

RUMSAÏS **BLATRIX**, CHRISTOPHE **GALKOWSKI**,
CLAUDE **LEBAS**, PHILIPPE **WEGNEZ**

FOURMIS

de France, de Belgique et du Luxembourg



GUIDE DELACHAUX


DELACHAUX
ET NESTLÉ

FOURMIS

R. BLATRIX, C. GALKOWSKI,
C. LEBAS, P. WEGNEZ

FOURMIS

de France, de Belgique et du Luxembourg



Sommaire

6 Introduction

- 6 Systématique
- 7 Morphologie de l'ouvrière
- 8 Les étapes du développement individuel
- 11 Structure sociale et cycle reproducteur
- 13 Division du travail
- 15 Polymorphisme
- 16 Reconnaissance coloniale
- 17 Communication
- 18 L'approvisionnement en nourriture
- 22 Le parasitisme social
- 27 Interactions entre les fourmis et les autres arthropodes
- 33 Les interactions entre plantes et fourmis
- 37 Où trouver des fourmis ?
- 44 Présentation synthétique des fourmis de France et de Belgique
- 51 Les sous-familles de fourmis de France et de Belgique (ouvrières)

52 Clés de détermination des fourmis de France et de Belgique (ouvrières)

- 52 Clé des genres de la sous-famille des Ponerinae
- 54 Clé des genres de la sous-famille des Dolichoderinae
- 56 Clé des genres de la sous-famille des Formicinae
- 66 Clé des genres de la sous-famille des Myrmicinae

83 Description

284 Index des espèces de fourmis de France et de Belgique

286 Glossaire

Ci-contre :
Formica lemani
sur une parnassie
des marais

Introduction

Il existe une multitude d'ouvrages portant sur les mœurs des fourmis, mais il en existe très peu qui synthétisent les connaissances de la systématique du groupe. Les deux ouvrages les plus récents qui traitent de manière complète la faune de France datent de 1918 (Bondroit, J., *Les Fourmis de France et de Belgique*, Annales de la Société entomologique de France, 87, p. 1-174) et de 1968 (Bernard, F., *Les Fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale*, Paris, Masson). Bien que ces ouvrages soient très utiles, ils restent délicats à utiliser car la systématique des fourmis d'Europe de l'Ouest a subi de grands changements au cours des trente dernières années. La faune d'Europe Centrale et du Nord publiée récemment (Seifert B. 2018, *The Ants of Central and North Europe*, Lutra Verlags- und Vertriebsgesellschaft, Tauer) tient compte de ces changements, mais elle ne couvre que partiellement la faune de France et est écrite en anglais. Elle se révèle cependant très utile pour la moitié nord de la France. La technicité et l'organisation de ces trois ouvrages les rendent toutefois peu accessibles aux néophytes et aux naturalistes de terrain. Le promeneur ne dispose donc d'aucun outil pour s'initier à la reconnaissance des fourmis rencontrées en chemin; quant au naturaliste, il doit jongler entre des ouvrages souvent très techniques et différentes publications scientifiques spécialisées pour identifier ses spécimens. L'objectif de ce guide est de satisfaire à la fois le promeneur curieux et le naturaliste chevronné, en proposant pour chaque espèce des fiches illustrées facilitant les

comparaisons rapides et des clés d'identification construites à partir de critères morphologiques qui permettent d'identifier avec fiabilité la grande majorité des espèces de France.

Les projets Antarea (<http://antarea.fr>) et Walbru (<http://www.fourmiswalbru.be>), dont les objectifs sont la cartographie des fourmis de France et de Belgique respectivement, ont provoqué des rencontres, des discussions et des échanges au cours desquels il nous est apparu opportun de synthétiser les connaissances actuelles sur la systématique des fourmis de France et de Belgique sous une forme accessible à tous. De là est née l'idée d'un guide d'identification, afin de mettre à disposition d'un large public les outils nécessaires à la reconnaissance des espèces de fourmis. Nous espérons ainsi répondre à l'intérêt croissant pour ces insectes fascinants. Par ailleurs, une meilleure diffusion des connaissances sur la diversité des fourmis est un bon moyen de contribuer à leur protection par la sensibilisation du public.

Systématique

Il y a plus de douze mille espèces de fourmis décrites dans le monde. Ce nombre peut paraître faible au regard du million d'espèces d'insectes connues actuellement, mais la biomasse totale est beaucoup plus élevée pour les fourmis que pour la majorité des autres groupes. Les fourmis colonisent presque tous les types de milieux terrestres et sont présentes sur tous les continents, sauf l'Antarctique. Elles sont cependant beaucoup plus diversifiées et abondantes sous les tropiques. Dans certaines régions d'Amazonie, une surface de

Classification des fourmis

Règne : Animaux

Embranchement : Arthropodes

Classe : Insectes (trois paires de pattes articulées)

Ordre : Hyménoptères (deux paires d'ailes membraneuses, les postérieures plus petites et rattachées aux antérieures par une série de crochets; les ouvrières de fourmis ne sont jamais ailées)

Sous-ordre : Apocrites (étranglement net entre le thorax et l'abdomen)

Infra-ordre : Aculéates (l'ovipositeur est transformé en aiguillon, qui peut régresser ou même complètement disparaître chez certaines fourmis)

Famille : Formicidés (fourmis)

Les principaux niveaux hiérarchiques qui suivent sont : la sous-famille, le genre, le sous-genre et l'espèce. Selon le code de nomenclature zoologique, une espèce doit être désignée par son nom de genre et son nom d'espèce, suivi du nom de la personne qui a décrit l'espèce (« autorité* ») et de l'année de la description. L'autorité et l'année de description doivent être mises entre parenthèses si l'espèce a été transférée dans un autre genre depuis sa description. Il est cependant fréquent d'omettre l'autorité et l'année de description, par simplicité. Les noms de genre et d'espèce doivent être écrits en italique.

forêt de quelques hectares peut abriter près de cinq cents espèces de fourmis, soit à peu près autant que dans toute l'Europe. La France compte un peu plus de deux cents espèces, et la Belgique une septantaine.

