

UNIVERSITE PARIS XIII

École Doctorale de Galilée

THÈSE

Présentée pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ PARIS XIII

Discipline : Éthologie

Par

Benoit Jean Bernard JAHYNY

VOLUME 1 / 2

<p>Histoire Naturelle du genre de fourmis néotropical <i>Thaumatomyrmex</i> Mayr 1887 (Arthropoda, Insecta, Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae, Thaumatomyrmecini)</p>
--

présentée et soutenue le 28 janvier 2010 devant le jury composé de:

P. JAISSON	Professeur (Université Paris XIII, Villetaneuse)	Président
A. LENOIR	Professeur émérite (Université François Rabelais, Tours)	Rapporteur
C. PEETERS	Directeur de Recherche CNRS (Université Paris VI)	Rapporteur
S. LACAU	Professeur (UESB, Itapetinga, BA, Brésil)	Examineur
J. ORIVEL	Chercheur CNRS (Université Paul Sabatier, Toulouse)	Examineur
D. FRESNEAU	Professeur (Université Paris XIII, Villetaneuse)	Examineur (Codirecteur)
J.H.C. DELABIE	Professeur (UESC - CEPEC/CEPLAC, Itabuna, BA, Brésil)	Examineur (Codirecteur)

Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée (EA 4443)
et Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisa do Cacao (CEPEC/CEPLAC)

*À mes parents, ils comprendront,
e à Raquel, ela entenderá*

Remerciements

Ce furent sept ans de dur labeur, de travail dans l'ombre, de longues lectures et réflexions, d'essais/erreurs, de frustrations, de désillusions, de malchance, de dispersion (un peu) ; les motifs de joies et de satisfactions furent peu nombreux, mais toujours très intenses et je n'ai jamais abandonné car si « impossible n'est pas français, « sou brasileiro abaianizado de adoção e por isso desisto nunca ! ». Tout cela ne s'est pas fait sans l'apport des amitiés anciennes ou nouvelles que j'ai pu nouer, ni sans l'aide indéfectible de ma famille.

J'aimerais remercier simplement :

- ❖ les membres du jury pour avoir accepté de corriger ce manuscrit en deux volumes.
- ❖ mes deux directeurs de thèse, Dominique et Jacques qui ont su être patients et faire avec ma façon de voir les choses.
- ❖ les directeurs des laboratoires dans lesquels j'ai pu développer ma recherche : P. Jaisson (LEEC, Villetaneuse, France), J.H.C. Delabie (Laboratório de Mirmecologia, Ilhéus, BA, Brésil), O.C. Bueno (CEIS, Rio Claro, SP, Brésil), H. Vasconcelos (LEIS, Uberlândia, MG, Brésil), C.R.F. Brandão (MZUSP) et J. Longino (ALAS, La Selva, Costa Rica).
- ❖ les chercheurs qui m'ont donné certaines données, leur nom sera cité dans le texte.
- ❖ les personnes qui m'ont aidé occasionnellement pour certaines parties de ma thèse : Crispim, Zé et Rafael (récoltes de coquilles d'escargots) ; Meire (photos coquilles, identification de fourmis) ; Cléa, Karina et Luisa (collaboration pour la cytogénétique) ; Yana (identification des termites) ; Renata et Cauê (terrain à Uberlândia) ; Alê et Brena (étude *Dipteryx panamensis*) ; Cenilda (micromètre) ; Marie-Claire (MEB) ; Quentin (biométrie, articles, références bibliographiques) ; Raquel (références bibliographiques) ; Alain (informatique) ; mes parents (orthographe).
- ❖ tous ceux avec qui j'ai partagé la vie de recherche dans les différents laboratoires dans lesquels je suis passé, notamment au Laboratório de Mirmecologia.
- ❖ tous ceux qui m'ont hébergé à l'occasion au Brésil et en France.
- ❖ et j'aimerais remercier spécialement Monique Nguyen Duy-Jacquemin, du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, qui m'a apporté une aide précieuse pour mieux comprendre le monde des Penicillata, elle les a notamment tous identifiés.
- ❖ ainsi que Sébastien Lacau qui m'a initié à la passionnante quête des fourmis tropicales, c'est mon équivalent Brown de Wilson !

Table des matières du volume 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE	16
<i>Objectifs de la thèse</i>	20
<i>Composition du manuscrit</i>	20
<i>Description du contenu des chapitres du premier volume</i> :	20
<i>Description du contenu des annexes du second volume</i> :	21
<hr/>	
CHAPITRE 1 - LE GENRE <i>Thaumatomyrmex</i> MAYR 1887 : SYNOPSIS DE SA TAXINOMIE, SYSTEMATIQUE ET BIOGEOGRAPHIE (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE, THAUMATOMYRMECINI)	23
1. Introduction	25
2. Synopsis systématique du genre <i>Thaumatomyrmex</i>	26
3. Principales caractéristiques morphologiques pour le genre <i>Thaumatomyrmex</i> : diagnose simplifiée du genre (modifiée d'Emery (1911) et de Kempf (1975)).	26
4. Diagnose simplifiée des groupes d'espèces	27
4.1. Groupe <i>mutilatus</i> (modifié de Kempf 1975)	27
4.2. Groupe <i>cochlearis</i> (modifié de Kempf 1975 ; Fontenla 1995 ; Baroni Urbani & De Andrade 2003)	28
4.3. Groupe <i>ferox</i> (modifié de Kempf 1975)	28
4.3.1. sous-groupe 1 (<i>sensu</i> Kempf 1975)	28
4.3.2. sous-groupe 2 (<i>sensu</i> Kempf 1975)	29
4.3.3. <i>Thaumatomyrmex soesilae</i> Makhan, 2007	29
5. Description de deux nouveaux caractères morphologiques : le denticule triangulaire et pointu à la base de la dent apicale de la mandibule et le tubercule pointu central du labre chez les femelles de certaines <i>Thaumatomyrmex</i>	32
5.1. Le denticule triangulaire et pointu	32
5.2. Le denticule pointu central du labre	35
6. Remarques sur le placement phylogénétique du genre <i>Thaumatomyrmex</i> au sein de Formicidae	37
7. Remarques sur la taxinomie du genre <i>Thaumatomyrmex</i>	38
8. Estimation du nombre d'espèces du genre <i>Thaumatomyrmex</i>	40
9. Biogéographie du genre <i>Thaumatomyrmex</i>	42
9.1. Distribution géographique des espèces et des groupes d'espèces	48
9.1.1. Groupe <i>mutilatus</i>	48
9.1.1.1. <i>Thaumatomyrmex mutilatus</i>	48
9.1.1.2. <i>Thaumatomyrmex contumax</i>	51

9.1.1.3. Conclusion sur la distribution du groupe <i>mutilatus</i>	51
9.1.2. Groupe <i>cochlearis</i>	56
9.1.3. Groupe <i>ferox</i>	58
9.1.3.1. <i>T. atrox</i> , <i>T. manni</i> et <i>Thaumatomyrmex</i> sp.10	58
9.1.3.2. <i>T. paludis</i>	59
9.1.3.3. <i>T. soesilae</i> , <i>Thaumatomyrmex</i> sp.6 et <i>Thaumatomyrmex</i> sp.7	60
9.1.3.4. <i>T. ferox</i> , <i>Thaumatomyrmex</i> sp.11 et <i>Thaumatomyrmex</i> sp.15	61
9.1.3.5. <i>T. zeteki</i> , <i>Thaumatomyrmex</i> sp.9 et <i>Thaumatomyrmex</i> sp.14.....	62
9.1.3.6. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.8.....	63
9.1.3.7. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.1, <i>Thaumatomyrmex</i> sp.2, <i>Thaumatomyrmex</i> sp.3, <i>Thaumatomyrmex</i> sp.4, <i>Thaumatomyrmex</i> sp.5 et <i>Thaumatomyrmex</i> sp. Ipaba	64
9.1.3.8. Conclusion sur la distribution des espèces du groupe <i>ferox</i>	66
9.2. Conclusion sur la distribution géographique du genre <i>Thaumatomyrmex</i>	70
10. La sympatrie et la parapatrie dans le genre <i>Thaumatomyrmex</i>	72
10.1. Parapatrie entre les espèces brésiliennes <i>T. contumax</i> et <i>T. mutilatus</i>	72
10.2. Sympatrie entre les espèces brésiliennes <i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 et <i>T. contumax</i>	77
10.3. Sympatrie entre les espèces brésiliennes <i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 et <i>T. mutilatus</i>)	77
10.4. Parapatrie entre les espèces brésiliennes <i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 et <i>Thaumatomyrmex</i> sp.2.....	78
10.5. Sympatrie entre les espèces brésiliennes <i>Thaumatomyrmex</i> sp.2 et <i>T. contumax</i>	79
10.6. Parapatrie entre les espèces brésiliennes <i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 et <i>Thaumatomyrmex</i> sp.5.....	79
10.7. Sympatrie entre <i>T. zeteki</i> et <i>T. atrox</i>	81
10.8. Sympatrie entre <i>Thaumatomyrmex</i> sp.11 et <i>T. atrox</i>	81
10.9. Parapatries entre <i>Thaumatomyrmex</i> sp.3 et <i>T. paludis</i> d'Alter do Chão et de Santarém (Pará, Brésil) et entre <i>Thaumatomyrmex soesilae</i> et <i>T. paludis</i> à Manaus (Amazonas, Brésil)	81
10.10. Possible sympatrie entre <i>Thaumatomyrmex</i> sp.3, <i>Thaumatomyrmex</i> sp.6 et <i>T.</i> <i>atrox</i> dans le Parque Nacional Henry Pittier au Venezuela	81
10.11. Allopatricité des espèces cubaines du groupe <i>cochlearis</i>	82
10.12. Traits caractéristiques des sympatries dans le genre <i>Thaumatomyrmex</i>	83
11. Conclusion.....	87

