and nestmate recognition in the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Naturwissenschaften*, **87** : 412–416.
- Liautard C., Brown W.D., Helms K.K.R., Keller L., 2003. Tempo- ral and spatial variations of gyne production in the ant *Formica exsecta*. *Oecologia*, **136** : 558–564.
- Liautard C., Keller L., 2001. Restricted effective queen dispersal at a microgeographic scale in polygynous populations of the ant *Formica exsecta*. *Evolution*, **55** : 2484–2492.
- Liebig J., Heinze J., Hölldobler B., 1997. Trophallaxis and aggres- sion in the ponerine ant, *Ponera coarctata* : Implications for the evolution of liquid food exchange in the Hymenoptera. *Etho- logy*, **103** : 707–722.
- Liebig J., Hölldobler B., Peeters C., 1998. Are ant worker capable of colony foundation? *Naturwissenschaften*, **85** : 133–135.
- Liebig J., Peeters C., Hölldobler B., 1999. Worker policing limits the number of reproductives in a ponerine ant. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **266** : 1865–1870.
- Liebig J., Peeters C., Oldham N.J., Markstadter C., Hölldobler B., 2000. Are variations in cuticular hydrocarbons of queens and workers a reliable signal of fertility in the ant *Harpegnathos saltator*? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **97** : 4124–4131.
- Liebig J., Poethke H.J., 2004. Queen lifespan and colony longevity in the ant *Harpegnathos saltator*. *Ecol. Entomol.*, **29** : 203–207.
- Liefke C., Dorow W.H.O., Hölldobler B., Maschwitz U., 1998. Nesting and food resources of syntopic species of the ant genus *Polyrhachis* (Hymenoptera, Formicidae) in West-Malaysia. *Insectes Soc.*, **45** : 411–425.
- Liefke C., Hölldobler B., Maschwitz U., 2001. Recruitment beha- vior in the ant genus *Polyrhachis* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Insect Behav.*, **14** : 637–657.
- Lin N., Michener C.D., 1972. Evolution of sociability in insects. *Quart. Rev. Biol.*, **47** : 131–159.
- Linceum G., 1862. Notice on the habits of the agricultural ant of Texas (stinging ant or mound-making ant *Myrmica (Atta) mole- faciens*, Bukley. *J. Linn. Soc. Zool.*, **6** : 29–31.
- Lioni A., Sauwens C., Théraulaz G., Deneubourg J.L., 2001. Chain formation in *Oecophylla longinoda*. *J. Insect Behav.*, **14** : 679–696.
- Little A.E.F., Murakami T., Mueller U.G., Currie C.R., 2003. The infrabuccal pellet piles of fungus-growing ants. *Naturwissens- chaften*, **90** : 559–562.
- Little C.H., Jutsum A.R., Cherrett J.M., 1977. Leaf-cutting ant control. The possible use of growth regulating chemicals. *Proc. VIIIth Int. IUSSI Congr.*, Wageningen, pp. 89–91.
- Littledyke M., Cherrett J.M., 1976. Direct ingestion of plant sap from cut leaves by the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Formicidae, Attini). *Bull. Entomol. Res.*, **66** : 205–217.
- Liu Z.B., Yamane S., Yamamoto H., Wang Q.C., 2000. Nestmate discrimination and cuticular profiles of a temporary parasitic ant *Lasius* sp., and its host *L. fuliginosus* (Hymenoptera, Formi- cidae). *J. Ethol.*, **18** : 69–73.
- Lloyd H.A., Schmuff N.R., Hefetz A., 1986. Chemistry of the anal glands of *Bothriomyrmex syrius* Forel : olfactory mimetism and temporary social parasitism. *Comp. Biochem. Physiol.*, **83 B** : 71–73.
- Lofgren C.S., 1986. The economic importance and control of im- ported fire ants in the United States. In *Economic Impact and Control of Social Insects* (S.B. Vinson Ed.), Praeger Press, New York, pp. 227–256.
- Loiselle, R., Francoeur A, Fischer K., Buschinger A., 1990. Varia- tions and taxonomic significance of the chromosomes numbers in the nearctic species of the genus *Leptothorax* (s.s.) (Formi- cidae, Hymenoptera). *Caryologia*, **43** : 321–334.
- Longhurst C., Howse P.E., 1979. Foraging, recruitment and emi- gration in *Megaponera foetens* (Fab.) (Hym. For.) from the Ni- gerian Guinea Savanna. *Insectes Soc.*, **26** : 204–215.
- Longino J.T., 1991. *Azteca* ants in *Cecropia* trees : taxonomy, co- lony structure, and behaviour. In *Ant–Plant Interactions* (C.R. Huxley & D.F. Cutler, Eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 271–288.
- Loon A.J. van, Boomsma J.J., Andrasfalvy A., 1990. A new poly- gynous *Lasius* species (Hymenoptera; Formicidae) from central Europe. I. Description and general biology. *Insectes Soc.*, **37** : 348–362.
- López F., Acosta F.J., Serrano J.M., 1994. Guerilla vs Phalanx strategies of resource capture. Growth and structural plasticity in the trunk trail system of the harvester ant *Messor barbarus*. *J. Anim. Ecol.*, **63** : 127–138.
- López F., Agbogba C., Ndiaye I., 2000. Prey chain transfer beha- viour in the African stink ant *Pachycondyla tarsata* Fabr. *Insec- tes Soc.*, **47** : 337–342.
- Lorenz K., 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Ornith.*, **83** : 137–214, 287–413.
- Lowe R.M., Ward S.A., Crozier R.H., 2002. The evolution of para- sites from their hosts : intra- and interspecific parasitism and Emery's rule. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **269** : 1301–1305.
- Lubin Y.D., 1984. Changes in the native fauna of the Galapagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biol. J. Linn. Soc.*, **21** : 229–242.
- Lucas C., Pho D.B., Fresneau D., Jallon J.M., 2004. Hydrocarbon circulation and colonial signature in *Pachycondyla villosa*. *J.*

- Physiol. Entomol.*, **50** : 595–607.
- Lumsden C.J., 1982. The social regulation of physical caste : the superorganism revived. *J. Theor. Biol.*, **95** : 749–781.
- Lüscher M., 1962. Sex pheromones in the termites superorganism. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **2** : 615.
- Lyford W.H., 1963. Importance of ants to brown podzolic soil genesis in New England. *Harvard Forest Paper* (Petersham, Mass.), **7** : 1–18.
- Mabelis A.A., Roosmalen M.E. van, 1977. Cannibalism in *Formica polyctena* Först. *Proc. VIIIth Int. IUSSI Congr.*, Wageningen, pp. 307–308.
- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M., Evans H., Clout M., Bazzaz F.A., 2000. Biotic invasions : causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.*, **10** : 689–710.
- Mackintosh J.A., Flood J.A., Veal D.A., Beattie A.J., 1999. Increase in levels of microbiota recoverable from male and larval *Myrmecia gulosa* (Fabricius) (Hymenoptera : Formicidae) following segregation from worker ants. *Austr. J. Entomol.*, **38** : 124–126.
- Mackintosh J.A., Trimble J.E., Jones M.K., Karuso P.H., Beattie A.J., Veal D.A., 1995. Antimicrobial mode of action of secretions from the metapleural gland of *Myrmecia gulosa* (Australian bull ant). *Can. J. Microbiol.*, **41** : 136–144.
- Mackintosh J.A., Veal D.A., Beattie A.J., Goodley A.A., 1998. Isolation from an ant *Myrmecia gulosa* of two inducible O-glycosylated proline-rich antibacterial peptides. *J. Biol. Chem.*, **273** : 6139–6143.
- MacMahon J., Mull J.F., Crist T.O., 2000. Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.) : their community and ecosystem influences. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **31** : 265–291.
- Madden D., Young T.P., 1992. Symbiotic ants as an alternative against giraffe herbivory in spinescent *Acacia drepanolobium*. *Oecologia*, **91** : 235–238.
- Maile R., Jungnickel H., Morgan E.D., Ito F., Billen J., 2000. Secretion of venom and Dufour glands in the ant *Leptogenys diminita*. *J. Chem. Ecol.*, **26** : 2497–2506.
- Mailleux A.C., Deneubourg J.L., Detrain C., 2000. How do ants assess food volume? *Anim. Behav.*, **59** : 1061–1069.
- Mailleux A.C., Deneubourg J.L., Detrain C., 2003 a. How does colony growth influence communication in ants? *Insectes Soc.*, **50** : 24–31.
- Mailleux A.C., Deneubourg J.L., Detrain C., 2003 b. Regulation of ants' foraging to resource productivity. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **270** : 1609–1616.
- Majer J.D., 1972. The ant mosaic in Ghana cocoa farms. *Bull. Ent. Res.*, **62** : 151–160.
- Majer J.D., 1976. The maintenance of the ant-mosaic in Ghana cocoa farms. *Appl. Ecol.*, **13** : 123–144.
- Majer J.D., 1982. Ant-plant interactions in the Darling botanical district of Western Australia. In *Ant-Plant Interactions in Australia* (R.C. Buckley Ed.), W. Junk, La Haye, pp. 45–61.
- Majer J.D., 1994. Spread of Argentine ants (*Linepithema humile*), with special reference to western Australia. In *Exotic Ants : Biology Impact, and Control of Introduced Species* (D.F. Williams, Ed.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford, pp. 163–173.
- Majer J.D., Shattuck S.O., Andersen A.N., Beattie A.J., 2004. Australian ant research : fabulous fauna, functional groups, pharmaceuticals, and the Fatherhood. *Austr. J. Entomol.*, **43** : 235–247.
- Malicky H., 1970. New aspects on the association between lycænid larvae (Lep.) and ants (Hym. Formicidae). *J. Lep. Soc.*, **24** : 190–202.
- Mallon E.B., Franks N.R., 2000. Ants estimate area using Buffon's needle. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **267** : 765–770.
- Malsch A.K.F., Kaufmann E., Heckroth H.P., Williams D.J., Maryati M., Maschwitz U., 2001. Continuous transfer of subterranean mealybugs (Hemiptera, Pseudococcidae) by *Pseudolasius* spp. (Hymenoptera, Formicidae) during colony fission? *Insectes Soc.*, **48** : 333–309.
- Marchal P., 1897. La castration nutritionnelle chez les Hyménoptères sociaux. *C. R. Soc. Biol.*, pp. 556–557.
- Marchal P., 1917. La fourmi d'Argentine (*Iridomyrmex humilis* Mayr). *Bull. Soc. Et. Vulg. Zool. Agric. Bordeaux*, **16** : 1–6, 23–26.
- Marikovskiy P.I., 1974. The biology of the ant *Rossomyrmex proformicarium* K.W. Arnoldi (1928). *Insectes Soc.*, **21** : 301–308.
- Markin G.P., 1970 a. The seasonal life cycle of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera : Formicidae), in southern California. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **63** : 1238–1242.
- Markin G.P., 1970 b. Food distribution within laboratory colonies of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Insectes Soc.*, **17** : 127–157.
- Markin G.P., Dillier J.H., 1971. The seasonal life cycle of the imported fire ant *Solenopsis saevissima richteri* on the Gulf Coast of Mississippi. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **64** : 562–565.
- Markin G.P., Dillier J.H., Collins H.L., 1973. Growth and development in colonies of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **66** : 803–808.
- Markin G.P., Dillier J.H., Hill S.O., Blum M.S., Herman H.R., 1971. Nuptial flight and flight ranges of the imported fire ant *Solenopsis saevissima richteri* (Hymenoptera : Formicidae). *J. Georgia Entomol. Soc.*, **6** : 145–156.
- Markl H., 1962. Borstenfelder an den Gelenken als Schweresinnesorgane bei Ameisen und anderen Hymenopteren. *Z. Vergl. Physiol.*, **45** : 475–569.
- Markl H., 1968. Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattschneiderameisen. II. Erzeugung und Eigenschaften der Signale. *Z. vergl. Physiol.*, **60** : 103–150.
- Markl H., 1973. The evolution of stridulatory communication in ants. *Proc. VIIIth Int. IUSSI Congr.*, London, pp. 258–265.
- Markl H., 1983. Vibrational communication. In *Neuroethology and Behavioral Physiology* (F. Huber & H. Markl, Eds.), Springer Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 332–353.
- Markl H., Hölldobler B., Hölldobler T., 1977. Mating behavior and sound production in harvester ants (*Pogonomyrmex*, Formicidae). *Insectes Soc.*, **24** : 191–212.
- Markó B., Czechowski W., 2004. *Lasius psammophilus* Seifert and *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera : Formicidae) on sand dunes : conflicts and coexistence. *Ann. Zool.*, **52** : 365–378.
- Marlier J.F., Quinet Y., Biseau J.C. de, 2004. Defensive behaviour and biological activities of the abdominal secretion in the ant *Crematogaster scutellaris* (Hymenoptera : Myrmicinae). *Behav. Processes*, **67** : 427–440.
- Martin M.M., 1987. *Invertebrate-Microbial Interactions*. Cornell University Press, Ithaca, N.Y.
- Martin N.M., Carman R.H., MacConnel J.C., 1969. Nutrients derived from the fungus cultured by the fungus-growing ant *Atta colombica tonsipes*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **62** : 11–13.
- Maschwitz U., 1975. Old and new trends in the investigation of chemical recruitment in ants. In *Pheromones and Defensive Secretions in Social Insects*, *Proc. Symp. IUSSI*, Dijon, pp. 47–59.
- Maschwitz U., Dorow W.H.O., Buschinger A., Kalytta G., 2000. Social parasitism involving ants of different subfamilies : *Polyrhachis lama* (Formicinae) an obligatory inquiline of *Diacamma* sp. (Ponerinae) in Java. *Insectes Soc.*, **47** : 27–35.
- Maschwitz U., Go C., Dorow W.H.O., Buschinger A., Kohout R.J., 2003. *Polyrhachis loweryi* (Formicinae) : A guest ant parasitizing *Rhytidoponera* sp. (Ponerinae) in Queensland, Australia. *Insectes Soc.*, **50** : 69–76.

- Maschwitz U., Go C., Kaufmann E., Buschinger A., 2004. A unique strategy of host colony exploitation in a parasitic ant : workers of *Polyrhachis lama* rear their brood in neighbouring host nests. *Naturwissenschaften*, **91** : 40–43.
- Maschwitz U., Hahn M., Shonegge P., 1979. Paralysis of prey in Ponerine ants. *Naturwissenschaften*, **66** : 213.
- Maschwitz U., Hänel H., 1985. The migrating herdsman *Dolichoderus (Diabolus) cuspidatus* : an ant with a novel mode of life. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **17** : 171–184.
- Maschwitz U., Hölldobler B., 1970. Der Kartonnestbau bei *Lasius fuliginosus* Latr. (Hym. Formicidae). *Z. vergl. Physiol.*, **66** : 176–189.
- Maschwitz U., Jessen K., Maschwitz E., 1981. Foaming in *Pachycondyla* : a new defense mechanism in ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **9** : 79–81.
- Maschwitz U., Koob K., Schildknecht H., 1970. Ein Beitrag zur Funktion der Metathoracaldrüse der Ameisen. *J. Insect Physiol.*, **16** : 387–404.
- Maschwitz U., Liefke C., Buschinger A., 2001. How host and parasite communicate : Signal analysis of tandem recruitment between ants of two subfamilies, *Diacamma* sp. (Ponerinae) and its inquiline *Polyrhachis lama* (Formicinae). *Sociobiology*, **37** : 65–77.
- Maschwitz U., Maschwitz E., 1974. Platzende Arbeiterinnen : eine neue Art der Feindabwehr bei sozialen Hautflüglern. *Oecologia*, **14** : 289–294.
- Maschwitz U., Moog J., 2000. Communal peeing : a new mode of flood control in ants. *Naturwissenschaften*, **87** : 563–565.
- Maschwitz U., Mühlenberg M., 1975. Zur Jagdstrategie einiger orientalischer *Leptogenys*-Arten (Formicidae : Ponerinae). *Oecologia*, **20** : 65–83.
- Maschwitz U., Schonegge P., 1977. Recruitment gland of *Leptogenys chinensis*. *Naturwissenschaften*, **64** : 589.
- Maschwitz U., Steghaus-Kovac S., Gaube R., Haenel H., 1989. A south east asian ponerine ant of the genus *Leptogenys* (Hymenoptera Formicidae) with army ant life habits. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **24** : 305–316.
- Masson C., Brossut R., 1981. La communication chimique chez les insectes. *La Recherche*, **121** : 406–416.
- Masson C., Strambi C., 1977. Sensory antennal organization in an ant and a wasp. *J. Neurobiol.*, **8** : 537–548.
- Masuko K., 1986. Larval hemolymph feeding : A non-destructive parental cannibalism in the primitive ant *Amblyopone silvestrii* Wheeler (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **19** : 249–255.
- Masuko K., 1989. Larval hemolymph feeding in the ant *Leptanilla japonica* by use of a specialized duct organ, the larval hemolymph tap (Hymenoptera Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **24** : 127–132.
- Masuko K., 1990. Behavior and ecology of the enigmatic ant *Leptanilla japonica* Baroni Urbani (Hymenoptera Leptanillinae). *Insectes Soc.*, **37** : 31–57.
- Masuko K., 1996. Temporal division of labor among workers in the ponerine ant, *Amblyopone silvestrii* (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology*, **28** : 131–151.
- Masuko K., 2003 a. Larval oophagy in the ant *Amblyopone silvestrii* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **50** : 317–322.
- Masuko K., 2003 b. Analysis of brood development in the ant *Amblyopone silvestrii*, with special reference to colony bionomics. *Entomol. Sci.*, **6** : 237–245.
- Mathew A.P., 1944. Observations on the habits of the two spider mimics of the red ant *Oecophylla smaragdina* (Fabr.). *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, **52** : 249–263.
- Mayade S., Cammaerts M.C., Suzzoni J.P., 1993. Home-range marking and territorial marking in *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Processes*, **30** : 131–142.
- Maynard Smith J., 1964. Group selection and kin selection. *Nature*, **201** : 1145–1147.
- Maynard Smith J., 1976. Group selection. *Quart. Rev. Biol.*, **51** : 277–283.
- McCluskey E.S., 1963. Rythms and clocks in harvester and Argentine ants. *Physiol. Zool.*, **36** : 273–292.
- McCluskey E.S., 1965. Circadian rythms in male ants of five diverse species. *Science*, **150** : 1037–1039.
- McCluskey E.S., 1987. Circadian rhytm in the tropical ant *Ectatomma* (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche*, **94** : 245–252.
- McCook H.C., 1882. *The Honey Ants of the Garden of the Gods, and the Occident Ants of the American Plains*. Lippincott, J.B., Philadelphia.
- McDonald P., Topoff H., 1985. Social regulation of behavioral development in the ant *Novomessor albisetosus* (Mayr). *J. Comp. Psychol.*, **99** : 3–14.
- McDonald P., Topoff H., 1986. The development of defensive behavior against predation by army ants. *Develop. Psychobiol.*, **19** : 351–367.
- McGain F., Winkel K.D., 2002. Ant sting mortality in Australia. *Toxicon*, **40** : 1095–1100.
- McGlynn T.P., 1999 a. The worldwide transfer of ants : geographical distribution and ecological invasions. *J. Biogeogr.*, **26** : 535–548.
- McGlynn T.P., 1999 b. Non-native ants are smaller than related native ants. *Am. Nat.*, **154** : 690–699.
- McGlynn T.P., Carr R.A., Carson J.H., Buma J., 2004. Frequent nest relocation in the ant *Aphaenogaster araneoides* : resources, competition, and natural enemies. *Oikos*, **106** : 611–621.
- McGlynn T.P., Owen J.P., 2002. Food supplementation alters caste allocation in a natural population of *Pheidole flavens*, a dimorphic leaf-litter dwelling ant. *Insectes Soc.*, **49** : 8–14.
- McGurk D.J., Frost J., Eisenbraun E.J., 1966. Volatile compounds in ants : identification of 4-methyl-3-heptanone from *Pogonomyrmex* ants. *J. Insect Physiol.*, **12** : 1435–1441.
- McInnes D.A., Tschinkel W.R., 1995. Queen dimorphism and reproductive strategies in the fire ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **36** : 367–375.
- McIver J.D., 1987. On the myrmecomorph *Coquillettia insignis* Uhler (Hemiptera : Miridae) arthropod predators as operators in an ant-mimetic system. *Zool. J. Linn. Soc.*, **90** : 133–144.
- McIver J.D., Stonedahl G., 1993. Myrmecomorphy : morphological and behavioral mimicry of ants. *Annu. Rev. Entomol.*, **38** : 351–379.
- McKey D., 1974. Ants-Plants : Selective eating of an unoccupied Barteria by a colobus monkey. *Biotropica*, **6** : 269–270.
- McKey D., 1991. Phylogenetic analysis of the evolution of a mutualism : *Leonardoxa* (Caesalpinaceae) and its associated ants. In *Ant-Plant Interactions* (C.R. Huxley & D.F. Cutler, Eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 310–334.
- McKey D., Gaume L., Dalecky A., 1999. Les symbioses entre plantes et fourmis arboricoles. *Année Biol.*, **38** : 169–194.
- Medeiros F.N.S., Lopes L.E., Mouthino P.R.S., Oliveira P.S., Hölldobler B., 1992. Functional polygyny, agonistic interactions and reproductive dominance in the neotropical ant *Odontomachus chelifer* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, **91** : 134–146.
- Mehdiabadi N.J., Gilbert L.E., 2002. Colony-level impacts of parasitoid flies on fire ants. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **269** : 1695–1699.