La famille des Formicidae compte vingt et une sous-familles dans le monde, dont six sont présentes en France métropolitaine : Myrmicinae, Formicinae, Dolichoderinae, Ponerinae, Leptanillinae, Proceratiinae. Cette dernière n'a été mentionnée qu'une seule fois en France et sa présence mérite d'être confirmée. Elle n'est donc pas traitée dans cet ouvrage. Une étude phylogénétique a montré que les genres *Chalepoxenus* et *Myrmoxenus* doivent être mis en synonymie avec le genre *Temnothorax*, et que les genres *Anergates* et *Teleutomyrmex* doivent être mis en synonymie avec le genre *Tetramorium*. Cependant, nous avons conservé l'usage de ces quatre genres pour plus de simplicité car ces genres correspondent à des groupes d'espèces parasites sociales.

Morphologie de l'ouvrière

Le corps des insectes est composé de plusieurs segments répartis en trois groupes : la tête, le thorax et l'abdomen. Chez les fourmis, le thorax est fusionné avec le premier segment de l'abdomen et forme un ensemble appelé mesosoma. Par mesure de simplicité, le terme de thorax est parfois utilisé pour désigner cet ensemble. Le thorax porte les pattes. Le deuxième et parfois le troisième segment de l'abdomen sont fortement rétrécis; on les nomme respectivement pétiote* et post-pétiote. Le reste des segments de l'abdomen forme un ensemble qu'on appelle le gastre. Les membranes reliant les segments du gastre entre eux, appelées membranes inter-segmentaires, sont souples et très fines. Elles permettent une variation importante du volume du gastre, qui contient les viscères,

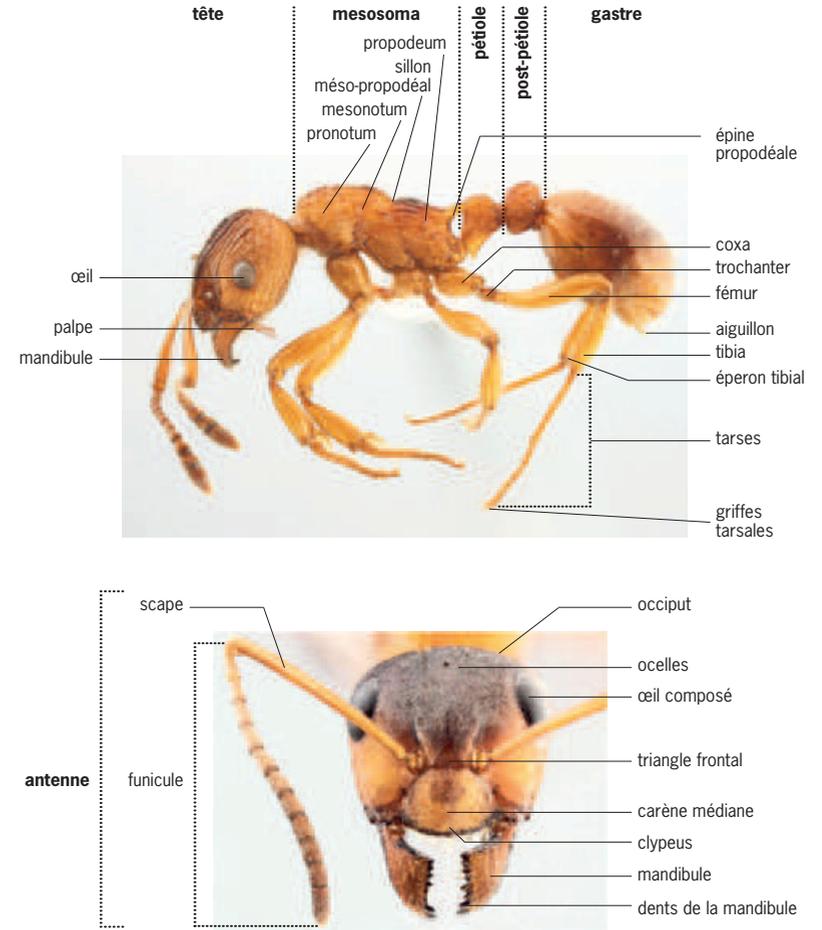
* Dans la partie introductive, les termes figurant au glossaire (pp. 286-287) sont suivis d'un astérisque lorsqu'ils apparaissent pour la première fois.

Genres et espèces dans les sous-familles en France		
Famille	Sous-famille	Genre (nombre d'espèces)
Formicidae (5 sous-familles, 36 genres, 223 espèces)	Dolichoderinae (4 genres, 13 espèces)	<i>Bothriomyrmex</i> (3) <i>Dolichoderus</i> (1) <i>Linepithema</i> (1) <i>Tapinoma</i> (8)
	Formicinae (9 genres, 80 espèces)	<i>Camponotus</i> (13) <i>Cataglyphis</i> (2) <i>Colobopsis</i> (1) <i>Formica</i> (29) <i>Iberomyrmica</i> (1) <i>Lasius</i> (26) <i>Plagiolepis</i> (5) <i>Polyergus</i> (1) <i>Proformica</i> (2)
	Leptanillinae (1 genre, 1 espèce)	<i>Leptanilla</i> (1)
	Myrmicinae (19 genres, 122 espèces)	<i>Aphaenogaster</i> (7) <i>Cardiocondyla</i> (1) <i>Crematogaster</i> (3) <i>Formicoxenus</i> (1) <i>Goniomma</i> (2) <i>Harpagoxenus</i> (1) <i>Leptothorax</i> (6) <i>Manica</i> (1) <i>Messor</i> (7) <i>Monomorium</i> (2) <i>Myrmecina</i> (1) <i>Myrmica</i> (22) <i>Oxyopomyrmex</i> (1) <i>Pheidole</i> (1) <i>Solenopsis</i> (5) <i>Strongylognathus</i> (3) <i>Strumigenys</i> (5) <i>Temnothorax</i> (37) <i>Tetramorium</i> (12)
	Ponerinae (3 genres, 7 espèces)	<i>Cryptopone</i> (1) <i>Hypoponera</i> (4) <i>Ponera</i> (2)

