

à la place des fourmis d'une espèce voisine, *Formica*, qu'elles capturent et utilisent comme esclaves : périodiquement, des armées de quelque 1 500 *Polyergus* partent en raid (elles vont parfois jusqu'à 150 mètres de leur propre nid), pénètrent dans une fourmilière construite par l'espèce *Formica*, expulsent la reine et les ouvrières, et capturent les cocons. De retour chez elles, elles laissent à leurs esclaves le soin de s'en occuper, jusqu'à ce que les ouvrières *Formica* qu'ils contiennent soient prêtes à en sortir. Celles-ci se chargent alors de toutes les tâches nécessaires au maintien de la colonie, par exemple de l'approvisionnement en nectar et en insectes morts, de régurgiter de la nourriture pour leurs maîtres et d'entretenir la fourmilière en enlevant les débris et en creusant de nouvelles chambres. Quand la population devient excessive, les quelque 3 000 esclaves d'une colonie

de *Polyergus* cherchent un endroit où construire une nouvelle fourmilière et y transportent les ouvrières *Polyergus* (2 000 environ), les œufs, les larves, les cocons et la reine.

Chez les fourmis, l'esclavagisme n'est pas rare. Sur près de 8 000 espèces, au moins 200 ont une relation symbiotique avec une autre espèce. À une extrémité du continuum de comportements, les *Formica wheeleri* sont des parasites facultatifs : elles savent subvenir à leurs propres besoins, mais capturent des esclaves pour augmenter leur force de travail. À l'opposé, d'autres espèces esclavagistes, telles les *Polyergus*, sont des parasites sociaux obligatoires : sans esclaves, elles ne survivent pas.

Nous nous intéressons aux fourmis *Polyergus* parce que nous voulons déterminer les adaptations évolutives liées au parasitisme social obligatoire. Les raids pour capturer des esclaves existent aussi chez d'autres espèces de fourmis, mais les *Polyergus* ont un comportement spécifique que nous avons étudié : la prise de pouvoir par la reine sur une fourmilière *Formica*, sans l'aide d'aucune ouvrière.

Chez la plupart des fourmis, la fondation d'une nouvelle colonie se déroule de la manière suivante : la reine s'accouple le plus souvent lors de son vol nuptial (toutes les espèces ne le pratiquent pas), puis elle se débarrasse de ses ailes, creuse un trou, y pond quelques œufs, nourrit les larves avec des aliments qu'elle a en réserve, jusqu'à ce que celles-ci parviennent à maturité et assurent l'entretien de la nouvelle fourmilière. Toutefois, les reines *Polyergus* sont incapables d'élever leur première ponte sans esclaves. Elles semblent condamnées : comment parviendraient-elles à envahir une fourmilière *Formica*, à tuer la reine et à se faire accepter par ses ouvrières, sans l'aide d'une seule ouvrière pour les aider ?

Tous les ans, une certaine d'œufs pondus par chaque reine *Polyergus* se développent en fourmis sexuées, qui quittent la colonie parentale pour tenter d'en fonder une nouvelle. En Arizona, les jeunes reines *Polyergus breviceps* ont abandonné le vol nuptial. Au lieu de s'élancer vers le ciel, elles partent avec les ouvrières, lors d'un raid, s'arrêtent au milieu de la cohorte, attirent un mâle à l'aide d'une phéromone sécrétée par leur glande mandibulaire, s'accouplent et se débarrassent de leurs ailes. Ensuite, elles ont une alternative : continuer le raid et atteindre une colonie *Formica* déjà envahie, ou trouver seules une autre colonie *Formica* plus éloignée. La dispersion des ouvrières *Formica* facilite la première solution, mais d'autres *Polyergus* risquent de détruire ultérieurement la nouvelle colonie, car ces espèces ne tolèrent pas de colonies de congénères sur leur territoire. La deuxième solution est l'abandon du raid : la reine augmente ses chances en partant seule chercher une fourmilière d'accueil hors du territoire d'une population de *Polyergus* déjà installée.

