ÉTUDES MYRMÉCOLOGIQUES

X. LA MYRMÉCOBIOSE

PAR

ROBERT STUMPER

Les relations qu'entretiennent les fourmis avec le monde animal de leurs biotopes communs sont d'une étonnante diversité. Elles varient entre de larges limites qui s'étendent de la simple cohabitation, plus ou moins fortuite, au parasitisme caractérisé, en passant par différentes formes de commensalisme. Si les animaux qui vivent ainsi régulièrement dans les fourmilières ne sont eux-mêmes pas des fourmis, on parle de *myrmécophilie* (Wasmann). Parmi ces myrmécophiles, dont le nombre actuellement connu dépasse 2000 espèces, on trouve des insectes de tout ordre, notamment des coléoptères staphylins, mais aussi des arachnides, des crustacés et même des nématodes, qui, tous, cherchent et obtiennent dans le milieu myrmécéen de multiples avantages: microclimat favorable, gîte, nourriture, soins et protection. Mais à côté de ces insectes myrmécophiles primitivement solitaires, il existe aussi des fourmis, appartenant à des espèces différentes, qui s'associent à d'autres fourmis pour constituer des fourmilières mixtes, des associations intermyrmécéennes hétérogènes. L'ensemble de ces dernières formes d'association a reçu de la part des myrmécologues les désignations contradictoires de *parasitisme social* et de *symbiose sociale,* qui, ni l'une ni l'autre, ne traduisent fidèlement la réalité. Pour éviter des confusions, nous avons adopté le terme neutre de *myrmécobiose* qui se définit, en opposition à la myrmécophilie, comme la condition de vie sociale de deux (ou plusieurs) espèces de fourmis vivant régulièrement ou obligatoirement en commun. Au sens strict, la myrmécobiose ne comprend que les cas où l'interpénétration des deux sociétés de fourmis est totale, c. à d. où les partenaires partagent le même habitat, soignent ensemble leur couvain, s'occupent en commun des travaux «domestiques», bref où l'une des espèces

est assimilée à l'autre. Mais il existe aussi des cas limites, où l'association est plus lâche, moins intime, ce que l'on peut désigner par myrmécobiose apparente. Déjà en 1891, le père jésuite *E Wasmann*[1]) — qui, on s'en souvient, a séjourné une dizaine d'années à Luxembourg, au début de ce siècle, et auquel nous devons notre première initiation myrmécologique — avait établi une distinction entre les «nids composés» et les «colonies mixtes». Quoique cette division soit encore assez correcte, la distinction n'est pas aussi tranchée que Wasmann le supposait, surtout depuis que *W. M. Wheeler*[2]) a découvert un cas intermédiaire, très spécial. D'autre part, le terme de *colonie,* bien que consacré par l'habitude, ne paraît pas très heureux, car en zoologie on comprend par colonie une association d'organismes d'une autre nature, comme chez les siphonophores ou les madrépores coloniaux. C'est là aussi une des raisons qui nous ont amené à choisir le terme de myrmécobiose, qui se subdivise donc en myrmécobiose apparente, correspondant à peu près aux nids composés et en myrmécobiose réelle ou proprement dite, qui s'apparente aux colonies mixtes.

En nous basant sur les travaux classiques précités de *Wasmann* et de *Wheeler* et en tenant compte des dernières acquisitions de la myrmécologie dans ce domaine, dues avant tout aux découvertes de *A. Vandel*[3]), *C. Menozzi*[4]), *K. V. Arnoldi*[5]), *K. Gösswald*[6]) et surtout de notre ami suisse *H.*

---

[1]) E. Wasmann : Die zusammengesetzten Nester und die gemischten Kolonien der Ameisen. (Aschendorff, Münster) 1891.

» Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Bd. 1 (ib.) 1915.

[2]) W. M Wheeler : Les sociétés d'insectes. (Doin Paris) 1926.

[3]) A. Vandel : Obser. s. l. mœurs d'une fourmi parasite Epimyrma Vandeli. Bull. Soc. Entom. France. 1917. 289-295.

[4]) C. Menozzi : Mem. Soc. Ent. Ital. XI. 1934. 464.

[5]) K. V. Arnoldi : Stud. über d. Systematik der Ameisen VI. Zool. Anzeiger 91. 1930. 267-283.

[6]) K. Gösswald : Biol. einer neuen Epimyrma-Art. Zeitsch. wiss. Zool. 136. 1930. 464-484.