- Mehdiabadi N.J., Kawazoe E.A., Gilbert L.E., 2004. Phorid fly parasitoids of invasive fire ants indirectly improve the competitive ability of a native ant. *Ecol. Entomol.*, **29** : 621–627.
- Meinwald S., Wiemer D.F., Hölldobler B., 1983. Pygidial gland secretions of the ponerine ant *Rhytidoponera mettalica*. *Naturwissenschaften*, **70** : 46–47.
- Menten L. de, Cremer S., Heinze J., Aron S., 2005 a. Primary sex ratio adjustment by ant queens in response to local mate competition. *Anim. Behav.*, **69** : 1031–1035.
- Menten L. de, Fournier D., Brent C., Passera L., Vargo E.L., Aron S., 2005 b. Dual mechanism of queen determination of sex ratio in the ant *Pheidole pallidula*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, (sous presse).
- Mercier B., Passera L., Suzzoni J. P., 1985. Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hymenoptera : Formicidae). II - La fécondité des reines en condition expérimentale polygyne. *Insectes Soc.*, **32** : 349–362.
- Mercier J.L., Dejean A., 1996. Ritualized behavior during competition for food between two Formicinae. *Insectes Soc.*, **43** : 17–29.
- Mercier J.L., Lenoir A., 1999 a. A new case of jumping behaviour in ants, as part of the foraging strategy. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série III*, **322** : 661–667.
- Mercier J.L., Lenoir A., 1999 b. Individual flexibility and choice of foraging strategy in *Polyrhachis laboriosa* F. Smith (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **46** : 267–272.
- Merlin P., Braekman J.C., Daloz D., Pasteels J.M., 1988. Tetraperins toxic alkaloids in the venom of the Neoginean Pseudomyrmicine ant, *Tetraponera* sp. *J. Chem. Ecol.*, **14** : 517–527.
- Merrill D.N., Elgar M.A., 2000. Red legs and golden gasters : Batesian mimicry in Australian ants. *Naturwissenschaften*, **87** : 212–215.
- Meskali M., Bonavita-Cougourdan A., Provost E., Bagnères A.G., Dusticier G., Clément J.L., 1995. Mechanism underlying cuticular hydrocarbon homogeneity in the ant *Camponotus vagus* (Scop.) (Hymenoptera : Formicidae) : Role of postpharyngeal glands. *J. Chem. Ecol.*, **21** : 1127–1148.
- Meudec M., 1979. Le comportement d'émigration chez la fourmi *Tapinoma erraticum* (Dolichoderinae). Un exemple de régulation sociale. *Bull. Biol. France & Belgique*, **CXIII** : 321–374.
- Meudec M., Lenoir A., 1982. Social responses to variation in food supply and nest suitability in ants (*Tapinoma erraticum*). *Anim. Behav.*, **30** : 284–292.
- Michener C.D., 1969. Comparative social behavior of bees (Hym. Apoidea). *Annu. Rev. Entomol.*, **14** : 299–342.
- Michener C.D., 1974. *The Social Behavior of Bees : A Comparative Study*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Michener C.D., Brothers D.J., 1974. Were workers of eusocial Hymenoptera initially altruistic or oppressed. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **71** : 671–674.
- Mikheyev A.S., 2003. Evidence for mating plugs in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Insectes Soc.*, **50** : 401–402.
- Mikheyev A.S., 2004. Male accessory gland size and the evolutionary transition from single to multiple mating in the fungus-gardening ants. *J. Insect Sci. On line insectscience.org*
- Milio J., Lofgren C.S., Williams D.F., 1988. Nuptial flight studies of field-collected colonies of *Solenopsis invicta* Buren. In *Advances in Myrmecology*. (J.C. Trager Ed.), E.J. Brill Leiden, pp. 419–431.
- Miller R.S., 1967. Pattern and process in competition. *Adv. Ecol. Res.*, **4** : 1–74.
- Miller R.S., 1969. Competition and species diversity. *Brook. Symp. Biol.*, **22** : 63–70.
- Millor J., Pham Deleque M., Deneubourg J.L., Camazine S., 1999. Self-organized defensive behavior in honeybees. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **96** : 12611–12615.
- Minkenbergh O.P., Petit M., 1985. Ovariole development in workers of *Myrmica rubra* (Hymenoptera : Formicidae) and its relation to age-polyethism. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, **115** : 29–43.
- Mintzer A., 1987. Primary polygyny in the ant *Atta texana* : number and weight of females and colony foundation success in the laboratory. *Insectes Soc.*, **34** : 108–117.
- Mirenda J.T., Vinson S.B., 1982. Single and multiple queen colonies of imported fire ants in Texas. *Southwest. Entomol.*, **7** : 135–141.
- Mody K., Linsenmair K.E., 2003. Finding its place in a competitive ant community : leaf fidelity of *Camponotus sericeus*. *Insectes Soc.*, **50** : 191–198.
- Moffett M.W., 1984. Swarm raiding in a myrmicine ant. *Naturwissenschaften*, **71** : 588–590.
- Moffett M.W., 1988 a. Foraging dynamics in the group-hunting myrmicine ant, *Pheidologeton diversus*. *J. Insect Behav.*, **1** : 309–331.
- Moffett M.W., 1988 b. Nesting, emigrations, and colony foundation in two group-hunting Myrmicine ants (Hymenoptera : Formicidae : *Pheidologeton*). In *Advances in Myrmecology* (J.C. Trager Ed.), E.J. Brill, Leiden, pp. 355–370.
- Moggridge J.T., 1873. *Harvesting Ants and Trap-Door Spiders : Notes and Observations on their Habits and Dwellings*. L. Reeve, London.
- Möglich M., 1978. Social organization of nest emigration in *Leptothorax* (Hym. Form.). *Insectes Soc.*, **25** : 205–225.
- Möglich M., 1979. Tandem calling pheromone in the genus *Leptothorax* (Hymenoptera : Formicidae) : behavioral analysis of specificity. *J. Chem. Ecol.*, **5** : 35–52.
- Möglich M.H.J., Alpert G.D., 1979. Stone dropping by *Conomyrma bicolor* (Hymenoptera : Formicidae) : a new technique of interference competition. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **6** : 105–113.
- Möglich M., Hölldobler B., 1974. Social carrying behavior and division of labor during nest moving in ants. *Psyche*, **81** : 219–236.
- Möglich M., Maschwitz U., Hölldobler B., 1974. Tandem calling : a new kind of signal in ant communication. *Science*, **186** : 1046–1047.
- Möglich U., Hölldobler B., 1975. Communication and orientation during foraging and emigration in the ant *Formica fusca*. *J. Comp. Physiol. A*, **101** : 275–288.
- Moloney S., Vanderwoude C., 2002. Red imported fire ants : an ecological threat to eastern Australia's threatened wildlife. *Ecol. Manag. Restor.*, **3** : 1–24.
- Monnin T., Malosse C., Peeters C., 1998. Solid-phase microextraction and cuticular hydrocarbon differences related to reproductive activity in queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *J. Chem. Ecol.*, **24** : 473–490.
- Monnin T., Peeters C., 1997. Cannibalism of subordinates' eggs in the monogynous queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Naturwissenschaften*, **84** : 499–502.
- Monnin T., Peeters C., 1998. Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Anim. Behav.*, **55** : 299–306.
- Monnin T., Peeters C., 1999. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behav. Ecol.*, **10** : 323–332.
- Monnin T., Ratnieks F.L.W., 1999. Reproduction versus work in queenless ants : when to join a hierarchy of hopeful reproductives? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **46** : 413–422.

- Monnin T., Ratnieks F.L.W., 2001. Policing in queenless ponerine ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **50** : 97–108.
- Monnin T., Ratnieks F.L.W., Brandao C.R.F., 2003. Reproductive conflict in animal societies : hierarchy length increases with colony size in queenless ponerine ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **54** : 71–79.
- Monnin T., Ratnieks F.L.W., Jones G.R., Beard R., 2002. Pretender punishment induced by chemical signalling in a queenless ant. *Nature*, **419** : 61–65.
- Morais H.C., 1994. Coordinated group ambush. A new predatory behavior in *Azteca* ants (Dolichoderinae). *Insectes Soc.*, **41** : 339–342.
- Morales M.A., Heithaus E.R., 1998. Food from seed-dispersal mutualism shifts sex ratios in colonies of the ant *Aphaenogaster rudis*. *Ecology*, **79** : 734–739.
- Morawetz W., Henzl M., Wallnöfer B., 1992. Tree killing by herbicide producing ants for the establishment of pure *Tococa occidentalis* populations in the Peruvian Amazon. *Biodiv. Conserv.*, **1** : 19–33.
- Morel L., 1983. Relation between aggressive behavior and early social deprivation in callow worker of *Camponotus vagus* (Hymenoptera : Formicidae). *C. R. Acad. Sci. Paris, Série III*, **296** : 449–452.
- Morel L., Vander Meer R.K., Lofgren C.S., 1990. Comparison of nestmate recognition between monogyne and polygyne populations of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **83** : 642–647.
- Mori A., D’Ettorre P., Le Moli F., 1995. Host nest usurpation and colony foundation in the European amazon ant, *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **42** : 279–286.
- Mori A., D’Ettorre P., Le Moli F., 1994 a. Mating and post-mating behaviour of the european amazon ant, *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae). *Boll. Zool.*, **61** : 203–206.
- Mori A., D’Ettorre P., Le Moli F., 1996. Selective acceptance of the brood of two formicine slave-making ants by host and non-host related species. *Insectes Soc.*, **43** : 391–400.
- Mori A., Grasso D.A., D’Ettorre P., Le Moli F., 1994 b. Specificity in host choice by the slave-making ant *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **3** Sp. Iss. : 89–93.
- Mori A., Grasso D.A., Le Moli F., 2000 b. Raiding and foraging behavior of the blood-red ant, *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *J. Insect Behav.*, **13** : 421–438.
- Mori A., Grasso D.A., Visicchio R., Le Moli F., 2000 a. Colony founding in *Polyergus rufescens* : the role of Dufour’s gland. *Insectes Soc.*, **47** : 7–10.
- Mori A., Grasso D.A., Visicchio R., Le Moli F., 2001. Comparison of reproductive strategies and raiding behaviour in facultative and obligatory slave-making ants : the case of *Formica sanguinea* and *Polyergus rufescens*. *Insectes Soc.*, **48** : 302–314.
- Mori A., Le Moli F., 1988. Behavioral plasticity and domestic degeneration in facultative and obligatory slave-making ant species (Hymenoptera : Formicidae). *Monit. Zool. Ital.*, **22** : 271–286.
- Mori A., Le Moli F., 1998. Mating behavior and colony founding of the slave-making ant *Formica sanguinea* (Hymenoptera : Formicidae). *J. Insect Behav.*, **11** : 235–245.
- Mori A., Visicchio R., Sledge M.F., Grasso D.A., Le Moli F., Turillazzi S., Spencer S., Jones G.R., 2000 c. Behavioural assays testing the appeasement allomone of *Polyergus rufescens* queens during host-colony usurpation. *Ethol. Ecol. Evol.*, **12** : 315–322.
- Moritz R.F.A., 1985. The effects of multiple mating on the worker-queen conflict in *Apis mellifera* L. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **16** : 375–377.
- Moritz R.F.A., Southwick E.E., 1992. *Bees as Superorganisms : An Evolutionary Reality*. Springer-Verlag, Berlin.
- Morrill W.L., 1974. Production and flight of alate red imported fire ants (*Solenopsis invicta* : Hym. Formicidae). *Environ. Entomol.*, **3** : 265–271.
- Morrison L.W., 1999. Indirect effects of phorid fly parasitoids on the mechanisms of interspecific competition among ants. *Oecologia*, **121** : 113–122.
- Morrison L.W., 2000 a. Biology of *Pseudacteon* (Diptera : Phoridae) ant parasitoids and their potential to control imported *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera : Formicidae). *Rec. Res. Develop. Entomol.*, **3** : 1–13.
- Morrison L.W., 2000 b. Mechanisms of interspecific competition among an invasive and two native fire ants. *Oikos*, **90** : 238–252.
- Morrison L.W., 2002. Long-term impacts of an arthropod-community invasion by the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ecology*, **83** : 2337–2345.
- Morrison L.W., King J.R., 2004. Host location behavior in a parasitoid of imported fire ants. *J. Insect Behav.*, **17** : 367–383.
- Moser J.C., Brownlee R.C., Silverstein R., 1968. Alarm pheromones of the ant *Atta texana*. *J. Insect Physiol.*, **14** : 529–535.
- Moser J.C., Reeve J.D., Bento J.M.S., Della Lucia T.M.C., Cameron R.S., Heck N.M., 2004. Eye size and behaviour of day- and night-flying leafcutting ant alates. *J. Zool. Lond.*, **264** : 69–75.
- Moulis R.A., 1997. Predation by the red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) on loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) nests on Wassaw National Wildlife Refuge, Georgia. *Chel. Conserv. Biol.*, **2** : 433–436.
- Moya-Ragoza G., Nault L.R., 2000. Obligatory mutualism between *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera : Cicadellidae) and attendant ants. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **93** : 929–940.
- Mueller U.G., 2002. Ant versus fungus versus mutualism : ant-cultivar conflict and the deconstruction of the attine ant-fungus symbiosis. *Am. Nat.*, **160** : 67–98.
- Mueller U.G., Lipari S.E., Milgroom M.G., 1996. Amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprinting of fungi cultured by the fungus-growing ant *Cyphomyrmex minutus*. *Ecology*, **5** : 119–122.
- Mueller U.G., Rehner S.A., Schultz T.R., 1998. The evolution of agriculture in ants. *Science*, **281** : 2034–2038.
- Mueller U.G., Schultz T.R., Currie C.R., Adams R.M.M., Malloch D., 2001. The origin of the attine ant-fungus mutualism. *Quart. Rev. Biol.*, **76** : 169–197.
- Mugford S.T., Mallon E.B., Franks N.R., 2001. The accuracy of Buffon’s needle : a rule of thumb used by ants to estimate area. *Behav. Ecol.*, **12** : 655–658.
- Müller P.W.J., 1818. Beiträge zur Naturgeschichte der Gattung *Claviger*. *Germa’s Mag. Ent.*, **3** : 69–112.
- Musthak Ali T.M., Baroni Urbani C., Billen J., 1992. Multiple jumping behaviors in the ant *Harpegnathos saltator*. *Naturwissenschaften*, **79** : 374–376.
- Myerscough M.R., Oldroyd B.P., 2004. Simulation models of the role of genetic variability in social insect task allocation. *Insectes Soc.*, **51** : 146–152.
- Nakata K., 1996. The difference in behavioral flexibility among task behaviors in a ponerine ant, *Diacamma* sp. *Sociobiology*, **27** : 119–128.
- Nakata K., Tsuji K., Hölldobler B., Taki A., 1998. Sexual calling by workers using the metatibial glands in the ant, *Diacamma* sp., from Japan (Hymenoptera : Formicidae). *J. Insect Behav.*, **11** : 869–877.
- Nascimento R.R.D. do, Morgan E.D., Moreira D.D.O., Della Lucia T.M.C., 1994. Trail pheromone of leaf-cutting ant *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Forel). *J. Chem. Ecol.*, **20** : 1719–1723.

- Natrans R., Vanderwoude C., 2001. A preliminary investigation of the ecological effects of red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) in Brisbane. *Ecol. Mang. Restor.*, **2** : 220–223.
- Nault L.R., Montgomery M.E., Bowers W.S., 1976. Ant-aphid association : role of aphid alarm pheromone. *Science*, **192** : 1349–1351.
- Naumann K., 1994. An occurrence of two exotic ant (Formicidae) species in British Columbia. *J. Entomol. Soc. Br. Columbia*, **91** : 69–70.
- Nel A., Perrault G., Perrichot V., Néraudeau D., 2004. The oldest ant in the lower Cretaceous amber of Charente-Maritime (SW France) (Insecta : Hymenoptera : Formicidae). *Geol. Acta*, **2** : 21–27.
- Ness J.H., Bronstein J.L., 2004. The effects of invasive ants on prospective ant mutualists. *Biol. Invas.*, **6** : 445–461.
- Newell W., Barber T.C., 1913. The Argentine ant. *USDA Bur. Entomol. Bull.*, **122**, 98 pp.
- Nichols B.J., Sites R.W., 1991. Ant predators of founder queens of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera, Formicidae) in central Texas U.S.A. *Environ. Entomol.*, **20** : 1024–2029.
- Nicholson D.J., Judd S.P.D., Cartwright B.A., Collett T.S., 1999. Learning walks and landmark guidance in wood ants (*Formica rufa*). *J. Exp. Biol.*, **202** : 1831–1838.
- Nicolis G., Prigogine I., 1977. *Self-Organization in Non-Equilibrium Systems*. Wiley, New York.
- Nielsen M.G., Jensen T.F., Holm-Jensen I., 1982. Effect of load carriage on the respiratory metabolism of running worker ants of *Camponotus herculaenus* (Formicidae). *Oikos*, **39** : 137–142.
- Nixon G.E.J., 1951. *The Association of Ants with Aphids and Coccids*. Commonwealth Institute of Entomology, London.
- Noirot C., 1989. Social structure in Termite societies. *Ethol. Ecol. Evol.*, **1** : 1–17.
- Nonacs P., 1986 a. Sex ratio determination within colonies of ants. *Evolution*, **40** : 199–204.
- Nonacs P., 1986 b. Ant reproductive strategies and sex allocation theory. *Quant. Rev. Biol.*, **61** : 1–21.
- Nonacs P., 1990. Death in the distance : mortality risk as information for foraging ants. *Behaviour*, **112** : 23–35.
- Nonacs P., 1993 a. Male parentage and sexual deception in the social Hymenoptera. In *Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites*. (D.L. Wrensch & M.A. Ebbert, Eds.), Chapman & Hall, London, pp. 384–401.
- Nonacs P., 1993 b. The effects of polygyny and colony life history on optimal sex investment. In *Queen Number and Sociality in Insects* (L. Keller Ed.), Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, pp. 86–109.
- Nonacs P., Calabi P., 1992. Competition and predation risk; their perception alone affects a colony growth. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **249** : 95–99.
- Nonacs P., Carlin N.F., 1990. When can ants discriminate the sex of brood; a new aspect of queen-worker conflict. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **87** : 9670–9673.
- Nonacs P., Dill L.M., 1988. Foraging response of the ant *Lasius pallitarsis* to food sources with associated mortality risk. *Insectes Soc.*, **35** : 293–303.
- Nonacs P., Dill L.M., 1990. Mortality risk versus food quality trade-offs in a common currency : ants patch preferences. *Ecology*, **71** : 1886–1892.
- Nonacs P., Tobin J.E., 1992. Selfish larvae : development and the evolution of parasitic behavior in the Hymenoptera. *Evolution*, **46** : 1605–1620.
- Nowak R., 2003. Crabs saved from crazy ants. *New Scientist*, **178** : 11.
- O'Donnell S., Beshers S.N., 2004. The role of male disease susceptibility in the evolution of haplodiploid insect societies. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **271** : 979–983.
- O'Donnell S., Jeanne R.L., 1995. Implications of senescence patterns for the evolution of age polyethism in eusocial insects. *Behav. Ecol.*, **6** : 269–273.
- O'Neal J., Markin G.P., 1973. Brood nutrition and parental relationships of the imported fire ant *Solenopsis invicta*. *J. Ga. Entomol. Soc.*, **8** : 294–303.
- Obin M.S., 1986. Nestmate recognition cues in laboratory and field colonies of *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera : Formicidae) : Effect of environment and role of cuticular hydrocarbons. *J. Chem. Ecol.*, **12** : 1965–1975.
- Obin M.S., Morel L., Vander Meer R.K., 1993. Unexpected well-developed nestmate recognition in laboratory colonies of polygynous imported fire ants (Hymenoptera : Formicidae). *J. Insect Behav.*, **6** : 579–589.
- Obin M.S., Vander Meer R.K., 1988. Sources of nestmate recognition cues in the imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera : Formicidae). *Anim. Behav.*, **36** : 1371–1381.
- Offenberg J., 2001. Balancing between mutualism and exploitation : the symbiotic interaction between *Lasius* ants and aphids. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **49** : 304–310.
- Offenberg J., Nielsen M.G., Macintosh D.J., Havanon S., Aksornkoae S., 2004. Evidence that insect herbivores are deterred by ant pheromones. *Proc. R. Soc. Lond. B (Suppl.)*, DOI : 10.1098/rsbl.2004.0210.
- Oldroyd B., Halling L.A., Good G., Wattanachaiyingcharoen W., Barron A.B., Nanork P., Wongsiri S., Ratnieks F.L.W., 2001. Worker policing and worker reproduction in *Apis cerana*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **50** : 371–377.
- Oldroyd B.P., Rinderer T.E., Bucu S.M., Beaman L.D., 1993. Genetic variance in honey bees for preferred foraging distance. *Anim. Behav.*, **45** : 323–332.
- Oliveira M.A. de, Della Lucia T.M.C., 1993. Inquilinismos de *Phylodryas olfersii* (Reptila, Squamata, Colubridae) em ninhos de *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera, Formicidae, Attini). *Revista Bras. Ent.*, **37** : 113–115.
- Oliveira P.S., 1985. On the mimetic association between nymphs of *Hyalymenus* spp. (Hemiptera : Alydidae) and ants. *Zool. J. Linn. Soc.*, **83** : 371–384.
- Oliveira P.S., Hölldobler B., 1989. Orientation and communication in the Neotropical ant *Odontomachus bauri* Emery (Hymenoptera : Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, **83** : 154–166.
- Oliveira P.S., Hölldobler B., 1990. Dominance orders in the ponerine ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **27** : 385–393.
- Oliveira P.S., Hölldobler B., 1991. Agonistic interactions and reproductive dominance in *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche*, **98** : 215–225.
- Oliveira P.S., Sazima I., 1984. The adaptive bases of ant-mimicry in a neotropical aphantochilid spider (Aranea : Aphantochilidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, **22** : 145–155.
- Olubajo O., Duffield R.M., Wheeler J.W., 1980. 4-Heptanone in the mandibular gland secretion of the nearctic ant, *Zacryptocerus varians* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **73** : 93–94.
- Onoyama K., 1982 a. Immature stages of the harvester ant *Messor aciculatus* (Hymenoptera : Formicidae). *Kontyû*, **50** : 324–329.
- Onoyama K., 1982 b. Foraging behavior of the harvester ant *Messor aciculatus* with special reference to foraging sites and diel activity of individual ants. *Jap. J. Ecol.*, **32** : 453–461.
- Orivel J., Dejean A., 1999. L'adaptation à la vie arboricole chez les fourmis. *Année Biol.*, **38** : 131–148.

