

DISPARITION D'UN BIOTOPE A *MESSOR CAPITATUS* LATR.
(HYMÉNOPTÈRE FORMICIDÉS)
CONSÉCUTIVE A L'ÉVOLUTION NATURELLE D'UN CAUSSE
EN PÉRIGORD NOIR

par Bernadette DARCHEN

Station Biologique des Eyzies, Les Eyzies, Dordogne, (France)

RÉSUMÉ

Dans ce travail, nous décrivons la disparition progressive et naturelle d'une espèce de Fourmi granivore, *Messor capitatus* Latr., consécutivement à la modification d'un causse à *Festuca* en Périgord Noir. La mise en parallèle de photos, prises au début de ce siècle et de photos actuelles, des mêmes lieux, montre très clairement à quel point le paysage s'est reboisé après l'abandon de l'élevage des ovins. Les fourmis qui prospéraient dans

le causse régressent lors de l'envahissement arbustif. En l'espace de 15 ans, on a pu voir comment se fait cette élimination. Il apparaît, d'après nos observations, que les *Messor* ne peuvent fonder de nouvelles colonies, car les ressources alimentaires, vraisemblablement déficitaires, ne leur permettent pas d'élever suffisamment de sexués. La disparition de l'espèce est due au non renouvellement des colonies finissantes.

SUMMARY

The regression of the harvesting ant Messor capitatus Latr. (Hymen. Apidae) consecutive to the natural evolution of the kartz plateau of the Périgord Noir (S. W. FRANCE)

On the kartz plateau or « Causes » of the Périgord Noir (S. W. France), the harvesting ant Messor capitatus Latr. is becoming progressively rarer, and is in the process of disappearing. Comparison of pictures of particular biotopes taken at the beginning of the century and

recently shows that there areas are in the process of natural reforestation. This is due to the great reduction in the numbers of grazing sheep. With progressive invasion of shrubs, once-flourishing ant colonies regress. The gradual elimination of the colonies is based upon observations carried out during a period of 15 years. Its direct cause is increasing food scarcity for the ants which are therefore unable to produce enough queens to found new colonies.

Il y a plusieurs années de cela, nous avons étudié l'écologie et la biologie de deux espèces de fourmis terricoles, granivores, vivant dans le Sud-Ouest de la France. Ces fourmis appartiennent toutes deux au genre *Messor*. Ce sont par excellence des fourmis

méditerranéennes, la plupart des espèces de ce genre étant inféodées à l'Europe méridionale et à l'Afrique du Nord. D'une manière générale, ce sont des fourmis de pays relativement secs, voire arides.

Dans la région des Eyzies, en Dordogne, où la

plus grande partie des recherches ont été effectuées, les *Messor* ne vivent qu'en des biotopes bien déterminés, très aisés à reconnaître. Les terrains d'élection de cette fourmi sont des pelouses sèches, le plus souvent disposées en orientation sud, où la végétation est de type mésoxérophile et calcicole. *Messor capitatus* Latr., en particulier, prospère remarquablement bien dans l'association végétale à *Festuca duriuscula*, caractéristique de ces terrasses. Mais le *festucetum* ainsi défini est sujet à modifications et, suivant que le sol s'enrichit ou se dégrade, il évolue de manière significativement différente.

Généralement, dans le *festucetum*, la couche de terre végétale a une épaisseur de 10 à 20 cm. Si elle est moindre, ou même inexistante, la pierraille calcaire sous-jacente a tôt fait d'affleurer. Dans ce cas, les touffes de graminées ont du mal à subsister, elles laissent très souvent la place à la composée *Staelina dubia* qui présente alors une nette tendance à coloniser ce type de terrains.

