

606 LES SOCIÉTÉS D'INSECTES 22 JANVIER 1992 HEBDOMADAIRE 14 F

textes et  
documents  
pour la classe

tdc

ACTUALITÉS  
Télérama Junior  
le premier hebdo télé  
pour les jeunes



CENTRE NATIONAL DE DOCUMENTATION PÉDAGOGIQUE

**LES SOCIÉTÉS  
D'INSECTES**

Pour Alain Lenoir, bien cordialement,

*A.T.E.*  
**tadc**

textes et documents pour la classe

n° 606  
22 janvier  
1992  
**HEBDOMADAIRE**

RÉDACTRICE EN CHEF  
Évelyne Lattanzio  
ADJOINTE À LA RÉDACTRICE EN CHEF  
Annette Lambotin  
TDC ACTUALITÉS  
Isabelle Bourrinet-Sébert (chef de rubrique),  
Frédérique Lorenceau  
RÉDACTION  
Madeleine Daire, Jeanne Gauthier,  
Jacqueline Lavaud, Vivette Parent-Schaefer,  
Antoine Roux, Antoine Sabbagh,  
Christiane Yamada-Pédersen  
MAQUETTE  
Nicole Hugues  
ICONOGRAPHIE  
Marie-Christine Peyr-Jurilli, Pierre Philippon  
SÉCRÉTARIAT  
Corinne Saujot

**TDC - Rédaction**  
31, rue de la Vanne, 92541 Montrouge Cedex  
Tél. 16 (1) 46.57.11.17  
Télécopie : 16 (1) 46.57.57.31

**Service abonnements :**  
Formulaire p. 27.  
Renseignements ou réclamations : numéro vert  
05.30.33.36. Bureaux ouverts au public : CNDP,  
4, rue des Irlandais, 75005 Paris

Les textes cités dans les dossiers de TDC le sont  
à titre documentaire : les opinions qu'ils peuvent  
exprimer doivent être appréciées de ce point de  
vue.

TDC est une publication du Centre national de  
Documentation pédagogique,  
29, rue d'Ulm,  
75230 PARIS CEDEX 05,  
16 (1) 46.34.90.00.  
DIRECTEUR DE LA PUBLICATION :  
Pierre Trincal

C.P.P.A.P. n° 1132 A.D. I.S.S.N. 0395-6601

RÉGIE PUBLICITAIRE  
Ariane Sponsorégie, Roland Friedland,  
16, rue du Colisée, 75008 Paris  
Tél. 42.25.05.55

Imprimerie : E. VINCENT, Z.I. du Menneton,  
26, avenue Charles-Bedaux, 37000 Tours

**LES NUMÉROS  
À PARAÎTRE**  
**La pomme de terre  
(le 29 janvier 1992)**  
**L'URSS :**  
des nationalismes  
aux indépendances,  
**Femmes du Maghreb,**  
**Les Systèmes d'écriture.**

**DOSSIER** Anne Teyssède

**LES SOCIÉTÉS D'INSECTES**

**Le point**  
**UN POUR TOUS, TOUS POUR UN**  
Les sociétés supérieures d'Insectes sont des superorganismes où les individus, totalement dépendants du groupe, ne sont que des maillons. ~~Complètement~~ fermées, hyperorganisées, ~~entièrement~~ régulées par des substances chimiques, elles constituent un exemple frappant de réussite écologique. Curieux phénomène que ces sociétés dont la majorité des membres est stérile et altruiste ! ..... **4 à 13**

**Gros plan**  
**DÉGUISEMENT OLFACTIF CHEZ LES FOURMIS**  
Les Fourmis attaquent d'autres Fourmis, mais tolèrent des intrus d'espèces différentes. Pourquoi ? ..... **14 et 15**

**Pleine page**  
Termites : la reine, le roi et la cour ..... **16 et 17**

**Documents**  
— Arts et métiers du bâtiment  
— Fins gourmets et faims dévorantes  
— Des langages performants  
— Comment expliquer l'existence de telles sociétés ? ..... **19 à 25**

**Bibliographie** ..... **26 et 27**

**ACTUALITÉS**

**Rencontre :** avec Valérie Hurier, rédactrice en chef, pour le lancement de *Télérama Junior* ..... **28 et 29**  
**Cinéma :** *Double vue* de Mark Peploe ..... **30**  
**Bandes dessinées :** la sélection du trimestre ..... **30**  
**Théâtre :** *La vie est un songe* au théâtre de l'Épée de bois ..... **31**

**OUVERTURES**

**8 pages d'éducation à la consommation**  
**Supplément à TDC pp I à VIII**

Couverture : **Abeille, la reine et sa cour.** Une belle cour, exceptionnellement placée sur deux rangs. Cette formation est toujours fugace et les effectifs en sont renouvelés à tout moment par les déplacements de la reine sur le rayon.  
Anne et Jacques Six

## LES SOCIÉTÉS D'INSECTES

# Un pour tous, tous pour un

Pour de nombreuses espèces animales, vivre en groupe est assurément un bon moyen de survivre. Et pourtant, outre les Mammifères, il existe bien peu de véritables sociétés qui présentent un haut degré d'organisation. On les trouve principalement chez les Insectes. Mais ils ne sont que 1/100 de leur classe à former de telles sociétés et à mériter le nom d'Insectes sociaux.

« Communauté, identité, stabilité » : ces sociétés, régies par une logique fonctionnelle implacable, évoquent étrangement la société imaginée, en 1932, par Aldous Huxley dans *Le Meilleur des mondes*, dont c'était la devise. Les analogies sont frappantes : production de nouveau-nés en série, préconditionnement chimique aux tâches futures, standardisation, division du travail...

Mais les enjeux, bien sûr, ne sont pas les mêmes ! Dans ces sociétés d'Insectes, tout est régulé, harmonisé par les échanges chimiques (nourriture, élevage, information, défense...) qui assurent une totale cohésion à la communauté. Une mécanique d'autant mieux rodée et efficace qu'elle n'est pas totalement figée.

En effet, une remarquable faculté d'adaptation, de reconversion permet à ces apparents robots de réagir devant l'imprévu.

La découverte de ce monde fascinant, véritable réussite écologique, n'a pas fini de nous étonner. D'autant qu'il semble en contradiction avec la théorie darwinienne selon laquelle la sélection naturelle s'opère au seul niveau individuel. Or, chez ces Insectes, tous œuvrent au bien collectif, quitte à se sacrifier. Abnégation bien déconcertante puisque, à part la reine ou le couple royal, ils sont stériles. Comment la nature a-t-elle permis l'existence de telles sociétés ? C'est un paradoxe que la science actuelle est en voie de résoudre.

*Dossier réalisé par Anne Teyssède, biologiste, avec la collaboration, pour TDC, de Madeleine Daire (rédactrice), Pierre Philippon (iconographe), Élisabeth Prigent et Nadine Dupalu (maquettistes).*



**E**nviron deux millions d'espèces ! Assurément la classe des Insectes est la plus nombreuse du règne animal. La plupart vivent en solitaires ou en groupes peu (ou pas) structurés. Ils ne sont qu'une minorité à constituer des sociétés complexes à l'organisation très poussée et sont, pour cette raison, rassemblés sous le terme d'*Insectes sociaux*. Il s'agit d'une part des Fourmis, de certaines Abeilles et Guêpes sociales (environ 16 000 espèces), qui appartiennent toutes à l'ordre des Hyménoptères (1), et d'autre part des Termites, ou Isoptères (2) (environ 2 000 espèces).

Le succès écologique des Insectes sociaux est manifeste : Termites, Fourmis et Abeilles sociales sont parvenus à coloniser les biotopes (3) les plus divers. C'est, bien sûr, dans les forêts tropicales chaudes et humides, très productives, qu'on en rencontre le plus : à eux seuls, les Fourmis et les Termites d'Amazonie totalisent la moitié de la biomasse de toutes les autres espèces réunies, Mammifères et Oiseaux compris ! Mais ils se sont également installés dans des régions au climat très aride, telles que les déserts et les steppes. Cette réussite s'explique par leur organisation sociale.



Anne et Jacques Six

### Travail collectif chez les Abeilles mellifères

Pendant la construction du rayon de cire, les ouvrières établissent une chaîne, s'accrochant les unes aux autres par les pattes : on l'appelle la chaîne cirière. Ici, des butineuses, portant encore leurs pelotes de pollen (en jaune), se sont laissées détourner de leur activité et sont prises dans la chaîne.

Bien qu'ils soient fort éloignés les uns des autres du point de vue zoologique, les Hyménoptères sociaux et les Termites ont élaboré des systèmes sociaux très semblables. La similitude et l'originalité de leurs sociétés sont telles que les entomologistes les désignent sous un seul et même terme, celui d'*eusociétés*, dans le sens de sociétés vraies ou complètes, reposant sur trois caractéristiques fondamentales.

#### **Des milliers, voire des millions, d'individus stériles**

D'une part, la reproduction concerne une infime minorité des adultes : la « reine » chez les Hyménoptères sociaux, le « couple royal » chez les Termites. L'ensemble des autres, qui peuvent atteindre des milliers, voire des millions d'individus selon l'espèce, est pratiquement stérile et se partage les diverses tâches sociales. Ces « ouvriers » stériles sont uniquement de sexe génétique femelle chez les Four-

mis, les Abeilles et les Guêpes sociales, il s'agit d'individus des deux sexes chez les Termites.

D'autre part, tous les ouvriers de la société collaborent à l'élevage des jeu-

nes : que ce soit par le nourrissage et le nettoyage des larves, la construction de leurs logettes individuelles ou de leur crèche collective, ou encore par leur défense. Enfin, plusieurs générations

●●●

### Les Insectes à socialité intermédiaire

Entre les espèces solitaires et les espèces sociales à proprement parler, existent bien sûr quantité d'Insectes « grégaires » à socialité intermédiaire.

Le premier degré de socialité est celui des groupes simples et homogènes, composés d'individus semblables à rôles interchangeable. Citons les Blattes germaniques — les indésirables « cafards » de nos cuisines — ou encore les Criquets migrateurs.

D'autres espèces montrent une ébauche d'organisation sociale. Chez les Insectes dits « subsociaux », les deux parents (ou la mère seule) demeurent auprès de leur progéniture tant que dure sa phase de croissance, pour la nourrir et la protéger, puis s'en séparent ou meurent. C'est le cas de divers Coléoptères nécrophages.

Chez les Insectes « semi-sociaux », enfin, un groupe d'adultes — chacun d'eux pouvant être chargé de famille — vit en communauté et pratique une certaine division du travail. Ainsi, chez certains Pucerons, au stade aptère, des individus « normaux » parthénogénétiques cohabitent avec d'autres mieux armés et stériles, qui se chargent de la défense du groupe.

Si les Fourmis et les Termites sont tous (eu)sociaux, les Abeilles et les Guêpes comptent aussi des espèces solitaires, subsociales et semi-sociales. Pour cette raison, l'étude comparée de leur comportement et de leur écologie constitue une méthode précieuse de recherche sur l'évolution des eusociétés.

(1) Ordre d'Insectes pourvus d'ailes (-ptères) membranées (hymen) transparentes.

(2) Étymologiquement : à ailes égales.

(3) Milieu de vie.

cohabitent : lorsqu'une larve se nymphose (4) en adulte, elle ne quitte pas la colonie, mais demeure jusqu'à sa mort (sauf exceptions) auprès de sa mère et de ses sœurs (et éventuellement frères) plus âgées, pour s'occuper des nouvelles générations.

Si ces trois caractéristiques résument l'originalité de leurs sociétés (cf. pourtant encadré p. 8), elles ne suffisent pas à décrire la multiplicité des activités effectuées par les Insectes sociaux, ni la complexité de leur organisation. Examinons d'un peu plus près les diverses « occupations » exercées par les ouvrier(e)s au sein de leur colonie, ainsi que les produits concrets de leur collaboration sociale.

