ROBERT STUMPER

ÉTUDES MYRMÉCOLOGIQUES

IX. NOUVELLES OBSERVATIONS SUR L'ÉTHOLOGIE DE FORMICOXENUS NITIDULUS NYL.

La vie de cette curieuse petite fourmi se déroule entièrement dans les recoins obscurs des dômes de la fourmi des bois (Formica rufa) et de la fourmi des prés (Formica pratensis), avec lesquelles elle forme des nids composés, où des sociétés d'espèces différentes — en l'occurrence des genres appartenant même à des sous-familles différentes — se trouvent dans un contact permanent. Ces rapports ont pour le Formicoxenus un caratère obligatoire, en ce sens que l'on n'en a jusqu'à présent jamais trouvé de colonies autonomes. Mais quelle est la nature exacte de cette dépendance? Est-ce du parasitisme? Du commensalisme? Ou bien une espèce de symbiose, partageant les avantages entre les deux partenaires? Il faut bien avouer que notre petite fourmi ne nous a toujours pas livré le dernier de ses secrets, ce qu'il faut attribuer d'abord à sa grande rareté; mais sa vie cachée, sa petite taille, sa couleur brun-foncé et son agilité font aussi qu'elle échappe facilement aux regards du biologiste qui fouille les dômes de Formica rufa et pratensis. Elle présente néanmoins un grand intérêt: D'abord par son polymorphisme anormal: les mâles sont ergatomorphes, c. à d. ils sont aptères et ressemblent à s'y méprendre aux ouvrières. D'autre part, il existe, entre l'ouvrière et la femelle normale, ailée, toute une série de formes intermédiaires, dont on n'a encore pu déterminer exactement ni le rôle, ni les fonctions sociales et sexuelles.

D'après les observations des myrmécologues Adlerz, Wasmann, Donisthorpe, et les nôtres, les Formicoxenus nitidulus sont des fourmis agiles, timorées, qui, au contact avec les hôtes,

«font le mort». Leur présence dans le nid des rufa et pretensis est tolérée avec une parfaite indifférence. Ces observations ont été corrigées par le myrmécologue suisse R. Staeger, qui attribue à notre espèce une participation plus active à la double communauté. D'après cet auteur, la petite fourmi, loin d'être inoffensive, a réussi, grâce à son aiguillon et à son venin, à pénétrer et à se maintenir dans l'intimité de ses hôtes, qui lui offrent, dans leur vastes habitations, gîte, abri et nourriture. Selon R. Staeger les F. nitidulus se nourriraient des liquides régurgités par les hôtes et ils seraient même capables de provoquer cette régurgitation en montant sur le corps des rufa et pratensis et, en chatouillant de leurs antennes les parties buccales des hôtes, ils déclencheraient le réflexe de régurgitation. De même les Formicoxenus sauraient profiter de la régurgitation entre deux fourmis-hôtes, en volant tout simplement une partie du suc destiné à la quémandeuse normale. Nous devons avouer que nous restons un peu sceptique devant les observations de R. Staeger. La grande différence entre la taille des deux partenaires — les hôtes sont en effet de 3 à 5 fois plus grandes et par conséquent de 10 à 25 fois plus volumineuses que les intrus — est difficilement conciliable avec le rôle actif que R. Staeger attribue aux Formicoxenus. D'autant plus que les rufa et pratensis possèdent des moyens de défense autrement vigoureux et efficaces que ceux des minuscules Formicoxenus, qui sont, au surplus, plutôt de nature craintive. Mais nous ne voulons nullement mettre en doute les observations de R. Staeger, dont nous apprécions les infatigables travaux myrmécologiques aussi minutieux que sagaces.