CHAPITRE 2 - LOCALITÉS DE RÉCOLTES ET MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE. 88

1. Localités de récoltes	89
1.1. Brésil	92
1.1.1. Etat de Bahia	92
1.1.1.1. Buerarema-BA	92
1.1.1.2. Ilhéus	92
1.1.1.3. Itororó	95
1.1.1.4. Itambé	95
1.1.1.5. Barrolândia	96
1.1.1.6. Ubaitaba	96
1.1.1.7. Itacaré	96
1.1.1.8. Almadina	97
1.1.1.9. Itapetinga	97
1.1.2. Etat du Minas Gerais, Uberlândia	97
1.1.3. Etat de São Paulo, Rio Claro	98
1.1.4. Etat du Mato Grosso do Sul, Bonito	98
1.1.5. Etat du Paraná	98
1.2. Costa Rica, province d’Heredia, Puerto Viejo de Sarapiquí	99
2. Méthodologie générale	99
2.1. Elevage des colonies de <i>Thaumatomyrmex</i> en laboratoire	99
2.1.1. Fabrication des nids	99
2.1.2. Conditions d’élevage des colonies en laboratoire	100
2.1.3. Nourrissage des colonies au laboratoire	100
2.2. Marquage individuel des femelles de <i>Thaumatomyrmex</i>	101
2.3. Morphométrie	101
2.4. Liste des acronymes des institutions citées	102

CHAPITRE 3 - ÉTUDE DE L’ÉCOLOGIE ET DU COMPORTEMENT DE NIDIFICATION DANS LE GENRE *Thaumatomyrmex*

Résumé	106
Notes :	108
1. Introduction	110
2. Matériel et méthodes	111
<i>Récolte des nids</i>	111
<i>Recueil des données dans la littérature et les collections muséologiques</i>	112

3. Résultats	113
3.1. Caractéristiques écologiques de différentes espèces du genre <i>Thaumatomyrmex</i>	113
3.2. Comportement de nidification de sept espèces de <i>Thaumatomyrmex</i>	114
3.2.1. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 (Brésil, Bahia - cacaoyère, forêt tropicale humide, forêt saisonnière semi-décidue)	117
3.2.2. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.2 (Brésil, BA - cacaoyère, forêt tropicale humide) ..	118
3.2.3. <i>Thaumatomyrmex contumax</i> (Brésil, BA - cacaoyère, forêt tropicale humide, forêt saisonnière semi-décidue)	120
3.2.4. <i>Thaumatomyrmex mutilatus</i> (Brésil, BA, MG, SP, PR)	121
<i>FozdoIguaçu-PR</i>	122
3.2.5. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.11 (LaSelva-CostaRica - forêt tropicale humide)	124
3.2.6. <i>Thaumatomyrmex atrox</i> (Panama, île de Barro Colorado - forêt tropicale humide)	124
3.2.7. <i>Thaumatomyrmex ferox</i> (Honduras, forêt)	125
4. Discussion	125
4.1. Caractéristiques écologiques de plusieurs espèces du genre <i>Thaumatomyrmex</i>	125
4.2. Comportement des femelles de <i>Thaumatomyrmex</i> lors de l'ouverture du nid ou lors d'une autre perturbation extérieur	126
4.3. Les <i>Thaumatomyrmex</i> : des fourmis rares ?	128
4.4. Comportement de nidification de plusieurs espèces du genre <i>Thaumatomyrmex</i>	128
4.4.1. Des nids dans le sol ?	128
4.4.2. Des nids dans les arbres ?	130
4.4.3. Les nids dans les coquilles d'escargot	131
4.4.4. Les nids dans les fragments de termitière en « carton » (bois digéré plus ou moins lié par des particules de terre)	131
4.4.5. Les nids dans les monticules de termitière en terre	131
4.4.6. Les nids dans les fruits	132
4.4.7. Des nids dans les nids en terre de guêpes solitaires	133
4.4.8. Les nids dans les cocons de Lepidoptera	133
4.4.9. Les nids dans les troncs, les branches et les branchettes « naturelles » ou « artificielles »	134
4.4.10. Comportement de nidification de deux espèces de <i>Thaumatomyrmex</i> sympatriques	135
4.4.11. Caractéristiques des sites de nidification utilisés	136
5. Conclusion	137

CHAPITRE 4 - COMPORTEMENT ALIMENTAIRE ET DÉFENSE DU NID DANS LE GENRE *Thaumatomyrmex* 139

Résumé 140

Notes : 142

A. Comportement alimentaire de plusieurs espèces du genre *Thaumatomyrmex* : réelle spécialisation ? 142

A.1. Introduction 142

A.2. Matériel et méthodes 143

A.2.1. Etude type « cafétéria » 143

A.2.2. Analyse du contenu des nids de *Thaumatomyrmex* 144

A.2.3. Etude des séquences de chasse et d'épilation des *Thaumatomyrmex* sur les *Penicillata* 145

A.3. Résultats 145

A.3.1. Etude type « cafétéria » et analyse du contenu des nids 145

A.3.1.1. *Thaumatomyrmex* sp.1 145

A.3.1.2. *Thaumatomyrmex contumax* et *Thaumatomyrmex mutilatus* 147

A.3.1.3. *Thaumatomyrmex* sp.11 148

A.3.1.4. Les autres espèces de *Thaumatomyrmex* 148

A.3.2. Séquences de chasse et d'épilation des *Penicillata* par les *Thaumatomyrmex* (basées sur Brandão et al. 1991 et Jahyny et al. 2008, mais avec des compléments) 148

A.3.2.1. Le fourragement 148

A.3.2.2. Détection et capture du *Penicillata* 149

A.3.2.3. Transport des proies 150

A.3.2.4. Epilation du *Penicillata* 152

A.4. Discussion 155

A.4.1. Régime alimentaire : réelle spécialisation ? 155

A.4.2. Description de la proie typique : les *Penicillata* 158

A.4.3. Les séquences de chasse et d'épilation 161

A.4.4. L'épilation du *Penicillata* et des collemboles 162

A.4.5. Paralysie du *Penicillata* 162

A.4.6. Adaptations morphologiques et comportements spécifiques à la prédation sur les *Penicillata* 162

A.4.7. *Thaumatomyrmex* vs *Penicillata* : coévolution prédateur-proie ? 165

A.5. Conclusion 166

A.5.1. Régime alimentaire ancestral des <i>Thaumatomyrmex</i>	166
A.5.2. les coûts et les bénéfices de la chasse quasi exclusive de <i>Penicillata</i>	167
B. D'une prédation spécialisée originale à la défense du nid chez un insecte social : réutilisation de la défense des <i>Penicillata</i> par les <i>Thaumatomyrmex</i>	170
B.1. Introduction	170
B.2. Matériel et méthodes	172
B.2.1. Notes : défense des <i>Penicillata</i> chassés par les <i>Thaumatomyrmex</i> étudiées	172
B.2.2. Détails des colonies ou nids des différentes espèces utilisées	173
B.2.3. Introduction des <i>Cerapachys</i> et des <i>A. simoni</i> dans l'aire de fourragement des <i>Thaumatomyrmex</i>	174
B.3. Résultats	175
B.3.1. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 vs <i>Cerapachys</i>	175
B.3.2. <i>Thaumatomyrmex</i> <i>contumax</i> vs <i>Anochetus simoni</i>	176
B.4. Discussion	177
B.4.1. Les trichomes : une défense passive efficace ?	177
B.4.2. Autres rôles possibles pour les murs et les barrières de trichomes caudaux à crochets et rôle des trichomes dentelés latéraux et dorsaux.....	180
B.4.3. Les écailles des <i>Penicillata</i> Synxenidae et les écailles de collemboles (Insecta, Collembola)	181
B.4.4. Les <i>Thaumatomyrmex</i> : seule cas de la réutilisation de la proie (animale) par un prédateur ?	182
B.5. Conclusion	183
B.5.1. La défense du nid chez les insectes sociaux	183
B.5.2. En quoi la spécialisation alimentaire sur les Diplopoda <i>Penicillata</i> constitue-t-elle un avantage sélectif ? Quel est le lien entre celle-ci et les autres caractéristiques écologiques et comportementales des <i>Thaumatomyrmex</i> ?	184

