

L'écologie des fourmis : problèmes et perspectives

PAR

Cesare BARONI-URBANI

Muséum d'histoire naturelle, Augustinergasse 2, CH-4051 Bâle

Summary

The current status of ant ecology and its significance in a broader ecological context is reviewed. The author deals with the following set of parameters assumed to be among the most significant: 1. Variation and adaptation. In heterozygotic organisms natural selection tends to fix the allele frequency and morphological divergence as lower than in other animals. On the other hand, evidence for sibling species being karyologically and ecologically separate is available for a relatively high proportion of the investigated cases. Further research suggests a possible interaction between the genotype and the environment. 2. Foraging and nutrition. Ants are privileged feeders in general because of their high concentration of individuals in most colonies and environments and because of the recruitment behaviour which allows a higher number of individuals per unit time to exploit food sources. The quantitative advantages of recruitment on random foraging are shown by a simple mathematical model. Both these properties (high individual concentration and recruitment behaviour) are coupled with a broad food tolerance for many species. Recorded extremes range from urea to photographic gel. 3. Reproduction and growth. A single queen can produce several hundreds of new females in a year and the potentially explosive demographic increase which would result just in a short lapse of years is kept down to a more or less constant threshold by numerous predators at the time of nuptial flight or of colony foundation. Among these predators, the ants themselves, of the same or of another species, often play an important role. Once a new colony starts it will also increase up to a given demographic threshold which is merely conditioned by environmental factors. Particularly successful polygynic species with a high reproductive potential avoid local overpopulation by means of polycalic nesting behaviour. In this way, the population increase in favourable conditions has virtually no limits and one record in the literature describes a polycalic supercolony of red wood ants consisting of about 1,200 nests connected by over 100 km trails over a 70 hectares area. 4. Predation. Nearly all ants are active predators and hunting of preys continues even beyond the true alimentary demand of the colony. For this reason the price of population maintenance for ants is among the highest in the animal kingdom: the maintenance of 1 mg biomass of *Myrmica rubra* in Poland

requires 183 mg food during the activity season. 5. Competition. Inter- and intraspecific competition are an important component of ant patterns. They are well documented by several cases of mutually exclusive territoriality, contiguous nonoverlapping foraging areas and mosaic distributions of related species among islands of an archipelago. From all this one can deduce that most of the biota inhabited by ants are saturated or near to the saturation level. Immigration of one alien species or considerable demographic increase of a resident one can be made only at the expenses of one or more other species. Sometimes a very efficient competition and a high population density in some environments allow for coexistence of trophically related species only if they show nonoverlapping or little overlapping circadian foraging activities. The result of such a situation is an even deeper exploitation of the environment by ants. 6. Dispersal capacities. The dispersal capacities of ants seem to be potentially immense even for species with apterous queens and endogaecic behaviour. In most instances the main factor avoiding a continuous colonization of new areas is the pre-existence of other ant species. In spite of this, particularly successful tramp species are widespread at every latitude and some entire faunas, like the ant fauna of Eastern Polynesia, are likely to be mere the result of passive transport by man.

From all this it is deduced not only that ants play a dominant role in most terrestrial ecosystems, but that their study is likely to contribute significantly to the understanding of general ecological problems and to the construction of useful predictive models.

Introduction

Tout d'abord, il est juste de se demander s'il est sensé de parler d'une écologie des fourmis en tant que discipline privilégiée ou séparée de bon droit des autres. A notre avis, il y a des raisons valables : en premier lieu, les fourmis sont parmi les animaux les plus représentés dans un nombre très élevé de biocénoses et leur densité individuelle et biomasse relative leur confèrent un rôle prépondérant parmi les autres invertébrés terrestres.

Mais, c'est surtout grâce à leur vie sociale que l'étude des fourmis permet d'approcher certains problèmes écologiques d'une façon différente que chez d'autres animaux avec des résultats parfois du plus haut intérêt.

Tout d'abord, chaque colonie habite un nid plus ou moins fixe dans l'espace, ce qui permet une analyse de la distribution spatiale beaucoup plus détaillée que chez d'autres animaux. En plus, la présence simultanée de plusieurs individus dans chaque colonie fait que ainsi le territoire est occupé en même temps par des individus différents à plusieurs endroits et rend beaucoup plus aisée une analyse quantitative de certaines activités de la colonie tout simplement en enregistrant le nombre d'individus destinés à une certaine tâche.

Il en ressort que, si l'étude des rapports entre les fourmis et le milieu n'a pas beaucoup de chances de fournir des résultats sensiblement différents que chez d'autres animaux, c'est surtout la synécologie qui est susceptible de profiter considérablement des conditions spéciales des fourmis en tant qu'individus eusociaux et largement répartis dans la plupart des écosystèmes terrestres.

Pour avoir une idée de ce rôle important que l'on vient d'attribuer aux fourmis et des perspectives que son étude fait entrevoir, il faudra considérer les 6 paramètres suivants, choisis entre les plus susceptibles d'affecter l'impact biocénétique: 1. Variation et adaptation. 2. Fourragement et nutrition. 3. Reproduction et accroissement. 4. Prédation. 5. Compétition. 6. Capacité de déplacement.