* * *

En juillet 1948 nous avons eu l'opportunité de découvrir, près de Luxembourg, une petite colonie mixte de Formica rufa (avec certains caractères de F. truncicola), et de Formicoxenus nitidulus. Le nid se trouvait sur un terrain sablonneux (grès liasique) du Bridel et était constitué par un petit dôme plat formé de brindilles et d'aiguilles de sapin, recouvrant une souche d'arbre abattu. C'est dans le bois de celle-ci que se trouvait une dizaine de petits nids de Formicoxenus, formés par des galeries

creusées dans le bois et communiquant avec le nid des hôtes. Nous avons prélevé une centaine de rufa et une vingtaine de Formicoxenus que nous avons mis dans un nid d'observation artificiel (cadre en bois à plancher et à couvercle en verre; grandeur 10×10 cm). Par la suite nous avons visité encore 5 fois le nid mixte du Bridel, en y enlevant surtout des Formicoxenus pour alimenter notre nid d'observation. Parmi une soixantaine de Formicoxenus recueillis, il y avait 3 mâles, 5 femelles et une dizaine de formes de transition entre ouvrière et femelle.

Après avoir étudié pendant trois semaines le comportement de notre fourmi, sans n'avoir jamais pu constater des scènes d'alimentation du genre de celles décrites par R. Staeger, nous avons modifié notre nid d'observation. La simple juxtaposition des deux espèces dans un seul récipient ne nous semblait pas correspondre à leurs conditions normales de vie. Comme les Formicoxenus possèdent, à l'intérieur des dômes de leurs hôtes,

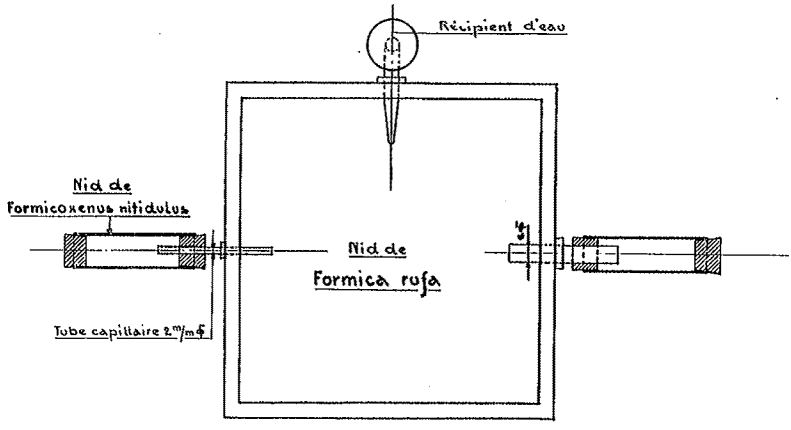


Fig. 1.

leurs propres nids, communiquant par de fines galeries avec l'habitation des rufa et pratensis, nous avons essayé de reproduire ces conditions. A cet effet, les Formicoxenus furent introduits, avec leurs larves, dans un tube latéral en verre, relié au nid principal des rufa par un tube capillaire en verre de 2 mm de diamètre. De cette façon les Formicoxenus avaient, selon leurs besoins, libre accès au nid de l'hôte, tandis que les rufa,

trop grosses, ne pouvaient pénétrer dans le nid des Formicoxenus. (Ce dispositif est représenté sur la fig. 1.) Ceux-ci se sont d'ailleurs bientôt installés dans le tube capillaire, dont l'étroitesse correspondait donc encore mieux à leurs habitudes. Mais ils n'ont jamais établi leur colonie dans l'enceinte des rufa.

Le nid artificiel, recouvert d'un carton pour l'obscurcissement, fut tenu en observation jusqu'en janvier 1949, date à laquelle les derniers Formicoxenus périrent. Ces insectes paraissent avoir la vie fragile et courte, car leur mort ne fut pas attribuable à des combats livrés aux hôtes, qui traitent, comme on l'a signalé, les Formicoxenus avec indifférence.