en fonction de la quantité de nourriture ingérée. Comme chez tous les aculéates, l'ovipositeur est transformé en un aiguillon piqueur qui est relié à une glande à venin. En fonction de la nature et de la quantité du venin injecté, la piqûre est plus ou moins douloureuse pour l'homme. Chez les fourmis rencontrées en France, l'aiguillon est présent chez les sous-familles des Leptanillinae, Myrmicinae et Ponerinae. Il est utilisé pour la défense ou pour la neutralisation des proies. Chez certaines espèces de Myrmicinae de nos régions, cet aiguillon, toujours présent, est modifié et ne pique pas (dans le genre *Crematogaster* par exemple). Chez les sous-familles des Dolichoderinae et des Formicinae, il est atrophié et les composés chimiques qui servent à la neutralisation des proies et à la défense ne sont pas injectés. Chez les Formicinae, ces composés débouchent par un pore circulaire caractéristique de la sous-famille : l'acidopore. Le meilleur exemple est l'émission d'acide formique par les espèces du genre *Formica*. Certaines peuvent projeter leur venin, composé essentiellement d'acide formique (60 % environ), jusqu'à une vingtaine de centimètres de distance. Cet acide pénètre dans le corps des arthropodes capturés à travers les membranes inter-segmentaires et les tue. Il permet aussi de repousser les prédateurs vertébrés car il irrite les voies respiratoires.

Les étapes du développement individuel

Les fourmis connaissent plusieurs étapes de développement : l'œuf, la larve, la nymphe et l'adulte (ou imago). L'œuf est très petit et généralement blanc. Quelques jours après la ponte, une larve minuscule va naître. C'est uniquement durant les



stades larvaires qu'aura lieu la croissance de l'individu. Celle-ci va prendre plusieurs semaines au cours desquelles la larve passe par plusieurs stades larvaires (3 à 5 selon les espèces) en muant à chaque fois. À la fin de son développement, au dernier stade larvaire, elle se transforme en

nymphe. Chez certaines espèces, la larve tisse un cocon de soie dans lequel elle passera toute la durée du stade nymphal (ce cocon est souvent appelé improprement « œuf de fourmi »). Chez les Myrmicinae, la larve ne tisse jamais de cocon, la nymphe est donc toujours « nue ». La



Crematogaster auberti. Les œufs, petits et blancs, sont visibles en bas à droite, parmi un groupe de larves.



Au moment de se transformer en nymphe, la larve de certaines espèces, comme ici *Camponotus sylvaticus*, tisse un cocon de soie. Celui-ci a été découpé pour montrer la nymphe à l'intérieur.

nymphe est immobile et ne prend aucune nourriture. C'est au cours de ce stade, qui dure une quinzaine de jours, que la larve va subir de profondes modifications internes et externes pour devenir un individu adulte. La nymphe présente un aspect de fourmi recroquevillée sur elle-même. Elle est blanche au début et se pigmente progressivement. Une fois le développement de la nymphe terminé, l'individu mue une dernière fois (c'est la mue imaginale) pour engendrer une fourmi adulte. Celle-ci ne grandira plus. La durée de vie des ouvrières varie de quelques mois à 1 ou 2 ans selon les espèces. Les reines ont



Lasius emarginatus. Larves à différents stades. Les plus petites viennent tout juste de sortir de l'œuf.



Comme chez de nombreuses espèces de la sous-famille des Formicinae, les nymphes de *Lasius flavus* sont entourées d'un cocon de soie. Les petits correspondent aux ouvrières, les moyens aux mâles et les grands aux futures reines.



Messor barbarus. Les larves, à gauche, sont blanches. Les nymphes, à droite, se colorent progressivement au cours de leur maturation.

une longévité beaucoup plus importante, de 5 à 30 ans environ. Les mâles ne vivent généralement qu'une saison à l'état adulte, juste le temps de la reproduction.

Structure sociale et cycle reproducteur

Chaque espèce de fourmi comporte trois sortes d'individus : les ouvrières, les reines et les mâles. Comme chez tous les hyménoptères, les mâles fonctionnels sont issus d'œufs non fécondés alors que les ouvrières et les reines proviennent d'œufs fécondés. Il arrive parfois que certains mâles soient issus d'œufs fécondés, mais ils ne sont pas fertiles. Un œuf fécondé peut donner une reine ou une ouvrière : ce sont les conditions (essentiellement la quantité de nourriture et la température) dans lesquelles se développe la larve qui détermineront son destin.



Les trois castes chez *Crematogaster auberti* : l'ouvrière en bas, le mâle à droite et la reine en haut à gauche

Toutes les espèces de fourmis vivent en colonies au sein desquelles il y a une répartition inégale des tâches entre les femelles fertiles (les reines), les mâles qui assurent la reproduction et les femelles plus ou moins stériles (les ouvrières) : ce sont des insectes eusociaux*. La colonie est composée d'un grand nombre d'ouvrières et d'une ou plusieurs reines. Les reines assurent la reproduction en produisant les ouvrières, les futures reines et les mâles. Les ouvrières, toutes femelles, s'occupent de l'élevage du couvain*, c'est-

à-dire des œufs, des larves et des nymphes, de l'entretien et de la défense du nid*, de l'approvisionnement en nourriture.

En général, seules les reines se reproduisent, mais il existe quelques rares espèces chez qui les ouvrières peuvent aussi produire d'autres ouvrières ou des futures reines. En France, ce processus n'est connu que chez les *Cataglyphis*. Chez la plupart des espèces, les ouvrières ont des ovaires fonctionnels mais ne peuvent pas être fécondées. Elles ont donc la possibilité de produire des mâles en pondant des œufs non fécondés. Cette capacité est généralement inhibée par la présence d'une reine. Par conséquent, lorsque la reine meurt, la colonie produit des mâles avant que toutes les ouvrières ne meurent à leur tour. Il existe cependant quelques espèces chez lesquelles les ovaires des ouvrières ne sont pas fonctionnels. Les ouvrières de ces espèces ne peuvent même plus produire de mâles. C'est le cas par exemple des *Pheidole*.