- Orivel J., Errard C., Dejean A., 1996. La parabiose dans les jardins de fourmis. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **10** : 11–20.
- Orivel J., Errard C., Dejean A., 1997. Ant gardens : Interspecific recognition in parabiotic ant species. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **40** : 87–93.
- Orivel J., Malherbe M.C., Dejean A., 2001 *b*. Relationships between pretarsus morphology and arboreal life in ponerine ants of the genus *Pachycondyla* (Formicidae : Ponerinae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **94** : 449–456.
- Orivel J., Redeker V., Le Caer J.P., Krier F., Revol-Junelles A.M., Longeon A., Chaffotte A. Dejean A., Rossier J., 2001 *a*. Ponericins, new antibacterial and insecticidal peptides from the venom of the ant *Pachycondyla goeldii*. *J. Biol. Chem.*, **276** : 17823–17829.
- Orivel J., Servigne P., Cerdan P., Dejean A., Corbara B., 2004. The ladybird *Thalassa saginata*, an obligatory myrmecophile of *Dolichoderus bidens* ant colonies. *Naturwissenschaften*, **91** : 97–100.
- Orr A.G., Charles J.K., 1994. Foraging in the giant forest ant, *Camponotus gigas* (Smith) (Hymenoptera, Formicidae). Evidence for temporal and spatial specialization in foraging activity. *J. Nat. Hist.*, **28** : 861–872.
- Orr M.R., Seike S.H., Benson W.W., Gilbert L.E., 1995. Flies suppress fire ants. *Nature*, **373** : 292–293.
- Ortius D., Heinze J., 1995. Dynamics and consequences of hierarchy formation in the ant *Leptothorax* sp. A. *Ethology*, **99** : 223–233.
- Ortius-Lechner D., Maile R., Morgan E.D., Boomsma J.J., 2000. Metapleural gland secretion of the leaf-cutter ant *Acromyrmex octospinosus* : New compounds and their functional significance. *J. Chem. Ecol.*, **26** : 1667–1683.
- Oster G., Wilson E.O., 1978. *Caste Ecology in the Social Insects*. Monographs in Population Biology no. **12**. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Packer L., 1991. The evolution of social behavior and nest architecture in sweat bees of the subgenus *Evyllaceus* (Hymenoptera : Halictidae) : a phylogenetic approach. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **19** : 153–160.
- Page R.E., 1980. The evolution of multiple mating behavior by honey bee queens (*Apis mellifera* L.). *Genetics*, **96** : 263–273.
- Page R.E., 1986. Sperm utilization in social insects. *Annu. Rev. Entomol.*, **31** : 297–320.
- Page R.E., Robinson G.E., 1991. The genetics of division of labour in honey bee colonies. *Adv. Insect Physiol.*, **23** : 117–169.
- Page R.E., Robinson G.E., Fondrk M.K., 1989. Genetic specialists, kin recognition and nepotism in honey-bee colonies. *Nature*, **338** : 576–579.
- Page R.E., Robinson G.E., Fondrk M.K., Nasr M.E., 1995. Effects of worker genotypic diversity on honey bee colony development and behavior (*Apis mellifera* L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **36** : 387–396.
- Pain J., 1954. Sur l'ectohormone des reines d'Abeilles. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **239** : 1869–1870.
- Pain J., 1973. Pheromones and Hymenoptera. *Bee World*, **54** : 1–14.
- Palomo G., Martinetto P., Pérez C., Iribarne O., 2003. Ant predation on intertidal polychaetes in a SW Atlantic estuary. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **253** : 165–173.
- Pamilo P., 1990. Sex allocation and queen-worker conflict in polygynous ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **27** : 31–36.
- Pamilo P., 1991 *a*. Evolution of colony characteristics in social insects. 1. Sex allocation. *Am. Nat.*, **137** : 83–107.
- Pamilo P., 1991 *b*. Longevity of queens in the ant *Formica exsecta*. *Insectes Soc.*, **38** : 111–119.
- Pamilo P., 1991 *c*. Evolution of colony characteristics in social insects. 2. Number of reproductive individuals. *Am. Nat.*, **138** : 412–433.
- Pamilo P., Rosengren R., 1983. Sex ratio strategies in *Formica* ants. *Oikos*, **40** : 24–35.
- Pamilo P., Rosengren R., 1984. Evolution of nesting strategies of ants : genetic evidence from different population types of *Formica* ants. *Biol. J. Linn. Soc.*, **21** : 331–348.
- Pamilo P., Seppä P., 1994. Reproductive competition and conflicts in colonies of the ant *Formica sanguinea*. *Anim. Behav.*, **48** : 1201–1206.
- Pamilo P., Sundström L., Fortelius W., Rosengren R., 1994. Diploid males and colony-level selection in *Formica* ants. *Ethol. Ecol. Evol.*, **6** : 221–235.
- Parker J.D., 2004. A major evolutionary transition to more than two sexes? *Trends Ecol. Evol.*, **19** : 83–86.
- Parker J.D., Parker K.M., Sohal B.H., Sohal R.S., Keller L., 2004. Decreased expression of Cu-Zn superoxide dismutase 1 in ants with extreme lifespan. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **101** : 3486–3489.
- Parker J.D., Rissing S.W., 2002. Molecular evidence for the origin of workerless social parasites in the ant genus *Pogonomyrmex*. *Evolution*, **56** : 2017–2028.
- Parry K., Morgan E.D., 1979. Pheromones of ants : a review. *Physiol. Ent.*, **4** : 161–189.
- Partridge L., Green A., Fowler K., 1987. Effects of egg-production and of exposure to males on female survival in *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.*, **33** : 745–749.
- Passera L., 1962. Etude préliminaire de la biologie et du comportement de *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). *Thèse*, Toulouse.
- Passera L., 1964. Données biologiques sur la fourmi parasite *Plagiolepis xene* Stärcke. *Insectes Soc.*, **11** : 59–70.
- Passera L., 1966. La ponte des ouvrières de la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae) : œufs reproducteurs et œufs alimentaires. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D*, **263** : 1095–1098.
- Passera L., 1967 *a*. Peuplement en fourmis terricoles du rebord méridional des Causses jurassiques du Quercy : la lande calcaire à buis. *Vie et Milieu*, **C, 18** : 189–205.
- Passera L., 1967 *b*. Inhibition interspécifiques déclenchées par les femelles fécondes des fourmis parasites *Plagiolepis xene* St. et *Plagiolepis grassei* Le Mas. Pas. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D*, **265** : 1721–1724.
- Passera L., 1968 *a*. Les stades larvaires de la caste ouvrière chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hymenoptera : Formicidae). *Bull. Soc. Zool. France.*, **93** : 357–365.
- Passera L., 1968 *b*. Observations biologiques sur la fourmi *Plagiolepis grassei* Le Masne Passera parasite social de *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **15** : 327–336.
- Passera L., 1969. Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* Latr. et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* Le Mas. et Pas. et *Plagiolepis xene* St. (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 12^e sér., **11** : 327–482.
- Passera L., 1974. Différenciation des soldats chez la fourmi *Pheidole pallidula* Nyl. (Formicidae : Myrmicinae). *Insectes Soc.*, **21** : 71–86.
- Passera L., 1977 *a*. Production des soldats dans les sociétés sortant d'hivernation chez la fourmi *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Formicidae, Myrmicinae). *Insectes Soc.*, **24** : 131–146.

- Passera L., 1977 *b*. Peuplement myrmécologique du cordon littoral du Languedoc-Roussillon : modifications anthropiques. *Vie et Milieu*, **27** : 249–265.
- Passera L., 1977 *c*. L'absence d'effet royal chez les ouvrières gynécoïdes de la fourmi parasite social *Plagiolepis grassei* (Hymenoptera : Formicidae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, Série D, **285** : 1447–1449.
- Passera L., 1980. La fonction inhibitrice des reines de la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. : rôle des phéromones. *Insectes Soc.*, **27** : 212–225.
- Passera L., 1984. *L'Organisation Sociale des Fourmis*. Éditions Privat, Toulouse.
- Passera L., 1994. Characteristics of tramp species. In *Exotic Ants : Biology Impact, and Control of Introduced Species* (D.F. Williams, Ed.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford, pp. 23–43.
- Passera L., Aron S., 1996. Early sex discrimination and male brood elimination by workers of the Argentine ant. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **263** : 1041–1046.
- Passera L., Aron S., Bach D., 1995. Elimination of sexual brood in the Argentine ant *Linepithema humile* : Queen effect and brood recognition. *Entomol. Exp. Appl.*, **75** : 203–212.
- Passera L., Aron S., Vargo E.L., Keller L., 2001 *a*. Queen control of sex ratio in fire ants. *Science*, **293** : 1308–1310.
- Passera L., Bitsch J., Bressac Cl., 1968. Observations histologiques sur la formation des œufs alimentaires et des œufs reproducteurs chez les ouvrières de *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, Série D, **266** : 2270–2272.
- Passera L., Gilbert M., Aron S., 2001 *b*. Social parasitism in ants : effects of the inquiline parasite *Plagiolepis xene* St. on queen distribution and worker production of its host *Plagiolepis pygmaea* Latr. *Insectes Soc.*, **48** : 74–79.
- Passera L., Keller L., 1990. Loss of mating flight and shift in the pattern of carbohydrate storage in sexuals of ants (Hymenoptera; Formicidae). *J. Comp. Physiol. B*, **160** : 207–211.
- Passera L., Keller L., 1992. The period of sexual maturation and the age at mating in *Iridomyrmex humilis*, an ant with intranidal mating. *J. Zool. Lond.*, **228** : 141–153.
- Passera L., Keller L., 1994. Mate availability and male dispersal in the Argentine ant *Linepithema humile* (Mayr) (= *Iridomyrmex humilis*). *Anim. Behav.*, **48** : 361–369.
- Passera L., Keller L., Suzzoni J.P., 1988 *a*. Control of brood male production in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Insectes Soc.*, **35** : 19–33.
- Passera L., Keller L., Suzzoni J.P., 1988 *b*. Queen replacement in dequeened colonies of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Psyche*, **95** : 59–66.
- Passera L., Lachaud J.P., Gmel L., 1994. Individual food source fidelity in the neotropical ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera : Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **6** : 13–21.
- Passera L., Roncin E., Kaufmann B., Keller L., 1996. Increased soldier production in ant colonies exposed to intraspecific competition. *Nature*, **379** : 630–631.
- Passera L., Suzzoni J.P., 1978. Traitement des reines par l'hormone juvénile et sexualisation du couvain chez *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera, Formicidae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, Série D, **287** : 1231–1233.
- Passera L., Suzzoni J.P., 1979. Le rôle de la reine de *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera : Formicidae) dans la sexualisation du couvain après traitement par l'hormone juvénile. *Insectes Soc.*, **26** : 343–353.
- Passera L., Suzzoni J.P., 1991. Role of morphogenetic hormones in caste polymorphism in ants. In *Morphogenetic Hormones of Arthropods* (A.P. Gupta Ed.), Rutgers University Press, New Brunswick, vol. **3** : 400–430.
- Passera L., Vargo E.L., Keller L., 1991. Le nombre de reines chez les fourmis et sa conséquence sur l'organisation sociale. *Ann. Biol.*, **30** : 137–173.
- Passos L., Oliveira P.S., 2004. Interactions between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest : an effects on seeds and seedings, *Oecologia*, **139** : 376–382.
- Pasteels J.M., Daloze D., Boeve J.L., 1989. Aldehydic contact poisons and alarm pheromone of the ant *Crematogaster scutellaris* (Hymenoptera : Myrmicinae). Enzyme-mediated production from acetate precursors. *J. Chem. Ecol.*, **15** : 1501–1511.
- Pasteels J.M., Deneubourg J.L., Goss S., 1987 *a*. Self-organization mechanisms in ant societies (I) : Trail recruitment to newly discovered food sources. In *From Individual to Collective Behavior in Social Insects* (J.M. Pasteels & J.L. Deneubourg, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 155–175.
- Pasteels J.M., Deneubourg J.L., Goss S., 1987 *b*. Transmission and amplification of information in a changing environment : the case of insect societies. In *Laws of Nature in Human Conduct* (I. Prigogine & M. Sanglier Eds.), G.O.R.D.E.S., Brussels, pp. 129–156.
- Pasteels J.M., Deneubourg J.L., Verhaeghe J.C., Boeve J.L., Quinet Y., 1986. Orientation along terrestrial trails by ants. In *Mechanisms in Insect Olfaction* (T.L. Payne, M.C. Birch & C.E. Kennedy, Eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 131–137.
- Pastergue-Ruiz I., Beugnon G., Lachaud J.P., 1995. Can the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae) encode global landmark relationships in addition to isolated landmark goal relationships? *J. Insect Behav.*, **8** : 115–132.
- Pasteur G., 1982. A classificatory review of mimicry systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **13** : 169–199.
- Pasteur G., 1995. *Biologie et Mimétismes. De la Molécule à l'Homme*. Nathan, Paris.
- Paton T.R., Humphrey G.S., Mitchell P.B., 1995. *Soils : A new Global View*. Yale University Press, New Haven.
- Pavan M., 1959. Attiva italiana per la lotta biologica con Formiche del Gruppo *Formica rufa* contro gli inetti dannosi alle foreste. *Collona Verde*, **4** : 1–79.
- Pavan M., 1961. Les transplantations de *Formica lugubris* sur les Apennins de la province de Pavie. *Collona Verde*, **7** : 161–174.
- Peacock A.D., Baxter A.T., 1950. Studies in Pharaoh's ant *Monomorium pharaonis* (L.). 3. Life history. *Entomologist's mon. Mag.*, **86** : 171–178.
- Peacock A.D., Hall D.W., Smith I.C., Goodfellow A., 1950. The biology and control of the ant pest *Monomorium pharaonis* (L.). *Misc. Publ. Depart. Agri. Scotland*, **17** : 7–51.
- Peacock A. D., Sudd J. H., Baxter A.T., 1955 *a*. Studies in Pharaoh's ant *Monomorium pharaonis* (L.). 11. Colony foundation. *Entomologist's mon. Mag.*, **91** : 125–129.
- Peacock A.D., Sudd J.H., Baxter A.T., 1955 *b*. Studies in Pharaoh's ant *Monomorium pharaonis* (L.). 12. Dissemination. *Entomologist's mon. Mag.*, **91** : 130–33.
- Peakall R., Beattie A.J., James S.H., 1987. Pseudocopulation of an orchid by male ants : a test of two hypotheses accounting for the rarity of ant pollination. *Oecologia*, **73** : 522–24.
- Peakall R., Handel S.T., Beattie A.J., 1991. The evidence for and importance of ant pollination. In *Ant-Plant Interactions* (C.R. Huxley & D.F. Cutler, Eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 421–429.
- Pearcy M., Aron S., Doums C., Keller L., 2004. Conditional use of sex and parthenogenesis for worker and queen production in ants. *Science*, **306** : 1780–1782.

- Pearson B., Child A.R., 1980. The distribution of an esterase polymorphism in macrogynes and microgynes of *Myrmica rubra* Latreille. *Evolution*, **34** : 105–109.
- Pearson B., Raybould A.F., Clarke R.T., 1995. Breeding behaviour, relatedness and sex-investment ratios in *Leptothorax tuberum* Fabricius. *Entomol. Exp. & Appl.*, **75** : 165–174.
- Pearson B., Raybould A.F., Clarke R.T., 1997. Temporal changes in the relationship between observed and expected sex-investment frequencies, social structure and intraspecific parasitism in *Leptothorax tuberum* (Formicidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, **61** : 515–536.
- Pedersen J.S., Boomsma J.J., 1999. Effect of habitat saturation on the number and turnover of queens in the polygynous ant, *Myrmica sulcinodis*. *J. Evol. Biol.*, **12** : 903–917.
- Peeters C., 1990. La reproduction chez les fourmis ponérines. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **6** : 195–202.
- Peeters C., 1991 a. Ergatoid queens and intercastes in ants : two distinct adult forms which look morphologically intermediate between workers and winged queens. *Insectes Soc.*, **38** : 1–15.
- Peeters C., 1991 b. The occurrence of sexual reproduction among ant workers. *Biol. J. Linn. Soc.*, **44** : 141–152.
- Peeters C., 1993. Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens. In *Queen Number and Sociality in Insects* (L. Keller Ed.), Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, pp. 234–261.
- Peeters C., 1997. Morphologically ‘primitive’ ants : Comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. In *Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids* (J.C. Choe & B.J. Crespi Eds.), Cambridge University Press, pp. 372–391.
- Peeters C., Billen J.P., 1991. A novel exocrine gland inside the thoracic appendages (gemmae) of the queenless ant *Diacamma australe*. *Experientia*, **47** : 229–231.
- Peeters C., Crewe R., 1984. Insemination controls the reproductive division of labour in a ponerine ant. *Naturwissenschaften*, **71** : 50–51.
- Peeters C., Crewe R., 1985. Worker reproduction in the ponerine ant *Ophthalmopone berthoudi* : An alternative form of eusocial organization. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18** : 29–37.
- Peeters C., Crewe R., 1986. Male biology in the queenless Ponerine ant *Ophthalmopone berthoudi* (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche*, **93** : 277–284.
- Peeters C., Crozier R.H., 1988. Caste and reproduction in ants : not all mated egg-layer are queens. *Psyche*, **95** : 283–288.
- Peeters C., Higashi S., 1989. Reproductive dominance controlled by mutilation in the queenless ant *Diacamma australe*. *Naturwissenschaften*, **76** : 177–180.
- Peeters C., Hölldobler B., 1995. Reproductive cooperation between queens and their mated workers : The complex life history of an ant with a valuable nest. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **92** : 10977–10979.
- Peeters C., Ito F., 2001. Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, **46** : 601–630.
- Peeters C., Liebig J., Hölldobler B., 2000. Sexual reproduction by both queens and workers in the ponerine ant *Harpegnathos saltator*. *Insectes Soc.*, **47** : 325–332.
- Peeters C., Monnin T., Malosse C., 1999. Cuticular hydrocarbons correlated with reproductive status in a queenless ant. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **266** : 1323–1327.
- Peeters C., Tsuji K., 1993. Reproductive conflict among ant workers in *Diacamma* sp. from Japan : dominance and ovoposition in the absence of the gamergate. *Insectes Soc.*, **40** : 119–136.
- Pekar S., Kral J., 2002. Mimicry complex in two central European zodariid spiders (Araneae : Zodariidae) : how *Zodarion* deceives ants. *Biol. J. Linn. Soc.*, **75** : 517–532.
- Perfecto I., Vander Meer J.H., 1993. Cleptobiosis in the ant *Ectatomma ruidum* in Nicaragua. *Insectes Soc.*, **40** : 295–299.
- Perrault G.H., Castet R., 1988. Recensement du peuplement en fourmis d’un écosystème forestier méditerranéen soumis à une irradiation gamma chronique. *Radioprotection*, **23** : 45–64.
- Perrier E., 1881. *Les Colonies Animales et la Formation des Organismes*. Alcan, Paris.
- Petal J., 1992. The role of ants in nutrient cycling in forest ecosystems. In *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen Ed.), Leuven University Press, Leuven, Belgium, pp. 167–170.
- Petal J., 1978. The role of ants in ecosystems. In *Production Ecology of Ants and Termites* (M.V. Brian Ed.), Cambridge University Press, pp. 293–325.
- Petersen M., Buschinger A., 1971. Das Begattungsverhalten der Pharaoameise *Monomorium pharaonis* L. *Z. Angew. Entomol.*, **68** : 168–175.
- Pezon A., Denis D., Cerdan P., Valenzuela J., Fresneau D., 2005. Queen movement during colony emigration in the facultatively polygynous ant *Pachycondyla obscuricornis*. *Naturwissenschaften*, **92** : 35–39.
- Pezzatti B., Irzan T., Cherix D., 1998. Ants (Hymenoptera, Formicidae) of Floreana : lost paradise? *Notic. Galápagos*, **59** : 1–5.
- Pfeiffer M., Linsenmair K.E., 1998. Polydomy and the organization of foraging in a colony of the Malaysian giant ant *Camponotus gigas* (Hym. Form.). *Oecologia*, **117** : 579–590.
- Pfeiffer M., Linsenmair K.E., 2001. Territoriality in the Malaysian giants ant *Camponotus gigas* (Hymenoptera : Formicidae). *J. Ethol.*, **19** : 75–85.
- Pfennig D.W., 1995. Absence of joint nesting advantage in desert seed harvester ants : Evidence from a field experiment. *Anim. Behav.*, **49** : 567–575.
- Picimbon J.F., 2002. Les péri-récepteurs chimiosensoriels des insectes. *M/S*, **11** : 1089–1094.
- Pierce N.E., 1987. The evolution and biogeography of association between Lycaenid butterflies and ants. In *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* (P.H. Harvey & L. Partridge, Eds.), Oxford University Press, New York, pp. 89–116.
- Pierce N.E., 1995. Predatory and parasitic Lepidoptera : carnivores living on plants. *J. Lepid. Soc.*, **49** : 412–453.
- Pierce N.E., 2001. Peeling the onion : symbioses between ants and blue butterflies. In *Model Systems in Behavioral Ecology. Integrating Conceptual, Theoretical, and Empirical Approaches* (L.A. Dugatkin Ed.), Princeton University Press, Princeton & Oxford, pp. 41–56.
- Pierce N.E., Braby M.F., Heath A., Lohman D.J., Mathew J., Rand D.B., Travassos M.A., 2002. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annu. Rev. Entomol.*, **47** : 733–771.
- Pierce N.E., Elgar M.A., 1985. The influence of ants on host plant selection by *Jalmenus evagoras*, a myrmecophilous lycaenid butterfly. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **16** : 209–222.
- Pierce N.E., Mead P., 1981. Parasitoids as selective agents in the symbiosis between lycaenid butterfly larvae and ants. *Science*, **211** : 1185–1187.
- Pierce N.E., Nash D.R., 1999. The Imperial Blue : *Jalmenus evagoras* (Lycaenidae). In *The Biology of Australian Butterflies* (R.L. Kitching, E. Sheermayer, R.E. Jones & N.E. Pierce, Eds.), CSIRO Press, Sydney, pp. 279–315.
- Piéron H., 1912. Le problème de l’orientation chez les fourmis. *Scientia*, **12** : 217–243.