Des machines à tuer

Quand elle trouve une fourmilière *Formica*, une reine *Polyergus* l'usurpe par une méthode qu'on ne peut pas observer directement : tout se passe sous terre. Aussi, avec mes collègues, nous étudions le comportement des fourmis dans des fourmilières artificielles transparentes : nous plaçons une reine, 15 cocons et 15 ouvrières de *Formica gnava* (une vraie colonie contient environ 5 000 ouvrières) dans une fourmilière de notre construction, puis nous plaçons une reine



2. UNE OUVRIÈRE de l'espèce *Polyergus* transporte un cocon de l'espèce *Formica* (en haut à gauche) vers sa fourmilière, où il sera pris en charge par les esclaves *Formica* capturées lors d'un raid précédent. Près de 1 500 ouvrières *Polyergus* participent à chaque raid de pillage des cocons (ci-dessus). Elles en volent jusqu'à 14 000 par saison.

Polyergus tout juste fécondée devant la fourmilière.

La reine *Polyergus* trouve vite l'entrée, se dirige sans hésitation vers la reine *Formica*, écartant les ouvrières, qui l'attaquent en les mordant avec ses mandibules ou en les repoussant avec une phéromone sécrétée par sa glande de Dufour, située dans l'abdomen. Une fois la résistance des ouvrières vaincue, la reine *Polyergus* s'attaque à la reine *Formica* en lui mordant la tête, le thorax et l'abdomen pendant près de 25 minutes. Entre deux assauts, elle lèche les plaies de sa victime agonisante. Quelques secondes après la mort de la reine *Formica*, ses ouvrières changent de comportement : elles ne sont plus agressives et commencent à toiletter la reine *Polyergus*, exactement comme leur ancienne souveraine. La reine *Polyergus* rassemble les cocons *Formica* en une pile ordonnée et se poste triomphalement au sommet. Le pouvoir est alors pris.

Pourquoi les ouvrières *Formica* acceptent-elles la reine usurpatrice ? Apparemment parce qu'elle s'imprègne des phéromones de l'ancienne reine, lorsqu'elle la tue et la lèche. Pour vérifier cette hypothèse, Ellen Zimmerli et moi-même avons modifié l'expérience précédente, en tuant d'abord la reine *Formica*, en la congelant, puis en la décongelant juste avant de placer la reine *Polyergus* à l'entrée de la fourmilière. Celle-ci a attaqué la reine morte, l'a mordue et léchée pendant près de 25 minutes, comme si elle était vivante. Dès la fin de cette tâche, les ouvrières *Formica* ont toiletté la reine *Polyergus*, l'adoptant définitivement.

D'après nos hypothèses, les ouvrières *Formica* n'accepteraient pas la reine *Polyergus* en l'absence de leur souveraine dans la fourmilière. Nous avons testé cette prévision en modifiant l'expérience précédente sans reine *Formica* dans la fourmilière : les ouvrières ont attaqué la reine *Polyergus* avec leurs mandibules, ont immobilisé ses pattes, puis l'ont mordue jusqu'à la mort.

Recherche reine et ouvrières

Les fourmilières des espèces *Formica* contiennent souvent plusieurs reines. Que se passerait-il si une jeune reine *Polyergus*, fraîchement fécondée, envahissait une fourmilière contenant plusieurs reines *Formica* ? Nous avons fait l'expérience avec des fourmilières ren-



Avec l'aimable autorisation d'Howard Topoff

3. EN SORTANT DE SON COCON, une ouvrière de l'espèce *Formica* considère qu'elle appartient à l'espèce *Polyergus*, car les phéromones de cette dernière espèce sont les seules qu'elle rencontre. Elle s'occupe de nourrir ses maîtres, de nettoyer la fourmilière et, même, de déménager la colonie, en cas de surpeuplement. Une colonie de 2 000 *Polyergus* ne survit que grâce aux quelque 3 000 esclaves de l'espèce *Formica*, qui l'entretiennent.

fermant 2 à 25 reines : leur nombre ne dissuade pas la reine *Polyergus* d'attaquer. Une fois qu'elle a éliminé la première reine *Formica*, elle est acceptée comme nouvelle reine. Puis, jour après jour, sans se presser, elle localise et tue méthodiquement toutes les autres reines *Formica*. Plusieurs semaines lui sont parfois nécessaires pour venir à bout des derniers vestiges d'opposition.