Chez la majorité des espèces, il n'y a qu'une seule reine fonctionnelle par colonie. La colonie est dite monogyne*. Après plusieurs années d'existence, la colonie se met à produire des sexués : mâles et futures reines. Ceux-ci sont généralement ailés, alors que les ouvrières ne le sont jamais. L'essaimage* ou vol nuptial*, c'est-à-dire l'envol des mâles et des futures reines, est localement synchronisé chez une même espèce. Les accouplements ont lieu durant ces vols nuptiaux. C'est le seul moment où l'on peut voir les fourmis ailées à l'extérieur du nid. Le caractère synchronisé de l'essaimage assure le croisement entre mâles et femelles de colonies différentes. Les mâles et les femelles d'une même colonie étant, chez la plupart des espèces, très apparentés, ce

mécanisme évite la consanguinité. Les facteurs qui déclenchent l'essaimage sont peu connus, mais il a souvent lieu juste avant ou juste après un orage, par temps chaud et lourd.

Les essaimages ont lieu du printemps à l'automne. Pour certaines espèces ils peuvent s'étaler sur plusieurs mois, mais en général ils ont lieu à une période bien précise de l'année, qui diffère selon les espèces. Les fourmis ailées sortent du nid et s'agglutinent en grand nombre près de l'entrée du nid ou sur les herbes voisines, puis s'envolent. Selon les espèces de four-



Lors des essaimages, on peut voir les sexués (futurs reines et mâles ailés) sortir du nid en grand nombre, escortés d'ouvrières. Ici un nid de *Messor barbarus*.



Une fois les sexués sortis du nid, ils grimpent sur la végétation avoisinante pour prendre leur envol. Trois reines de *Lasius paralienus*, arrivées à l'extrémité d'un brin d'herbe, s'appêtrent à s'envoler.

mis, la reine peut s'accoupler avec un ou plusieurs mâles, mais elle ne sera fécondée qu'une seule fois dans son existence et conservera les spermatozoïdes en vie dans sa spermathèque*. Le mâle meurt généralement assez rapidement après l'accouplement. Une fois fécondée, la nouvelle reine casse ses ailes à leur base et creuse le sol ou recherche une cavité dans laquelle elle établira sa colonie. Une fois à l'abri, elle se met à pondre. Chez certaines espèces, la reine va sortir régulièrement de sa cache pour s'alimenter pendant la croissance de ses premières larves, alors



Accouplement chez *Pheidole pallidula*



Une reine fondatrice de *Lasius brunneus*. Une fois fécondée, la reine creuse un trou dans le sol pour s'abriter et pondre : elle fonde une nouvelle colonie.

que chez de nombreuses autres espèces elle n'en sortira pas. Dans ce dernier cas, des processus métaboliques dissolvent ses muscles alaires, qui ne lui sont plus d'aucune utilité. La reine dispose ainsi d'une réserve d'énergie qui lui permet de survivre et de pondre des œufs alimentaires (non embryonnés) avec lesquels elle nourrit ses larves jusqu'à l'émergence des premières ouvrières. Ces dernières iront alors chercher de la nourriture à l'extérieur. Avant de quitter sa colonie natale pour le vol nuptial, la reine se gave de nourriture, de telle sorte qu'elle pourra également utiliser le contenu de son jabot* pour nourrir ses premières larves. Les ouvrières agrandiront le nid au fur et à mesure que leur nombre augmentera. Au bout de quelques années, la colonie deviendra mature, c'est-à-dire qu'elle produira à son tour des sexués. Sur l'ensemble des reines produites par une colonie, on estime que moins de 5 % d'entre elles parviendront à établir une colonie mature. La plupart seront dévorées par des prédateurs.

Il existe de nombreuses variantes à ce schéma général. Plusieurs reines peuvent se regrouper pour fonder une nouvelle colonie. Généralement, les premières ouvrières nées tuent toutes les reines sauf une. C'est le cas de certains *Lasius*. Dans d'autres cas, la reine nouvellement fécondée se fait accepter par une colonie déjà en place. Une colonie peut donc devenir polygyne (c'est-à-dire avec plusieurs reines) par adoption de nouvelles reines à chaque saison de reproduction. C'est le cas de certaines *Formica* et *Myrmica*. Chez les *Cataglyphis* et chez certaines *Proformica*, les reines n'ont pas d'ailes. Elles sont donc fécondées à l'entrée du nid par les mâles (qui, eux, sont ailés) des

nids avoisinants. Dans ce cas, la reine ne fonde pas seule, elle est accompagnée d'une partie des ouvrières de sa colonie d'origine. La dispersion est donc beaucoup plus réduite car l'ensemble des individus se déplace en marchant, au sol. C'est aussi le cas d'*Aphaenogaster senilis*, dont les reines possèdent des ailes très réduites qui ne leur permettent pas de voler. Les mâles de *Formicoxenus nitidulus*, d'*Anergates atratulus* et certains mâles de *Cardiocondyla elegans* et de *Hypoponera eduardi* sont aptères* (ils n'ont pas d'ailes). Ces mâles ont généralement une durée de vie plus longue et peuvent s'accoupler plusieurs fois.

Division du travail

Une des caractéristiques les plus surprenantes des sociétés de fourmis est la division du travail entre les ouvrières. En regardant l'activité d'une colonie à un instant donné, on constate que chaque ouvrière est spécialisée dans une tâche précise. Les catégories comportementales sont généralement les suivantes : soins à la reine, soins au couvain, entretien du nid, défense, surveillance de l'entrée du nid, recherche de la nourriture. Il existe toujours une proportion assez importante d'ouvrières peu actives, qui passent la majorité du temps immobiles à l'intérieur du nid. Ces ouvrières ont un rôle important car elles interviennent en renfort en cas de disparition accidentelle d'une grosse partie des ouvrières d'une même caste comportementale (les récolteuses peuvent être décimées par un prédateur à l'affût devant l'entrée du nid). Chez la plupart des espèces, les ouvrières changent de tâche en fonction de leur âge. Dès leur naissance, elles sont actives au cœur du



Une ouvrière de *Cataglyphis piliscapa* transportant du matériel au cours de l'aménagement du nid



Pour défendre leur dôme, les ouvrières de fourmis rouges projettent de l'acide formique vers quiconque s'en approche.

nid (soins à la reine et au couvain, entretien du nid), puis, après plusieurs jours, elles sortent du nid pour s'occuper de la défense de la société et de la recherche de nourriture.