**CHAPITRE 5 - STRATEGIES DE REPRODUCTION ET TAILLE DES NIDS DANS
LE GENRE *Thaumatomyrmex***

Résumé	188
A. Introduction	191
B. Des espèces avec gyne, d'autres sans gyne dans le genre <i>Thaumatomyrmex</i> Mayr, et observations sur les mâles et l'accouplement	193
B.1. Présence du morphotype gyne dans les collections myrmécologiques.....	193
B.2. Des espèces sans gyne ?	194
B.3. Distribution géographique des espèces avec et sans gyne	194

B.4. Différences morphométriques entre les femelles des morphotypes gyne et ouvrière	196
B.5. Discussion : Présence et absence du morphotype gyne dans le genre <i>Thaumatomyrmex</i>	197
B.6. Observations sur les mâles et l'accouplement dans le genre <i>Thaumatomyrmex</i>	200
B.7. Conclusion	203
C. Un trait d'insecte subsocial chez une fourmi : la diminution de la fécondité par la production d'œufs géants chez les <i>Thaumatomyrmex</i>	204
C.1. Matériel et méthodes	205
C.2. Résultats	206
C.2.1. Taille des œufs.....	206
C.2.2. Comportement de ponte	208
C.3. Discussion	208
D. Notes sur l'émergence des imagos femelle et mâle	211
E. Les micro-nids de moins de quatre femelles des espèces sans gynes mais avec gamergates de <i>Thaumatomyrmex</i>	215
E.1. Matériel et méthodes	215
E.1.1. Récolte des nids	216
E.1.2. Lien entre les nids proches : rencontres inter-nids	217
E.1.3. Indépendance reproductrice des nids	225
E.2. Résultats	225
E.2.1. Lien entre les nids proches : rencontres inter-nids	225
E.2.1.1. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	225
E.2.1.2. <i>Thaumatomyrmex contumax</i>	226
E.2.2. Indépendance reproductrice des nids : dissections des femelles	235
E.2.2.1. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	235
E.2.2.2. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.2	235
E.2.2.3. <i>Thaumatomyrmex contumax</i>	235
E.2.2.4. <i>Thaumatomyrmex mutilatus</i>	236
E.2.2.5. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.11	236
E.3. Discussion : liens inter-nids et indépendance reproductrice des nids.....	236
E.4. Taille des nids : nombre de femelles par nid et nombre d'immatures en fonction du nombre de femelles	241
E.4.1. Résultats	241
E.4.1.1. Nombre de femelles par nid	241
E.4.1.2. Nombre d'immatures en fonction de celui de femelles dans le nid	242

E.4.2. Discussion	246
E.4.2.1. Nombre de femelles par nid	246
E.4.2.2. Nombre d'immatures en fonction de celui de femelles dans le nid	247
E.4.2.3. Facteurs pouvant expliquer le faible nombre de femelles dans les nids des espèces de <i>Thaumatomyrmex</i> se reproduisant exclusivement par gamergates	249
E.4.2.4. Modes possibles de fondation des nids pour les espèces de <i>Thaumatomyrmex</i> se reproduisant exclusivement par gamergates	253
E.4.3. Conclusion	255

CHAPITRE 6 - ORGANISATION SOCIALE DANS LES MICRO-NIDS DE DEUX ESPECES À GAMERGATES DU GENRE *Thaumatomyrmex*

Résumé	258
1. Introduction	260
2. Matériel et méthodes	261
2.1. Les espèces et les nids utilisés	261
2.2. Les méthodes d'échantillonnage des données comportementales	262
2.3. Le statut reproducteur des femelles : les dissections	263
2.4. Notes	263
2.5. Analyse des données : éthogramme	263
3. Résultats	268
3.1. Le statut reproducteur des femelles : les dissections	268
3.2. Organisation sociale	268
3.2.1. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	268
3.2.1.1. Analyse générale	268
3.2.1.2. Analyse nid par nid	274
3.2.1.3. Synthèse des analyses nid par nid	275
3.2.2. <i>Thaumatomyrmex contumax</i>	276
3.2.2.1. Analyse générale	276
3.2.2.2. Analyse nid par nid	282
3.2.2.3. Synthèse des analyses nid par nid	285
4. Discussion	286
4.1. Comportements particuliers	286
4.2. Régulation de la reproduction et division du travail	288
4.2.1. <i>Thaumatomyrmex contumax</i>	288
4.2.2. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	291

5. Conclusion	293
<hr/>	
DISCUSSION GÉNÉRALE	296
A. Synopsis des caractéristiques systématiques, biogéographiques, écologiques et comportementales du genre <i>Thaumatomyrmex</i> mises en évidence dans les précédents chapitres	298
B. Histoire évolutive du genre <i>Thaumatomyrmex</i>	302
C. Quel est le stade social des <i>Thaumatomyrmex</i> ?	304
C.1. Les formes d'organisation sociales chez les Hymenoptera	304
C.2. Réversion sociale et point de non retour	304
C.3. Le cas des espèces à gamergates du genre <i>Thaumatomyrmex</i> : des espèces eusociales ?	305
C.3.1. Quelques facteurs limitant la réversion des <i>Thaumatomyrmex</i> vers un état subsocial ou solitaire	307
C.3.2. La réversion sociale chez les hyménoptères et l'organisation sociale des espèces de <i>Thaumatomyrmex</i> à gamergates à la lumière de la théorie de sélection de parentèle ou théorie d'Hamilton	308
C.3.3. En quoi les <i>Thaumatomyrmex</i> peuvent-elles aider à mieux comprendre l'origine de la socialité chez les Hymenoptera ?	309
<hr/>	
Références bibliographiques :	312

Table des matières du volume 2

ANNEXE 1 - ÉTUDE CYTOGÉNÉTIQUE DE QUATRE ESPÈCES DU GENRE <i>Thaumatomyrmex</i>	347
1. Introduction	348
2. Matériel et méthodes	353
3. Résultats	355
4. Discussion	360
5. Conclusion	372

Références bibliographiques :	375
-------------------------------------	-----

ANNEXE 2 - BRÈVE DESCRIPTION DES CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES DE CERTAINES ESPÈCES DU GENRE *Thaumatomyrmex*. 387

1. Espèces du groupe <i>ferox</i>	388
1.1. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	388
1.2. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.2 ⁸⁴	388
1.3. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.3	388
1.4. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.5	389
1.5. <i>Thaumatomyrmex ferox</i> Mann, 1922	389
1.6. <i>Thaumatomyrmex atrox</i> Weber, 1939	389
1.7. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.11	389
1.8. <i>Thaumatomyrmex zeteki</i> M.R. Smith, 1944	389
1.9. <i>Thaumatomyrmex soesilae</i> Makhan, 2007	389
1.10. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.6	390
1.11. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.7	390
1.12. <i>Thaumatomyrmex paludis</i> Weber, 1942	390
2. Espèces du groupe <i>mutilatus</i>	390
2.1. <i>Thaumatomyrmex contumax</i> Kempf, 1975	390
2.2. <i>Thaumatomyrmex mutilatus</i> Mayr, 1887	390
Références bibliographiques :	390

ANNEXE 3 - IMPACT DES COQUILLES D'ESCARGOT (MOLLUSCA, GASTROPODA) ABANDONNÉES SUR LA COMMUNAUTÉ DE FOURMIS (INSECTA, HYMENOPTERA, FORMICIDAE) DE LA LITIÈRE DANS LE BIOME FORÊT ATLANTIQUE BRÉSILIEN : DES FOURMIS CONCHICOLES 394

Résumé	395
1. Introduction	399
2. Matériel et méthodes	409
3. Résultats et discussion	415
3.1. Caractéristiques des coquilles d'escargot	422
3.1.1. Les coquilles de <i>Neritimorpha</i>	422
3.1.2. Les coquilles de <i>Caenogastropoda</i>	422
3.2. Diversité des morphotypes de coquilles et comparaison des aires de récolte ..	427
3.2.1. Morphotypes	427