1. *Variation et adaptation*

Théoriquement, des animaux à haploïdie masculine, comme les fourmis, devraient évoluer à une vitesse 1/3 plus élevée que ceux à mâles diploïdes (HARTL, 1972). Mais si l'on compare, p. ex., la grande homogénéité de la faune myrmécologique de l'ambre de la Baltique (WHEELER, 1914) de l'Oligocène inférieur, avec la faune contemporaine, on est tenté d'admettre avec d'autres (p. ex. MAYR, 1942:140) que l'évolution des fourmis est stagnante depuis le Miocène. Les cas bien connus d'espèces fossiles telles que *Lasius schiefferdeckeri* (presque impossible à distinguer du contemporain *L. niger*) et *Formica flori* (très semblable à la paléarctique récente *Formica fusca*) sont tellement en contraste avec ce qu'on connaît dans d'autres faunes contemporaines que certains chercheurs ont exprimé le doute que les fossiles en question étaient seulement des falsifications produites à fin lucrative (p. ex. CROWSON, 1970).

Nous savons maintenant que ce n'est pas le cas, mais l'étude des fourmis contemporaines montre déjà un nombre proportionnellement important de différences entre la systématique à base purement morphologique et le peu de données cytogénétiques disponibles. Des espèces morphologiquement constantes dans des genres tels que *Rhytidoponera* et *Myrmecia*, parmi d'autres, montrent des différences caryotypiques remarquables entre populations morphologiquement identiques (IMAI et al., 1977).

L'espèce normalement connue sous le nom de «*Aphaenogaster rudis*» aux Etats-Unis, dans le Nord de l'Etat de New York comprend deux populations qui diffèrent entre elles par la formule chromosomique, par leur écologie, et, très faiblement, par leur coloration. Cette même espèce, dans le NE de la Georgie, se manifeste sous forme d'au moins trois espèces cryptiques à formule chromosomique $n = 18, 20$ et 22 qui ont une distribution allopatrique et diffèrent aussi par les micromilieus préférés (CROZIER, 1977).

Il apparaît donc que chez les fourmis, l'évolution par rapport au milieu peut jouer un rôle important et difficile à détecter sur base purement morphologique.

Le cas bien connu des deux *Solenopsis* cryptiques *invicta* et *richteri* importées aux Etats-Unis de l'Amérique du Sud et avec *richteri* déplaçant d'abord la faune locale et étant déplacée après à son tour par l'invasion de *invicta* (BUREN, 1972) est, au contraire, un exemple d'espèces à morphologie très proche, mais dont le comportement compétitif ne laisse pas de doutes sur la similarité de préférendum écologique et sur l'importance de reconnaître la séparation entre les deux taxa.

Le peu de données disponibles montre que, comme le modèle théorique faisait supposer (HARTL, 1971), la diversité génétique chez les fourmis est inférieure à celle d'autres animaux en vertu du fait qu'en l'absence d'hétérozygotes, la sélection naturelle tend à fixer la fréquence des allèles.

Les données de PAMILO et al. (1978) sur 13 espèces de *Formica* sont significatives à cet égard. D'après ces auteurs l'on pourrait reconnaître une sorte d'interaction entre le génotype et le milieu dans le sens qu'il y a corrélation entre la quantité de variabilité génétique observée et le comportement de nidification de l'espèce. D'après TAYLOR et MITTON (1974), en outre, il y aurait une corrélation étroite entre l'activité enzymatique des allozymes de l'amylase et les variations de température.

2. Fourragement et nutrition

La nutrition joue un rôle important dans beaucoup de formes d'adaptation et la plupart des fourmis paraissent souvent omnivores ou presque. PHAM-TU-THIEN (1924) donne une liste des sources de nourriture habituelles pour *Pheidologeton diversus* dans l'Indochine. Les substances végétales vont du riz aux fleurs, aux feuilles et aux écorces des arbres, alors que la nourriture d'origine animale comprend des possibilités différentes telles que des arêtes de poisson, des escargots et même le cannibalisme. Cette espèce ne dédaigne pas les glucides dont elle s'approvisionne en lèchant les pucerons.

Parmi les ressources alimentaires les plus extraordinaires citées pour les fourmis, il vaut la peine de rappeler ici la gélatine photographique (BROWN, 1969) et l'urée (MAHDIHASSAN, 1977). BHAKTAR et WHITCOMB (1970) ont proposé une diète pour l'élevage artificiel des fourmis à base d'agar, d'œufs de poulet, de miel et d'une capsule commerciale contenant 19 vitamines et minéraux différents. Cette diète a donné de bons résultats (p. ex. elle a permis la production de sexués) pour 28 des 30 espèces testées. Mais aucune affinité phylogénétique ou écologique apparente n'a pu être mise en évidence entre les espèces qui ont montré une tolérance comparable à ce régime. En outre, quand la capsule de vitamines et de minéraux était omise du régime, les résultats étaient beaucoup moins satisfaisants (p. ex. on n'obtenait plus la production de sexués).

Le large éventail alimentaire de beaucoup d'espèces pourrait pourtant tromper. L'on connaît déjà pas mal d'espèces à régime alimentaire très spécialisé. C'est le cas de beaucoup d'espèces à mœurs endogées telles que les membres de la tribu des Dacetini qui semblent spécialisés à se nourrir de certaines espèces de Collembolés (WILSON, 1953). D'autres espèces, telles que le Ponerine *Leptogenys elongata* semblent se nourrir surtout d'Isopodes (WHEELER, 1904). Parmi les consommateurs de substances végétales, les Attini, spécialisés à se nourrir d'une seule espèce de champignons cultivée par eux-mêmes sont remarquables (WEBER, 1972).