Étant donné qu'une faible proportion d'ouvrières participe à la recherche de nourriture, ces dernières doivent partager et répartir la provende entre tous les individus de la colonie. Chez la plupart des espèces, les ouvrières accumulent la nourriture liquide dans une partie spécifique de leur tube digestif, le jabot. Le liquide nourricier est ainsi transporté vers le nid et régurgité sous forme de gouttelettes afin de nourrir tous les membres de la

colonie : reine(s), larves et ouvrières à l'intérieur ou à l'extérieur du nid. C'est ce qu'on appelle la trophallaxie*. Elle implique toujours une ouvrière donneuse, qui a le jabot rempli, et une ou plusieurs ouvrières receveuses qui ont besoin de s'alimenter. Ces dernières tapotent les pièces buccales de la donneuse avec leurs antennes d'un mouvement rapide et saccadé. La donneuse ouvre alors ses mandibules et régurgite une goutte de liquide qui est bue au fur et à mesure par la receveuse. La trophallaxie permet une répartition rapide de la nourriture liquide entre les membres de la colonie et, en particulier, entre les ouvrières chargées de l'approvisionnement et celles chargées des soins au couvain. Chez de nombreuses espèces, la reine est nourrie principalement de cette manière. Cependant, certaines espèces ne pratiquent pas la trophallaxie. C'est le cas des fourmis de



Une ouvrière de *Proformica* nourrit une larve en régurgitant le liquide contenu dans son jabot.



Trophallaxie entre deux ouvrières de *Camponotus aethiops*



Une ouvrière « pot de miel » de *Proformica*, repérable à son gaster distendu



Dans les colonies des espèces de *Temnothorax*, ici *T. tuberum*, toutes les ouvrières ont la même taille. Ces espèces sont dites monomorphes.

la sous-famille des Ponerinae et du genre *Aphaenogaster* par exemple. La distribution de la nourriture peut éventuellement se faire par transport d'une gouttelette entre les mandibules.

Chez d'autres espèces, des ouvrières ingèrent de grandes quantités de substances liquides qui provoquent une dilatation de leur jabot tellement importante que cela entrave leurs déplacements. En cas de disette, ces ouvrières, appelées « replètes » ou « pots de miel », régurgitent la nourriture afin de la distribuer aux autres ouvrières de la colonie. Cette stratégie s'observe de manière plus marquée chez les espèces qui habitent les milieux secs ou désertiques, comme les *Proformica*.



Chez *Pheidole pallidula*, il y a deux catégories morphologiques d'ouvrières bien distinctes : les majors (l'individu au centre), qui ont une tête très large, et les minors (tous les autres).



Chez *Camponotus lateralis*, il y a une grande variation de la taille des ouvrières d'une même colonie. Tous les intermédiaires existent entre les plus grandes et les plus petites.

Polymorphisme

Les espèces de fourmis sont soit monomorphes, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de variation de taille chez les ouvrières, soit polymorphes, c'est-à-dire qu'il existe une variation importante de la taille et de la forme des ouvrières qui permet de les séparer en sous-castes. Chez *Pheidole pallidula*, par exemple, les ouvrières se

différencient en minors*, de forme « normale », et en majors* (ou soldats), qui ont une tête démesurément large. Dans d'autres cas la variation est continue, comme par exemple chez *Cataglyphis*, les *Camponotus* et les *Messor*. La variation morphologique s'accompagne de différences comportementales. Chez *Pheidole pallidula*, les soldats servent essentiellement à la défense du nid. Des expériences de laboratoire ont montré que les colonies exposées à la présence d'espèces fortement compétitrices produisent plus de majors. Chez les *Messor*, espèces granivores, les ouvrières de grande taille, spécialisées dans le concassage des graines, ont des têtes très larges renfermant de puissants muscles qui actionnent les mandibules. Chez la plupart des fourmis, les facteurs qui déterminent les variations de taille au sein d'une même espèce ne sont pas génétiques. L'œuf n'est pas prédéterminé, il peut donner n'importe quelle caste morphologique et la différenciation s'effectue au cours des stades larvaires. La quantité de nourriture fournie par les ouvrières et la température sont les deux facteurs les plus importants. La taille des ouvrières varie aussi en fonction de l'âge de la colonie, c'est-à-dire du nombre d'ouvrières pouvant rapporter de la nourriture. Les jeunes colonies produisent des ouvrières plus petites que les colonies âgées. Cette tendance s'observe aussi bien chez les espèces monomorphes que polymorphes. Chez ces dernières, les jeunes colonies ne produisent pas de grosses ouvrières.

Reconnaissance coloniale

Chez la grande majorité des espèces, les colonies sont dites fermées. C'est-à-dire

que les ouvrières qui appartiennent à une même colonie coopèrent entre elles mais agressent tout étranger à leur colonie, même s'il s'agit d'un individu de la même espèce. Cette discrimination entre les individus du nid et les autres se fait par l'odeur. En effet, chaque colonie possède sa propre odeur, qu'on appelle le visa colonial* et qui consiste en un ensemble d'hydrocarbures portés par la cuticule*. Le visa colonial peut être constitué de plusieurs dizaines de composés chimiques. Les toilettages très fréquents entre les membres d'une même colonie permettent une homogénéisation permanente de l'odeur coloniale par transfert des hydrocarbures d'un individu à l'autre. Les fourmis sont capables de percevoir les différences de proportions relatives de ces composés, ce qui permet un nombre infini de combinaisons et évite que deux colonies portent exactement la même odeur coloniale. La fourmi perçoit cette odeur à l'aide des organes sensoriels portés par les antennes, lors du contact avec la cuticule de l'individu rencontré. La réponse de la fourmi qui perçoit un individu ayant une odeur différente de celle de sa colonie dépend du contexte et varie d'une espèce à l'autre. Par exemple, les ouvrières de *Temnothorax* qui rencontrent un individu étranger loin de leur nid chercheront plutôt à fuir, alors que les ouvrières de fourmis rousses (sous-genre *Formica*) attaqueront. Par contre, toutes les espèces réagissent de la même manière face à un intrus tentant de pénétrer dans le nid : elles l'attaquent.

