Bulletin de la Société
entomologique de France

Fondations indépendantes des colonies et parasitisme social chez les Fourmis [Hym.]

Janine Casevitz-Weulersse

Citer ce document / Cite this document :

Casevitz-Weulersse Janine. Fondations indépendantes des colonies et parasitisme social chez les Fourmis [Hym.]. In: Bulletin de la Société entomologique de France, volume 84 (7-8), Septembre-octobre 1979. pp. 218-232;

https://www.persee.fr/doc/bsef_0037-928x_1979_num_84_7_21715

Fichier pdf généré le 21/08/2019

CHEVIN (H.). — Notes sur les Hyménoptères Symphites (*Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 42e année, 9, p. 229, 1973).
— Notes sur les Hyménoptères Symphites (*Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 44e année, 8, p. 273, 1975).
— Contribution à l'étude systématique et biologique du genre *Caliroa* et description d'une espèce nouvelle (*Bull. Soc. ent. France*, 79, p. 158, 1974).
— Remarques taxonomiques et biologiques sur les *Macrophya* (Hym. *Tenthredinidae*) se développant sur *Sambucus* (*Caprifoliaceae*) (*Ann. Soc. ent. France*, (N.S.) 11, pp. 253-260, 1975).

GAULLE (J. DE). — Catalogue systématique et biologique des Hyménoptères de France. P. Klincksieck, Paris (1908).

HEDICKE (H.). — *Hymenoptera, in* Tierwelt Mitteleuropas, Insekten, 2. Teil, Band V, 1. Lief. Quelle & Meyer, Leipzig (1930).

SCHMIEDEKNECHT (O.). — Die Hymenopteren Nord- und Mitteleuropas. Verlag Gustav Fischer, Iena (1930).

(*Résidence la Saulaie, 30 bis, avenue Victor Hugo, 58300 Decize*).

Fondations indépendantes des colonies et parasitisme social chez les Fourmis

[HYM.]

par Janine CASEVITZ-WEULERSSE

Les Fourmis sont des Insectes sociaux. Nous nous proposons de donner ici un aperçu des diverses manières par lesquelles se reproduisent leurs sociétés.

La famille des Formicidae se divise en onze sous-familles (G.C. & J. WHEELER, 1972). Actuellement on estime (W.L. BROWN, *in* WILSON, 1971) qu'il existe, y compris les espèces encore à décrire, de douze à quatorze mille espèces, regroupées en deux cent cinquante genres environ. Nous prendrons des exemples chez les Myrmeciinae, les Ponerinae, les Dorylinae, les Myrmicinae, les Dolichoderinae et les Formicinae. Seules les trois dernières de ces sous-familles sont communes en France, où vivent à peu près cent quatre-vingt espèces.

Chaque espèce se présente sous trois formes ou castes : des ouvrières, femelles non reproductrices, aptères, chez lesquelles on constate souvent un grand polymorphisme, affectant la taille et la forme du corps (de la tête en particulier) ; des femelles reproductrices, les « reines », ailées et en général de grande taille ; enfin des mâles, également ailés, la plupart du temps plus petits que toutes les femelles. Seules quelques rares espèces n'ont pas d'ouvrières comme nous le verrons plus loin. Une société ou colonie comprend une reine (société monogyne) ou plusieurs (société polygyne), des ouvrières, du couvain, c'est-à-dire des œufs, des larves de différents stades et des nymphes nues ou en cocon, et des sexués sous forme de larves et nymphes ou adultes, à certaine époque de l'année.

Au moment de leur maturité, il y a envol des sexués (ou vol nuptial) et accouplement (fig. 1). Ensuite, les reines fécondées fondent de nouvelles sociétés, soit seules ou avec des ouvrières de leur propre espèce (fondations indépendantes), soit avec l'aide d'une espèce étrangère (fondations dépendantes).

Persée BY: creative commons

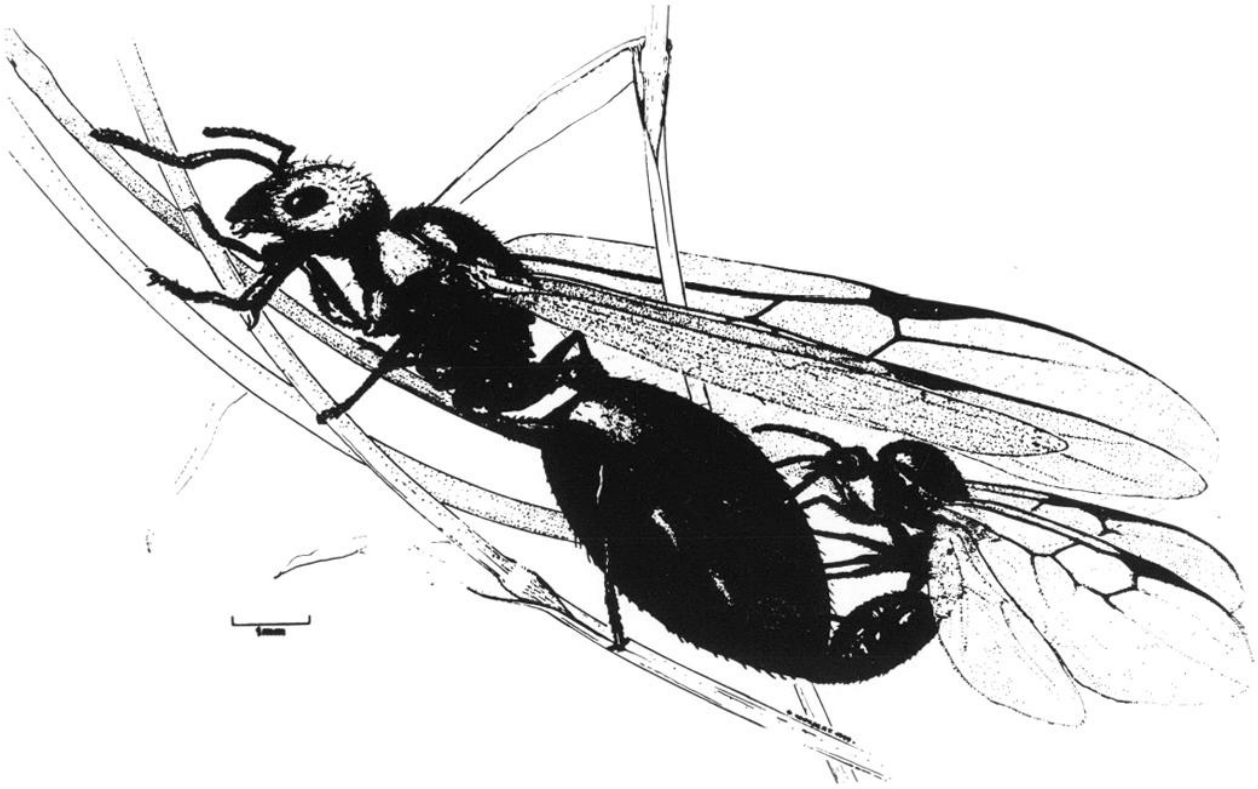

Fig. 1. — Accouplement chez *Cremastogaster scutellaris* Olivier (dessin de G. Hodebert).