3.2.2. Volumes	429
3.2.3. Aire d'ouverture des coquilles	431
3.2.4. Analyse du taux de remplissage des coquilles.....	434
3.3. Les fourmis trouvées dans les coquilles d'escargot	436
3.3.1. Formes d'utilisation des coquilles d'escargot par les fourmis	448
3.3.2. Limite de l'espace interne de la coquille pour les fourmis	453
3.3.3. Des coquilles abritant plus d'une espèce de fourmi	455
3.3.4. Indices de présence de certaines espèces de fourmis ou traces d'anciennes occupations.....	459
3.3.5. Réutilisation des coquilles par les fourmis	462
3.3.6. Caractéristiques et partition des coquilles d'escargot occupées par des fourmis.....	463
3.3.7. Comparaison de l'utilisation des coquilles d'escargot entre les différentes espèces de fourmis d'une aire et analyse du chevauchement de niche	470
3.3.7.1. Ilhéus-BA-Première.	470
3.3.7.1.1. Ilhéus-BA-Première, morphotypes.....	470
3.3.7.1.2. Ilhéus-BA-Première, volume	476
3.3.7.1.4. Ilhéus-BA-Première, remplissage	478
3.3.7.1.5. Le groupe des autres espèces de fourmis	479
3.3.7.2. Ilhéus-BA-CEPEC Murraya et Itambé-BA-OO	484
3.3.7.2.1. Ilhéus-BA-CEPEC Murraya	484
3.3.7.2.2. Itambé-BA-OO	487
3.3.7.3. Notes	491
3.3.8. Diversité des différentes catégories de coquilles et diversité en espèces de fourmis utilisatrices de coquilles	492
3.4. Autres invertébrés rencontrés dans les coquilles d'escargot.....	495
3.5. Disponibilité des coquilles, une ressource limitée ?.....	500
4. Conclusions	502
4.1. Guilde, spécialisation au mode de vie conchicole et syndrome adaptatif.....	503
4.2. L'utilisation des coquilles d'escargot : contraintes et avantages, risques et bénéfiques	506
4.3. Quel futur pour les utilisateurs de coquilles d'escargot ?	511
4.4. Etudes de la biodiversité des gastéropodes terrestres, récoltes de coquilles et de la faune associée.....	516
4.5. Découvertes d'animaux au mode de vie cryptique ou à l'histoire de vie originale liée au mode de vie conchicole	516
Références bibliographiques :	517

**ANNEXE 4 - BRÈVE DISCUSSION SUR LES CARACTÉRISTIQUES DES
FOURMIS LÉGIONNAIRES..... 544**

Notes :..... 545

Références bibliographiques :..... 545

**ANNEXE 5 - NOTES SUR L'ARBRE *Dipteryx panamensis* (PITTIER) RECORD &
MELL ET SON FRUIT RÉCOLTÉ A LA SELVA AU COSTA RICA POUR Y
RECHERCHER DES FOURMIS..... 547**

Notes :..... 548

Références bibliographiques :..... 552

**ANNEXE 6 - TABLEAU RÉCAPITULATIF DES RÉCOLTES DES NIDS DE HUIT
ESPÈCES (DONT UNE NON DÉTERMINÉE) DU GENRE *Thaumatomyrmex* 553**

INTRODUCTION GÉNÉRALE



Avant-propos

Wilson E.O. (2006) *The Creation: An Appeal to Save Life on Earth*. New York : W.W.Norton & Company, 2006. 175 pages

Chapitre 6

Deux magnifiques animaux

Cher ami! Aucun art, aucuns mots, ne peut saisir toute la profondeur et la complexité du monde vivant qui se découvre peu à peu aux biologistes. Si un miracle est un phénomène que l'on ne peut expliquer, alors chaque espèce a quelque chose de miraculeux. Chaque organisme est, de par les conditions précises qui lui ont donné naissance, profondément unique et ne dévoile pas facilement ses particularités.

Pour insister sur ce point, laissez-moi vous parler de deux espèces que j'ai personnellement trouvées d'un grand intérêt.

Le glouton

(...)

La fourmi à fourches

Chaque espèce vivante est pour moi un chef-d'œuvre. J'espère vivre assez longtemps pour voir l'effet de l'ours grizzly étendu aux petites créatures. Cette inclination pour les bêtes est, je vous l'accorde, un goût acquis. Mais elle peut aussi donner de sérieux chocs émotionnels. Mon exemple favori est la fourmi appartenant au genre *Thaumatomyrmex*. Ce nom scientifique signifie en grec « la fourmi merveilleuse ». Le genre compte une douzaine d'espèces que l'on retrouve dans le Nouveau monde à différents endroits sous les tropiques. Elles sont parmi les fourmis les plus rares au monde. Dans toute ma carrière, après bien des voyages effectués dans les sites où elle peut se trouver, je n'en ai recueilli que deux spécimens. La prise d'un seul individu, et plus encore d'une colonie entière, est un événement remarquable pour les spécialistes de la biologie des fourmis.

Les fourmis du genre *Thaumatomyrmex* n'ont pas l'allure typique des fourmis qui vont et viennent sur les traces de leurs odeurs laissées à partir de leur nid, celles que t'on trouve dans le sol des forêts ou des champs. Les colonies de *Thaumatomyrmex* sont minuscules, elles contiennent dix ou vingt membres au plus, qui se cachent dans des nids non construits situés dans des morceaux de bois en décomposition. Les fourrageuses partent chasser leur nourriture toutes seules. Elles ne suivent aucune trace et ramènent leur proie sans l'aide de leurs congénères.

Pour les amateurs de fourmis, les *Thaumatomyrmex* ne sont pas célèbres à cause de leur rareté mais en raison de leur curieuse anatomie. Leur tête est complètement différente de toutes les autres espèces connues: courte, concave au sommet, elle porte d'énormes mâchoires en forme de fourche. Les dents ou pointes des fourches sont parfois si allongées que lorsque les mandibules se ferment la plus grosse paire s'incurve tout autour du côté opposé et remonte au-dessus de son point d'insertion. Quelle peut être la fonction d'outils si étranges? C'est toute la question. Les myrmécologues ont étudié beaucoup de fourmis avec des mâchoires aux formes baroques et leurs particularités s'avèrent toujours servir pour une tâche très spécialisée. Les fourmis soldats utilisent leurs mandibules en forme de faux pour se battre, perçant la



carapace de leurs ennemis avec leurs pointes acérées. Les fourmis d'Amazonie *Polyergus* manient leurs mandibules en forme de sabre pour tuer celles qui se défendent lors de leurs raids pour chercher des esclaves. Dans plusieurs genres, les fourmis entourent leur proie de leurs longues mâchoires qui se referment ensuite comme un piège. Chez au moins une espèce, les dents se déplaceraient plus vite qu'une balle de fusil si la fourmi avait la taille d'un homme. Leur fermeture est, toutes proportions gardées, le mouvement le plus rapide que l'on connaisse dans le monde animal.

Les mandibules de *Thaumatomyrmex* ne ressemblent à rien de cela. À quoi servent-elles alors? Pour essayer de le trouver, j'ai passé quatre jours à parcourir une forêt du Costa Rica où des spécimens avaient déjà été récoltés par un entomologiste. Frustré et déprimé, je n'ai pas trouvé une seule ouvrière. J'ai alors lancé un appel dans *Notes from Underground*, le bulletin des biologistes des fourmis. Il y a, j'écrivais, plusieurs choses que je désire savoir à tout prix avant de rejoindre la Grande Forêt Tropicale des Cieux. Lun des mystères que j'aimerais avoir résolu pour avoir l'esprit en paix est ce que fait *Thaumatomyrmex* de ses mandibules fourchues.

Mon appel a été entendu. Il n'y a rien de plus satisfaisant pour de jeunes scientifiques que d'en remonter à de plus anciens. Peu de temps après, deux jeunes entomologistes brésiliens ont trouvé une *Thaumatomyrmex* qui portait une proie. Ils ont réussi à la suivre jusqu'à son nid et voici ce qu'ils ont trouvé, qui a été ensuite confirmé par un entomologiste allemand ailleurs en Amazonie. La *Thaumatomyrmex* est un prédateur spécialisé des mille-pattes polyxénides. La plupart des mille-pattes portent une armure de dures plaques chitineuses pour se défendre contre les attaques des fourmis et d'autres ennemis. Les polyxénides ont eux une carapace molle et se protègent avec un épais manteau d'aiguilles. Ce sont les porcs-épics du monde des mille-pattes. Les *Thaumatomyrmex* fourrageuses sont des chasseuses de porc-épic. Elles glissent les dents de leurs mâchoires fourchues entre les aiguilles du mille-pattes, percent son corps et le ramènent au nid. Là, elles détachent les aiguilles de leur proie avec des brosses adaptées présentes sur leurs pattes antérieures, un peu comme des fermiers plument leurs poules. Puis elles découpent le mille-pattes en morceaux qu'elles offrent à leurs congénères dans le nid.

Le plus grand héritage

Pour les naturalistes, qu'ils soient professionnels ou amateurs, les motifs d'émerveillement comme ceux que l'on peut trouver chez le glouton ou les *Thaumatomyrmex* sont innombrables. Du point de vue scientifique, cela peut être anecdotique comme présenter un intérêt fondamental pour la connaissance du vivant, chez des organismes de tous types allant de la bactérie à la baleine et des algues aux séquoias. Pour ceux qui aiment l'aventure et les défis de ce monde bien tangible, la Nature est le paradis sur terre. Et sur ce point, cher ami, nous sommes certainement d'accord. La Création, que vous la pensiez due à un unique acte de Dieu ou que vous acceptiez les preuves scientifiques de son évolution durant des milliards d'années, est le plus grand héritage, autre que notre pensée elle-même, jamais laissé à l'Homme.