» Weitere Unters. über die Biologie von Epimyrma Gösswaldi. id. 144. 1933. 262-288.

Kutter[7]), nous avons fait l'inventaire de la myrmécobiose et, pour rendre plus tangible l'enchaînement des phénomènes complexes qui s'y rattachent, nous avons dressé un schéma figuratif, reproduit à la fin de cette étude (sur dépliant). Dans ce chéma nous avons classé les différentes formes de myrmécobiose suivant l'ordre de leur complexité croissante. Il est bien entendu que la filiation qui en ressort ne correspond pas à l'évolution phylogénétique de la myrmécobiose; celle-ci s'est, en effet, développée indépendamment et par convergence dans 3 des 5 sous-familles des Formicides, à l'exception, paraît-il des sous-familles primitives, les Ponérines et les Dorylines. Avant de passer à la description sommaire des différentes formes de myrmécobiose, il convient de souligner le fait que les relations entre les partenaires d'une association peuvent parfois se compliquer singulièrement, ce qui n'a au fond rien d'étonnant puisque ces rapports sont nécessairement bilatéraux. On peut figurer cette interdépendance par le schéma réactionnel :

$$\boxed{\textit{partenaire I} \rightleftharpoons \textit{partenaire II,}}$$

le partenaire de base II étant l'hôte et le partenaire I, plus ou moins intrus, étant le myrmécobionte. Ainsi, une association hétérogène donnée, peut p. ex. prendre les caractères simultanés de *parasitisme,* si le myrmécobionte vit au dépens de l'hôte, et de *symphilie,* si l'hôte se procure chez l'intrus certaines exsudations cutanées (analogues aux sécrétions éthérées fournies aux fourmis par les myrmécophiles les plus évolués, les plus spécialisés, appelés les symphiles et dont les co-

---

[7]) H. Kutter : Eine neue Ameisengattung. Doronomyrmex. Bull. Soc. Ent. Suisse. 19. 1945. 485-487.

» Ueber eine extrem parasit. Ameise. 23. 1950. 81-89.

» Ueber zwei neue Ameisen: Chalepoxenus insubricus u. Epimyrma Stumperi. id. 23. 1950. 337-346.

» Ueber Doronomyrmex u. verwandte Ameisen. 23. 1950. 347-353.

[7a]) R. Stumper et H. Kutter: Sur le stade ultime du parasitisme social, atteint par Teleutomyrmex Schneideri. C. R. Ac. Sci. Paris. 231, 1950. 876-878.

R. Stumper: Untersuch. über die Lebensweise der neuen Schmarotzerameise Teleutomyrmex Schneideri. Bull. Soc. Ent. Suisse (in litt.)

» Les Associations complexes de fourmis (Commensalisme. Symbiose, Parasitisme) Bull. Biol. Franç. Belg. (in litt)

léoptères staphylins Lomechusa et Atemeles sont les exemples classiques).

La *myrmécobiose apparente* comprend les associations entre deux ou plusieurs sociétés entières de fourmis vivant dans une contiguïté plus ou moins étroite, mais en réalité dans des nids différents et élevant séparément leurs couvées respectives. Chaque fourmilière y maintient donc son autonomie.

Dans la *myrmécobiose proprement dite,* les deux espèces de fourmis se sont fusionnées en une seule association, occupant le même habitat et dont les individus élèvent leurs couvains ensemble.

Passons maintenant en revue, à l'aide de notre schéma récapitulatif, les différentes formes de myrmécobiose.

Le point de départ de nos considérations coïncide évidemment avec le stade initial et normal : la fourmilière simple, pratiquement homogène, dont les habitants n'appartiennent qu'à une seule espèce de fourmis. (Cette société n'est en réalité pas une association homogène au sens strict, car elle héberge toujours, et en quantités variables, des myrmécophiles dont nous faisons ici abstraction).

