

Bulletin Biologique

de la France et de la Belgique

FONDÉ PAR ALFRED GIARD

et continué par

*C. BOCQUET (Paris), P. BRIEN (Bruxelles), Mlle G. COUSIN (Paris),
L. GALLIEN (Paris), P.-P. GRASSÉ (Paris), J.-J. PASTEELS (Bruxelles),
R. A. POISSON (Luçon), G. TEISSIER (Paris), A. VANDEL (Toulouse),
J. VIVIEN (Strasbourg), Et. WOLFF (Paris).*

publié avec l'aide du

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

TOME CII — 1968 — N° 3

Masson et C^e, éditeur
120, Boulevard Saint-Germain - Paris (6^e)

Crepin-Leblond et C^e, Paris



RECHERCHES SUR LES FOURMIS MOISSONNEUSES DU BASSIN AQUITAIN : ÉCOLOGIE ET BIOLOGIE

I - ÉCOLOGIE

1) Introduction	316
2) Les grands courants floristiques du Bassin Aquitain	317
3) Dispersion des Messor dans le Bassin Aquitain	318
4) Distribution des Messor en Périgord Noir	321
5) Comparaison entre les nids de <i>Messor capitatus</i> et de <i>Messor structor</i>	328
6) Résumé	330

II - BIOLOGIE

1) Etude du cycle annuel de <i>M. capitatus</i>	331
2) Le polymorphisme de <i>M. capitatus</i> et son rapport avec la production des ouvrières au cours du cycle annuel	352
3) Action de la reine sur les ouvrières	355
Comparaison entre la biologie de <i>M. structor</i> et <i>M. capitatus</i> ..	361

RESUME

AUTEURS CITES

Tous les observateurs curieux de la nature ont été fascinés par le va-et-vient incessant des Fourmis sur leurs chemins de récolte. Mais ce sont les Fourmis moissonneuses du bassin méditerranéen qui ont le mieux contribué à établir la réputation d'épargnants laborieux de ces Insecte

Notre culture européenne avant pris naissance sur les bords de la Méditerranée, on pensa pendant des siècles, avec Salomon, Aristote, Esoppe, Virgile, etc., que toutes les Fourmis emmagasinaient des provisions pour l'hiver. Cette croyance fut universellement admise jusqu'aux travaux de LAREILLE et d'HUBERT. Ces auteurs étudiant des espèces plus septentrionales que les *Messor*, remarquèrent que, pendant la mauvaise saison les Fourmis restaient inactives et ne s'alimentaient pas. Ainsi fut rejeté le crédit que l'on avait accordé jusque là aux Anciens

Il fallut alors, que LESPES (1866), puis MOGGRIDGE (1873) reviennent confirmer le fait que certaines Fourmis engrangent véritablement des provisions.

Et depuis, les Fourmis moissonneuses et le genre *Messor* en particulier, ont été l'objet de nombreuses recherches car leur mode de vivre soulève beaucoup de problèmes.

A notre tour, nous avons pris ces Insectes comme objet d'étude, nous efforçant de les considérer en fonction de leurs particularités fondamentales inhérentes à leur régime alimentaire granivore.

Dans le Sud-Ouest de la France, les *Messor* sont presque à la frontière septentrionale de leur aire de distribution. Dans cette zone on a pu mettre en lumière, mieux que dans les régions plus arides, le choix qui préside à l'établissement des colonies dans certains terrains ; le problème majeur étant la conservation des réserves dans le sol.

Dans une deuxième partie de ce travail nous avons étudié le cycle biologique annuel de *M. capitatus*. Les *Messor* étant bien connus pour le polymorphisme accusé des ouvrières, nous avons cherché à savoir comment la production des différentes classes d'individus se répartit au cours de l'année et comment s'établit en fin de compte la courbe de polymorphisme.

Puis, nous envisagerons une brève étude de l'action de la reine sur les ouvrières de manière à souligner les rapports qui existent entre ces deux castes chez *M. capitatus* et les problèmes qui restent à résoudre.

Nous terminerons par une comparaison entre la biologie de *M. capitatus* et celle de *M. structor*. Pour cette deuxième espèce nos informations sont moins précises que pour la première, cependant, les indications que nous possédons nous permettront quand même de voir combien ces deux Fourmis diffèrent dans le détail de leur biologie.

I. — E C O L O G I E

1). INTRODUCTION.

La France compte cinq espèces de Fourmis du genre *Messor*. Trois sont cantonnées dans la région méditerranéenne, deux autres ont une aire de répartition beaucoup plus vaste puisqu'on signale *Messor capitatus* Latr. dans la région parisienne et en Bretagne, tandis que *Messor structor* L. remonte aux environs de Fontainebleau, à Dijon et même jusque dans la province de Namur en Belgique.

Dans le Bassin d'Aquitaine vivent seulement ces deux dernières espèces. Abondantes par places, elles sont totalement absentes de nombreux terrains de cette région. Leur dispersion coïncide avec le cheminement d'un courant méditerranéen qui traverse le Bassin en écharpe, atteint la Charente, l'Anjou, la Vendée et s'évanouit en Bretagne. Les Fourmis ne sont pas entraînées d'une manière quelconque par ce courant, aussi est-il intéressant d'en préciser les composantes en étudiant la flore qui le jalonne.

2). LES GRANDS COURANTS FLORISTIQUES DU BASSIN AQUITAIN :

On dénombre dans le Sud-ouest de la France quatre types de courants floristiques d'importance inégale (cf. P. REY, 1960).

1°) Quelques stations isolées çà et là témoignent de l'ancienne avancée d'une végétation montagnarde caractérisée par le Hêtre et son cortège. Souvent même, le Hêtre ayant disparu, il ne reste plus que les espèces compagnes.

2°) L'influence continentale ne se retrouve que de manière sporadique et discrète. C'est dans les Causses du Quercy qu'elle est la plus accusée avec, comme indicatrices, les graminées du genre *Stipa*, par exemple.

3°) A ces deux types de végétation montagnarde et continentale, dont il ne subsiste plus que des reliquats, s'oppose l'ampleur du courant atlantique. Si, quantitativement il est dominé par le flux méditerranéen, il vient, qualitativement, en première position. Il suit un groupe de directions préférentielles partant de l'extrémité sud-ouest du Bassin et s'irradient selon deux axes principaux. Le premier de ces axes contourne la bordure nord des Pyrénées et remonte jusqu'aux terrasses de l'Ariège ; le second, lui, recouvre les Landes de Gascogne, s'étale sur la partie nord du Bassin en traversant la Garonne et va buter contre le rebord du Massif Central.

4°) Le courant méditerranéen enfin, est celui dont l'importance est la plus grande pour la flore de cette région. C'est lui que suivent les *Messor*. A partir du seuil de Naurouze, pris comme limite méridionale de l'Aquitaine, on voit s'individualiser trois courants qui vont la traverser en diagonale et dont l'ensemble constitue la poussée méditerranéenne.

Le premier de ces courants suit un axe centre-aquitain ; les territoires où il passe ont en commun comme traits essentiels : l'absence de calcaire et le relief adouci. Les plantes méditerranéennes qui y vivent sont des calcifuges à distribution sporadique, par exemple l'arbousier, le chêne-liège (*Quercus suber*).

Je n'ai jamais trouvé de *Messor* dans les terrains que traverse ce courant.

Le deuxième courant ou axe nord-aquitain, coïncide avec les auréoles calcaires qui bordent le Bassin. Ici les espèces méditerranéennes calcicoles peuvent se maintenir, parfois en cortèges puissants, grâce aux escarpements calcaires bordant les vallées, assurant une efficace correction édapho-topographique.

C'est le long de cet axe et du suivant qu'il faut chercher les *Messor*.

Le troisième axe que suit le courant floristique méditerranéen est sud-aquitain. Il s'adosse aux contours calcaires sub-pyrénéens, atteint les coteaux de Gascogne et s'arrête au niveau des sables de Chalosse et des Landes où il s'éteint en se heurtant au front atlantique.

De ces axes principaux, nord et sud-aquitain, partent des courants secondaires, canalisés par les vallées, le long desquelles l'influence méditerranéenne décroît. En définitive, les deux grands courants floristiques méditerranéens nord et sud-aquitain, se présentent comme deux éventails dont les branches portent une végétation calcicole et qui sont séparés par un axe médian centre-aquitain à flore méditerranéenne calcifuge.

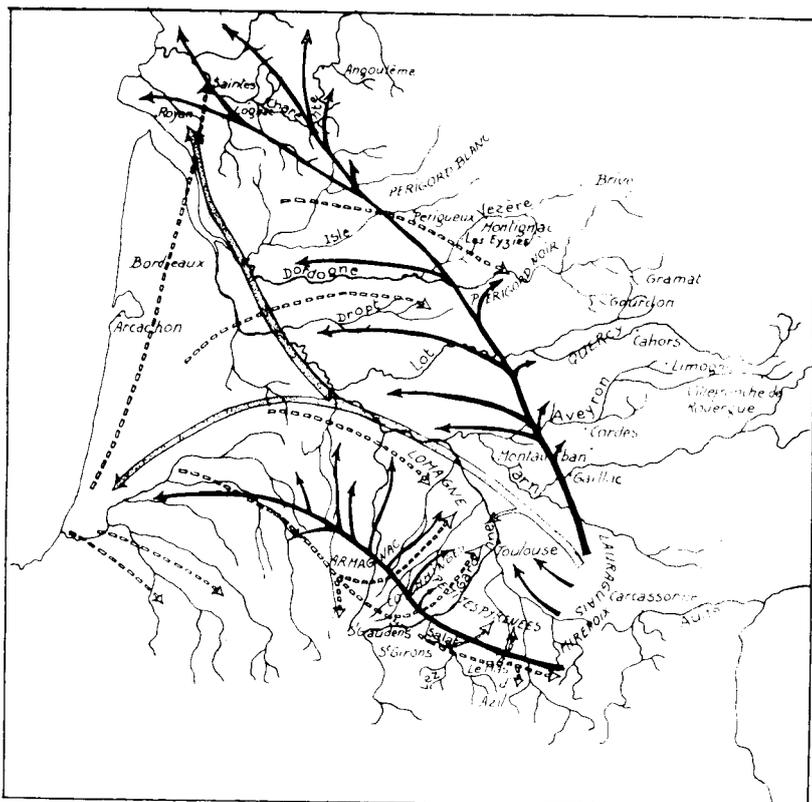


Fig. 1. - Les grands courants floristiques du Bassin Aquitain (d'après P. REV) :
 courant atlantique
 - - - - - courant méditerranéen calcifuge
 ——— courant méditerranéen calcicole

Etudions maintenant comment se répartissent les *Messor* le long de ces courants que détermine la poussée méditerranéenne.

3). DISPERSION DES MESSOR DANS LE BASSIN AQUITAIN :

Le courant calcicole sud-aquitain aborde le Bassin au niveau du Mirepoix. Il longe les pentes calcaires des petites Pyrénées qui portent, de ce fait, une végétation xérophile caractérisée en particulier par le

chêne-vert. A la faveur des plateaux de Comminges et d'Armagnac, ce courant remonte vers le nord pour s'éteindre sur la rive gauche de la Garonne en traversant la Lomagne. D'autre part, le courant méditerranéen qui se propage sur les calcaires du Lauragais descend aussi vers la rive droite de ce fleuve. Mais, la Garonne elle-même, coule dans une vaste plaine formée de sols bruns excluant la végétation calcicole. Elle est même plutôt dominée par l'influence du courant floristique atlantique qui suit le cours d'eau jusqu'au-delà de Toulouse.

Je n'ai découvert aucun *Messor* dans les calcaires secs du Mas d'Azil qui, pourtant, semblaient leur convenir. Par contre, j'ai trouvé *Messor structor* L. près du Laboratoire de Moulis (à 5 km de St-Girons, Ariège). Il se localisait sur un terre-plein en bordure du torrent, disposition en apparence excentrique, puisque ces Fourmis vivent ici dans une vallée relativement humide (précipitations : 900 mm d'eau par an) et entourées d'une flore où dominent des plantes cosmopolites. Le relevé de la végétation dans la zone colonisée par ces Fourmis donne en effet, les résultats suivants :

— cosmopolites + sub-cosmopolites	34,6 %	— paléotempérées	11,5 %
— circumboréales	13,4 %	— méditerranéennes (sensu lato)	11,5 %
— eurasiatiques et sud-européennes	13,4 %	— eur-sibériennes	3,8 %
		— sub-atlantiques	1,9 %

Comparée à la vallée du Lez (station de Moulis), la région toulousaine est beaucoup plus sèche puisque les moyennes pluviométriques y sont de 5 à 600 mm d'eau par an. Malgré cela *Messor capitatus* ne semble pas pouvoir s'acclimater à la Mollasse, seule s'y disperse *Messor structor*, abandonnant, une fois encore, le courant floristique calcicole.

Dès que l'on quitte la vallée de la Garonne et que l'on atteint les calcaires de Cordes, *Messor capitatus* réapparaît, colonisant les pelouses sèches et surtout les petits chemins en bordure des champs de céréales.

Pour atteindre les plateaux de Cordes et par là le courant méditerranéen calcicole nord-aquitain, il faut traverser l'axe centre-aquitain à espèces méditerranéennes calcifuges qui s'infilte entre la Garonne et le Tarn.

Au fur et à mesure que l'on avance vers le Quercy, les cultures des plateaux tendent à s'appauvrir. Les Fourmis alors se cantonnent dans les Causses, sans pour autant s'aventurer dans les terrains par trop déshérités.

A Limogne on trouve *M. capitatus* dans les maigres pâturages à moutons entourés de murs de pierres sèches.

Dans le Causse de Gramat, elles vivent sur les pentes où croissent encore de petites graminées mais elles manquent dans les landes à

armoïse camphrée (*Artemisia camphorata*) dont les touffes grises n'arrivent pas à cacher un sol caillouteux.

En atteignant le Périgord Noir, les *Messor* hantent les terrasses calcaires qui dominent les cours d'eau. Elles délaissent complètement les abords des cultures. *Messor capitatus* reste même étroitement liée à un type déterminé de pelouse xérophile, tandis que *M. structor* toujours plus ubiquiste, peut se rencontrer çà et là dans les vallées ou sur les plateaux. Cette espèce suit, d'une manière générale, l'avancée du courant méditerranéen, mais tend à se libérer du complexe calcicole et colonise des terrains qui restent interdits à *M. capitatus*.

Suivant le courant calcicole nord-aquitain, on retrouve dans les Charentes de riches plateaux calcaires couverts de cultures. Comme dans le Lauragais, les *Messor* vivent de préférence en bordure des champs. *M. capitatus* est bien connue des paysans de la région de Royan pour ses fréquentes incursions dans les champs de céréales où elle cause des dégâts, dans l'avoine, principalement.

Dans la région de Royan, les plantes qui poussent spontanément sur les espaces laissés libres par les cultures se répartissent de la manière suivante :

-- cosmopolites et sub-cosmopolites	23.3 %	-- eurasibériennes	5 %
-- méditerranéennes (sensu lato)	21.1 %	-- européennes (sensu lato) ..	4.4 %
-- circumboréales	14.4 %	-- sub-atlantiques	2.2 %
-- paléotempérées	12.2 %	-- eu-atlantiques	1.1 %
-- eurasiatiques	12.2 %	-- sud-européennes	2.2 %
		-- asiatiques	2.2 %

Ce relevé ne tient compte que des plantes dominantes dans les stations de *Messor* que j'ai rencontrées. (J'y ai récolté environ une centaine d'espèces végétales).

Les espèces méditerranéennes (au sens large), avec les cosmopolites, dominent numériquement. Cependant, en valeur relative, ce sont les cosmopolites circumboréales et paléotempérées qui sont les plus envahissantes. (Les nids des Fourmis s'ouvrent, par exemple, au bord des tapis du *Polygonum aviculare*). Dans cette région, les *Messor* prospèrent sur des terrains calcaires dont la flore, tout en étant soumise à l'influence méditerranéenne, est passablement différente de celle qui les entoure en Périgord, par exemple.

En Périgord Noir, l'habitat des *Messor* est très localisé et, par conséquent, plus facile à définir. D'autre part, nous retrouvons, à l'échelon local, les phénomènes qui caractérisent le Bassin Aquitain dans son ensemble, c'est-à-dire la stricte liaison entre l'avancée du courant méditer-

ranéen calcicole et la distribution de *M. capitatus* et, au contraire, la libération sporadique de *M. structor* à l'égard de ce même courant.

Etant donné le caractère de cette région aux différents faciès bien individualisés, il nous sera possible de chercher ici l'explication de ces phénomènes.

4). DISTRIBUTION DES *Messor* EN PÉRIGORD NOIR :

A. — FACIÈS ET CLIMAT DE LA RÉGION :

Pour étudier la répartition des *Messor* dans cette région, nous prenons comme point de référence la région des Eyzies car elle est sise au cœur du Périgord Noir et c'est ici qu'est établi le laboratoire où ont été poursuivies ces recherches.

Le village longe la Vézère, affluent de la Dordogne, descendue comme elle du Massif Central. La topographie locale est caractéristique. On y distingue des escarpements ou « falaises » calcaires d'âge crétacé (Coniacien) largement entamés à différents niveaux par les découpes, horizontales, superposées, des anciens lits de la rivière. Au bas de ces falaises coule le cours d'eau actuel, s'inscrivant dans une plaine alluviale plus ou moins élargie. Enfin le sommet des escarpements délimite un plateau portant cultures et bois. Çà et là, sur le plateau, affleurent des nappes sableuses rouges ou versicolores, d'époque tertiaire, appartenant au Sidérolitique ou à la formation dite des Sables du Périgord (s'étendant du Ludien au Stampien inclus).