Si, au contraire, l'évolution des pelouses conduit à un engraissement de la couche de terre végétale, le *festucetum* sera progressivement envahi et étouffé par une autre graminée *Brachypodium pinnatum*. L'avancée de cette plante se remarque très aisément, d'un simple coup d'œil. En effet, elle forme dans le *festucetum*, généralement vert-gris, des plages très nettes d'un vert beaucoup plus vif. Le développement du *brachypodietum* (association à *Brachypodium*) est la manifestation d'une reconquête végétale consécutive à un enrichissement des sols. A partir de cette étape, les plantes ligneuses croîtront de mieux en mieux pour aboutir, après un certain nombre d'années, à l'établissement de garrigues à chênes verts (*Quercetum ilicis*). Si *Messor capitatus* prospère dans le *festucetum*, en revanche, elle est rapidement éliminée des deux autres associations. Lorsque sur les pierrailles, la fétuque est à peine présente, le tapis végétal est, dans son ensemble, lâche, pauvre, il laisse à nu une grande partie du sol et, qui plus est, les quelques espèces porteuses de graines dans ce cas ne semblent pas intéresser cette fourmi qui montre une prédilection marquée envers les graminées. Lorsque *Messor capitatus* aura quitté ces

cailloutis, elle sera remplacée, éventuellement, par *Messor structor* plus tolérante.

Dans le 2^e cas, lorsque le *festucetum* disparaît au profit du *brachypodietum*, il est nécessaire d'observer avec soin les *Messor* pour comprendre les motifs de leur élimination. Quelle est, en effet, la cause d'un tel phénomène ? Deux raisons principales nous paraissent rendre compte de cette exclusion.

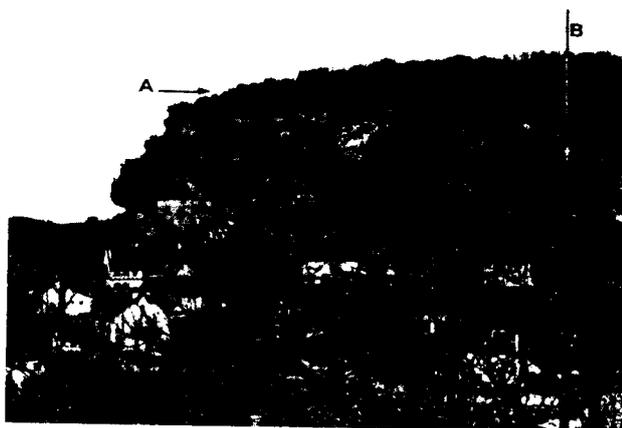
1) D'abord l'aspect physique de la plante envahissante. Dans la pelouse sèche où dominant les petites graminées (*Festuca* et *Koehleria*) favorables à *Messor capitatus*, le sol n'est jamais totalement recouvert par le tapis végétal. Entre les touffes d'herbe, la terre est souvent à nu et l'on peut constater que les processions de récolte des Fourmis serpentent de préférence au niveau des zones libres de végétation. En revanche, lorsque le *Brachypodium* est présent, le tapis herbeux devient à la fois haut et très touffu. Il n'est plus possible aux *Messor* de se déplacer librement dans le lacis inextricable engendré par cette plante.

2) Par ailleurs, ce *Brachypodium* fournit très peu d'épis, donc, pour ces insectes granivores, il est d'un fort mauvais rapport, comparé aux graminées du *festucetum*.

Ainsi, d'une part, le *brachypodietum* est impraticable aux *Messor*, d'autre part, il est très pauvre en ressources alimentaires, rien d'étonnant, par conséquent, que ces Fourmis ne puissent résister à son avancée. Et, une fois que les *Messor* auront été éliminées, elles ne pourront plus reconquérir le terrain perdu. Elles seront, par la suite, remplacées, par une grosse espèce sylvicole, *Camponotus aethiops*, qui occupera la niche devenue vacante.