En général, les consommateurs à régime alimentaire varié devraient être mieux adaptés à un nombre plus élevé de milieux, alors que les consommateurs spécialisés ont tendance à bénéficier d'un degré d'assimilation beaucoup plus élevé de la nourriture ingérée. Il paraît donc que la plupart des fourmis numériquement dominantes sont presque toujours des omnivores ou, au moins, à régime alimentaire assez varié. Même des prédateurs non spécialisés, mais très efficaces tels que les *Dorylus* (*Anomma*) ne dédaignent pas occasionnellement de la nourriture d'origine végétale (GOTWALD, 1974). Aussi le cas des *Atta* d'Amérique ne constitue qu'une exception apparente au principe des avantages de la polyphagie. Leur spécialisation apparente à se nourrir d'une seule espèce de champignons se base, en effet, sur une variété

presque inépuisable de matière végétale qui constitue le substrat pour la culture des champignons.

Mais un autre aspect de la nutrition chez les fourmis est d'importance primaire et représente une simple conséquence de leur vie sociale : leur capacité d'exploiter une source de nourriture en l'absence de compétiteurs, comme c'est souvent le cas, grâce au maintien d'un territoire.

En outre, la capacité de recrutement des camarades à une source de nourriture, permet aux fourmis une exploitation beaucoup plus rapide et massive par rapport à celle d'une autre espèce quelconque de la même taille, mais à mœurs non sociales.

Cet avantage peut être facilement modelé comme suit : p étant la probabilité de trouver de la nourriture distribuée aléatoirement et N le nombre d'individus présents sur une certaine surface, pour une espèce non sociale, la variation du nombre d'individus qui se nourrissent sera

$$\frac{dN}{dt} = -N_i p_i \quad [1]$$

c'est-à-dire
$$\int_{N_0}^N \frac{dN'}{N' p_i} = \int_0^t dt \quad [2]$$

ce qui donne
$$N_0 = N - N_0 e^{-tp} \quad [3]$$

La courbe exprimant la variation de N est donnée à la fig. 1 (B).

Pour une fourmi, à l'équation [1] il faut ajouter aussi la probabilité de recruter un autre individu une fois que la nourriture a été découverte (q), ce qui donne

$$\frac{dN}{dt} = -q_i (N_i - N_i p_i) p_i \quad [4]$$

en écrivant, pour simplifier

$$-(q_i p_i - q_i p_i^2) N_i^2 = -\alpha N^2 \quad [5]$$

on a
$$\frac{dN}{dt} = -\alpha N^2 \quad [6]$$

$$\int_{N_0}^N \frac{dN'}{N'^2} = \int_0^t dt' \quad [7]$$

dont la solution est
$$N = N_0 - \frac{1}{\alpha t + 1/N_0} \quad [8]$$

avec $\alpha = q (p - p^2) > 0$.

A remarquer que [8] est identique à [3] si $q = 0$.

La figure 1 (A) montre l'allure de cette fonction et il est évident que la montée de la courbe est d'autant plus rapide que les valeurs de q sont grandes,

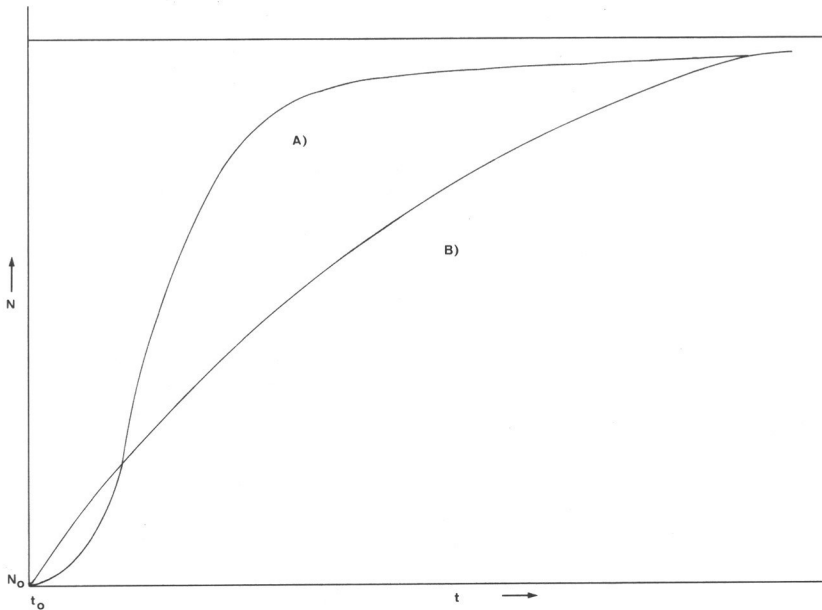


Fig. 1 — Variation attendue du nombre d'individus exploitant des sources alimentaires aléatoirement distribuées sur une surface déterminée dans le cas de fourrage individuel (B) et dans le cas d'une espèce qui recrute les camarades aux sources de nourriture (A).

c'est-à-dire d'autant plus que le mécanisme de recrutement de l'espèce est efficace.

Il paraît donc évident qu'un mécanisme de recrutement efficace, couplé au contrôle du territoire et à une large polyphagie, doivent permettre aux fourmis un contrôle presque absolu des ressources alimentaires dans beaucoup de milieux. Cela a pu être mis en évidence expérimentalement, p. ex., par BARONI-URBANI et AKTAÇ (1980) qui, dans une steppe de la Turquie, ont observé plus de 99,9 % de fourmis parmi les animaux visitant des appâts protéiques, lipidiques et d'hydrates de carbone. La préférence pour chaque type de nourriture est visible à la figure 2 qui est construite sur la base de toutes les fourmis observées visitant les différents appâts. L'on peut facilement remarquer que tous les appâts sont visités par l'une ou l'autre espèce, mais, la préférence absolue va aux substances sucrées qui sont d'ailleurs très rares ou absentes dans le milieu observé.