Tous les Insectes sociaux construisent des habitations plus ou moins compliquées, dans lesquelles ils se protègent des prédateurs et des intempéries. Ce comportement est une des clés de leur réussite, car il autorise la pérennité de leurs sociétés malgré les vicissitudes climatiques : saison sèche en Afrique et en Amérique du Sud, hiver froid sous nos latitudes. Grâce à leurs constructions fortifiées et climatisées, ils ont même colonisé des biotopes très peu hospitaliers, comme le désert en particulier. Seules les Guêpes sociales, dont l'organisation est moins complexe que celle des autres Insectes sociaux et dont les nids de carton sont peu solides, vivent en sociétés « annuelles » : elles disparaissent presque toutes à la mauvaise saison, et les femelles survivantes bâtissent en solitaires, à chaque printemps, de nouveaux nids pour y fonder de nouvelles colonies.

Diverses espèces de Fourmis et de Termites se « contentent » de creuser

des galeries et des chambres dans le sol ou les arbres (vivants ou morts) : c'est le cas de la petite Fourmi rouge *Myrmica rubra* ou du Terme lucifuge *Reticulitermes lucifugus* de nos régions par exemple. D'autres construisent de véritables édifices, à l'aide de matériaux variés : les Guêpes sociales fabriquent leurs nids cartonneux à l'aide de débris végétaux préalablement malaxés ; les Fourmis tisserandes confectionnent un nid de feuilles, qu'elles cousent les unes aux autres avec du fil de soie : pour ce faire, elles se servent des larves séricigènes (c'est-à-dire productrices de soie) comme de navettes ! De nombreuses espèces de Termites adaptées aux régions désertiques fabriquent, à l'aide de minuscules boulettes de terre mâchée, d'imposantes habitations fortifiées au sein desquelles règnent une température, une oxygénation et une humidité constantes.

### Collaborer à la collecte pour nourrir les larves et la reine

Quant aux Abeilles mellifères (5) ou Abeilles domestiques, elles sécrètent elles-mêmes un matériau de construction remarquablement léger et résistant, la cire : celle-ci leur permet de bâtir en peu de temps et avec une grande précision les rayons de leur ruche et les milliers d'alvéoles dans lesquelles elles élèvent leur couvain (6) et stockent leurs provisions.

L'alimentation des Insectes sociaux est très variée, bien entendu, à l'image du grand nombre des espèces. Les Fourmis ont toutefois les régimes les

plus divers : elles peuvent être végétales ou carnivores, généralistes ou spécialistes. La plupart des Termites se nourrissent de bois (vivant ou mort) ou d'herbes : incapables de digérer eux-mêmes la cellulose, ils sont assistés dans cette tâche par les protozoaires ou les bactéries symbiotiques qu'ils hébergent dans leur intestin. Les Abeilles, on le sait, collectent le pollen et le nectar des fleurs. Quant aux Guêpes sociales, elles nourrissent leurs larves en pleine croissance d'insectes tués (chenilles principalement), aliments riches en protéines, mais se contentent pour elles-mêmes de végétaux sucrés, fruits et baies.

Quel que soit leur régime alimentaire, les Insectes sociaux ont pour caractéristique commune de collaborer à la collecte des aliments, de se les partager entre eux, et d'en nourrir les larves et la reine (ou le couple royal).

La première étape est l'approvisionnement. De façon très générale, lorsqu'un(e) ouvrier(e) « pourvoyeur » a découvert un aliment de grande dimension, il en prélève une parcelle puis marque l'endroit à l'aide d'une sécrétion chimique odorante avant de rejoindre l'habitation coloniale. Sur le chemin du retour, il dépose régulièrement une goutte de cette substance, baptisée « phéromone de piste », qui permettra l'orientation ultérieure de ses comparses vers la source de nourriture. Arrivé dans la colonie, l'ouvrier(e) recrute d'autres pourvoyeurs en exécutant des mouvements précis de la tête et du thorax, codés différemment selon l'espèce, et/ou en émettant une autre substance odorante dite « phéromone d'invitation ». Les Abeilles mellifères, qui se déplacent en volant à de grandes distances de leur ruche (plus d'un kilomètre), disposent d'un système d'information supplémentaire, extrêmement sophistiqué : par leur danse « en huit » sur les rayons, elles renseignent leurs compagnes, dans l'obscurité de la ruche, sur la localisation exacte des aliments.

Les ouvrier(e)s recruté(e)s par le pourvoyeur se dirigent à leur tour vers la source de nourriture — soit en suivant la piste olfactive, soit après avoir mémorisé les informations codées par la danse — et en prélèvent également une petite part. Sur le chemin du retour puis à l'intérieur de la colonie, ils reproduisent le comportement de marquage et de recrutement de leur prédécesseur, et ainsi de suite jusqu'à épuisement de la denrée alimentaire.

Après la collecte, vient la distribution des aliments entre congénères

•••

### Le déterminisme du sexe chez les Insectes sociaux

Tout comme la plupart des espèces animales, dont l'homme, les Termites sont « diploïdes » : leurs cellules somatiques (du grec *soma* : corps) comportent un double lot de chromosomes (soit 2n), parmi lesquels deux chromosomes « sexuels », généralement nommés X ou Y, qui déterminent leur sexe génétique mâle (XY) ou femelle (XX). À l'âge adulte, ils produisent des cellules sexuelles « haploïdes », ovules ou spermatozoïdes selon le sexe, chacune pourvue d'un unique lot de chromosomes (soit n dont un seul chromosome sexuel). La fécondation d'un ovule par un spermatozoïde conduit à la formation d'un nouvel individu, dont le sexe est déterminé par la combinaison des chromosomes sexuels hérités des deux parents.

Les Hyménoptères, en revanche, sont dits « haplodiploïdes » : si les cellules somatiques des femelles sont diploïdes (2n chromosomes), celles des mâles sont haploïdes (n chromosomes), tout comme leurs cellules sexuelles. Il n'existe pas de chromosomes sexuels. Les femelles naissent — comme chez les espèces diploïdes — de la fécondation d'un ovule par un spermatozoïde, tandis que les mâles proviennent d'ovules non fécondés. Ainsi, un mâle n'a jamais de père ni de fils ; il ne peut engendrer que des filles.

(4) La nymphe est l'étape intermédiaire entre la larve et la forme adulte définitive (imago) de l'insecte.

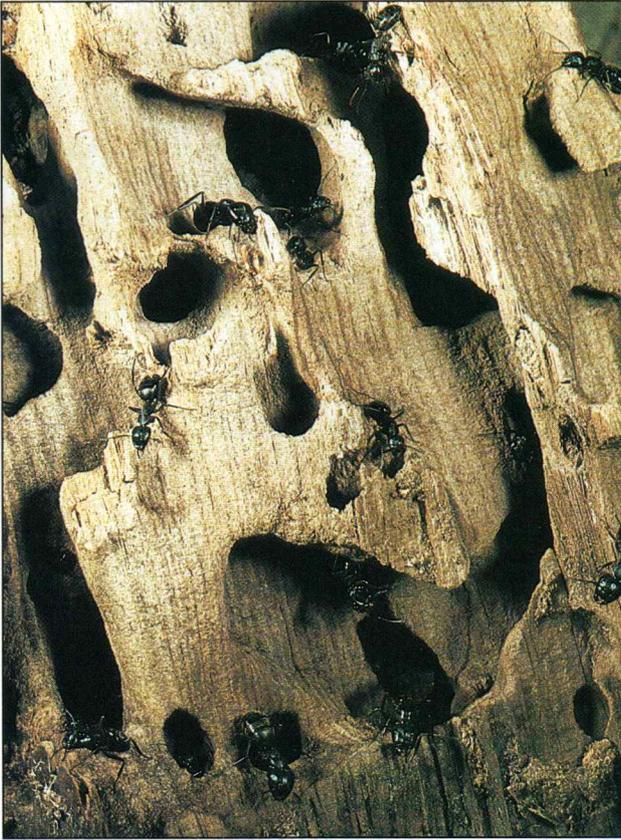
(5) Étymologiquement : qui produit du miel.

(6) Ensemble des œufs et des larves de la colonie.

## Chacun chez soi

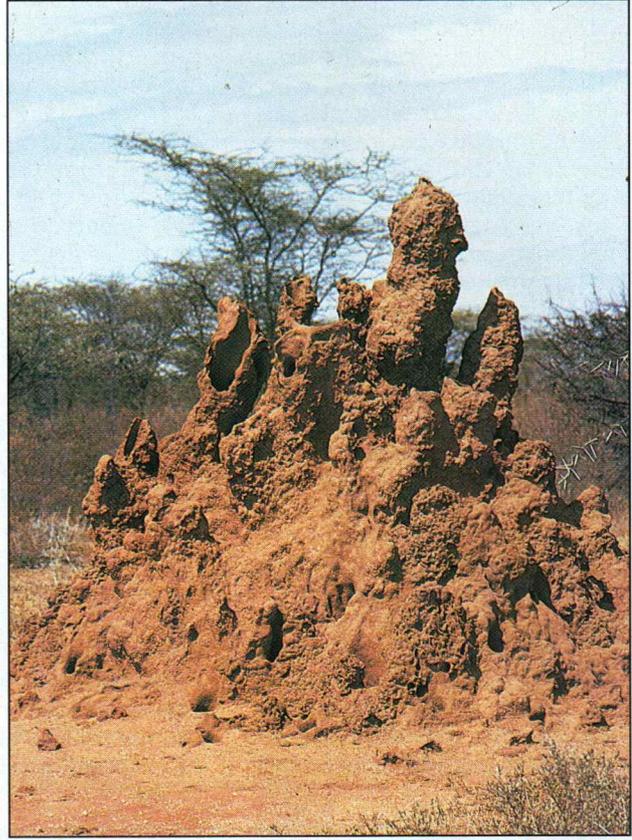
*Les Insectes sociaux bâtissent des habitations plus ou moins fortifiées et climatisées, dans lesquelles ils se protègent, élèvent leur progéniture, engrangent la nourriture...*

*Colonie de fourmis Camponotes ayant creusé leurs galeries dans une souche de pin.*



Jacques Six

*Une termitière de savane au Kenya, d'une hauteur de 3 m. Certaines peuvent s'élever à plus de 7 m.*



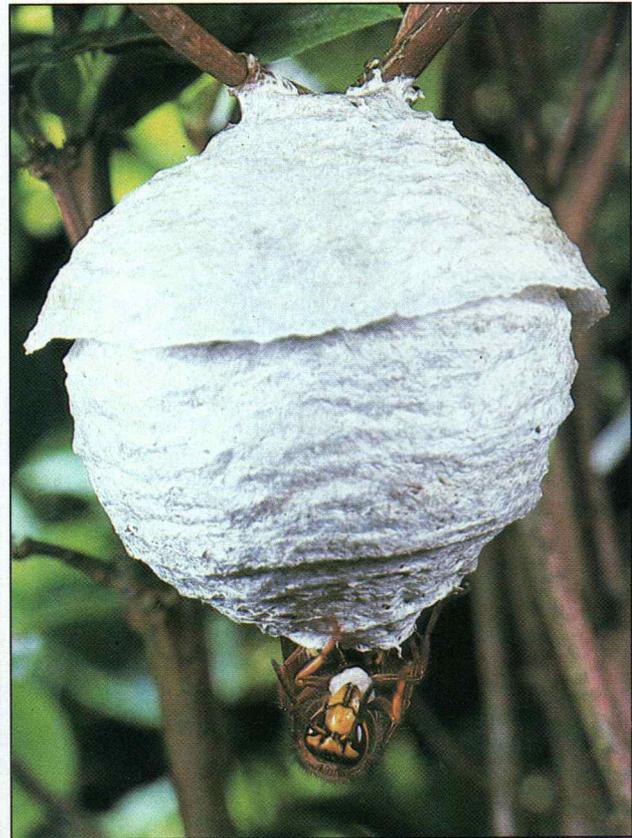
Jacques Six

*Un essaim d'Abeilles, non récolté par l'homme, a construit des rayons de cire à l'air libre, dans la haie où il s'est posé.*



Anne et Jacques Six

*Frelon portant une boule de papier humide qu'il va étaler sur le nid en construction.*