MESSOR CAPITATUS DANS LA RÉGION DES EYZIES

En 1960, lorsque nous avons commencé à nous intéresser à l'espèce *Messor capitatus* dans la région des Eyzies, nous la trouvions en abondance sur les



PHOTOS 1 et 2. — 1) Le site des Eyzies vers 1915. 2) Le site des Eyzies en 1975. On peut voir par comparaison l'importance du reboisement. Les plateaux supérieurs (A) sont totalement recouverts par une garrigue à chênes verts. Les terrasses (B) encore occupées par le *festucetum* montrent que celui-ci n'existe plus qu'à l'état de relique. C'est sur ces terrasses que nous avons étudié *M. capitatus* Latr.

PHOTOS 3 et 4. — Le rocher de la Penne aux Eyzies, vers 1915 (photo 3) et en 1975 (photo 4). Là aussi on peut juger de l'évolution de la végétation.

pelouses en escarpements surplombant la vallée de la Vézère. Les plateaux supérieurs dominant ces pentes ensoleillées étaient, à cette époque, couronnés de chênes verts, et donc, impropres à cette espèce. Cette fourmi semblait avoir trouvé sur les terrasses en aplomb son biotope de prédilection, le grand nombre de ses colonies laissant croire à une belle prospérité.

Toutefois, notre attention a été attirée rapidement par deux faits : lors de la production annuelle des

sexués, à partir de juillet, la fouille des nids ne révélait que peu de reines ailées. D'autre part, l'inspection méthodique de tous les gîtes de fondation possibles, n'ont jamais permis de découvrir, au cours de 7 années consécutives, la moindre trace de jeune société ou de fondation. Très peu de sexués et pas de fondations nouvelles, ces informations étaient concordantes : elles nous donnèrent à penser que, malgré les apparences, *Messor capitatus* devait se trouver en déséquilibre écologique avec son milieu.

Récemment nous avons eu le privilège de consulter une vieille collection de photographies sur plaques de verre, ayant pour thème, la vallée des Eyzies (*). A notre grand étonnement, nous avons découvert que la région en question était, au début du siècle, beaucoup moins boisée que maintenant. A tel point, par exemple, que les garrigues à chêne vert des plateaux supérieurs, n'étaient, à ce moment-là, qu'un simple causse sans la moindre plante ligneuse. Nous avons enquêté auprès des anciens habitants du village. Leurs avis sont unanimes : il y a une soixantaine d'années, on trouvait encore sur ces coteaux de nombreux troupeaux de moutons et de chèvres entretenant la végétation dans la forme qu'elle avait alors, c'est-à-dire un causse, très vraisemblablement envahi par la fétuque. Puis, cet élevage est tombé en désuétude. Vers 1940, certains renseignements nous indiquent que le reboisement des plateaux supérieurs était déjà bien amorcé. En 1960, lorsque nous sommes arrivés, il était total. Les photos prises entre cette époque (1960) et maintenant ne révèlent plus de différences sensibles. En particulier, l'envahissement des terrasses par les éléments ligneux n'a guère progressé. Ça et là, on remarque en ces lieux quelques plages de *Brachypodium*, mais elles restent discrètes.

Toutefois, depuis quinze ans il est indéniable que *Messor capitatus* a régressé. L'espèce a quasiment disparu des terrasses en aplomb bien que celles-ci se soient peu modifiées sur le plan floristique. Et, cette disparition corrobore nos observations concernant l'absence quasi totale de jeunes sociétés, que nous notions au début de ces recherches. Elle s'inscrit dans une suite logique, et était prévisible. Là où l'on comptait une douzaine de nids en 1960, il n'y en a plus un seul maintenant. Sur l'ensemble d'une falaise, la densité des colonies est tombée de 7 à 1. Cette évolution constatée, nous apporte la preuve que notre opinion était fondée lorsque nous pensions que, malgré la densité de la population d'alors, l'espèce était en train de disparaître. Et la voie de cette

élimination progressive doit être recherchée dans le non renouvellement des sociétés finissantes.

LES RAISONS DE LA DISPARITION DE *Messor capitatus*

On peut se demander alors pourquoi il y a si peu de colonies nouvelles ?