Fondations indépendantes

1° *Fondation par une femelle seule, ou haplométrose* (Wasmann, 1910 ; Holldobler & Wilson, 1977).

C'est le mode de fondation le plus habituel, le mieux connu, le plus souvent décrit. Il s'observe dans pratiquement toutes les sous-familles, et aboutit à la formation de sociétés monogynes, du moins au début de leur existence.

Après l'accouplement la jeune reine fécondée se coupe les ailes, cherche un refuge qu'elle aménage plus ou moins, dans la terre, sous une pierre, une mousse, une écorce, dans une galle, une tige creuse, etc., et elle s'enferme. Après un délai variable, de quelques jours à quelques mois selon les espèces, elle commence à pondre. Elle se nourrit d'abord grâce à son jabot gorgé de nourriture (elle a été gavée par les ouvrières avant le vol nuptial) et grâce aussi à l'histolyse et la digestion de ses muscles alaires (Janet, 1907). Par la suite, elle dévore une partie de ses œufs et même des larves. Quelques-unes seulement évolueront jusqu'à l'état adulte. Elle les nourrit également avec des œufs. Les premières ouvrières sont généralement de petite taille, même chez les espèces monomorphes. Après complète maturité, au bout de quelques jours, elles sortent à la recherche de nourriture et remplacent progressivement la reine dans les soins au couvain. Cette dernière perd son comportement actif et devient très dépendante des ouvrières.

La fondation s'effectue ainsi chez beaucoup de Myrmicinae, par exemple

chez *Myrmica rubra* (la « Fourmi rouge »), chez *Cremastogaster scutellaris* (fig. 2), chez les *Atta* (les « Fourmis champignonistes)» (BÉSUCHET, 1978), etc. Il en est de même parmi les Formicinae, chez des *Formica*, des *Lasius*, chez *Camponotus*, etc.

Fig. 2. — Haplométrose chez *Cr. scutellaris* Olivier : jeune fondatrice avec quelques larves dans un cône de pin (d'après une photo couleur de J. LEGRAND).

Il en est ainsi également dans une sous-famille primitive, les Myrmeciinae, chez les *Myrmecia* les « Fourmis bouledogues », et les *Nothomyrmecia*, considérés comme des fossiles vivants (TAYLOR, 1978), tous d'Australie. Il y a cependant une importante différence entre leur comportement et celui des précédentes espèces ; après avoir creusé sa loge et pondu ses premiers œufs, la reine ne reste pas claustrée, mais au contraire sort régulièrement de son nid, pour se nourrir de substances sucrées et pour capturer des proies vivantes qu'elle rapporte au nid et dépose dépecées auprès des larves ; celles-ci se nourrissent elles-mêmes. Ce comportement est exceptionnel chez les Fourmis, jusqu'à nouvel ordre. Il se rencontre chez quelques Ponerinae (*Amblyopone*, *Odontomachus*, *Paraponera*, etc.) et chez deux Myrmicinae : *Acromyrmex octospinosa* et *Manica rubida* (CORDERO - LE MASNE & BONAVITA, *in* WILSON, 1971). Il est considéré comme très archaïque et rapproché de celui de certaines guêpes solitaires.

Dès que les premières ouvrières sont nées, la reine cesse de sortir du nid et ne fait plus que pondre, nourrie par ses filles.

2° *Fondation par groupement de femelles, ou pléométrose* (WASMANN, 1910 ; HOLLDOBLER & WILSON, 1977).

Plusieurs femelles se réunissent dans un même lieu, après le vol nuptial. Les œufs peuvent être déposés en un seul endroit et soignés par les reines ensemble, ou bien chaque reine soigne son couvain. La plupart du temps, les premières ouvrières écloses massacrent toutes les reines sauf une et rassemblent le couvain en un seul tas. Ou bien, plus rarement, les reines s'entretuent. La société naissante redevient monogyne.

Ce phénomène observé chez des Formicinae (*Lasius, Camponotus...*), des Myrmicinae (*Leptothorax, Cremastogaster...*) semble, pour certains auteurs, dû au hasard. Lors d'un vol nuptial de nombreuses fondatrices, retombant dans le même lieu, se retrouveraient dans le même refuge, par une alliance toute fortuite qu'ils attribuent à la rareté des sites de nidification appropriés.

Certains ont étudié expérimentalement la pléométrose. WALOFF (1957) a constaté que, chez *Lasius flavus*, l'association de plusieurs femelles augmentait les chances de réussite d'une fondation : le taux de mortalité des reines est plus bas que chez des isolées et le couvain se développe plus rapidement. Il en est de même chez *L. niger*.

Quoi qu'il en soit, chez *L. niger*, espèce monogyne stricte, dès que les premières ouvrières apparaissent, elles suppriment toutes les reines, sauf une. Chez *L. flavus*, qui peut être monogyne ou polygyne, il y a rarement exécution des reines surnuméraires, mais WALOFF a observé des ouvrières, dans ses élevages, qui poussaient des reines vers les sources de nourriture. Il suppose que, dans la nature, certaines reines, après avoir commencé leur ponte et fait naître des ouvrières, conservent un comportement actif. Elles pourraient très bien se séparer de la société initiale, s'installer dans d'autres parties du nid, s'isoler progressivement et réaliser ainsi plusieurs sociétés monogynes, côte à côte, après une période transitoire de polygynie. WALOFF constate de telles séparations dès qu'apparaissent les premiers cocons.

3° *Bouturages - Migrations - Adoptions.*

— *Bouturages :* Chez certaines espèces, les sociétés atteignent progressivement des dimensions considérables. Elles étendent peu à peu leur territoire en agrandissant et multipliant leurs nids. Ceux-ci gardent entre eux des relations, les ouvrières allant des uns aux autres. Ces sociétés sont polycaliques, chaque nid représentant une calie. Certaines calies peuvent par la suite s'isoler et avoir de moins en moins de relations avec le nid d'origine. Elles vont devenir indépendantes. Si, après l'envol des sexués, elles récupèrent une jeune reine fécondée, de nouvelles sociétés complètes se reforment.

Ce mode de fondation est assez fréquent chez des Myrmicinae (*Cremastogaster, Aphaenogaster...*), des Dolichoderinae aussi bien que chez certains Formicinae (*Oecophylla*, les « Fourmis fileuses », *Plagiolepis pygmaea*, très petites Fourmis communes en région méditerranéenne).