Ces composantes de la géographie locale bénéficient de conditions climatiques particulières liées aux accidents de cette topographie heurtée.

Si les moyennes thermiques de la vallée sont, dans l'ensemble, voisines de celles du plateau, en réalité les maxima et les minima y sont plus accusés. Les écarts journaliers de température peuvent y atteindre, par exemple, 11,1° C, alors qu'ils ne sont que de 7,6° C, au même moment sur le plateau. (Cf. Maillet, 1957). Maillet a bien montré ici, l'importance de ces températures minimales qui peuvent aller jusqu'à modifier le cycle d'une espèce (*Phylloxéra* de la vigne).

La vallée est aussi plus humide, les brouillards s'y rencontrent pendant de nombreux mois de l'année. Aussi, malgré quelques hautes températures diurnes, a-t-elle un climat humide et frais, alors que le plateau est plus tempéré et nettement plus sec.

B. — LA FLORE :

Les groupements végétaux que l'on rencontre dans cette région se classent en trois catégories correspondant aux divisions topographiques : Flore des vallées ; flore des plateaux supérieurs, et, enfin, interposée entre les deux — mais n'ayant pas obligatoirement la valeur d'un terme de transition — flore des coteaux et escarpements.

Les zones de cultures se situent principalement dans la vallée et sur les plateaux, parfois, lorsque la déclivité le permet, elles gagnent un peu sur les coteaux mais ceux-ci sont voués de préférence aux petits bois et aux pâturages secs. (Cf. R. VIROT, D. LAVERGNE, 1953-55).

1) Flore des vallées :

La flore des vallées ne présente — du point de vue qui nous occupe — aucune particularité remarquable. Les sources nombreuses donnent naissance à des ruisselets bordés de peupliers ou d'aulnes, traversant des prairies souvent inondables. Ces plaines alluviales, parfois marécageuses, excluent les *Messor* de leur faune. Si *M. structor* semble à certains moments s'en approcher, c'est toujours à la faveur de conditions particulières reproduisant par exception, dans ces terrains, un biotope de coteau.

2) Flore des plateaux :

Les plateaux qui couronnent le sommet des falaises contrastent avec les bas-fonds humides et froids par leur sécheresse et l'amplitude atténuée de leurs variations thermiques. Ici, en dehors des cultures, les forêts constituent l'essentiel de la couverture végétale ; elles varient de composition suivant la nature des terrains qui les portent.

Lorsque la teneur en CO_3Ca le permet, on trouve une chênaie calcicole où l'yeuse et le chêne pubescent se mêlent au *Quercus sessiliflora*. Si une clairière, dans cette chênaie, ménage un espace suffisant pour l'établissement d'une lande à végétation xérophile on peut occasionnellement y rencontrer des *Messor*. Mais le cas est exceptionnel car, le plus souvent, sur les plateaux, l'acidité des terrains est accusée (affleurement tertiaire siliceux) et la chênaie calcicole disparaît alors au profit de la chênaie silicicole représentée par *Quercus sessiliflora* et *Q. toza*. A côté de cette chênaie et recouvrant les mêmes terrains, croît la châtaigneraie. Au début, le châtaignier fût sans doute introduit par l'homme dans cette région, maintenant il se propage spontanément, tendant à envahir les chênaies abattues pour des raisons économiques. Les plantes compagnes de la chênaie silicicole se retrouvent dans la châtaigneraie mais leur étude est pour nous sans intérêt, car les *Messor*, quelles qu'elles soient sont totalement absentes de ces formations ou de leurs frontières.

3) Flore des escarpements :

Accrochées aux pentes des falaises, les terrasses en surplomb abritent une flore à espèces dominantes calcicoles et xérophiles. C'est ici que l'influence méditerranéenne est la plus sensible, bien que les modes de peuplement puissent encore varier suivant l'orientation des terrains. Essentiellement, ces coteaux sont couverts de bois maigres ou de peupliers sèches permettant, tout au plus, l'élevage du mouton.

a) les bois :

En adspersion nord domine le complexe charmaie-ormaie-chênaie dont l'ombre humide éloigne les *Messor*. Ailleurs, sur les pentes plus ensoleillées on peut distinguer trois groupes principaux de formations boisées :

1) la chênaie pubescente :

L'élément prépondérant est le *Quercus lanuginosa*. Son aspect est assez variable ; ordinairement elle fait suite aux pelouses xérophiles envahissant les aires à *Brachypodium* (graminée dont nous reparlerons tout à l'heure), parfois elle constitue une mosaïque claire sur les causses arides ; enfin, elle succède le plus souvent à un élément caractéristique de ce pays : la fruticée sèche calcicole.

Malgré sa sécheresse et la faible densité de son couvert, les *Messor* ne pénètrent pas dans cette chênaie.

2) La fruticée sèche calcicole :

Ce deuxième type de formation boisée est à distinguer de la chênaie pubescente. Elle résulte de l'envahissement des pelouses sèches par des petits bois très aérés où les genévriers, témoins des associations antérieures, persistent encore. La fruticée sèche est le jalon qui marque l'importante étape de la conquête par l'élément arborescent d'une zone dédiée jusque-là aux formations graminéennes.

En vertu du caractère de transition entre la pelouse et le bois véritable, on peut ici rencontrer des *Messor*, bien qu'elles s'y raréfient.

3) Le *Quercetum ilicis* :

C'est le troisième type de peuplement arbustif de ces falaises. Le chêne vert trouve, dans cette région, des terrains d'élection. Il affectionne les pentes exposées au midi où les calcaires arénacés permettent un très bon drainage du sol, condition indispensable au maintien de sa vie. Étant donné la parenté écologique et les nombreux termes de passage avec la chênaie pubescente, on trouve dans ces groupements à *Quercus ilex* et à *Quercus lanuginosa* les mêmes plantes compagnes dont quelques-unes sont de bonnes indicatrices typiquement méditerranéennes. Mais comme dans la chênaie pubescente, les *Messor* disparaissent dès que l'élément arborescent domine.

b) les pelouses xérophiles et méso-xérophiles :

Outre ces formations arbustives qui recouvrent les pentes des cotaux, existent des aires à végétation herbacée constituant les pelouses dites xérophiles et méso-xérophiles. Nous allons les étudier en détail car les *Messor* y prospèrent. *M. capitatus*, en particulier, est strictement inféodée aux pelouses xérophiles ; dans cette région, on ne peut la rencontrer que là.

1) *le festucetum* :

Voici un relevé des principales plantes qu'on rencontre dans la pelouse xérophile, il n'est certainement pas exhaustif, toutefois il donne une bonne idée de l'abondance relative des espèces caractéristiques. Sur ces terrains pauvres, fortement ensoleillés et en pente, seules quelques espèces aux exigences particulières peuvent se réfugier et leur liste est brève. Par endroits, les mousses et les lichens prolifèrent au point de constituer un tapis grisâtre, craquant sous les pas. Quand il pleut sur les zones où la pierre est à nu, apparaissent les *nostocs* gélatineux desséchés au premier soleil.

A part ces Cryptogames, nous notons :

<i>Asperula cynanchica</i>	<i>Echium vulgare</i>	<i>Ononis natrix</i>
<i>Allium spheroccephalum</i>	<i>Festuca duriuscula</i>	<i>Ophrys muscifera</i>
<i>Arabis planistrica</i>	<i>Fumana procumbens</i>	<i>Potentilla verna</i>
<i>Achillea millefolium</i>	<i>Ficus carica</i>	<i>Pimpinella saxifraga</i>
<i>Anthyllis vulneraria</i>	<i>Globularia Wilkommi</i>	<i>Prunus mahaleb</i>
<i>Anthericum liliago</i>	<i>Gallium mollugo</i>	<i>Plantago lanceolata</i>
<i>Bromus squarrosus</i>	<i>Helianthemum vulgare</i>	<i>Scilla autumnalis</i>
<i>Convolvulus cantabricus</i>	<i>Helichrysum stoechas</i>	<i>Scabiosa colombaria</i>
<i>Campanula rotundifolia</i>	<i>Hippocrepis comosa</i>	<i>Salvia pratensis</i>
<i>Campanula glomerata</i>	<i>Hieracium pilosella</i>	<i>Stachys recta</i>
<i>Cornus sanguinea</i>	<i>Hypochoeris radicata</i>	<i>Sedum acre</i>
<i>Corylus avellana</i>	<i>Inula montana</i>	<i>Sedum album</i>
<i>Chondrilla juncea</i>	<i>Juniperus communis</i>	<i>Sedum anopetalum</i>
<i>Centaurea scabiosa</i>	<i>Koeleria vallesiana</i>	<i>Sedum reflexum</i>
<i>Chlora perfoliata</i>	<i>Linum tenuifolium</i>	<i>Sedum montanum</i>
<i>Carex praecox</i>	<i>Linum suffruticosum</i>	<i>Sanguisorba dictyocarpa</i>
<i>Carlina vulgaris</i>	<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Stachelina dubia</i>
<i>Dianthus carthusianorum</i>	<i>Ligustrum vulgare</i>	<i>Spirea obovata</i>
<i>Draba verna</i>	<i>Muscari comosum</i>	<i>Silene nutans</i>
<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Melica ciliata</i>	<i>Teucrium chamaedrys</i>
<i>Daucus carota</i>	<i>Melampyrum sp</i>	<i>Teucrium montanum</i>
<i>Euphorbia cyparissias</i>	<i>Minuartia tenuifolia</i>	<i>Thymus serpyllum</i>
<i>Euphorbia gerardiana</i>	<i>Medicago minima</i>	<i>Thesium humifusum</i>
<i>Euphorbia exigua</i>	<i>Melandryum album</i>	<i>Trifolium campestre</i>
<i>Erythraea centurium</i>	<i>Origanum vulgare</i>	<i>Verbascum floccosum</i>
<i>Eryngium campestre</i>	<i>Ononis pusilla</i>	

Il est plus instructif de classer ces plantes en fonction de leur provenance. Voici les relevés obtenus sur deux terrains, à titre d'exemple :

On peut constater que les dominantes sont d'origine méditerranéenne, formant près de la moitié du contingent. Viennent ensuite les sud-européennes ; les circumboréales, eurosibériennes et paléotempérées étant nettement minoritaires.

Voici déterminée la composition essentielle de ces pelouses xérophiles. Etant donné la prédominance générale d'une graminée, la Fétuque (*Festuca duriuscula*), on peut leur réserver le nom de *Festucetum duriusculae*. Ce Festucetum fournit aux Messor plusieurs sortes de graines à récolter, tout d'abord les graminées : *Festuca* et *Koeleria*. Les balles de ces semences constituent avec celles des petites Cistacées (*Helianthemum* et *Fumana*) d'importants monticules à l'entrée des nids et qui attirent

Origine des plantes	% dans les terrains étudiés	
	La Rouquette	Le Verdier
méditerranéennes (sensu lato)	45,2	40,7
sud-européennes	14,28	14,8
européennes	9,5	22,2
eurasiatiques	19	7,4
circumboréales + sub-circumboréales	2,38	7,4
paléotempérées	2,38	3,7
sub-atlantiques	0	3,7
endémiques françaises	2,38	0
eurosibériennes + sub-eurosibériennes	4,76	0

le regard. La composition des greniers varie en fonction des plantes environnantes. Par endroits, ils contiennent uniquement de la Globulaire, aisément reconnaissable, car sa graine est, par exception, engrangée avec ses enveloppes. Ailleurs on trouvera les graines noires polygonales de l'*Allium spheroccephalum* ou le gros haricot du *Psoralea bitumosa*. Les croissants verts de l'*Hippocrepis comosa*, bien qu'en assez faible proportion, sont toujours présents et faciles à identifier. En somme toute graine qui peut faire l'objet d'une récolte attire les Fourmis ; cependant, l'essentiel des réserves est fourni, ici, par les cistacées aux téguments coriaces, à germination difficile et à fructification étalée sur toute la belle saison.

Fr. Bernard note que dans la région méditerranéenne, les *Messor* semblent préférer les Papilionacées. Ici, ce sont l'hélianthème et le *Fumana* qui emplissent surtout les greniers.

2) le *Brachypodietum* :

Ce festucetum, favorable aux *Messor*, a tendance à se laisser envahir par une graminée prolifique : le *Brachypodium*. Le faciès alors se modifie. On passe à un autre type de pelouse dite mésoxérophile ou brachy-

podietum. Bien que cette dernière formation soit très voisine du Festucetum dans lequel elle s'imbrique, elle ne renferme pas de *Messor* car ce soit *M. capitatus* ou *M. structor* — et l'on peut vérifier ce fait autrefois qu'on le désire.

Avec le *Brachypodium* arrive un cortège de plantes à tendance mésoxérophiles, où l'élément méditerranéen reste abondant. Sur 86 plantes répertoriées on peut compter : 31,3 % de méditerranéennes, 20,9 % d'asiatiques et 4,6 % de sud-européennes, seulement.

Au contraire, le pourcentage des minoritaires se relève par rapport au Festucetum : 10,4 % d'euro-péennes et centre-européennes ; 13,9 % de paléotempérées ; 8,1 % de circumboréales et sub-circumboréales ; 6,9 % d'eurosibériennes et sud-eurosibériennes ; 1,1 % de cosmopolites.

Mais ce n'est pas dans ces chiffres qu'il faut chercher l'explication de la disparition des Fourmis. La qualité de la strate herbacée semble beaucoup plus importante que la nature des terrains qui portent ces pelouses.

Les *Messor*, sauf très rares exceptions, ont un nid entièrement souterrain ; elles ne construisent pas de dôme épigé ; leurs terriers s'ouvrent à même le sol en petits cratères, au centre des déblais. Voilà, sans doute, une des raisons pour lesquelles elles ne peuvent s'adapter à la pelouse dense et haute du *Brachypodietum*, tandis que les espaces clairsemés ménagés dans le Festucetum sont propices à l'établissement des colonies. D'autre part, les aires dénudées ou à végétation très basse du Festucetum facilitent la libre circulation des colonies de récolte, au contraire de la pelouse à *Brachypodium*. Les feuilles de cette graminée sont larges, longues, leur ensemble tisse un lacs inextricable de 30 à 40 centimètres de haut et les petits insectes sont voués à se perdre dans ce dédale épuisant. Enfin, le *Brachypodium* ne fournit que très peu d'épis et de plus, ceux-ci sont maigres. Les plantes compagnes, éventuellement plus fructifères, sont éparpillées dans cette forêt graminéenne et de rencontre aléatoire.

Pour ces diverses raisons — en particulier, impossibilité de circulation et rareté de la provende — il n'est pas étonnant de voir le recrutement immédiat des *Messor* devant cette formation hostile et pourtant bien voisine, en apparence, du Festucetum qui reste ainsi le biotope de choix de ces animaux.

3) dégradation des pelouses :

a) Lorsque le *Brachypodium* est à son tour envahi par la fruticée sèche, la strate herbacée s'éclaircit, les moissons éventuelles deviennent encore plus pauvres, aussi les *Messor* ne réapparaissent-elles pas.

Mais, si cette Fruticée pénètre directement le Festucetum sans l'intermédiaire de la pelouse mésoxérophile, on peut alors constater que les Fourmis demeurent. On les trouve tant que la couche herbeuse garde quelque valeur. Dès que les composantes essentielles du Festucetum ont disparu et qu'il n'y a plus que pierrailles, lichens et feuilles sèches, elles sont éliminées à nouveau, laissant la place aux *Camponotus* (*C. aethiops*).

Nos Fourmis ne colonisent pas la Fruticée, mais se maintiennent dans ce qui reste du *Festucetum*.

b) Il arrive encore que le *Festucetum* se dégrade sans être immédiatement remplacé par d'autres associations végétales. Dans ce cas, il évolue vers un faciès de cause. Prenons comme exemple un terrain à Vilajou (commune de Campagne, près des Eyzies). Ce terrain est en contre-bas d'un petit chemin où a été étudié en 1954-59 une bourgade de *Halictus marginatus* (Brullé) par C. Plateaux-Quénu. Ici, le nombre des espèces végétales rencontrées est à peu près le même que dans les autres *Festucetum* étudiés bien qu'on note l'apparition de deux espèces méditerranéennes nouvelles : *Coronilla minima* (très abondante) et *Leuzea conifera*. Mais la pente caillouteuse est aride ; chaque plante est grêle et, surtout, le nombre de plantes par unité de surface est bien moindre que dans un *Festucetum* normal. Les possibilités de récoltes sont très réduites ; *M. capitatus*, dont les besoins alimentaires sont importants, ne peut survivre ici. Seule, persiste *M. structor*. Mais nous allons voir qu'une autre raison explique encore la dissociation de ces deux espèces, inhérente celle-là à l'architecture des nids.

La qualité du sol règle la nature du peuplement végétal, mais elle intéresse aussi directement les Fourmis qui ont chacune leur méthode de construction et finalement ces facteurs interfèrent avec les qualités de la strate herbacée pour commander la dispersion des *Messor*.

C. — DISSOCIATION DES AIRES DE DISTRIBUTION DES *Messor* EN PÉRIGORD NOIR :

Nous venons de voir un premier exemple de terrain où les deux espèces de *Messor* ne cohabitent plus. Prenant le *Festucetum* comme point de repère, on peut dire que *M. capitatus* y reste étroitement cantonné tandis que *M. structor* a la possibilité de s'en échapper, soit en colonisant des terrains plus arides, soit en s'approchant des zones humides des vallées. Essayons d'expliquer les deux potentialités de cette espèce en apparence contradictoires.