Jacques Six

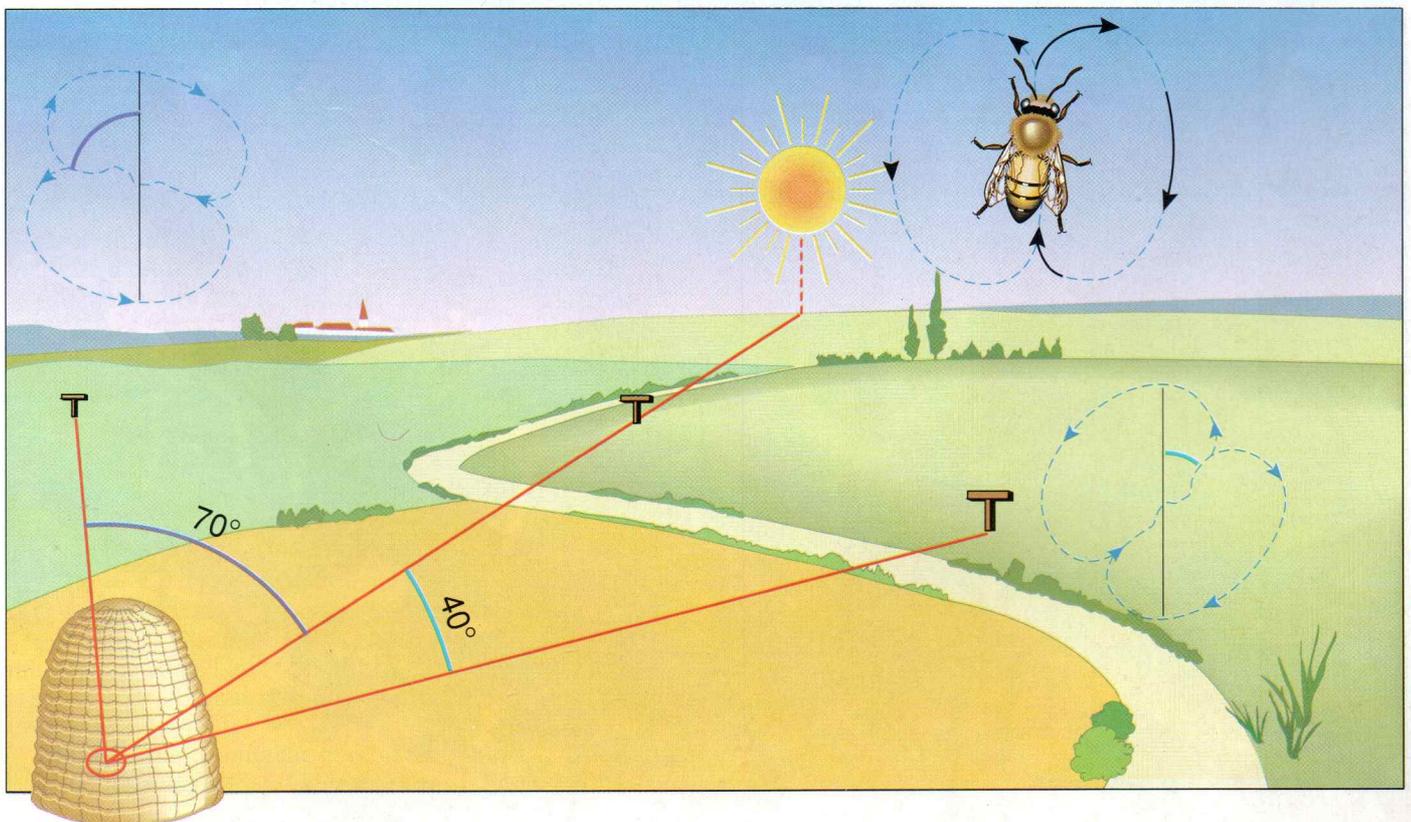


Anne et Jacques Six

### La danse solaire de l'Abeille mellifère

Rentrée à la ruche, la butineuse fait tomber ses pelotes de pollen dans une cellule soigneusement choisie. Puis, par une danse, elle indique l'endroit de la récolte.

En agitant l'abdomen (d'où le nom imagé de danse), elle trace une série de 8 sur la surface verticale des rayons de miel, en commençant par une boucle à gauche, puis une boucle à droite. La distance est marquée par la rapidité d'exécution des 8 : huit à neuf boucles en quinze secondes pour 200 m, quatre boucles pour 1 500 m. Pour transcrire la direction, elle incline la partie médiane de son 8 par rapport à la verticale, pour former un angle correspondant à celui formé par la direction du soleil et celle de la source de nourriture. Elle corrige progressivement son message en fonction du déplacement apparent du soleil dans le ciel. Par un jour de vent, elle est même capable d'effectuer des corrections pour tenir compte de sa dérive !



Source : Lisa Biganzoli, Geographic art division

## Aux armes, citoyens !

*Pour se défendre et combattre, les Insectes sociaux disposent d'instruments redoutables : dards ou aiguillons chargés de venin, trompes rigides et pointues injectant du poison, mandibules acérées... selon les espèces. Beaucoup possèdent des castes de « soldats » uniquement consacrés à la défense de la colonie.*

*Tête d'un soldat  
de Fourmis champignonnistes  
aux mandibules impressionnantes.*



Anne et Jacques Six

*Aiguillon de Frelon  
Il injecte un venin puissant et peut servir plusieurs fois.  
Ce n'est pas le cas du dard  
que l'Abeille perd avec son abdomen quand elle pique,  
signant ainsi son arrêt de mort.*



Jacques Six

*Rangée de soldats Termites défendant de leurs puissantes mandibules l'orifice d'une galerie en construction.*



Anne et Jacques Six

à ce sujet montrent combien le système de reconnaissance coloniale des Fourmis est à la fois plastique et complexe (voir « Gros Plan », pp. 14-15).

Dès qu'il reconnaît un intrus, un(e) ouvrier(e) ou un soldat réagit d'une double manière : d'une part, il dépose sur le substrat une goutte de « phéromone d'alarme », substance chimique très volatile qui avertit rapidement ses congénères du danger. Ceux-ci se précipitent alors en renfort, libérant à leur tour leur phéromone d'alarme tant que dure la confrontation. D'autre part, il tente de chasser — voire de tuer — l'ennemi.

Pour combattre, les Insectes sociaux sont pourvus d'armes efficaces. Les Abeilles, les Guêpes et de nombreuses Fourmis sont équipées de dards chargés de venin ; les Termites nasutés possèdent une sorte de trompe rigide et pointue par laquelle ils injectent du poison à leurs adversaires ; les autres Termites et les Fourmis prédatrices ont des mandibules acérées pourvues de crochets. Les espèces les plus belliqueuses, Fourmis prédatrices et Termites en particulier, disposent, en outre, d'une caste spécialisée dans les combats.

Reste à examiner comment se perpétuent et se multiplient les colonies d'Insectes sociaux. Nous l'avons vu plus haut, l'accès à la reproduction est réservé à une infime minorité d'individus : un couple de sexués chez les Termites, une femelle sexuée et quelques « heureux élus » (qui tous meurent après la copulation...) chez les Hyménoptères sociaux. La rencontre des géniteurs, qui a lieu hors de la colonie, permet le brassage des gènes entre les populations. Elle est facilitée par la médiation de phéromones sexuelles. Faisant suite à cette rencontre, la formation d'une nouvelle colonie a lieu par fondation *ex nihilo* ou par essaimage, selon l'espèce. Lorsque la colonie est formée, la reine pond quotidiennement (hormis l'hiver) une grande quantité d'œufs — jusqu'à 40 000 par jour, c'est-à-dire un toutes les deux secondes, chez certains Termites ! — qui sont pris en charge par le reste de la société. Chez les Hyménoptères comme chez les Termites, les membres de la caste royale peuvent vivre plusieurs années, tandis que les ouvriers et les soldats ne vivent que quelques mois.

Il est bien évident que les différents emplois énoncés ne sont que les rouages d'une sorte de grosse machine sociale : chacun d'eux est nécessaire à l'ensemble, mais ne peut s'exercer de manière isolée. Quel est donc le « secret » de l'organisation des Insectes sociaux ?

Tout d'abord, comment devient-on ouvrier, sexué ou soldat ? Si le sexe des

individus à naître est déterminé dans les voies génitales de la reine, leur future caste sociale est sous le contrôle des nourrices : selon le régime alimentaire auquel elles sont soumises, les larves se métamorphosent en ouvrier(e)s, en soldats ou en sexués. Il est remarquable de constater que, dans toutes les sociétés étudiées, il existe une proportion ou un nombre constant d'individus dans les différentes castes : 5 % de soldats et une reine par exemple. Cela signifie que les nourrices contrôlent la « production » des diverses castes sociales. Selon quel processus ? Chez les quelques espèces où la question a été étudiée, il s'avère que les ouvrier(e)s règlent leur comportement de nourrissage en fonction des signaux chimiques qu'ils perçoivent.

### **Des castes morphologiques à la base de la division du travail**

Chez les Hyménoptères sociaux, une concentration suffisante de substance royale — distribuée par trophallaxie chez les Abeilles mellifères, perçue par simple contact antennaire chez diverses Fourmis — inhibe la « formation » de nouvelles reines par les nourrices (ainsi que le développement ovarien de toutes les ouvrières). De façon analogue, c'est la densité des signaux chimiques provenant des soldats qui contrôle l'activité de « production » de nouveaux soldats chez les Termites. Grâce à ces systèmes régulateurs, il existe toujours un nombre ou un pourcentage

précis d'individus des différentes castes dans la colonie.

Cette division en castes morphologiques est à la base d'une première division du travail dans la colonie : les soldats combattent les ennemis, les reines s'accouplent et pondent, les ouvriers « travaillent »... Mais comment ces derniers font-ils pour se distribuer les multiples tâches sociales de manière fonctionnelle ? À un premier niveau d'analyse, on constate que leur activité varie tout au long de leur vie, avec le développement et la régression successive de diverses glandes sécrétrices et organes fonctionnels. Ainsi la jeune Abeille commence-t-elle par s'occuper du nettoyage de la colonie, puis tour à tour du nourrissage des larves, de la construction d'alvéoles, de la réception et du stockage des provisions, de la garde de la ruche, et enfin de l'approvisionnement. Toutes les abeilles que nous voyons butiner sont donc de « vieilles » ouvrières, âgées d'un ou plusieurs mois. On notera avec intérêt que, dans les eusociétés de Rats-taupes glabres, le travail des ouvriers dépend aussi de l'âge.

Mais, au second niveau d'analyse, on s'aperçoit que l'activité des ouvrier(e)s n'est pas simplement contrôlée par leur âge et leur développement physiologique : elle est au contraire étonnamment flexible, et dépend des conditions sociales environnantes. Les expériences actuelles de « sociotomies », consistant à priver une colonie de l'ensemble des individus participant à un secteur d'activité donné (l'approvisionnement

### **La formation de nouvelles colonies**

Chez les Insectes sociaux, la formation de nouvelles colonies peut avoir lieu par fondation *ex nihilo* ou par essaimage.

Dans le premier cas, un unique couple (Termites) ou une unique femelle fécondée (Hyménoptères) fonde la nouvelle société. Ils commencent par bâtir un nid pour y déposer leurs œufs, le défendent contre les intrus, l'approvisionnement en nourriture, puis nourrissent eux-mêmes leur progéniture — bref, se comportent en un premier temps en généralistes, à la manière des espèces subsociales. Les premières larves, devenues adultes, aident leurs parents (ou leur mère) dans leurs soins aux nouveaux œufs, l'approvisionnement et la défense de la colonie. Progressivement, de nouvelles recrues sont formées, une caste de soldats ou de majors apparaît, le travail social est partagé entre les nouveaux adultes. Le couple fondateur ou la femelle fondatrice se spécialise enfin dans la fonction reproductrice : ils acquièrent alors totalement leur statut « royal ». Ce cas de figure est celui de tous les Termites, mais aussi des Hyménoptères sociaux dits « primitifs ».

La colonisation par essaimage n'existe que chez les Fourmis et les Abeilles sociales « évoluées ». Dans ce cas, la jeune reine fécondée retourne à l'édifice colonial après le vol nuptial (sa spermathèque abritant les millions de spermatozoïdes qui serviront à féconder ses ovules durant les cinq années à venir). C'est alors la vieille reine qui quitte la colonie, accompagnée d'une grande partie (environ la moitié) des ouvrières, pour s'installer dans un autre site adéquat. Chez ces espèces, une femelle isolée n'a aucune chance de survivre et de se reproduire : la vie n'existe qu'en société.

par exemple), montrent, en effet, que les Abeilles et les Fourmis sont tout à fait capables de « reconversion sociale » en cas de besoin, puisque l'activité normale du secteur est reprise en quelques heures seulement. Contrairement à ce que l'on pensait jusqu'à une époque récente, les Insectes sociaux ne sont donc pas de simples et « stupides » robots miniatures, totalement préprogrammés : ils montrent au contraire une remarquable plasticité comportementale.

