SUR L'ÉTHOLOGIE DE LA FOURMI A MIEL PROFORMICA NASUTA. NYL

(ETUDE MYRMÉCOLOGIQUE LXXVIII)

PAR

R. STUMPER

Proformica nasuta, une fourmi appartenant à la sous-famille des *Camponotinés,* est, selon L. Berland [1]) et J. Bondroit [2]), une espèce assez rare en France et il convient de l'y rechercher. C. Emery considère *Proformica* comme simple sous-genre de *Formica;* elle se place, morphologiquement, entre les genres *Formica* et *Cataglyphis.* On l'a signalée sur les collines méridionales du Massif Central et des Cévennes. Ces auteurs ne mentionnent pas la fonction de « pots à miel » vivants que peuvent exercer les grandes ouvrières, rôle dont parle A. Forel [3]) à propos de *Proformica nasuta,* var. *striaticeps,* provenant des environs de Salonique. Forel y indique que les grandes ouvrières (= les *macroergates* ou ouvrières major) présentent souvent un abdomen très distendu par le contenu du jabot; ces individus paraissent ainsi servir d'outres à provision, à l'instar des célèbres fourmis à miel *Myrmecocystus melliger* et *Myrmecocystus horti deorum* des régions désertiques nord-américaines. Dans une étude détaillée Ed. Meyer [4]) a publié en 1923 des précisions sur l'éthologie de *Proformica nasuta* de la Russie méridionale, où elle abonde dans certaines régions du Caucase et de la Crimée. Ayant trouvé récemment cette espèce intéressante dans les Alpes Maritimes, nous en avons profité pour étudier quelques aspects de son éthologie encore mal connue. Si nous avons, en général,

---

1) L. Berland: Vol. Hyménoptères dans R. Perrier. Faune de France VII. p. 167.

2) J. Bondroit: Les Fourmis de France et de Belgique. Ann. Soc. Entomol. de France 87. 1918. p. 40.

3) A. Forel: Fourmis nouvelles ou intéressantes. Bull. Soc. Vaudoise des Sciences naturelles. 5e série. 47. 1911. p. 352.

4) Ed. Meyer: Beobachtungen und Versuche an palaearktischen Honigameisen. Biol. Zentralbl. 43. 1923. p. 353/404.

pu confirmer les observations de E. Meyer, nous avons pu apporter quelques précisions et signaler quelques points de vue nouveaux sur la vie des représentants français de cette fourmi à miel.

Après que notre ami suisse H. Kutter avait rencontré cette espèce en 1954 sur les collines arides près de Gap, nous l'avons trouvée, à plusieurs reprises, aux printemps 1954, 1955 et 1956 sur le haut-plateau de *Caussols* (Alpes maritimes). Ce curieux plateau, situé à 1100 m d'altitude entre Thorenc et Gourdon, constitue un « causse » désert, bosselé, crevassé et formant une véritable plaine de rochers calcaires, à végétation clairsemée (chêne, buis, thym et gazons discontinus). Le biotope peut être rangé parmi les steppes rocheuses alpestres, fortement ensoleillées et arides pendant une bonne période de l'année. On y rencontre peu de fourmis, dont il s'agira de faire des relevés plus détaillés à une prochaine occasion. La photo ci-contre (fig. 1) montre la bordure Nord encore verdoyante de la plaine de rochers, où nous avons trouvé notre espèce. La plaine rocailleuse est formée de rochers calcaires, bosselés et nus, plutôt exempts de fourmis.

Proformica nasuta s'y présente en colonies relativement nombreuses, moyennement peuplées (300 à 1000 individus par



Fig. 1.
Plateau de Caussols (France, Alpes maritimes)
(Biotope de *Proformica nasuta*).