Nous avons vu que les sociétés adultes ne produisent qu'un nombre très faible d'essaimage. Sur les escarpements étudiés, lors de la fouille des nids, nous avons compté en tout, dans une colonie, 25 reines prêtes à essaimer, dans une autre trois, dans une autre... une. Ces dénombrements étonnent par leur faiblesse et l'on comprend sans peine qu'une si petite quantité de sexués ne puisse faire face aux pertes encourues lors des essaimage. Mais, pour quelle raison y a-t-il donc si peu de sexués produits par colonie, chaque année ? Bien que nous n'ayons pas de preuve irréfutable, nous pensons qu'il faut incriminer des ressources alimentaires déficitaires.

Messor capitatus est une fourmi strictement granivore qui amasse toutes sortes de graines. Elle récolte tant que les conditions météorologiques le lui permettent et tant qu'il y a des graines à récolter. Mais, il ne semble pas qu'elle utilise toutes ses cueillettes. Aux Eyzies, et dans les environs, nous avons constaté qu'à longueur d'année les greniers de cette Fourmi sont pleins de semences d'*Hippocrepis* et surtout des petites cistacées *Fumana* et *Helianthemum*. Or, ces mêmes graines provenant des récoltes des Fourmis et données à des *Messor* en élevage sont constamment délaissées au profit de graminées ajoutées par l'expérimentateur (blé, millet, alpiste, etc...). Ainsi, malgré les apparences, *Messor capitatus* ne doit pas avoir sur ces terrasses réduites, suffisamment de graines consommables à sa disposition.

Aux mois de juin-juillet-août (1^{re} quinzaine), les petites graminées du *festucetum* arrivent à maturité. Elles sont l'objet d'une cueillette intensive de la part des Fourmis et sont mangées, sans attendre, au fur et à mesure de leur récolte. Elles sont alors très tendres et non complètement mûres. Cette époque de grandes

(*) Nous tenons à remercier tout spécialement M. J. GUICHARD, conservateur au Musée des Eyzies, qui a eu l'amabilité de nous confier ces photos.

récoltes et de ripailles correspond aussi au moment où les besoins alimentaires des sociétés sont au paroxysme. En effet, pendant ces mois-là, les larves de sexués connaissent leur plus forte croissance. Malgré la fébrilité des ouvrières à s'approvisionner, il apparaît que la fourniture, en petites graminées, aux graines minuscules, est insuffisante pour assurer une importante production de gros individus. Car on sait, par ailleurs, qu'un apport alimentaire abondant conditionne, pendant la période du grand accroissement des larves, la différenciation en sexués.

A étudier le rythme des récoltes et de la consommation des graines chez *Messor capitatus*, l'hypothèse qui nous semble la mieux fondée pour rendre compte de l'élimination progressive de cette espèce est donc, en définitive, la précarité des ressources alimentaires actuelles, les graines utiles à cette Fourmi n'étant, en fin de compte, pas assez nombreuses pour assurer une production de sexués normale. Ainsi, bien que depuis 15 ans le faciès végétal ait peu changé, l'exiguïté des territoires où survivaient jusqu'ici les *Messor*, les condamne à une éradication plus ou moins complète.

On peut se demander, lorsqu'au début du siècle le cause était beaucoup plus largement répandu, quelle était alors l'aire de répartition de cette Fourmi dans la région ? Question insoluble ici même, mais à laquelle on peut, sans doute, répondre par comparaison avec ce que l'on observe, de nos jours, dans le causse de Limogne (environ de Cahors), par exemple. Il est très vraisemblable que *Messor capitatus* colonisait les plateaux supérieurs actuellement boisés, elle était partout où croissait le *festucetum*. Mais, nous avons remarqué aux environs de Limogne, que cette Fourmi est d'autant plus abondante que l'herbe du causse est moins broutée. En effet, si les pâturages sont très fréquentés, surtout au printemps, les petites graminées ne peuvent fructifier et les fourmis, une fois encore, sont soumises à l'inanition.