Introduction générale

Les fourmis (Insecta, Hymenoptera, Formicidae) représentent la troisième famille d'hyménoptères par ordre d'importance spécifique, avec 12 585 espèces valides (Agosti & Johnson 2005¹ ; Huber 2009). Elles vivent dans presque tous les écosystèmes terrestres (Hölldobler & Wilson 1990) et la variété de niches écologiques occupées suit la diversité taxinomique et morphologique de cet insecte. Son succès écologique (*sensu* Wilson 1987a) est dû en particulier à l'organisation en société. Toutes les espèces de fourmis sont eusociales, une caractéristique biologique qui implique : i) le soin des adultes aux immatures ; ii) la superposition d'au moins deux générations d'adultes à un moment déterminé de la vie coloniale ; et iii) la division du travail reproducteur entre femelles reproductrices et d'autres plus ou moins stériles (Wilson 1971).

En raison d'une apparente rareté et d'une morphologie particulière, certaines fourmis ont attiré la curiosité des myrmécologues, plus que les autres. Les espèces au mode de vie cryptique du genre néotropical *Thaumatomyrmex* Mayr 1887 (Ponerinae, Thaumatomyrmecini), sont de celles-ci : apparemment rares, elles possèdent aussi une morphologie céphalique caractéristique avec leurs longues mandibules fines et arquées qui portent trois ou quatre dents effilées et pointues (Kempf 1975 ; Jahyny et al. 2008). *Thaumatomyrmex* provient du grec $\Theta\alpha\upsilon\mu\alpha\tau\omicron$ (thaumato-) « merveille » et $\mu\acute{\upsilon}\rho\mu\eta\chi$ (myrmex) « fourmi », c'est la fourmi merveilleuse. La morphologie très particulière et unique des mandibules représente une autapomorphie de la tribu Thaumatomyrmecini (Bolton 2003). Peu de temps après l'appel lancé par E.O. Wilson dans *Notes from Underground*, le bulletin des myrmécologues, l'énigme de la fonction de ces mandibules a été résolue par des chercheurs brésiliens à la fin des années 1980 : les *Thaumatomyrmex* sont des prédateurs spécialisés de Diplopoda Penicillata (Myriapoda) et leurs mandibules représentent des appendices efficaces pour capturer ce type de proies au corps mou recouvert de poils défensifs, les trichomes (Diniz & Brandão 1989; Brandão et al. 1991). Quant à l'apparente rareté de ces fourmis, une équipe franco-brésilienne a montré que certaines espèces de *Thaumatomyrmex* pouvaient être plus fréquentes que pensé auparavant, le problème proviendrait d'un artéfact de récolte (Delabie et al. 2000a). Avant ces deux études précurseurs, réalisées sur des espèces de *Thaumatomyrmex* rencontrées dans le sud-est de l'état brésilien de Bahia, très peu de données relatives à l'écologie et à la biologie des *Thaumatomyrmex* existaient dans la littérature. L'écologie et la biologie des espèces du genre restent donc très peu connues. Or, ces deux

¹ <http://antbase.org/>



études ont dévoilé des aspects intéressants du mode de vie de certaines espèces de ce genre, dont la prédation spécialisée sur les Myriapoda Penicillata, et l'apparente petite taille des nids qui ne contiennent que des femelles de morphotype ouvrière (absence du morphotype gyne), dont l'une serait fécondée et pondrait, la gamergate.

Objectifs de la thèse

Cette thèse pose des questions qui font appel à un ensemble de disciplines qui constituent l'Histoire Naturelle : la systématique, la biogéographie, l'écologie, la biologie, l'éthologie. L'objectif a été d'étudier plus particulièrement certaines caractéristiques biologiques et étho-écologiques de quelques espèces, qui se reproduisent exclusivement par des gamergates, appartenant au genre de fourmis *Thaumatomyrmex* et d'analyser qu'elles sont les conséquences sur l'organisation et le statut social de ces espèces. Nous montrerons comment certaines caractéristiques écologiques, comportementales, physiologiques et morphologiques intimement liées les unes aux autres, peuvent conduire un groupe d'espèces sur une voie de réversion sociale et ainsi faire de ce genre un modèle pour les études de l'évolution de la socialité chez les Formicidae et chez les Hymenoptera.

Composition du manuscrit

Le manuscrit comporte deux volumes, le premier est le corps de la thèse et est constitué d'une introduction générale, de six chapitres et d'une discussion générale. Le second tome contient six annexes.

Description du contenu des chapitres du premier volume :

Le premier chapitre présente un synopsis de la taxinomie et, dans la limite des données, de la phylogénie du genre *Thaumatomyrmex* Mayr afin de pouvoir, dans les études qui suivront, le placer dans le cadre évolutif qui lui correspond. Deux nouvelles caractéristiques morphologiques des pièces buccales sont aussi décrites pour le genre et une étude préliminaire de sa biogéographie a été effectuée, permettant d'apporter des éclairages sur certains traits biologiques des espèces.

Le deuxième chapitre présente les localités où ont été récoltées les différentes espèces de *Thaumatomyrmex* étudiées pour cette thèse ; la méthode d'élevage des colonies de *Thaumatomyrmex* en laboratoire, de la fabrication des nids au nourrissage avec les Diplopoda Penicillata ; la méthode de marquage individuel des femelles de *Thaumatomyrmex* notamment pour les études de comportement en laboratoire ; les caractéristiques des mesures prises pour



les études faisant appel à la morphométrie ; la liste des acronymes des institutions citées dans les différents chapitres de cette thèse, un certain nombre de données ont pu être tirées des spécimens présents dans les différentes collections myrmécologiques.

Le troisième chapitre rassemble les données connues d'écologie pour ce genre et présente en détail, à partir des données de récoltes, l'analyse des sites de nidification utilisés par les cinq espèces de *Thaumatomyrmex* récoltées durant cette thèse. Ce chapitre est complété avec l'annexe 3 qui correspond à une étude sur l'utilisation des coquilles d'escargot par les fourmis.

Le quatrième chapitre présente le comportement alimentaire dans le genre *Thaumatomyrmex* et le lien original entre leur alimentation et la défense du nid.

Le cinquième chapitre explore les stratégies de reproduction des différentes espèces de *Thaumatomyrmex*.

Enfin, le sixième chapitre analyse l'organisation sociale dans plusieurs nids de deux espèces de *Thaumatomyrmex* qui se reproduisent exclusivement par gamergates.

La discussion générale présente une analyse de la réversion sociale.

Description du contenu des annexes du second volume :

La première annexe présente les données de l'étude cytogénétique réalisée dans le genre *Thaumatomyrmex*. Elle nous indique si les différentes populations de *Thaumatomyrmex* spp. étudiées appartiennent ou non à un complexe d'espèces, et donc si elles doivent être traitées de la même manière lors de l'analyse des autres études.

La deuxième annexe présente les caractéristiques principales des femelles de plusieurs espèces de *Thaumatomyrmex* qui ont été étudiées lors de cette thèse.

La troisième annexe est une analyse détaillée de l'utilisation des coquilles d'escargot par les fourmis pour mieux comprendre l'utilisation de ce type de site de nidification par cet insecte.

La quatrième annexe est une brève discussion sur les caractéristiques définissant les fourmis légionnaires dont il est fait mention dans l'annexe 3.

La cinquième annexe présente le détail de la récolte des endocarpes du *Dipteryx panamensis* dans lesquels des nids de *Thaumatomyrmex* sp.11 ont été trouvés.



Enfin, la sixième annexe présente le tableau détaillé des récoltes des nids des différentes espèces étudiées lors de cette thèse, ainsi que les données sur les nids présentes dans la littérature ou dans les collections myrmécologiques.



**CHAPITRE 1 - LE GENRE *Thaumatomyrmex*
MAYR 1887 : SYNOPSIS DE SA TAXINOMIE,
SYSTEMATIQUE ET BIOGEOGRAPHIE
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE,
THAUMATOMYRMECINI)**



Avant-propos

Dubois A. (1991) Systématique et écologie : le point de vue d'un systématicien. Biosystema 6 : 71-106.

« Si les systématiciens avaient aujourd'hui une demande à adresser aux écologistes, ce serait peut-être de consacrer peut-être un peu plus de temps à l'étude de cas concrets dans la nature qu'à élaborer des modèles théoriques et mathématiques destinés à rendre compte des données concrètes que l'on possède déjà. Ce serait donc d'être avant tout des naturalistes, plus que des théoriciens même brillants. Pour mieux connaître et interpréter le monde vivant qui nous entoure, il nous faut des données, encore des données, de plus en plus de données: observations sur le terrain, données expérimentales sur le terrain ou au laboratoire, et corrélation de toutes ces données écologiques avec les données morpho-anatomiques et phylogénétiques.