— *Migrations :* De nouvelles sociétés peuvent se constituer à la suite de

la migration de reines accompagnées d'ouvrières. Chez *Eciton*, un Dorylinae américain, appelé la « Fourmi légionnaire », les jeunes reines se séparent de la colonie, encore vierges, entourées d'ouvrières ; elles seront fécondées par la suite, au sol (elles sont aptères) (SCHNEIRLA & R.Z. BROWN, *in* WILSON, 1971). Les reines de *Carebara*, Myrmicinae tropicaux qui vivent dans des nids de Termites, mesurent environ vingt millimètres alors que les ouvrières n'en mesurent qu'un et demi. Ces reines volumineuses semblent incapables de soigner seules leur couvain. Au cours du vol nuptial, elles emportent, accrochées à leur corps, quelques ouvrières (fig. 3). Chez *Monomorium pharaonis* (PEACOCK & *al.*, *in* WILSON, 1971) les ouvrières de ces sociétés polygynes émigrent par groupes avec du couvain, comprenant des larves de sexués. Les sexués à l'éclosion s'accouplent dans le nid par adelphogamie (entre frères et sœurs) et reconstituent ainsi de nouvelles colonies complètes. Des migrations de reines accompagnées d'ouvrières se voient aussi chez des *Tapinoma* (*Dolichoderinae*), parfois chez *Formica rufa*, la « Fourmi rousse » des bois.

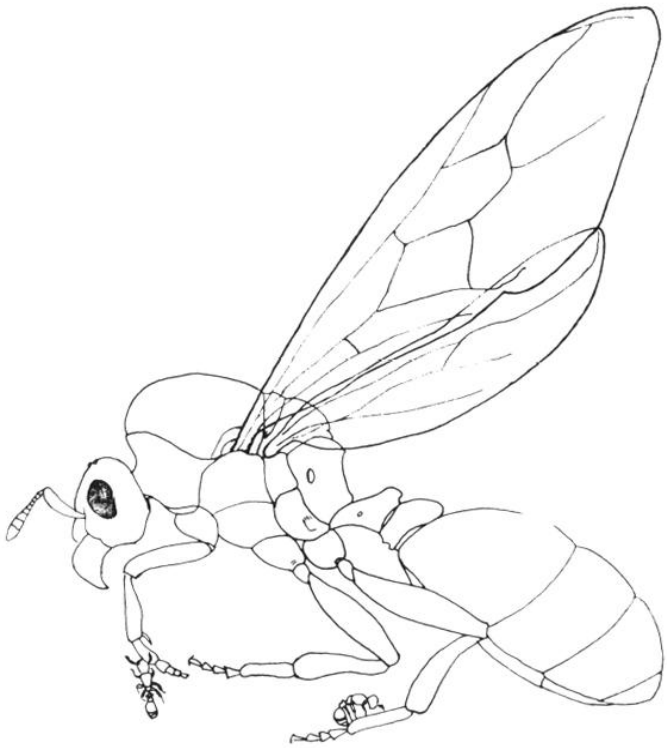

Fig. 3. — Reine fondatrice de *Carebara vidua* Haviland emportant deux minuscules ouvrières accrochées à ses tarses (d'après W.M. WHEELER, 1936).

— *Adoptions :* dans certains cas, après accouplement, les reines cherchent à retourner dans leur nid d'origine ou un autre nid de leur propre espèce. L'adoption se fait plus ou moins facilement. Elles viennent remplacer les plus vieilles reines d'une société polygyne, renouvelant le stock génétique de la société. Cela arrive assez fréquemment chez la « Fourmi rousse » des bois. Adopter une jeune reine peut être un moyen de survivre pour une société monogyne qui a perdu sa fondatrice, par mort naturelle ou par accident.

FONDATIONS DÉPENDANTES OU PARASITISME SOCIAL

Nous venons de voir qu'il existe des Fourmis chez lesquelles les reines sont incapables d'effectuer leur fondation sans le secours d'ouvrières de leur propre espèce.

Abordons maintenant le domaine curieux et compliqué des fondations dépendantes que l'on réunit sous l'appellation de parasitisme social (FOREL, 1898). Dans ces cas, les femelles fécondées font appel à des ouvrières d'une autre espèce que la leur. Ce parasitisme peut prendre deux aspects différents :

— les jeunes reines, et par la suite leur descendance, pratiquent l'esclavagisme, ou doulose : elles volent des cocons d'ouvrières dans le nid d'une espèce plus faible ; les ouvrières ainsi enlevées élèvent le couvain de l'espèce esclavagiste aussi bien que s'il s'agissait de leur propre couvain, dans leur propre nid ;

— ou bien les jeunes reines s'introduisent dans le nid d'une espèce hôte, s'y installent suivant des modalités variées, et là effectuent leur ponte ; leur couvain est élevé par l'hôte, elles-mêmes sont nourries et, avec toute leur descendance, vivront dans le nid de l'hôte.

D'après KUTTER (1969), dans le premier cas, nous parlerons de parasitisme social avec doulose et, dans le second, de parasitisme social sans doulose, ou parasitisme strict.

Parfois, ce parasitisme est temporaire. On le qualifie alors de protélien. La fondatrice et ses premières ouvrières n'ont besoin que d'une aide momentanée. Pendant le début de son existence, la société sera donc mixte, mélange d'ouvrières parasites avec leur reine et d'esclaves ou hôtes. Après une certaine croissance cette société devient progressivement homogène, par disparition naturelle des ouvrières étrangères non remplacées après leur mort.

D'autres Fourmis pratiquent le parasitisme permanent et dépendent durant la vie entière de la société de leurs esclaves ou de leurs hôtes. Leurs colonies seront donc toujours mixtes. S'il s'agit de doulose, périodiquement les ouvrières effectueront des rapts de cocons pour maintenir l'effectif suffisant d'auxiliaires. Dans le cas de parasitisme permanent sans doulose, la reine de la colonie envahie est parfois respectée ; alors elle continue de pondre, donc de donner naissance à des ouvrières, ce qui permet aux Fourmis parasites de continuer leur cycle. Si la reine de l'hôte est exécutée, la société mixte ne vivra que le temps d'assurer la reproduction des sexués parasites. Ensuite, elle dégénérera vite et la nouvelle génération parasite devra chercher un nouvel hôte pour recommencer un cycle. Dans beaucoup de cas, la caste ouvrière parasite est peu active et compte peu d'individus. Le stade ultime du parasitisme permanent strict est représenté par des espèces chez lesquelles il n'y a pas d'ouvrières et dont les sexués sont plus ou moins dégénérés et déformés. Ces espèces sont encore plus totalement dépendantes de l'hôte pour accomplir leur cycle.

Nous classerons donc les fondations dépendantes en quatre catégories : parasitisme social protélien avec et sans doulose, parasitisme social permanent avec et sans doulose (1).