Ainsi, la prospérité de *Messor capitatus* est liée à tout un ensemble de facteurs qui se remanient et s'équilibrent constamment. Cette fourmi est inféodée au *festucetum*, mais, ce dernier, doit présenter certains critères précis pour être favorable. En effet, il doit, à la fois, être peu pâturé, pour permettre les

récoltes des graines par les Fourmis, mais, en même temps, suffisamment visité par les moutons afin que le *Brachypodium*, et par suite la garrigue, ne puissent prendre le pas sur lui. La stabilité de cet ensemble est, en fin de compte, conditionnée par l'homme et son élevage. Dans la région de Royan, *Messor capitatus* est prospère aussi, mais là ses conditions de vie sont différentes car ses biotopes d'élection ne sont plus les mêmes. Il est possible, d'ailleurs, que l'urbanisation croissante et l'emploi des insecticides dans les cultures de ces régions, rendent bientôt illusoire toute enquête écologique sur ce sujet.

CONCLUSION

Grâce à des documents photographiques anciens, nous avons pu juger que l'évolution d'un paysage qui est passé, en moins d'un demi-siècle, d'un causse à mouton, à une garrigue à chênes verts, ce dernier faciès semblant représenter un climax.

En même temps que cette évolution végétale se poursuivait, la faune aussi se modifiait. Nous avons saisi une des étapes de cette transformation en étudiant l'écologie d'une fourmi moissonneuse, *Messor capitatus*. Cette fourmi, abondante il y a 15 ans sur les terrasses encore dévolues au *festucetum*, a aujourd'hui pratiquement disparu de ces terrains, malgré une faible transformation des associations végétales en place. Cette étude nous permet de saisir les mouvements de bascule qui peuvent entraîner la disparition d'une espèce lorsqu'une modification quelconque ébranle trop profondément l'équilibre d'un système. L'espèce se maintient jusqu'à une limite de rupture, mais on n'a pas toujours la chance de pouvoir saisir, au bon moment, le point de non retour, car il manque souvent dans ces recherches, le facteur « durée ». Les informations que nous rapportons ici s'appuient sur des observations commencées il y a 15 ans sur ce même sujet et hautement valorisées par la découverte de documents photographiques vieux de 60 ans. Ces photos de paysage prennent un grand intérêt si on les met en parallèle

avec celles que l'on obtient de nos jours, des mêmes endroits. La campagne a été peu modifiée jusqu'à ces dernières années par l'accroissement de l'habitat, seules les pratiques agricoles ont changé et l'on peut voir, grâce à ces images, comment et en combien de temps évolue, dans cette région, un causse laissé à lui-même.

BIBLIOGRAPHIE

- DELAGE (B.), 1968. — Recherches sur les Fourmis moisonneuses du Bassin Aquitain : Ecologie et Biologie. *Bull. Biol.*, **102**, n° 3, 315-367.
- DELAGE-DARCHEN (B.), 1974. — Polymorphismus in der Ameisengattung *Messor* und ein Vergleich mit *Pheidole*, 590-603, in G.H. SCHMIDT Sozialpolymorphismus bei Insekten. Stuttgart.
- LAVERGNE (D.) — Recherches sur quelques associations végétales des environs de Périgueux (D.E.S.).
- REY (P.), 1960. — Essai de phytocinétique biogéographique. Paris, éd. C.N.R.S.
- VIROT (R.), 1953. — Végétation du Bas-Périgord. Cahiers des Naturalistes, *Bull. des N.P.* n.s.8, 103-112; 1954 n.s. 9, 25-40; 1955 n.s. 11, 3-20; 1955 n.s. 11, 53-63.
- CARTES DE LA VÉGÉTATION DE LA FRANCE. — Ed. C.N.R.S., feuille de Bergerac.