- Pimentel D., Lach L., Zuniga R., Morrison D., 2000. Environmental and economic costs of non indigenous species in the United States. *BioScience*, **50** : 53–64.
- Pimm S.C., Bartell D.P., 1980. Statistical model for predicting range expansion of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*, in Texas. *Environ. Entomol.*, **9** : 653–659.
- Pirk C.W.W., Neumann P., Hepburn R., Moritz R.F.A., Tautz J., 2004. Egg viability and worker policing in honey bees. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **101** : 8649–8651.
- Plateaux L., 1960. Adoptions expérimentales de larves entre des fourmis de genres différents. I. *Leptothorax nylanderi* et *Solenopsis fugax*. *Insectes Soc.*, **7** : 163–170.
- Plateaux L., 1970. Sur le polymorphisme social de la fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). I. Morphologie et biologie comparées des castes. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 12^e sér., **12** : 373–478.
- Plomin R., DeFries J.C., Mc Clearn G.E., Rutter M., 1999. *Des Gènes au Comportement. Introduction à la Génétique Comportementale*. Éditions De Boeck Université, Bruxelles (3^e éd.).
- Pol R., López de Casenave J., 2004. Activity patterns of harvester ants *Pogonomyrmex pronotalis* and *Pogonomyrmex rastratus* in the Central Monte desert, Argentina. *J. Insect Behav.*, **17** : 647–661.
- Poldi B., 1964. Alcune osservazioni sul *Proceratium melinum* Rog. e sulla funzione della particolare struttura del gastro. *Atti. Accad. Naz. Ital. Ent. Rendiconti*, **11** : 221–229.
- Pollock G.B., Cabrales A., Rissing S.W., 2004. On suicidal punishment among *Acromyrmex versicolor* co-foundresses : the disadvantage in personal advantage. *Evol. Ecol. Res.*, **6** : 891–917.
- Pollock G.B., Rissing S., 1989. Intraspecific brood raiding, territoriality, and slavery in ants. *Am. Nat.*, **133** : 61–70.
- Pontin A.J., 1958. A preliminary note on the eating of aphids by ants of the genus *Lasius* (Hym. Formicidae). *Entomologist's mon. Mag.*, **94** : 9–11.
- Pontin A.J., 1960. Observations on the keeping of aphid eggs by ants of the genus *Lasius*. *Entomologist's mon. Mag.*, **96** : 198–199.
- Porter S.D., 1991. Origine of new queens in polygyne red imported fire ant colonies (Hymenoptera, Formicidae). *J. Entomol. Sci.*, **26** : 474–478.
- Porter S.D., 1992. Frequency and distribution of polygyne fire ants (Hymenoptera : Formicidae) in Florida. *Fla. Entomol.*, **75** : 248–257.
- Porter S.D., Alonso L.E., 1999. Host specificity of fire ant decapitating flies (Diptera : Phoridae) in laboratory oviposition tests. *J. Econ. Entomol.*, **92** : 110–114.
- Porter S.D., Bhatkar A., Mulder R., Vinson S.B., Clair D.J., 1991. Distribution and density of polygyne fire ants (Hymenoptera : Formicidae) in Texas. *J. Econ. Entomol.*, **84** : 867–874.
- Porter S.D., Fowler H.G., MacKay W.P., 1992. Fire ant mound densities in the United States and Brazil (Hymenoptera : Formicidae). *J. Econ. Entomol.*, **85** : 1154–1151.
- Porter S.D., Jorgensen C.D., 1981. Foragers of the harvester ant, *Pogonomyrmex owyheei* : a disposable caste? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **9** : 247–256.
- Porter S.D., Jorgensen C.D., 1988. Longevity of harvester ant colonies in southern Idaho. *J. Range. Manag.*, **41** : 104–107.
- Porter S.D., Pesquero M.A., Campiolo S., Fowler H.G., 1995. Growth and development of *Pseudacteon* phorid fly maggots (Diptera : Phoridae) in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera : Formicidae). *Environ. Entomol.*, **24** : 475–479.
- Porter S.D., Savignano D.A., 1990. Invasion of polygyne fire ant decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology*, **71** : 2095–2106.
- Porter S.D., Eimeren B. van, Gilbert L.E., 1988. Invasion of red imported fire ants (Hymenoptera, Formicidae) : microgeography and competitive replacement. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **81** : 913–918.
- Porter S.D., Tschinkel W.R., 1985. Fire ant polymorphism : the ergonomics of brood production. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **16** : 323–336.
- Porter S.D., Tschinkel W.R., 1993. Fire ant thermal preferences : behavioral control of growth and metabolism. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **32** : 321–329.
- Porter S.D., Williams D.F., Patterson R.S., 1997. Rearing the decapitating fly *Pseudacteon tricuspis* (Diptera : Phoridae) in imported fire ants (Hymenoptera : Formicidae) from the United States. *J. Econ. Entomol.*, **90** : 135–138.
- Poulsen M., Boomsma J.J., 2004. Mutualistic fungi control crop diversity in fungus-growing ants. *Science*, **307** : 741–744.
- Poulsen M., Bot A.N.M., Boomsma J.J., 2003 b. The effect of metapleural gland secretion on the growth of a mutualistic bacterium on the cuticle of leaf-cutting ants. *Naturwissenschaften*, **90** : 406–409.
- Poulsen M., Bot A.N.M., Currie C.R., Nielsen M.G., Boomsma J.J., 2003 a. Within-colony transmission and the cost of a mutualistic bacterium in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus*. *Funct. Ecol.*, **17** : 260–269.
- Poulsen M., Bot A.N.M., Nielsen M.G., Boomsma J.J., 2002. Experimental evidence for the costs and hygienic significance of the antibiotic metapleural gland secretion in leaf-cutting ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **52** : 151–157.
- Pow E.M., Howse P.E., 1994. The sensory hairs on the antennae of workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. In *Les Insectes Sociaux (Proc. XIIIth Int. Congr. IUSSI)*, Paris, pp. 500.
- Powell S., Clark E., 2004. Combat between large derived societies : A subterranean army ant established as a predator of mature leaf-cutting ant colonies. *Insectes Soc.*, **51** : 342–351.
- Pratt S.C., 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology*, **81** : 313–331.
- Pratt S.C., Mallon E.B., Sumpter D.J.T., Franks N.R., 2002. Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albipennis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **52** : 117–127.
- Prins A.J., Ben-Dov Y., Rust D.J., 1975. A new observation on the association between ants (Hymenoptera, Formicidae) and armoured scale insects (Homoptera, Diaspididae). *J. Ent. Soc. South Afr.*, **38** : 211–216.
- Provost E., 1987. Role of the queen in intra colonial aggressivity and nesmate recognition in *Leptothorax lichtensteini* ants. In *Chemistry and Biology of Social Insects*. (J. Eder & H. Rembold, Eds.), Verlag J. Peperny, Munich, pp. 479.
- Queller D.C., 2000. Pax Argentina. *Nature*, **405** : 519–520.
- Queller D.C., Ponte E., Bozzaro S., Strassmann J.E., 2003. Single-gene greenbeard effects in the social amoeba *Dictyostelium discoideum*. *Nature*, **299** : 105–106.
- Queller D.C., Strassmann J.E., 1998. Kin selection and social insects. *BioScience*, **48** : 165–175.
- Quinet Y., Pasteels J.M., 1991. Spatiotemporal evolution of the trail network in *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera, Formicidae). *Belg. J. Zool.*, **121** : 55–72.
- Quinet Y., Pasteels J.M., 1995. Trail following and stowaway behaviour of the myrmecophilous staphylinid beetle, *Homoeusa acuminata*, during foraging trips of its host *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **42** : 31–44.
- Quinet Y., Pasteels J.M., 1996. Food and reproductive strategies of the myrmecophilous staphylinid beetle *Homoeusa acuminata*

- (Aleocharinae) on the foraging trails of its host ant *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **43** : 105–108.
- Quinlan R.J., Cherrett J.M., 1978. Studies of the role of the infra-buccal pocket of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hym. Formicidae). *Insectes Soc.*, **25** : 237–245.
- Quinlan R.J., Cherrett J.M., 1979. The role of fungus in the diet of the leaf cutting ant *Atta cephalotes* L. *Ecol. Entomol.*, **4** : 151–160.
- Raignier A., 1959. La terre rouge des fourmis voyageuses. *Belgique d'Outremer*, **288** : 155–159.
- Raignier A., 1972. Sur l'origine des nouvelles sociétés des Fourmis voyageuses africaines (Hymenoptères, Formicidae, Dorylinae). *Insectes Soc.*, **19** : 153–170.
- Raignier A., Boven J. van, 1955. Etude taxonomique, biologique et biométrique des *Dorylus* du sous-genre *Anomma*. *Ann. Musée roy. Congo Belge, Sci. Zool.*, **2** : 1–359.
- Ramaswamy K., Peeters C., Yuvana S.P., Varghese T., Pradeep H.D., Dieteman V., Karpakakunjaram V., Cobb M., Gadagkar R., 2004. Social mutilation in the Ponerine ant *Diacamma* : cues originate in the victims. *Insectes Soc.*, **51** : 410–413.
- Rao A., Vinson S.B., 2004. The ability of resident ants to destroy small colonies of red imported fire ants, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae). *Environ. Entomol.*, **33** : 587–598.
- Rasse P., 1999. Étude sur la régulation de la taille et sur la structuration du nid souterrain de la fourmi *Lasius niger*. Thèse, Bruxelles.
- Rasse P., Deneubourg J.L., 2001. Dynamics of nest excavation and nest size regulation of *Lasius niger* (Hymenoptera : Formicidae). *J. Insect Behav.*, **14** : 433–449.
- Ratnieks F.L.W., 1988. Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial Hymenoptera. *Am. Nat.*, **132** : 217–236.
- Ratnieks F.L.W., 1990 a. The evolution of polyandry by queens in social Hymenoptera : the significance of the timing of removal of diploid males. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **26** : 343–48.
- Ratnieks F.L.W., 1990 b. Assessment of queen mating frequency by workers in social Hymenoptera. *J. Theor. Biol.*, **142** : 87–93.
- Ratnieks F.L.W., 1991. The evolution of genetic odor-cue diversity in social Hymenoptera. *Am. Nat.*, **137** : 202–226.
- Ratnieks F.L.W., 1993. Egg-laying, egg-removal and ovary development by workers in queenright honeybee colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **32** : 191–198.
- Ratnieks F.L.W., Anderson C., 1999. Task partitioning in insect societies. *Insectes Soc.*, **46** : 95–108.
- Ratnieks F.L.W., Boomsma J.J., 1995. Facultative sex allocation by workers and the evolution of polyandry by queens in social Hymenoptera. *Am. Nat.*, **145** : 969–993.
- Ratnieks F.L.W., Reeve H.K., 1991. The evolution of queen-rearing discrimination in social Hymenoptera : effects of discrimination costs of swarming species. *J. Evol. Biol.*, **4** : 93–115.
- Ratnieks F.L.W., Reeve H.K., 1992. Conflict in single-queen hymenopteran societies : the structure of conflict and processes that reduce conflict in advanced eusocial species. *J. Theor. Biol.*, **158** : 33–65.
- Ratnieks F.L.W., Visscher P.K., 1989. Worker policing in the honeybee. *Nature*, **342** : 796–797.
- Ravary F., 2003. Comportement et organisation sociale de la fourmi parthénogénétique *Cerapachys biroi* (Forel). Thèse, Paris XIII.
- Ravary F., Jaisson P., 2002. The reproductive cycle of thelytokous colonies of *Cerapachys biroi* Forel (Formicidae, Cerapachyinae). *Insectes Soc.*, **49** : 114–119.
- Ravary F., Jaisson P., 2004. Absence of individual sterility in thelytokous colonies of the ant *Cerapachys biroi* Forel (Formicidae, Cerapachyinae). *Insectes Soc.*, **51** : 67–73.
- Ray T.S., Andrews C.C., 1980. Antbutterflies : butterflies that follow army ants to feed on antbird droppings. *Science*, **210** : 1147–1148.
- Rayner A.D., Franks N.R., 1987. Evolutionary and ecological parallels between ants and fungi. *Trends Ecol. Evol.*, **2** : 127–132.
- Reagan S.R., Ertel J.M., Wright V.L., 2000. David et Goliath retold : fire ants and alligators. *J. Herp.*, **34** : 475–478.
- Réaumur R.A. de, 1928. *Histoire des Fourmis*. Introduction de E.L. Bouvier, avec notes de C. Pérez, Encyclopédie entomologique, vol. **11**. Paul Lechevalier, Paris.
- Reeve H.K., Keller L., 1999. Levels of selection : burying the units-of-Selection. Debate and unearthing the crucial new issues. In *Levels of Selection in Evolution* (L. Keller Ed.), Princeton University Press, Princeton, pp. 3–14.
- Reeve H.K., Keller L., 2001. Tests of reproductive-skew models in social insects. *Annu. Rev. Entomol.*, **46** : 347–385.
- Reeve H., Ratnieks F.L.W., 1993. Queen-queen conflicts in polygynous societies : mutual tolerance and reproductive skew. In *Queen Number and Sociality in Insects* (L. Keller Ed.), Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, pp. 45–85.
- Regnier F.E., Nieh M., Hölldobler B., 1973. The volatile Dufour's gland components of the harvester ants. *J. Insect Physiol.*, **19** : 9871–9992.
- 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 ant propaganda in slave-maker ants. *Science*, **172** : 267–269.
- Reichenbach H., 1902. Ueber Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an meisenkolonien in Künstlichen Nestern. *Biol. Centralbl.*, **2** : 461–465.
- Reschly M.J., Ramos-Caro F., Mathes B., 2000. Multiple fire ant stings : report of 3 cases and review of the literature. *Cont. Med. Educ.*, **66** : 179–182.
- Retana J., Cerdá X., 1994. Worker size polymorphism conditioning size matching in two sympatric seed-harvesting ants. *Oikos*, **71** : 261–266.
- Retana J., Picó F.X., Rodrigo A., 2004. Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecorous Mediterranean perennial herb. *Oikos*, **105** : 377–385.
- Rettenmeyer C.W., 1962. The diversity of Arthropods found within neotropical army ant nests and observations on the behavior of representative species. *Proc. North. Cent. Branch Entomol. Soc. Am.*, **17** : 14–15.
- Rettenmeyer C.W., 1963. Behavioral studies of army ants. *Kansas Univ. Sci. Bull.*, **44** : 281–465.
- Rettenmeyer C.W., Topoff H., Miranda J., 1978. Queen retinues of army ants. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **71** : 519–528.
- Reuter M., Balloux F., Lehmann L., Keller L., 2001. Kin structure and queen execution in the Argentine ant *Linepithema humile*. *J. Evol. Biol.*, **14** : 954–958.
- Reuter M., Helms K.R., Lehmann L., Keller L., 2004. Effects of brood manipulation costs on optimal sex allocation in social Hymenoptera. *Am. Nat.*, **164** : E73–E82.
- Reuter M., Keller L., 2001. Sex ratio conflict and worker production in eusocial Hymenoptera. *Am. Nat.*, **158** : 166–177.
- Reuter M., Pedersen J.S., Keller L., 2005. Loss of *Wolbachia* infection during colonisation in the invasive Argentine ant *Linepithema humile*. *Heredity*, **94** : 364–369.
- Reyes-Lopéz J.L., Fernández-Haeger J., 2001. Some factors determining size-matching in the harvester ant *Messor barbarus* : food type, transfer activity, recruitment rate and size-range. *Insectes Soc.*, **48** : 118–124.
- Rheindt F.E., Gadau J., 2005. A genetic component in the determination of worker polymorphism in the Florida harvester ant *Pogonomyrmex badius*. *Insectes Soc.* (sous presse).

- Rheindt F.E., Gadau J., Strehl C.P., Hölldobler B., 2004. Extremely high mating frequency in the Florida harvester ant (*Pogonomyrmex badius*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **56** : 472–481.
- Richard F.J., Hefetz A., Christides J.P., Errard C., 2004 a. Food influence on colonial recognition and chemical signature between nestmates in the fungus-growing ant *Acromyrmex subterraneus subterraneus*. *Chemoecology*, **14** : 9–16.
- Richard F.J., Dejean A., Lachaud J.P., 2004 b. Sugary food robbing in ants : a case of temporal cleptobiosis. *C. R. Biol.*, **327** : 509–517.
- Rickson F.R., 1971. Glycogen plastids in Müllerian body cells of *Cecropia peltata*, a higher green plant. *Science*, **173** : 344–347.
- Rickson F.R., 1980. Developmental anatomy and ultrastructure of the ant-food bodies (Beccarian bodies) of *Macaranga triloba* and *M. hypoleuca* (Euphorbiaceae). *Amer. J. Bot.*, **67** : 285–292.
- Rissing S.W., 1981. Foraging specializations of individual seed-harvester ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **9** : 149–152.
- Rissing S.W., 1983. Natural history of the workerless inquiline ant *Pogonomyrmex coli* (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche*, **90** : 321–332.
- Rissing S.W., Johnson R.A., Martin J.W., 2000. Colony founding behavior of some desert ants : geographic variation in metrosis. *Psyche*, **103** : 95–101.
- Rissing S.W., Pollock G.B., 1987. Queen aggression, pleometrotic advantage and brood raiding in the ant *Veromessor pergandei* (Hymenoptera : Formicidae). *Anim. Behav.*, **35** : 975–981.
- Rissing S.W., Pollock G.B., 1988. Pleometrosis and polygyny in ants. In *Interindividual Behavioral Variability in Social Insects*. (R.L. Jeanne Ed.), Westview Press, Boulder, pp. 179–222.
- Rissing S.W., Pollock G.B., Higgins M.R., Hagen R.H., Smith D.R., 1989. Foraging specialization without relatedness or dominance among co-founding ant queens. *Nature*, **338** : 420–422.
- Rissing S.W., Wheeler J., 1976. Foraging response of *Veromessor pergandei* to changes in seed production. *Pan-Pac. Entomol.*, **52** : 63–72.
- Robertson H., Villet M.H., 1989. Colony foundation in the ant *Carebara vidua* : the dispelling of a myth. *S. Afr. Tydskr. Dierk.*, **85** : 121–122.
- Robertson P.L., Dudzinski M.L., Orton C.J., 1980. Exocrine gland involvement in trailing behaviour in the Argentine ant (Formicidae : Dolichoderinae). *Anim. Behav.*, **28** : 1255–1273.
- Robinson G.E., 1992. Regulation of division of labor in social insects. *Annu. Rev. Entomol.*, **37** : 637–665.
- Robinson G.E., Page R.E., 1988. Genetic determination of guarding and undertaking in honey bee-colonies. *Nature*, **333** : 356–358.
- Robinson G.E., Page R.E., 1989. Genetic basis for division of labor in an insect society. In *The Genetics of Social Evolution* (M.D. Breed & R.E. Page Jr. Eds.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford, pp. 61–81.
- Robinson G.E., Page R.E., Huang Z.Y., 1994. Temporal polyethism in social insects is a developmental process. *Anim. Behav.*, **48** : 467–469.
- Robinson S.W., Cherrett J.M., 1974. Laboratory investigations to evaluate the possible use of brood pheromones of the leaf cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae, Attini). *Bull. Entomol. Res.*, **63** : 519–529.
- Robson S.K., Traniello J.F.A., 1998. Resource assessment, recruitment behavior, and organization of cooperative prey retrieval in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera : Formicidae). *J. Insect Behav.*, **11** : 1–22.
- Robson S.K., Traniello J.F.A., 1999. Key individuals and the organization of labor in ants. In *Information Processing in Social Insects* (C. Detrain, J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 229–259.
- Robson S.K., Traniello J.F.A., 2002. Transient division of labor and behavioral specialization in the ant *Formica schaufussi*. *Naturwissenschaften*, **89** : 128–131.
- Roces F., 1990. Olfactory conditioning during the recruitment process in a leaf-cutting ant. *Oecologia*, **83** : 261–262.
- Roces F., 1993. Both evaluation of resource quality and speed of recruited leaf-cutting ants (*Acromyrmex lundii*) depend on their motivational state. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **33** : 183–189.
- Roces F., 1994. Odour learning and decision-making during food collection in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lundii*. *Insectes Soc.*, **41** : 235–239.
- Roces F., 1995. Variable thermal sensitivity as output of a circadian clock controlling the bimodal rhythm of temperature choice in the ant *Camponotus mus*. *J. Comp. Physiol. A*, **177** : 637–643.
- Roces F., Hölldobler B., 1994. Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. *Oecologia*, **97** : 1–8.
- Roces F., Hölldobler B., 1995. Vibrational communication between hitchhikers and foragers in leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **37** : 297–302.
- Roces F., Hölldobler B., 1996. Use of stridulation in foraging leaf cutting ants : Mechanical support during cutting or short-range recruitment signal? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **39** : 293–299.
- Roces F., Kleineidam C., 2000. Humidity preference for fungus culturing by workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. *Insectes Soc.*, **47** : 348–350.
- Roces F., Lighton J.R.B., 1995. Larger bites of leaf-cutting ants. *Nature*, **373** : 392–393.
- Roces F., Núñez J., 1993. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. *Anim. Behav.*, **45** : 135–143.
- Roces F., Tautz J., 2001. Ants are deaf. *J. Acoust. Soc. Am.*, **109** : 3080–3082.
- Roces F., Tautz J., Hölldobler B., 1993. Stridulation in leaf-cutting ants. Short-range recruitment through plant-borne vibrations. *Naturwissenschaften*, **80** : 521–524.
- Rödel M.O., Braun U., 1999. Associations between anurans and ants in a west african savanna (Anura : Microhylidae, Hyperoliidae, and Hymenoptera : Formicidae). *Biotropica*, **31** : 178–183.
- Ronacher B., Gallizzi K., Wohlgemuth S., Wehner R., 2000. Lateral optic flow does not influence distance estimation in the desert ant *Cataglyphis fortis*. *J. Exp. Biol.*, **203** : 1113–1121.
- Ronacher B., Wehner R., 1995. Desert ants *Cataglyphis fortis* use self induced optic flow to measure distances travelled. *J. Comp. Physiol. A*, **177** : 21–27.
- Roncin E., Deharveng L., 2003. *Leptogenys khammouanensis* sp. nov. (Hymenoptera : Formicidae). A possible trogloditic species of Laos, with a discussion on cave ants. *Zool. Sci.*, **20** : 919–924.
- Röscher J., Roces F., 2003. Cutters, carriers and transport chains : Distance-dependent foraging strategies in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes Soc.*, **50** : 237–244.
- Rosengren R., 1971. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera : Formicidae). *Acta Zool. Fenn.*, **133** : 1–106.
- Rosengren R., 1977 a. Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). I. Age polyethism and topographic traditions. *Acta Zool. Fenn.*, **149** : 1–30.
- Rosengren R., 1977 b. Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). II. Nocturnal orientation and diel periodicity. *Acta Zool. Fenn.*, **150** : 1–30.