M. structor dans les terrains arides : La pente caillouteuse de Vilajou est un premier exemple ; prenons-en un second. En bordure de la route nationale qui va de Périgueux aux Eyzies, au niveau du village de Saint-Cernin de Reillac, on trouve une colline calcaire, en pente raide, couverte par places par un *Festucetum* touffu en partie gagné par le *Brachypodium* (donc sans *Messor*) et, plus loin, par un *Festucetum* très pauvre laissant apparaître les cailloux en de nombreux endroits. Terre végétale pratiquement nulle, cailloutis épais en pente forte, ont chassé *M. capitatus*, seul persiste *M. structor*, comme à Vilajou, bien que le caractère de sécheresse de ces terrains y paraisse un peu moins accusé.

Troisième exemple : Entre Le Moustier et Montignac-sur-Vézère, une ligne de forts coteaux calcaires, appelée Côte de Jord, domine la rivière (Vézère). Au sommet y est acclimaté le *Rhus cotinus* (arbre à perruque) ;

sur le versant, le gris du calcaire est accentué par une végétation de lavande qui pousse spontanément ; c'est dire le caractère méditerranéen de ces collines. Au pied de la côte vivent les *Messor*. *M. capitatus* domine largement au plus bas de la pente, à la limite des cultures, refoulant vers le haut, dans les pierrailles stériles *M. structor*, moins exigeante.

M. structor dans les terrains plus humides : Aux Eyzies, en différents points de ce qu'il est convenu d'appeler la vallée. j'ai rencontré des colonies de *M. structor*. Les nids étaient situés soit au bas d'un vieux mur, soit débouchaient sur un sol fortement damé (au milieu d'un chemin vicinal, le plus souvent). Les récoltes des Fourmis se faisaient aux dépens des herbes toutes proches.

Les auteurs qui signalent la rencontre de cette Fourmi en dehors de la région méditerranéenne ont remarqué aussi ce mode d'implantation des nids (par exemple, E. André, 1881).

En vérité, l'extension de *M. structor* dans la vallée humide est à la limite un faux problème puisque ces Fourmis ne subsistent, en fait, qu'aux emplacements à sous-sol bien drainés.

Un terrain dur, mais présentant en profondeur de nombreuses petites fissures, voilà ce qu'il faut à ces Insectes qui habitent des nids diffus et très profonds tout en étant moins puissants et moins actifs que *M. capitatus* dans les travaux d'excavation.

5). COMPARAISON ENTRE LES NIDS DE *M. capitatus* ET DE *M. structor*

Un nid de *Messor* est à la fois l'abri de la colonie et un silo à graines. En dehors du préférendum hygrométrique propre à ces Fourmis, il y a donc l'impératif de la conservation des réserves, et c'est la raison majeure pour laquelle ces Insectes sont bannis des terrains trop humides.

Les nids de *Messor* ont fait l'objet de nombreuses descriptions, aussi nous ne nous attarderons pas à les présenter en détail ; nous voulons simplement comparer ici les méthodes de construction de ces deux espèces, car nous verrons que l'on peut rapprocher utilement les possibilités de dispersion géographique de ces Fourmis et leur mode d'établissement.

1) Les nids de *M. capitatus* :

En général, un nid adulte (c'est-à-dire un nid arrivé au maximum de son développement et produisant des sexués), de taille moyenne, occupe une surface de 2 à 6 mètres carrés. La profondeur varie avec la nature du sous-sol et peut influencer sur la surface occupée par le nid (par exemple un nid de 35 cm de profondeur entre deux dalles de rocher mesurait environ deux mètres de large sur 7 mètres de long !); Ainsi, le volume d'un nid serait, peut-être, un indice plus constant. Lorsque le rocher compact est assez superficiel, le nid peut n'atteindre qu'une quarantaine de centimètres. Si, au contraire, l'épaisseur de terre est plus considérable, les Fourmis peuvent descendre jusqu'à 90 et même (exceptionnel)

lement) 120 centimètres. Mais la profondeur maximum optimale est en général de 70 à 80 cm, rarement plus.

Dans le sol, on suit relativement facilement les galeries allant d'une chambre à graines à une autre et cela guide bien la fouille. L'été, surtout lorsqu'il a plu, les Fourmis circulent activement dans les galeries très superficielles, mais la reine reste, le plus souvent, dans la zone profonde du nid.

2) *Les nids de M. structor* :

Cette espèce, petite comparée à *M. capitatus*, est extrêmement difficile à déterrer. Les monticules de débris qui signalent les entrées des nids sont en général, loin de l'endroit véritablement habité — ou du moins de la partie extrême où l'on finit par acculer les Fourmis —. Les galeries sont très étroites et difficiles à suivre ; elles s'insinuent profondément entre les cailloux.

Pour établir de bonnes comparaisons avec *M. capitatus*, on choisira, comme exemple, un terrain à sous-sol homogène où par chance cohabitent les deux espèces. C'est le cas du terrain dit « le Verdier » dont nous avons déjà inventorié la flore.

Ici, un nid de *M. structor* couvre une surface de 1 m × 3 à 6 mètres (contre 1 à 2 m × 2 à 3 mètres pour *M. capitatus*). Le nid apparaît en général comme moins large et plus long que celui de *M. capitatus*, mais surtout en profondeur les différences deviennent remarquables. Alors que le maximum de profondeur oscille, pour *M. capitatus*, autour de 70-80 cm ; il faut descendre, dans ce même terrain, à 120-130 cm pour trouver les reines de *M. structor* (car *M. structor* est polygyne). Le nid le plus profond, fouillé jusqu'ici (toujours dans ce même terrain formé de sable et de gravier) atteignait 1,70 mètre de profondeur !

Malgré ces différences *M. structor* est une Fourmi plus faible que *M. capitatus*, elle a des colonies moins peuplées et ses excavations sont moins importantes (les déblais remontés en surface l'attestent). Il faut, par conséquent, qu'elle utilise les fissures naturelles du sol en des terrains bien damés, où les petits éboulements sont rares.

Ce type de sol aux nombreuses anfractuosités formant un réseau diffus de petites cavités se trouve dans les endroits où l'on rencontre cette espèce, que ce soit au niveau des chemins vicinaux, des terre-pleins empierrés en profondeur, ou dans les causses.

Messor capitatus s'installe de préférence dans les milieux où la terre végétale est plus abondante. La colonie est mieux groupée dans des galeries plus vastes et le terrier est aisé à circonscrire. Le nid étant plus compact que celui de *M. structor*, elle doit lutter davantage contre les excès d'humidité et son aire de répartition se trouve, par le fait même, beaucoup plus limitée.

Ainsi, la construction diffuse et profonde de *M. structor* semble être avantageuse à l'espèce, lui permettant de coloniser des biotopes plus variés.

Si le réseau des petites galeries assure un bon drainage de l'eau, la profondeur du nid n'est pas non plus sans intérêt. D'une part, elle atténue si besoin est les variations thermiques (au terrain du Verdier quand sur le sol, à l'ombre, il fait 32° C. on a 80 cm de profondeur, 21° C à 1 m, 20° C et 19° C à 1,50 m), d'autre part, dans les terrains arides de la causse, la grande profondeur du nid permet aux Insectes de bénéficier d'un peu d'humidité car sous les cailloux brûlés la sécheresse est grande et dure de longues semaines.

Malgré ces possibilités d'adaptation, malgré sa polygynie, *M. structor* n'est cependant jamais dominant. *M. capitatus*, au contraire, étroitement lié à certains biotopes et monogyne, est, dans les territoires qui lui conviennent, bien représenté et même dominant (avec *Pheidole pallidula*). Là, son extension est telle, qu'il va, le plus souvent, jusqu'à refouler *M. structor* aux confins de ses aires de prolifération.

Messor structor est considéré comme dérivant des *Aphaenogaster*. Ce serait le moins spécialisé des *Messor*. Son don d'ubiquité irait d'accord avec son faible degré de spécialisation. Mais, par ailleurs, n'ayant pas adopté complètement le mode de vie qui fait le succès des autres *Messor*, il reste (du moins dans la région étudiée) une espèce qui réussit assez mal.

6). RÉSUMÉ :

Résumons en quelques mots les particularités écologiques des deux espèces de *Messor* vivant dans le Bassin Aquitain :

Ces Fourmis suivent, d'une manière générale, le courant floristique que méditerranéen calcicole qui traverse l'Aquitaine.

Messor capitatus Latr., est strictement inféodée aux terrains calcaires bien drainés et à végétation assez riche assurant d'abondantes récoltes (*).

Messor structor peut, au contraire, s'éloigner des zones calcicoles, à condition de trouver des sols bien damés en surface et densément fissurés en profondeur. Ce choix permet à ces Fourmis de vivre dans des vallées qui, d'une manière générale, excluent les *Messor* à cause de leur humidité, mais aussi dans les cailloutis des causses. Dans ce dernier biotope la grande profondeur du nid permet aux Fourmis de bénéficier d'un peu d'humidité pendant les périodes de sécheresse.

On a étudié cette dispersion dans le Bassin aquitain tout entier et plus particulièrement en Périgord Noir où les différents biotopes se trouvent réunis sur une faible surface permettant d'utiles comparaisons.

(*) F. BERNARD note aussi que que les *Messor* affectionnent les terrains calcaires en Afrique du Nord.

Dans cette région, *M. capitatus* est étroitement cantonné aux pelouses xérophiles des coteaux ; mais là, il est très prospère. *M. structor*, au contraire, à une aire de répartition plus étendue, toutefois, il réussit moins bien que *M. capitatus* le nombre de ses nids étant, au total moins important. En général les aires occupées par cette Fourmi sont en bordure des terrains colonisés par *M. capitatus* ou franchement éloignés ; mais, dans tous les cas, les conditions particulières qui autorisent le maintien de cette espèce sont du même ordre que celles permettant sa dispersion au niveau du Bassin Aquitain pris dans son ensemble. L'étude de la dissociation des aires de répartition de ces deux espèces de *Messor* en Périgord Noir permet de comprendre les raisons de leur dispersion en Aquitaine. Et l'on peut souligner un fait intéressant concernant le problème de l'évolution. *M. structor* moins spécialisé que *M. capitatus* a trouvé les terrains correspondants à ses exigences, il peut devenir largement dominant alors que *M. structor* ne l'est jamais, nulle part.

II. B I O L O G I E

1. CYCLE BIOLOGIQUE ANNUEL DE *MESSOR CAPITATUS* LATR.

Nous avons vu que les deux espèces de *Messor* dont nous disposons en Aquitaine établissent leurs colonies dans le sol, de manière assez différente. Les fourmilières de *Messor structor*, beaucoup moins peuplées que celles de *Messor capitatus*, sont d'accès très difficile. Le nid de *M. capitatus* est bien mieux individualisé et facile à circonscrire. Il est possible, avec cette espèce, de se rendre compte si, lors d'un déterrage, on a vraiment capturé toute la colonie. C'est la raison pour laquelle nous nous sommes principalement intéressée à cette espèce pour l'étude du cycle biologique annuel.

Méthode d'étude :

Le cycle biologique annuel a été établi en pratiquant des déterrages échelonnés de différentes colonies au cours de l'année. Etant donné l'importance des fourmilières, l'inventaire d'une fouille représente un assez gros travail ; aussi, a-t-il fallu répartir l'étude de ce cycle sur plusieurs années. De cette manière, j'ai pu disposer d'un nombre suffisant d'échantillon et faire les recoupements nécessaires.

Les Fourmis, au laboratoire, sont introduites dans de grands cristallisoirs où elles séparent leur couvain de la terre à laquelle il s'est mélangé. On facilite cette opération en éliminant progressivement cette terre des cristallisoirs et en vérifiant qu'elle ne contient plus de larve, ni d'œuf. Une fois ce travail terminé et les larves isolées, on les mesure à la loupe sur un papier millimétré.

Cette méthode prête le flanc à la critique. Les *Messor* étant très polymorphes, il aurait été bien préférable de définir le stade ou l'âge en fonction d'un paramètre meilleur que la plus grande longueur du corps. Une taille de 3 mm n'indique ni l'âge de la larve, ni le type d'ouvrière qu'elle donnera. Mais la difficulté a été de trouver un bon élément de comparaison facilement identifiable ou mesurable. Le nombre de larves à inventorier étant élevé, il était indispensable que le mode d'analyse des échantillons soit relativement rapide. Aussi, avons nous opté pour cette méthode d'échantillonnage des larves. Nous allons voir qu'elle permet, malgré son imperfection, de suivre le cycle annuel.

Pour plus de commodité, les larves sont réparties en classes de 0,5 mm d'intervalle.

On peut diviser l'année en quatre périodes, de la manière suivante :

- 1) octobre à mars,
- 2) mars à juin,
- 3) juin à septembre,
- 4) septembre à fin octobre.

La limite entre deux périodes n'est jamais très tranchée, elle peut s'étaler sur une quinzaine de jours. Mais de nombreux recouvrements nous ont permis cependant, de définir à quel stade se trouve une fourmilière donnée.

Etat des Fourmis en hiver :

De fin octobre aux premiers jours de mars, *Messor capitatus* se trouve dans un état caractéristique. Les Fourmis se massent dans quelques galeries profondes avec la reine et le couvain. Jusqu'aux premiers jours de novembre, on peut parfois noter une faible activité hors du nid, mais ceci est exceptionnel. Généralement, les Fourmis ne bougent plus ; elles restent pelotonnées dans le sol et cela, avant même qu'il ne soit refroidi.

La température, dans les galeries pleines de Fourmis, se maintient autour de 10° C, au plus froid de l'hiver.

Etat du couvain :

Les *Messor* hivernent toujours avec une certaine quantité de couvain dont l'importance numérique est fort variable d'une colonie à une autre. Il n'est guère possible d'établir un bon parallèle entre le nombre d'ouvrières d'une fourmilière et le nombre de ses larves ; cependant, en général, ce sont les colonies les plus puissantes qui ont le plus de chances de conserver en hiver un couvain abondant.

Les œufs : A cette saison de l'année, ils font défaut. Exceptionnellement, on a pu en trouver quelques-uns, mais très rarement ; ils pro-

viennent de reines qui ne se sont pas arrêtées de pondre à l'automne, comme c'est habituellement le cas.

Les larves : Le couvain d'hiver est remarquable par son uniformité, d'une colonie à une autre. Les larves qui hivernent sont petites, mais cependant, la classe des tailles inférieures à 1,5 mm (c'est-à-dire la première après l'éclosion) n'est pas représentée. Ceci s'explique par le fait que la reine s'arrête de pondre avant que la colonie ait cessé toute activité. Le couvain issu des derniers œufs pondus a donc le temps de se développer avant l'entrée en hibernation. Dans les rares cas où nous avons trouvé des œufs dans le couvain d'hiver, il y avait en même temps de très petites larves, ce qui illustre bien notre point de vue.

Nous admettons donc, que la taille des larves — la plus petite que l'on puisse trouver, en hiver — est de 1,5 mm. Les tailles maximales n'excèdent pas 4,5 mm.

La répartition des individus entre ces deux tailles extrêmes ne reproduit pas exactement le profil d'une courbe de Gauss ; la première partie de la courbe est escamotée, puisqu'il manque les classes infé-

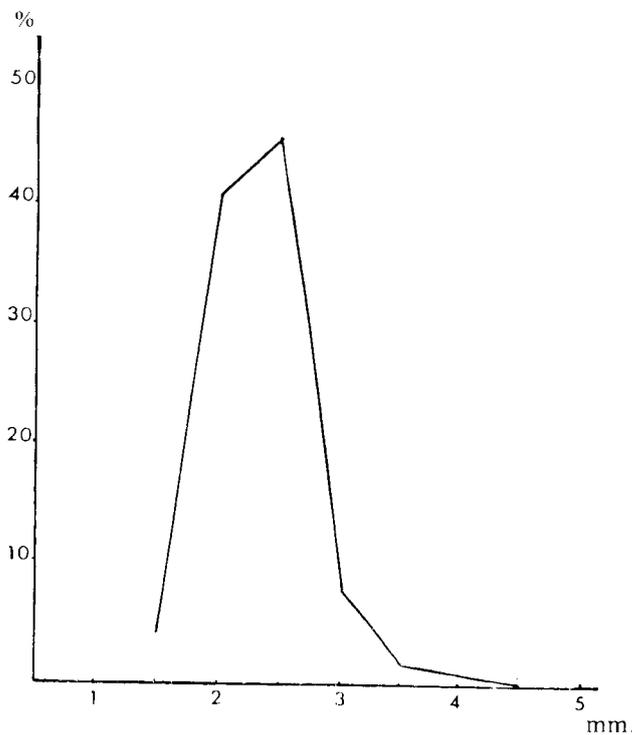


Fig. 2. — 29 novembre 1963 : Taille des larves pendant la période d'hiver.

rieures. Très généralement, le sommet est situé à 2,5 mm ; le plus grand nombre des larves d'hiver ont une taille de 2 mm à 2,5 mm ; le nombre des représentants de 3 mm est très réduit par rapport aux deux clas-

ses précédentes, quant aux larves de 4 et 4,5 mm, il n'y en a souvent qu'un exemplaire par colonie.

Pour illustrer cette description, nous pouvons donner, pour exemple une courbe établie le 29 novembre 1963 qui est très représentative de l'état du couvain en cette saison.

Reprise d'activité :

Dès que les froids de l'hiver sont passés, au début de mars, les nids de *Messor* se rouvrent aux endroits qui étaient actifs l'automne précédent, mais ce n'est qu'un mois après le réveil que l'on constate quelque transformation du couvain, car le réchauffement de la terre en profondeur est très progressif.