Le premier stade myrmécobiotique est réalisé par la *Plésiobiose,* où deux ou plusieurs espèces de fourmis ont établi leurs nids en proximité immédiate l'une de l'autre. Mais s'il y a contiguïté parfois étroite, il n'y a pas continuité et les deux nids ne présentent pas d'intercommunications. Les deux sociétés ont donc gardé leur autonomie et les fourmis des deux nids sont en général hostiles l'une vis-à-vis de l'autre. Toutefois cette hostilité peut parfois être atténuée par la formation d'une odeur familiale similaire, dûe au substratum identique. L'hostilité des deux partenaires peut aussi être réduite par suite d'une accoutumance réciproque et progressive, dûe au voisinage plus ou moins forcé, ou à une combativité naturelle réduite. La plésiobiose est très fréquente dans la nature, surtout dans les biotopes favorables et riches en fourmis, p. ex. des régions pierreuses, où une seule pierre peut abriter deux et plusieurs nids de fourmis. C'est surtout entre les fourmis les plus communes d'un biotope que s'établissent des associations plésiobiotiques, et ensuite chez les fourmis dont les femelles, poussées par un instinct de nidification identique, recherchent les mêmes abris pour fonder les nouvelles sociétés. Le cas le plus évolué de la plésiobiose est réalisé par la faune myrmécolo-

gique des noyers[8]) (Juglans) et des ronces[9]) (Rubus), dont les tiges creuses peuvent être habitées simultanément par trois espèces différentes, appartenant même à trois sous-familles: Colobopsis truncata, Dolichoderus quadripunctatus et Leptothorax affinis. Comme l'hostilité entre ces trois espèces est très mitigée et peut faire place à une indifférence mutuelle, ce cas constitue l'intermédiaire entre la plésiobiose et le stade suivant de la myrmécobiose, la *Parabiose*. Pour cette raison, R. Brun[10]) a donné à l'exemple des fourmis des noyers le nom de la *parabiose incomplète*. Bien que les relations entre les partenaires de la parabiose sont plus étroites et que les nids puissent communiquer entre eux, cette forme d'association demeure plutôt fortuite. Aussi les deux partenaires vivent-ils en sociétés autonomes et ne s'entremêlent pas à l'intérieur de leurs nids respectifs. Par contre les deux peuvent fourrager ensemble sans se combattre ; la caractéristique majeure est l'aspect pacifique de leurs relations, allant même à une protection mutuelle ou unilatérale. La *parabiose* a été découverte en 1897 par *Forel*[11]) en Colombie et concerne deux espèces de Crematogaster et Dolichoderus. Un autre cas plus accentué encore a été constaté en 1921 dans la Guyane anglaise par *Wheeler*[12]), entre Crematogaster parabiotica et Camponotus femoratus qui peuvent même s'allier pour combattre un ennemi commun. Mais les deux espèces maintiennent une séparation nette entre leurs couvées.

Le stade suivant de la myrmécobiose, encore plutôt apparente, est obtenu par l'association de deux espèces dont l'une établit son nid à l'intérieur de la demeure de l'autre, les deux nids communiquant entre eux et les habitants de l'un s'entremêlant à la vie de l'autre. Suivant la nature de leurs relations on distingue deux catégories : la *lestobiose* et la *xénobiose*.

8) A. Forel : Faune myrmécologique des noyers dans le canton de Vaud. Bull. Sc. Vand. 4. 1903. 83 - 94.

9) R. Stumper : Psycho-biolog. Beobacht. an Ameisen. Biol. Zentralbl. 38. 1918. 345 - 354.

9) R. Staeger : Beitr. zur Kenntnis stengelbewohn. Ameisen. Revue suisse de zoologie 25. 1917. 95 - 109.

10) R. Brun : Das Leben der Ameisen. Teubner Leipzig 1924.

11) A. Forel : La parabiose, chez les fourmis. Bull. Soc. Vand. Sc. Nat. 34. 1898. 380 - 384.

12) W. H. Wheeler : A new case of Parabiosis and the Ant-Gardens of British Guiana. Ecology. 2. 1921. 89 - 103.

Dans le cas de la *Lestobiose* ou de vol, l'exploitation de l'hôte est plus subtile. Le myrmécobionte typique est Solenopsis fugax, minuscule fourmi thermophile de l'Europe. Elle établit ses nids dans les parois du nid de l'hôte qui, lui, peut varier. Par de fines galeries elle s'introduit dans la demeure de celui-ci, pour y dévorer la couvée, mais l'étroitesse de ses galeries ne permet pas aux hôtes, trop volumineux, de pénétrer dans le nid des lestobiontes. Les relations entre les deux partenaires sont nettement hostiles et la petite Solenopsis est même dotée d'une agressivité prononcée. Cependant cette fourmi peut également vivre en sociétés autonomes, sans rapports avec d'autres fourmilières.[13]) Ajoutons encore que les fourmis lestobiotiques les plus remarquables ont été trouvées dans les énormes termitières des tropiques ; elles appartiennent au genre Carebara caractérisé par une différence extraordinaire de taille entre la femelle géante et les ouvrières minuscules.