Fig. 2.
Sortie cratériforme
d'un nid souterrain de *Proformica nasuta*.

nid), localisées sous des pierres en bordure de la plaine de rochers. Exceptionnellement les nids sont couronnés d'un cratère de terre, caractéristique des fourmis méridionales terricoles. La fig. 2 représente un tel cratère que les ouvrières de *Proformica nasuta* ont construit avec les parcelles de terre provenant des profondeurs du nid. La densité moyenne de notre espèce s'évalue à environ 1 à 3 nids par hectare. Tout comme les fourmis à miel américaines, *Proformica nasuta* habite des régions xérothermiques à climat aride et à courte période de végétation verte, suivie d'une longue période de sécheresse, entrecoupée occasionnellement de pluies ou d'orages. Pendant la période sèche, c'est-à-dire de pénurie alimentaire, les individus mellifères serviraient, selon E. Meyer, de réservoirs vivants de nourriture aux autres congénères du nid, qui viendraient s'approvisionner, de bouche en bouche, chez leurs « pots à miel » ambulants. Après avoir trouvé une première colonie en juin 1954 sur le plateau de Caussols, nous sommes revenu en rechercher aux printemps 1955 et 1956. En juin 1955, nous avons trouvé cinq colonies, chacune monogyne, mais renfermant un petit nombre de *macroergates replètes* (= grandes ouvrières à abdomen fortement gonflé). En mai 1956, nous y avons pris sept colonies, également monogynes, mais sans y rencontrer d'ouvrières-réservoirs.

Dans les douze colonies, nous n'avons vu du couvain (œufs et larves) que dans trois cas en 1955. Après le rude hiver persistant de 1956, les fourmis ne commençaient en mai qu'à sortir de leurs nids et n'avaient pas encore, en raison du retard du printemps, l'occasion de fourrager, donc de former des « pots à miel », ni de produire du couvain. En général, on remarquait aux alentours des nids uniquement de petites ouvrières (= *microergates* ou ouvrières minor), mais aucun des grands individus, qui restent donc confinés à l'intérieur du nid. Et, surtout, on n'observait jamais de replètes en dehors du nid. Il y existe donc une nette division de travail, en rapport avec le polymorphisme accentué de cette espèce. La taille des ouvrières varie en effet entre 2,5 et 7,5 mm.

Nos observations en nids artificiels ont montré qu'en général les grandes ouvrières ne s'alimentent pas elles-mêmes. Ce sont presque exclusivement les *microergates* et les *mesoergates* (= ouvrières de taille moyenne) qui partent à la recherche de la nourriture, en l'espèce des liquides sucrés ou du miel que nous leur offrons. Rentrées au nid, elles transvasent l'une après l'autre le contenu de leur propre jabot, par régurgitation, dans celui des grandes ouvrières, dont cependant une fraction seulement, se prêtant à ce jeu, l'absorbe abondamment, au point de devenir ces individus difformes, peu mobiles, véritables « pots à miel ». On admet, à la suite des observations de E. Meyer, que ceux-ci nourissent à leur tour, pendant les périodes de sécheresse et de disette, les autres individus de la colonie, qui viennent puiser aux « pots à miel », lesquels régurgitent ainsi la réserve contenue dans leur jabot, organe social par excellence. Nos observations en nids artificiels ont prouvé que *Proformica nasuta* est est une espèce résistant très bien à la sécheresse, peu sensible aux variations d'humidité relative et à l'absence de nourriture; elle ne demande par conséquent que peu de soins. Nos observations diffèrent de celles de Meyer en ce sens que nous n'avons que très rarement constaté des scènes de régurgitation entre replètes et ouvrières normales, contrairement à ce que l'on devait attendre. Les replètes gardent leur provision de miel pendant des semaines, leur volume ne diminuant pour ainsi dire pas et elles ne cèdent leur réserve pour ainsi dire pas aux congénères du nid, affamées ou non. Leur fonction d'outres à provision nous semble donc problématique, à moins qu'elles servent de nourrices aux

larves. Comme les colonies capturées par nous étaient exemptes de couvain, nous n'avons pu contrôler ce point. On pourrait aussi admettre que les replètes gardent leur miel pour les reines, mais nos observations n'ont pas confirmé cette supposition. Le rôle de « pots à miel » nous paraît d'autant plus incertain que le nombre absolu et relatif des replètes demeure étonnamment restreint, environ 2 % de la population, et l'on doit ainsi se demander si la nourriture emmagasinée suffit réellement pour satisfaire aux besoins vitaux des 98 % restants de la colonie pendant les périodes plus ou moins longues de sécheresse, où la nourriture extérieure est rare ou fait défaut. Et l'alimentation des larves n'y est pas encore comprise!