Ponte de la reine :

Le moment de la reprise de la ponte est variable d'une colonie à une autre. Il s'échelonne sur les mois d'avril-mai. Toutefois, la fin de l'ovogenèse précède largement l'émission des premiers œufs. La reprise de la ponte, en général, est brutale ; son déblocage expérimental peut-être obtenu dès la mi-janvier. Cette époque marque la fin de l'hiver au point de vue physiologique, cependant, il faut toujours attendre trois mois de plus pour que le réchauffement du sol fasse cesser l'engourdissement hivernal.

Croissance du couvain d'hiver :

En même temps, ou plutôt un peu avant que n'apparaissent les premiers œufs de printemps, le couvain reprend sa croissance interrompue. Au mois de mai, le sommet de la courbe des tailles des larves correspond

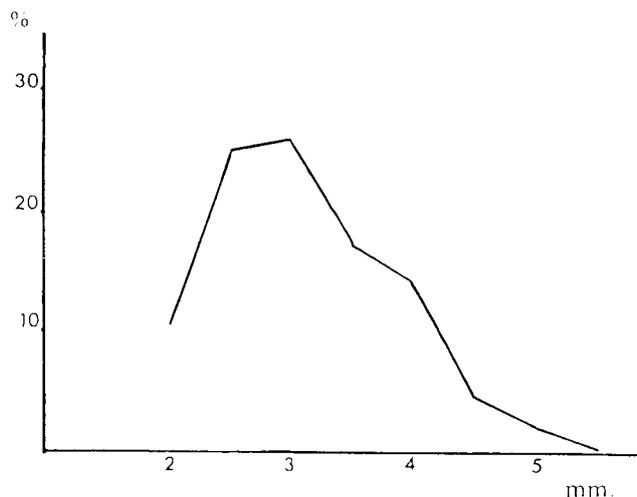


Fig. 3. — 6 mai 1961 : Evolution de la courbe des tailles de larves au début du printemps ; les animaux ont commencé à se développer ce qui entraîne une régularisation de la courbe d'hiver vers le profil d'une courbe de Gauss.

toujours à 2,5 mm, mais le nombre des individus qui ont 3 et 3,5 mm est plus élevé que pendant l'hiver ; le profil général des courbes établies à cette saison tend à s'aplatir en s'étalant vers la droite, c'est-à-dire vers des tailles plus grandes. A titre d'exemples nous donnerons les courbes établies le 14 mai 1963, le 6 mai 1961 et le 9 mai 1963.

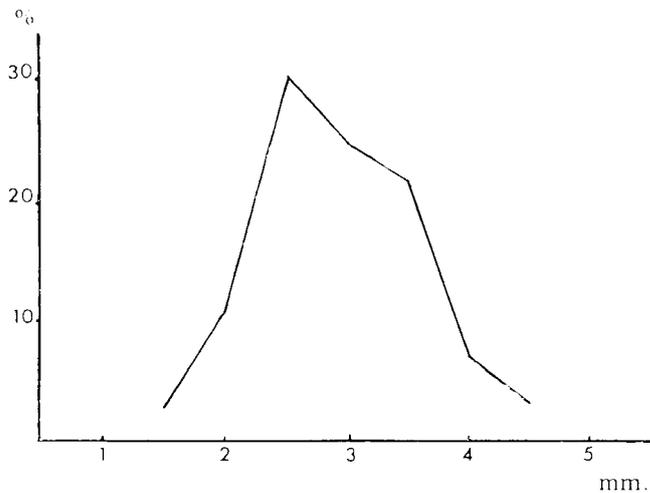


Fig. 4. — 14 mai 1963 : Le phénomène d'accroissement des larves s'accroît et la courbe s'aplatit et se déplace vers les plus grandes dimensions.

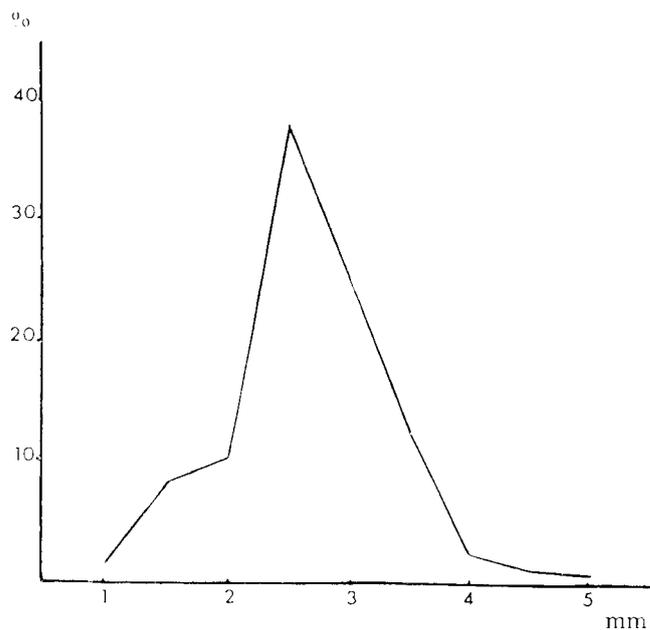


Fig. 5. — 9 mai 1963 : Evolution de la courbe de taille des larves au début du printemps. Ici, le maximum des individus est encore à la taille 2,5 mm, mais on voit déjà apparaître les premières larves de printemps de taille 1 mm.

La courbe du 9 mai 1963 montre, aussi, l'éclosion des premières larves de printemps, (classe 1 mm) ; elle appartient à une colonie sexuellement plus avancée que celle du 14 mai (les deux proviennent du même terrain) ; en effet, la ponte de la reine est amorcée et les plus grosses larves mesurent déjà 5 mm.

A partir du mois de juin, on observe des phénomènes complexes concernant la croissance du couvain, et ceux-ci vont se refléter dans l'allure des courbes.

Une petite partie des larves va continuer de croître et de manière accélérée. Pendant ce même temps, une partie du couvain de taille intermédiaire à celle du couvain à croissance rapide, va s'arrêter de grandir et se transformer vers la nymphose.

Les larves issues des œufs de printemps sont alors bien petites et on ne considère les individus — dont la taille n'est pas inférieure à 2 mm — comme provenant, avec certitude, du couvain d'hiver. On constate cependant que ces larves restent en majorité de petite taille.

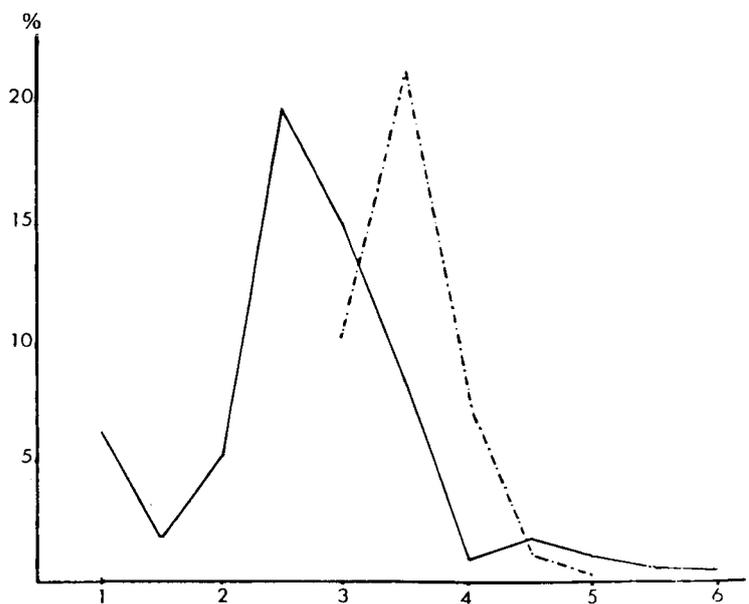


Fig. 6. — Evolution du couvain pendant le printemps. 6 juin 1962 : on a dressé deux courbes, l'une correspond à la taille des larves — l'autre, à celle des pré-nymphes —

Exemple : courbe du 6 juin 1962 :

Le stade pré-nympe étant identifiable, on représentera les individus qui l'ont atteint sur une courbe différente de la courbe des larves indifférenciées.

Courbes des larves :

Les premières éclosions d'œufs de printemps viennent d'avoir lieu, aussi la classe des larves de 1 mm est représentée. La courbe de taille des larves présente un creux pour la valeur 1,5 mm, car les individus qui occupaient cette position en hiver ont grandi, ils se sont déplacés vers de plus grandes dimensions et le nouveau contingent ne peut encore combler le hiatus. Mais le pic de la courbe est toujours à 2,5 mm ; quant aux plus grandes larves, elles atteignent déjà 6 mm.

Courbes des pré-nymphes :

Les pré-nymphes qui viennent d'apparaître ont des tailles variant entre 3 mm et 5 mm. L'expérience montre que la taille 3 mm est très généralement la plus petite taille des pré-nymphes.

Ici, les pré-nymphes de taille comprise entre 3 et 5 mm donneront des ouvrières minor.

Le stade pré-nymphé est un stade court. Il est rare de trouver une colonie dans l'état que nous venons de décrire. Le plus souvent, quelques nymphes se rencontrent avec les premières pré-nymphes.

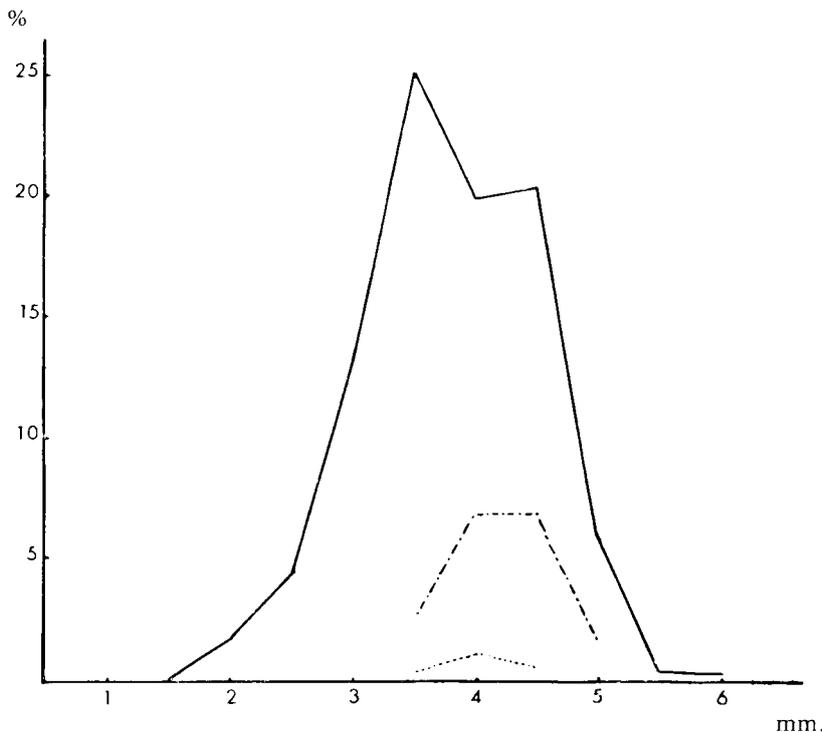


Fig. 7. — 7 juin 1962, il y a encore peu de pré-nymphes, mais on voit déjà les premières nymphes représentées par la courbe

Exemple : courbe du 7 juin 1962

Les pré-nymphes sont encore peu abondantes, mais déjà, il y a des nymphes blanches.

Notons que les plus grandes pré-nymphes sont de taille supérieure aux plus grandes nymphes. C'est la règle en cette saison, puisque les premiers animaux apparus sont toujours les plus petits.

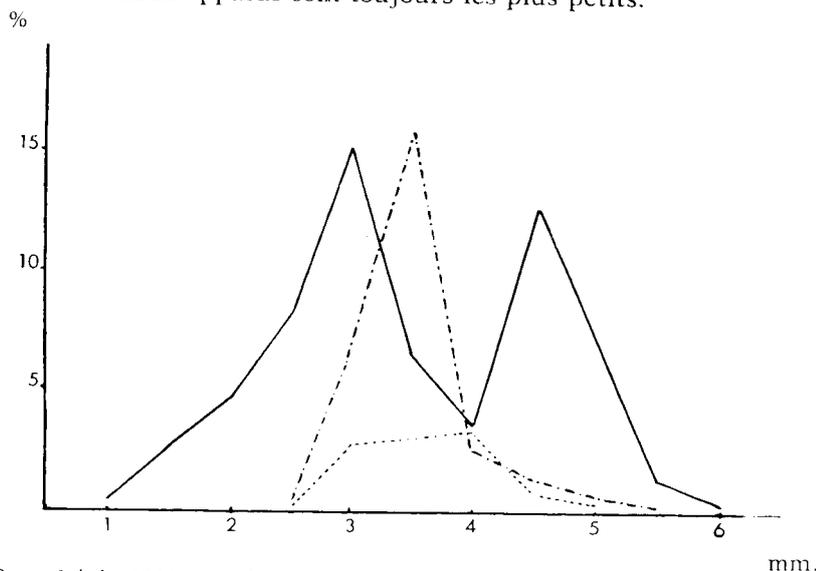


Fig. 8. — 6 juin 1961 : Evolution du couvain au printemps.

— courbe de taille des larves
 - - - courbe de taille des pré-nymphes
 courbe de taille des nymphes.

6 Juin 1961 :

A ce moment, la courbe des larves devient bimodale, les grandes larves étant plus nombreuses qu'à l'ordinaire. Il s'agissait d'une colonie puissante à couvain abondant (2.160 individus inventoriés) où les conditions trophiques devaient être très bonnes ; nous pensons d'autre part, que ce nid aurait pu produire des femelles ailées.

Avec l'élimination de pré-nymphes des classes comprises entre 2,5 et 5 mm, la courbe des larves tend, très souvent, à devenir bimodale, mais, comme les plus grandes larves sont toujours en faible nombre par rapport au reste de la population, le deuxième sommet est, en général peu marqué.

Apparition des mâles :

Le cycle de printemps, tel que nous venons de le présenter, est quelque peu altéré dans les colonies où apparaîtront les mâles. Les larves, mâles et femelles, de *Messor* présentent un dimorphisme accusé

facilitant la distinction des sexes dès les plus jeunes stades. Cette particularité a permis de constater des faits très intéressants.

D'abord, les larves de mâles apparaissent au début de la saison de reproduction, dans des colonies où le couvain d'hiver est peu abondant. Ainsi, les mâles sont issus des premiers œufs émis lors de la reprise de la ponte.

On doit se demander si des mâles n'auraient pas des ouvrières pour mères. Nous verrons, plus loin, que les faits infirment cette hypothèse et que nous devons considérer les mâles de *Messor capitatus* comme engendrés par la Reine elle-même.

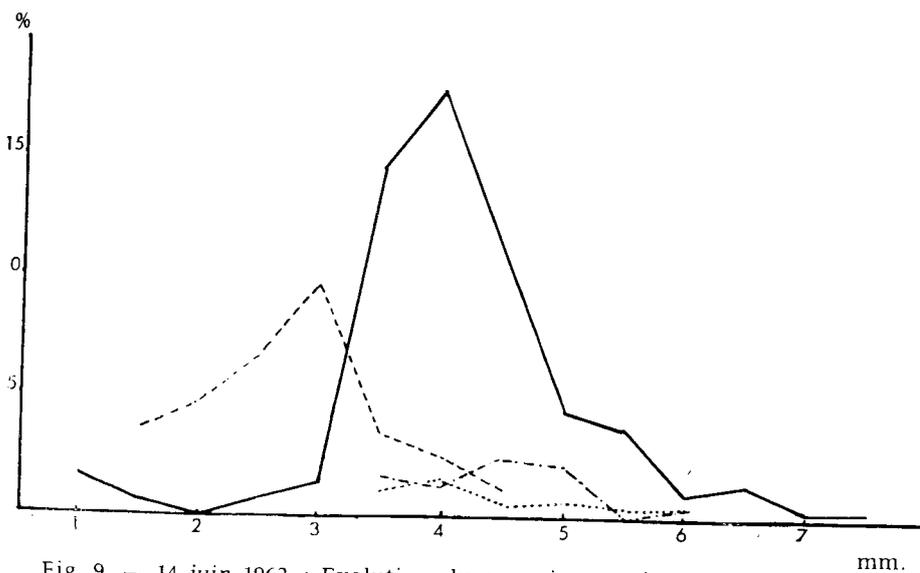


Fig. 9. — 14 juin 1962 : Evolution du couvain au printemps

- courbe de taille des larves
- - - courbe de taille des pré-nymphes
- courbe de taille des nymphes
- · - · courbe de taille des larves de mâles.

Exemple : 14 juin 1962

La représentation graphique des tailles du couvain de ce nid montre :
 — une courbe pour les larves mâles dont le sommet est à 3 mm
 — la courbe des larves femelles ayant un minimum pour la taille de 2 mm ; cette classe est abandonnée par les larves d'hiver qui ont grandi et n'est pas encore atteinte par les larves de printemps.

La petite quantité du couvain d'hiver et la production, consécutive, d'œufs du sexe mâle, pourrait faire penser à un affaiblissement de la reine et à la vacuité de sa spermathèque. Il n'en est rien. Nous avons observé des colonies contenant des mâles imaginaux, où le couvain était

fort abondant. Il semble alors, que l'intensité de la ponte printanière, compense rapidement le retard pris à l'automne qui a précédé.

Comme exemple nous citerons le cas du nid inventorié le 30 juin 1966.