Dans le cas de *Xénobiose,* les rapports entre les fourmis occupant une même fourmilière deviennent encore plus intimes et sont basés sur une indifférence, une tolérance mutuelles. L'exemple classique en est Formicoxenus nitidulus[14]) qui habite à l'intérieur des grands dômes construits par nos Formica rufa et pratensis. Les nids du xénobionte se trouvent à l'intérieur des grandes demeures de l'hôte, mais communiquent avec celles-ci par de fines galeries. Les Formicoxenus savent très bien tirer parti de quelque avantage local et peuvent établir leur nid à l'intérieur de cavités préexistantes, un noyau creux de prunelle, une coquille vide de limaçon, une brindille creuse etc. Leur genre d'alimentation n'est toujours pas entièrement élucidé et semble être variable. R. Staeger[15]) a observé que les Formicoxenus peuvent participer à la régurgitation entre deux Formica et même provoquer la régurgitation, mais nous n'avons pu vérifier ce mode d'alimentation chez des Formicoxenus trouvés à Luxembourg[16]). Il semble même que ces xénobiontes mènent une vie plus isolée, plus recluse à l'intérieur de leur petits nids qu'on ne le pensait jusqu'à présent.

---

[13]) R. Stumper : Ueber einige Anomalien des Ameisenlebens. Arch. Naturg. 85. (A 5) 1919. 184 - 189.

[14]) R. Stumper : Formicoxenus nitidulus. Biol. 38. 1918. 160 - 179

[15]) R. Stæger : Das Leben der Gastameise in neuer Beleuchtung Z. Morph. Oek (A) 3. 1925. 452 - 476

[16]) R. Stumper : Etudes myrméc. IX. Nouv. observ. s. Formicoxenus nitidulus Nyl. Bull. Soc. Nat. Luxbg. 1949 242 — 248.

La xénobiose la plus évoluée, observée par *W. M. Wheeler*[17]), existe entre Leptothorax emersoni et Myrmica canadensis, le premier partenaire étant un véritable associé du second, s'alimentant des secrétions cutanées de son hôte et partageant aussi la nourriture régurgitée par ce dernier. Au même groupe appartient probablement Symmyrmica chamberlini qui vit dans les nids de Neomyrmica mutica de l'Amérique du Nord.

Si cette association intermyrmécéenne constitue déjà une espèce de transition entre la myrmécobiose apparente et la myrmécobiose proprement dite, le cas suivant est encore plus composite : *Wheeler* a, en effet, trouvé chez une fourmi champignonniste Sericomyrmex amabilis une autre, associé intimement, appelée par lui Cepobroticus symmetochus. Les deux espèces vivent ensemble, en amis, et se lèchent mutuellement, à l'occasion. Les deux profitent des jardins de champignons qui sont cultivés exclusivement par les Sericomyrmex, mais l'élevage du couvain se fait séparément. C'est ce cas que *Wheeler* considère comme l'intermédiaire entre les nids composés et les colonies mixtes de Wasmann.

L'un des caractères généraux de la myrmécobiose apparente est la grande différence systématique qui peut exister entre les deux partenaires, qui, en réalité, peuvent se recruter parmi des genres et même des sous-familles différents. Cela explique qu'ils occupent des nids séparés et qu'ils élèvent leurs couvées séparément. Avec la myrmécobiose proprement dite, nous voyons disparaître ce caractère distinctif. Il y apparaît un trait, un critère nouveau, celui de la fondation dépendante des nouvelles sociétés. Les femelles des vrais myrmécobiontes ont, en effet, perdu la faculté de créer à elles seules de nouveaux nids et sont tributaires en cela de l'aide d'autres fourmis appartenant à des espèces différentes, qui sont précisément celles de leurs hôtes. Pour s'assurer l'aide de ces fourmis étrangères, la jeune femelle doit forcer la barrière défensive de celles-ci et à cet effet elle use de divers stratagèmes parfois tellement astucieux et même meurtriers que l'étude de la fondation des nouvelles sociétés est devenue l'un des chapitres les plus captivants, mais aussi très obscurs, de la myrmécologie.