### Les substances chimiques ou le secret de l'organisation sociale

Ainsi, qu'il s'agisse de l'influence (alimentaire ou phéromonale) de la reine sur l'activité des ouvrières, de celle (alimentaire) des nourrices sur le futur statut social des larves, ou encore de l'état physiologique des ouvrières sur leur secteur d'activité, il est évident que les substances chimiques, hormones et phéromones, jouent un rôle majeur dans l'organisation et la régulation sociales. Si l'on se rappelle en outre que les systèmes de fermeture coloniale (le « visa chimique collectif »), d'alarme, d'orientation et de recrutement, sont tous basés sur la perception et la reconnaissance de signaux chimiques, on conviendra sans peine que les sociétés d'Insectes sont gouvernées par la chimie des échanges trophallactiques et des phéromones.

Grâce aux premiers, les membres d'une même société régulent et harmonisent leurs états hormonaux individuels. Par leur communication chimique, ils s'informent les uns les autres sur les événements du milieu extérieur, et coordonnent leurs activités en conséquence : c'est bien là que réside le secret de leur organisation sociale.

Les sociétés d'Insectes sont donc en quelque sorte des « superorganismes », pourvus de milliers de petits cerveaux et de pattes, spatialement indépendants les uns des autres, mais fonctionnant tous en harmonie pour une cause commune : la prospérité de la colonie. Rien d'étonnant, alors, à leur immense succès écologique... Rien ? Et pourtant si : du point de vue évolutionniste, comment expliquer le fait que la multitude des ouvrier(e)s soit stérile, et que chacun d'eux soit prêt à se sacrifier pour le bénéfice de la communauté (une Abeille, en piquant, perd ses viscères et meurt) ?

Ces faits semblent en contradiction avec la théorie de l'Évolution, qui affirme que la cible de la sélection naturelle est l'*individu* et non la population (ou encore moins l'espèce) tout entière. Après des décennies de recherches théoriques et expérimentales à ce sujet, l'« explication » de l'eusocialité des Fourmis et des Termites paraît multiple : elle combine à la fois des arguments d'ordre sociobiologique, socioécologique et (tout simplement) biologique.

L'hypothèse sociobiologique, énoncée pour la première fois par l'éthologiste (9) H. G. Hamilton en 1964 — et fort controversée depuis — s'appuie sur la forte consanguinité des ouvrier(e)s d'une même colonie : il s'agit uniquement de sœurs, frères, ou demi-sœurs. En favorisant la survie de leur très nombreuse fratrie, les ouvriers stériles augmentent indirectement la proportion de leurs propres gènes dans les générations suivantes. Leur altruisme apparaît donc, en définitive, « génétiquement égoïste ».

Mais à elle seule cette explication évolutive par « sélection de parentèle » est insuffisante : ainsi pourquoi, à taux de consanguinité égal, certaines espèces sont-elles eusociales et d'autres non ? Là interviennent certainement des facteurs écologiques comme la densité des prédateurs, la rigueur du climat, la dispersion des denrées alimentaires, la disponibilité en abris efficaces. En réduisant les chances de survie des individus solitaires, l'un ou l'autre de ces facteurs favorise la vie en collectivité. Alors peut intervenir l'influence de la sélection de parentèle.

### Régulation sociale et plasticité comportementale

Enfin (lorsque l'on s'étonne de l'eusocialité des Rats-taupes), il ne faut bien sûr pas oublier les facteurs biologiques « triviaux » que sont la grande fécondité et la maturité précoce des espèces eusociales : un seul couple de Termites ou de Rats-taupes glabres peut engendrer des centaines d'« enfants » et survivre longtemps après la maturité de sa progéniture. Dès lors, l'organisation complexe de la famille et le partage des tâches reproductives et sociales sont envisageables, ce qui n'est tout bonnement pas le cas pour beaucoup d'autres animaux (Mammifères et Oiseaux en particulier).

Ainsi, au fur et à mesure que progressent les recherches sur les (eu)sociétés d'Insectes, se dresse un tableau de plus en plus cohérent de leur structure, leur organisation, et leurs mécanismes régulateurs. Le rôle prépondérant des échanges trophallactiques et de la communication chimique dans la régulation sociale, ainsi que la surprenante plasticité comportementale des individus confrontés à une situation « anormale », sont les acquis majeurs de cette dernière décennie. Mais bien des questions subsistent — notamment celle de l'évolution, c'est-à-dire de l'existence même, des eusociétés —, et nous avons encore beaucoup à apprendre sur les Insectes sociaux. ■

(9) Science du comportement animal.

## La consanguinité chez les Insectes sociaux et la théorie de Hamilton

Le taux de consanguinité dans les eusociétés de Termites est généralement simple à calculer. Tous les ouvriers proviennent du même couple royal, et possèdent chacun une moitié du bagage génétique de leur mère et une autre de leur père : ces frères et sœurs partagent donc entre eux, en moyenne, 50 % de leurs gènes.

Dans les sociétés d'Hyménoptères, la situation est plus complexe pour deux raisons. D'une part, parce que la reine s'accouple généralement avec plusieurs partenaires : les colonies sont donc constituées de vraies sœurs et de demi-sœurs, dans des proportions variables. D'autre part, parce que le mode de reproduction est haplodiploïde : chaque ouvrière possède donc une moitié des gènes de sa mère, et la totalité de ceux de son père. En conséquence, les vraies sœurs partagent  $(0,5 + 1)/2 = 3/4$  ou 75 % de leurs gènes, tandis que les demi-sœurs en partagent  $(0,5 + 0)/2 = 1/4$  ou 25 %. (Voir encadré p. 6).

C'est à partir du fort taux de consanguinité existant dans les sociétés « monopaternelles » de Fourmis et d'Abeilles qu'Hamilton a bâti sa théorie de « sélection de parentèle » en 1964. Celle-ci peut toutefois s'appliquer — avec moult précautions — à toutes sortes de sociétés animales fondées autour d'un noyau familial. On peut schématiquement la résumer comme suit : la sélection naturelle peut favoriser les comportements altruistes univoques (c'est-à-dire non réciproques) lorsque ceux-ci s'adressent prioritairement à des proches parents. En effet, en augmentant la probabilité de survie et de reproduction de ses frères, sœurs, ou neveux qui partagent avec lui une grande quantité de gènes, un individu contribue indirectement à la propagation de ses propres gènes dans les générations suivantes.

### **Fourmis rouges sur leur couvain**

*La pierre sous laquelle les fourmis rouges avaient abrité leur couvain (ce qu'elles ne font que par beau temps) vient d'être soulevée. Elles se précipitent pour le protéger et le transporter dans les galeries souterraines.*



Anne et Jacques Six

### **Larves d'Abeilles mellifères**

*La cellule de la larve est operculée cinq jours après l'éclosion de l'œuf. La larve se redresse pour effectuer sa transformation en nymphe ; d'abord blanche, elle se colore ensuite au fil des jours.*



Anne et Jacques Six

## DÉGUISEMENT OLFACTIF CHEZ LES FOURMIS

# Parasitisme et esclavagisme

Sur ces dessins, on peut voir une fourmi rouge (*Myrmica laevinodis*) en train de combattre une ouvrière de la même espèce, tandis qu'une de ses consœurs lèche « amicalement » un coléoptère staphyllin *Atemeles pubicollis*. Le contraste entre ces deux comportements est surprenant : les Fourmis sont-elles tolérantes ou non envers les visiteurs ? Ou encore : sur quel critère une fourmi se base-t-elle pour traiter un insecte en « ami » ou en « ennemi » ?

## Hospitalité et kidnapping

Depuis fort longtemps, les entomologistes ont constaté que de nombreuses espèces de Fourmis hébergent dans leurs colonies des Arthropodes de toute sorte : Coléoptères, Diptères, Chenilles, Grillons, Mille-pattes, Acariens, etc., ou encore d'autres espèces de Fourmis. Non seulement ces animaux divers, appelés myrmécophiles (dérivé du grec « amateur de fourmi »), sont tolérés au sein des colonies, mais ils sont nourris, léchés, soignés par les fourmis résidentes, parfois même aux dépens du couvain de la colonie (œufs et larves), qui peut mourir « sous la dent des invités » !

Une autre forme de parasitisme social, encore plus étonnante, est pratiquée par les Fourmis dites « esclavagistes » : au lieu de s'installer dans une fourmière de l'espèce exploitée, celles-ci s'organisent pour voler des œufs ou des larves à une espèce « esclave » et pour les installer chez elles. Parvenues à l'âge adulte, les fourmis kidnappées travailleront pour leur colonie d'adoption forcée et ne retourneront jamais dans leur colonie d'origine.

## L'odeur de la colonie

Pourquoi les espèces parasitées tolèrent-elles les myrmécophiles, et pourquoi les « esclaves » ne désertent-elles pas la colonie des « esclavagistes » ? Ces Fourmis sont-elles incapables

de reconnaître les membres de leur propre espèce ou de leur colonie ?

Absolument pas : que l'une d'elles rencontre sur son territoire une fourmi d'une espèce voisine ou d'une autre colonie de la même espèce, et elle l'agressera aussitôt. En effet, à l'instar de tous les Insectes sociaux, les membres d'une même colonie de Fourmis se reconnaissent à leur odeur commune caractéristique — mélange précis d'hydrocarbures imprégnés sur leur cuticule —, qui diffère de celle des autres colonies, et ne tolèrent aucun individu d'origine extérieure — exception faite des parasites sociaux.

## Camouflage olfactif

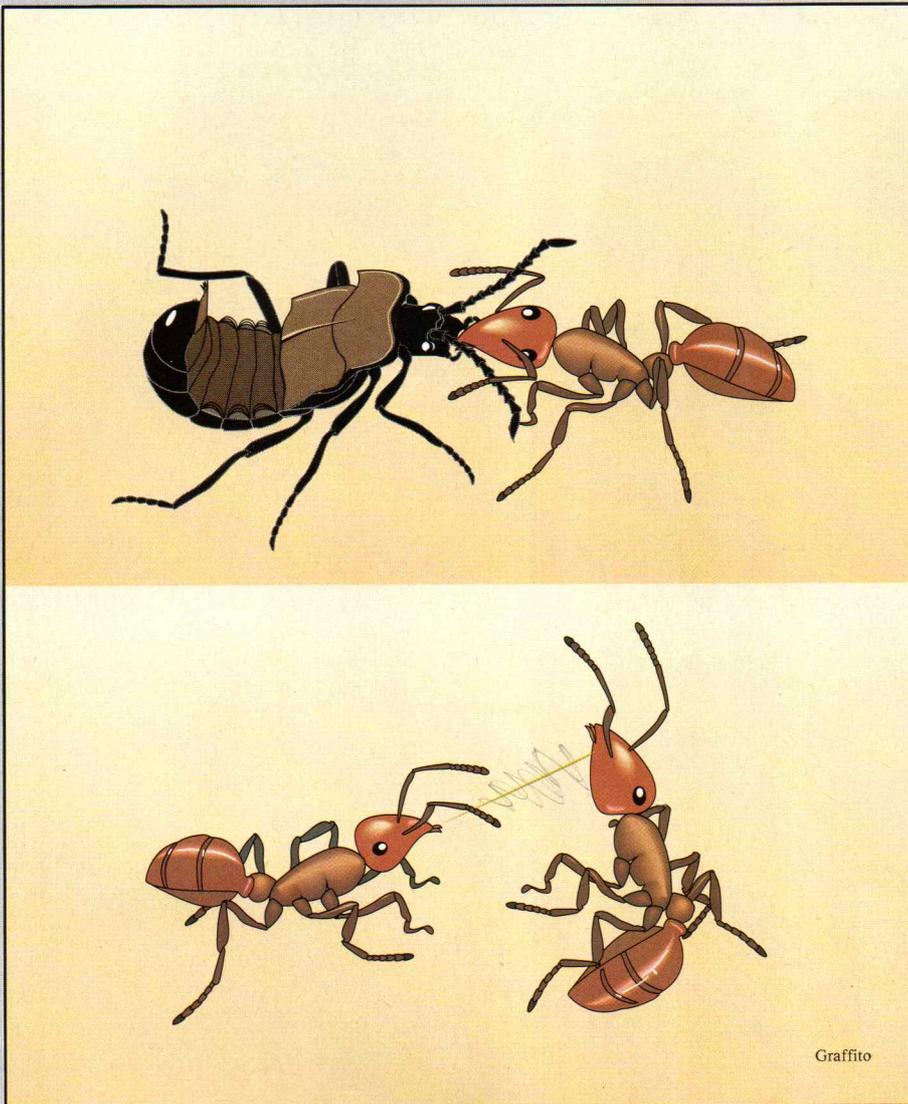
Comment ceux-ci se font-ils donc accepter par les Fourmis ? En interférant avec leur système de reconnaissance olfactive. Ainsi, les Arthropodes myrmécophiles sécrètent des substances chimiques particulières. Dans certains cas, il s'agit de composés sucrés, qui attirent les ouvrières par leurs qualités nutritives, à la manière des Pucerons — hôtes bien connus, utiles et non parasites, de diverses espèces de Fourmis. Plus fréquemment, les sécrétions sont des substances chimiques semblables à celles émises par les espèces parasitées : il s'agit alors de mimétisme olfactif. C'est ainsi que les Fourmis parasites *Bothriomyrmex decapitans*,