(1) WILSON, 1971 propose le mot *inquilinisme* pour désigner le parasitisme permanent sans doulose. D'origine latine, ce terme est employé classiquement pour nommer « celui qui habite sous le même toit » (SÉGUY, 1967), un locataire, un commensal. Nous préférons donc la terminologie de KUTTER.

1° *Parasitisme protélien avec doulose.*

Il ne se rencontre que chez *Raptiformica sanguinea*. Ce Formicinae des régions tempérées d'Europe, de Sibérie, du Japon et des Etats-Unis, pratique l'esclavagisme ; cependant, l'on trouve souvent dans la nature des colonies sans esclaves.

La fondatrice a besoin d'auxiliaires qu'elle se procure par des voies très variées ; RAIGNIER (1952) cite neuf façons différentes de procéder pour les femelles de *Raptiformica* ! Mais par la suite, au fur et à mesure que la colonie prospère, le nombre d'esclaves proportionnel à celui des ouvrières diminue. Les raids de pillage se font moins fréquents. D'après WASMANN (*in* RAIGNIER, 1952) « De très fortes colonies ne comptent que quelques esclaves ou même n'en ont pas du tout. La moyenne établie pour les colonies prospères serait de une esclave pour cent *sanguinea* ; pour des colonies de vitalité moyenne de une esclave pour dix *sanguinea* et dans les colonies jeunes ou faibles le nombre des esclaves rejoindrait celui des maîtres ». Les auxiliaires appartiennent au groupe des *Serviformica* (*fusca, rufibarbis, picea, lemani, cunicularia*). De nombreux auteurs ont fort bien décrit depuis longtemps les raids de ces pilleuses qui ne sont pas des tueuses. On peut lire les descriptions de ces expéditions chez FOREL (1874), W.M. WHEELER (1910), RAIGNIER (1952) et KUTTER (1969).

2° *Parasitisme protélien sans doulose.*

La jeune reine de *Formica rufa*, nous l'avons vu plus haut, a recours à des ouvrières de son espèce pour effectuer sa fondation. Elle peut également circonvenir des ouvrières de *Serviformica*. Après la mort de celles-ci, la société deviendra purement *rufa*. Des espèces du groupe *Coptoformica*, *F. execta*, *pressilabris*, *naefi*, se comportent de même.

Dendrolasius fuliginosus est un Formicinae d'un noir brillant, assez commun en Europe et vivant en France dans les régions humides. Il nidifie dans les troncs d'arbres vermoulus où il construit des nids de « carton ». Il fait obligatoirement appel pour ses fondations aux ouvrières d'autres groupes de *Lasius* : *umbratus* qui lui-même parasiterait temporairement *L. niger* ou *L. alienus*, ou encore *L. mixtus*, *rabaudi* ou *niger*. Ces espèces auxiliaires sont normalement terricoles et adaptent leur comportement à celui de leur parasite temporaire, vivant dans les arbres. Encore actuellement, on ne connaît pas grand-chose sur la manière dont la reine *fuliginosus* s'y prend pour se faire adopter. Les jeunes sociétés sont toujours mixtes. Il semble en être de même chez toutes les espèces des groupes *Austrolasius* et *Chtonolasius*.

Chez les Dolichoderinae, le genre *Bothriomyrmex* est dépendant de *Tapinoma* pour ses fondations. La femelle parasite pénètre assez facilement dans le nid de *Tapinoma*, malgré les premières attaques des ouvrières ; en effet, dès qu'elle est assaillie, elle s'arrête et ne bouge plus ; d'autre part, elle dégage une odeur extrêmement forte, la même que celle des *Tapinoma*, tout à fait caractéristique. Si la colonie investie est polygyne, ce qui est fréquent, elle se dirige vers une reine qu'elle décapite et les autres s'enfuient avec des ouvrières. Elle met parfois plusieurs heures à accomplir cet acte. SANTSCHI (1906) l'a décrit chez *B. meridionalis* « race » *atlantis* (qu'il appela par la suite *B. decapitans*) s'attaquant à *T. nigerrimum*. La femelle mit deux heures trois

quarts à couper la tête de sa victime qui resta encore en vie pendant quatorze jours, sans tête, remuant de plus en plus faiblement les pattes... Une fois l'exécution accomplie, les ouvrières ne s'intéressent plus à leur reine, n'attaquent plus l'intruse et au contraire la soignent attentivement. Elle est très petite et pauvre en réserves. Une fois adoptée, elle devient assez vite obèse, nourrie abondamment par ses hôtes et dévorant d'elle-même une bonne part de leur couvain.

Dans tous les cas cités, l'évolution est la même : au départ, société mixte formée du parasite et de son hôte, puis disparition progressive de l'hôte et formation d'une société homogène et autonome. C'est le propre d'un parasitisme temporaire.

3° *Parasitisme permanent avec doulose.*

C'est chez les « Fourmis amazones », les *Polyergus*, que l'on trouve l'exemple classique de l'esclavagisme obligatoire et permanent des Fourmis. Leurs mœurs ont fasciné de nombreux chercheurs depuis longtemps et provoqué de multiples observations, bien que ce genre ne soit pas communément répandu.

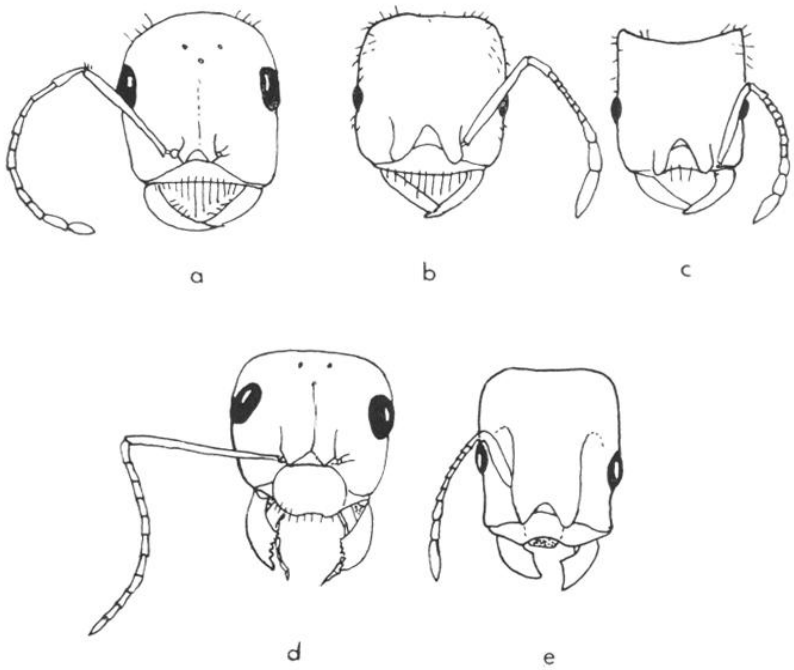

Fig. 4. — Tête de l'ouvrière de cinq espèces esclavagistes ou parasites, montrant des degrés divers dans la modification des mandibules : *a*, *Polyergus rufescens* Latreille, esclavagisme permanent ; *b*, *Strongylognathus huberi alpinus* W.M. Wheeler, *idem* ; *c*, *Str. testaceus* (Schenck), parasitisme ; *d*, *Formica sanguinea* Latreille, esclavagisme temporaire ; *e*, *Harpagoxenus sublaevis* (Nylander), esclavagisme permanent (d'après H. Kutter, 1969).