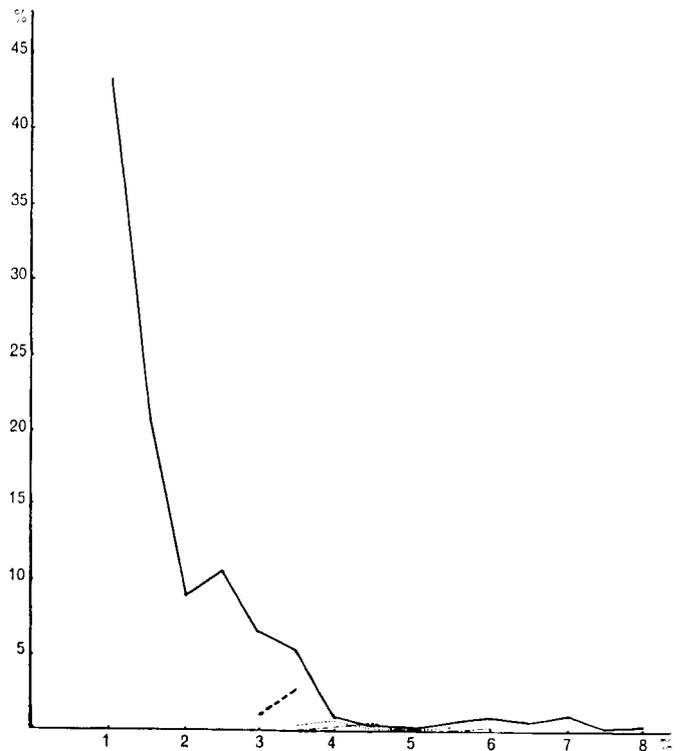


Fig. 10. — 30 juin 1966 : Evolution du couvain au printemps. La courbe des individus nés au printemps dans une colonie où il y a production de larves du sexe femelle (—) montre une grande abondance de petits larves ♂
 larves ♂

Déjà, à cette date, certainement plus de 65 % des larves étaient nées depuis le printemps et, en plus, on dénombrerait 1167 œufs à éclore. Le nombre des ovarioles d'une reine varie de 23 à 40 par ovaire. Or, celle de cette colonie a pondu 130 œufs dans les 24 heures qui ont suivi le déterrage. Cet intense métabolisme ovarien montre que l'hypothèse d'un affaiblissement de la reproductrice est à exclure dans un tel cas.

De toute façon, il est certain, que les mâles sont issus des premières pontes printanières de la reine. Ils se développent donc sans diapause et dans les délais assez brefs. Il faut environ deux mois et demi pour qu'une larve de mâle atteigne le stade imaginal.

Ainsi se résume l'évolution du cycle biologique au printemps :
 — avril-mai : reprise de la ponte et étalement de la courbe de crois-

sance du couvain vers des tailles plus grandes. Une petite partie des larves seulement présente une croissance accélérée, la majorité, au contraire, grandissant peu, ce qui amène

— *début juin*, aux premières pré-nymphes ; issues de larves peu grandes, elles donneront les ouvrières *minor*

— Enfin, dans les nids produisant des mâles, ceux-ci apparaissent au début de la saison de reproduction, au moment où le couvain d'hiver est en faible quantité.

Été — Intense développement des colonies :

Le passage de l'état vernal au rythme d'été se fait sans hiatus. Pour déterminer un point de repère entre ces deux saisons, on peut prendre en Périgord Noir, l'époque de maturation de la Fétuque. De la dernière semaine de juin, jusqu'au 15 août, à peu près, on assiste à une intense activité de récolte et, en même temps, à une forte production de jeunes Fourmis. Après le 15 août, un fléchissement est déjà sensible, comme si les Insectes étaient épuisés par leurs récents efforts et gênés ou inhibés par la chaleur et la sécheresse qui règnent souvent à ce moment-là.

Production des reines :

Le début de l'été est le moment où sont élevées les futures reines dans les nids qui doivent en produire. Les imagos éclosent pendant le courant de juillet surtout. Ils attendront donc, pendant près de deux mois, le temps de l'essaimage.

En considérant l'époque, relativement précoce, où se forment les femelles ailées et les courbes générales de croissance du couvain, il apparaît que les reines sont issues de larves qui ont hiverné. Plusieurs fois dans les élevages, au laboratoire, nous avons vu aussi se développer des femelles ailées, ce fut toujours fortuitement ; cette apparition de sexués semblait tenir davantage aux possibilités inhérentes aux larves plutôt qu'à une particularité de l'élevage. De toute façon, ce sont les larves d'hiver qui ont toujours fourni ces reines et jamais le couvain d'été. Donc, à l'inverse des mâles, les femelles se développent à partir de larves qui dans les conditions normales de la nature, ont subi une diapause (mais, comme nous avons pu le vérifier, cette diapause n'est pas indispensable). Les œufs qui doivent les produire ont été pondus à la fin de l'été précédent. La vie larvaire des femelles dure, par conséquent, au moins une dizaine de mois.

Production des ouvrières

Ce qui est caractéristique de l'état estival c'est l'importance numérique des nymphes par rapport aux autres catégories de couvain. en particulier, il y a toujours plus de nymphes que de pré-nymphes.

Exemple : 6 juillet 1961

En ce début d'été, les plus grandes pré-nymphes formées sont supérieures en taille aux plus grandes nymphes. C'est une accentuation de ce qui se produisait au printemps. Pendant environ un mois et demi, plus la saison avance, plus on a de chance de voir naître des animaux de classes *major*. Toutefois, si la taille des plus grandes ouvrières pr

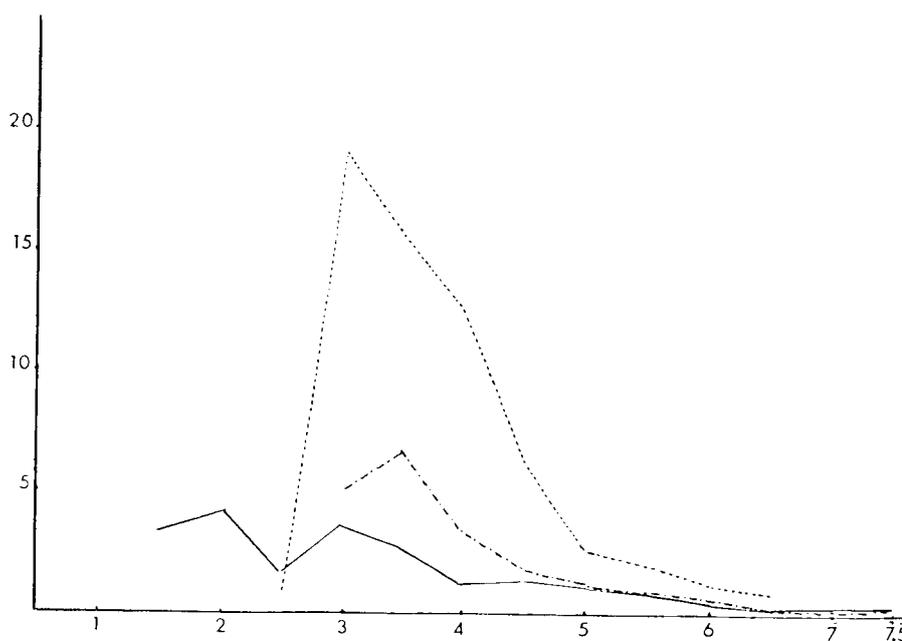


Fig. 11. — 6 juillet 1961 : Evolution du couvain au début de l'été.

— larves
 - - - - - pré-nymphes
 nymphes

à cette saison le nombre de nymphes domine toujours les autres catégories du couvain.

duites s'élève, il n'en reste pas moins que le gros du contingent est formé de Fourmis de petite dimension. Les courbes de taille des pré-nymphes et des nymphes a beau s'étirer vers la droite, leurs sommets restent toujours décalés vers les petits individus.

A partir du mois de juin, lorsqu'apparaissent les premières nymphes et que la cadence de ponte de la reine s'accélère, on assiste à une croissance extrêmement rapide des larves et l'établissement des courbes de taille ne rend pas compte des phénomènes qui se produisent. Très vite, dans le courant juin, ou à la fin de ce même mois, selon les colonies, il n'est plus possible de discerner le couvain d'hiver du couvain nouveau. Nous avons vérifié la grande rapidité du développement des larves, au début de l'été, grâce à des élevages semi-naturels.

Pour comprendre ce qui se passe dans la nature à ce moment-là, nous avons cherché à nous rapprocher le plus possible des conditions où vivent les *Messor* à cette époque. Pour cela, nous avons pratiqué des élevages de *Messor capitatus* dans de grandes cuves de briques d'environ un mètre cube chacune ; ces cuves étaient placées au dehors et les Fourmis vivaient en liberté.

Voici, avec plus de détails, comment étaient conçus ces nids. Nous avons fait construire des cadres en briques, d'environ 1 mètre de haut et sans fond, pour faciliter l'évacuation de l'eau. Dans chaque cadre d'une contenance approximative de 1 mètre cube, on intercale des couches de terre calcaire (l'argile retenant trop l'humidité, est évitée) avec des couches de briques creuses très plates (5 cm d'épaisseur).

Les cavités de ces briques sont emplies, en partie, de graines, pour attirer les Fourmis. Une cheminée verticale, creusée à l'aide d'un bâton, donne accès aux différentes strates de ces briques. Les Fourmis que l'on veut acclimater dans ces nids sont déposées rapidement à l'entrée de la cheminée verticale et recouvertes d'un cristallisoir. Au bout de quelques heures, elles ont colonisé les briques-greniers et mis leur couvain à l'abri. On peut alors retirer le cristallisoir et laisser les Fourmis vivre en liberté. Ces Insectes qui ont besoin de beaucoup d'espace, vont à leurs cueillettes et reviennent dans de très bonnes conditions en escaladant les parois des cuves. On contrôle l'évolution des élevages en pratiquant des fouilles périodiques mais, qui, bien entendu, ne doivent pas être trop fréquentes.

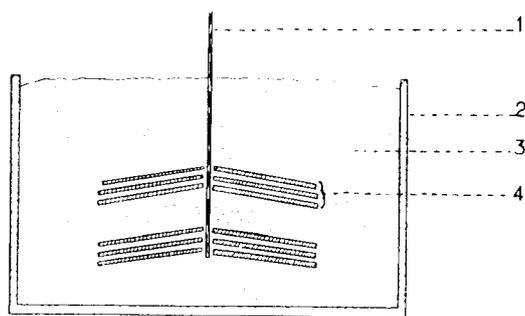


Fig. 12. — Schéma d'une coupe verticale d'un nid pour élevage semi-naturel
1) bâton ménageant un canal ; 2) cadre de briques ; 3) terre ; 4) empilement de briques creuses.

Il nous a été possible de disposer ces grosses cuves d'élevage dans une fosse cimentée, creusée dans la terre, d'environ 1 mètre de profondeur. Les nids étaient séparés par un étroit couloir permettant le passage de l'observateur. Ainsi, la masse de terre contenant les Fourmis ne s'élevait pas au-dessus du sol et de ce fait, était soustraite aux brusques variations de température.

Ces élevages donnent des résultats intéressants. Ils permettent de suivre la destinée d'une partie du couvain au moins, chose impossible lors de l'analyse de colonies fouillées, successivement, au cours de l'année.

Ainsi, nous avons contrôlé

— que le temps de développement des mâles dure en moyenne deux mois et demi,

— que les femelles se forment à partir du couvain d'hiver.

Prenons, en exemple, la colonie n° 5.

Cette colonie, prélevée dans la nature le 14 juin 1962, compte ce jour-là :

175 larves femelles
23 pré-nymphes d'ouvrières
12 nymphes d'ouvrières
94 larves de mâles
209 œufs

(Cf. représentation graphique p. 339)

Le 10 juillet 1962, soit quatre semaines plus tard, au premier contrôle, la colonie se ressent du trouble qu'on lui a causé. Sa reine est très peu féconde et a continué, après le transfert, de produire des œufs du sexe mâle.

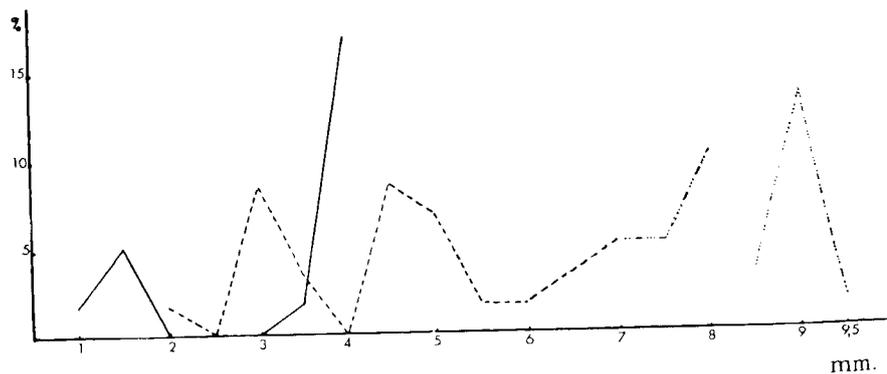


Fig. 13. — 10 juillet 1962 : Etat du couvain dans un nid expérimental un mois après son installation.

— larves d'ouvrières, les plus petites sont issues d'œufs de printemps
— larves de ♂
— pré-nymphes de femelles ailées / nymphes de femelles ailées } issues du couvain d'hiver

Les larves femelles destinées à donner des ouvrières se sont métamorphosées, certaines ont dû mourir. A ce moment, le couvain femelle commence juste à se reconstituer puisque l'on trouve les premières larves de 1 mm et 1,5 mm. Il est intéressant de voir des pré-nymphes

des nymphes de femelles ailées ne pouvant être issues que du couvain d'hiver car entre le nouveau couvain et celui de l'hiver se place le hiatus de la ponte des œufs de mâles.

Exemple : colonie n° 3

prélevée dans la nature le 6 juin 1962 et contrôlée pour la première fois un mois plus tard, le 7 juillet.

Le 6 juin, il y a :

540 œufs		
262 larves femelles	}	= 441
179 pré-nymphes ouvrières		
(cf. représentation graphique p. 336, fig. n° 6)		

Le 7 juillet, on compte :

490 œufs		
313 larves femelles	}	= 382
190 pré-nymphes		
192 nymphes	}	= 795
%		

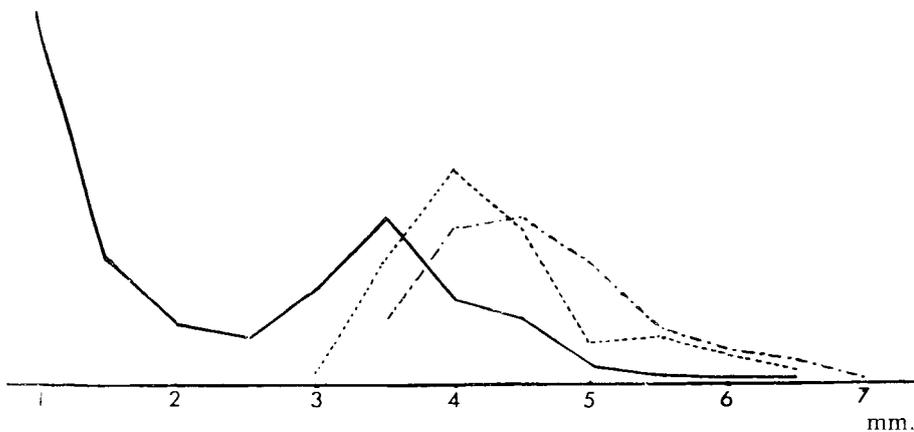


Fig. 14. — 7 juillet 1962 : Evolution du couvain dans un nid expérimental — un mois après son installation on peut, par déduction, se faire une idée de la rapidité du développement du couvain.

— — — — — taille des larves
 - - - - - taille des pré-nymphes
 taille des nymphes.

L'observation d'élevages au laboratoire permet d'avancer que les pré-nymphes du mois précédent sont devenues adultes. Il apparaît donc que nous avons, sans équivoque possible, 190 pré-nymphes + 192 nymphes = 382 futures ouvrières dans un état avancé, alors que le total des larves, le 6 juin précédent, était de 262. En 32 jours, il y a, au minimum,

120 larves (382 — 262) qui sont passées de l'œuf à la pré-pupe, sinon la nymphe. Ces résultats peuvent se retrouver d'un élevage à l'autre. La rapidité de développement du couvain d'été contraste beaucoup avec la lenteur de celui du couvain d'automne, qui passera l'hiver. Toutefois, ces chiffres sont dans les normes établies par divers auteurs, pour d'autres espèces de Fourmis (Miss Fielde, 1905 ; Ch. Janet, 1904).

D'après ce que nous venons d'exposer, il ressort que les courbes de tailles du couvain perdent pendant l'été une partie de leur intérêt puisqu'elles ne permettent pas de connaître le rythme d'évolution des larves ce qui est essentiel à ce moment-là. Elles apportent quand-même de renseignements instructifs.

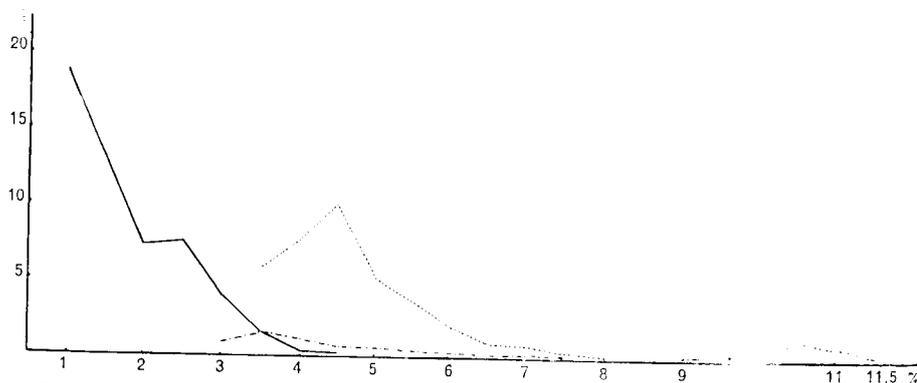


Fig. 15. — 18 juillet 1962 : Evolution du couvain pendant l'été. Dans cette colonie, on note la présence de pré-nymphes (— · — · —) et de nymphes (— · — · —) de femelles (les plus grandes).