- Rosengren R., Fortelius W., 1986. Ortstreue (site allegiance) in foraging ants of the *Formica rufa* group : Hierarchy of orienting cues and long term memory. *Insectes Soc.*, **33** : 306–337.
- Rosengren R., Fortelius W., Lindström K., Luther A., 1987. Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. *Ann. Zool. Fenn.*, **24** : 147–155.
- Rosenheim J.A., Nonacs P., Mangel M., 1996. Sex ratios and multifaceted parental investment. *Am. Nat.*, **148** : 501–535.
- Ross K.G., 1992. Strong selection on a gene that influence reproductive competition in a social insect. *Nature*, **355** : 347–349.
- Ross K.G., 1997. Multilocus evolution in fire ants : Effects of selection, gene flow and recombination. *Genetics*, **145** : 961–974.
- Ross K.G., Fletcher D.J.C., 1985 a. Genetic origin of male diploidy in the fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera, Formicidae) and its evolutionary significance. *Evolution*, **39** : 888–903.
- Ross K.G., Fletcher D.J.C., 1985 b. Comparative study of genetic and social structure in two forms of the fire ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **17** : 349–356.
- Ross K.G., Fletcher D.J.C., 1986. Diploid male production : A significant colony mortality factor in the fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **19** : 283–291.
- Ross K.G., Keller L., 1995 a. Joint influence of gene flow and selection on a reproductively important genetic polymorphism in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Am. Nat.*, **146** : 325–348.
- Ross K.G., Keller L., 1995 b. Ecology and evolution of social organization : insights from fire ants and other highly eusocial insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **26** : 631–656.
- Ross K.G., Keller L., 1998. Genetic control of social organization in an ant. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, **95** : 14232–14237.
- Ross K.G., Keller L., 2002. Experimental conversion of colony social organization by manipulation of worker genotype composition in fire ants (*Solenopsis invicta*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **51** : 287–295.
- Ross K.G., Vargo E.L., Fletcher D.J.C., 1987. Comparative biochemical genetics of three fire ant species in North America, with special reference to the two social forms of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae). *Evolution*, **41** : 979–990.
- Ross K.G., Vargo E.L., Keller L., 1996. Social evolution in a new environment : The case of introduced fire ants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **93** : 3021–3025.
- Ross K.G., Vargo E.L., Keller L., Trager J.C., 1993. Effect of a founder event on variation in the genetic sex-determining system of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Genetics*, **135** : 843–854.
- Rossel S., Wehner R., 1984. Celestial orientation in bees : the use of spectral cues. *J. Comp. Physiol.*, **155** : 605–613.
- Rothenhühler W.C., 1964. Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. *Am. Zool.*, **4** : 111–123.
- Roura-Pascual N., Suarez A.V., Gómez C., Pons P., Touyama Y., Wild A.L., Peterson A.T., 2004. Geographical potential of Argentine ants (*Linepithema humile* Mayr) in the face of global climate change. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **271** : 2527–2534.
- Ruano F., Tinaut A., 1999. Raid process, activity pattern and influence of abiotic conditions in the slave-making ant *Rossomyrmex minuchae* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **46** : 341–347.
- Rudgers J.A., Strauss S.Y., 2004. A selection mosaic in the facultative mutualism between ants and wild cotton. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **271** : 2481–2488.
- Rüppell O., Heinze J., 1999. Alternative reproductive tactics in females : the case of size polymorphism in winged ant queens. *Insectes Soc.*, **46** : 6–17.
- Rüppell O., Heinze J., Hölldobler B., 1998. Size-dimorphism in the queens of the North American ant *Leptothorax rugatulus* (Emery). *Insectes Soc.*, **45** : 67–77.
- Rüppell O., Heinze J., Hölldobler B., 2001 a. Alternative reproductive tactics in the queen-size-dimorphic ant *Leptothorax rugatulus* (Emery) and their consequences for genetic population structure. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **50** : 189–197.
- Rüppell O., Heinze J., Hölldobler B., 2001 b. Complex determination of queen body size in the queen size dimorphic ant *Leptothorax rugatulus* (Formicidae : Hymenoptera). *Heredity*, **87** : 33–40.
- Rüppell O., Heinze J., Hölldobler B., 2001 c. Genetic and social structure of the queen size dimorphic ant *Leptothorax cf. andrei*. *Ecol. Entomol.*, **26** : 76–82.
- Rust J., Andersen N.M., 1999. Giant ants from the Paleogene of Denmark with a discussion of the fossil history and early evolution of ants (Hymenoptera : Formicidae). *Zool. J. Linn. Soc.*, **125** : 331–348.
- Ryti R.T., Case T.J., 1988 a. Field experiments on desert ants : Testing for competition between colonies. *Ecology*, **69** : 1993–2003.
- Ryti R.T., Case T.J., 1988 b. The regeneration niche of desert ants : Effects of established colonies. *Oecologia*, **62** : 401–404.
- Ryti R.T., Case T.J., 1992. The role of neighborhood competition in the spacing and diversity of ant communities. *Am. Nat.*, **139** : 356–374.
- Sakata H., 1994. How an ant decides to prey on or to attend aphids. *Res. Pop. Ecol.*, **36** : 45–51.
- Sakata H., Katayama N., 2001. Ant defense system : A mechanism organizing individual responses into efficient collective behavior. *Ecol. Res.*, **16** : 395–403.
- Saló O., 1998. Canopy orientation in the ant *Formica polyctena* and retention of the memory image as a function of time and temperature. *Proc. XIIIth Int. IUSSE Congr.*, Adelaide, pp. 410.
- Saló O., Rosengren R., 2001. Memory of location and site recognition in the ant *Formica uralensis* (Hymenoptera : Formicidae). *Ethology*, **107** : 737–752.
- Sanada-Morimura S., Minai M., Yokoyama M., Hirota T., Satoh T., Obara Y., 2003. Encounter-induced hostility to neighbors in the ant *Pristomyrmex pungens*. *Behav. Ecol.*, **14** : 713–718.
- Sanders N.J., Gordon D.M., 2004. The interactive effects of climate, life history, and interspecific neighbours on mortality in a population of seed harvester ants. *Ecol. Entomol.*, **29** : 632–637.
- Sanders N.J., Gotelli N.J., Heller N.E., Gordon D.M., 2003. Community disassembly by an invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **100** : 2474–2477.
- Sanetra M., Buschinger A., 2000. Phylogenetic relationships among social parasites and their hosts in the ant tribe Tetramoriini (Hymenoptera : Formicidae). *Eur. J. Entomol.*, **97** : 95–117.
- Sanetra M., Crozier R.H., 2001. Polyandry and colony genetic structure in the primitive ant *Nothomyrmecia macrops*. *J. Evol. Biol.*, **14** : 368–378.
- Sanetra M., Crozier R.H., 2002. Daughters inherit colonies from mothers in the “living-fossil” ant *Nothomyrmecia macrops*. *Naturwissenschaften*, **89** : 71–74.
- Sanetra M., Crozier R.H., 2003. Patterns of population subdivision and gene flow in the ant *Nothomyrmecia macrops* reflected in microsatellite and mitochondrial DNA markers. *Mol. Ecol.*, **12** : 2281–2295.
- Sanetra M., Heinze J., Buschinger A., 1994. Enzyme polymorphism in the ant genus *Tetramorium* Mayr and its social parasites (Hymenoptera, Formicidae). *Biochem. Syst. Ecol.*, **22** : 753–759.

- Santschi F., 1911. Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis. *Rev. Suisse Zool.*, **19** : 303–338.
- Santschi F., 1914. Formicides de l'Afrique occidentale et australe du voyage de M. le Professeur F. Silvestri. *Boll. Labo. Zool. gen. agrar.*, **8** : 309–385.
- Santschi F., 1919. Nouveaux Formicides de la République Argentine. *An. Soc. cient. Argentina*, **87** : 37–57.
- Santschi F., 1920. Fourmis du genre *Bothriomyrmex* Emery. Systématique et mœurs. *Rev. Zool. africaine*, **7** : 201–24.
- Sasaki T., Tsuji K., 2003. Behavioral property of unusual large workers in the ant, *Pristomyrmex pungens*. *J. Ethol.*, **21** : 145–151.
- Sauer C., Stackebrandt E., Gadau J., Hölldobler B., Gross R., 2000. Systematic relationships and cospeciation of bacterial endosymbionts and their carpenter ant host species : proposal of new taxon *Candidatus Blochmannia* gen. nov. *Intern. J. System. Evol. Microbiol.*, **50** : 1877–1886.
- Sauer C., Dudaczek D., Hölldobler B., Gross R., 2002. Tissue localization of the endosymbiotic bacterium “*Candidatus Blochmannia floridanus*” in adults and larvae of the carpenter ant *Camponotus floridanus*. *Appl. Environ. Microbiol.*, **68** : 4187–4193.
- Savolainen R., 1991. Interference by wood ant influences size selection and retrieval rate of prey by *Formica fusca*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **28** : 1–7.
- Savolainen R., Vepsäläinen K., 1988. A competition hierarchy among boreal ants : Impact on resource partitioning and community structure. *Oikos*, **51** : 135–155.
- Savolainen R., Vepsäläinen K., 2003. Sympatric speciation through intraspecific social parasitism. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **100** : 7169–7174.
- Schäfer M., Wehner R., 1993. Loading does not affect measurement of walking distance in desert ants *Cataglyphis fortis*. *Verh. dt. zool. Ges.*, **86** : 270.
- Schatz B., 1997. Modalités de la recherche et de la récolte alimentaire chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger : flexibilités individuelle et collective. *Thèse*, Toulouse.
- Schatz B., Beugnon G., Lachaud J.P., 1994. Time-place learning by an invertebrate, the ant *Ectatomma ruidum* Roger. *Anim. Behav.*, **48** : 236–238.
- Schatz B., Lachaud J.P., Beugnon G., 1995. Spatial fidelity and individual foraging specializations in the neotropical ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology*, **26** : 269–282.
- Schatz B., Lachaud J.P., Beugnon G., 1996. Polyethism within hunters of the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.*, **43** : 111–118.
- Schatz B., Lachaud J.P., Beugnon G., 1997. Graded recruitment and hunting strategies linked to prey weight and size in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **40** : 337–349.
- Schatz B., Lachaud J.P., Beugnon G., 1999. Spatio-temporal learning by the ant *Ectatomma ruidum*. *J. Exp. Biol.*, **202** : 1897–1907.
- Schatz B., Lachaud J.P., Beugnon G., 2000. Tentative d'apprentissage spatio-temporel chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **13** : 157–161.
- Schatz B., Wcislo W.T., 1999. Ambush predation by the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae) on a sweat bee *LasioGLOSSUM umbripenne* (Halictidae), in Panama. *J. Insect Behav.*, **12** : 641–663.
- Schilder K., Heinze J., Gross R., Hölldobler B., 1999 *b*. Microsatellites reveal clonal structure of populations of the thelytokous ant *Platythyrea punctata* (F. Smith) (Hymenoptera; Formicidae). *Mol. Ecol.*, **8** : 1497–1507.
- Schilder K., Heinze J., Hölldobler B., 1999 *a*. Colony structure and reproduction in the thelytokous parthenogenetic ant *Platythyrea punctata* (F. Smith) (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **46** : 150–158.
- Schildknecht H., Koob K., 1971. Myrmicacin, das erste Insekten-Herbizid. *Angew. Chem.*, **83** : 110.
- Schilman P.E., Roces F., 2003. Assessment of nectar flow rate and memory for patch quality in the ant *Camponotus rufipes*. *Anim. Behav.*, **66** : 687–693.
- Schlichting C.D., Pigliucci M., 1998. *Phenotypic Evolution : A Reaction Norm Perspective*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Höttinger H., Nikiforov A., Mistrik R., Schafellner C., Baier P., Christian E., 2004. A butterfly's chemical key to various ants forts : intersection-odour or aggregate-odour multi-host mimicry? *Naturwissenschaften*, **91** : 209–214.
- Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Seifert B., 2002 *b*. *Lasius flavus*. A host species of *Lasius mixtus* (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology*, **39** : 141–143.
- Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Seifert B., Straka U., 2002 *a*. *Lasius platythorax* as a host of *Lasius distinguendus* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **49** : 299.
- Schmid-Hempel P., 1998. *Parasites in Social Insects*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Schmid-Hempel P., Crozier R.H., 1999. Polyandry versus polygyny versus parasites. *Philos. Trans. R. Soc. London B*, **354** : 507–515.
- Schmid-Hempel P., Schmid-Hempel R., 1984. Life duration and turnover of foragers in the ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **31** : 345–360.
- Schneider M., 2000. Observations on brood care behavior of the leafcutting ant *Atta sexdens* L. (Hymenoptera : Formicidae). *Proc. 21th Int. Congr. Entomol.*, Embrapa Soja, Londrina, **2** : 895.
- Schneider M.A., 2002. Stratégies de reproduction et dispersion chez trois espèces de fourmis du sous-genre *Coptoformica* (Hymenoptera, Formicidae). *Thèse*, Lausanne.
- Schneirla T.C., 1956. A preliminary survey of colony division and related processes in two species of terrestrial army ants. *Insectes Soc.*, **3** : 49–69.
- Schneirla T.C., 1957. A comparison of species and genera in the ant subfamily Dorylinae with respect to functional pattern. *Insectes Soc.*, **4** : 259–297.
- Schneirla T.C., 1971. *Army Ants : A Study in Social Organization*. Freeman, San Francisco, CA.
- Schneirla T.C., Brown R.Z., 1950. Army-ant life and behavior under dry-season conditions. 4. Further investigation of cyclic processes in behavioral and reproductive functions. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **95** : 263–353.
- Schoeters E., Billen J., 1993. Anatomy and fine structure of the metapleural gland in *Atta* (Hymenoptera Formicidae). *Belg. J. Zool.*, **123** : 67–75.
- Schönrogge K., Wardlaw J.C., Thomas J.A., Elmes G.W., 2000. Polymorphic growth rates in myrmecophilous insects. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **267** : 771–777.
- Schröder D., Deppisch H., Obermayer M., Krohne G., Stackebrandt E., Hölldobler B., Goebel W., Gross R.F., 1996. Intracellular endosymbiotic bacteria of *Camponotus* species (carpenter ants) : Systematics, evolution and ultrastructure characterization. *Mol. Microbiol.*, **21** : 479–489.
- Schultz T.R., Bekkevold D., Boomsma J.J., 1998. *Acromyrmex insinuator* new species : An incipient social parasite of fungus-

- growing ants. *Insectes Soc.*, **45** : 457–471.
- Schumann R., Buschinger A., 1991. Selective acceptance of alien host species pupae by slaves of the dulotic ant *Harpagoxenus sublaevis* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). *Ethology*, **88** : 154–162.
- Schumann R.D., Buschinger A., 1994. Imprinting effects on host-selection behavior of colony-founding *Chalepoxenus muellerianus* (Finzi) females (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology*, **97** : 33–46.
- Schumann R.D., Buschinger A., 1995. Imprinting effects on host-selection behavior of slave-raiding *Chalepoxenus muellerianus* (Finzi) workers (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology*, **99** : 243–251.
- Schupp E.W., Feener D.H., 1991. Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamman forest. In *Ant-Plant Interactions* (C.R. Huxley & D.F. Cutler, Eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 175–197.
- Seeley T.D., 1989. The honey bee colony as a superorganism. *Am. Scientist*, **77** : 546–553.
- Seger J., 1991. Cooperation and conflict in social insects. In *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach* (J.R. Krebs & N.B. Davies, Eds.), Oxford : Blackwell Science Ltd, 3rd ed., pp. 338–374.
- Seifert B., 2000 a. A taxonomic revision of the ant subgenus *Coptoformica* Mueller, 1923 (Hymenoptera, Formicidae). *Zoosystema*, **22** : 517–568.
- Seifert B., 2000 b. Rapid range expansion in *Lasius neglectus* (Hymenoptera, Formicidae) — An Asian invader swamps Europe. *Dtsch Entomol. Z.*, **47** : 173–179.
- Sempo G., Detrain C., 2004. Between-species differences of behavioural repertoire of castes in the ant genus *Pheidole* : a methodological artefact? *Insectes Soc.*, **51** : 48–54.
- Sendova-Franks A.B., Franks N.R., 1995. Spatial relationships within nests of the ant *Leptothorax unifasciatus* (Latr.) and their implication for the division of labour. *Anim. Behav.*, **50** : 121–136.
- Sendova-Franks A.B., Scholes S.R., Franks N.R., Melhuish C., 2004. Brood sorting by ants : two phases and differential diffusion. *Anim. Behav.*, **68** : 1095–1106.
- Seppä P., Gyllenstrand N., Corander J., Pamilo P., 2004. Coexistence of the social types : genetic population structures in the ant *Formica exsecta*. *Evolution*, **58** : 2462–2471.
- Seufert P., Fiedler K., 1995/96. Life-history diversity and local coexistence of three closely related lycaenid butterflies (Lepidoptera : Lycaenidae) in Malaysian rainforests. *Zool. Anz.*, **234** : 229–239.
- Sharma V.K., Lone S.R., Goel A., Chandrashekar M.K., 2004. Circadian consequences of social organization in the ant species *Camponotus compressus*. *Naturwissenschaften*, **91** : 386–390.
- Shatters R.G., Vander Meer R.K., 2000. Characterizing the interaction between fire ants (Hymenoptera : Formicidae) and developing soybean plants. *J. Econ. Entomol.*, **93** : 1680–1687.
- Shepherd J.D., 1982. Trunk trails and the searching strategy of a leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **11** : 77–84.
- Sherman P.W., Jarvis J.U.M., Alexander R.D., 1991. *The Biology of the Naked Mole-Rat*. Princeton University Press, Princeton.
- Sherman P.W., Jarvis J.U.M., Braude S., 1992. Naked mole-rats. *Sci. Am.*, **267** : 72–78.
- Sherman P.W., Lacey E.A., Reeve H.K., Keller L., 1995. The eusociality continuum. *Behav. Ecol.*, **6** : 102–108.
- Sherman P.W., Seeley T.D., Reeve H.K., 1988. Parasites, pathogens, and polyandry in social Hymenoptera. *Am. Nat.*, **131** : 602–610.
- Sherman P.W., Seeley T.D., Reeve H.K., 1998. Parasites, pathogens, and polyandry in honey bees. *Am. Nat.*, **151** : 392–396.
- Shoemaker D.D., Ross K.G., Arnold M.L., 1996. Genetic structure and evolution of a fire ant hybrid zone. *Evolution*, **50** : 1958–1976.
- Shorey H.H., 1973. Behavioral response to insect pheromones. *Annu. Rev. Entomol.*, **18** : 349–380.
- Silberglied R., 1972. The little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, a serious pest in the Galapagos Islands. *Notic. Galápagos*, **19** : 13–15.
- Silva A., Bacci M. Jr., Gomes de Siqueira C., Correa Bueno O., Pagnocca F.C., Aparecida Hebling M.J., 2003. Survival of *Atta sexdens* workers on different food sources. *J. Insect Physiol.*, **49** : 307–313.
- Silva A.J., Paylor R., Wehner J.M., Tonegawa S., 1992. Impaired spatial learning in alpha-calcium-calmodulin kinase II mutant mice. *Science*, **257** : 206–211.
- Silverman J., Liang D., 2001. Colony disassociation following diet partitioning in a unicolonial ant. *Naturwissenschaften*, **88** : 73–77.
- Simon T., Hefetz A., 1991. Trail-following responses of *Tapinoma simrothi* (Formicidae : Dolichoderinae) to pygidial gland extracts. *Insectes Soc.*, **38** : 17–25.
- Skarka V., Deneubourg J.L., Belic M.R., 1990. Mathematical model of building behavior of *Apis mellifera*. *J. Theor. Biol.*, **147** : 1–16.
- Sledge M.F., Boscaro F., Turillazzi S., 2001 a. Cuticular hydrocarbons and reproductive status in the social wasp *Polistes dominulus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **49** : 401–409.
- Sledge M.F., Peeters C., Crewe R.M., 1999. Fecundity and the behavioural profile of reproductive workers in the queenless ant, *Pachycondyla* (= *Ophthalmopone*) *berthoudi*. *Ethology*, **105** : 303–316.
- Sledge M.F., Peeters C., Crewe R.M., 2001 b. Reproductive division of labour without dominance interactions in the queenless ponerine ant *Pachycondyla* (= *Ophthalmopone*) *berthoudi*. *Insectes Soc.*, **48** : 67–73.
- Slingsby P., Bond W., 1984. The influence of ants on the dispersal distance and seedling recruitment of *Leucospermum conocarpodendron* (Proteaceae). *South Afr. J. Bot.*, **51** : 30–34.
- Smallwood J., 1982. Nest relocation in ants. *Insectes Soc.*, **29** : 138–147.
- Smeeton L., 1982. The effect of age on the production of reproductive eggs by workers of *Myrmica rubra* L. (Hym., Formicidae). *Insectes Soc.*, **29** : 464–474.
- Smith M.R., 1965. House infesting ants of the eastern United States. Their recognition, biology and economic importance. *Tech. Bull.*, **1326** : 1–105.
- Snyder L.E., 1993. Non-random behavioural interactions among genetic subgroups in a polygynous ant. *Anim. Behav.*, **46** : 431–439.
- Snyder L.E., 1992. The genetics of social behavior in a polygynous ant. *Naturwissenschaften*, **79** : 525–527.
- Sommer K., Hölldobler B., 1992. Coexistence and dominance among queens and mated queens in the ant *Pachycondyla tridentata*. *Naturwissenschaften*, **19** : 470–472.
- Sommer K., Hölldobler B., 1995. Colony founding by queen association and determinants of reduction in queen number in the ant *Lasius niger*. *Anim. Behav.*, **50** : 287–294.
- Sommer K., Hölldobler B., Jessen K., 1994. The unusual social organization of the ant *Pachycondyla tridentata* (Formicidae, Ponerinae). *J. Ethol.*, **12** : 175–185.
- Sommer K., Hölldobler B., Rembold H., 1993. Behavioral and physiological aspects of reproductive control in a *Diacamma*