Cependant, les reines *Polyergus* ne réussissent pas toujours à prendre le pouvoir. Parfois, elles rencontrent des phalanges d'ouvrières *Formica* qui les mettent en pièces. Ont-elles une autre stratégie d'attaque ? Comme la période de reproduction des *Polyergus* et des *Formica* se chevauche, nous avons supposé que, si les reines se rencontreraient peu après l'accouplement et que la reine *Polyergus* s'imprégnait des phéromones de son adversaire lorsqu'elle l'attaque, ce « passeport » chimique lui donnerait accès à n'importe quelle colonie *Formica*, sans avoir à combattre.

L'expérience a montré que nous avons tort : quand on réunit une jeune reine *Polyergus* et une jeune reine *Formica gnava*, elles passent quelques secondes à s'examiner avec leurs antennes, mais elles ne se battent pas. Les jeunes reines *Formica* ont-elles une signature chimique différente de celle des reines plus âgées ? Pour déterminer le moment où une reine *Formica* acquiert les phéromones propres au statut de reine établie, Christine Johnson et moi-même avons placé des reines *Formica* fécondées dans des fourmilières artificielles, jusqu'à ce qu'elles pondent. Puis

nous les avons confrontées à de jeunes reines *Polyergus*, qui les ont encore ignorées. Après plusieurs semaines, quand les œufs sont devenus des larves, les reines *Polyergus* ont continué d'ignorer les reines *Formica*.

Pour comprendre ce comportement, nous avons essayé de raisonner comme des fourmis. Si une reine *Polyergus* fraîchement fécondée pénètre dans une fourmilière *Formica* et tue la reine, alors que celle-ci élevait son premier couvain, l'envahisseur, incapable de se nourrir ou d'alimenter le couvain, mourrait rapidement de faim. En toute logique, les reines *Polyergus* ne devraient tenter d'usurper une colonie *Formica* que lorsque celle-ci a des ouvrières pour rapporter de la nourriture et faire les autres travaux ; sinon, le meurtre de la reine *Formica* ne sert à rien.

Une vie dangereuse

Deux mois s'écoulent entre la fécondation et le développement complet du premier couvain de la reine *Formica*. Dès que huit ouvrières sont arrivées à maturité, C. Johnson a confronté la colonie à une reine *Polyergus* qui avait déjà régné sur des ouvrières *Formica*, mais elle n'a toujours pas observé de réaction. Cinq mois plus tard, quand la colonie comptait 19 ouvrières, la reine *Polyergus* a tué la reine *Formica*, avant de se faire accepter comme nouvelle souveraine. Les phéromones de la reine *Formica* changent donc progressivement, au cours de l'établissement d'une colonie, mais la nature de ces modifications chimiques reste à élucider.

Ma collègue Linda Goodloe a découvert que les reines *Polyergus lucidus* ne s'attaquent qu'aux espèces de *Formica* avec lesquelles elles ont été élevées, c'est-à-dire qui étaient esclaves de la colonie de leur mère, car le parasitisme social nécessite des interactions comportementales complexes entre les deux espèces.

Comment ce parasitisme est-il apparu ? Une reine fraîchement fécondée a-t-elle envahi un jour une colonie d'une espèce différente de la sienne ? L'aventure, bien que risquée, aurait été payante, car la reine aurait alors pondu beaucoup plus d'œufs que si elle était restée seule, puisqu'elle avait des ouvrières étrangères pour

s'en occuper. Puis la colonie aurait crû rapidement, nécessitant la mise en place des premiers raids de pillage vers d'autres colonies et favorisant la perpétuation du comportement.