Ce sont des Formicinae. On en connaît seulement trois espèces : *P. rufescens* en Europe et Amérique du Nord, *P. lucidus* en Amérique du Nord, *P. samurai* au Japon et en Sibérie orientale.

Leur comportement et même, dans une certaine mesure, leur morphologie (fig. 4) sont en rapport avec une fonction très précise : meurtres et vols

régulièrement répétés dans les nids d'espèces moins combatives, pour se procurer les auxiliaires indispensables à leur existence. A leur sujet, RAIGNIER écrit (1952) : « Le manque de plasticité de leur instinct étroitement lié à une fonction déterminée entraîne une incapacité totale pour tout ce qui n'est pas pillage ou bataille. Ce double caractère : développement excessif presque exclusif de l'instinct prédateur, et appauvrissement de tout autre instinct social et même individuel se trahit même dans l'aspect physique de l'amazone (...) les mandibules étroites, pointues, recourbées en faucille, sont des armes redoutables qui d'un coup de pointe percent le crâne de l'ennemi, mais de piètres outils pour les travaux de la paix. Soins ménagers, alimentation et entretien du précieux couvain, tout cela doit être abandonné aux esclaves. Les amazones elles-mêmes dépendent des esclaves pour leur propre alimentation... ». Aussi, la proportion d'esclaves peut atteindre les sept huitièmes de la population totale, d'après RAIGNIER.

Le mode de fondation a été bien vu par EMERY (1909) qui a observé la manière dont une reine *Polyergus* s'introduit dans une colonie complète de *Serviformica*, en nid artificiel. Voici comment il décrit la succession des événements : le 29 juillet (1908) au matin, il installe un nid de *Serviformica fusca* comprenant une reine, dix ouvrières et quelques cocons dans la chambre centrale d'un appareil de JANET (2), isolée des chambres voisines par des bouchons de coton. A onze heures et demie du même jour, il met une reine de *Polyergus*, qu'il avait ramassée désailée le 25, dans une chambre attenante à celle occupée par les *fusca*, après avoir remplacé le bouchon de coton par de la terre humide tassée. La *polyergus* ne semble pas intéressée par le bouchon de terre.

A treize heures, il établit la communication entre les deux chambres. Peu de temps après la reine *Polyergus* entre dans le nid *fusca*. Elle se fait aussitôt attaquer par les ouvrières. La reine *fusca* au contraire est pacifique. Elle s'approche de la *Polyergus* et la lèche. L'observation est interrompue à dix-sept heures. A vingt heures, les ouvrières, sauf deux, se sont réfugiées dans la chambre où était la *Polyergus*, avec les cocons. Les femelles *Polyergus* et *fusca* sont proches l'une de l'autre, dans la chambre où était le nid *fusca* au début ; deux ouvrières tournent autour d'elles. A vingt-deux heures même situation. Le lendemain matin (à neuf heures) la reine *fusca* est trouvée morte, le crâne perforé. Toutes les ouvrières sont rassemblées autour de la *Polyergus*, avec deux cocons restant... elles s'affairent autour d'elle et la lèchent, etc.

WILSON (1971) indique, se référant à l'expérience d'EMERY, que la reine s'introduit dans le nid de *fusca*, se fait adopter en douceur par les ouvrières, et seulement une semaine environ plus tard tue la reine *fusca*. Cette contradiction est sûrement due à une mauvaise traduction du texte d'EMERY.

RAIGNIER (1952) signale également qu'une femelle de *Polyergus* introduite chez des *fusca* tue d'abord, d'emblée, la reine et ensuite se fait adopter facilement par les ouvrières.

On ne sait pas trop si les jeunes fondatrices procèdent toujours ou souvent de cette façon dans la nature. D'après certains auteurs, la fondation pourrait se faire aussi par bouturage : quelques esclaves du nid d'origine récupérant

(2) Un appareil de JANET est un nid en plâtre, comprenant plusieurs logettes ou chambres ; pour la description et le mode de fabrication, consulter RAIGNIER (1952).

une reine après le vol nuptial ; ou bien il y aurait retour provisoire des femelles fécondées dans leur nid, où elles seraient d'ailleurs attaquées par les ouvrières de leur espèce, mais bien accueillies par les esclaves ; par la suite, elles participeraient aux raids de pillage et se sépareraient alors du reste de la colonie, seules avec des cocons volés, ou accompagnées d'esclaves ; ou bien encore elles resteraient dans un nid pillé, tuant la reine et se faisant adopter par les survivantes des massacres.

Un autre Formicinae, *Rossomyrmex proformicarum,* pratique l'esclavagisme permanent. Il vit dans les steppes du Sud-Est de la Russie, aux dépens de *Proformica nasuta.*

Chez les Myrmicinae, dans le genre *Harpagoxenus,* les fondatrices capturent des nymphes chez certains *Leptothorax.* Elles ne tuent pas la reine mais la mettent en fuite ainsi que ses ouvrières. Elles sont généralement ergatoïdes, c'est-à-dire qu'elles ont l'apparence d'une ouvrière, mais avec un gastre plus volumineux et des ocelles. Par la suite, les ouvrières *Harpagonexus* pratiquent des raids de pillage, mais moins meurtriers que ceux des *Polyergus.*

Enfin, un autre Myrmicinae, *Strongylognathus,* est un genre paléarctique proche du genre *Tetramorium* qu'il exploite. La seule différence morphologique notable concerne les mandibules qui chez *Strongylognathus,* sont pointues, falciformes comme celles des *Polyergus* (fig. 4).

Le groupe de *S. huberi* forme des nids indépendants assez populeux dont les ouvrières volent des nymphes de *T. caespitum.* Un autre groupe vit en véritable parasite comme on le verra au paragraphe suivant. On ignore si les fondatrices de *S. huberi* tuent les reines des nids qu'elles pillent ou si elles se contentent de dérober des nymphes.

Ce genre offre une transition entre les espèces esclavagistes et les parasites stricts.