Une autre observation a retenu notre attention: en offrant aux habitants de nos nids artificiels du miel ou des liquides sucrés sirupeux, présentés sur des petits supports, on voyait bientôt s'assembler en cercles de plus en plus serrés les ouvrières *nasuta* autour de la goutte de nourriture qu'elles léchaient avidemment. Les petites ouvrières y forment la majorité, les *macroergates* ne s'y présentent qu'exceptionnellement. Mais bientôt, et pendant que les ouvrières étaient occupées à s'alimenter, d'autres arrivaient, portant des particules de terre ou des débris végétaux entre leurs mandibules, et elles déposaient leur petit fardeau sur la goutte sirupeuse au point de la recouvrir entièrement et de l'assécher. Ce curieux comportement s'observe aussi chez d'autres fourmis, mais chez *Proformica nasuta* il nous a particulièrement frappé. A première vue, cette activité a tout l'air d'un contresens. Pourquoi les fourmis suppriment-elles ainsi une source de nourriture au lieu de la conserver? Même rassasiées, elles auraient intérêt à ne l'abandonner que temporairement, pour revenir s'y nourrir plus tard. Mais non, elles la rendent inutilisable en la recouvrant de terre.

On peut s'expliquer ce curieux comportement des fourmis en admettant que le contact avec des substances visqueuses déclenche une réaction tendant à supprimer ce stimulus gênant, nuisible ou « désagréable ». Cette réaction ne se produirait que chez les individus rassasiés. En tout cas, l'état physiologique doit intervenir, car, suivant cet état, cette disposition réactionnelle variable, les uns absorbent activement le liquide sucré, tandis que d'autres annihilent la source de nourriture. Il serait

sans doute intéressant d'étudier de plus près ce point de la physiologie des fourmis.

Proformica nasuta est une espèce à polymorphisme assez prononcé. Nous avons dénombré le contenu recueilli dans sept nids (1955 et 1956), soit un total de 1303 ouvrières, en les classant dans l'ordre de leur taille croissante. Le tableau suivant donne la répartition centésimale de ces ouvrières selon leur longueur; nous y avons ajouté les poids moyens respectifs en mg, à l'état frais, ainsi que leurs teneurs absolues (mg) et relatives (% du poids individuel moyen) en acide formique, dosé par titrimétrie des extraits aqueux.

Répartition des ouvrières de Proformica nasuta.
(Nombre total: 1303 individus.)

Longueur mm	Proportion centésimale %	Poids moyen individuel mg	Teneur en acide formique par individu mg	Teneur relative en acide formique (en % du poids individuel moyen) %
2,5—3	17,6	0,51	0,0135	2,6
3 —4	55,9	0,83	0,0125	1,5
4 —5	15,9	1,83	0,041	2,2
5 —6	5,4	4,06	0,077	1,9
6 —7	4,1	6,94	0,139	2,0
7 —7,5	1,1	10,1	0,121	1,2

La fig. 3 illustre graphiquement le polymorphisme accentué des ouvrières de *Proformica nasuta* des Caussols. Ce diagramme de fréquence (= histogramme) est nettement dissymétrique en faveur des petites ouvrières. La proportion de celles-ci est d'ailleurs encore plus grande qu'il ne ressort de notre recensement, car un bon nombre des petits individus nous ont échappé lors de la capture à l'exhausteur. Les reines *nasuta* ont 8 mm de longueur et un poids de 14 à 15 mg; il semble aussi exister des microgynes à 6-7 mm de longueur. La proportion des replètes trouvées dans les nids naturels n'excède pas 2,5 %; en nids artificiels, et même en offrant de la nourriture sucrée en surabondance, elle ne dépasse guère 3,5 %. Les fourmis-réservoirs se recrutent exclusivement parmi les grandes ouvrières, qui peuvent, tout en allongeant leur taille de 1 à 2 mm, doubler leur

poids initial par absorption massive de miel. Ainsi les replètes garnies de liquide sucré ont accusé un poids de 14,2 mg, vis-à-vis de 7,2 mg « à vide ».