Exemple : colonie du 18 juillet 1962

Le couvain était très abondant ; on a dénombré 2440 individus et 951 œufs. La colonie avait produit des reines. On a pu en compter 80 (ce qui est le plus gros chiffre que nous ayons jamais trouvé). Bien que la production des petites ouvrières domine toujours, la courbe de taille des nymphes décale son sommet vers les valeurs moyennes. A ce moment, on remarque ce même phénomène dans toutes les colonies inventoriées. C'est aussi à cette période qu'on rencontre les plus grandes nymphes, ici, nymphes de femelles ailées, dans d'autres colonies, ouvrières major.

Notons, enfin, l'importante production de très petites larves et, d'autre part, constatons que la taille maximum de ces larves n'excède pas 4,5 mm.

L'abaissement du maximum de la taille des larves à partir de la deuxième quinzaine de juillet est un fait général chez *Messor capitatus*.

Il s'en suit qu'avec le temps, on voit la taille des plus grandes nymphes décroître et augmenter à nouveau le pourcentage des plus petits individus.

On peut ainsi résumer ce qui se passe au cours de l'été dans les colonies de *Messor capitatus* :

— fin juin - début juillet

- accélération de la ponte de la reine ; nous avons compté qu'à cette époque chaque ovariole peut débiter plus d'un œuf en 24 heures ;
- temps de développement plus court pour les larves. Grande production d'ouvrières avec prédominance de *minor*.

— au cours du mois de juillet

- les mâles, quand il y en a, deviennent imagos
- production de femelles ailées à partir du couvain d'hiver
- production des plus grandes nymphes et décalage général de la courbe de taille des nymphes vers les plus grandes dimensions, ce qui entraîne une diminution relative de la production des petits individus
- en général, aussi, très grande abondance de petites larves (très jeunes).

— après la mi-juillet

- le nombre des nymphes domine toujours numériquement, peu de changements par rapport à la quinzaine précédente, cependant, la taille maximum des larves d'été se bloque autour de 4-5 mm, ce qui entraîne bientôt, l'arrêt de la production des grands individus.

Automne — diminution d'activité et entrée en hibernation

Ce fléchissement dans la grande croissance des larves fait présager, déjà à la mi-juillet, l'entrée de la société dans le cycle d'automne. Mais, cette entrée ne sera effective qu'au début de septembre.

En comparant les courbes établies le 7 août 1962 (cycle d'été) et

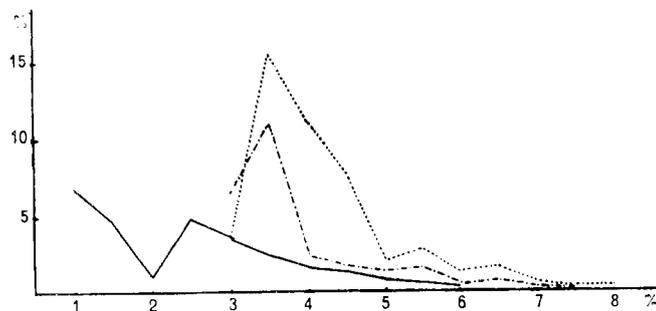


Fig. 16. -- 7 août 1962.

le 12 septembre 1962 (sur deux colonies différentes) on voit l'accentuation progressive des phénomènes que nous avons décrits. Si la taille maximale des nymphes est encore importante le 12 septembre avec production d'ouvrières *major*, par contre, les pré-nymphes nouvelles n'ont pas donneront pas de grands individus et les larves, elles, sont toutes de petite taille, puisque leur maximum se place à 2,5 mm.

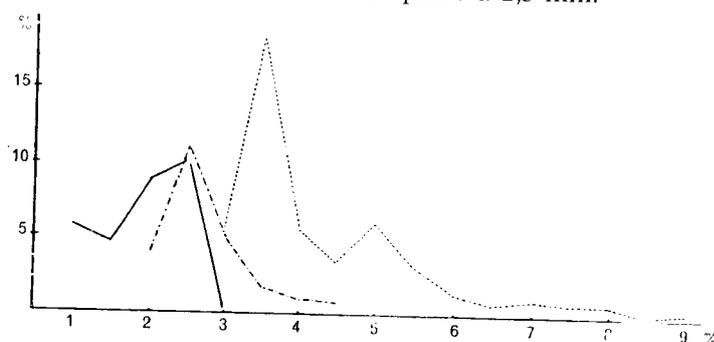


Fig. 17. — 12 septembre 1962. Evolution du couvain pendant la deuxième partie de l'été.

- C'est le moment où l'on trouve les plus grandes nymphes
- - - - - La taille des pré-nymphes tend à se réduire
- Les larves issues des œufs d'été grandissent peu

En septembre, on trouve encore quelques œufs, bien que la cadence de ponte ait notablement diminué. (Dans l'échantillon du 12 septembre 36 œufs seulement). Tant que la ponte n'est pas complètement arrêtée.

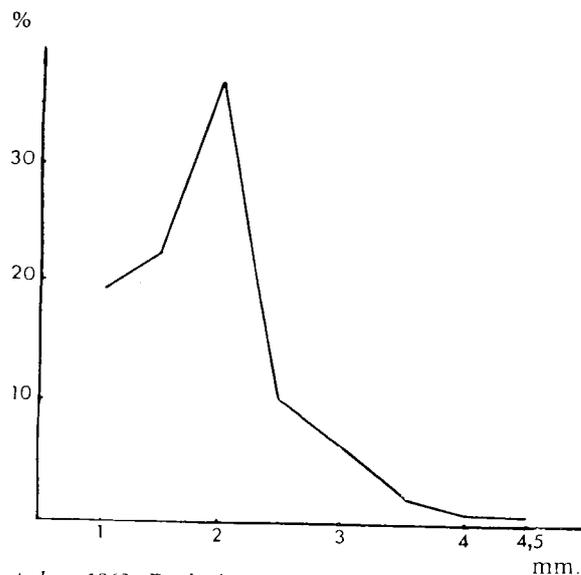


Fig. 18. — 8 octobre 1963. Evolution du couvain d'automne. Elimination progressive des dernières nymphes et pré-nymphes. Croissance lente des larves et arrêt de la ponte amenant la courbe de taille des larves à prendre la forme caractéristique de l'hiver.

les plus petites classes de taille de larves restent représentées. Cependant, assez rapidement maintenant, les courbes d'automne s'ajustent sur celles d'hiver.

Exemple : 8 octobre 1963

Les petites larves de 1 mm (17 %) sont encore nombreuses, mais il n'y a plus ni nymphe, ni pré-nymphe. Cependant, nous pensons que quelques ouvrières auraient été encore produites à partir des plus grandes larves.

Le 5 octobre 1962

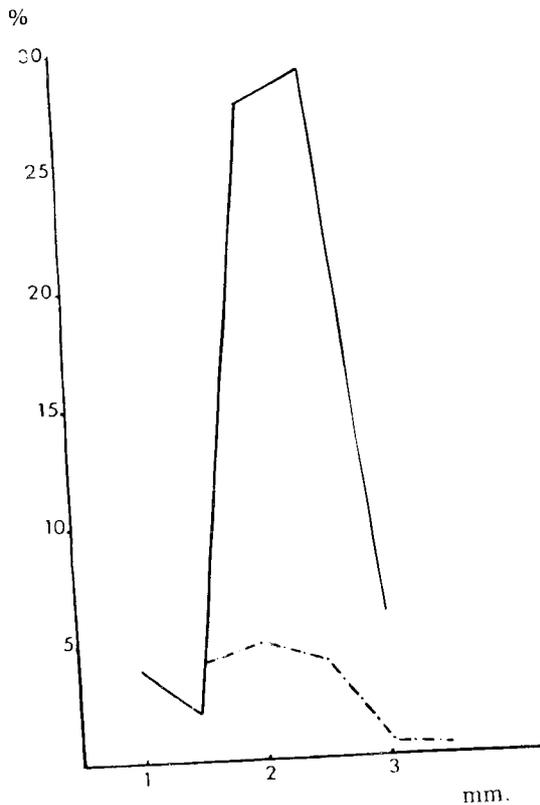


Fig. 19. — 5 octobre 1962.

Quelques pré-nymphe de très petite taille. Le couvain ne compte plus que deux œufs pour 459 larves. Le nombre des larves de 1 mm a décré en comparaison de la courbe précédente (car en cette saison leur croissance n'est pas encore arrêtée). Enfin, le pic de la courbe pour la taille 2,5 mm est typique de l'hiver.

Le 15 octobre 1962

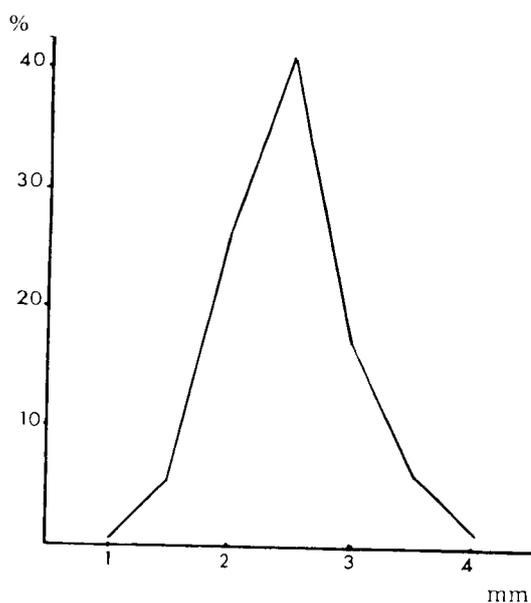


Fig. 20. — 15 octobre 1962. Evolution du couvain. Courbe de taille des larves. A cette date il ne reste plus que des larves dont la croissance est pratiquement terminée et ne reprendra qu'au printemps suivant.

La composition hivernale du nid est presque réalisée : pratiquement plus de larves de 1 mm, le pic de 2,5 mm est très accusé et la taille maximum des larves est atteinte. Pour cette colonie où la reine a totalement cessé de pondre depuis quelque temps certainement, le couvain est quasiment stabilisé dans son état hiémal. D'une manière générale, le faciès d'hiver s'établit au cours du mois d'octobre, bien qu'en cette saison, la terre soit encore loin d'être refroidie. Ainsi, on a rejoint l'état quiescent par lequel nous avons commencé la description du cycle biologique annuel.

Essaimage :

C'est au début de l'automne, et plus particulièrement dans la deuxième quinzaine de septembre, qu'a lieu l'essaimage. Les Fourmis profitent d'un temps pluvieux, fréquent pendant ce mois, pour remonter en surface d'importantes quantités de terre humide et préparer la sortie des sexués qui peut se faire même sous la pluie. Le nombre des sexués produits par une colonie est, en général, assez peu élevé et fort variable : pour les femelles, les extrêmes que nous avons pu compter sont 80 et 1.

(Pour des indications sur l'essaimage de *M. capitatus* dans une région très voisine du Périgord Noir, cf. Piéron, 1907).

Epoque	Œufs	Larves	Pré-nymphe	Nymphes
Novembre à mars	0	Toutes de petite taille. Comprises entre 1,5 et 4,5 mm la classe 1 mm est absente.	0	0
mars-avril-mai	premiers œufs	Début de croissance. Mai : 1 ^{re} larves de 1 mm.	0	0
juin	la ponte s'accroît	Une partie des larves a une croissance rapide et donnera de grands individus ; une partie importante du couvain s'arrête de grandir et s'engage vers la nymphose. Jeunes larves de ♂ éventuellement.	Premières pré-nymphe de petite taille. La taille des P-N va toujours en grandissant ainsi les tailles maximum des nymphes sont inférieures aux tailles maximum des pré-N. à cette époque.	Premières N. de petite taille.
jusqu'au 15 juillet	ponte très abondante	Croissance très rapide du couvain. Grande quantité de très jeunes larves.	Production de P-N. de plus en plus grandes.	Le nombre des N. est supérieur au nombre des P-N.
à partir mi-juillet et pendant mois d'août	ponte abondante	La taille maximum des larves se stabilise à des valeurs inférieures à celles la quinzaine précédente.	Formation des femelles sexuées à partir des larves d'hiver. Nymphose des ♂. A cette saison il n'est plus possible de distinguer le couvain d'hiver résiduel, de l'apport nouveau.	Il y a toujours beaucoup de N. C'est l'époque de production des plus grands individus.
septembre-octobre	La ponte diminue et va bientôt s'arrêter	Les plus grandes larves vont se métamorphoser. Les plus petites vont grandir pour atteindre 1,5 mm.	Les P-N. qui apparaissent sont de plus en plus petites et sont de moins en moins nombreuses.	La taille des nymphes est toujours supérieure à celle des P-N.

La fondation de nouvelles colonies :

En Périgord Noir, la fondation de nouvelles colonies de *Messor* reste pour nous un mystère. D'après ce que nous savons, ces Fourmis doivent avoir une fondation indépendante, mais nous n'avons jamais pu la rencontrer dans la nature. Pourtant, lors de très nombreux déterrages de *Messor* effectués pendant plusieurs années, nous avons trouvé, non rarement, des fondations d'espèces qui cohabitent avec nos Fourmis. *Pheidole pallidula*, *Solenopsis fugax*, *Camponotus merula*, par exemple. Or, jamais, malgré tous les mètres cubes de terre remués, il ne s'est trouvé de fondatrice de *Messor*, ni sous les pierres, ni dans quelque endroit que ce soit. La plus petite colonie que nous ayons récoltée comptait déjà 50 ouvrières au mois de mai ; rien ne pouvait prouver irréfutablement sa jeunesse, bien que l'exiguïté du nid et la taille minimale des Insectes la laissât présumer.

Nous pensons donc que la persistance des *Messor* dans cette région est extrêmement aléatoire, vu le peu de sexués produits chaque saison et les chances encore plus faibles de rencontrer des fondations dans les terrains les plus propices.

RESUME :

Nous pouvons rapporter, maintenant, en un tableau les principaux traits du cycle biologique annuel de *Messor capitatus* de manière à mettre en lumière les faits marquants que nous avons décrits. Cf. p. 35.

2. LE POLYMORPHISME DE MESSOR CAPITATUS

Le genre *Messor* est remarquable par le grand polymorphisme des ouvrières. Les différences de taille entre les plus petits individus et les plus grands sont considérables, mais c'est l'élargissement de la tête qui est surtout frappant chez les ouvrières *major*. Nous avons établi pour un certain nombre de colonies de *Messor capitatus* le statut biométrique, en représentant graphiquement le nombre d'individus, en fonction des différentes classes de taille rencontrées. Cela nous a permis de déterminer le rapport qui existe entre l'état de ce polymorphisme et l'apparition au cours du cycle annuel des différentes catégories d'individus.

Méthode d'étude :

On peut prendre comme dimension mesurable dans la Fourmi à étudier, la plus grande largeur de la capsule céphalique. Nous l'avons fait et nous n'avons pas trouvé de différence dans l'aspect des courbes avec celles établies en mesurant la plus grande longueur du corps des animaux.

Les *Messor* ne sont pas des Fourmis qui se gorgent de nectar, de ce fait, elles n'ont jamais l'abdomen très distendu ; aussi les variations de taille d'un même individu, en fonction de l'état de réplétion de son tube digestif, sont pratiquement négligeables.

La mesure, sous la loupe, de la plus grande longueur du corps, sur papier millimétré, a donc finalement été adoptée comme étant la plus commode. Pour échantillonner une colonie, on a pris environ le tiers ou la moitié de ses habitants, ainsi nous avons mesuré le plus souvent, entre 600 et 800 ouvrières par fourmilière. Les animaux sont mesurés fraîchement tués, ils ont alors leur taille normale et toute leur souplesse.

Résultats :

Les résultats sont homogènes d'une colonie à l'autre. Le polymorphisme de *Messor capitatus* est très continu ; toutes les classes de taille comprises entre les plus grands et les plus petits animaux comptent des individus. De plus, les courbes sont unimodales avec un maximum décalé vers les petits individus.

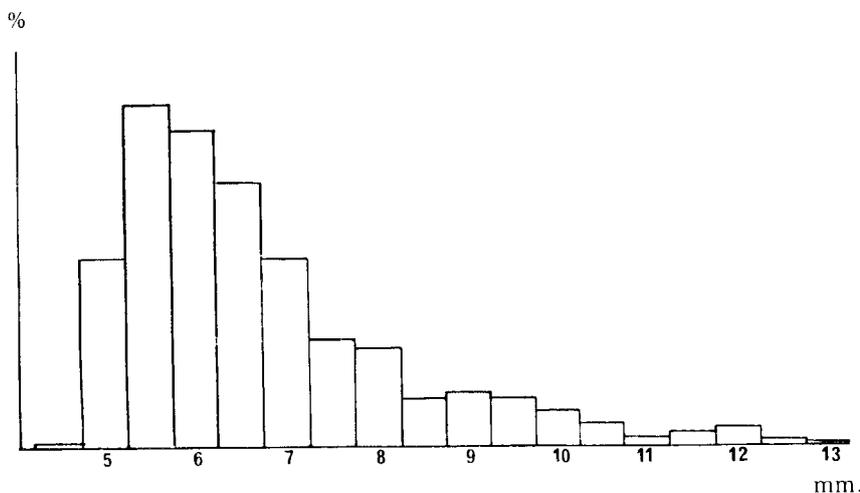


Fig. 21. — 12 juin 1961. Polygone de taille des ouvrières d'une colonie de *Messor capitatus* montrant la continuité du polymorphisme. Nombre de Fourmis mesurées : 800.