Nos observations sur le comportement des Formicoxenus nitidulus peuvent se résumer comme suit:

Les relations entre les deux partenaires de la colonie mixte sont celles d'un simple commensalisme, apparenté à la Plésiobiose de W. M. Wheeler. Nous n'avons jamais pu constater, dans notre nid artificiel, des scènes de rapports intimes et spontanés entre les deux partenaires. Jamais nous n'avons pu observer des scènes de participation des Formicoxenus à la régurgitation, et jamais non plus nous n'avons pu noter des cas de régurgitation provoquée. Une seule fois, nous avons assisté à la tentative d'un Formicoxenus de grimper sur l'abdomen d'une rufa, mais cette tentative échoua et la petite fourmi tomba du corps de la rufa dès que celle-ci se mit en marche. Nos observations à cet égard ne concordent donc pas avec celles de R. Staeger et nous sommes obligés d'admettre que le comportement des Formicoxenus est variable suivant les régions. On peut même admettre que le commensalisme des Formicoxenus se trouve encore en évolution, ce qui est corroboré par le fait que la tribu des Leptothoracini, dans laquelle se range le genre Formicoxenus, présente une grande variabilité du parasitisme social. La modification de notre nid artificiel nous a apporté encore d'autres renseignements sur les moeurs des Formicoxenus, qui menaient une vie plutôt recluse et ne se mêlaient que rarement et d'une façon isolée à la vie des rufa. Leur vie se déroule donc principalement à l'intérieur de leurs propres nids, qu'ils ne quittent que rarement pour se mêler à la communauté des hôtes. Nos ob-

servations à ce sujet sont formelles et précises. Ainsi, pendant toute la prériode d'observation, qui durait environ 190 jours, nous avons découvert notre nid au moins 2 à 3 fois par jour et parfois aussi pendant la nuit. Sur un total d'environ 500 observations, nous n'avons noté la présence d'un seul ou tout au plus de deux individus de Formicoxenus parmi les rufa que 25 fois, les autres restant isolés dans leur tube capillaire.

Les relations entre les deux partenaires furent celles décrites par Adlerz, Wasmann et par nous, c. à d. les rufa traitaient les Formicoxenus ni amicalement, ni hostilement, mais avec une indifférence parfaite. Quand, par hasard, une rufa se heurtait à un Formicoxenus, la réaction de la première était d'abord celle d'une méfiance hostile (léger recul, brusque arrèt, écartement des mâchoires), mais après avoir palpé l'étranger de ses antennes, la grosse rufa continuait son chemin. Le Formicoxenus par contre se blottissait contre le sol, s'immobilisait et, la rufa partie, il continuait à son tour sa route.

Quant à l'alimentation des Formicoxenus, elle semblait consister, du moins en partie, des détritus organiques accumulés dans le nid. Ils ne dédaignaient pas l'eau sucrée que nous mettions à la disposition des rufa; ils s'attaquaient parfois aux cadavres de fourmis et semblent aussi se nourrir de leurs propres larves; ce genre de canibalisme est d'ailleurs plus répandu chez les fourmis que l'on n'avait coutume de le supposer jusqu'à présent.

En considérant que les dômes des F. rufa et pratensis renferment normalement des quantités importantes de matières détritiques organiques, d'origine végétale et animale, il est bien possible que ces substances constituent, pour une certaine part du moins, une source d'alimentation des Formicoxenus. La vie de ceux-ci serait à comparer à celle des souris ou des cancrelats des habitations humaines. Comme les matières détritiques s'amolissent par imbibition d'eau, la pluie, pour peu qu'elle puisse pénétrer dans les dômes, favorise ce genre d'alimentation, et de ce fait, nous rejoignons, en le précisant, notre avis, formulé en 1918, d'après lequel l'eau de pluie pourrait bien constituer indirectement une source d'alimentation des Formicoxe-

nus. Mais cette nourriture n'intervient somme toute dans la vie de nos fourmis que d'une façon secondaire.