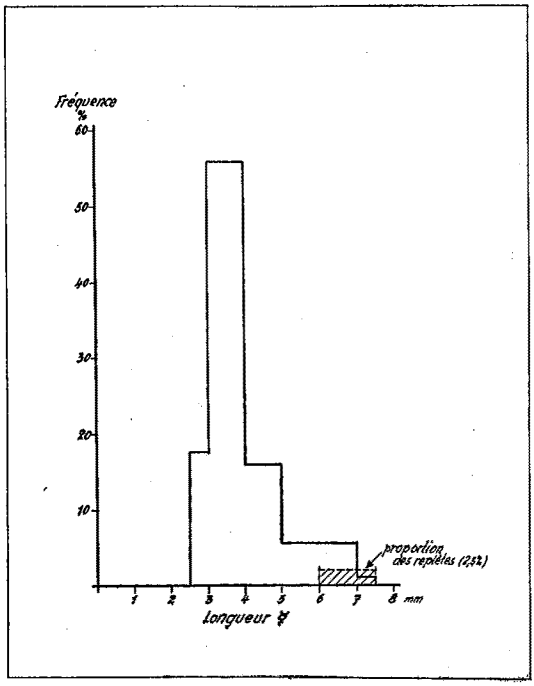


Fig. 3.
Histogramme des ouvrières de *Proformica nasuta*.

Au point de vue de la sécrétion d'acide formique, on peut ranger *Proformica nasuta* parmi les espèces faiblement productrices, ce qui peut être mis en relation avec leur aggressivité assez peu développée.

Le dénombrement des ouvrières selon la longueur et la détermination du poids individuel moyen des catégories obtenues nous a permis de rechercher la fonction mathématique qui relie ces grandeurs. On doit s'attendre à une équation cubique, le poids augmentant avec le cube de la longueur, car le poids est égal au volume multiplié par le poids spécifique. En réalité nous avons trouvé une équation de la forme générale suivante:

$$p = k \cdot l^x$$

dans laquelle p = poids, l = longueur, k = une constante et

x un exposant variable, voisin de 3. La puissance x représente la pente de la droite obtenue en coordonnées logarithmiques. Pour *Proformica nasuta,* nous avons obtenu l'équation

$$p = 0{,}009843 . l^{3.5135}$$

La courbe de cette équation est représentée sur le diagramme 4; les points y figurés représentent les valeurs mesurées. On voit que la concordance est parfaite, même en extrapolant aux reines *nasuta.*

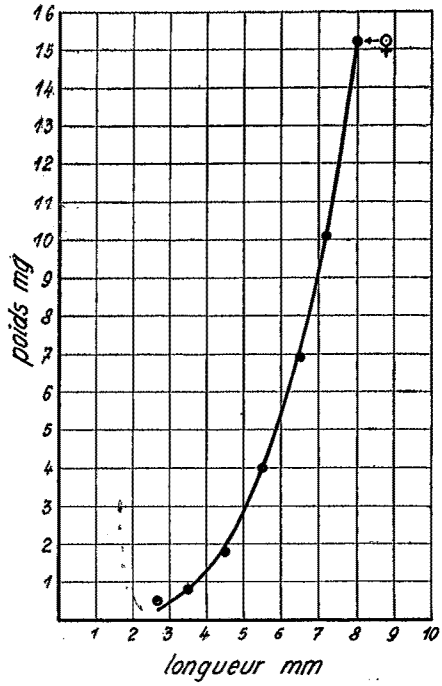


Fig. 4.
Relations entre le poids et la longueur de *Proformica nasuta.*

Pour pouvoir se rendre compte de l'aspect des trois formes principales de *Proformica nasuta,* nous reproduisons le dessin ci-contre (fig. 5) qui représente une microergate (2,5 mm), une macroergate normale (6,5 mm) et une macroergate à abdomen gonflé (7,5 mm), la forme replète selon Wheeler.

Le fait que la totalité des grandes ouvrières ne devient jamais replète et qu'une fraction seulement (25 à 50%) de leur nombre se prête au rôle de « pots à miel », pendant que l'autre partie y