Cette tâche est d'autant plus urgente que beaucoup d'écosystèmes de notre planète sont actuellement en danger de destruction ou de profonde modification, et qu'avec eux des milliers d'espèces sont menacées d'extinction. Il est urgent de recueillir des données sur l'éco-éthologie de ces espèces, en même temps que de récolter, je dirais presque de "sauver", des spécimens pour l'étude morpho-anatomique. Si j'avais donc un souhait à formuler pour l'avenir, ce serait que plus de crédits soient disponibles pour embaucher et payer des naturalistes et les envoyer dans le monde entier effectuer des missions et des travaux de terrain, même si ce devait être un peu au détriment des crédits disponibles pour acheter et faire fonctionner des ordinateurs ou de coûteux appareils de laboratoire. »



Chapitre 1. Le genre *Thaumatomyrmex* Mayr 1887 : Synopsis de sa taxinomie, systématique, phylogénie et biogéographie (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae, Thaumatomyrmecini)

1. Introduction

Les études d'écologie et de biologie dépendent étroitement de la taxinomie et de la systématique (voir Barbault 1991 ; Combes et al. 1991 ; Wilson 2004 ; Dubois 2003 ; Wheeler 2004 ; Wheeler & Valdecasas 2007 ; Bortolus 2008 ; Carvalho et al. 2008). Ces deux dernières disciplines sont fondamentales et nécessaires puisque les espèces doivent pouvoir être séparées et classées, notamment lorsque les études s'inscrivent dans une démarche comparative comme en écologie évolutive qui confronte des taxons de divers niveaux. En biologie l'approche comparative, utilisée depuis longtemps, permet en comparant les espèces de pouvoir approfondir et guider les analyses et d'améliorer ainsi notre connaissance de l'évolution de certains traits remarquables. La morphologie des espèces donne de nombreuses indications quant à son écologie et son éthologie. La description des espèces peut mettre en évidence la caractérisation de différences ou de convergences morphologiques dont émergeront des questions relatives à la signification adaptative de ces traits distinctifs.

Mais, inversement, l'écologie et la biologie peuvent aussi contribuer à faire avancer la taxinomie de certains groupes en donnant d'autres types d'informations sur les organismes vivants (voir Dubois 1991). Ces disciplines peuvent notamment tester les hypothèses émises lors d'études de taxinomie et de systématique. Un ensemble de caractères non-morphologiques, tirés de l'Histoire Naturelle et constituant au moins une partie de la niche écologique de l'organisme peuvent ainsi être caractérisés et séparer des taxons entre eux. Ils aideront à la reconstitution d'une phylogénie et à l'élaboration d'une classification.

Ce chapitre est un synopsis de la taxinomie et, dans la limite des données, de la phylogénie du genre *Thaumatomyrmex* Mayr afin de pouvoir, dans les études qui suivront, le placer dans le cadre évolutif qui lui correspond. Deux nouvelles caractéristiques morphologiques des pièces buccales sont aussi décrites pour le genre et une étude préliminaire de sa biogéographie a été effectuée, permettant d'apporter des éclairages sur certains traits biologiques des espèces.



2. Synopsis systématique du genre *Thaumatomyrmex*

Le genre *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887 (Ponerinae, Thaumatomyrmecini) fut établi à partir du morphe ouvrière du taxon *Thaumatomyrmex mutilatus*. Les morphologies du mâle et des larves furent ensuite décrites chez l'espèce type par Kempf (1954) et Wheeler & Wheeler (1964). Bolton (2003) et Bolton et al. (2006) proposent une histoire taxinomique complète de la tribu et du genre, avec un catalogue de ses espèces. Il s'agit d'un genre peu diversifié dont Kempf (1975) reconnut huit espèces valides dans sa révision. Il sépara celles-ci en trois groupes en fonction notamment de la sculpture de leur cuticule: *ferox*, *mutilatus* et *cochlearis*. Longino (1988) a révisé le groupe *ferox* et synonymisé trois espèces. Du dernier groupe cité, trois nouvelles espèces ont été depuis décrites de Cuba (Fontenla 1995 ; Baroni Urbani & De Andrade 2003). Fin 2007, une autre espèce, *Thaumatomyrmex soesilae* Makhan a été décrite du Suriname (Makhan 2007). Mais, dans sa description, celle-ci n'est comparée qu'avec *T. contumax* et n'est classée dans aucun des groupes d'espèces définis pour le genre (cependant, dans l'état actuel de nos connaissances sur la taxinomie du genre, *T. soesilae* devrait être placée dans le groupe *ferox*). Depuis 1988, de nouvelles données ont soulevé de nombreuses questions à propos des conclusions de l'article de Longino (1988) (Brandão et al. 1991 ; Longino 2005a ; voir Jahyny et al. 2008). Donc, en tenant compte des quatre espèces récemment décrites, le genre *Thaumatomyrmex* comprend à ce jour 12 espèces nommées suivant la révision du genre de Kempf (1975), ou neuf espèces si l'on tient compte des synonymies proposées par Longino (1988) qui ont été conservées dans les catalogues des Formicidae de Bolton (1995, 2003) et Bolton et al. (2006).

3. Principales caractéristiques morphologiques pour le genre *Thaumatomyrmex* : diagnose simplifiée du genre (modifiée d'Emery (1911) et de Kempf (1975)).

Les femelles² et les mâles³ du genre *Thaumatomyrmex* possèdent tous les caractères des fourmis Ponerinae (*sensu* Bolton 2003 : 40) (fig. 1-1 à 1-5). Les ouvrières des espèces décrites sont monomorphes et de taille moyenne comprise entre 3,3 et 5,0 mm. Elles se distinguent des autres Ponerinae notamment par une morphologie céphalique caractéristique. Elles possèdent des mandibules longues, fines, effilées et arquées et une denture formée de trois longues dents fines, effilées, courbes et pointues, de longueur et de courbure croissante

² Les descriptions des femelles sont basées uniquement sur le morphe « ouvrière », le morphe « gyne » n'ayant jamais été décrit, bien que quelques spécimens soient présents dans les collections entomologiques (voir chapitre 4).

³ La morphologie du sexe mâle dans le genre a seulement été décrite chez *Thaumatomyrmex mutilatus* Mayr (Kempf 1954, 1975). Il existe très peu de récoltes de séries associant un mâle à des ouvrières.



de la base vers l'apex, la dent apicale étant la plus longue⁴ ; une petite dent triangulaire, pointue et plus ou moins effilée supplémentaire est présente à l'angle basal de la mandibule chez certaines espèces ; et un denticule triangulaire et pointu à la base de la dent apicale sur la face interne de la mandibule seulement chez certaines espèces aussi. Les mandibules se croisent lorsque la fourmi les ferme, l'une passe entièrement sur l'autre de façon à ce que les dents ne s'imbriquent pas, la dent apicale atteignant, dépassant chez certaines espèces, le bord latéral, opposé, de la tête. La forme de la tête est assez variable en vue de face, pouvant être aussi longue que large et non évasée antérieurement jusqu'à beaucoup plus large que longue en même temps qu'évasée antérieurement. Les insertions mandibulaires sont très éloignées l'une de l'autre. La partie médiane du clypéus est très large postérieurement³. Les insertions antennaires et les lobes frontaux sont très séparés et placés près des bords latéraux de la tête, loin de la ligne céphalique médiane³. Les yeux sont larges et convexes, placés dans la moitié antérieure des faces latérales, très proches de l'insertion mandibulaire. L'architecture céphalique rend les espèces de *Thaumatomyrmex* facilement distinguables sur le terrain malgré leur taille réduite (<5mm). Toutes les espèces ont en outre un corps plus ou moins brillant de couleur noire à l'exception des mandibules (les insertions mandibulaires incluses), des pattes (hormis les coxae) et des antennes (les lobes frontaux inclus) et des derniers segments abdominaux qui sont généralement plus clairs. La pilosité est très éparsée sur tout le corps et est formée de longues soies simples plus ou moins inclinées. L'aiguillon est présent.

4. Diagnose simplifiée des groupes d'espèces

4.1. Groupe *mutilatus* (modifié de Kempf 1975) (figure 1-1A et 1-1B)

Composition : *Thaumatomyrmex mutilatus* Mayr, 1887 et *Thaumatomyrmex contumax* Kempf, 1975.

Diagnose : presque toutes les parties du corps (la gula incluse) avec la cuticule entièrement couverte par des stries microscopiques, lui donnant un aspect chagriné et soyeux ; mésonotum totalement réduit, une seule suture étant visible sur le mésosoma ; marges postérolatérales du propodéum avec trois soies alignées verticalement ; pétiole squamiforme en vue latérale ; deux (plus rarement trois ou quatre) longues soies basalement rapprochées, insérées au centre du clypéus, souvent divergentes apicalement pour former un « V » ; bord masticatoire des

⁴ Apomorphies de la tribu *Thaumatomyrmecini* et du genre *Thaumatomyrmex* (Bolton 2003).



mandibules avec trois longues dents fines, effilées, courbes et pointues accompagnées d'une petite dent triangulaire, pointue et effilée située au niveau de l'angle basal ; un denticule triangulaire et pointu à la base de la dent apicale sur la face interne de la mandibule.