3. Reproduction et accroissement

La vitesse d'accroissement d'une population est un paramètre d'importance fondamentale. Une population est en équilibre quand la natalité est égale à la mortalité. Chez les fourmis, la vitesse d'accroissement potentielle est souvent énorme à l'époque du vol nuptial. D'après PETAL (1978) la production de sexués est responsable de 16 à 62 % de la productivité totale d'une colonie.

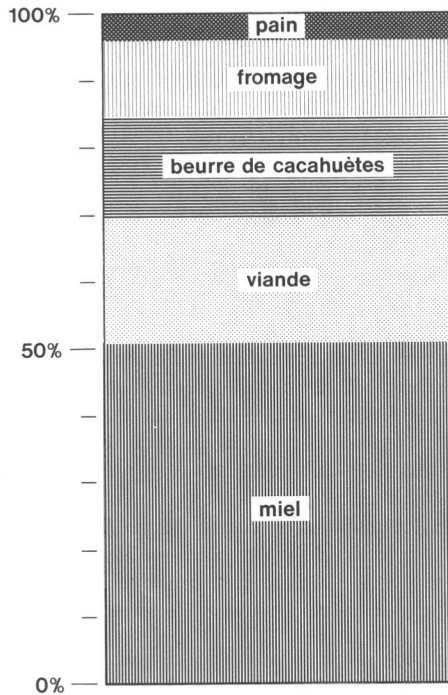


Fig. 2 - Exploitation de différents appâts distribués aléatoirement et non simultanément sur le terrain par une communauté de 14 espèces de fourmis dans une steppe de la Turquie. Redessiné d'après Baroni Urbani et Aktaş (1980).

Si l'on admet que la moitié de cette quantité est représentée par des femelles, filles d'une seule ou de peu de reines et que chaque nouvelle femelle est une fondatrice potentielle, la capacité d'accroissement qui en résulte est énorme. Vols nuptiaux engageant plusieurs milliers d'individus sont bien connus dans la littérature, même pour des espèces à colonies relativement peu peuplées, telles que *Myrmica laevinodis* (voir p. ex. HUBBARD et NAGELL, 1976). Il est évident, d'autre part, que seule une fraction infime de cette quantité de fondatrices potentielles arrive à établir une nouvelle colonie. Parmi les prédateurs les plus efficaces, il faut rappeler les fourmis elles-mêmes (de la même ou d'autres espèces), les libellules et plusieurs espèces d'oiseaux. Parmi les moins connus, mais apparemment efficaces, au moins dans certaines situations, rappelons le milan (L. HOTTINGER, comm. personnelle), plusieurs espèces de poissons (WAHTOLA, 1971) et les guêpes du genre *Vespula* (CHAPMAN, 1963). Une fois qu'une femelle fécondée réussit à fonder une nouvelle colonie, au moins s'il s'agit d'une espèce polygyne, il n'y a pas de limites théoriques à un accroissement continu de la population de la colonie. Il est évident que par l'adoption de reines nouvelles, le potentiel reproducteur de la colonie pourrait doubler ou plus après chaque vol nuptial.

En effet, ce n'est pas le cas et il paraît que même les espèces polygynes atteignent un niveau de saturation de la population qui est probablement ana-

logue au modèle logistique obtenu empiriquement par BITANCOURT (1941) ou bien par le modèle plus sophistiqué de BRIAN (1965). Une raison de ce comportement est, intuitivement, la nécessité d'éviter une concentration trop élevée d'individus par unité de surface. Une preuve à posteriori de cette hypothèse est représentée par les espèces polygyniques et polycaliques. La polycalie permet, en effet, l'accroissement presque illimité d'une colonie unique qui occupe en même temps un territoire de grandeur proportionnelle à sa population. L'exemple le plus extraordinaire de ce phénomène est sûrement représenté par la supercolonie de *Formica lugubris* du Jura décrite par GRIS et CHERIX (1977). D'après ces auteurs, la colonie en question compterait environ 1200 nids répartis sur 70 hectares et connectés par près de 100 km de chemins. La conclusion logique que l'on peut tirer de ces observations est que non seulement le nombre d'individus par colonie est sujet à des limites supérieures probablement exogènes, mais aussi le nombre d'individus par unité de surface. A ce sujet, il est probable que la plupart des milieux abritent un peuplement en fourmis près du niveau de saturation et, si des modifications interviennent, elles sont surtout des modifications qualitatives, dues à l'invasion d'une espèce dominante qui s'installe aux frais d'un ou plusieurs anciens colonisateurs. A cause du potentiel de dispersion énorme sus-mentionné, ce processus est probablement assez rapide et des variations appréciables sont parfois visibles dans un délai de peu d'années comme CONKLIN (1972) l'a montré pour trois différents milieux du Colorado.

4. Prédation

Presque toutes les fourmis exercent une activité prédatrice qui est, la plupart du temps, très efficace pour deux raisons différentes. En premier lieu, comme on l'a vu, elles ont tendance à remplir tout espace vide soit par leurs nids, soit par leurs territoires de chasse. En second lieu, leurs mœurs sociales font ainsi, que les butineuses continuent à ramasser des proies et à recruter d'autres individus sur le territoire de chasse indépendamment du besoin réel de nourriture de la colonie. Il s'en suit que le prix de maintenance de la population chez les fourmis est probablement le plus élevé de tout le règne animal. KAJAK et coll. (1972) ont calculé que dans une prairie polonaise, 1 mg de biomasse de *Myrmica* nécessite 183 mg de nourriture pendant la saison d'activité, contre, p. ex., 32 mg pour des araignées habitant le même milieu.