4° *Parasitisme permanent sans doulose ou parasitisme strict.*

Il arrive, en montagne, très rarement, qu'en découvrant sous une large pierre plate un nid de *Tetramorium caespitum,* on aperçoive au milieu des ouvrières noires ou brun foncé quelques individus de couleur plus claire, plus grêles, qui sont peut-être des ouvrières immatures. Mais si l'on regarde de près les mandibules d'une de ces ouvrières, elles sont falciformes. Si l'on creuse suffisamment le sol, le couvain apparaît et avec de la chance la reine *Tetramorium,* de la même couleur foncée, deux fois plus grosse que ses ouvrières, très vive et prête à s'enfuir ; à ses côtés une autre reine, d'un roux clair, à peine plus grosse qu'une ouvrière. En outre, au mois d'août, on voit aussi de nombreux sexués, roux. Il s'agit d'une fourmilière de *T. caespitum* parasités par *Strongylognathus testaceus.* Les deux reines vivent côte à côte. Généralement, il y a peu d'ouvrières du parasite, environ cent pour dix mille *Tetramorium* et le couvain parasite se compose en majorité de larves et nymphes de sexués. Par contre, la société *Tetramorium* produit peu de sexués et peut-être même moins d'ouvrières qu'une colonie pure.

On suppose que la fondatrice *S. testaceus* s'introduit dans un nid et se fait adopter avec beaucoup de difficulté, car ces sociétés mixtes sont très rares. Les ouvrières paraissent peu actives, se faisant nourrir et transporter par leurs hôtes.

Les *Epymyrma* comprennent huit espèces, dont cinq méditerranéennes, et sont tous parasites. Certains n'ont été trouvés qu'une fois, toujours dans un nid de *Leptothorax*. Leur rareté permet mal de préciser leur répartition et leur biologie. Le comportement semble variable d'une espèce à l'autre. Cependant on connaît quelques détails sur certains.

VANDEL (1928) a étudié *E. vandeli* chez *Leptothorax* (*Temnothorax*) *recedens*. Celui-ci établit des nids peu populeux composés d'une reine et de vingt à soixante ouvrières « ... dans des souches de chênes minées par les Termites et dont le bois est devenu extrêmement friable » (VANDEL, 1928). L'auteur a constaté que les nids parasités contiennent : des ouvrières du *Leptothorax*, jamais de couvain ni de reine de cette espèce, la reine féconde d'*Epimyrma* et son couvain composé d'œufs, larves et nymphes de sexués. Il a pu prélever et examiner une demi-douzaine de nids dans le Tarn-et-Garonne. Les sexués d'*Epimyrma* sont adultes en août-septembre. Il a remarqué l'absence constante d'ouvrières parasites, que ce soit sous forme de couvain ou d'adulte. Chez *E. vandeli*, la caste ouvrière a disparu.

Pour étudier la fondation, il met en présence une femelle féconde d'*Epimyrma* et une petite colonie pure de *L. recedens*. L'*Epimyrma* est tout de suite attaquée par les ouvrières. Munie d'un aiguillon bien développé, elle se défend vigoureusement et paralyse ses adversaires en les piquant. L'expérience commence à treize heures quarante-cinq. Après avoir été repoussée plusieurs fois, à seize heures, elle arrive à pénétrer dans le nid et jusqu'à la femelle *Leptothorax*. Un quart d'heure plus tard, elle l'a presque achevée à coups d'aiguillon et cherche à la tirer hors du nid. Les ouvrières se désintéressent alors de leur reine et à seize heures trente la femelle *Epimyrma* semble définitivement adoptée, entourée et léchée. La société *Leptothorax* dégénère peu à peu, après la naissance des sexués du parasite qui eux-mêmes ne peuvent survivre qu'en trouvant un nouvel hôte.

La fondatrice d'*Epimyrma stumperi*, pour pénétrer chez son hôte, *Leptothorax nigriceps*, s'accroche au dos d'une ouvrière et s'enduit des sécrétions de celle-ci, donc de son odeur. Ainsi protégée, elle s'attaque à la reine qu'elle étrangle progressivement. Ensuite, elle commence sa ponte, acceptée par les ouvrières (STUMPER & KUTTER, 1951). Les ouvrières parasites existent, dans la proportion de dix, pour cent *Leptothorax*. Elles semblent capables de se nourrir elles-mêmes mais se font plutôt alimenter par leurs hôtes.

Les femelles de *Solenopsis* (*Labauchena*) *daguerrei*, en Argentine et en Uruguay, s'introduisent ainsi chez *Solenopsis saevissima*, les « Fourmis de feu ». Ce sont des parasites sans ouvrières. Plusieurs fondatrices s'introduisent dans le nid et, de concert, se cramponnent à la reine. Elles sont d'abord durement attaquées par les ouvrières mais dès qu'elles parviennent à s'accrocher à la reine, elles sont plus ou moins tolérées. Elles mettent parfois plusieurs semaines à décapiter leur victime. Certaines y trouvent la mort, mises en morceaux par les *Solenopsis* (BRUCH, 1930).

Le Formicinae *Plagiolepis pygmaea* peut abriter deux parasites, l'un très rare, *Plagiolepis grassei*, et l'autre relativement fréquent, *Plagiolepis xene*. Le premier possède quelques ouvrières, l'autre n'en a plus. LE MASNE (1956) considère ces trois espèces, d'après leur morphologie et leur biologie, comme un exemple du passage de la vie libre au parasitisme strict. Le tableau

ci-dessous, d'après WILSON (1971) et les données de LE MASNE (1956) résume les caractères des trois espèces :

	P. pygmaea hôte	*P. grassei* parasite intermédiaire	*P. xene* parasite net
Taille de la reine	3,4 - 4,5 mm	2,0 - 2,4 mm	1,2 - 1,3 mm
Développement des ailes de la reine	normal	normal	variable, souvent rudimentaire
Mâle	normal, beaucoup plus petit que la reine	ressemble un peu à la reine, un peu plus petit. Ailes parfois rudimentaires	ressemble beaucoup à la reine, même taille. Ailes toujours rudimentaires
Caste ouvrière	normale, abondante. Apparition *avant* les sexués	peu d'ouvrières. Apparition *après* les sexués	absente

Le mode de fondation est mal connu. KUTTER (1952) constate qu'il y a adelphogamie dans le nid de l'hôte. PASSERA (1964) montre que les jeunes femelles fécondées sont très mal accueillies par les ouvrières de nids étrangers. Mais elles-mêmes ne sont pas agressives ; dans la nature comme en élevage, elles vivent aux côtés des reines hôtes. Selon son hypothèse, la dissémination se ferait de la manière suivante ; de jeunes reines *xene*, ou *grassei*, accompagneraient les groupes d'ouvrières et de reines *pygmaea* qui se séparent par bouturage de la société mère. Il a remarqué (1966, 1972), dans le cas de mélange avec *P. xene* surtout, que la société parasitée survit puisqu'elle conserve ses reines, mais que la fécondité de celles-ci diminue de moitié.