olfactivement déguisées en *Tapinoma nigerrimum*, parviennent à s'introduire dans les colonies de cette espèce, et à prendre la place de leur reine après l'avoir — comme leur nom l'indique — décapitée. C'est également grâce à un camouflage olfactif que les Fourmis esclavagistes parviennent à capturer les larves de l'espèce esclave sans se faire houspiller par les membres de la colonie.

## Des transfuges involontaires

Le parasitisme des sociétés de Fourmis repose donc sur leur mode de communication chimique. Jusqu'à ces dernières années, il restait cependant encore à expliquer l'ultime et indispensable étape de l'esclavagisme : pourquoi les larves kidnappées, devenues adultes, demeurent-elles au sein de la colonie des esclavagistes, dont les signaux chimiques diffèrent radicalement de ceux de leur colonie d'origine ?

Le mystère a été élucidé au cours des années 1980 : les Fourmis apprennent à reconnaître l'odeur particulière de leur colonie — naturelle ou d'adoption — par « empreinte », lors d'une période sensible de quelques jours située à la fin du stade larvaire ou au sortir de la nymphose. À la manière des oisons de Lorenz, les Fourmis s'imprègnent ainsi des caractéristiques (chimi-



### **Rencontre entre deux Fourmis rouges**

*Abdomen retourné, mandibules écartées, la fourmi de gauche se montre agressive. L'autre se fait reconnaître par un contact antennaire et par son odeur.*



ques dans leur cas) de l'espèce avec laquelle elles sont en contact à une phase précoce de leur développement. C'est pourquoi, de même que les oies élevées par Lorenz le suivaient encore à l'âge adulte, les fourmis kidnappées demeurent dans la colonie des esclavagistes après leur éclosion, et travaillent pour celles-ci « convaincues » d'œuvrer pour leur propre colonie.

Conjointement à cette empreinte cognitive (« psychologique ») de l'odeur coloniale, a lieu une imprégnation physique des hydrocarbures coloniaux sur la cuticule des jeunes fourmis esclaves — comme sur celle des jeunes esclavagistes —, imprégnation qui leur confère le statut de membres de la colonie. Olfactivement déguisées (malgré elles) en esclavagistes, les esclaves sont acceptées par les autres membres de leur colonie d'adoption forcée. La reconnaissance réciproque des individus des deux espèces comme membres de la même colonie est ainsi le résultat de leur double imprégnation, à la fois « psychologique » et physique, par l'odeur de la colonie.

### **Le revers de la médaille**

En somme, les fourmis d'une colonie acceptent tout individu, congénère ou intrus, dont elles reconnaissent les signaux odorants, et agressent les autres. Si le parasitisme de société et l'esclavagisme sont possibles chez ces Insectes, c'est parce qu'il existe une disproportion entre la complexité de leur organisation sociale et la simplicité de leur système nerveux. Basé sur un unique canal sensoriel, leur système de reconnaissance coloniale est efficace dans les circonstances habituelles, mais ne leur permet pas de découvrir l'identité d'improbables « usurpateurs parfumés » aussi peu ressemblants à une fourmi qu'un grillon ou une chenille !



***Termites : la reine, le roi et la cour***

*Au centre, la reine, seule femelle sexuée : son abdomen monstrueux, rempli de milliers d'œufs, montre à l'évidence qu'elle se consacre entièrement à la reproduction. A droite, lui faisant face, le roi, seul mâle sexué, d'une taille supérieure aux autres Termites ; il vit enfermé avec la reine dans la loge royale. Autour, la cour grouillante des ouvriers.*

Anne et Jacques Six







***Termites : la reine, le roi et la cour***

*Au centre, la reine, seule femelle sexuée : son abdomen monstrueux, rempli de milliers d'œufs, montre à l'évidence qu'elle se consacre entièrement à la reproduction. A droite, lui faisant face, le roi, seul mâle sexué, d'une taille supérieure aux autres Termites ; il vit enfermé avec la reine dans la loge royale. Autour, la cour grouillante des ouvriers.*

Anne et Jacques Six

# Arts et métiers du bâtiment

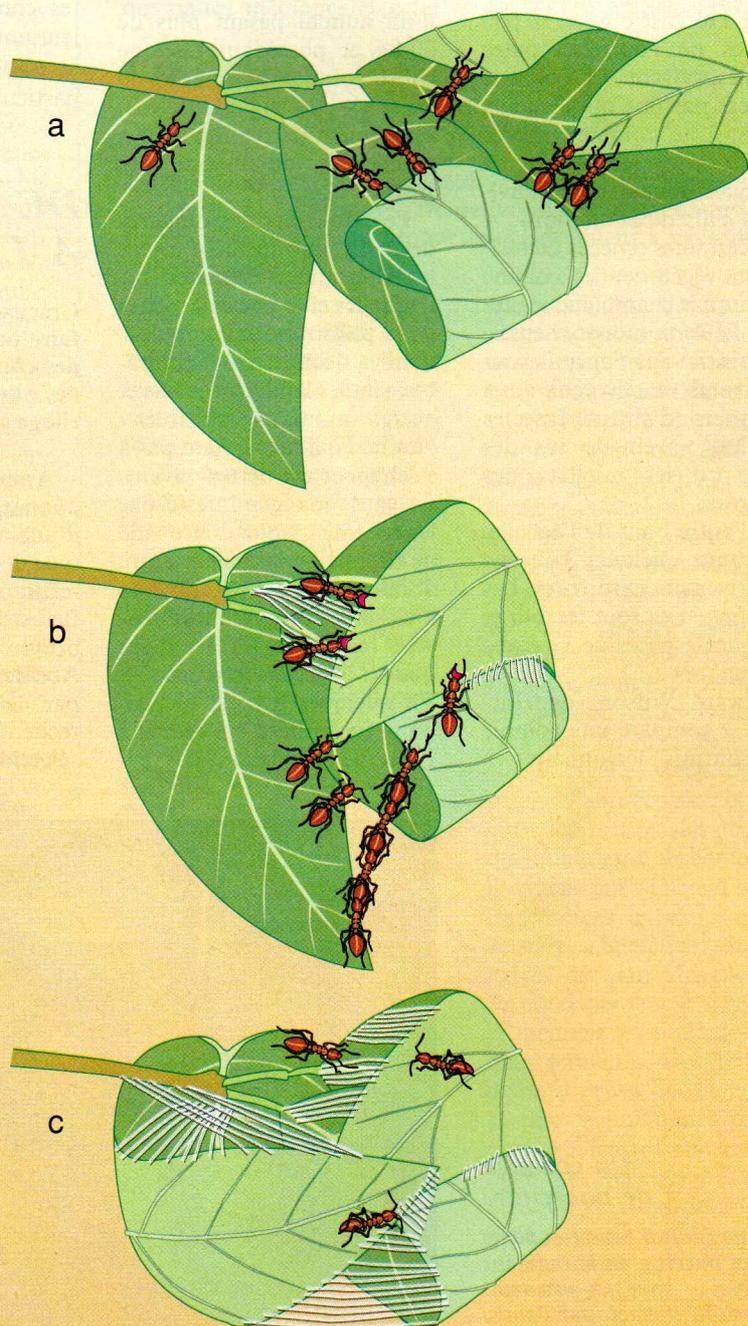
Construire un abri collectif est une des clés de la réussite écologique des Insectes sociaux. Rudimentaires ou plus sophistiquées, ces habitations résultent d'un travail d'équipe planifié particulièrement efficace. Si les techniques et matériaux de construction sont divers, l'habileté déployée par les ouvriers, l'ingéniosité de la mise en œuvre caractérisent la majorité de ces sociétés.

## *Un exemple remarquable de coopération sociale*

Les Fourmis tisserandes doivent leur nom à leur technique de construction des nids. Après avoir choisi une branche d'arbre appropriée, elles se répartissent sur les feuilles de la branche.

Tout d'abord, les ouvrières s'efforcent individuellement de tirer une feuille vers le bas ou de l'enrouler. Quand l'une ou plusieurs d'entre elles sont arrivées au résultat souhaité, d'autres ouvrières proches abandonnent leur travail pour se joindre à elles (a). Lorsqu'une feuille est plus large que la longueur d'une fourmi, ou lorsque les deux feuilles à rapprocher sont trop éloignées, les ouvrières forment des ponts vivants entre les points à réunir. Ensuite certaines fourmis formant cette chaîne grimpent sur le dos de leurs voisines et, par un mouvement de traction vers l'arrière, raccourcissent progressivement la chaîne jusqu'à réunir les bords de la feuille. Dès que les feuilles ont été suffisamment façonnées pour former une sorte de tente, certaines fourmis restent sur place pour les maintenir dans cette position à l'aide de leurs pattes et de leurs mandibules tandis que d'autres rapportent, des nids déjà construits, des larves (en rose) et cousent les feuilles avec les fils de soie secrétés par les larves qu'elles déplacent d'un côté à l'autre de la fissure (b). Enfin, des galeries et des entrées circulaires sont construites avec du tissu de soie (c) pour terminer la construction du nouveau nid.

Une colonie de Fourmis tisserandes est capable d'occuper à elle seule une place considérable dans la voûte d'une forêt. Elle couvre parfois tout un arbre ou même plusieurs arbres voisins sans que soient rompues les voies de communication, vitales pour les Insectes sociaux. Avec les feuilles des arbres, les Fourmis tisserandes construisent des centaines de nids qui leur servent d'abris, de nurseries et d'avant-postes.



D'après H. HÖLLDOBLER et E.O. WILSON  
*Les Sociétés animales*, Belin, 1980

# Fins gourmets et faims dévorantes

Les Termites et les Abeilles sont végétariens, les Guêpes sociales adultes sont frugivores tandis que leurs larves sont carnivores, les Fourmis ont des régimes très variés. Mais tous les Insectes sociaux possèdent cette caractéristique commune de s'échanger des gouttes de nourriture entre membres d'une même colonie, c'est-à-dire de se nourrir les uns les autres par *trophallaxie*.

## LES TERRIFIANTES FOURMIS LÉGIONNAIRES

De toutes les Fourmis carnivores, elles sont les plus redoutables. Se déplaçant en colonnes, elles opèrent de véritables razzias. Elles vivent exclusivement dans les régions tropicales et, contrairement aux autres espèces, n'ont pas de domicile fixe.

On a recensé plus de 10 000 espèces de Fourmis, toutes sociales, vivant en colonies dirigées par une ou plusieurs reines. Une colonie achevée compte, selon les espèces, de quelques douzaines d'individus à plus de 20 millions. À part certaines espèces exclusivement végétariennes, comme les Fourmis champignonnistes et les Fourmis moissonneuses, la majorité des Fourmis sont omnivores et dévorent aussi volontiers d'autres Insectes qu'elles boivent le jus des fruits ou les miellats des Pucerons.