L'activité prédatrice des fourmis serait donc beaucoup plus poussée que pour d'autres animaux. Toujours d'après KAJAK et coll. (l.c.), une colonie de *M. rubra* peut consommer jusqu'à 8500 mg de biomasse par jour. CHERIX (sous presse) compte entre 8 proies par heure (à 3 heures du matin) et 237 proies par heure (à 2 heures de l'après-midi), transportées sur une piste pour une seule fourmière de *Formica lugubris* dans le Jura. D'après une extrapolation audacieuse et bien connue de PAVAN (1959), toutes les espèces du groupe *Formica rufa* sur les Alpes italiennes, dévorent 24 000 tonnes de nourriture par an, dont 14 000 sont représentées par des insectes.

DE BRUYN et MABELIS (1972) attribuent une grande importance à l'activité prédatrice des *Formica* qui comporterait même le cannibalisme d'une façon régulière. La prédation interspécifique et intraspécifique seraient, d'après ces auteurs, des facteurs d'homéostasie soit pour l'espèce elle-même, soit pour ses proies les plus communes.

Le régime alimentaire de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* dans le Sud des Etats-Unis comprend pratiquement tous les groupes d'invertébrés représentés en quantité discrète dans le milieu habité (WILSON et OLIVIER, 1969).

Un autre chiffre impressionnant est fourni par TOPOFF (1972) qui rapporte comment une colonie d'*Eciton burchielli* ramène plus de 100 000 proies animales par jour.

Ces derniers chiffres se réfèrent naturellement à des espèces parmi les plus remarquables par leur comportement et leurs colonies peuplées, mais il est fort probable que beaucoup d'autres espèces à biologie moins spectaculaire exercent un rôle tout à fait comparable à celui susmentionné, tout simplement grâce à une plus haute densité de colonies par unité de surface.

Bien que relativement peu de fourmis et pratiquement aucune des numériquement dominantes ne soient des prédateurs spécialisés, il y a un certain nombre d'espèces qui ont la réputation d'être des agents efficaces pour le contrôle biologique. A part le cas bien connu des *Formica* du groupe *rufa* susmentionné, l'on peut encore citer le cas curieux de *Wasmannia auropunctata*, nuisible en Amérique qui est sa patrie (SMITH, 1965) et réputée utile en Afrique où elle a été importée (BRUNEAU DE MIRÉ, 1969).

Cette valeur attribuée aux fourmis en tant que facteurs importants du contrôle biologique, malgré la diversification générale de leur régime alimentaire, est certainement due à quelques particularités biologiques telles que la capacité d'adaptation à plusieurs milieux différents, la mobilité, et une capacité de consommation des proies très élevée.

5. Compétition

La compétition pour une ressource alimentaire en quantité limitée n'est pas le seul type de compétition possible chez les fourmis. Grâce à leur comportement territorial (BARONI-URBANI, 1979), il est probable que la forme de compétition la plus commune soit une compétition spatiale pour assurer une surface minimale nécessaire à la survie de la colonie.

D'après les observations de BRIAN (1952 a et b) sur différentes espèces de *Myrmica*, la compétition spatiale s'exerce même au niveau de la place d'implantation du nid.

Chez les fourmis en général, la compétition intraspécifique entre colonies différentes est surtout de nature spatiale, c'est-à-dire qu'elle se manifeste surtout par le comportement territorial. Ce comportement joue en effet un rôle important dans la stabilisation démographique en évitant un accroissement trop élevé de la population. D'après le peu d'informations et d'indications disponibles, l'on peut facilement supposer que la plupart des milieux habités par des fourmis sont saturés ou près du niveau de saturation (BARONI-URBANI, 1979). Celui-ci est probablement l'un des traits les plus remarquables des peuplements myrmécologiques, même par rapport à d'autres insectes sociaux, tels que les termites, où la compétition pour la nourriture est rare et représente un facteur secondaire du peuplement (EMERSON, 1955). Une conséquence assez remarquable de cette compétition spatiale stricte chez les fourmis est représentée par la haute fréquence des distributions en mosaïque dans les faunes des fourmis insulaires. Ce type de distribution affecte 2 espèces de *Pseudomyrmex* et 2 de *Camponotus* qui représentent ensemble plus de 40% de la faune de 10 îlots des Keys de la Floride d'après les données de

MAC ARTHUR et WILSON (1967 : 63). D'après BARONI-URBANI (1974), une compétition mutuellement exclusive est démontrable pour les 7,3 % des fourmis de l'archipel toscan et pour les 22,1 % des fourmis des petites îles de la Polynésie.

La compétition spatiale chez les fourmis peut être restreinte à deux seules espèces dominantes comme c'est le cas entre *Pheidole megacephala* et *Iridomyrmex humilis* à Bermuda (LIEBERBURG et al., 1975), ou bien à une seule comme c'est le cas pour *Iridomyrmex purpureus* en Australie (GREENSLADE, 1975), où l'espace favorable à cette espèce est partagé entre territoires différents et à limites bien démarquées le long desquels les combats sont fréquents.