D'ailleurs le fait que les Formicoxenus vivent la plupart du temps d'une façon isolée et que les rares expéditions de quelques individus dans le nid des hôtes ne suffisent guère à la subsistance de leur colonie, indique qu'ils doivent trouver la part la plus importante de leur nourriture dans leur propre nid. En tenant compte de ce qu'un nombre non négligeable des ouvrières sont des ergatogynes et assument des fonctions de femelles et en se rappelant que celles-ci ont la tendance de se nourrir, si le besoin s'en manifeste, de leurs propres oeufs et larves, la supposition que les Formicoxenus se nourrissent peut-être principalement de leur propre couvée, devient très probable. Nos observations à ce sujet le confirment par ailleurs, mais nous n'avons pu nous rendre compte de l'importance relative de cette alimentation cannibale.

Au cours de nos observations nouvelles, nous avons assisté souvent à ces scènes de jeu, à ces combats amicaux entre Formicoxenus que nous avons décrits en 1918. Ces jeux et combats sont favorisés par la chaleur et n'ont eu lieu que par des journées chaudes. Mais ils ne sont pas aussi inoffensifs que nous le croyions jadis. Les individus de différents nids de Formicoxenus, et provenant d'une même colonie mixte, se combattaient parfois jusq'à la mort d'un des combattants. Ces luttes peuvent également avoir lieu entre des Formicoxenus nitidulus et des Leptothorax acervorum mis en contact, mais les expériences à ce sujet sont à vérifier et à préciser. D'un autre côté, comme l'a déjà fait remarquer E. Wasmann, les rapports entre Leptothorax acervorum et Formica rufa peuvent se rapprocher singulièrement de ceux existant entre Formicoxenus nitidulus et F. rufa. Il sera donc intéressant d'entreprendre des expériences à ce sujet, ce qui est d'autant plus instructif que le genre Formicoxenus appartient à la tribu des Leptothoracini, parmis laquelle se rangent aussi d'autres genres et espèces de parasites sociaux. (Harpogoxenus, Formicoxenus, Doronomyrmex et Epimyrma.)

* * *

En résumé, nos nouvelles observations éthologiques sur Formicoxenus nitidulus, réalisées dans un nid artificiel se rapprochant davantage des conditions normales de vie que celles faites antérieurement, nous ont permis de constater que les Formicoxenus mènent une vie beaucoup plus solitaire, à l'intérieur de leur propre nid, qu'on ne l'admettait jusqu'à présent. Ce n'est que rarement que quelques individus isolés se mêlent à la communauté des hôtes. Le mode d'alimentation des Formicoxenus diffère suivant les régions et il semble que le commensalisme de cette fourmi se trouve encore actuellement en pleine évolution.

Il est fort probable — le mode de vie de cette fourmi ainsi que certaines observations directes militent en faveur de cette supposition — que les Formicoxenus pratiquent le cannibalisme et se nourrissent pour une bonne part de leur propre couvée.

D'autre part, il nous semble indispensable, pour élucider le problème, que l'on étudie les relations entre Formica rufa et pratensis et les différentes espèces de Leptothorax, origine phylogénique probable des Formicoxenus.

Bibliographie.

1) A. Forel. Le Monde social des Fourmis. Tome 3. Genève, 1922.
2) H. Donisthorpe. British Ants. Londres. 1929.
3) R. Staeger. Das kleine Ameisenbuch. Bern. 1942.
» Erlebnisse mit Ameisen. Zug. 1939.
4) H. Stitz. Tierwelt Deutschlands. Hymenoptera. I, Formicidae. Jena. 1939.
5) R. Stumper. Formicoxenus nitidulus. Biol. Zentralbl. 1918 p. 160.
» Z. Kenntnis des Polymorphismus d. Formiciden. Bull. Soc. Natural. Luxbg. 1918 p. 18.
» Anomalien des Ameisenlebens. Arch. f. Naturgesch. A. Berlin. 1919 p. 184.
» Die Geheimnisse der Gastameise. Natur u. Technik. Zürich. 1922 p. 194.
6) E. Wasmann. Die Ameisen, die Termiten u. ihre Gäste. Regensburg. 1934.
7) W. L. Wheeler. Les sociétés d'insectes. Paris. 1926.