Il existe quelques exceptions à la fermeture coloniale. La plus notable est la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*), considérée comme l'une des espèces les plus envahissantes. Dans sa région



Deux ouvrières de *Camponotus cruentatus* s'inspectent mutuellement. C'est grâce aux antennes que les fourmis perçoivent le « visa colonial ».

d'origine, en Amérique du Sud, les colonies sont fermées. Dans les régions où elle est introduite, les individus des différents nids ne s'agressent pas entre eux et échangent même du couvain et des reines. Ce phénomène est particulièrement spectaculaire sur la côte méditerranéenne, où elle semble former une gigantesque super-colonie depuis l'Italie jusqu'au Portugal.

Cela nous amène à distinguer le nid de la colonie. Un nid est un espace défini dans lequel se trouvent les individus d'une même colonie (individus qui ne s'agressent pas entre eux). Mais une colonie peut comporter plusieurs nids. Par exemple, chez *Crematogaster scutellaris*, qui niche dans des cavités naturelles (arbres, écorces, rochers, murs de pierres, etc.), le nid principal contenant la reine peut être entouré de plusieurs nids satellites utilisés essentiellement pour l'élevage du couvain. Les différents nids sont reliés par des pistes chimiques le long desquelles les ouvrières transportent le couvain. Pendant l'hiver, chez certaines espèces, les fourmis se regroupent dans le nid principal et abandonnent les nids satellites.

Communication

Chez les fourmis, la communication entre individus est essentiellement fondée sur des composés chimiques. Les fourmis sont particulièrement riches en glandes exocrines (qui sécrètent des substances chimiques à l'extérieur du corps). Les composés émis par ces glandes, appelés phéromones, sont à la base d'un système de communication complexe. Les deux grands types d'information transmise par les phéromones sont la localisation des sites de nourriture et la présence d'un danger.

Les phéromones de piste sont déposées par les ouvrières récolteuses, de la source de nourriture jusqu'au nid, ce qui permet à d'autres ouvrières sortant du nid de s'y rendre par le chemin le plus court. Les glandes impliquées dans la production de phéromones de piste sont situées à l'extrémité postérieure du gastre ou dans les pattes postérieures de l'ouvrière. Elles produisent des composés chimiques peu volatils qui sont déposés au sol et destinés à y rester plusieurs heures, voire plusieurs jours. Ce mode de communication permet aux espèces qui le pratiquent une exploitation rapide et efficace des ressources de



Trois ouvrières de *Messor barbarus* rapportent des graines au nid en suivant une piste chimique reliant celui-ci avec une zone riche en graines.

nourriture importantes et favorise leur compétitivité par rapport aux fourmis qui ne le pratiquent pas.

Les phéromones d'alarme sont émises lorsque les ouvrières perçoivent un danger et visent à en informer les autres membres de la colonie. Les ouvrières qui captent ces phéromones répondent à leur tour, soit par l'émission de phéromones d'alarme et une agressivité accrue, soit par la fuite avec le couvain afin de le mettre à l'abri. Les phéromones d'alarme sont des composés chimiques très volatils qui permettent une transmission très rapide de l'information. La coordination des ouvrières face au danger est donc particulièrement efficace. Ces phéromones peuvent être émises par des glandes du gastre ou de la tête. Leur action est particulièrement visible chez *Crematogaster scutellaris*. Lorsque le nid est perturbé, les ouvrières relèvent le gastre de manière caractéristique et il est possible de voir une gouttelette perler à son extrémité, le long de l'aiguillon, qui n'est pas fonctionnel mais permet de guider l'émission de la phéromone d'alarme. On peut alors voir les ouvrières se précipiter en grand nombre vers le lieu de la perturbation.



En cas de danger, les ouvrières de *Crematogaster scutellaris* donnent l'alerte en émettant une gouttelette de phéromone à l'extrémité du gastre.

L'approvisionnement en nourriture

La diversité des régimes alimentaires

Les premières fourmis étaient probablement prédatrices d'autres arthropodes, mais au cours de l'évolution leur régime alimentaire s'est fortement diversifié. La majorité des espèces sont omnivores, consommant aussi bien des proies que des liquides sucrés. La gamme des proies potentielles est très large (insectes, arachnides, myriapodes, mollusques, etc.). Les fourmis se nourrissent également de cadavres d'invertébrés et de vertébrés. Dans la nature, leur source principale de liquide sucré est le miellat des hémiptères suceurs de sève. Ces derniers aspirent la sève des plantes, qui est très riche en sucres et relativement pauvre en acides aminés. Ils doivent donc absorber une grande quantité de sève pour subvenir à leurs besoins et excrètent l'excès de sucres et d'eau sous forme de miellat. De nombreuses espèces de fourmis dépendent fortement de ce miellat. C'est le cas des fourmis rousses, pour lesquelles le miellat représente plus de la moitié de leurs apports alimentaires. Les *Lasius* noirs (sous-genre *Lasius*) sont des visiteurs assidus des pucerons. Ils les protègent contre les prédateurs (tels que les coccinelles) et les parasitoïdes*. Les pucerons des racines sont exploités par plusieurs genres de fourmis aux mœurs plutôt souterraines, comme les *Tetramorium*, *Crematogaster sordidula* et les *Lasius* jaunes (sous-genres *Cautolasius* et *Chthonolasius*). Le nectar extra-floral et, dans une moindre mesure, le nectar floral peuvent aussi être recherchés par les fourmis. Certains *Camponotus*, tels *C. aethiops* et *C. piceus*, inspectent souvent les inflo-



Ouvrières de *Formica lugubris* visitant une colonie de pucerons pour récolter leurs excréments, appelés communément miellat.



Ouvrière de *Messor barbarus* rapportant une graine au nid. Toutes les espèces de *Messor* sont granivores.