La compétition intraspécifique paraît pourtant beaucoup plus efficace que l'interspécifique, comme LÉVIEUX (1971) l'avait déjà remarqué pour *Camponotus acvapimensis* en Afrique. Les femelles fondatrices de cette espèce s'installent toujours en dehors des surfaces à forte présence de la même espèce, mais sans attribuer trop d'importance à la présence d'autres fourmis. Néanmoins, un travail récent de DE VROEY (1979) parvient à des résultats tout à fait différents pour *Myrmica rubra* où la compétition interspécifique serait beaucoup plus forte que l'intraspécifique. Cette constatation est bien documentée et nettement en contraste avec les données de la littérature précédente et avec ce que l'on pouvait attendre d'après le théorème de GAUSE (1934). Selon l'auteur même du travail, ce contraste serait dû au fait que *M. rubra* est une espèce polygyne et donc obligatoirement plus «tolérante» envers les autres individus de la même espèce, étant donné son habitude à l'adoption de nouvelles reines et la nécessité d'une capacité de reconnaissance des camarades plus élastique.

Dans les dernières années pourtant, l'on a commencé à apprécier l'importance d'une séparation temporelle au lieu de spatiale entre espèces en compétition pour la nourriture. Le phénomène a été signalé par BARONI-URBANI (1969) dans un pâturage des Apennins entre deux espèces numériquement codominantes de *Lasius* et de *Tetramorium* et par STEBAEV et REZNIKOVA (1972) chez 2 espèces de Formica dans la Sibérie méridionale.

La même séparation temporelle se retrouve entre *Solenopsis invicta* et *Monomorium minimum* dans la Louisiane (BARONI-URBANI et KANOWSKI, 1974) et peut être généralisée non seulement à des couples, mais à des sous-ensembles d'espèces dans des communautés entières (BARONI-URBANI et AKTAÇ, 1980). D'après LEVINS et al. (1973), les communautés de fourmis, étudiées sur les 140 îles du banc de Porto Rico, comprennent en moyenne près de 8 espèces chacune, et ces espèces se partagent le même milieu surtout en fourrageant à des heures ou à des températures différentes, ou bien en exploitant des sources alimentaires diverses.

Ce mécanisme paraît donc jouer un rôle important dans beaucoup de communautés de fourmis hétérogènes et le point à étudier reste de savoir si une telle séparation temporelle est une conséquence de la compétition avec d'autres espèces ou si plutôt, le milieu même permet l'invasion seulement de la part des espèces qui ont un rythme nyctéméral différent.

On admet généralement que les fourmis n'ont pas le sens du temps (REICHLER, 1943) et les mêmes deux espèces de *Tetramorium* et de *Lasius* observées par BARONI-URBANI (l.c.) sur les Apennins, ont été étudiées par

BRIAN et al. (1965) en Angleterre, où elles ne montrent aucune séparation temporelle, mais spatiale, ce qui dément la possibilité d'un apprentissage pour l'une ou l'autre espèce dû à l'influence exercée par un compétiteur. Pourtant la complémentarité temporelle est parfois si marquée qu'il est difficile de l'imaginer comme simple résultat sélectionné aléatoirement parmi un ensemble limité d'espèces.

La plupart des fourmis ont une activité nyctémérale bien définie (BARONI-URBANI, 1965), soit qu'elle soit endogène, soit qu'elle soit déterminée par des facteurs du milieu : il paraît donc raisonnable d'admettre que les rythmes complémentaires susmentionnés sont au moins en partie adaptés à certains facteurs du milieu qui sont, à leur tour, négativement corrélés avec la présence du compétiteur. En outre, même le compétiteur diminue fortement leur capacité de recrutement en engageant dans le combat les butineuses adversaires et perfectionne inévitablement la complémentarité des rythmes.

Le résultat d'une telle séparation temporelle entre espèces à régime alimentaire semblable est une exploitation encore plus massive du milieu : dans des milieux particulièrement pauvres comme les steppes turques susmentionnées les fourmis sont, par conséquent, les seuls animaux observables en quantité discrète.

6. Capacité de déplacement

En tant qu'animaux sociaux et qui vivent dans des nids qui abritent toute la colonie au moins pour de longues périodes de la vie, les fourmis sont censées exhiber une mobilité réduite. Evidemment, pour les femelles qui font un vol nuptial, les capacités de dispersion passive et leur possibilité de coloniser au hasard une région quelconque sont, théoriquement, presque illimitées. Mais des cas de distribution passive sur une longue distance sont connus aussi pour des espèces à femelles aptères et délicates telles que les *Leptanilla* qui habitent les îles Ogasawara, presque jamais peuplées par l'homme, d'origine sûrement volcanique récente et à quelques milliers de kilomètres de la terre la plus proche (BARONI-URBANI, 1977).

LEVINS et coll. (1973) estiment à 3400 par an le nombre de nouvelles introductions de fourmis dans les îles du banc de Porto Rico.

Evidemment, ces déplacements de fourmis sont essentiellement des déplacements passifs, mais ils offrent quand même des avantages d'adaptation puisque les femelles sont ainsi transportées aux endroits de concentration éolienne et de pluie.

Un corollaire essentiel à cette capacité de dispersion très élevée est que le facteur le plus important limitant la distribution des fourmis est probablement la présence d'autres fourmis de la même espèce ou à valence écologique semblable qui exercent un contrôle très sévère sur la plupart des surfaces aptes à la colonisation. Le cas de *Camponotus acvapimensis* décrit par LÉVIEUX (1971), et déjà cité auparavant, en est un bon exemple.

Naturellement, le transport aérien n'est pas le seul possible chez les fourmis et l'on connaît des cas de colonies entières transportées dans l'océan Atlantique sur un tronc d'arbre flottant (WHEELER, 1916).