Ce scénario est-il le bon ? Pour le savoir, nous avons étudié des fourmis *Polyergus* vivant en altitude, qui s'attaquent aux *Formica occulta*, plutôt qu'aux *Formica gnava*. Nous avons capturé des colonies de *Formica occulta*, les avons installées dans nos fourmilières artificielles et y avons introduit une reine *Polyergus* fraîchement fécondée qui provenait d'une colonie de basse altitude.

Comme nous le supposions, les attaques des reines *Polyergus* contre des ouvrières dont elles n'avaient pas l'ha-

bitude ne furent pas toutes réussies. Sur sept reines *Polyergus*, cinq n'ont pas attaqué. Parmi elles, trois, qui n'étaient pas agressives, ont été tuées par des ouvrières *Formica occulta* et deux ont fui. Toutefois, deux reines *Polyergus* ont tué la reine *Formica*. Après avoir terminé de lécher les reines mortes, elles ont été adoptées par les ouvrières *Formica occulta*.

Le «parasitisme social» est-il un terme adapté ?

Dans *De l'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle*, Charles Darwin décrit déjà les comportements de *Polyergus*. Il s'interroge sur l'évolution du



Avec l'aimable autorisation d'Howard Toppoff



Avec l'aimable autorisation d'Howard Toppoff



Raymond A. Mendez

4. LE COMBAT ENTRE DEUX REINES, l'une de l'espèce *Formica* (en haut à gauche) et l'autre de l'espèce *Polyergus* (en haut à droite) dure environ 25 minutes. Les reines, qui ont à peu près la même taille et la même force, se mordent avec leurs mandibules

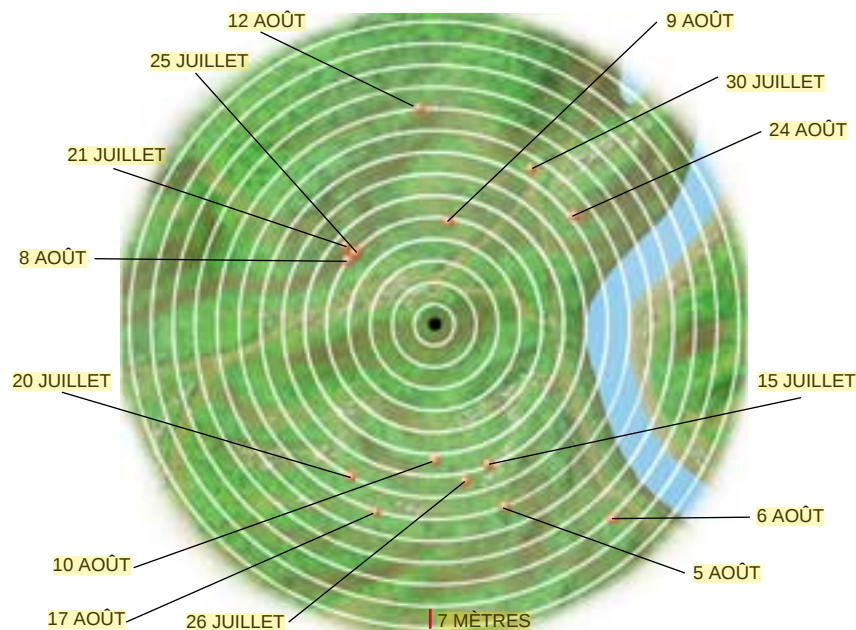
(en bas). Quand la reine de l'espèce *Polyergus* est victorieuse, elle lèche les plaies de sa victime, s'imprégnant ainsi de ses phéromones, grâce auxquelles les ouvrières l'adoptent comme nouvelle souveraine.

parasitisme social et se demande notamment ce qu'en tirent les esclaves. Une colonie de *Formica* perd parfois plus de 14 000 cocons par saison de raids. Sa seule «défense» évolutionniste est le remplacement du couvain, grâce à l'énorme potentiel reproductif de la reine *Formica*.