Au cours de l'année, l'allure des histogrammes ne subit pas de variations notables. Cela se comprend. On a vu, en effet, que la production des petits individus domine à tous moments. Et, si nous comparons les courbes de taille des nymphes avec les histogrammes du polymorphisme des adultes, nous pouvons facilement entrevoir que ces derniers étaient prévisibles. Les fluctuations saisonnières dans la production des différentes classes d'individus étant de trop faible amplitude pour avoir quelque répercussion sur le profil général des courbes des adultes.

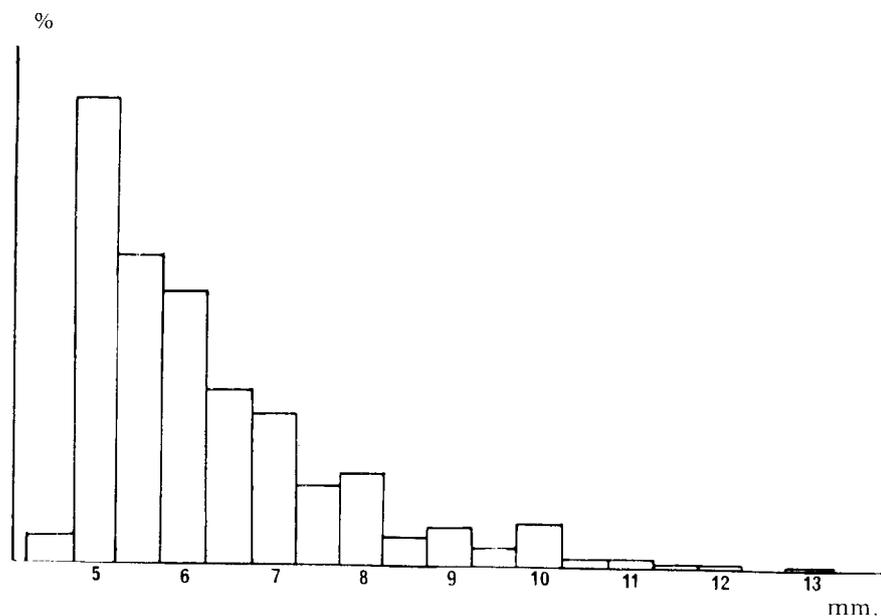


Fig. 22. — Octobre 1960. Histogramme représentant la taille des ouvrières d'une colonie de *M. capitatus*. Nombre d'individus mesurés : 785.

Les longueurs extrêmes des Insectes sont 4,5 mm et 13 mm. Nous avons remarqué que certaines colonies ont des sujets en grande quantité de très petite taille ; d'autres colonies, au contraire, ont un plus fort pourcentage de *media* et de *major*. Nous n'avons pu discerner de raisons qui expliquent ce phénomène. Ni les conditions trophiques, ni l'importance numérique de la colonie, ne se sont révélées en cause. Tout au plus, pouvons-nous remarquer que là où les gros animaux sont les plus abondants, les colonies sont toujours très populeuses. Peut-être, est-ce un facteur génétique qui commande la taille des Fourmis ? Cela expliquerait pourquoi, dans des conditions écologiques identiques, certaines fourmilières ont des moyennes de tailles inférieures à d'autres.

Ceci nous amène à penser à un autre caractère qui est, peut-être, aussi commandé héréditairement : le nombre d'ovarioles des ovaires. On sait que les ouvrières *major* ont des ovaires mieux développés que les *minor* ; souvent on peut compter dans une grande ouvrière 2, 3 ou même 4 ovarioles par ovaire alors que les *minor* de la même colonie n'en possèdent qu'un. Nous avons remarqué en disséquant ces Fourmis qu'il y a des colonies où de très nombreux animaux ont plusieurs ovarioles par ovaire, au contraire, dans d'autres colonies, des individus de taille équivalente aux précédents n'en possèdent qu'un. La différence est surtout sensible dans la classe *media*, car dans la classe *major* on a plus de chance de trouver partout des ovaires quelque peu développés.

3. ACTION DE LA REINE SUR LES OUVRIERES — PONTE DES OUVRIERES

En étudiant le cycle annuel de *Messor capitatus*, nous avons été amené à envisager l'influence que la reine exerce sur les ouvrières. Nous avons constaté deux faits : la reine attire les ouvrières et les empêche de pondre. Cette double action de la reine n'est pas aussi nette dans toutes les espèces de Fourmis mais chez *Messor capitatus*, elle est bien caractérisée.

Rôle attractif de la reine :

L'attractivité de la reine dans le genre *Messor* a déjà été étudié par Stumper (1956) à l'aide de macérations de *Messor structor* dans l'éther de pétrole. Nous avons repris ces expériences sur *Messor capitatus* et nous avons été témoins de la « cour » que les Fourmis entretiennent autour d'un morceau de papier filtre imprégné d'un tel extrait. Comme on l'a décrit pour l'abeille (J. PAIN, 1961), ce comportement de cour se traduit par un léchage du substrat porteur de la substance attractive.

Nous avons préparé des extraits de différentes parties du corps de la reine, de différentes glandes aussi ; les résultats ont été décevants. Ou bien, les ouvrières réagissent à tous les extraits, ou bien à aucun et, dans les cas intermédiaires, les résultats ne concordent guère. Ce qui semble évident, c'est qu'il y a entre les reines d'assez grosses différences individuelles. D'autre part, les ouvrières réagissent d'autant mieux qu'elles ont été rendues orphelines depuis plus longtemps.

La raison qui nous a limitée dans la poursuite de ce genre d'expérience tient simplement à la difficulté de se procurer un matériel assez abondant.

Nous avons constaté, chaque fois qu'une reine est morte dans un élevage, que son cadavre attire fortement les ouvrières pendant un certain nombre de jours. Cependant, ni ce cadavre, ni les extraits de reine dans l'éther de pétrole administrés quotidiennement aux Fourmis ne retardent notablement le déblocage de la ponte des ouvrières.

Effet de la reine sur la ponte des ouvrières :

La reine de *Messor capitatus* exerce sur l'ovogenèse et la ponte des ouvrières une action certaine dont le mécanisme est loin d'être expliqué.

L'inhibition de la ponte des ouvrières par la reine se démontre de diverses manières.

— On isole la reine, des ouvrières, pendant 24 heures en éliminant tous les œufs existants dans le nid. Au bout de ce temps, seul le compartiment qui contient la reine, contient des œufs.

— Pendant l'automne et l'hiver la reine ne pond généralement pas, même si elle est gardée à 27° C. Dans ce cas, il se passe plusieurs mois

sans qu'on puisse voir un œuf dans les élevages. Mais si, dans un tel élevage, on isole un lot d'ouvrières, au bout d'une dizaine de jours elles pondent, alors que le lot témoin contenant la reine est resté stérile.

Le contact avec la reine doit être étroit pour que l'inhibition se manifeste. Si l'on isole la reine avec un petit lot d'ouvrières dans une enceinte grillagée ne permettant aucun passage ni dans un sens, ni dans l'autre, les ouvrières à l'extérieur de l'enceinte seront attirées par l'odeur de la reine ; on les voit, en effet, rassemblées près du grillage de séparation, mais ceci ne les empêchera pas de pondre.

Donc, un contact direct avec une reine vivante est nécessaire pour empêcher les ouvrières de pondre. Il est nécessaire aussi que cette reine soit fécondée. Nous avons gardé des reines vierges en élevage pendant plusieurs mois en les capturant avant l'essaimage. Ailées ou désailées, ces femelles non fécondées n'ont jamais inhibé la ponte des ouvrières. L'inhibition étudiée n'aurait donc pas comme point de départ la simple perception neurosensorielle d'une reine en mouvement. Nous inclinons plutôt à penser qu'il y a élaboration d'une substance chimique douée d'une action spécifique chez cette espèce, tout au moins.

Il était tentant, par analogie avec ce que l'on sait de l'Abeille, de chercher si les glandes mandibulaires de la reine de Fourmi n'avaient pas quelque action semblable. BRIAN et HIBBLE (1963), travaillant sur *Myrmica*, montrent que le contenu de ces glandes a peut-être un rôle comparable à la substance royale de l'abeille. Cependant, nous nous demandons si le siège réel de l'élaboration des sécrétions attractives et inhibitrices de ponte chez les Fourmis en général, n'est pas situé ailleurs.

En effet, la reine de *Messor capitatus* exerce cette double action sur les ouvrières ; or, ses glandes mandibulaires sont inexistantes. Fatalement, le lieu de production de ces substances qui nous intéressent doit être cherché en un autre endroit.

Ponte des ouvrières :

Lorsque les ouvrières sont séparées de la reine, elles se mettent à pondre dans des délais variant de 8 à 13 jours après leur isolement. Les œufs qui sont émis sont très abondants, mais ils proviennent surtout des plus grosses ouvrières, les plus petites semblent bien incapables de pondre.

Etant donné ce temps, relativement court, pour le déblocage de la ponte, nous nous sommes demandé si les ouvrières ne pouvaient pas être à l'origine de la production des mâles. Au début du printemps, il se pourrait que l'action de la reine soit amoindrie et que les Fourmis aient le temps d'échapper à son inhibition.

Chaque fois que nous avons ouvert des colonies renfermant de très jeunes larves mâles, nous avons constaté qu'à ce moment-là, la reine pondait et non les ouvrières. Par ailleurs, il n'est pas possible d'envisager que dans ces cas observés (nids contenant des larves de mâles de taille

inférieure à 2 mm), l'action de la reine ait déjà eu la chance de se manifester de nouveau en arrêtant, comme à l'accoutumée, l'émission des œufs par les ouvrières.

Le problème de la ponte des ouvrières n'est pas simple en vérité. Si l'action de la reine est effective et la levée d'inhibition remarquable, la restitution d'une reine à une colonie orpheline n'entraîne pas automatiquement un nouvel arrêt de la ponte des ouvrières dans des délais comparables à ceux nécessaires au déblocage. Lorsque des Fourmis sont en train de pondre, le fait de rendre la reine n'a pas sur elles d'action réversible immédiate, de telle sorte que leur ponte continue. Nous l'avons pu constater, un mois encore après le retour de la reine. Au bout d'un certain temps, cependant, la ponte décroît d'intensité, mais il est difficile de dire à ce moment-là, si l'on assiste à l'épuisement naturel des ouvrières ou bien, si l'action de la reine commence enfin à se faire sentir.

A la lumière de ces observations, nous affirmons que les premiers œufs pondus au printemps, donnant des mâles, sont bien issus de la reine.

Etat de l'ovaire des ouvrières :

Pour décider si les ouvrières peuvent pondre, éventuellement, en présence de la reine, nous avons cherché des preuves supplémentaires en caractérisant l'état de leurs ovaires. On pouvait penser que la levée d'inhibition de la reine se traduirait par un accroissement de la taille des œufs dans les ovarioles. Mais il n'en est rien, tout au contraire.

Dans ces expériences, nous avons utilisé une technique d'observation *in vivo* préconisée par P. JOLY (1945) pour l'étude de l'ovaire du Dytique. L'organe prélevé est porté dans un verre de montre contenant du sérum physiologique, coloré légèrement avec du rouge neutre. On l'agite un instant dans ce bain, puis on le porte dans un sérum physiologique sans colorant.

La formule du sérum est la suivante :

- eau de mer filtrée : 30 cc
- eau distillée : 50 cc
- $\text{CO}_3 \text{HNa}_2$ à 2 % : 1 cc

Au bout d'un moment, les ovocytes en mauvais état apparaissent pleins de granulations rouges et non homogènes, au contraire, si l'ovaire de la Fourmi contient des œufs prêts à être pondus, ceux-ci ont un chorion qui se comprime un peu sous l'action du sérum. Ils sont homogènes ; le colorant ne les pénétrant pas, ils restent d'une teinte légèrement ivoire. Il est curieux de constater, grâce à cette méthode, que les Fourmis qui ne sont pas en état de pondre ont dans leurs ovaires des ovocytes plus gros que ceux des Fourmis qui pondent. Ces œufs sont

nettement plus grands que ceux normalement émis. En somme, lorsque la ponte ne peut s'effectuer, les ovocytes ont un développement anormal, la perméabilité du chorion est telle qu'ils deviennent hydropiques. Sous l'action de cette croissance pathologique ils se gonflent, leur vitellus perd son homogénéité et il n'est pas rare de voir sur de tels œufs des zones hyalines et d'autres, d'un blanc laiteux attestant l'état de désorganisation interne.

A ce stade hydropique doit faire suite une résorption très rapide. Nous pensons que le temps de résorption est très court car il est rare d'observer des œufs dans cet état; si le stade est bref on a, en effet, beaucoup moins de chance de le saisir. Cependant, la résorption de l'œuf non pondue est effective et laisse comme témoin à la base de l'ovariole, ou plus exactement contre le nouvel œuf qui prend sa place, une petite masse brun-jaune baptisée fort malencontreusement, corps jaune. Cette dénomination pouvant prêter à confusion avec un corps jaune authentique d'Insecte, déjà bien mal nommé.

Ainsi, il n'est pas possible de prendre le volume des plus gros ovocytes contenus dans les ovarioles des ouvrières comme étalon d'activité de ces organes, au contraire.



Fig. 23. — Ovaire d'une ouvrière *major* de 11,5 mm de long, prélevée dans une colonie où la reine est présente.
> < dimension de la plus grande largeur de l'œuf au bas de l'ovariole = 21 divisions du micromètre.

Enfin, lorsque des Fourmis sont en état de pondre, chaque dissection d'animal ne livre pas obligatoirement des ovaires contenant des œufs bien conformés. Les processus de croissance de l'œuf n'aboutissent jamais ici, à l'état hydropique précédemment décrit ; par contre, les phénomènes de résorption sont beaucoup plus nombreux et fréquents. Ainsi, à la base de l'ovariole, on peut trouver 2,3 et même 4 ou 5 œufs massés les uns contre les autres, en train de dégénérer. La coloration au rouge neutre est d'autant plus intense que l'œuf est plus dégradé, de sorte que pour un œuf pondu un certain nombre se résorbent. Ces phénomènes vont aller en s'accroissant au fur et à mesure de la ponte, si bien qu'au

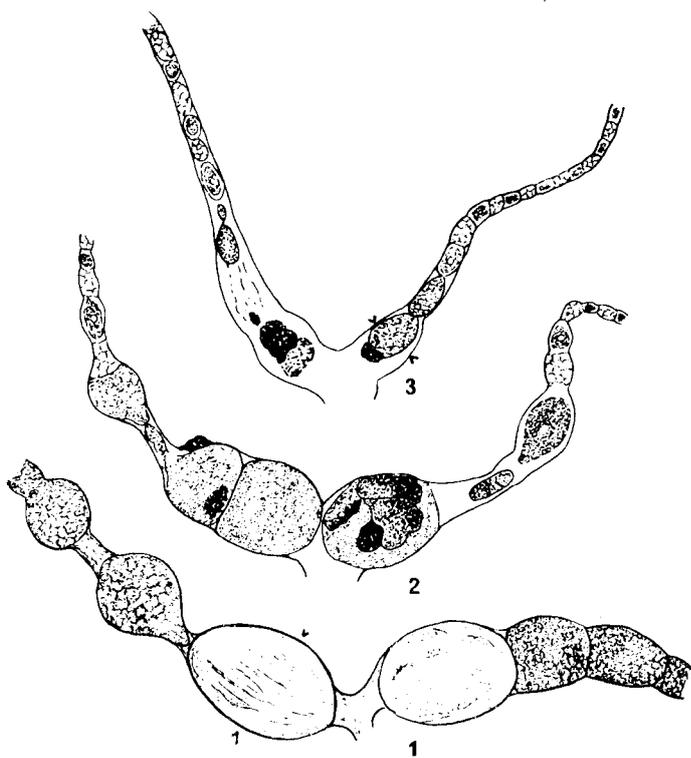


Fig. 24. — 1. Ovaire d'une ouvrière major de 11,5 mm de long prélevée dans la même colonie que l'ouvrière précédente, de même taille. Dans ce cas, la reine a été enlevée et les ouvrières sont devenues pondueuses.

> < Diamètre d'un œuf « normal » devant être pondu 15 divisions du micromètre.

2. 3. Ovaires d'ouvrières ayant pondu. Ouvrières de 11,5 mm de long et provenant de la même colonie que les cas précédents.

— en 2 on voit au bas d'un ovariole plusieurs œufs massés en voie de dégénérescence ;

— en 3 l'ovaire d'une ouvrière ayant beaucoup pondu est complètement atrophie. Diamètre de l'œuf le plus gros : 5 divisions du micromètre.

> <

Les schémas des fig. 23 et 24 sont faits à la même échelle et correspondent à des animaux de taille équivalente.

bout d'un certain temps, les ovaires d'ouvrières qui ont beaucoup pondu deviennent filiformes ; la base des ovarioles ne contient plus que des granules jaunes flottants dans la gaine. Cet état des ovaires ne se voit jamais chez les Fourmis récoltées dans la nature.