À l'autre bout de l'échelle, on trouve quelques Fourmis exclusivement carnivores. Les plus fameuses sont les 240 et quelques espèces de Fourmis légionnaires (...)

Edward Wilson, de Harvard, a comparé une colonie de Fourmis légionnaires à

« un animal pesant plus de 20 kg et possédant quelque chose comme 20 millions de bouches et d'aiguillons, (...) assurément la création la plus formidable du monde des Insectes ». (...)

Les Fourmis légionnaires dévorent pratiquement toutes les substances animales sur lesquelles elles peuvent mettre leurs puissantes mandibules.

Elles débarrassent admirablement les habitats des rats et autres animaux nuisibles ; l'animal qui ne parvient pas à s'échapper est dévoré vivant. Le garde-manger infesté par les fourmis risque d'être vidé de toute viande (aucun autre dommage n'est causé aux biens et les propriétaires peuvent réoccuper les lieux dès que les insectes sont partis). En quelques heures, un léopard enchaîné a été réduit à l'état de squelette ; des py-

thons alourdis par des repas trop copieux ont subi le même sort. Cependant, les principales victimes des Fourmis légionnaires sont les petits animaux incapables de s'écarter de leur route. Dans les conditions normales, d'autres Insectes composent l'essentiel de leur nourriture, les Abeilles et les Guêpes se trouvant tout particulièrement visées : les

Fourmis envahissent les nids, forçant les adultes à s'envoler et détruisant jusqu'à la moindre larve. Les nids de Termites et ceux d'autres Fourmis ne sont pas davantage épargnés ; les soldats peuvent même s'en emparer et s'en faire des abris temporaires.

**Michael CHINERY**  
*Les Prédateurs et leurs proies*  
Delachaux et Niestlé, 1983

## DE LA FLEUR À LA RUCHE

Gracieuses et appliquées, les Abeilles mellifères ont fort à faire pour recueillir nectar et pollen. Capables de transporter des charges équivalentes à la moitié de leur poids, elles font des allers et retours incessants entre les fleurs et la ruche où elles entassent leur butin.

À une période de floraison donnée, toutes les abeilles d'une ruche visitent le même type de fleurs. Le miel récolté reflétera ainsi le parfum des fleurs de telle ou telle plante, bruyère, acacia, lavande. Les Abeilles sont encore guidées par leur odorat dans leur recherche de pollen et cette sélection se retrouve dans les

alvéoles qui le contiennent. Voletant d'une fleur à l'autre, l'Abeille en recueille le nectar qui s'accumule dans le *jabot*. Pour remplir une seule fois ce petit estomac, l'Abeille doit visiter plus de mille fleurs. Les gouttelettes de nectar sont aspirées par une *trompe* munie d'une langue. La longueur de cet appendice qui prolonge la

### Un échange de nourriture

*Une fourmi rousse sollicite ici un puceron en le tapotant avec ses antennes.*

*Aussitôt, il émet, par l'anus, une gouttelette de miellat que la Fourmi léchera goulûment.*



Anne et Jacques Six

bouche ne permet pas de visiter toutes les corolles, inégalement profondes, elle est caractéristique des différentes races d'Abeilles. Lorsqu'elle suce le nectar ou absorbe le miel, l'Abeille déploie sa trompe qui normalement est repliée sous

la tête. Une faible partie du nectar poursuit son transit au-delà du jabot pour être digéré et assimilé.

Rentrée à la ruche, l'Abeille régurgite le précieux liquide dans les alvéoles spécialisés puis repart immédiatement

## Une pratique alimentaire particulière : la trophallaxie

Le terme de *trophallaxie*, forgé à partir de « trophos » nourriture et « laxis » échanger, a été créé par Wheeler en 1918, mais les premières observations sont beaucoup plus anciennes. De Réaumur en 1742 avait déjà surpris la régurgitation de salive offerte par les Fourmis adultes à leurs larves. (...)

Actuellement, la plus grande partie des spécialistes se rallie à la définition de Wilson (1971) qui entend par trophallaxie l'échange d'aliments liquides entre les membres de la société.

Cet échange d'aliments peut paraître banal quand il concerne le nourrissage des jeunes par les parents puisqu'il fait partie du répertoire comportemental habituel d'un grand nombre d'animaux vivant en société ou tout au moins en famille : Oiseaux et nombreux Mammifères. Par contre, la trophallaxie entre adultes constitue une caractéristique essentielle des Insectes sociaux : Guêpes, Abeilles, Fourmis, Termites. Elle devient exceptionnelle dans les autres groupes zoologiques.

Il faut noter que, chez les Fourmis, comme d'ailleurs chez les autres Hyménoptères sociaux, Guêpes et Abeilles, la trophallaxie entre adultes se pratique de bouche à bouche ; elle est qualifiée de *stomodéale*. Chez les Termites, en plus de la nourriture régurgitée, il existe un autre type d'échanges : un des deux partenaires émet par l'anus une goutte alimentaire qui est absorbée par l'autre individu. Il s'agit alors de trophallaxie *proctodéale*.

La trophallaxie est liée à une disposition anatomique particulière : l'existence d'une poche ou jabot social, suivi d'un gésier ou proventricule qui agit à la manière d'une pompe ; ce n'est qu'après avoir traversé jabot et proventricule que la nourriture atteint l'intestin moyen. Le jabot est capable de dilatations importantes surtout chez les espèces qui se nourrissent de jus sucrés. Déjà, chez le banal *Plagiolepis* européen, l'ouvrière repue apparaît largement distendue. Le phénomène est encore plus saisissant chez les « Fourmis pots de miel » d'Amérique tels les *Myrmecocystus* : certaines ouvrières emmagasinent tellement d'exsudats sucrés que leur abdomen prend la forme de petites billes. (...)

Lorsqu'une ouvrière est affamée, elle sollicite un échange trophallactique en s'adressant à un congénère dont le jabot est plein. Cette sollicitation se traduit par des coups et des caresses que la receveuse porte sur la tête de la donneuse à l'aide de ses antennes et des tarsi des pattes antérieures. (...) Les mandibules sont écartées et bientôt, on voit sourdre une goutte rapidement absorbée par la receveuse. La fin de l'échange est précédée de battement des tarsi des pattes antérieures. Les pattes servent de point d'appui pour la retraite de la receveuse.

Luc PASSERA  
*L'Organisation sociale des Fourmis*  
Privat, 1984

butiner. On évalue à 75 mg le contenu du jabot plein d'une abeille, qui ne pèse elle-même que 82 mg en moyenne. Les butineuses ont également pour mission de récolter le pollen. Pour ce travail, les pattes sont munies de dispositifs hautement spécialisés, de véritables outils miniatures. En visitant les fleurs, le pollen des étamines adhère au corps de l'Insecte ; s'il n'est pas accessible, l'Abeille déchire les étamines avec ses *mandibules* et ses *pattes antérieures*. Le pollen est englué d'un peu de miel régurgité et transféré sur les *pattes intermédiaires*. Tout en voletant, l'Abeille à l'aide de ses *brosses* rassemble le pollen des pattes médianes et celui

disséminé sur le corps. Puis, les *pattes postérieures* se croisant très rapidement sous l'abdomen, la brosse de l'une passe à travers le *peigne* de l'autre. Le pollen s'accumule dans les articulations qui forment *pincées*, les mouvements de celles-ci poussent le pollen vers le haut, dans des petites dépressions bordées de longues soies, les *corbeilles*. Le pollen s'y entasse en deux pelotes de 2 à 3 mm de diamètre. L'Abeille rentrant à la ruche emporte une charge de 40 à 50 mg, la moitié environ de son propre poids.

Daniel LEBRUN  
*La Vie des Insectes sociaux*  
Éd. Ouest-France, 1991

## LE BOIS, RÉGAL DES TERMITES

**Particulièrement riche en glucides, le bois est l'aliment de prédilection des Termites. De petits organismes, comme flagellés, champignons ou bactéries, les aident à assimiler la cellulose indigeste.**

Le bois est la principale nourriture des Termites ; tous les végétaux ligneux et leurs feuilles, les plantes herbacées sont consommés ; toutes les formes de papier et les tissus en fibres naturelles comme le coton sont naturellement la proie des Termites.

Dans tous leurs aliments, les Termites recherchent essentiellement la *cellulose* qui est un sucre complexe que l'organisme humain ne peut digérer. Cette substance est au contraire très nutritive pour les Termites qui, dans leur tube digestif, la décomposent en sucres simples que leur organisme peut assimiler. Le bois de pin, nourriture favorite de nos Termites, en renferme près de 60 % ; elle est encore présente dans la lignine, substance qui est aussi un constituant essentiel du bois ; elle est contenue dans l'humus du sol qui provient de la décomposition des plantes et dont les Termites des pays chauds sont de grands consommateurs. La cellulose est principalement digérée en matières énergétiques dans la panse où vivent une multitude d'*êtres microscopiques* dont le corps se réduit à une seule cellule. Ils se déplacent grâce aux battements de nombreux petits

fouets ou flagelles qui couvrent leurs corps. Ces petits organismes se nourrissent du bois réduit en particules qu'ils enveloppent de leur corps et emprisonnent pour les digérer. Cette façon particulière de manger porte le nom de *phagocytose* ; les globules blancs de notre sang nous débarrassent de la même manière des microbes et corps étrangers. Ces êtres microscopiques, dits *flagellés*, donnent naissance à des produits que le Terme peut tout de suite assimiler.

Les flagellés vivent dans la panse à l'abri de l'air ; on peut ainsi les tuer en les mettant quelque temps au contact de l'oxygène pur ; on peut encore les éliminer en exposant les Termites à la chaleur (36 °C). Privés de leurs flagellés, les Termites perdent leur vitalité et meurent au bout de quelques semaines. Des Termites d'abord privés de flagellés et ensuite recontaminés retrouvent rapidement une vie normale. Les flagellés présentent un autre avantage pour le Terme ; à leur mort, leurs corps sont digérés et apportés à l'Insecte les indispensables protéines.

Daniel LEBRUN  
*Ibid.*

# Des langages performants

Grâce à leur système de communication perfectionné qui comporte des signaux de reconnaissance coloniale, d'alarme, de recrutement (la danse en 8 en est l'exemple le plus abstrait), de piste, etc., les membres d'une même société sont en contact permanent les uns avec les autres, et « savent » à chaque instant quoi faire pour la collectivité. La nature de leurs signaux est avant tout chimique, mais aussi « chimio-tactile », et parfois encore acoustique.

## HORMONES SOCIALES

Les Fourmis transmettent et reçoivent des informations grâce à un odorat très subtil, intimement lié aux organes du toucher, situés sur les antennes mobiles. Pour ce faire, elles produisent des phéromones qui jouent un rôle primordial dans l'édification de leurs sociétés.

Les Fourmis produisent des substances qui agissent comme des messagers chimiques et provoquent des réactions chez les autres Fourmis. Ces substances, appelées phéromones, ou « hormones sociales », guident les Fourmis le long des pistes et les dotent d'une odeur de colonie, une sorte d'uniforme qui identifie les membres du nid. Grâce à ce sens à la fois chimique et tactile, ou topochimique, la Fourmi peut repérer comme étrangers non seulement les autres espèces mais même les membres des autres colonies de sa propre espèce. (...)

Parmi les glandes de phéromones les plus importantes, figurent la paire de glandes des mandibules et la glande de Dufour de l'abdomen. Le genre *Formica*, qui comprend les espèces aussi bien esclaves qu'esclavagistes, offre un exemple particulièrement spectaculaire du rôle joué par ces glandes dans l'évolution du comportement des Fourmis. Chez les *Formica* moins évoluées, la glande est réduite et sa sécrétion suscite la panique et la fuite chez les membres de la colonie. Les premières ouvrières instruites du danger vaporisent la substance par l'extrémité de l'abdomen ; l'effet est le même qu'avec les cris d'alarme dans une bande d'oiseaux. Les espèces *Formica* plus évoluées ont une glande de Dufour plus importante qui renferme des substances chimiques supplémentaires, celles-ci suscitant l'attraction et l'agression plutôt que la panique. Les Fourmis de ce groupe se réuniront donc aux points d'émission, mordant leurs victimes et

répandant encore plus de substances chimiques.