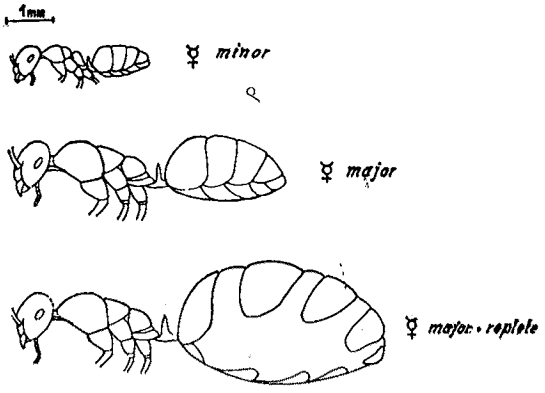


Fig. 5.
Polymorphisme des ouvrières
de *Proformica nasuta.*

demeure réfractaire, pose un problème assez intéressant d'ordre physiologique et psychologique. Il ne semble pas — et nos connaissances sur la division du travail chez les insectes sociaux le prouvent — que les replètes et les réfractaires constituent deux groupes distincts et constants parmi les macroergates. Chaque individu de celles-ci peut devenir à tour de rôle «pot à miel». On est ainsi amené à admettre que les futures replètes se trouvent, au moment de l'ingurgitation massive de liquide, dans un état réceptif particulier, de disponibilité réactionnelle particulière vis-à-vis du stimulus liquidé sucré que les microergates leur présentent. Les réfractaires ne se trouvant pas dans cet état particulier refusent l'offrande. On retrouve d'ailleurs cette disponibilité réactionnelle variable pour d'autres manifestations sociales des fourmis, comme nous l'avons montré[5]) pour les phénomènes si curieux de l'attraction exercée par les sécrétions tégumentaires (ectohormones) des reines sur leurs ouvrières. L'état physiologique et psychologique d'une ouvrière s'avère variable dans le temps, ce qui explique la variabilité de leurs réactions vis-à-vis des stimuli extérieurs. Dans le cas présent, la faim peut intervenir, mais aussi l'âge de l'individu et d'autres facteurs inconnus encore. On peut même admettre, comme motifs d'activité, des états psychologiques analogues aux «Stimmungen» des êtres humains. Mais on se meut évidemment ici

[5]) R. Stumper: Les sécrétions attractives des reines de fourmis. Mitt. Schweiz. Entom. Gesellsch. (1956. p. 373/380.)

sur un terrain difficilement accessible. L'école objectiviste rigoureuse de la psychologie animale se refuse à entrer dans de telles considérations, ouvrant trop facilement la porte aux spéculations fantaisistes de l'anthropomorphisme. Toutefois, les tendances les plus récentes de la psychologie animale [6]) font intervenir de plus en plus des « Stimmungen » dans leur analyse des instincts animaux et même des insectes.

La faible proportion des replètes chez *Proformica nasuta* pose le problème du véritable rôle de ces « pots à miel ». La population de leurs colonies se compose en grosse majorité de petites ouvrières. Ainsi les ouvrières de 2,5 à 4 mm de longueur forment déjà 73,5 %, les moyennes (4-6 mm) 21,3 % et les grands individus seulement 5,2 % de leur population. On peut d'ailleurs évaluer la proportion des microegates à 80 %. Des 5,2 % (resp. encore moins) de macroergates, la moitié tout au plus se prête au rôle mellifère. En raison de cette flagrante disproportion on doit se demander, si la faible quantité de nourriture ainsi emmagasinée suffit réellement à nourrir la colonie pratiquement entière pendant les temps de disette. De nouvelles observations seront sans doute nécessaires avant qu'on puisse se prononcer sur ce point intéressant de l'éthologie de *Proformica nasuta.* La supposition que les replètes serviraient éventuellement de réservoirs d'eau n'a pu être confirmée par nos expériences. En ne présentant que de l'eau pure aux ouvrières, nous n'avons en effet jamais pu observer la formation de replètes. Mais où se trouve la concentration limite en sucre (saccharose ou glucose), à partir de laquelle il y a formation de « pots à miel » ? Nous l'ignorons encore tout comme nous ignorons la cause qui empêche la fermentation du contenu sucré du jabot, y conservé pendant des semaines. (Action de substances inhibitrices dans les sécrétions salivaires et prédigestives.) On voit par là que la vie de notre fourmi européenne à miel présente encore bien des mystères.

Signalons, pour finir, que l'on rencontre parfois des ouvrières replètes chez notre espèce commune *Lasius niger* et assez

---

[6]) W. Fischel: Kleine Tierseelenkunde. Dalp-Taschenbücher. Frank. Bern. 1954.
W. Fischel: Leben und Erlebnis bei Tieren und Menschen. J. H. Barth. München. 1949.
N. Tinbergen: Instinktlehre. P. Parey. Berlin und Bamberg. 1952.

souvent chez *Plagiolepis pygmaea,* mais chez ces fourmis la formation de replètes n'est pas la règle, alors que chez *Proformica nasuta* la présence de « pots à miel » est régulière, du moins pendant la bonne saison, où les petites ouvrières trouvent une nourriture sucrée abondante chez des pucerons ou dans les fleurs à nectar.