Enfin, il est probable aussi que les œufs émis par les ouvrières ne sont pas tous également viables. Lorsque les Fourmis pondent, le nombre des œufs qui s'accumulent devient vite très grand. Ils sont entretenus par les animaux, puis sans raison apparente, un certain nombre se flétrissent et sont alors dévorés. Cette destruction des œufs ne semble pourtant pas liée à une mauvaise alimentation des Fourmis. Toutes les expériences que nous avons pu faire nous ont montré qu'une certaine quantité d'œufs n'éclora jamais et sera consommée.

Si l'on prélève au hasard un paquet d'œufs d'ouvrières et qu'on le plonge dans du fixateur de Duboscq-Brazil, la coque de l'œuf se décolle du vitellus et devient transparente. On peut voir alors ce qu'il y a à l'intérieur de l'œuf et se rendre compte qu'il en existe de deux catégories. La première est formée d'œufs normalement constitués, dans lesquels le vitellus est homogène, en masse compacte. La plupart du temps, on y distingue même les différentes phases du développement embryonnaire. Au contraire, le deuxième groupe de ces œufs d'ouvrières a une structure anarchique, le vitellus n'est pas homogène, parfois il est va-

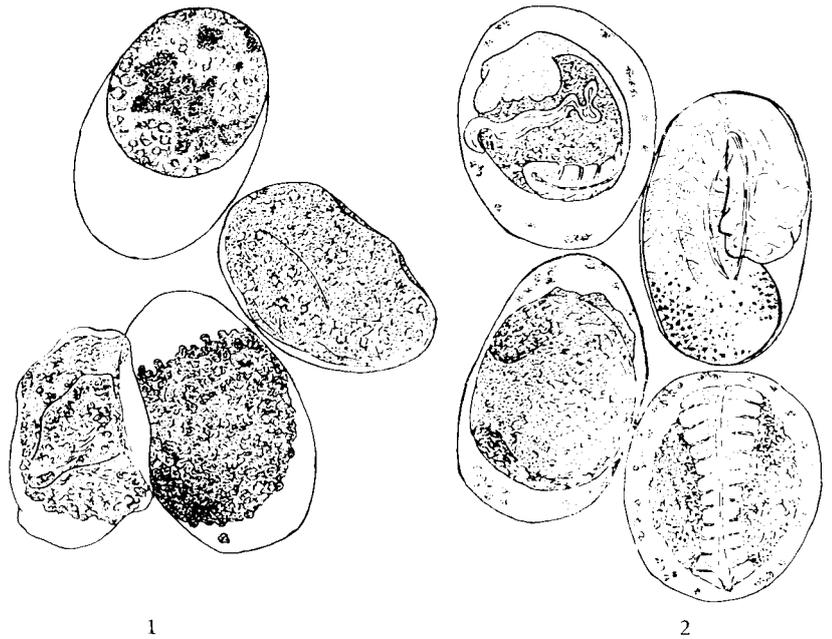


Fig. 25. — Différentes catégories d'œufs d'ouvrières dont la coque a été éclaircie par immersion dans le liquide de Duboscq-Brazil.

- 1 — œufs abortifs destinés à l'alimentation ;
2 — œufs en voie de développement.

cuolisé, et souvent, le chorion en est flétri. Bien que nous n'ayions pu observer la production normale d'œufs alimentaires chez *Messor*, ceux-ci sembleraient en être une préfiguration.

Lorsque des ouvrières d'une colonie orpheline deviennent fécondes, elles pondent un grand nombre d'œufs qui dépasse celui pondue par la reine dans la même colonie, ou une colonie équivalente. Le fait que des ouvrières soumises à l'action de la reine ne pondent pas et que leurs ovaires soient dans un état bien différent de ceux d'ouvrières pondeuses, permet de conclure que, dans cette espèce, l'action de la reine est effective. Elle inhibe la ponte des ouvrières pendant la durée du cycle biologique annuel, en maintenant leurs ovaires dans une sorte d'état quiescent. Les ovocytes se résorbent, sans être pondus, après avoir atteint un état hydropique leur faisant acquérir des tailles supérieures à celles d'œufs normaux.

4. LA BIOLOGIE DE MESSOR STRUCTOR COMPAREE A CELLE DE MESSOR CAPITATUS

Nous avons dit, déjà, que les colonies de *Messor structor* sont beaucoup plus difficiles à fouiller que celles de *Messor capitatus*. Lors d'une fouille on n'est jamais très sûr d'avoir récolté toute la colonie ; aussi, nous n'avons pu envisager d'étude détaillée du cycle de cette deuxième espèce. Cependant, nous pouvons esquisser quelques traits de la biologie de cette Fourmi ; nous verrons ainsi combien elle diffère de *Messor capitatus*.

Polymorphisme :

Nous n'avons pas étudié nous-même le polymorphisme de *Messor structor*, mais cela a été fait par GOETSCH (1942). Dans une colonie de *M. structor* existe une majorité de petits individus, comme chez *M. capitatus* ; toutefois, certaines catégories d'individus intermédiaires pourraient manquer. Mais GOETSCH ne paraît pas avoir mesuré un nombre suffisant de Fourmis pour établir des courbes de polymorphisme représentant l'état réel d'une colonie.

Polygynie :

Un caractère constant des colonies de *M. structor* que nous avons récoltées, est leur polygynie. Nous avons trouvé au moins deux reines par nid, mais souvent beaucoup plus, pour un nombre d'ouvrières non comparable avec les colonies de *M. capitatus* ; les fourmilières de cette dernière étant beaucoup plus peuplées. Le cas le plus remarquable a été fourni par une colonie récoltée en juillet, c'est-à-dire loin de tout essaimage récent et qui comptait 17 femelles désailées, groupées ensemble, pour environ 450 ouvrières au total.

Comme cela est souvent le cas lorsqu'il y a polygynie chez les Fourmis, ces femelles sont peu attractives pour les ouvrières. Leur fécondité doit être faible car le nombre d'ovarioles de leurs ovaires est du même ordre que ceux de *M. capitatus*, or les colonies de *M. structor* sont beaucoup moins peuplées et le couvain jamais très abondant.

Attractivité de la reine :

La faible attractivité des reines de *M. structor* se remarque en particulier, dans les extraits que l'on peut obtenir par macération des corps entiers dans l'éther de pétrole. A la suite de Stumper, nous avons constaté que les extraits de *M. structor* sont peu — ou pas — actifs sur les ouvrières de cette espèce, alors que c'est le contraire dans le cas de *M. capitalus*. Cependant, une seule reine de *M. structor* inhibe la ponte des ouvrières avec lesquelles, elle est maintenant en élevage.

Les sexués et l'essaimage :

Nous n'avons pu déterminer la date exacte d'apparition des sexués ; cependant, il est certain que ceux-ci sont présents dans les nids à la fin de l'été. E. ANDRÉ (1881) rapporte que *M. structor* essaime deux fois par an, une fois en automne, une fois au printemps. Nous n'avons jamais vu l'essaimage d'automne alors que chaque année, pendant six ans, nous avons observé celui de printemps. Différents auteurs (ANDRAS-FALVY A. 1961, MEYER, 1927) qui ont étudié cette espèce de Fourmi, relatent un essaimage en mars-avril, en général, pour l'Europe et ne signalent pas d'essaimage automnal. Aussi nous demandons-nous si E. ANDRÉ n'a pas confondu deux espèces voisines, difficiles à distinguer morphologiquement peut-être, mais dont la distinction éthologique est certaine ?

Quoi qu'il en soit, les sexués de *M. structor* qui essaiment au printemps ont donc passé l'hiver à l'état imaginal dans leur colonie d'origine (nous l'avons vérifié). La vie des mâles de cette espèce est donc beaucoup plus longue que celle des mâles de *M. capitatus* qui s'accouplent en septembre. (Si ces mâles étaient produits au début du printemps comme c'est le cas pour *M. capitatus*, ils vivraient donc presque un an).

Reproduction des colonies :

Pour *M. structor*, de même que pour *M. capitatus*, nous n'avons jamais rencontré de fondatrice isolée dans la nature. Cependant, les études de MEYER (1926) ont montré que la fondation à partir de femelles isolées ou groupées est possible.

Il est rapporté aussi que les colonies de *M. structor* peuvent se reproduire par bouturage. A ce propos, nous relatons des observations qui nous laissent perplexes ; notons que nous n'avons jamais rien trouvé de semblable chez *M. capitatus*.

Pendant la belle saison, nous avons voulu capturer des colonies de *M. structor*, repérables par leurs petits cratères de déblais. Or, il est arrivé que certaines de ces fouilles ont fourni seulement un petit lot d'ouvrières sans reine, ni couvain, ni grenier. Malgré la structure diffuse des nids de cette espèce une observation minutieuse de ces cas étranges nous a permis de conclure que ces ouvrières n'étaient pas en relation *directe* avec leur colonie d'origine.

Préparaient-elles un bouturage de la colonie ? La réponse est difficile à donner faute d'avoir pu saisir le bouturage lui-même. En effet, une fois celui-ci effectué, comment reconnaître qu'il s'agit d'une colonie fille ? Toutefois, ces faits inclinent à penser que les ouvrières qui travaillaient là, préparaient une nouvelle demeure, peut-être en prévision d'une scission de la colonie.

M. capitatus n'est pas une espèce polycalique. *M. structor* non plus, à proprement parler. En effet, des groupes d'ouvrières et de reines bien individualisées, n'entretiennent pas entre eux d'échanges variés. Cependant, un nid de *M. structor* comprend parfois plusieurs unités de reines et d'ouvrières, reliées par un réseau de petites galeries. Mais, à considérer l'architecture des nids, la répartition du couvain et des greniers, nous sommes certain que ces ensembles ne forment, en réalité, qu'un seul et même nid. Toutefois, la tendance à la ségrégation de différents éléments de la colonie, jointe à la polygynie seraient peut-être un jalon dans l'évolution vers le polycalisme.

Comme nous le voyons, ces deux espèces de *Messor* qui cohabitent presque en Périgord Noir ont des différences très marquées dans leur biologie. Mais pour ce qui est dans la récolte des graines et de leur mode d'utilisation, les différences s'effacent ne laissant apparaître que l'adaptation générale au régime granivore.

R E S U M E

L'étude du cycle biologique annuel de *M. capitatus* nous a permis de déterminer le mode d'évolution du couvain et l'apparition des diverses castes au cours des saisons.

— Pendant l'hiver, il n'y a pas d'œufs et toutes les larves sont de petite taille.

— Au printemps, la croissance des larves et la ponte de la reine reprennent. Les premières ouvrières formées sont en majorité de petite taille. C'est à la reprise de la ponte que sont produits les œufs destinés à donner des mâles. Ceux-ci sont issus de la reine et se développeront sans diapause.

— Pendant la première partie de l'été (jusqu'au 15 août environ) vont apparaître les femelles ailées. Le devenir de cette caste semble être fixé avant l'hivernage précédent. C'est cependant cette période de

l'été que naissent aussi les plus grosses ouvrières. Après le 15 août l'activité de reproduction va diminuer légèrement. Les individus qui atteindront le stade imaginal seront progressivement moins gros.

— Finalement, on entrera dans la phase automnale du cycle. C'est à ce moment que se situe l'essaimage (après la mi-septembre) pour *M. capitatus*. La ponte de la reine s'arrête, la croissance des larves diminue bien que la température soit encore nettement supérieure à celle qui a présidé au démarrage printanier. Dès la fin octobre, en général, les colonies sont entrées dans le cycle d'hiver, toutes les larves sont alors de petite taille, il n'y plus ni pré-nymphe, ni nymphe. Ce repos hivernal semble indispensable à la restauration de la fonction ovarienne de la reine.

Dans une colonie de *M. capitatus* le nombre des petits individus est toujours très important en comparaison du nombre de Fourmis de grande taille. Cela est dû au fait qu'à tout moment la production des ouvrières minor est plus abondante que celle des ouvrières média ou major et ce phénomène est particulièrement accusé au printemps et à l'automne. A ces époques, les animaux qui arrivent à l'état imaginal sont pour la plupart de petite dimension. Aussi la courbe représentative du polymorphisme de ces Fourmis présente-t-elle un maximum pour les plus petites tailles et décroît-elle progressivement jusqu'aux plus grandes. C'est une courbe unimodale, mais ne s'apparentant pas à une courbe de Gauss.

Ces Fourmis, tout au long de leur vie, sont soumises à l'influence de la reine qui les empêche de pondre et maintient leurs ovaires dans un état particulier ; ceux-ci contiennent en permanence de gros ovocytes hydropiques. Cet état de l'ovaire a pu laisser croire à Lespès (1863) que *M. structor* avait des ovarioles complètement développés. En réalité les Fourmis de cette espèce non plus, ne pondent pas en temps normal.

M. structor présente dans sa biologie d'assez nettes différences avec *M. capitatus*. Déjà, au chapitre précédent nous avons noté des dissimilitudes dans l'écologie de ces deux espèces, maintenant il nous faut ajouter que les nids de *M. structor* sont très généralement polygynes alors que c'est l'inverse chez *M. capitatus*. *M. capitatus* essaime en automne, *M. structor*, au contraire, essaime au printemps, les sexués passant l'hiver dans le nid à l'état imaginal. Il est possible que dans des pays plus méditerranéens cette espèce essaime deux fois, à l'automne et au printemps, mais, en Europe, seul, l'essaimage printanier a été observé.

Maintenant que nous connaissons la végétation des terrains où vivent les *Messor* et que nous avons établi le cycle annuel de *M. capitatus* il va nous être possible, dans un autre travail, d'étudier le mode de formation et d'utilisation des greniers au cours de l'année. Nous essaierons d'évaluer l'intérêt que présente pour ces Fourmis la présence constante de réserves alimentaires à leur disposition.

AUTEURS CITES

- ANDRASZALVY (A.), 1961. — Mitteilungen über Daten des Hochzeitsfluges verschiedener Ameisenarten in Urgan und Ergebnisse von versuchen der Koloniegründung im *Formica* bei diesen Arten. *Ins. Soc.* 8, 299-310.
- ANDRE (E.) — *Species des Hyménoptères d'Europe*, T. II, 1881.
- BERNARD (F.), 1955. — Fourmis moissonneuses nouvelles ou peu connues des montagnes d'Algérie et révision des *Messor* du groupe *structor*. (Latr.). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord.* 45, 354-365. — 1951. Adaptations au milieu chez les Fourmis sahariennes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse.* 86, 88-96. — 1964. Recherches écologiques sur les Fourmis des sables sahariens. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 1, 615-637.
- BRIAN (M.V.) et HIBBLE (J.), 1963. — 9 exociec. trans. 2 enci acid and *Myrmica* queen extracts tested for influence on brood in *Myrmica*. *J. Insect Physiol.*, 9, 25-34.
- FIELDE. 1905. — Temperature as a factor in the development of ants. *Biol. Bull.*, 10, 361-367.
- COETSCH (W.), 1928. — Beiträge zur Biologie Körnersammelnden Ameisen (I Teil) *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 10, 353-419. — 1930. Beiträge Körnersammelnden Ameisen (II Teil) *Ibidem*, 16, 371-452. — 1930. Körnerverwertung, Arbeitsleistung und Benachrichtigung bei getreidesammelnden Ameisen *Forsch. Fortschr.*, 6, 42-43. — 1942. Beiträge zur Biologie spanischer Ameisen *EOS*, XVIII, 175-241. — 1953 a. Beiträge zur Biologie der Sozialen Insekten in Spanien. *EOS*, XXIX, p. 235-80. — 1953 b *Vergleichende Biologie der Insekten - Staaten*. Akademische Verlags. Leipzig. Geest et Portig K.G.
- JANET. 1904. — *Observations sur les Fourmis*. Limoges. Ducourtioux et Gout.
- JOLY (P.), 1945. — La fonction ovarienne des Dytiscides. *Arch. Zool. Exp. et gen.*, 84, 49-153.
- LAVERGNE (D.). — Recherches sur quelques associations végétales des environs de Périgueux (D.E.S.). — *Cartes de la végétation de la France* ed. C.N.R.S.
- LESPEDES (Ch.), 1863. — Observations sur les Fourmis neutres. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 4^e ser., 19, 241-251.
- MAILLET (P.), 1957. — Contribution à l'étude de la biologie du Phylloxéra de la vigne. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 11^e série, 283-410.
- MEYER. 1927. — Die Ernährung der Mutterameise und ihrer Brut während der Solitären Koloniegründung. *Biol. Zentralbl.*, 47, 264-307.
- MOGGRIDGE (J.T.), 1873. — *Harvesting Ants*. London. Greeve.
- PAIN (J.), 1961. — Sur la phéromone des reines d'Abeilles et ses effets physiologiques. *Ann. Abeille*, 4, 73-152.
- PÉRON. 1907. — *Aphaenogaster (Messor barbara nigra) fondation de nouvelles colonies* *Bull. Soc. ent.*, p. 280-282.
- PLATEAU-QUENU (C.), 1959. — Un ouveau type de société d'Insectes *Halictes marginatus* Brullé, *Hyménoptère Apoidea*. *Année Biol.*, 35, p. 325-444.
- REY (P.), 1960. — *Essai de phytocinétique biogéographique*. Paris, ed. C.N.R.S.
- STUMPER (R.), 1956. — Sur les sécrétions attractives des Fourmis femelles. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 242, 2487.
- VIROT (R.), 1953. — Végétation du Bas-Périgord. *Cahiers des Naturalistes Bull. des N.P.* n. s. 8, p. 103-112 ; 1954 n. s. 9, p. 25-40 ; 1955 n. s. 11, p. 3-20 ; 1955 n. s. 11, p. 53-63.