Mais la plupart des déplacements importants de fourmis sont sûrement dus à l'intervention de l'homme. C'est par ce moyen de transport que toutes

les nombreuses espèces nuisibles ont été distribuées dans les cinq continents, mais l'homme est probablement aussi responsable du transport d'espèces beaucoup plus rares et moins agressives, telles que le parasite social *Anergates atratulus* de l'Europe aux Etats-Unis (BROWN, 1957).

En outre, l'on sait maintenant que près de la moitié des fourmis de la Polynésie a été importée par l'homme avec la civilisation européenne dans les derniers quatre siècles et, probablement, toutes les espèces des îles à l'Est de Rotuma, Samoa, Tonga et de la Nouvelle Zélande sont importées par l'homme (WILSON et TAYLOR, 1967).

Conclusion

Jusqu'à présent, l'on a essayé de démontrer le rôle fondamental joué par les fourmis dans la plupart des écosystèmes terrestres et leur intérêt écologique général. Il en ressort que l'étude de la plupart des biocénoses ne peut pas faire abstraction de celle des fourmis.

Pour des raisons seulement en partie contingentes, c'est-à-dire à cause de la présence de myrmécologues intéressés au problème, l'étude des fourmis est maintenant en tête de quelques recherches pilotes, telles que l'analyse des biomes insulaires qui offrent l'avantage de situations simples et limitées dans l'espace, et donc de grandes facilités de compréhension, d'expérimentation et de prévision. La compréhension profonde d'un écosystème quelconque demande l'intégration des résultats de différentes analyses de dynamique des populations, d'extinctions, de migrations, de l'ampleur de la niche, du comportement et de la capacité d'adaptation au milieu, de réaction envers les compétiteurs, etc.

Pour les fourmis, l'on dispose déjà de quelques données expérimentales et modèles théoriques pour bon nombre de ces problèmes que l'on pourra peut-être synthétiser plus vite que pour d'autres organismes en une seule théorie unifiée de la coexistence et de l'évolution qui permet des prédictions.

Bibliographie

- BARONI-URBANI, C., 1965. Sull'attività di foraggiamento notturna del *Camponotus nylanderii* Em. *Insectes Sociaux*, 12:253-264.
- BARONI-URBANI, C., 1969. Ant communities of the high altitude Appennine grasslands. *Ecology*, 50:488-492.
- BARONI-URBANI, C., 1974. Compétition et association dans les biocénoses des fourmis insulaires. *Rev. suisse Zool.*, 81:103-135.
- BARONI-URBANI, C., 1977. Materiali per una revisione della sottofamiglia Leptanillinae Emery (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologica Basiliensia*, 2:427-488.
- BARONI-URBANI, C., 1979. Territoriality in social insects. In H. R. HERMANN (Ed.) « Social Insects », Vol. I, p. 91-120. Academic Press Inc., Londres et New York.
- BARONI-URBANI, C. and AKTAÇ, N., 1980. The competition for food and circadian succession in the ant fauna of a representative Anatolian semi-steppic environment. Sous presse.
- BARONI-URBANI, C. and KANNOVSKI, P. B., 1974. Patterns in the red imported fire ant settlement of a Louisiana pasture: Some demographic parameters, interspecific competition and food sharing. *Environm. Entomol.*, 3:755-760.

- BHAKTAR, A. and WHITCOMB, W. H., 1970. Artificial diet for rearing various species of ants. *Florida Entomologist*, 53 :229-231.
- BITANCOURT, A. A., 1941. Expressão matemática do crescimento de formigueiros de *Atta sexdens rubropilosa* representado pelo aumento do número de olheiras. *Arch. Inst. Biol. São Paulo*, 12 :229-236.
- BRIAN, M. V., 1952a. Interaction between ant colonies at an artificial nest site. *The Entomologist's Monthly Magazine*, 88 :84-88.
- BRIAN, M. V., 1952b. The structure of a dense natural ant population. *J. Anim. Ecol.*, 21 :12-24.
- BRIAN, M. V., 1965. Social insect populations. Academic Press, New York et Londres, 135 p.
- BRIAN, M. V., HIBBLE, J. and STRADLING, D. Y., 1965. Ant pattern and density in a southern English heath. *J. Anim. Ecol.*, 34 :545-555.
- BROWN, L. R., 1969. Odorous house ant feeds on photographic film. *J. Econ. Entomol.*, 62 :955-956.
- BROWN, Jr., W. L., 1957. Is the ant genus *Tetramorium* native in North America? *Breviora, Mus. Comp. Zool.*, Harvard, 72, 8 p.
- 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, DE, G. J. and MABELIS, A. A., 1972. Predation and aggression as possible regulatory mechanisms in *Formica*. *Ekol. Polska*, 20 :93-101.
- BUREN, W. F., 1972. Revisionary studies on the taxonomy of the imported fire ants. *J. Georgia Entomol. Soc.*, 7 :1-27.
- CHAPMAN, J. A., 1963. Predation by *Vespula* wasps on hilltop swarms of winged ants. *Ecology*, 44 :766-767.
- CHERIX, D., sous presse. Note préliminaire sur la structure, la phénologie et le régime alimentaire d'une super colonie de *Formica lugubris* Zett. *Ins. Soc.*
- CONKLIN, A., 1972. A study of the ant populations at the plains foothill border, Colorado. *Southw. Naturalist*, 17 :43-54.
- CROWSON, R. A., 1970. Classification and Biology. Heinemann Educational Books Ltd., Londres, IX + 350 p.
- CROZIER, R., 1977. Evolutionary genetics of the Hymenoptera. *Ann. Rev. Entomol.*, 22 :263-288.
- DE VROEY, C., 1979. Aggression and Gause's law in ants. *Physiol. Entomol.*, 4 :217-22.
- EMERSON, A. E., 1955. Geographical origins and dispersion of termite genera. *Fieldiana, Zool.*, 37 :465-521.
- GAUSE, G. F., 1934. The struggle for existence. Williams & Wilkins, Baltimore.
- GOTWALD, Jr., W. H., 1974. Predatory behavior and food preferences of driver ants in selected African habitats. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 67 :877-886.
- 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.
- GRIS, G. et CHERIX, D., 1977. Les grandes colonies de fourmis des bois du Jura (groupe *Formica rufa*). *Mitt. Schweiz. Entom. Ges.*, 50 :249-250.
- HARTL, D. L., 1971. Some aspects of natural selection in arrhenotokous populations. *Amer. Zool.*, 11 :309-325.
- HARTL, D. L., 1972. A fundamental theorem of natural selection for sex linkage or arrhenothoky. *Amer. Nat.*, 106 :516-524.