- species from Malaysia (Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, **94** : 162–170.
- Sommer S., Wehner R., 2004. The ant's estimation of distance travelled : experiments with desert ants, *Cataglyphis fortis*. *J. Comp. Physiol. A*, **190** : 1–6.
- Sorensen A.A., Busch T.M., Vinson S.B., 1985. Control of food influx by temporal subcastes in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **17** : 191–198.
- Sorensen A.A., Kamas R.S., Vinson, S.B., 1983. The influence of oral secretions from larvae on levels of proteinases in colony members of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae). *J. Insect Physiol.*, **29** : 163–168.
- Soroker V., Hefetz A., 2000. Hydrocarbon site of synthesis and circulation in the desert ant *Cataglyphis niger*. *J. Insect Physiol.*, **46** : 1097–1102.
- Soroker V., Hefetz A., Cojocaru M., Billen J., Franke S., Francke W., 1995 *b*. Structural and chemical ontogeny of the postpharyngeal gland in the desert ant *Cataglyphis niger*. *Physiol. Entomol.*, **20** : 323–329.
- Soroker V., Lucas C., Simon T., Fresneau D., Durand J.L., Hefetz A., 2003. Hydrocarbon distribution and colony odour homogenisation in *Pachycondyla apicalis*. *Insectes Soc.*, **50** : 212–217.
- Soroker V., Vienne C., Hefetz A., 1995 *a*. Hydrocarbon dynamics within and between nestmates in *Cataglyphis niger* (Hymenoptera : Formicidae). *J. Chem. Ecol.*, **21** : 365–378.
- Soroker V., Vienne C., Hefetz A., Nowbahari E., 1994. The postpharyngeal gland as a "Gestalt" organ for nestmate recognition in the ant *Cataglyphis niger*. *Naturwissenschaften*, **81** : 510–513.
- Sorvari J., Hakkarainen H., 2004. Habitat-related aggressive behaviour between neighbouring colonies of the polydomous wood ant *Formica aquilonia*. *Anim. Behav.*, **67** : 151–153.
- Soulié J., 1961 *a*. Les nids et le comportement nidificateur des fourmis du genre *Cremastogaster* d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Asie du Sud-Est. *Insectes Soc.*, **8** : 213–297.
- Soulié J., 1961 *b*. Des considérations écologiques peuvent-elles apporter une contribution à la connaissance du cycle biologique des colonies de *Cremastogaster* ? *Insectes Soc.*, **7** : 283–295.
- Stadler B., Dixon A.F.G., 1998. Costs of ant attendance for aphids. *J. Anim. Ecol.*, **67** : 454–459.
- Stadler B., Dixon A.G.F., 1999. Ant attendance in aphids : why different degrees of myrmecophily? *Ecol. Entomol.*, **24** : 363–369.
- Stadler B., Fiedler K., Kawecki T.J., Ceisser W.W., 2001. Costs and benefits for phytophagous myrmecophiles : when ants are not always available. *Oikos*, **92** : 467–478.
- Stanton M.L., Palmer T.M., Young T.P., Evans A., Turner M.L., 1999. Sterilization and canopy modification of a swollen thorn acacia tree by a plant-ant. *Nature*, **401** : 578–581.
- Starks P.T., Poe E.S., 1997. "Male-stuffing" in wasp societies. *Nature*, **389** : 450.
- Starr C.K., 1979. Origin and evolution of insect sociality : a review of modern theory. In *Social Insects* (H.R. Hermann Ed.), Academic Press, New-York, vol. **I** : 35–80.
- Starr C.K., 1984. Sperm competition, kinship, and sociality in the aculeate Hymenoptera. In *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems* (R.L. Smith Ed.), Academic Press, Orlando, pp. 427–464.
- Stearns S.C., 1983. The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals. *Oikos*, **41** : 173–187.
- Stearns S.C., 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Steiner F.M., Schlick-Steiner B.C., Höttinger H., Stankiewicz A., Górnicki A., 2003. Host specificity revisited : new data on *Myrmica* host ants of the lycaenid butterfly *Maculinea rebeli*. *J. Insect. Cons.*, **7** : 1–6.
- Steiner F.M., Schlick-Steiner B.C., Trager J.C., Moder K., Sanetra M., Christian E., Stauffer C., 2005. *Tetramorium tsushimae*, a new invasive ant in North America. *Biol. Invas.* (sous presse).
- Stickland T.R., Tofts C., Franks N.R., 1993. Algorithms for ant foraging. *Naturwissenschaften*, **80** : 427–430.
- Stille M., 1996. Queen/worker thorax volume ratios and nest-founding strategies in ants. *Oecologia*, **105** : 87–93.
- Storz S.R., Tschinkel W.R., 2004. Distribution, spread, and ecological associations of the introduced ant *Pheidole obscurithorax* in the southeastern United States. *J. Insect Sci. On line insect-science.org*/4.12
- Stouthamer R., 1997. *Wolbachia*-induced parthenogenesis. In *Influential Passengers. Inherited Microorganisms and Arthropod Reproduction* (S.L. O'Neill, A.A. Hoffman & J.H. Werren, Eds.), Oxford University Press, Oxford.
- Strassmann J.E., 2001. The rarity of multiple mating by females in the social Hymenoptera. *Insectes Soc.*, **48** : 1–13.
- Strassmann J.E., Klingler C.J., Arevalo E., Zacchi F., Husain A., Williams J., Seppä P., Queller D.C., 1997. Absence of within-colony kin discrimination in behavioural interactions of swarm-founding-wasps. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **264** : 1565–1570.
- Strätz M., Heinze J., 2004. Colony structure and sex allocation ratios in the ant *Temnothorax crassispinus*. *Insectes Soc.*, **51** : 372–377.
- Strätz M., Strehl C.P., Heinze J., 2002. Behavior of usurping queens in colonies of the ant species *Leptothorax nylanderii* (Hymenoptera : Formicidae). *Entomol. Gener.*, **26** : 73–84.
- Stuart R.J., 1978. The slave-making ant, *Harpagoxenus canadensis* M.R. Smith, and its host species, *Leptothorax muscorum* (Nylander) : an ethological investigation of slave raiding, colony founding and slave deprivation. *Ph. D.*, University of Toronto.
- Stuart R.J., 1984. Experiments on colony foundation in the slave-making ant, *Harpagoxenus canadensis* (Hymenoptera : Formicidae). *Can. J. Zool.*, **62** : 1995–2001.
- Stuart R.J., 1987. Individual workers produce colony-specific nestmate recognition cues in the ant, *Leptothorax curvispinosus*. *Anim. Behav.*, **35** : 1062–1069.
- Stuart R.J., Alloway T.M., 1982. Territoriality and the origin of slave raiding in Leptothoracine ants. *Science*, **215** : 1262–1263.
- Stuart R.J., Alloway T.M., 1985. Behavioural evolution and domestic degeneration in obligate slave-making ants (Hymenoptera, Formicidae, Leptothoracini). *Anim. Behav.*, **33** : 1080–1088.
- Stuart R.J., Francoeur A., Loiselle R., 1987. Lethal fighting among dimorphic males of the ant *Cardiocondyla wroughtonii*. *Naturwissenschaften*, **74** : 548–549.
- Stuart R.J., Page R.E., 1991. Genetic component to division of labor among workers of a Leptothoracine ant. *Naturwissenschaften*, **78** : 375–377.
- Stumper R., 1950. Les associations complexes des fourmis (commensalisme, symbiose, parasitisme). *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **84** : 376–399.
- Stumper R., 1951. *Teleutomymex Schneideri* Kutter (Hym. Formicidae). II. Mitteilung Über die Lebensweise der neuen Schmarotzerameise. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **34** : 130–152.
- Stumper R., 1956. Sur les sécrétions attractives des fourmis femelles. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **242** : 2487–2489.
- Stumper R., 1961. Radiobiologische untersuchungen über den sozialen Nahrung Aushalt der Honigameise *Proformica nasuta* (Nyl.). *Naturwissenschaften*, **48** : 735–736.
- Stumper R., Kutter H., 1950. Sur le stade ultime du parasitisme social chez les fourmis atteint par *Teleutomymex schneideri*. *C. R.*

- Acad. Sci. Paris*, **231** : 876–878.
- Stumper R., Kutter H., 1951. Sur l'éthologie du nouveau myrmécobionte *Epimyrma stumperi* (n. sp. Kutter). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **233** : 983–985.
- Stumper R., Kutter H., 1952. Sur un type nouveau de myrmécobiose réalisé par *Plagiolepis xene*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **234** : 1482–1485.
- Suarez A.V., Holway D.A., Case T.J., 2001. Patterns of spread in biological invasions dominated by long distance jump dispersal : insights from Argentine ants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **98** : 1095–1100.
- Suarez A.V., Richmond J.Q., Case T.J., 2000. Prey selection in horned lizards following the invasion of Argentine ants in southern California. *Ecol. Appl.*, **10** : 711–725.
- Suarez A.V., Tsutsui N.D., Holway D.A., Case T.J., 1999. Behavioral and genetic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. *Biol. Invas.*, **1** : 43–53.
- Sudd J.H., 1959. Interaction between ants on a scent trail. *Nature*, **183** : 1588.
- Sudd J.H., 1963. How insects work in groups. *Discovery, London*, **24** : 15–19.
- Sudd J.H., 1967. *An Introduction to Behaviour of Ants*. Edward Arnold Ltd., London.
- Sudd J.H., 1969. The excavation of soil by ants. *Z. F. Tierpsychol.*, **26** : 257–276.
- Sudd J.H., 1982. Ants : foraging, nesting, broad behavior, and polyethism. In *Social Insects*. (H.R. Hermann, Ed.), Academic Press, New York, vol. **1** : 107–155.
- Sudd J.H., 1987. Ant aphid mutualism. In *Aphids, their Biology, Natural Enemies and Control* (P. Harrewij & A.K. Minks, Eds.), Elsevier Amsterdam, pp. 355–365.
- Sugiyama T., 2000. Invasion of Argentine ant, *Linepithema humile*, into Hiroshima Prefecture, Japan. *Jap. J. Appl. Entomol. Zool.*, **44** : 127–129.
- Sumner S., Hughes W.O.H., Boomsma J.J., 2003 *b*. Evidence for differential selection and potential adaptive evolution in the worker caste of an inquiline social parasite. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **54** : 256–263.
- Sumner S., Nash D.R., Boomsma J.J., 2003 *a*. The adaptive significance of inquiline parasite workers. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **270** : 1315–1322.
- Sumpter D.J.T., Beekman M., 2003. From nonlinearity to optimality : pheromone trail foraging by ants. *Anim. Behav.*, **66** : 273–280.
- Sundström L., 1993. Genetic population structure and sociogenetic organisation in *Formica truncorum* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **33** : 319–327.
- Sundström L., 1994. Sex ratio bias, relatedness asymmetry and queen mating frequencies. *Nature*, **367** : 266–267.
- Sundström L., 1995 *a*. Dispersal polymorphism and physiological condition of males and females in the ant, *Formica truncorum*. *Behav. Ecol.*, **6** : 132–139.
- Sundström L., 1995 *b*. Sex allocation and colony maintenance in monogyne and polygyne colonies of *Formica truncorum* (Hymenoptera : Formicidae) : The impact of kinship and mating structure. *Am. Nat.*, **146** : 182–201.
- Sundström L., Boomsma J.J., 2000. Reproductive alliances and posthumous fitness enhancement in male ants. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **267** : 1439–1444.
- Sundström L., Boomsma J.J., 2001. Conflicts and alliances in insect families. *Heredity*, **86** : 515–521.
- Sundström L., Chapuisat M., Keller L., 1996. Conditional manipulation of sex ratios by ant workers : A test of kin selection theory. *Science*, **274** : 993–995.
- Sundström L., Keller L., Chapuisat M., 2003. Inbreeding and sex-biased gene flow in the ant *Formica exsecta*. *Evolution*, **57** : 1552–1561.
- Sundström L., Ratnieks F.L.W., 1998. Sex ratio conflicts, mating frequency, and queen fitness in the ant *Formica truncorum*. *Behav. Ecol.*, **9** : 116–121.
- Suomalainen E., Saura A., Lokki J., 1987. *Cytology and Evolution in Parthenogenesis*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Swain R.B., 1980. Trophic competition among parabiocotic ants. *Insectes Soc.*, **27** : 377–390.
- Szathmáry E., Maynard Smith J., 1995. The major evolutionary transitions. *Nature*, **374** : 227–231.
- Szelp-Fessel R., 1970. The regulatory mechanism in mass foraging and recruitment of soldiers in *Pheidole*. *Insectes Soc.*, **17** : 233–244.
- Taber S.W., 2000. *Fire Ants*. College Station : Texas A. & M. University Press.
- Tagliapietra D., 1992. Aggregations of *Larus ridibundus* Linnaeus (Charadriiformes : Laridae) in coincidence with swarmings of the ant *Lasius flavus* Fabricius (Hymenoptera : Formicidae). *Soc. Veneziana sci. Nat. Lav.*, **17** : 117–119.
- Tan N.Q., Mardan M., Thai P.H., Chinh P.H., 1999. Observations on multiple mating flights of *Apis dorsata* queens. *Apidologie*, **30** : 339–346.
- Tautz J., Hölldobler B., Danke T., 1994. The ants that jump : different techniques to take off. *Zoology*, **98** : 1–6.
- Tautz J., Roces F., Hölldobler B., 1995. Use of a sound-based vibratome by leaf-cutting ants. *Science*, **267** : 84–87.
- Tay W.T., Crozier R.H., 2000. Nestmate interactions and egg-laying behaviour in the queenless ponerine ant *Rhytidoponera* sp. 12. *Insectes Soc.*, **47** : 133–140.
- Taylor F., 1977. Foraging behavior of ants : experiments with two species of Myrmecine ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **2** : 147–167.
- Taylor R.W., 1978. *Nothomyrmecia macrops* : a living-fossil ant rediscovered. *Science*, **201** : 979–985.
- Temeles E.J., 1994. The role of neighbours in territorial systems : when are they dear enemies? *Anim. Behav.*, **47** : 339–350.
- Tentschert J., Kolmer K., Hölldobler B., Bestmann H.J., Delabie J.H.C., Heinze J., 2001. Chemical profiles, division of labor and social status in *Pachycondyla* queens (Hymenoptera : Formicidae). *Naturwissenschaften*, **88** : 175–178.
- Théraulaz G., Bonabeau E., 1995. Coordination in distributed building. *Science*, **269** : 686–688.
- Théraulaz G., Bonabeau E., Nicolis C., Solé R.V., Fourcassié V., Blanco S., Fournier R., Joly J.L., Fernández P., Grimal A., Dalle P., 2002. Spatial patterns in ant colonies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99** : 9645–9649.
- Théraulaz G., Gautrais J., Camazine S., Deneubourg J.L., 2003. The formation of spatial patterns in social insects : from simple behaviours to complex structures. *Trans. R. Soc. Lond. A*, **361** : 1263–1282.
- Thiélin-Bescond M., Beugnon G., 2005. Vision-independent odometry in the ant *Cataglyphis cursor*. *Naturwissenschaften*, **92** : 193–197.
- Thomas J.A., Clarke R.T., Elmes G.W., Hochberg M.E., 1998 *b*. Population dynamics in the genus *Maculinea* (Lepidoptera : Lycaenidae). In *Insect Populations* (J.P. Dempster & I.F.G. McLean, Eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 261–289.
- Thomas J.A., Elmes G.W., Wardlaw J.C., 1998 *a*. Polymorphic growth in larvae of the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **265** : 1895–1901.