Pourquoi les fourmis esclaves n'abandonnent-elles pas leurs maîtres pour rejoindre leur colonie d'origine? Peut-être parce que les esclaves fraîchement écloses considèrent les ouvrières, le couvain et la reine *Polyergus* comme leur famille, grâce à un phénomène d'empreinte : les phéromones auxquelles elles ont été exposées quand elles sont sorties de leur cocon déterminent ce comportement, de même que des stimuli visuels ou sonores déterminent le comportement des canetons, vis-à-vis de leur mère. Même si elles ne participent pas aux raids, elles agressent les *Formica* qu'elles rencontrent. Le terme d'adoption correspond mieux à la réalité que celui d'esclavagisme, puisque les ouvrières *Formica* n'ont jamais connu d'autre domicile que la fourmilière *Polyergus*.

Les liens sociaux entre différentes espèces de fourmis sont d'autant plus favorisés qu'elles se sont déjà côtoyées. Toutefois, toutes les espèces ne peuvent cohabiter : plus deux espèces sont éloignées sur le plan de l'évolution, moins elles sont aptes à entretenir des relations. L'entomologiste italien Carlo Emery avait déjà énoncé cette règle : une parenté étroite entre les parasites sociaux et leurs hôtes implique des ressemblances nécessaires à l'établissement de leurs relations. Chez les fourmis, ces relations fonctionnent bien parce que les ouvrières *Formica* ont les mêmes activités dans la fourmilière *Polyergus* que dans leur colonie d'origine. Leur comportement ne change pas.

Depuis Darwin, les scientifiques citent le parasitisme social chez les insectes et chez les oiseaux comme un exemple d'évolution convergente. Les études éthologiques confirment cette convergence en révélant les similitudes. En Angleterre, les coucous parasitent quatre espèces d'hôtes, mais chaque femelle confie toujours ses œufs à l'espèce qui l'a élevée. Ces oiseaux font comme les reines *Polyergus*, qui parasitent l'espèce *Formica* de leur fourmilière d'origine, à cause du phénomène d'empreinte.



5. LES FOURMILIÈRES de l'espèce *Polyergus* (au centre) sont souvent à moins de 150 mètres des fourmilières *Formica* qu'elle attaque (en rouge). Ce schéma correspond au cas d'une colonie qui a mené 14 raids sur 12 fourmilières, en l'espace de six semaines (du 15 juillet au 24 août).



6. CETTE REINE de l'espèce *Polyergus* est au sommet de son butin de cocons de l'espèce *Formica*. La survie de la colonie dépend des esclaves qui éclore. Bien que près de 200 espèces de fourmis soient esclavagistes, les reines de l'espèce *Polyergus* sont les seules à prendre le pouvoir sans l'aide d'aucune ouvrière, sur les colonies qu'elle asservissent.

Au début de ma carrière, je trouvais que l'expression «parasitisme social» était inappropriée : le mot «social» suppose une communication, une coopération, voire de l'altruisme, qui me semblaient incompatibles avec les comportements égoïstes des parasites. Ultérieurement je suis revenu sur cette opinion, car les parasites sociaux communiquent avec leur hôte, comme avec les membres de leur propre espèce. Après 15 ans de recherche, je comprends pourquoi Darwin a cherché à intégrer le parasitisme social dans sa théorie de l'évolution. Il disait avoir abordé le sujet avec scepticisme, comme n'importe qui l'aurait fait, confronté à un phénomène aussi extraordinaire que l'instinct esclavagiste.

Howard TOPOFF travaille au Muséum d'histoire naturelle d'Arizona.

Howard TOPOFF et Ellen ZIMMERLI, *Colony Takeover by a Socially Parasitic Ant, Polyergus Breviceps*, in *Animal Behaviour*, vol. 46, 3^e partie, pp. 479-486, septembre 1993.

Howard TOPOFF et Ellen ZIMMERLI, *Queens of the Socially Parasitic Ant Polyergus Do Not Kill Queens of Formica That Have Not Formed Colonies*, in *Insect Behavior*, vol. 7, n° 1, pp. 119-121, janvier 1994.

Howard TOPOFF, *Adaptations for Social Parasitism in the Slave-Making Ant Genus Polyergus*, in *Comparative Psychology of Invertebrate*, sous la direction de Gary Greenberg et Ethel Tobach, Garland Publishing, 1997.