Un parasitisme encore plus avancé se voit chez *Anergates atratulus*, curieuse Fourmi qui vit aux dépens de *Tetramorium caespitum*. Ce parasite a une aire de répartition assez vaste, mais très clairsemée, dans toute l'Europe centrale et la Sibérie. Là où on le trouve, il existe en abondance. Il ne possède pas de caste ouvrière et la morphologie des sexués est très modifiée. Les mâles ne ressemblent pratiquement plus à des Fourmis (fig. 5) : de teinte jaunâtre, aptères, minuscules (deux millimètres au plus) par rapport à leurs hôtes, ils traînent difficilement un abdomen déformé recourbé en crosse ; les femelles, plus conformes, ont des ailes mais une fois fécondées et installées chez l'hôte, elles deviennent physogastres : leur abdomen grossit démesurément jusqu'à atteindre la taille d'un petit pois ! Elles pondent de nombreux œufs dont naissent uniquement des mâles et femelles reproductrices qui s'accouplent à l'intérieur du nid par adelphogamie. La jeune femelle fécondée, encore svelte, s'envole et essaye de s'introduire dans un nid de *T. caespitum*. Elle y arrive très difficilement, mais si elle réussit à se faire accepter, les ouvrières tuent alors leur propre reine. Puis elles l'entourent,

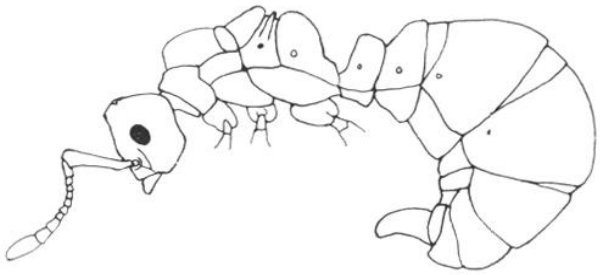

Fig. 5. — Mâle d'*Anergates atratulus* (Schenck) (d'après EMERY, 1922).

la gavent, très rapidement son abdomen grossit et elle se met à pondre. La société parasitée disparaît à la mort des ouvrières.

Enfin, on considère comme stade ultime du parasitisme social des Fourmis le cas de *Teleutomyrmex schneideri*, découvert par KUTTER en 1949, à 2 000 m d'altitude dans les Alpes suisses, et retrouvé en 1955 par COLLINGWOOD dans la région de Briançon, à la même altitude. Cette espèce vit pratiquement en ectoparasite de *T. caespitum* (STUMPER, 1950). Il n'existe pas d'ouvrières. Les mâles et femelles sont ailés, très petits (deux millimètres au maximum), fragiles. Un abdomen plat, légèrement concave, et des tarses élargis permettent aux femelles de s'agripper fortement sur leur hôte. De plus, il existe sur tout le corps de l'Insecte un grand nombre de glandes dont les sécrétions semblent fortement attractives pour les *Tetramorium*. Les pièces buccales sont régressées, l'appareil de nettoyage tibio-tarsal des pattes antérieures également. La reine de *Teleutomyrmex* est peu capable de se déplacer et elle passe sa vie entière, qui est brève, accrochée au corps de son hôte, la reine de *Tetramorium*, qui peut se retrouver presque immobilisée par le poids de plusieurs femelles parasites (fig. 6). Celles-ci pondent sur son dos, entourées de tous les soins que les ouvrières apportent à leur propre reine.

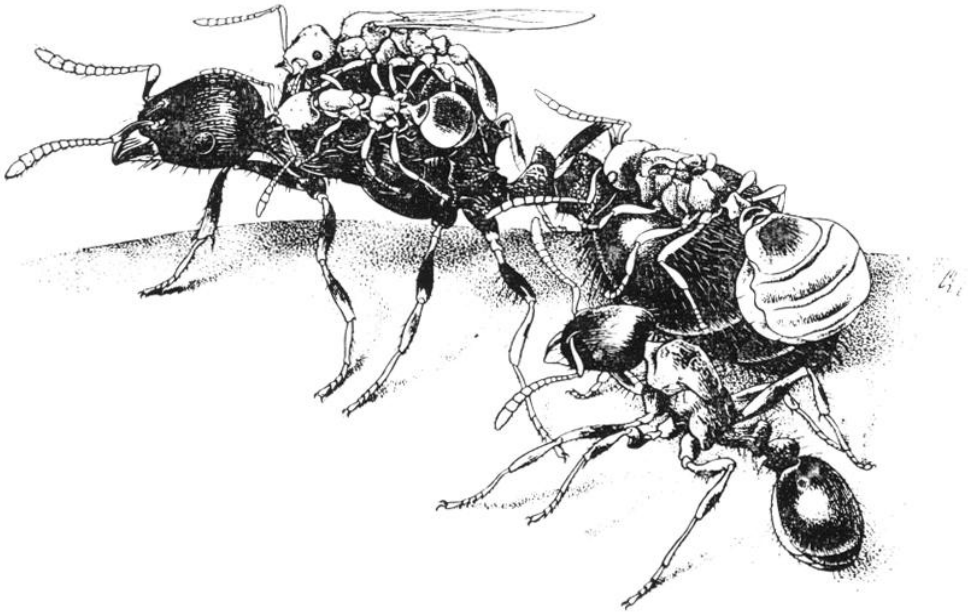

Fig. 6. — Reine de *Tetramorium caespitum* (L.) portant trois femelles de *Teleutomyrmex schneideri* Kutter, dont une, à droite, déjà physogastre ; au premier plan une ouvrière de *T. caespitum* (L.) (dessin de W. LINSENMAIER, avec l'aimable autorisation de M. H. KUTTER).

La fécondation a lieu dans le nid par adelphogamie. Puis les femelles perdent leurs ailes, leur abdomen gonfle et elles commencent leur ponte ; ou peut-être s'envolent-elles à la recherche d'un autre nid, où elles s'introduiraient en s'accrochant au dos d'une ouvrière ? Si elles arrivent à pénétrer ainsi dans une nouvelle fourmilière, leurs secrétions attractives doivent leur permettre d'être relativement vite acceptées.

Au terme de cet exposé, nous nous contenterons de faire quelques remarques. Durant les trente dernières années passées, de nombreuses espèces parasites

ont été découvertes (WILSON, 1971) notamment chez *Monomorium, Solenopsis, Leptothorax,* sans oublier cet extraordinaire *Teleutomyrmex* chez *Tetramorium.* Toutes appartiennent à la sous-famille des Myrmicinae. D'autre part, l'on commence à disposer de monographies portant sur des espèces étudiées une par une, qui ont permis de préciser la biologie, et notamment la fondation, chez des Fourmis diverses.

En partant des faits connus actuellement, on peut considérer que, chez beaucoup d'espèces, les reines effectuent seules leur fondation. La doulose existe surtout chez des Formicinae qui, par contre, abritent très rarement des espèces parasites. Le parasitisme strict permanent est surtout fréquent chez les *Myrmicinae* et plus spécialement dans certains genres.