- Thomas J.A., Elmes G.W., Wardlaw J.C., Woyciechowski M., 1989. Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. *Oecologia*, **79** : 452–457.
- Thomas J.A., Knapp J.J., Akino T., Gerty S., Wakamura S., Simcox D.J., Wardlaw J.C., Elmes G.W., 2002. Insect communication : Parasitoid secretions provoke ant warfare — subterfuge used by a rare wasp may be the key to an alternative type of pest control. *Nature*, **417** : 505–506.
- Thomas J.A., Wardlaw J.C., 1992. The capacity of a *Myrmica* ant nest to support a predacious species of *Maculinea* butterfly. *Oecologia*, **91** : 101–109.
- Thomas M.L., 2002. Nest site selection and longevity in the ponerine ant *Rhytidoponera metallica* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **49** : 147–152.
- Thomas M.L., Elgar M.A., 2003. Colony size affects division of labour in the ponerine ant *Rhytidoponera metallica*. *Naturwissenschaften*, **90** : 88–92.
- Thornhill R., Alcock J., 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Tian H.S., Vinson S.B., Coates C.J., 2004. Differential gene expression between alate and dealate queens in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera : Formicidae). *Insect Biochem. Mol. Biol.*, **34** : 937–949.
- Tilles D.A., Wood D.L., 1986. Foraging behavior of the carpenter ant, *Camponotus modoc* (Hymenoptera : Formicidae), in a giant sequoia forest (California, USA). *Can. Entomol.*, **118** : 861–868.
- Tinaut A., 1990. *Teleutomymex kutteri*, spec. nov. A new species from Sierra Nevada (Granada, Spain). *Spixiana*, **13** : 201–208.
- Tinaut A., 2001. *Hypoponera ragusai* (Emery, 1895) a cavernicolous ant new for the Iberian Peninsula (Hymenoptera, Formicidae). *Graellsia*, **57** : 3–8.
- Tinaut A., Espadaler X., Jimenez J.J., 1992. *Camponotus universitatis* Forel 1891 in the Iberian Peninsula. Description of the male and female (Hymenoptera, Formicidae). *Nouv. Rev. Entomol.*, **9** : 233–238.
- Tinaut A., Heinze J., 1992. Wing reduction in ant queens from arid habitats. *Naturwissenschaften*, **79** : 84–85.
- Tinaut A., Ruano F., 1999. Parasitismo social. *Bol. S.E.A.*, **26** : 727–740.
- Tobin J.E., 1994. Ants as primary consumers : diet and abundance in the Formicidae. In *Nourishment and Evolution in Insect Societies*. (J.H. Hunt & C.A. Nalepa, Eds.), Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 279–308.
- Tofilski A., 2001. Influence of age polyethism on longevity of workers in social insects. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **51** : 234–237.
- Tofts C., 1993. Algorithms for task allocation in ants (a study of temporal polyethism : theory). *Bull. Math. Biol.*, **55** : 891–918.
- Tofts C., Franks N.R., 1992. Doing the right thing : ants, honeybees and naked mole-rats. *Trends Ecol. Evol.*, **7** : 346–349.
- Togerson R.L., Akre R.D., 1970. The persistence of army ant chemical traits and their significance in the Ecitonine-Ecitophile association (Formicidae : Ecitonini). *Melandria*, **5** : 1–28.
- Tomalski M.D., Blum M.S., Jones T.H., Fales H.M., Howard D.F., Passera L., 1987. Chemistry and functions of exocrine secretions of the ants *Tapinoma melanocephalum* and *Tapinoma erraticum*. *J. Chem. Ecol.*, **13** : 253–263.
- Topoff H., 1990. The evolution of slave-making behavior in the parasite ant genus *Polyergus*. *Ethol. Ecol. Evol.*, **2** : 284–287.
- Topoff H., Bodoni D., Sherman P., Goodloe L., 1987. The role of scouting in slave raids by *Polyergus breviceps* (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche*, **94** : 261–270.
- Topoff H., Cover S., Greenberg L., Goodloe L., Sherman P., 1988. Colony founding by queens of the obligatory slave-making ant *Polyergus breviceps* : the role of the Dufour's gland. *Ethology*, **78** : 209–218.
- Topoff H., Greenberg L., 1988. Mating behavior of the socially-parasitic ant *Polyergus breviceps* : the role of the mandibular glands. *Psyche*, **95** : 81–87.
- Torossian C., 1968. Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus* (L.) (Formicoidea, Dolichoderidae). 8. Mode de reproduction et cycle biologique des colonies. *Insectes Soc.*, **15** : 375–388.
- Torossian C., 1972. Etude biologique des fourmis forestières peuplant les galles de Cynipidae des chênes. 3. Rôle et importance numérique des femelles fondatrices. *Insectes Soc.*, **19** : 25–38.
- Torres J.A., Snelling R.R., Canals M., 2001. Seasonal and nocturnal periodicities in ant nuptial flights in the tropics (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology*, **37** : 601–626.
- Traniello J.F.A., 1977. Recruitment behavior, orientation and the organization of foraging in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* De Geer (Hym. Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **2** : 61–79.
- Traniello J.F.A., 1978. Caste in a primitive ant, absence of age polyethism in *Amblyopone*. *Science*, **202** : 770–772.
- Traniello J.F.A., 1982. Population structure and social organization in the primitive ant *Amblyopone pallipes* (Hym., Formicidae). *Psyche*, **89** : 65–79.
- Traniello J.F.A., 1989. Foraging strategies of ants. *Annu. Rev. Entomol.*, **34** : 191–210.
- Traniello J.F.A., Hölldobler B., 1984. Chemical communication during tandem-running in *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera : Formicidae). *J. Chem. Ecol.*, **10** : 783–794.
- Traniello J.F.A., Levings S.C., 1986. Intra- and intercolony patterns of nest dispersion in the ant *Lasius neoniger* : correlations with territoriality and foraging ecology. *Oecologia*, **69** : 413–419.
- Treseder K.K., Davidson D.W., Ehleringer J.R., 1995. Absorption of ant-provided carbon dioxide and nitrogen by a tropical epiphyte. *Nature*, **375** : 137–139.
- Trivers R.L., 1974. Parent-offspring conflict. *Amer. Zool.*, **14** : 249–264.
- Trivers R.L., 1985. *Social Evolution*. Benjamin Cummings Publishing Company, Inc. Menlo Park, CA.
- Trivers R.L., Hare H., 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science*, **191** : 249–263.
- Trontti K., Aron S., Sundström L., 2005. Inbreeding and kinship in the ant *Plagiolepis pygmaea*. *Mol. Ecol.*, **14** : 2007–2015.
- Trunzer B., Heinze J., Hölldobler B., 1998. Cooperative colony founding and experimental primary polygyny in the ponerine ant *Pachycondyla villosa*. *Insectes Soc.*, **45** : 267–276.
- Tschinkel W.R., 1987. Fire ant queen longevity and age : estimation by sperm depletion. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **80** : 263–266.
- Tschinkel W.R., 1988 a. Colony growth and the ontogeny of worker polymorphism in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **22** : 103–115.
- Tschinkel W.R., 1988 b. Social control of egg-laying rate in queens of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, **13** : 327–350.
- Tschinkel W.R., 1992. Brood raiding in the fire ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae) : laboratory and field observations. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **85** : 638–646.
- Tschinkel W.R., 1993 a. Sociometry and sociogenesis of colonies of the fire ant *Solenopsis invicta* during one annual cycle. *Ecol. Monographs*, **63** : 425–457.
- Tschinkel W.R., 1993 b. Resource allocation, brood production and cannibalism during colony founding in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **33** : 209–223.

- Tschinkel W.R., 1996. A newly-discovered mode of colony founding among fire ants. *Insectes Soc.*, **43** : 267–276.
- Tschinkel W.R., 1998 a. The reproductive biology of fire ant societies. *Bioscience*, **48** : 593–605.
- Tschinkel W.R., 1998 b. Sociometry and sociogenesis of colonies of the harvester ant, *Pogonomyrmex badius* : worker characteristics in relation to colony size and season. *Insectes Soc.*, **45** : 385–410.
- Tschinkel W.R., 1999. Sociometry and sociogenesis of colony-level attributes of the Florida harvester ant (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **92** : 80–89.
- Tschinkel W.R., 2003. Subterranean ant nests : trace fossils past and future? *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.*, **192** : 321–333.
- Tschinkel W.R., Howard D.F., 1983. Colony founding by pleometrosis in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **12** : 103–113.
- Tsuji K., 1988 a. Obligate parthenogenesis and reproductive division of labor in the Japanese queenless ant *Pristomyrmex pungens*. Comparison of intranidal and extranidal workers. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **23** : 247–255.
- Tsuji K., 1988 b. Nest relocation in the Japanese queenless ant *Pristomyrmex pungens* Mayr. (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **23** : 321–340.
- Tsuji K., 1990 a. Reproductive division of labour related to age in the Japanese queenless ant *Pristomyrmex pungens*. *Anim Behav.*, **39** : 843–849.
- Tsuji K., 1990 b. Nutrient storage in the major workers of *Pheidole ryukyuensis* (Hymenoptera, Formicidae). *Appl. Ent. Zool.*, **25** : 283–87.
- Tsuji K., 1994. Inter-colonial selection for the maintenance of cooperative breeding in the ant *Pristomyrmex pungens* : A laboratory experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **35** : 109–113.
- Tsuji K., Yamauchi K., 1995. Production of females by parthenogenesis in the ant, *Cerapachys biroi*. *Insectes Soc.*, **42** : 333–336.
- Tsutsui N.D., Case T.J., 2001. Population genetics and colony structure of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in its native and introduced ranges. *Evolution*, **55** : 976–985.
- Tsutsui N.D., Suarez A.V., 2003. The colony structure and population biology of invasive ants. *Conserv. Biol.*, **17** : 48–58.
- Tsutsui N.D., Suarez A.V., Grosberg R.K., 2003. Genetic diversity, asymmetrical aggression, and recognition in a widespread invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **100** : 1078–1083.
- Tsutsui N.D., Suarez A.V., Holway D.A., Case T.J., 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **97** : 5948–5953.
- Tsutsui N.D., Suarez A.V., Holway D.A., Case T.J., 2001. Relationships among native and introduced populations of the Argentine ant (*Linepithema humile*) and the source of introduced populations. *Mol. Ecol.*, **10** : 2151–2161.
- Tumlinson J.H., Moser J.C., Siverstein R.M., Brownlee R.G., Ruth J.M., 1972. A volatile trail pheromone of a leaf-cutting ant, *Atta texana*. *J. Insect Physiol.*, **18** : 809–814.
- Tumlinson J.H., Siverstein R.M., Moser J.C., Brownlee R.G., Ruth J.M., 1971. Identification of the trail pheromone of a leaf-cutting ant, *Atta texana*. *Nature*, **234** : 348–349.
- Ulloa-Chacon P., 1990. Biologie de la reproduction chez la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera : Formicidae). *Thèse*, Lausanne.
- Ulloa-Chacon P., Cherix D., 1989. Etude de quelques facteurs influençant la fécondité des reines de *Wasmannia auropunctata* R. (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **5** : 121–129.
- Ulloa-Chacon P., Cherix D., 1994. Perspectives on control of the little fire ant (*Wasmannia auropunctata*) on the Galapagos Islands (Ecuador). In *Exotic Ants : Biology Impact, and Control of Introduced Species* (D.F. Williams, Ed.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford, pp. 63–72.
- Van Vorhis Key S.E., Baker T.C., 1982 a. Specificity of laboratory trail following by the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr) to (Z)-9-hexadecenal, analogs, and gaster extract. *J. Chem. Ecol.*, **8** : 1057–1064.
- Van Vorhis Key S.E., Baker T.C., 1982 b. Trail following responses of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr) to a synthetic trail pheromone component and analogs. *J. Chem. Ecol.*, **8** : 3–14.
- Van Vorhis Key S.E., Baker T.C., 1986. Observations on the trail deposition and recruitment of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **79** : 283–288.
- Van Vorhis Key S.E., Gaston L.K., Baker T.C., 1981. Effects of gaster extract trail concentration on the trail following behaviour of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *J. Insect. Physiol.*, **27** : 363–370.
- Vander Meer R.K., Alonso L.E., 1998. Pheromone directed behavior in ants. In *Pheromone Communication in Social Insects : Ants, Wasps, Bees, and Termites* (R.K. Vander Meer, M.D. Breed, M.L. Winston & K.E. Espelie, Eds.), Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 159–192.
- Vander Meer R.K., Alvarez F., Lofgren C.S., 1988. Isolation of the trail recruitment pheromone of *Solenopsis invicta*. *J. Chem. Ecol.*, **14** : 825–838.
- Vander Meer R.K., Glancey B.M., Lofgren C.S., Glover A., Tumlinson J. H., Rocca J., 1980. The poison sac of the red imported fire ant queens : source of a pheromone attractant. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **73** : 609–612.
- Vander Meer R.K., Jouvenaz D.P., Wojcik D.P., 1989. Chemical mimicry in a parasitoid Hymenoptera Eucharitidae of fire ant (Hymenoptera, Formicidae). *J. Chem. Ecol.*, **15** : 2247–2262.
- Vander Meer R.K., Lofgren C.S., Alvarez F.M., 1990. The orientation inducer pheromone of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, **15** : 483–488.
- Vander Meer R.K., Morel L., 1988. Brood pheromone in ants. In *Advances in Myrmecology* (J.C. Trager Ed.), E.J. Brill, Leiden, pp. 491–513.
- Vander Meer R.K., Morel L., 1998. Nestmate recognition in ants. In *Pheromone Communication in Social Insects : Ants, Wasps, Bees, and Termites* (R.K. Vander Meer, M.D. Breed, M.L. Winston & K.E. Espelie, Eds.), Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 79–103.
- Vander Meer R.K., Williams D.F., Lofgren C.S., 1981. Hydrocarbon components of the trail pheromone of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Tetrahedron Lett.*, **22** : 1651–1654.
- Vander Meer R.K., Wojcik D.P., 1982. Chemical mimicry in the myrmecophilous beetle *Myrmecaphodius excavaticollis*. *Science*, **218** : 806–808.
- Vanderwoude C., Elson-Harris M., Hargreaves J.R., Harris E.J., Plowman K.P., 2004. An overview of the red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) eradication plan for Australia. *Rec. S. Austr. Mus.*, **7** : 11–16.
- Vargo E.L., 1988. Effect of pleometrosis and colony size on the production of sexuals in monogyne colonies of the fire ant *Solenopsis invicta*. In *Advances in Myrmecology* (J.C. Trager Ed.), E.J. Brill, Leiden, pp. 217–225.
- Vargo E.L., 1992. Mutual pheromonal inhibition among queens in polygyne colonies of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **31** : 205–210.

- Vargo E.L., 1998. Primer pheromones in ants. In *Pheromone Communication in Social Insects : Ants, Wasps, Bees, and Termites* (R.K. Vander Meer, M.D. Breed, M.L. Winston & K.E. Espelie, Eds.), Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 293–313.
- Vargo E.L., 1999. Reproductive development and ontogeny of queen pheromone production in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, **24** : 370–376.
- Vargo E.L., Fletcher D.J.C., 1986. Evidence of pheromonal queen control over the production of male and female sexuals in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *J. Comp. Physiol. A.*, **159** : 741–749.
- Vargo E.L., Fletcher D.J.C., 1987. Effect of queen number on the production of sexuals in natural populations of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, **12** : 109–116.
- Vargo E.L., Fletcher D.J.C., 1989. On the relationship between queen number and fecundity in polygyne colonies of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, **14** : 223–232.
- Vargo E.L., Hulsey C.D., 2000. Multiple glandular origins of queen pheromones in the fire ant *Solenopsis invicta*. *J. Insect Physiol.*, **46** : 1151–1159.
- Vargo E.L., Laurel M., 1994. Studies on the mode of action of a queen primer pheromone of the fire ant *Solenopsis invicta*. *J. Insect Physiol.*, **40** : 601–610.
- Vargo E.L., Passera L., 1991. Pheromonal and behavioral queen control over the production of gynes in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **28** : 161–169.
- Vargo E.L., Passera L., 1992. Gyne development in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* : role of overwintering and queen control. *Physiol. Entomol.*, **17** : 193–201.
- Vargo E.L., Porter S.D., 1989. Colony reproduction by budding in the polygyne form of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **82** : 307–313.
- Veal D.A., Trimble J.E., Beattie A.J., 1992. Antimicrobial properties of secretions from the metapleural glands of *Myrmecia gulosa* (the Australian bull ant). *J. Appl. Bacteriol.*, **72** : 188–194.
- Veena T., Ganeshiah K.N., 1991. Non-random pattern of foraging on honeydew of aphids on cashew inflorescences. *Anim. Behav.*, **41** : 7–15.
- Vega S.J., Rust M.K., 2001. The Argentine ant. A significant invasive species in agricultural, urban and natural environments. *Sociobiology*, **37** : 3–25.
- Verhaeghe J.C., 1982. Food recruitment in *Tetramorium impurum* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **29** : 67–85.
- Verhaeghe J.C., Champagne Ph., Pasteels J.M., 1980. Le recrutement alimentaire chez *Tapinoma erraticum* (Hym. For.). *Biol. Ecol. Méditer.*, **7** : 167–168.
- Verron H., 1974. Note sur l'activité locomotrice des ouvrières de *Lasius niger* (Hyménoptères Formicidae). *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D*, **278** : 2361–2363.
- Villesen P., Boomsma J.J., 2003. Patterns of male parentage in the fungus-growing ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **53** : 246–253.
- Vinson S.B., 1994. Impact of the invasion of *Solenopsis invicta* (Buren) on native food webs. In *Exotic Ants : Biology Impact, and Control of Introduced Species* (D.F. Williams, Ed.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford, pp. 240–258.
- Vinson S.B., Greenberg L., 1985. The biology, physiology and ecology of imported fire ants. In *Exotic Ants : Biology Impact, and Control of Introduced Species* (D.F. Williams, Ed.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford, pp. 193–206.
- Vinson S.B., Rao A., 2004. Inability of incipient *Solenopsis invicta* (Hymenoptera : Formicidae) colonies to establish in a plot with a high density of *Solenopsis (Diplorhoptrum)* colonies. *Environ. Entomol.*, **33** : 1626–1631.
- Vinson S.B., Scarborough T.A., 1991. Interactions between *Solenopsis invicta* (Hymenoptera Formicidae), *Rhopalosiphum maidis* (Homoptera Aphididae) and the parasitoid *Lysiphlebus testaceipes* Cresson (Hymenoptera, Aphidiidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **84** : 158–164.
- Visicchio R., Castracani C., Mori A., Grasso D.A., Le Moli F., 2003. How raiders of the slave-making ant *Polyergus rufescens* (Hymenoptera Formicidae) evaluate a target host nest. *Ethol. Ecol. Evol.*, **15** : 369–378.
- Visicchio R., Mori A., Grasso D.A., Castracani C., Le Moli F., 2001. Glandular sources of recruitment, trail, and propaganda semiochemicals in the slave-making ant *Polyergus rufescens*. *Ethol. Ecol. Evol.*, **13** : 361–372.
- Visicchio R., Sledge M.F., Mori A., Grasso D.A., Le Moli F., Turillazzi S., Moneti G., Spencer S., Jones G.R., 2000. Dufour's gland contents of queens of the slave-making ant *Polyergus rufescens* and its host species *Formica cunicularia*. *Ethol. Ecol. Evol.*, **12** : 67–73.
- Visscher P.K., 1998. A quantitative study of worker reproduction in honey bee colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **25** : 247–254.
- Visscher P.K., 2003. Animal behaviour. How self-organization evolves. *Nature*, **421** : 799–800.
- Visscher P.K., Camazine S., 1999. The mystery of swarming honeybees : from individual behaviors to collective decisions. In *Information Processing in Social Insects* (C. Detrain, J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 355–378.
- Vita J. de, 1979. Mechanisms of interference and foraging among colonies of the harvester ant, *Pogonomyrmex californicus* in the Mojave Desert. *Ecology*, **60** : 729–737.
- Vökl W., 1997. Interactions between ants and aphid parasitoids : patterns and consequences for resource utilization. In *Vertical Food Web Interactions : Evolutionary Patterns and Driving Forces*. *Ecol. Studies* **130** (K. Dettner, K. Bauer & W. Vökl, Eds.), pp. 225–240.
- Volny V.P., Gordon D.M., 2002. Genetic basis for queen-worker dimorphism in a social insect. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99** : 6108–6111.
- Voss S.H., McDonald J.F., Keith C.H., 1988. Production and abortive development of fire ant trophic eggs. In *Advances in Myrmecology* (J.C. Trager Ed.), E.J. Brill, Leiden, pp. 517–534.
- Vries P.J. de, 1990. Enhancement of symbioses between butterfly caterpillars and ants by vibrational communication. *Science*, **248** : 1104–1106.
- Wade M.J., 1978. A critical review of the models of group selection. *Quart. Rev. Biol.*, **53** : 101–114.
- Wagner D., Brown M.J.F., Broun P., Cuevas W., Moses L.E., Chao D.L., Gordon D.M., 1998. Task-related differences in the cuticular hydrocarbon composition of harvester ants, *Pogonomyrmex barbatus*. *J. Chem. Ecol.*, **24** : 2021–2037.
- Walín L., Seppä P., 2001. Resource allocation in the red ant *Myrmica ruginodis*. An interplay of genetics and ecology. *J. Evol. Biol.*, **14** : 694–707.
- Walín L., Seppä P., Sundström L., 2001. Reproductive allocation within a polygyne, polydomous colony of the ant *Myrmica rubra*. *Ecol. Entomol.*, **26** : 537–546.
- Walín L., Sundström L., Seppä P., Rosengren R., 1998. Worker reproduction in ants – a genetic analysis. *Heredity*, **81** : 604–612.
- Waloff N., 1957. The effect of the number of queens of the ant *Lasius flavus* (Fab.) (Hym. Formicidae) on their survival and on the rate of development of the first brood. *Insectes Soc.*, **4** : 391–408.
- Walter F., Fletcher D.J.C., Chautems D., Cherix D., Keller L., Francke W., Fortelius W., Rosengren R., Vargo E.L., 1993. Iden-