Une ouvrière de *Camponotus cruentatus* buvant le nectar d'une fleur d'Apiaceae

mais il ne fait pas de doute qu'elles pillent le couvain des colonies de fourmis de plus grande taille afin de le consommer. Des raids du même type sur des colonies avoisinantes sont connus aussi chez les *Formica*.

Les modes de récolte et de prédation

Il existe deux grandes pratiques de récolte de nourriture chez les fourmis : en solitaire et en groupe. Dans le premier cas, chaque ouvrière procède seule à la recherche de diverses proies, à leur capture et à leur transport jusqu'au nid. Les proies ciblées sont de petite taille et limitées par les capacités de l'ouvrière. Cette pratique est caractéristique des Ponerinae, mais existe aussi chez d'autres fourmis telles que les *Cataglyphis*, les *Proformica*, les *Camponotus* et les *Temnothorax* par exemple. Dans le second cas, les ouvrières procèdent individuellement à la recherche de proies ou de sources sucrées, mais recrutent leurs congénères une fois la ressource de nourriture localisée. La capture et le transport résultent donc de la coopération de plusieurs ouvrières. Aux abords des nids de fourmis rousses, on

rescences d'euphorbes ou d'Apiaceae (ombellifères), en quête de nectar.

D'autres espèces de fourmis présentent un régime alimentaire très spécialisé. Les *Messor*, par exemple, bien qu'elles puissent occasionnellement accepter des proies, sont presque exclusivement granivores. À l'inverse, les Ponerinae consomment surtout des petits arthropodes vivant dans le sol et la litière. Les *Cataglyphis*, fourmis inféodées aux milieux dénudés de la zone méditerranéenne, se nourrissent essentiellement de cadavres d'insectes qu'elles ramassent aux heures les plus chaudes de la journée, période où la compétition est faible. Les mœurs des *Solenopsis* sont encore assez mal connues,

peut facilement observer des groupes de plusieurs ouvrières transportant, avec plus ou moins de coordination, un gros insecte fraîchement tué. Le recrutement peut être passif, c'est-à-dire que l'ouvrière



Les ouvrières de *Temnothorax aveli* chassent en solitaire. La taille des proies est donc limitée par la taille de l'ouvrière (environ 2,5 mm).



Plusieurs ouvrières de *Formica lugubris* coopèrent au transport d'une grosse proie.



Une ouvrière de *Cataglyphis cursor* est venue en aide à une congénère pour rapporter une proie au nid.

tentera de rapporter seule la nourriture au nid mais sera aidée par d'autres, rencontrées en chemin, comme chez les *Cataglyphis* et les *Formica*. Le recrutement peut être actif, c'est-à-dire que l'ouvrière retournera au nid sans nourriture et incitera d'autres ouvrières du nid à la suivre pour exploiter la ressource, comme chez les *Lasius* et les *Myrmica*.

L'exploration des ressources en groupe permet l'exploitation de proies beaucoup plus volumineuses. Cette stratégie est donc plus efficace que la récolte solitaire. Dans le cas d'une ressource abondante et immobile, qui ne peut pas être rapportée au nid d'un seul tenant, telle qu'un cadavre de vertébré, de gros invertébré ou un fruit écrasé, une division du travail peut se mettre en place. Certaines ouvrières vont assurer la défense de la ressource tandis que d'autres assurent le transport jusqu'au nid, morceau par morceau. Chez *Pheidole*, par exemple, les soldats vont défendre la ressource et la découper tandis que les ouvrières minores transportent les morceaux. Une même espèce peut récolter des aliments soit en solitaire soit en groupe, selon le type de nourriture exploitée. Les *Camponotus*, les *Myrmica* et les *Temnothorax*, par exemple, assurent l'approvisionnement



Un groupe d'ouvrières de *Tapinoma nigerrimum* entreprend le découpage d'une grosse proie pour faciliter son transport.

en proies de manière solitaire, mais procèdent au recrutement lorsqu'une ressource sucrée importante est rencontrée.

Orientation

Selon les espèces, les ouvrières récolteuses s'orientent grâce à des repères soit visuels soit chimiques. L'établissement des pistes chimiques est un phénomène spectaculaire facilement observable. Lorsqu'une ouvrière détecte une source de nourriture, elle retourne au nid en ligne droite grâce aux repères visuels et à l'intégration du chemin parcouru depuis la sortie du nid, et dépose sur son trajet une phéromone de piste. Les ouvrières recrutées suivent cette piste et déposent à leur tour une phéromone de piste sur le parcours. Lorsque la source de nourriture est épuisée, les fourmis ne déposent plus de phéromone et la piste disparaît d'elle-même par évaporation. Les pistes les plus spectaculaires sont observables chez les *Lasius* noirs, les fourmis rouges, les *Messor* et *Crematogaster scutellaris*. Dans ces deux derniers cas, elles peuvent persister durant plusieurs jours, et sont matérialisées au sol par une réduction de la végétation ou une transformation de la granulométrie du terrain, traces dues à l'activité des fourmis. Chez les fourmis rouges, les pistes les plus remarquables mènent généralement à des arbres sur lesquels elles exploitent des pucerons. Chez les *Messor*, les grosses pistes qui démarrent du nid se divisent progressivement en s'en éloignant et mènent à des zones riches en graines. Les pistes chimiques sont généralement le résultat d'une action collective, bien que l'on suspecte fortement l'utilisation de pistes chimiques strictement individuelles chez certaines espèces comme *Temnothorax unifasciatus*.



Les ouvrières de *Messor barbarus* suivent des pistes chimiques jusqu'aux sources de nourriture. Ces pistes constituent de véritables autoroutes, au point qu'elles deviennent parfaitement visibles sur le sol.