4.2. Groupe *cochlearis* (modifié de Kempf 1975 ; Fontenla 1995 ; Baroni Urbani & De Andrade 2003) (figure 1-2A et 1-2B)

Composition : *Thaumatomyrmex cochlearis* Creighton, 1928, *Thaumatomyrmex bariay* Fontenla, 1995, *Thaumatomyrmex mandibularis* Baroni Urbani & De Andrade, 2003 et *Thaumatomyrmex nageli* Baroni Urbani & De Andrade, 2003.

Diagnose : mésosoma et pétiole ponctués ; front et vertex rugo-ponctués ; gula lisse et brillante ; marges postérolatérales du propodéum avec deux ou trois soies alignées verticalement suivant l'espèce ; clypéus plus ou moins fortement strié longitudinalement ; centre du clypéus glabre ; bord masticatoire des mandibules avec trois longues dents fines, effilées, courbes et pointues accompagnées ou non, suivant l'espèce, d'une petite dent triangulaire, pointue et effilée située au niveau de l'angle basal ; base de la dent apicale sur la face interne de la mandibule lisse.

4.3. Groupe *ferox* (modifié de Kempf 1975) (figure 1-3A, 1-3B, 1-4A et 1-4B)

Composition : Deux sous-groupes d'espèces (voir ci-après) ont été proposés par Kempf (1975)⁵.

Diagnose : surface du corps lisse et brillante, hormis la présence éventuelle de rugosités et/ou de stries longitudinales sur les lobes frontaux, le clypéus et la base des mandibules ; marges postérolatérales du propodéum avec deux soies alignées verticalement ; centre du clypéus glabre ; bord masticatoire des mandibules avec trois longues dents fines, effilées, courbes et pointues accompagnées ou non, suivant l'espèce, d'une petite dent triangulaire, pointue et effilée située au niveau de l'angle basal ; un denticule triangulaire et pointu à la base de la dent apicale sur la face interne de la mandibule.

4.3.1. sous-groupe 1 (*sensu* Kempf 1975) (figure 1-3A et 1-3B) :

Composition : *Thaumatomyrmex paludis* Weber, 1942 et *Thaumatomyrmex zeteki* M.R. Smith, 1944

⁵ Dans sa révision du groupe *ferox*, Longino (1988) a proposé les synonymies suivantes : *T. paludis* et *Thaumatomyrmex* sp. (Belize) synonymes juniors de *T. ferox* ; et *T. manni* et *T. zeteki* synonymes juniors de *T. atrox*. Longino (1988) sépare les morphes *T. atrox* des morphes *T. ferox* par la présence chez le premier et l'absence chez le second, d'une petite dent située au niveau de l'angle basal du bord masticatoire des mandibules qui portent de plus trois longues dents spiniformes.



Diagnose: tête vue de face presque aussi longue que large; mandibule repliée avec l'extrémité de la dent apicale ne dépassant pas, ou seulement légèrement, l'angle antérolatéral de la tête (opposé à l'insertion de cette mandibule), mais jamais les yeux ; mésonotum totalement réduit, une seule suture étant visible sur le mésosoma ou alors mésonotum vestigial, avec les sutures pronoto-mésonotale et mésonoto-propodéale visibles.

4.3.2. sous-groupe 2 (*sensu* Kempf 1975) (figure 1-4A et 1-4B) :

Composition : *Thaumatomyrmex ferox* Mann, 1922, *Thaumatomyrmex atrox* Weber, 1939, *Thaumatomyrmex manni* Weber, 1939 et *Thaumatomyrmex* sp. (Belize) (voir Kempf 1975)

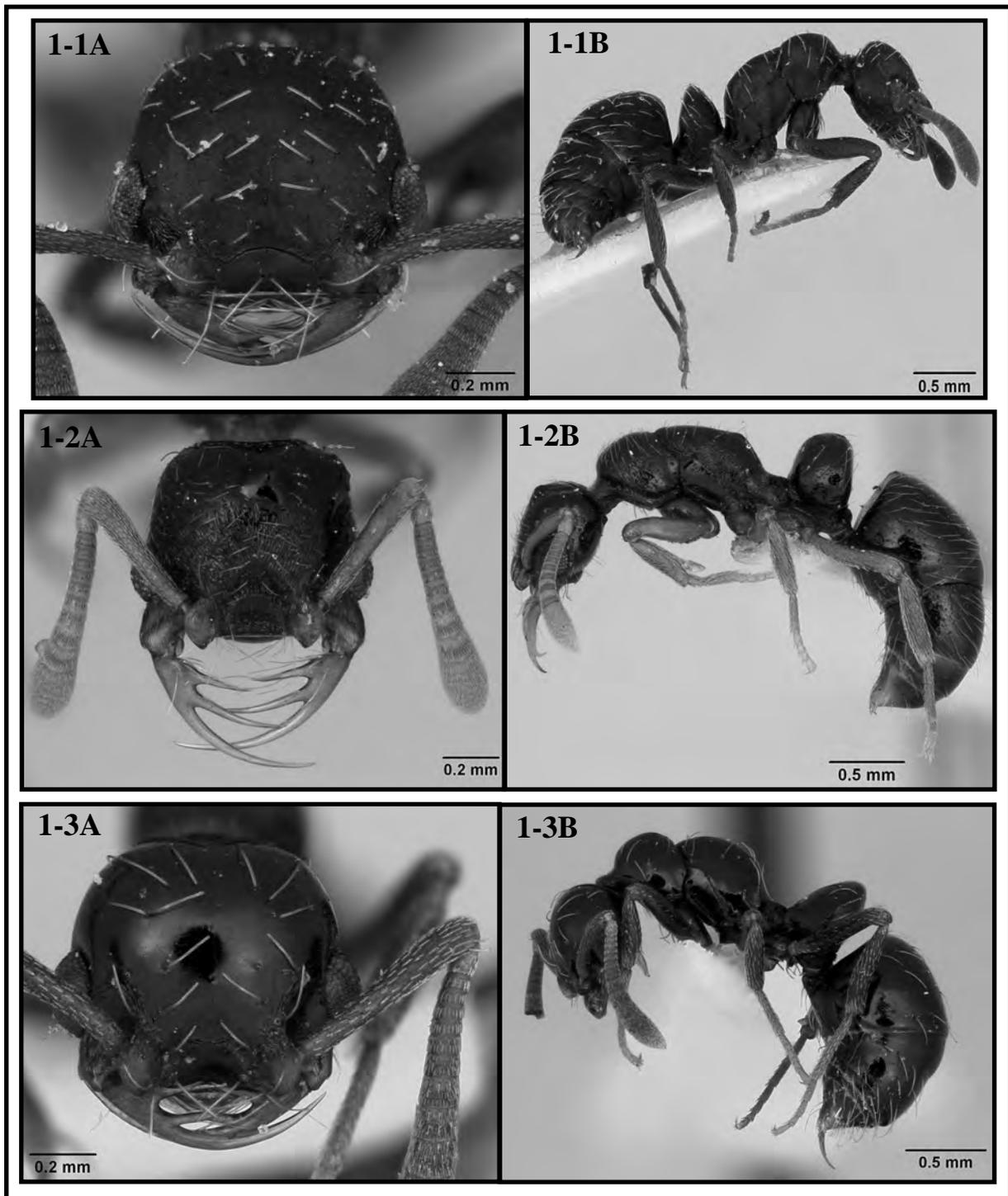
Diagnose: tête vue de face nettement plus large que longue, de forme trapézoïdale, évasée vers l'avant, ou bien légèrement plus large que longue et modérément évasée antérieurement; mandibule repliée avec l'extrémité de la dent apicale dépassant largement l'angle antérolatéral de la tête (opposé à l'insertion de cette mandibule) ainsi que les yeux ; mésonotum vestigial, avec les sutures pronoto-mésonotale et mésonoto-propodéale visibles.

4.3.3. *Thaumatomyrmex soesilae* Makhan, 2007

Cette espèce a été décrite récemment par Makhan (2007). L'auteur ne l'a placée dans aucun des groupes d'espèces définis par Kempf (1975). Il l'a seulement comparée à *T. contumax* (groupe *mutilatus*) même si son corps est noir, lisse et brillant. La publication originale n'est pas de bonne qualité, la description est succincte, les photographies de netteté douteuse et la bibliographie ne possède qu'une seule référence, rendant le travail de comparaison avec d'autres espèces impossible. Mais les caractéristiques de la cuticule, lisse et brillante, et le centre du clypéus glabre placent *T. soesilae* dans le groupe *ferox*. Un individu présent dans la collection du CPDC⁶ (étiquette : Manaus - AM - Brasil - INPA V8 – H. Vasconcelos – 21/6/1996) ressemble beaucoup à *T. soesilae* par sa taille, la forme de la tête et celle du propodéum dont la face dorsale est droite et perpendiculaire à l'axe longitudinal du corps de la fourmi. Mais il possède aussi des stries longitudinales nettement marquées sur tout son clypéus et d'autres stries sur les insertions mandibulaires et les lobes frontaux jusqu'à la base des yeux. Ces caractères très distinctifs ne sont pas mentionnés par Makhan (2007) sur le type de *T. soesilae* mais paraissent légèrement visibles sur la photo qui accompagne la description incomplète qu'il en a faite. L'individu du Brésil a quand même été rangé sous le nom de *Thaumatomyrmex soesilae* Makhan. La redescription détaillée du type de cette espèce permettra d'effectuer des comparaisons fiables et de pouvoir statuer plus précisément sur l'identité de cet individu de Manaus.