Suivant la méthode adoptée par la femelle, pour arriver à ses fins et aussi suivant la méthode par laquelle la nouvelle

[17]) W. M. Wheeler: The compound and mixed nests of american ants. Amer. Natural. 35. 1901. 415-431.

société, une fois constituée. s'assure les fourmis auxiliaires, on peut distinguer deux catégories principales de la myrmécobiose réelle : la *dulosis* ou esclavagisme et le *parasitisme social.*

Mais entre ces deux séries myrmécobiotiques et les sociétés simples s'insère de nouveau un intermédiaire au point de vue du mode d'établissement des nouvelles sociétés : le *parasitisme social temporaire.* Il est réalisé par un certain nombre d'espèces et semble même être encore plus répandu. Il est réalisé par le groupe Formica rufa, F. truncicola, F. exsecta, d'Europe et d'Amérique, et puis aussi par diverses sous-espèces de Lasius umbratus d'Europe et d'Amérique du Nord. L'espèce européenne Lasius fuliginosus établit aussi ses sociétés avec l'aide d'ouvrières étrangères. De nombreux auteurs se sont attachés à l'étude de ces cas de myrmécobiose temporaire dont le caractère général est le suivant : la jeune femelle parasite pénètre dans le nid d'une autre espèce, plus ou moins apparentée; elle cherche à s'y faire adopter, ce qui ne va pas sans difficultés. On admet qu'elle tue la reine-rivale, ce que l'on a réellement observé dans certains cas, mais elle peut également être tuée par les ouvrières qu'elle cherchait à subjuguer. En tout cas, le nombre de femelles de Formica rufa qu'on trouve tuées ou déchiquetées à l'entrée ou à l'intérieur de nids de Formica fusca, son auxiliaire temporaire habituel, est plus grand que les cas de jeunes sociétés mixtes rufa-fusca que l'on peut noter. Mais une fois l'adoption faite, la femelle parasite produit sa couvée, qui est soignée par les ouvrières de l'hôte et il en résulte une association hétérogène. Celle-ci demeure mixte jusqu'à la mort naturelle des ouvrières de l'hôte, ce qui peut durer quelques saisons, et finalement il ne reste qu'une société pure de l'espèce temporairement parasite. Plus d'une vingtaine d'espèces de Formica des groupes de rufa, exsecta et microgyna, (avec leurs sous-espèces et variétés) sont considérées aujourd'hui comme les parasites sociaux temporaires du groupe F. fusca et pallidefulva.

C'est chez Bothriomyrmex decapitans que le massacre de la reine de l'hôte (Tapinoma nigerrimum) a été observé pour la première fois par *Santschi*[18]). L'association reste mixte jusqu'à la disparition naturelle des dernières ouvrières de l'hôte.

E. Wasmann avait cherché dans le parasitisme social temporaire l'origine commune de l'esclavagisme et du parasitisme

[18]) F. Santschi : A propos des mœurs parasitiques des fourmis du genre *Bothriomyrmex* .Ann. Soc. Entom. France 75. 1906. 363-392.

social permanent chez les fourmis, ce qui a été contesté par d'autres myrmécologues p. ex. *Emery*, *Wheeler*, *Viehmeyer* et plus récemment *Gösswald*. Il n'entre pas dans notre dessein de les suivre ici dans leurs développements théoriques et si nous avons mis, sur notre schéma, le parasitisme social temporaire à la tête de la dulosis et du parasitisme social permanent, ce n'est que pour des raisons de disposition selon l'ordre de complexité croissante. D'ailleurs il semble de plus en plus que l'évolution de la myrmécobiose ait suivi des chemins indépendants dans les différentes sous-familles de fourmis et si l'on veut établir une filiation phylétique, il faudra se borner à l'étudier au sein d'une même sous-famille, ou, mieux encore, au sein d'une seule tribu. Celle des Leptothoracini est à cet égard particulièrement intéressante, car elle concentre le plus grand nombre de genres myrmécobiotiques : Chalepoxenus, Doronomyrmex, Epimyrma, Formicoxenus, Harpagoxenus, Myrmoxenus et Myrmataerius. Elle offre au surplus cette particularité qu'elle est encore actuellement le siège d'une scission mutative, observée sur le vif par *H. Kutter* chez Leptothorax acervorum, qui, dans les Hautes-Alpes valaisanes, est en train de produire des mutations, orientées vers Doronomyrmex, qui est précisément le myrmécobionte (xénobiotique?) de l'espèce-mère.