Cette évolution est poussée au maximum chez les esclavagistes de *Formica sanguinea*. Lorsqu'une colonne de ces Fourmis envahit le nid d'espèces esclaves, les sécrétions des envahisseurs contribuent à faire converger les attaques là où la concentration de vapeur est la plus forte, là où les victimes et leurs jeunes doivent être les plus nombreux. Mais les émanations agissent sur les victimes comme une phéromone d'alarme et, comme prévu, elles réagissent en se dispersant, abandonnant leurs jeunes aux pillardes.

**Caryl P. HASKINS**  
*Les Mystères  
du comportement animal,*  
National geographic society,  
1978

## Le B-A-BA de la communication

Cette Abeille mellifère, ouvrière naissante, est intéressée par une petite sœur en train d'éclore. Elle la touche de ses antennes pour un premier « salut ». Il lui faudra trois jours pour apprendre le code antennaire, et ce ne sont encore ici que des balbutiements de communication.

## LA COMMUNICATION ACOUSTIQUE

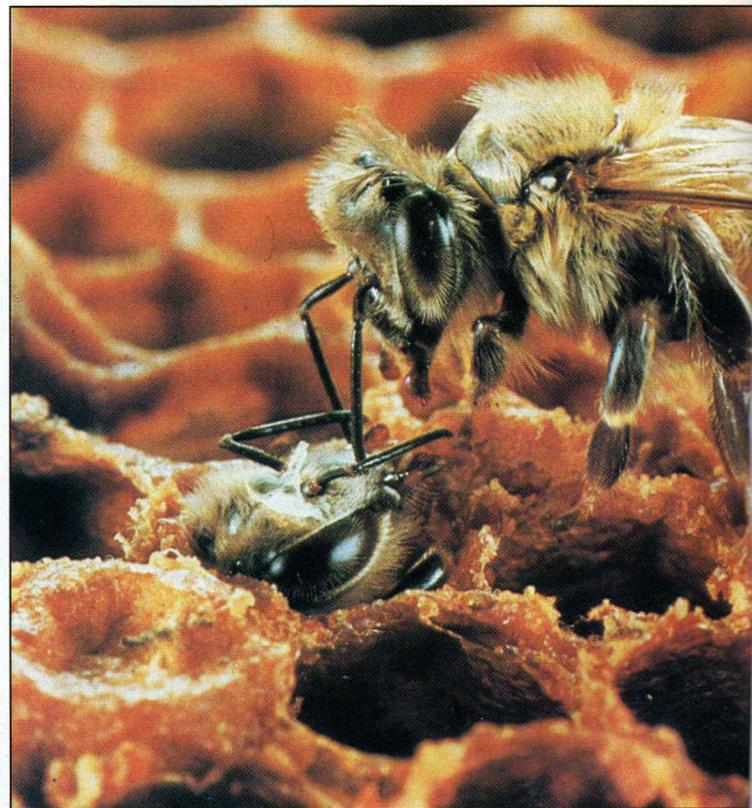
Les Fourmis communiquent aussi par stridulations, et pas seulement en cas de détresse. Toutes les espèces ne sont pas pourvues d'organes stridulatoires, mais elles sont capables d'émettre des sons.

Le principal rôle des stridulations est d'agir en tant que signal de détresse lorsque la Fourmi est immobilisée. Chez la Fourmi champignoniste *Atta cephalotes*, les ouvrières immobilisées par un éboulement, lorsqu'elles sont occupées à creuser des galeries, strident ; les congénères alertées viennent les libérer. La stridulation en cas de contention brutale est vérifiée également chez *Myrmica rubra*, *Myrmica Schencki*, *Myrmica laevinodis* et *Acromyrmex octospinosus*.

Markl et Hölldobler (1978) ont montré que la significa-

tion des stridulations dépasse largement les notions de détresse. Chez *Novomessor cockerelli* et *N. albisetosus*, les signaux acoustiques activent les ouvrières qui charrient des particules de terre après avoir creusé le nid. Cette augmentation générale du niveau de l'activité a été analysée aussi par Zhantiev et Sulchanov (1977) lorsque les ouvrières de *Myrmica* strident lors d'échanges trophallactiques ou lors de combats.

Mais c'est à l'occasion de la découverte de proies de grande taille que la stridulation a des effets plus bénéfiques. Lors-



qu'une ouvrière découvre une proie trop lourde pour la ramener au nid, elle stridule. Les sons émis amènent une deuxième ouvrière, qui les perçoit, à émettre en plus grande quantité les signaux chimiques qui ont valeur de recrutement. L'existence de signaux sonores permet de gagner une à deux minutes sur le retour de la proie au nid.

Il faut enfin signaler le rôle mécanique joué par les stridulations : les vibrations aident les ouvrières qui creusent le nid en désagrégeant les particules compactes du sol.

Les Formicines bien que dépourvues d'organes stridulatoires sont pourtant capables d'émettre des sons. *Camponotus ligniperda* et *C. herculeanus* frappent des petits coups secs sur le substrat lorsqu'ils sont dérangés. Les ouvrières heurtent le sol alternativement avec les mandibules et l'extrémité de l'abdomen. Elles émettent ainsi des séries de deux à trois coups, parfois sept, chaque choc séparé du suivant par un intervalle de 50 millisecondes. Les coups excitent les congénères qui augmentent leur vitesse de déplacement et deviennent beaucoup plus agressives à l'égard des objets en mouvement.

Anne et Jacques Six



Les vibrations du substrat semblent amplifier les effets des autres stimuli qui déclenchent l'attaque.

Chez *Lasius niger*, les coups sont portés uniquement par l'extrémité de l'abdomen. Ils interviennent non seulement en cas de danger mais aussi pendant les activités de ré-

colte : les ouvrières frappent le sol lorsqu'elles ne retrouvent plus la nourriture découverte lors d'une première visite.

**Luc PASSERA**  
*L'Organisation sociale des Fourmis*  
Privat, 1984

## DES ABEILLES ET DES PARFUMS

**Une originalité dans le monde animal : la façon dont les Abeilles recrutent leurs congénères pour aller chercher de la nourriture. La danse, bien sûr, et surtout l'odeur des aliments qui conditionne le comportement des recrutées.**

On connaît chez les Abeilles le comportement de recrutement par danses. Ces danses, découvertes et étudiées

par K. von Frisch, constituent un ensemble de stimulus de communication, surtout tactiles et vibratoires, mais que les

impacts chimiques ne laissent pas indifférents. Certaines substances, comme la citronnelle, stimulent les danses, du moins pour une concentration donnée car à des concentrations trop élevées ces mêmes substances deviennent inhibitrices. D'autres substances, comme le bromostyrol ou le méthylhepténone, inhibent les danses à toutes les concentrations.

Par ailleurs, chaque ouvrière qui effectue une danse dans la ruche revient d'une source de nourriture et elle diffuse, pendant qu'elle danse, la senteur de la nourriture dont elle vient signaler l'existence, l'abondance, la direction et la distance à ses congénères. Les parfums floraux adhèrent au revêtement poilu du corps de l'Abeille. Mais la butineuse ne véhicule pas seulement l'odeur florale extérieurement, l'odeur des aliments, pollen ou nectar, contenus dans le jabot sert aussi d'indicateur dans le comportement de recrutement et peut-être davantage que l'odeur véhiculée extérieurement comme le suggère l'expérience suivante due à K. von Frisch.

À une Abeille posée sur une fleur de Cyclamen dont le parfum imprègne sa surface, on donne à aspirer, à travers une fente très fine où passe la seule trompe, de l'eau parfumée au parfum de Phlox. Au bout d'un temps, K. von Frisch constate que les bouquets de Phlox sont deux fois plus visités que ceux de Cyclamens. En inversant les conditions expérimentales, l'Abeille étant juchée sur une fleur de Phlox et recevant de l'eau à l'odeur de Cyclamen, on constate que ce sont les bouquets de Cyclamens qui reçoivent deux fois plus d'ouvrières que ceux de Phlox. Il semble donc que la source d'odeurs utile dans le comportement de recrutement de l'Abeille soit davantage le jabot que les zones pileuses externes.

**Yveline LEROY**  
*L'Univers odorant de l'animal*  
Boubée, 1986

## Le visa chimique chez les Fourmis

M. Morel a montré en 1982 (chez *Camponotus vagus*) que l'odeur coloniale est apprise et retenue par les toutes jeunes fourmis (imagos). Peu après, M. Isingrini et A. Lenoir ont démontré (sur *Cataglyphis cursor*) que l'empreinte olfactive de l'odeur coloniale peut avoir lieu dès le stade larvaire. (...)

Grâce à ce processus d'apprentissage précoce, le visa chimique reconnu par les ouvrières d'une colonie est en permanence calqué sur l'odeur de la colonie : celle-ci peut changer d'une génération à l'autre sans que la cohésion coloniale soit perturbée. Cette plasticité de la reconnaissance olfactive assure donc la longévité, en dizaine d'années, des sociétés de fourmis.

Du côté « émission », les recherches sur la nature chimique, l'origine et le mode d'acquisition de l'odeur coloniale se sont révélées, elles aussi, fructueuses.

Au cours des années 80, diverses équipes ont étudié la structure moléculaire des substances imprégnant le revêtement cuticulaire de nombreuses espèces de fourmis et de termites. Ces revêtements sont essentiellement constitués d'un mélange de chaînes d'hydrocarbures aliphatiques peu volatils, différent d'une espèce à l'autre, et d'une colonie à l'autre au sein de la même espèce. En utilisant des fourmis badigeonnées d'hydrocarbures homo et hétérocoloniaux en guise de leurs olfactifs, A. Bonavita-Cougourdan et ses collaborateurs ont définitivement établi le rôle de ces composés chimiques dans la reconnaissance coloniale en 1987.

À la suite de ces travaux, C. Errard et J.-M. Jallon ont montré que les Fourmis acquièrent leurs hydrocarbures cuticulaires progressivement, dans les heures ou les premiers jours qui suivent leur émergence selon l'espèce. Cette période d'acquisition physique coïncide donc avec l'imprégnation cognitive par l'odeur coloniale.

**Anne TEYSSÈDRE**  
in *Pour la Science* n° 169, nov. 1991

# Comment expliquer l'existence de telles sociétés ?

Comment la sélection naturelle, dont la cible est l'individu et non le groupe ou encore moins l'espèce entière, a-t-elle « permis » l'évolution d'animaux stériles et altruistes, prêts à se sacrifier à tout instant pour le « bien » de leur communauté ? Ce paradoxe, relevé dès la fin du siècle dernier — par Darwin lui-même — est enfin en voie d'être résolu : il n'existe (bien sûr) pas un unique facteur évolutif, mais plusieurs, de nature sociobiologique et socio-écologique, dont les effets se combinent pour favoriser l'évolution des eusociétés.

## DIVISION DU TRAVAIL CHEZ LES PUCERONS

Récemment encore, on pensait que la division du travail n'existait pas chez les animaux ayant 100 % de gènes en commun. Or, des recherches récentes révèlent que certaines espèces de Pucerons possèdent une « caste » d'individus stériles, défenseurs du groupe : des « soldats », par analogie avec les sociétés de Termites et de Fourmis.

Si l'on reprend le point de vue de Hamilton, les Pucerons-soldats qui défendent la collectivité, assurent indirectement, par le biais de leur comportement altruiste, la pérennisation de la totalité de leurs gènes. Chez les Termites et les Fourmis, l'altruisme des soldats peut aller jusqu'au cas extrême du comportement « suicidaire ». C'est le cas de certains ouvriers ou ouvrières qui, par un mécanisme de rupture de l'abdomen, « explosent » en engluant leurs ennemis avec le contenu de leur abdomen. Sans mettre en évidence des mécanismes aussi élaborés, Aoki a récemment observé, chez les Pucerons, des comportements allant dans le même sens. Ainsi, chez l'espèce japonaise *Ceratovacuna nekoashi*, productrice de galles, il existe des individus non différenciés morphologiquement, mais qui, produits tardivement par la fondatrice, restent à l'extérieur de la galle, cette dernière s'étant refermée avant leur éclosion. Contraintes à un sacrifice obligatoire, ces larves protègent dès lors leurs sœurs des chenilles prédatrices. Selon des travaux récents, quatre autres espèces de Pucerons producteurs de galles présenteraient des défenseurs externes. (...)