- tification of the sex pheromone of an ant, *Formica lugubris* (Hymenoptera, Formicidae). *Naturwissenschaften*, **80** : 30–34.
- Walters A.C., Mackay D.A., 2003. An experimental study of the relative humidity preference and survival of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera, Formicidae) : comparisons with a native *Iridomyrmex* species in South Australia. *Insectes Soc.*, **50** : 355–360.
- Wang Y., Mueller U.G., Clardy J., 1999. Antifungal diketopiperazines from symbiotic fungus of fungus-growing ant. *J. Chem. Ecol.*, **25** : 935–941.
- Warburg I., 1996. Directional fidelity and patch fidelity during individual foraging in ants of the species *Messor arenarius*. *Isr. J. Zool.*, **42** : 251–260.
- Warburg I., 2000. Preference of seeds and seed particles by *Messor arenarius* (Hymenoptera : Formicidae) during food choice experiments. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **93** : 1095–1099.
- Ward P.S., 1987. Distribution of the introduced Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of the lower Sacramento valley and its effects on the indigenous ant fauna. *Hilgardia*, **55** : 1–16.
- Ward P.S., 1989. Genetic and social changes associated with ant speciation. In *The Genetics of Social Evolution* (M.D. Breed & R.E. Page Jr. Eds.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford, pp. 123–148.
- Ward P.S., 1996. A new workerless social parasite in the ant genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera : Formicidae), with a discussion of the origin of social parasitism in ants. *Syst. Entomol.*, **21** : 253–263.
- Ward P.S., Brady S.G., 2003. Phylogeny and biogeography of the ant subfamily Myrmecinae (Hymenoptera : Formicidae). *Invert. System.*, **17** : 361–386.
- Wasmann E., 1891. *Die Zusammengesetzten Nester und Gemischten Kolonien der Ameisen*. Aschendorffschen Buchdruckerei, Münster.
- Wasmann E., 1894. *Kritisches Verzeichnis der Myrmekophilen und Termitophilen Arthropoden : Mit Angabe der Lebensweise und mit Beschreibung neuer Arten*. Felix Dames, Berlin.
- Wasmann E., 1899. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. *Zool. Stuttgart*, **11** : 1–133.
- Wasmann E., 1909. *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen*. E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Wasmann E., 1915. Beiträge zur Biologie von *Lomechusa* und *Atemeles*, mit kritischen Bemerkungen über das echte Gastverhältnis. *Z. Wissens. Zool.*, **114** : 233–402.
- Wasmann E., 1925. Die Ameisenmimikry. *Abh. Theor. Biol.*, **19** : 1–168.
- Waterman T.H., 1989. *Animal Navigation*. Scientific American Library, New York.
- Watkins J.F., Cole T.W., 1966. The attraction of army ant workers to secretions of their queens. *Tex. J. Sciences*, **18** : 254–265.
- Watkins J.F., Gehlbach F.R., Baldrige R.S., 1967. Ability of the blind snake *Leptotyphlops dulcis*, to follow pheromone trails of army ant, *Neivamyrmex nigricens* and *N. opacithorax*. *Southwest. Nat.*, **12** : 455–462.
- Way M.J., 1963. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, **8** : 307–344.
- Way M.J., Khoo K.C., 1992. Role of ants in pest management. *Annu. Rev. Entomol.*, **37** : 479–503.
- Way M.J., Paiva M.R., Cammell M.E., 1999. Natural biological control of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Den & Schiff) by the Argentine ant *Linepithema humile* (Mayr) in Portugal. *Agric. Forest. Entomol.*, **1** : 27–31.
- Wcislo W.T., Danforth B.N., 1997. Secondly solitary : the evolutionary loss of social behavior. *Trends Ecol. Evol.*, **12** : 468–474.
- Webb J.K., Shine R., 1992. To find an ant : trail-following in Australian blindsnakes (Typhlopidae). *Anim. Behav.*, **43** : 941–948.
- Weber N.A., 1955. Pure cultures of fungi produced by ants. *Science*, **121** : 109.
- Weber N.A., 1957. Fungus-growing ants and their fungi : *Cyphomyrmex costatus*. *Ecology*, **38** : 480–494.
- Weber N.A., 1966. Fungus-growing ants. *Science*, **3736** : 587–604.
- Weber N.A., 1972. Gardening ants : the Attines. *Mem. Am. Philos. Soc.*, **92** : 1–146.
- Weber N.A., 1979. Fungus-culturing by ants. In *Insect-Fungus Symbiosis. Nutrition, Mutualism and Commensalism*. (L.R. Batra Ed.), J. Wiley & Sons Ltd. Chichester Sussex, pp. 77–116.
- Weber N.A., 1982. Fungus ants. In *Social Insects*. (H.R. Hermann Ed.), Academic Press, New-York, vol. **IV** : 255–363.
- Wehner R., 1976. Polarized-light navigation by insects. *Sci. Am.*, **235** : 106–114.
- Wehner R., 1992. Arthropods. In *Animal Homing* (F. Papi Ed.), Chapman & Hall, London, pp. 45–144.
- Wehner R., 1997. The ant's celestial compass system : spectral and polarization channels. In *Orientation and Communication in Arthropods* (M. Leher Ed.), Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 145–185.
- Wehner R., 2003. Desert ant navigation : how miniature brains solve complex tasks. *J. Comp. Physiol. A*, **189** : 579–588.
- Wehner R., Duelli P., 1971. The spatial orientation of desert ants *Cataglyphis bicolor* before sunrise and after sunset (Hym. Formicidae). *Experientia*, **27** : 1364–1366.
- Wehner R., Harkness R., Schmid-Hempel P., 1983. *Foraging Strategies in Individually Searching Ants : Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera : Formicidae). G. Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- Wehner R., Lanfranconi B., 1981. What do the ants know about the rotation of the sky? *Nature*, **293** : 731–733.
- Wehner R., Marsh A.C., Wehner S., 1992. Desert ants on a thermal tightrope. *Nature*, **357** : 586–587.
- Wehner R., Meier C., Zollikofer C., 2004. The ontogeny of foraging behaviour in desert ants, *Cataglyphis bicolor*. *Ecol. Entomol.*, **29** : 240–250.
- Wehner R., Michel B., Antonsen, P., 1996. Visual navigation in insects : Coupling of egocentric and geocentric information. *J. Exp. Biol.*, **199** : 129–140.
- Wehner R., Rossel S., 1985. The bee's celestial compass. A case study in behavioral neurobiology. *Fortschr. Zool.*, **31** : 11–53.
- Wehner R., Strasser S., 1985. The POL area of the honey bee's eye : behavioural evidence. *Physiol. Entomol.*, **10** : 337–349.
- Wehner R., Wehner S., 1990. Insect navigation : use of maps or Ariadne's thread? *Ethol. Ecol. Evol.*, **2** : 27–48.
- Weissflog, A., Maschwitz, U., Disney R.H.L., Rosciszewski K., 1995. A fly's ultimate con. *Nature*, **378** : 137.
- Wellenstein G., 1952. Zur Ernährungsbiologie der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). *Z. Pflanzenkr.*, **59** : 430–451.
- Wellenstein G., 1954. Die insektenjagel der Roten Waldameise. *Z. Angew. Entomol.*, **36** : 185–217.
- Wenseleers T., Billen J., Hefetz A., 2002. Territorial marking in the desert ant *Cataglyphis niger* : Does it pay to play bourgeois? *J. Insect Behav.*, **15** : 85–93.
- Wenseleers T., Hart A.G., Ratnieks F.L.W., 2004. When resistance is useless : Policing and the evolution of reproductive acquiescence in insect societies. *Am. Nat.*, **164** : E154–E167.

- Wenseleers T., Ito F., Borm S. van, Huybrechts R., Volckaert F. Billen J., 1998. Widespread occurrence of the micro-organism *Wolbachia* in ants. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **265** : 1447–1452.
- Wenseleers T., Sundström L., Billen J., 2002. Deleterious *Wolbachia* in the ant *Formica truncorum*. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **269** : 623–629.
- Werren J.H., 1997. Biology of *Wolbachia*. *Annu. Rev. Entomol.*, **42** : 587–609.
- Wesson L.G., 1939. Contribution to the natural history of *Harpagoxenus americanus* (Hymenoptera, Formicidae). *Trans. Am. Ent. Soc.*, **65** : 97–121.
- West-Eberhard M.J., 1981. Intragroup selection and the evolution of insects societies. In *Natural Selection and Social Behaviour : Research and New Theory* (R.D. Alexander & D.W. Twinkle Eds.), Chiron Press, New York, pp. 3–17.
- West-Eberhard M.J., 1986. Alternative adaptations, speciation and phylogeny. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **83** : 1388–1392.
- West-Eberhard M.J., 1987. The epigenetical origins of insect sociality. In *Chemistry and Biology of Social Insects*. (J. Eder & H. Rembold, Eds.), Verlag J. Peperny, Munich, pp. 369–372.
- West-Eberhard M.J., 1987. Flexible strategy and social evolution. In *Animal Societies : Theories and Facts* (Y. Itô, J.L. Brown & J. Kikkawa, Eds.), Japan. Scientific Societies Press, Tokyo, pp. 35–51.
- West-Eberhard M.J., 1990. Parallel size-related alternatives in males and females and the question of sympatric speciation in Hymenopteran social parasites. In *Social Insects and the Environment* (G.K. Veeresh, B. Mallik & C.A. Viraktamath, Eds.), Oxford & IBH Publishing Co., New Delhi, pp. 162–163.
- Westendorp R.G.J., Kirkwood T.B.L., 1998. Human longevity at the cost of reproductive success. *Nature*, **396** : 743–746.
- Wetterer J.K., 1991. Allometry and the geometry of leaf-cutting in *Atta cephalotes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **29** : 347–351.
- Wetterer J.K., Porter S.D., 2003. The little fire ant, *Wasmannia auropunctata* : Distribution, impact, and control. *Sociobiology*, **42** : 1–41.
- Wheeler D.E., 1986. Developmental and physiological determination of caste in social Hymenoptera : evolutionary implications. *Am. Nat.*, **128** : 13–34.
- Wheeler D.E., 1994. Nourishment in ants : patterns in individuals and societies. In *Nourishment and Evolution in Insect Societies*. (J.H. Hunt & C.A. Nalepa, Eds.), Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 245–278.
- Wheeler D.E., Martinez T., 1995. Storage proteins in ants (Hymenoptera : Formicidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, **112 B** : 15–19.
- Wheeler D.E., Nijhout H.F., 1984. Soldier determination in *Pheidole bicarinata* : Inhibition by adult soldiers. *J. Insect Physiol.*, **30** : 127–135.
- Wheeler G.C., Wheeler J., 1983. The superstructures of ant nests (Hymenoptera : Formicidae). *Trans. Amer. Entomol. Soc.*, **109** : 159–177.
- Wheeler G.C., Wheeler J., 1986. Ten-year supplement to ant larvae : review and synthesis. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, **88** : 684–702.
- Wheeler G.C., Wheeler J., 1988. An additional use for ant larvae (Hymenoptera). *Entomol. News*, **99** : 23–24.
- Wheeler W.M., 1910. *Ants : Their Structure, Development and Behavior*. Columbia University Press, New York.
- Wheeler W.M., 1910. Two new myrmecophilous mites of the genus *Antennophorus*. *Psyche*, **17** : 1–6.
- Wheeler W.M., 1911. The ant colony as an organism. *J. Morphol.*, **22** : 307–325.
- Wheeler W.M., 1926. *Les Sociétés d'Insectes. Leur Origine, leur Évolution*. Gaston Douin, Paris.
- Wheeler W.M., 1933. *Colony-Founding among Ants, with an Account of some Primitive Australian Species*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Wiernasz D.C., Cole B.J., 1995. Spatial distribution of *Pogonomyrmex occidentalis* : Recruitment, mortality and overdispersion. *J. Anim. Ecol.*, **64** : 519–527.
- Wiernasz D.C., Cole B.J., 2003. Queen size mediates queen survival and colony fitness in harvester ants. *Evolution*, **57** : 2179–2183.
- Wiernasz D.C., Perroni C.L., Cole B.J., 2004. Polyandry and fitness in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Mol. Ecol.*, **13** : 1601–1606.
- Wiernasz D.C., Sater A.K., Abell A.J., Cole B.J., 2001. Male size, sperm transfer, and colony fitness in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Evolution*, **55** : 324–329.
- Wiernasz D.C., Yencharis J., Cole B.J., 1995. Size and mating success in males of the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera : Formicidae). *J. Insect Behav.*, **8** : 523–531.
- Willer D.E., Fletcher D.J.C., 1986. Differences in inhibitory capability among queens of the ant *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, **11** : 475–482.
- Williams C.B., 1964. *Patterns in the Balance of Nature and Related Problems in Quantitative Biology*. Academic Press, London.
- Williams D.F., 1990. Oviposition and growth of the fire ant *Solenopsis invicta*. In *Applied Myrmecology : A World Perspective* (R.K. Vander Meer, K. Jaffe & A. Cedeno Eds.), Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford.
- Williams G.C., 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Williams R.N., Panaia D., Gallo D., Whitcomb W.H., 1974. Fire ants attacked by phorid flies. *Fla. Entomol.*, **56** : 259–262.
- Willmer P.G., Stone G.N., 1997. How aggressive ant-guards assist seed-set in *Acacia* flowers. *Nature*, **388** : 165–167.
- Willott S.J., Compton S.G., Incoll L.D., 2000. Foraging, food selection and worker size in the seed harvesting ant *Messor bouvieri*. *Oecologia*, **125** : 35–44.
- Wilson D.S., 1975. A general theory of group selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **72** : 143–146.
- Wilson D.S., 1980. *The Natural Selection of Populations and Communities*. Benjamin Cummings Publishing Company Inc. Menlo Park, CA.
- Wilson D.S., 1990. Weak altruism, strong group selection. *Oikos*, **59** : 135–140.
- Wilson D.S., Sober E., 1989. Reviving the superorganism. *J. Theor. Biol.*, **136** : 337–356.
- Wilson E.O., 1953. The origine and evolution of polymorphism in ants. *Quart. Rev. Biol.*, **28** : 136–156.
- Wilson E.O., 1958. The beginning of nomadic and group-predatory behavior in the ponerine ants. *Evolution*, **12** : 24–31.
- Wilson E.O., 1958. A chemical releaser of alarm and digging behaviour in the ant *Pogonomyrmex badius* (Latreille). *Psyche*, **65** : 41–51.
- Wilson E.O., 1959. Communication by tandem running in the ant genus *Cardiocondyla*. *Psyche*, **66** : 29–34.
- Wilson E.O., 1962. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith), 1 : The organization of mass foraging; 2 : An information analysis of the odour trail; 3 : The experimental induction of social responses. *Anim. Behav.*, **10** : 134–147, 148–158, 159–164.
- Wilson E.O., 1965. Trail sharing in ants. *Psyche*, **72** : 2–7.

- Wilson E.O., 1971 *a*. *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Wilson E.O., 1971 *b*. Competitive and aggressive behavior. In *Man & Beast : Comparative Social Behavior*. (J.F. Eisenberg & W. Dillon Eds.), Smithsonian Institution Press.
- Wilson E.O., 1975 *a*. *Leptothorax duloticus* and the beginnings of slavery in ants. *Evolution*, **29** : 108–119.
- Wilson E.O., 1975 *b*. Slavery in ants. *Sci. Am.*, **232** : 32–36.
- Wilson E.O., 1975 *c*. *Sociobiology. The New Synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Wilson E.O., 1976 *a*. The organization of colony defense in the ant *Pheidole dentata* Mayr. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **1** : 63–81.
- Wilson E.O., 1976 *b*. A social ethogram of the neotropical arboreal ant *Zacryptocerus varians* (Fr. Smith). *Anim. Behav.*, **24** : 354–363.
- Wilson E.O., 1980. Caste and division of labor in leaf-cutting ants (Hymenoptera : Formicidae : *Atta*). I. The overall pattern in *A. sexdens*. I. The ergonomic optimization of leaf cutting. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **7** : 143–156, 157–165.
- Wilson E.O., 1981. Communal silk-spinning by larvae of *Dendromyrmex* tree-ants (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **28** : 182–190.
- Wilson E.O., 1983 *a*. Caste and division of labor in leaf-cutting ants (Hymenoptera : Formicidae : *Atta*). 4. Colony ontogeny of *A. cephalotes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **14** : 55–60.
- Wilson E.O., 1983 *b*. Caste and division of labor in leaf-cutting ants (Hymenoptera : Formicidae : *Atta*). 3. Ergonomic resiliency in foraging by *Atta cephalotes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **7** : 143–156.
- Wilson E.O., 1984 *a*. The relation between caste ratios and division of labor in the genus *Pheidole* (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **16** : 89–98.
- Wilson E.O., 1984 *b*. Tropical social parasites in the ant genus *Pheidole*, with an analysis of the anatomical parasitic syndrome (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.*, **31** : 316–334.
- Wilson E.O., 1985 *a*. The principles of caste evolution. *Fortschr. Zool.*, **31** : 307–324.
- Wilson E.O., 1985 *b*. The sociogenesis of insect colonies. *Science*, **228** : 1489–1495.
- Wilson E.O., 1988. The current state of biological diversity. In *Biodiversity* (E.O. Wilson Ed.), National Academy Press, Washington, pp. 3–18.
- Wilson E.O., 1990. *Success and Dominance in Ecosystems : The Case of the Social Insects*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany.
- Wilson E.O., 1992. Social insects as dominant organisms. In *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen Ed.), Leuven University Press, Leuven, Belgium, pp. 1–7.
- Wilson E.O., 2005. Early plagues in New World. *Nature*, **433** : 32.
- Wilson E.O., Bossert W.H., 1963. The analysis of olfactory communication among animals. *J. Theor. Biol.*, **5** : 443–469.
- Wilson E.O., Brown W.L., 1956. New parasite ant of the genus *Kyidris*, with notes on ecology and behaviour. *Insectes Soc.*, **3** : 439–454.
- Wilson E.O., Brown W.L., 1958. Recent changes in the introduced populations of the fire ant (*Solenopsis saevissima*) (Fr. Smith). *Evolution*, **12** : 211–218.
- Wilson E.O., Carpenter F.M., Brown Jr. W.L., 1967 *a*. The first Mesozoic ants. *Science*, **157** : 1038–1040.
- Wilson E.O., Carpenter F.M., Brown Jr. W.L., 1967 *b*. The first Mesozoic ants with the description of a new subfamily. *Psyche*, **74** : 1–19.
- Wilson E.O., Durlach N.I., Roth L.M., 1958. Chemical releasers of necrophoric behaviour in ants. *Psyche*, **65** : 108–114.
- Wilson E.O., Eisner T., 1957. Quantitative studies of liquid food transmission in ants. *Insectes Soc.*, **4** : 157–166.
- Wilson E.O., Fagen R.M., 1974. On the estimation of total behavioral repertoires in ants. *N.Y. Entomol. Soc.*, **LXXXII** : 105–112.
- Wilson E.O., Hölldobler B., 1980. Sex differences in cooperative silk-spinning by weaver ant larvae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **77** : 2343–2347.
- Wilson E.O., Hölldobler B., 1985. Caste-specific techniques of defense in the polymorphic ant *Pheidole embolopyx* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.*, **32** : 3–22.
- Wilson E.O., Hölldobler B., 2005. The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **102** : 7411–7414.
- Wilson E.O., Pavan M., 1959. Glandular sources and specificity of some chemical releasers of social behavior in Dolichoderine ants. *Psyche*, **66** : 70–76.
- Wilson E.O., Regnier F.E., 1971. The evolution of the alarm-defense system in the formicine ants. *Am. Nat.*, **105** : 279–289.
- Wilson E.O., Taylor R.W., 1967. The ants of Polynesia (Hymenoptera : Formicidae). *Pacific Ins. Mon.*, **14** : 1–109.
- Winston M.L., 1993. *La Biologie de l'Abeille*. Frison-Roche et Nauwelaerts, Paris.
- Winter U., 1979 *a*. Untersuchungen zum Raubzugverhalten der dulotischen Ameise, *Harpagoxenus sublaevis* Nyl. *Insectes Soc.*, **26** : 123–135.
- Winter U., 1979 *b*. *Epimyrma goesswaldi* Menozzi, eine sklavenhaltende Ameise. *Naturwissenschaften*, **66** : 581.
- Winter U., Buschinger A., 1983. The reproductive biology of a slavemaker ant, *Epimyrma ravouxi* and a degenerate slavemaker, *E. krausse* (Hymenoptera : Formicidae). *Entomol. Gener.*, **9** : 1–15.
- Witte V., Hanel H., Weissflog A., Rosli H., Maschwitz U., 1999. Social integration of the myrmecophilic spider *Gamasomorpha maschwitzi* (Araneae : Oonopidae) in colonies of the South East Asian army ant, *Leptogenys distinguenda* (Formicidae : Ponerinae). *Sociobiology*, **34** : 145–159.
- Witte V., Janssen R., Eppenstein A., Maschwitz U., 2002. *Allopeas myrmecophilos* (Gastropoda, Pulmonata), the first myrmecophilous mollusc living in colonies of the ponerine army ant *Leptogenys distinguenda* (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.*, **49** : 301–305.
- Wohlgemuth S., Ronacher B., Wehner R., 2001. Ant odometry in the third dimension. *Nature*, **411** : 795–798.
- Wohlgemuth S., Ronacher B., Wehner R., 2002. Distance estimation in the third dimension in desert ants. *Comp. Physiol. A*, **188** : 273–281.
- Wolf H., Wehner R., 2000. Pinpointing food sources : Olfactory and anemotactic orientation in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *J. Exp. Biol.*, **203** : 857–868.
- Wolschin F., Hölldobler B., Gross R., Zientz E., 2004. Replication of the endosymbiotic bacterium *Blochmannia floridanus* is correlated with the developmental and reproductive stages of its ant host. *Appl. Environ. Microbiol.*, **70** : 4096–4102.
- Woyciechowski M., Lomnicki A., 1987. Multiple matings of the queens and the sterility of workers among eusocial Hymenoptera. *J. Theor. Biol.*, **128** : 317–327.
- Woyke J., 1963. What happens to the diploid drone larvae in a honeybee colony. *J. Apic. Res.*, **19** : 89–95.
- Wuellner C.T., 2000. Male aggregation by *Solenopsis richteri* Forel (Hymenoptera : Formicidae) and associated mating behavior in Argentina. *J. Insect Behav.*, **13** : 751–756.
- Wynne-Edwards V.C., 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Oliver & Boyd, Edimbourg.

- Wynne-Edwards V.C., 1986. *Evolution Through Group Selection*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Yamaguchi T., 1992. Interspecific interference for nest sites between *Leptothorax congruus* and *Monomorium intrudens*. *Insectes Soc.*, **39** : 117–127.
- Yamaguchi T., 1995. Intraspecific competition through food robbing in the harvester ant, *Messor aciculatus* (Fr Smith), and its consequences on colony survival. *Insectes Soc.*, **42** : 89–101.
- Yamaguchi Y., 1985. Sex ratios of an aphid subject to local mate competition with variable environmental condition. *Nature*, **318** : 460–462.
- Yamaoka R., 1990. Chemical approach to understand interaction among organisms. *Physiol. Ecol. Japn.*, **27** : 31–52.
- Yamauchi K., Furukawa T., Kinomura K., Takamine H., Tsuji K., 1991. Secondary polygyny by inbred wingless sexuals in the Dolichoderine ant *Technomyrmex albipes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **29** : 313–319.
- Yamauchi K., Kawase N., 1992. Pheromonal manipulation of workers by a fighting male to kill his rival males in the ant *Cardiocondyla wroughtonii*. *Naturwissenschaften*, **79** : 274–276.
- Yamauchi K., Oguchi S., Nakamura Y., Suetake H., Kawada N., Kinomura K., 2001. Mating behavior of dimorphic reproductives of the ponerine ant, *Hypoponera nubatama*. *Insectes Soc.*, **48** : 83–87.
- Yanega D., 1997. Demography and sociality in halictine bees (Hymenoptera : Halictidae). In *Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids* (J.C. Choe & B.J. Crespi Eds.), Cambridge University Press, pp. 293–315.
- Yang A.S., Martin C.H., Nijhout H.F., 2004. Geographic variation of caste structure among ant populations. *Curr. Biol.*, **14** : 514–519.
- Yanoviak S.P., Dudley R., Kaspari M., 2005. Directed aerial descent in canopy ants. *Nature*, **433** : 624–626.
- Yao I., Shibao H., Akimoto S., 2000. Costs and benefits of ant attendance to the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. *Oikos*, **89** : 3–10.
- Yu D.W., Pierce N.E., 1998. A castration parasite of an ant–plant mutualism. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **265** : 375–382.
- Zimmerli E.J., Mori A., 1993. The role of an attractive brood pheromone in the obligatory, slavemaking ant, *Polyergus breviceps* (Hymenoptera : Formicidae). *J. Insect Behav.*, **6** : 761–770.