L'«esclavagisme» ou ***Dulosis*** s'est développé dans deux sous-familles des fourmis, les Formicines avec Formica et Polyergus et les Myrmicines avec Strongylognathus et Harpagoxenus. On distingue deux stades, le premier, primitif et facultatif et le deuxième obligatoire qui, lui, se subdivise de nouveau en un stade culminant et un stade dégénéré.

Toutes ces formes myrmécobiotiques ont ceci de commun que les femelles ont perdu la faculté d'établir seules les nouvelles sociétés et qu'elles présentent un instinct pilleur et meurtrier. Elles pénètrent dans le champ social de leurs hôtes, tentent de s'accaparer du couvain de ceux-ci et semblent en général arriver à assassiner les reines-rivales.

Le cas typique de la dulosis facultative est réalisé par le groupe de Formica sanguinea (avec ses nombreuses sous-espèces et variétés) qui parasite Formica fusca, F. rufibarbis et, dans les régions marécageuses, comme les Hautes-Fagnes, F. picea. L'aire de distribution de F. sanguinea avec ses sous-espèces et variétés s'étend du nord de l'Europe à l'Asie et au Nord de l'Amérique. Les femelles de F. sanguinea sont incapables de fonder seules la nouvelle société et, après le vol nuptial, elles

doivent adopter l'une des trois méthodes suivantes: retourner au nid-mère, pénétrer dans quelque autre nid de sanguinea ou forcer l'entrée d'un nid de Formica fusca. Quand elle envahit une fourmilière de ces dernières, elle tâche de se mettre en possession d'autant de larves et de nymphes qu'elle le peut et elle défend âprement son butin, en tuant les ouvrières fusca qui essayent de le ravir. Mais bientôt celles-ci laissent l'intruse en tranquillité, qui, elle, tâche de tuer la reine-rivale. Elle commence à pondre des œufs et ce couvain parasite est soigné et élevé par les hôtes : l'association hétérogène est née et n'a qu'à grandir. Les ouvrières sanguinea ont hérité de leur mère les tendances de pillage et elles font des expéditions périodiques de rapt vers des nids de fusca pour s'y accaparer des larves et des nymphes qu'elles rapportent au nid. De cette façon se perpétue l'association mixte. Cependant chez F. sanguinea la dulosis est facultative, cette fourmi peut très bien vivre en société homogène, exempte d'auxiliaires.

Ce n'est plus le cas pour Polyergus rufescens qui dépend entièrement de ses «esclaves» F. fusca. Les mandibules des Polyergus sont dépourvues de bords masticateurs et ont pris la forme de faucilles tranchantes. Aussi ces fourmis «amazones» sont-elles de redoutables guerrières, mais d'imparfaites travailleuses. Elles sont incapables de se nourrir par elles-mêmes et elles sont sous l'entière dépendance des auxiliaires. Les Polyergus organisent, par temps chaud, des expéditions perfectionnées vers les nids de fusca où elles s'approvisionnent en couvain. Chez Polyergus la dulosis est devenue obligatoire.

Le stade dégénéré de cette forme de myrmécobiose est atteint par le genre Strongylognathus, dont quelques espèces p. ex. Str. Huberi, St. Rehbinderi, sont encore capables de faire des incursions de rapt dans les nids de Tetramorium. Par contre Strongylognathus testaceus ne fait plus d'expéditions esclavagistes et sa caste ouvrière semble tendre à disparaître. Comme dans les associations mixtes qu'elle constitue avec Tetramorium caespitum on a noté la présence simultanée de reines des deux espèces, on admet que la jeune femelle testaceus s'associe avec une jeune femelle caespitum au moment où celle-ci est en train d'établir son nid.

Finalement on range aussi parmi la myrmécobiose dulotique le cas de Harpagoxenus qui vit avec Leptothorax et qui dépend entièrement de son hôte.

Nous arrivons maintenant à l'autre branche de la myrmécobiose proprement dite, celle des parasites sociaux permanents

ou chroniques, caractérisés surtout par la disparition progressive de la caste ouvrière. Le mode général de formation des associations hétérogènes est la pénétration des femelles parasites dans le nid des hôtes suivie de l'assassinat des reines-rivales par la femelle parasite ce qu'elle opère soit par ses propres moyens, soit par l'intermédiaire des ouvrières de l'hôte qu'elle arrive à envoûter par ses sécrétions particulières au point qu'elles tuent leur propre mère pour adopter l'intruse. Celle-ci commence alors à pondre les œufs, qui sont soignés et élevés par les ouvrières de l'espèce parasitée. Comme la reine de celle-ci a été éliminée de force et que les ouvrières de la nouvelle femelle ne font pas d'expéditions de rapt, l'association reste hétérogène jusqu'à la mort naturelle des dernières ouvrières de l'hôte, ce qui dure tout au plus quelques saisons ou quelques années. Il en résulte que le caractère de permanence de cette catégorie de mymécobiose est plutôt relatif.