Cependant, la question initiale demeure : pourquoi, si la théorie de la parentèle est

valide et alors que les conditions sont *a priori* plus favorables (100 % de gènes en commun contre 75 %), n'y a-t-il pas, chez les Pucerons ou chez d'autres espèces à reproduction parthénogénétique, de sociétés aussi complexes que chez les Hyménoptères ? Hamilton apporte une réponse ingénieuse. Les groupes clonaux, écrit-il, de par leur absence de diversité génétique, sont sans doute plus sensibles que toute autre population aux agents infectieux, ce qui diminue leurs chances de se pérenniser par rapport à celles présentant une reproduction uniquement sexuée. Pour Hamilton donc, « en termes de macro-évolution, les espèces à parthénogenèse sont à courte espérance de vie et contiennent quelque part les germes de leur propre mort ». L'apparition de caractères sociaux étant un phénomène nécessitant la durée, les sociétés « n'auraient pas eu le temps » d'émerger chez ces espèces. Autrement dit, si avoir beaucoup de gènes en commun confère, *via* les comportements altruistes, un avantage adaptatif à long terme, en avoir trop en commun est, à moyenne échance, une condamnation.

**Bruno CORBARA**  
in *La Recherche*  
n° 237, novembre 1991



**Un jeune couple royal de Termites à cou jaune**  
Dans ce jeune couple fondateur, la femelle a encore une taille normale. Les premiers œufs sont pondus et le couple s'occupera lui-même de construire un abri, de nourrir les larves... comme chez les espèces subsociales. Puis le couple royal se spécialisera dans la reproduction et la reine atteindra la taille démesurée qu'on a vue en pages 16 et 17. Selon une hypothèse actuelle, la subsocialité pourrait être la première étape de l'eusocialité.

## L'ÉVOLUTION DES TERMITES

Ordre le plus primitif des Insectes sociaux, les Termites ont évolué, il y a 150 millions d'années, à partir d'une ancienne famille dont les membres ressemblaient aux blattes actuelles.

L'évolution des Termites, souvent appelées improprement « Fourmis blanches », est totalement distincte de celle des Fourmis, des Abeilles et des Guêpes sociales qui appartiennent à l'ordre des Hyménoptères. L'organisation sociale des Termites a évolué sous la pression d'une nécessité : partager la nourriture pour échanger les bactéries et les protozoaires symbiotes nécessaires à la digestion de la cellulose. Les Termites forment des sociétés rigidement structurées au sein desquelles des individus dotés d'une morphologie particulière exé-

cutent des tâches spécifiques : le roi et la reine assurent la reproduction ; les ouvriers ont la tâche de rechercher la nourriture, de construire le nid et d'élever les jeunes ; les couples ailés fertiles s'envolent pour former de nouvelles colonies, et les soldats sont chargés de la défense. La communication entre les individus de la colonie est fondée sur l'échange de signaux chimiques, à la fois par l'odorat (olfaction, grâce aux antennes) et par le goût (récepteurs chimiotaxiques). La construction du nid, la recherche de nourriture, la reconnaissance des congénères

## Objections à la théorie de Hamilton

Plusieurs objections sérieuses s'opposent à l'hypothèse plus particulière selon laquelle l'haplodiploïdie serait la clé de l'eusocialité.

- Ainsi, les Termites (et les Rats-taupes), animaux altruistes par excellence, sont diploïdes bien qu'eusociaux ; à l'inverse beaucoup d'espèces haplodiploïdes ne sont pas eusociales.

- Ensuite, l'eusocialité est apparue dans un seul sous-ordre, celui des Aculéates (Hyménoptères pourvus de dard), qui ne constitue qu'une petite fraction de l'ensemble des Hyménoptères. Il semble donc qu'un ou plusieurs autres facteurs que l'haplodiploïdie, peut-être communs aux Aculéates et aux Termites, soient responsables de la fréquence de l'eusocialité dans ce sous-ordre d'Insectes.

- Puis il faut relever que le rôle des mâles, individus reproducteurs au même titre que les reines, est quelque peu occulté dans cette théorie évolutive. Or, les dizaines de milliers d'ouvrières d'une ruche d'Abeilles, par exemple, propagent les gènes de leurs pères autant que ceux de leur mère, et on ne peut exclure a priori l'influence de ces mâles sur l'évolution des eusociétés.

- Enfin, il est notoire qu'à l'exception de quelques espèces, les reines d'Hyménoptères s'accouplent avec plusieurs partenaires au cours de l'essaimage. Plusieurs équipes de chercheurs ont récemment montré que les spermatozoï-

des des différents mâles sont mélangés dans les voies génitales des reines. Chaque nouvelle « portée » est ainsi composée en grande majorité de demi-sœurs et non de vraies sœurs. Le coefficient de parenté moyen entre les ouvrières d'une colonie est donc environ 0,3, et non de 0,75 comme le voudrait la théorie hamiltonienne. En d'autres termes, il est inférieur à la valeur-seuil de 0,5 qui relie une femelle à sa progéniture.

En conséquence, pour conserver leur avantage sélectif, les ouvrières stériles doivent être capables de reconnaître leurs vraies sœurs et de les soigner préférentiellement. Ce qui ne simplifie pas la question. En effet, la capacité de discrimination des ouvrières entre vraies sœurs et demi-sœurs est la clé de l'affaire ; et on conçoit qu'elle intéresse les sociobiologistes. S'ils existent, les signaux de reconnaissance permettant une telle discrimination doivent être sous contrôle génétique puisque sœurs et demi-sœurs sont confrontées à un environnement identique dès leur conception. Bien que l'idée d'une discrimination à base génétique ne plaise guère aux adversaires de la sociobiologie, les récentes recherches sur l'Abeille domestique semblent bien montrer l'existence d'une préférence des ouvrières pour leurs vraies sœurs.

Anne TEYSSÈDRE in *Science et Vie*, n° 879, déc. 1990

de la même termitière, le dépistage, l'alerte et la défense sont des activités qui font toutes intervenir des agents chimiques.

Les Termites soldats sont des mâles stériles ou des femelles stériles dont la forme et la taille de la tête diffèrent beaucoup de celles des Termites ouvriers. Le rôle essentiel des Termites soldats, de la maturité à la mort, consiste à protéger la colonie contre ses ennemis. Un soldat mort est pour la colonie ce que sont les cellules épidermiques mortes pour le corps humain ; cette perte augmente la probabilité

de survie du groupe et par conséquent la probabilité de transfert génétique d'une génération à la suivante. Il en résulte que les Termites soldats constituent des armes ambulantes et remplissent leur mission défensive à l'aide de tactiques variées : ils peuvent mordre, happer, colmater des trous, projeter, exsuder différentes substances et en enduire l'ennemi, et même s'autodétruire par éventration.

**Glenn PRESTWICH**  
*L'Adaptation*  
Belin, 1988

## UN CAS EXCEPTIONNEL DE SOCIALITÉ

À l'inverse des autres Mammifères, les Rats-Taupes vivent dans des sociétés complexes aux caractéristiques eusociales. Ils sont un bon exemple des relations existant entre l'écologie et l'évolution de la socialité.

Si la reine est enlevée, une autre femelle, parmi celles qui jusque-là étaient non reproductrices, prendra sa place. Il s'agit d'une femelle qui connaît alors une croissance plus

rapide que la moyenne. La stérilité des femelles non reproductrices n'est donc pas irréversible. En fait, il a été montré qu'elles n'ovulaient pas. (...)

Si on enlève une femelle de la colonie et qu'on la met en présence d'un mâle, l'ovulation reprend et la reproduction est possible. Cette femelle présente alors une activité reproductrice mesurable par l'apparition cyclique d'importants taux de progestérone dans les semaines qui suivent son isolement de la colonie. La question de l'origine de cette perte de la capacité à ovuler reste ouverte : est-elle comportementale ou phéromonale ?

Jarvis semble pencher pour la seconde hypothèse, selon laquelle une substance chimique, ou phéromone, serait transmise par l'urine de la reine, agirait à distance sur le développement ovarien des autres femelles. (...)

Alexander, quant à lui, pense qu'il faut rechercher les facteurs ayant favorisé l'émergence de l'eusocialité dans les caractéristiques écologiques des espèces considérées, notamment leur biotope et leurs modes alimentaires. Plusieurs auteurs (...) ont ainsi suggéré que la structure sociale chez les Rats-taupes pouvait être liée à la nature de l'alimentation.

Les Rats-taupes se nourrissent essentiellement de racines et de tubercules qu'ils trouvent en creusant leurs galeries. Dans les zones semi-désertiques où ils vivent, certaines plantes adaptées à cet environnement y produisent des tubercules de très grande taille. On a pu observer que les Rats-taupes qui découvrent une telle source de nourriture ne la dévorent que partiellement. Les tubercules peuvent ainsi continuer de croître, les rongeurs y prélevant régulièrement de la nourriture. Les tubercules sont rares et leur découverte par un individu seul est très aléatoire. Les risques de mourir de faim avant d'en trouver sont élevés. Les chances de découverte sont augmentées dans le cas d'un groupe dont les individus creusent simultanément dans plusieurs directions. La vie en collectivité est donc un moyen de survivre dans un tel environnement. Cependant groupe ne signifie pas eusociété et cette hypothèse n'explique pas tout.

**Bruno CORBARA**  
et Gilles GHEUSI  
in *La Recherche*  
n° 212, juillet-août 1989

### LIVRES POUR TOUT PUBLIC

- CHERIX (D.). *Les Fourmis des bois*. Lausanne, Atlas visuels Payot, 1986.
- CORBARA (B.). *Les Sociétés d'Insectes*. Paris, Hachette, 1990.
- CORBARA (B.). *La Cité des Abeilles*. Paris, Découvertes Gallimard, 1991.
- DARCHEN (B. et R.). *La Vie des Abeilles*. Paris, Nathan, 1985.
- DOUZOU (P.). *Les Bricoleurs du septième jour*. Paris, Fayard, 1985.
- Von FRISCH (K.) *Vie et mœurs des Abeilles*. Paris, Albin Michel, 1955.  
*Le grand classique du Prix Nobel de Biologie (1973), qui a décrypté la danse des Abeilles.*
- Von FRISCH (K.). *L'Architecture animale*. Paris, Albin Michel, 1975.
- HOOPER (T.). *Les Abeilles et le miel*. Paris, Delachaux et Niestlé, 1980.
- JAISSON (P.). *La Fourmi et le sociobiologiste*. Paris, Odile Jacob, à paraître.
- LEBRUN (D.). *La Vie des Insectes sociaux*. Rennes, Ouest-France, 1991.
- SIX (A. et J.). *La Vie privée des Abeilles*. Paris, Chêne-Hachette, 1982.

### OUVRAGES SCIENTIFIQUES

- GRASSÉ (P.-P.). *Termitologia*. Paris, Masson, trois tomes : 1982, 1984, 1986.
- LEROY (Y.). *L'Univers odorant de l'animal*. Paris, Boubée, 1986.  
*Ouvrage très documenté sur la communication chimique et ses fonctions.*
- PASSERA (L.). *L'Organisation sociale des Fourmis*. Toulouse, Privat, 1984.



#### *Nymphes d'Abeilles mellifères*

*Vues de dessus, deux nymphes dans leur cellule artificiellement désoperculée. On distingue les yeux à facettes ainsi que les trois ocelles (yeux du sommet de la tête qui informeront l'insecte sur l'intensité de la lumière) ; les yeux sont les premiers organes à être colorés. On voit aussi la partie supérieure des antennes de ces futures Abeilles.*

### ARTICLES DE VULGARISATION

- CORBARA (B.), FRESNEAU (D.) et LACHAUD (J.-P.). *La Flexibilité de l'emploi chez les Fourmis*. *La Recherche*, 195, janvier 1978.
- CORBARA (B.) et GHEUSI (G.). *La Société des Rats-taupes*. *La Recherche*, 212, août 1989.
- CORBARA (B.). *Des Soldats chez les Pucerons*. *La Recherche*, 237, nov. 1991.
- PRESTWITSH (G.). *Les Armes chimiques des Termites*. *Pour la Science*, 72, oct. 1983.