- HUBBARD, M. D. and NAGELL, B., 1976. Note on an extraordinarily high mating swarm in the ant *Myrmica laevinodis* (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae). *Entom. News*, 87:86.
- IMAI, H. T., CROZIER, R. H. and TAYLOR, R. W., 1977. Karyotype evolution in Australian ants. *Chromosoma*, 59:341-393.
- KAJAK, A., BREYMEYER, A., PEŤAL, J. and OLECHOWICZ, E., 1972. The influence of ants on the meadow invertebrates. *Ekol. Polska*, 20:163-171.
- LEVIEUX, 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. *Ins. Soc.*, 18:29-48.
- LEVINS, R., PRESSICK, M. L. and HEATWOLE, H., 1973. Coexistence patterns in insular ants. *Amer. Sci.*, 61:463-472.
- LIEBERBURG, I., KRANZ, P. M. and SEIP, A., 1975. Bermudian ants revisited: The status and interaction of *Pheidole megacephala* and *Iridomyrmex humilis*. *Ecology*, 56:473-478.
- MAC ARTHUR, R. H. and WILSON, E. O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J., XI + 203 p.
- MAHDIHASSAN, S., 1977. The black ant, *Camponotus* sp. feeding on urea. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 74:197-199.
- MAYR, E., 1942. Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York, 334 p.
- PAMILO, P., ROSENGREN, R., VEPSÄLÄINEN, K., VARVIO-AHO, S.-L. and PISARSKI, B., 1978. Population genetics of *Formica* ants I. Patterns of enzyme gene variation. *Hereditas*, 89:233-248.
- PAVAN, M., 1959. Attività italiana per la lotta biologica con formiche del gruppo *Formica rufa* contro gli insetti dannosi alle foreste. *Min. Agric. & For., Collana Verde*, 4:1-80.
- PEŤAL, J., 1978. The role of ants in ecosystems. In BRIAN, M. V. (Ed.) « Production ecology of ants and termites. IBP 13. Cambridge Univ. Press, p. 293-325.
- PHAM-TU-THIEN, 1924. Sur le régime alimentaire d'une espèce de fourmis indochinoises (*Pheidologeton diversus*) Ierdon. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 10^e série:131-135.
- REICHLER, F., 1943. Untersuchungen über Frequenzrhythmen bei Ameisen. *Z. vergl. Physiol.*, 30:227-251.
- SMITH, M. R., 1965. House-infesting ants of the Eastern United States. *U.S. Dept. Agric., Techn. Bull.* No. 1326, 105 p.
- STEBAEV, I. V. et REZNIKOVA, J. I., 1972. Two interaction types of ants living in steppe ecosystems in South Siberia, U.S.S.R. *Ekol. Polska*, 20:103-109.
- TAYLOR, C. E. and MITTON, J. B., 1974. Multivariate analysis of genetic variation. *Genetics*, 76:575-585.
- TOPOFF, H., 1972. Theoretical issues concerning the evolution and development of behavior in social insects. *Amer. Zool.*, 12:385-394.
- WAHTOLA, Jr., C. H., 1971. Winged ants as fish food. *The Prairie Naturalist*, 3:57-58.
- WEBER, N. A., 1972. Gardening ants. The Attines. *Mem. Amer. Phil. Soc.*, Philadelphia, Vol. 92, XVII + 146 p.
- WHEELER, W. M., 1904. A crustacean-eating ant (*Leptogenys elongata* Buckley). *Biol. Bull.*, 6:251-259.
- WHEELER, W. M., 1914. The ants of the Baltic amber. *Schrift. Phys. ökon. Ges. Königsberg*, 55:1-142.

- WHEELER, W.M., 1916. Ants carried in a floating log from the Brazilian mainland to San Sebastian island. *Psyche*, 33 :180-183.
- WILSON, E.O., 1953. The ecology of some North American Dacetine ants. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 46 :479-495.
- WILSON, E.O. and TAYLOR, R.W., 1967. The ants of Polynesia (Hymenoptera:Formicidae). *Pacific Ins. Monogr.*, 14 :1-109.
- WILSON, N.L. and OLIVIER, A.D., 1969. Food habits of the imported fire ant in pasture and pine forest areas in Southeastern Louisiana. *J. Econ. Entomol.*, 62 :1268-1271.