Dans un premier stade du parasitisme social, dit permanent, la fourmi parasite présente encore les trois castes: mâles, femelles et ouvrières, mais ces dernières sont déjà nettement dégénérées et tendent de plus en plus à disparaître. C'est le cas pour le représentant typique Epimyrma Gösswaldi de l'Europe centrale et qui parasite Leptothorax tuberum nigriceps et L. tuberum unifasciatus. Par contre Epimyrma Stumperi, l'un des nouveaux myrmécobiontes découverts par *H. Kutter,* est caractérisée par des ouvrières à mandibules en faucilles, ce qui rapproche cette espèce, du moins morphologiquement, à Strongylognathus testaceus.

Plus la myrmécobiose se développe dans le sens du parasitisme, plus les signes de dégénérescence et de spécialisation se multiplient. Le parasitisme atteint son maximum avec la disparition de la caste ouvrière et on connaît environ une vingtaine de genres de fourmis qui y sont descendus.

On peut distinguer trois stades parmi ces parasites chroniques :

1) Les fourmis parasites chez lesquelles les mâles et les femelles sont de même taille et de même structure et qui ont encore un comportement plus ou moins normal. Exemples : Wheeleriella, Epipheidole, Sympheidole, Epoceus, etc.

2) Les fourmis parasites chez lesquelles l'un des sexes ou les deux présentent des modifications dégénératives nettes ; Exemples : Anergates, Anergatides, Bruchomyrma ; et finalement

3) Le stade ultime, réalisé par Teleutomyrmex Schneideri, découvert tout récemment dans les Hautes-Alpes valaisanes par *H. Kutter* et qui marque le passage vers l'ectoparasitisme.

L'exemple le mieux connu du premier de ces trois stades est celui de la fourmi nord-africaine Wheeleriella Santschii qui vit dans les nids de Monomorium salomonis, dont la reine est tuée par ses propres ouvrières après que la femelle parasite a réussi à s'introduire dans leur nid.

Chez Anergates atratulus, le représentant typique de la deuxième catégorie, apparaissent des caractères dégénératifs très accentués : aspect nymphoïde du mâle aptère et physogastrie de la femelle fécondée. L'accouplement se fait forcément entre frères et sœurs dans le nid. Ce myrmécobionte vit obligatoirement chez Tetramorium caespitum, dont la reine disparaît de force après l'adoption de la femelle parasite. Des conditions analogues existent chez Anergatides (Congo) et Bruchomyrmex (Argentine).

La myrmécobiose atteint son stade parasitique ultime avec Teleutomyrmex Schneideri qui vit chez Tetramorium caespitum. Bien que le mâle soit encore ailé, il est dégénéré et nymphoïde. Tout comme chez Anergates, la femelle devient, physogastrique après la fécondation et elle présente des modifications adaptives et dégénératives nouvelles : les tarses terminaux sont développés en organes-fixateurs, au moyen desquels elle s'accroche à la reine Tetramorium. Elle vit, en effet, la majeure partie du temps, agrippée tel un polype sur le corps de la reine de l'hôte, y pond ses œufs qui sont enlevés et soignés par les ouvrières Tetramorium. Celles-ci entourent la femelle parasite, qu'elle soit physogastrique ou non, mais surtout les premières, de soins tout particuliers et elles ne cessent de lècher leurs sécrétions cutanées (ce qui est aussi le cas chez Anergates.)

Teleutomyrmex réalise donc réellement le stade ultime de la myrmécobiose parasitique comme son nom l'indique d'ailleurs.

Ce stade peut-il encore être dépassé chez les fourmis? C'est difficilement concevable, mais que le dernier mot soit prononcé à propos de la myrmécobiose, personne n'oserait l'affirmer : l'avenir nous réservera certainement encore bien des surprises à cet égard, pour peu que qu'on se mette à étudier plus systématiquement ce domaine passionnant de l'éthologie animale.

Les associations de fourmis.