Chez les espèces qui recherchent la nourriture en solitaire, l'orientation est essentiellement visuelle. Chez les *Cataglyphis*, les processus d'orientation ont été longuement étudiés. Ces fourmis habitent généralement des milieux désertiques pauvres en repères visuels, où l'orientation peut être un vrai challenge. De plus, l'entrée du nid est un simple trou dans le sol, elle est donc difficile à repérer visuellement. Ces fourmis combinent plusieurs sources d'information pour retrouver leur nid après de longs périples. Elles utilisent les repères célestes (soleil) pour évaluer les directions successives qu'elles empruntent, et mémorisent certains repères visuels du paysage lorsqu'ils existent. Elles évaluent aussi les distances parcourues en nombre de pas. Grâce à l'intégration de toutes ces informations, elles sont capables de retourner au nid en ligne droite. De plus, il semblerait que la recherche de l'entrée du nid quand elles arrivent à proximité soit facilitée par le marquage des environs immédiats de ce dernier à l'aide de phéromones.

Les rares études qui se sont intéressées au développement individuel des capacités d'exploration et de récolte indiquent qu'il faut plusieurs jours à une jeune ouvrière pourvoyeuse pour être efficace. Ses premières sorties se limiteront aux abords immédiats du nid. Puis, progressivement, elle s'éloignera de plus en plus et effectuera des sorties de plus en plus longues. Ces premières sorties permettent un apprentissage de la topographie des abords du nid. La capture des proies résulte aussi d'un apprentissage, les jeunes ouvrières étant bien moins performantes que les plus âgées.

Le parasitisme social

Chez les fourmis, on parle de parasitisme social quand une société d'une espèce vit aux dépens d'une société d'une autre espèce. Il existe plus de deux cents espèces de fourmis pratiquant le parasitisme social (près de quarante connues en France). C'est une stratégie qui semble rare au regard des douze mille espèces de fourmis connues dans le monde, mais qui paraît plus fréquente en milieu tempéré. Les colonies utilisées comme hôtes par les parasites sociaux peuvent être soit de la même espèce que le parasite – on parle alors de parasitisme intra-spécifique –, soit d'une autre espèce. C'est ce dernier cas qui est le plus spectaculaire, car il aboutit à la formation d'une colonie contenant plusieurs espèces (généralement deux). Le terme « parasitisme » est employé pour définir ces interactions car elles répondent à deux caractéristiques particulières : les deux espèces vivent ensemble (il s'agit donc d'une symbiose), et l'interaction est bénéfique pour l'une des espèces et néfaste pour l'autre. La première

de ces caractéristiques distingue le parasitisme social de la prédation. En effet, certaines espèces de fourmis effectuent sur d'autres colonies des raids visant à prélever du couvain qui sera ensuite consommé (prédation). C'est le cas par exemple des *Solenopsis*. Il s'agit donc d'une stratégie bien différente de celle des fourmis esclavagistes*, qui capturent le couvain d'autres espèces afin d'augmenter la force de travail de leur colonie (parasitisme). Il existe toute une gamme de stratégies parasites chez les fourmis. Par simplicité, nous les avons classées en quatre grandes catégories, mais la réalité est plus complexe et les intermédiaires existent.

La xénobiose

Les fourmis qui pratiquent la xénobiose vivent obligatoirement dans le nid d'une autre espèce, mais dans une loge séparée. Elles élèvent leur couvain de manière indépendante et ne le mélangent pas à celui de l'espèce hôte. Elles dépendent de leur hôte pour le nid et pour l'approvisionnement en nourriture. En France et en Belgique, seule l'espèce *Formicoxenus nitidulus* pratique la xénobiose. Elle construit ses nids dans les parois des dômes de *Formica* (essentiellement le sous-genre *Formica*, et peut-être le sous-genre *Coptoformica*). Son mode d'approvisionnement est mal connu car impossible à observer *in natura* (les *Formicoxenus* sortent rarement à l'extérieur du dôme). Il semblerait qu'elle soit capable d'obtenir sa nourriture directement des ouvrières de *Formica* lors d'échanges trophallactiques. Il est aussi possible qu'elle vole du couvain à son hôte et qu'elle chasse les petits arthropodes présents dans le matériel végétal composant le dôme. Le coût énergétique de la pré-

sence des *Formicoxenus* pour la colonie de *Formica* est inconnu, mais probablement très faible étant donné les grosses différences de taille entre ces deux genres : les *Formicoxenus* mesurent 3 mm, leurs colonies contiennent quelques centaines d'ouvrières tout au plus et elles sont peu actives, alors que les *Formica* sont deux à trois fois plus grandes et leurs colonies contiennent plusieurs dizaines de milliers d'ouvrières très actives.



Formicoxenus nitidulus (ouvrière indiquée par une flèche) est une petite fourmi qui vit exclusivement dans les dômes de fourmis du genre *Formica* (les deux grandes ouvrières sur la photo).

Le parasitisme temporaire

Le parasitisme temporaire correspond à l'usurpation d'une colonie par une reine fondatrice. La reine parasite fondatrice pénètre dans une colonie hôte, tue la reine résidente et profite des ouvrières présentes pour élever sa progéniture. Elle n'est pas capable de fonder sa colonie indépendamment. Lorsque les ouvrières hôtes sont toutes mortes, il y a suffisamment d'ouvrières de l'espèce parasite pour assurer le fonctionnement autonome de la colonie. Les espèces parasites temporaires n'ont besoin d'une espèce hôte qu'au moment de la fondation, et c'est uniquement à ce stade du développement que la colonie est mixte (espèce parasite + espèce



Les fourmis du genre *Bothriomyrmex* (les ouvrières brunes) sont des parasites temporaires du genre *Tapinoma* (l'ouvrière noire). Les jeunes colonies contiennent donc deux espèces en mélange.



Dans le genre *Lasius*, certaines espèces comme celles du sous-genre *Chthonolasius* (ouvrières jaunes) sont des parasites temporaires des autres espèces de *Lasius* (ouvrières noires), comme ici *L. psammophilus*.

hôte). En France, toutes les espèces du genre *Bothriomyrmex* sont des parasites temporaires qui utilisent des *Tapinoma* comme hôtes. *Lasius fuliginosus* et les *Lasius* du sous-genre *Chthonolasius* parasitent d'autres *Lasius*. C'est également le cas des *Formica* du sous-genre *Coptoformica*, qui utilisent les *Formica* du sous-genre *Serviformica* comme hôtes.

Certaines espèces pratiquent le parasitisme temporaire de manière facultative en utilisant une colonie hôte de leur