Mais il faut reconnaître qu'on a très peu de renseignements sur la biologie des espèces tropicales, qui représentent la majorité des Fourmis. 56 % des cas de parasitisme ont été découverts et les observations les plus complètes effectuées dans la région paléarctique (KUTTER, 1969). Comme le souligne fort justement WILSON (1971) c'est peut-être parce que, jusqu'à une époque récente, la majorité des chercheurs qui se sont consacrés à ces études étaient des Européens.

Beaucoup de travail reste encore à faire dans l'étude des Fourmis. Ce que nous savons déjà prouve qu'il est bien difficile d'établir des lois générales à propos de leur biologie et combien sont grandes la diversité et la souplesse des comportements dans ce groupe, à la différence de ce qui se passe chez les autres Hyménoptères sociaux, beaucoup plus stéréotypés.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BÉSUCHET (Cl.), 1978. — Les *Atta*, Fourmis champignonistes (*L'Entomologiste*, 34 (6) : 221-231).

BRUCH (C.), 1930. — Notas preliminares acerca de *Labauchena daguerrei* Santschi (*Rev. Soc. ent. Argentina*, 33 : 73-80).

EMERY (C.), 1909. — Nuove osservazioni ed esperimenti sulla Formica Amazzone (*Rend. R. Accad. Sc. Inst. Bologna*, Sc. Fis., N.S., XIII : 31-51).

FOREL (A.), 1874. — Les Fourmis de la Suisse, 2e éd. révisée et corrigée, 1920, Ed. Le Flambeau, La Chaux-de-Fonds, XVI + 333 p.

— 1898. — La parabiose chez les Fourmis (*Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, 34 : 380-384).

HOLLDOBLER (B.) & WILSON (E.O.), 1977. — The number of queens : an important trait in Ant evolution (Hym. Formicidae) (*Naturwissenschaften*, 64 (1) : 8-15).

JANET (C.), 1907. — Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs après le vol nuptial chez la reine de la Fourmi (*Lasius niger*). Ducourtieux et Gout, Limoges, 149 p.

KUTTER (H.), 1952. — Ueber *Plagiolepis xene* Stärcke (*Mitt. schw. Ent. ges.*, XXV (2) : 57-72).

— 1969. — Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz (*Naturforschenden Ges. in Zürich*, 171 : 1-62).

LE MASNE (G.), 1956. — Recherches sur les Fourmis parasites. *Plagiolepis grassei* et l'évolution des *Plagiolepis* parasites (*C.R. Acad. Sc., Paris*, 243 : 673-675).

PASSERA (L.), 1964. — Données biologiques sur la Fourmi parasite *Plagiolepis xene* Stärcke (*Ins. soc.*, 11 (1) : 59-70).

— 1966. — Fécondité des reines au sein de la myrmecobiose *Plagiolepis pygmaea* Latr. - *Plagiolepis xene* Stärcke (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 263 : 1600-1603).

— 1972. — Longévité des fourmilières de *Plagiolepis pygmaea* Latr. infestées par le parasite social *Plagiolepis xene* Stärcke (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 275 : 409-411).

RAIGNIER (A.), 1952. — Vie et mœurs des Fourmis. Ed. Payot, Paris, 221 p.

SANTSCHI (F.), 1906. — A propos des mœurs parasitiques temporaires des Fourmis du genre *Bothriomyrmex* (*Ann. Soc. ent. France*, 75 : 363-392).
SÉGUY (E.), 1967. — Dictionnaire des termes techniques d'Entomologie élémentaire, *Encyclopédie entomologique*, XLI. Ed. Lechevalier, Paris, 465 p.
STUMPER (R.), 1950. — Les associations complexes des Fourmis. Commensalisme, Symbiose et Parasitisme (*Bull. Biol. France et Belgique*, LXXXIV (4) : 376-399).
STUMPER (R.) & KUTTER (H.), 1951. — Sur l'éthologie du nouveau myrmecobionte, *Epimyrma stumperi* (nov. spec. Kutter) (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, 233 : 983-985).
TAYLOR (W.R.), 1978. — *Nothomyrmecia macrops* : a living fossil ant rediscovered (*Science*, 10 : 979-985).
VANDEL (A.), 1928. — Observations sur les mœurs d'une Fourmi parasite : *Epimyrma Vandeli* Santschi (*Bull. Soc. ent. France*, 1927 : 289-295).
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 (*Ins. Soc.*, 4 (4) : 391-408).
WASMANN (E.), 1910. — Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen (*Biol. Centralbl.*, 30 : 453-464).
WHEELER (W.M.), 1910. — Ants : their structure, development and behavior. Columbia University Press, N. Y., XXV + 663 p.
WHEELER (G.C. & J.), 1972. — The subfamilies of *Formicidae* (*Proc. ent. Soc. Washington*, 74 : 35-45).
WILSON (E.O.), 1971. — The Insects Societies. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 548 p.

(*Laboratoire d'Entomologie du Muséum national d'Histoire naturelle, 75005 Paris*).

Analyse d'ouvrage

A. VILLIERS, 1979. — Initiation à l'Entomologie, tome I, Anatomie, Biologie et Classification, 324 p., 225 fig., 20 pl. col. h.-t., [3] p. Société nouvelle des Edit. Boubée & Cie, Paris.

Avec ce livre de mon excellent collègue et ami André VILLIERS, dont on connaît l'immense puissance de travail, l'entomologiste ou toute autre personne cherchant à élargir le champ de ses connaissances, pourra facilement s'initier à l'Entomologie moderne.

Ce fascicule remplace les deux premiers tomes de l'« Introduction à l'Entomologie » rédigés par le Pr Dr R. JEANNEL, publiés en 1945 et épuisés depuis longtemps. Si le texte fait de larges emprunts à celui de R. JEANNEL, de nombreuses parties ont été entièrement remaniées par A. VILLIERS.

Il serait beaucoup trop long, lors d'une telle analyse, d'entrer dans tous les détails. On se contentera donc de donner les titres des huit chapitres : généralités, morphologie externe, organisation interne, les fonctions, le développement, le comportement, la vie sociale et classification générale des Insectes.

De nouvelles figures au trait et les vingt planches en couleurs, illustrant fort à propos des Insectes étrangers à la faune française, sont dues au talent de l'auteur. Qu'il en soit félicité.

C'est un livre qui doit être conseillé aux jeunes générations ayant attrapé le « virus » de l'Entomologie. — P. VIETTE.

Le Secrétaire-rédacteur : P. VIETTE.

Pierre André Impressions, Paris.
9003 — Dépôt légal n° 1688 — Imprimerie LUSSAUD, Fontenay-le-Comte — 4e trimestre 1979