⁶ Voir chapitre 2 : liste des acronymes des institutions.





Figures 1-1- *Thaumatomyrmex mutilatus* (Brésil, SP, Agudos) / 1-2- *Thaumatomyrmex cochlearis* (Cuba, Baragua) / 1-3- *Thaumatomyrmex paludis* (Venezuela, Cojedes, San Carlos). A- Tête vue de face / B- Habitus. (avec l'aimable autorisation de AntWeb.org, images créées par April Nobile)



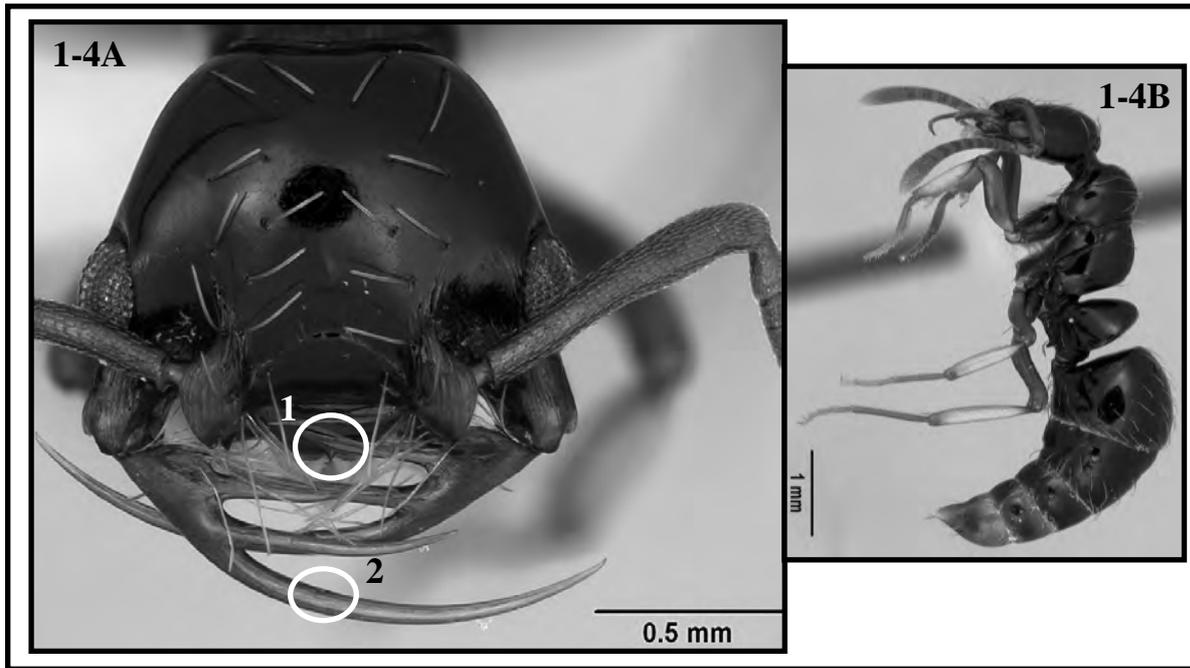


Figure 1-4- *Thaumatomyrmex atrox* (Panama, Barro Colorado Island). A- Tête vue de face / B- Habitus. (avec l'aimable autorisation de AntWeb.org, images créées par April Nobile)

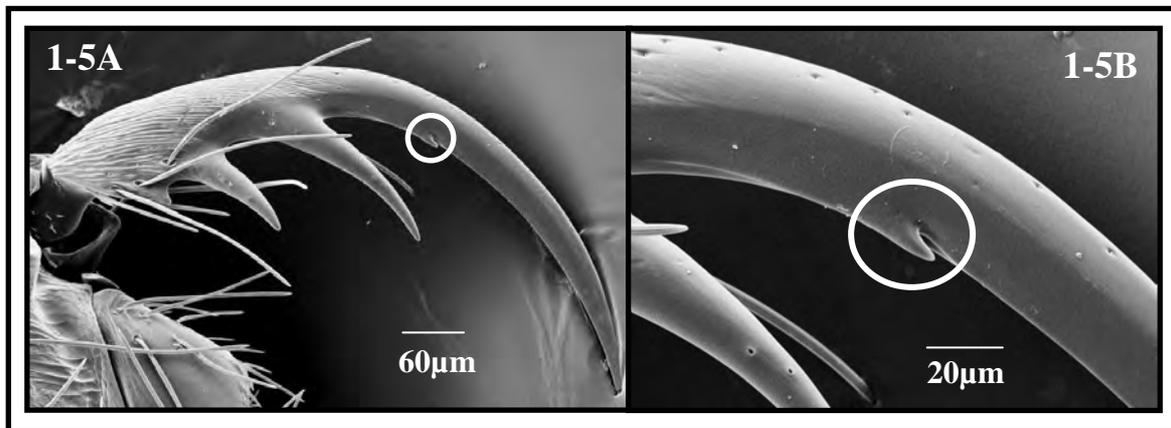


Figure 1-5- *Thaumatomyrmex mutilatus* (Brésil, SP, Rio Claro) A- mandibule gauche / B- détail mandibule gauche/ Ellipses : denticule à la base de la dent apicale. (Images prises au microscope électronique à balayage par Marie-Claire Malherbe (LEEC)).



5. Description de deux nouveaux caractères morphologiques : le denticule triangulaire et pointu à la base de la dent apicale de la mandibule et le tubercule pointu central du labre chez les femelles⁷ de certaines *Thaumatomyrmex*

Deux nouveaux caractères morphologiques des pièces buccales sont décrits et une analyse de leur valeur pour la systématique et la biologie du genre est donnée.

Les femelles du genre *Thaumatomyrmex* possèdent des mandibules originales chez les Formicidae, qui peuvent être seulement confondues avec celles de *Belonopelta deletrix* Mann pour un œil non averti. Elles représentent un des caractères taxinomiques de reconnaissance du genre : c'est une des apomorphies de la tribu *Thaumatomyrmecini* et du genre *Thaumatomyrmex* (Bolton 2003). Les mandibules sont fines et arquées vers l'intérieur et ont une denture formée de trois longues dents courbes, effilées et pointues, de longueur et de courbure croissantes de la base vers l'apex (fig. 1-5). Une autre petite dent à la base de la mandibule est présente chez certaines espèces. La présence de cette petite dent basale ainsi que la longueur des mandibules (*i.e.* la mandibule dépasse-t-elle ou non l'angle géral ?) sont des caractères taxinomiques permettant de séparer certaines espèces entre elles (Kempf 1975 ; Longino 1988). En effet, Kempf (1975) a séparé le genre *Thaumatomyrmex* en trois groupes d'espèces en fonction de l'aspect de la cuticule et l'emplacement et le nombre de soies sur le clypéus.

5.1. Le denticule triangulaire et pointu à la base de la dent apicale de la mandibule

Certaines espèces du genre *Thaumatomyrmex* possèdent sur les deux mandibules un denticule qui se trouve sur la face interne entre la dent apicale et la dent suivante, situé plus ou moins au ¼ de la ligne tracée entre la base de la dent pré-apicale et l'apex de la dent apicale (fig. 1-4A (ellipse 1), 1-5A et 1-5B). Sa base est large et se détache progressivement de la base de la dent apicale. Sa direction suit celle de cette dent. Il est pointu et il n'est pas percé (observations sur des images au microscope électronique à balayage des mandibules de *Thaumatomyrmex* sp.1, *T. contumax* et *T. mutilatus* de la collection du CPDC). Ce caractère est présent chez les espèces des groupes *ferox* et *mutilatus*, alors que celles du groupe *cochlearis* n'en possèdent pas (tableau 1-1). Il n'est pas mentionné dans la description des espèces sans doute à cause de sa taille réduite (15µm chez *T. contumax*, l'une des plus grandes espèces) qui le rend difficilement observable à la loupe. Cependant il apparaît nettement sur les photographies faites au microscope électronique à balayage de la tête et des

⁷ A chaque fois qu'il sera fait mention des pièces buccales de fourmis, il s'agira des mandibules des femelles, sauf mention contraire.



mandibules de *T. zeteki* et de la tête de *Thaumatomyrmex* sp. publiées respectivement dans Kempf (1975) et Bolton (1994). Ce n'est pas le seul denticule oublié dans les descriptions d'espèces de fourmis. Le denticule à la base de la mandibule droite d'*Acanthognathus rudis* Brown & Kempf en est un autre exemple (Dietz & Brandão 1993). Ce denticule est assez visible à la loupe, mais quand les mandibules sont fermées, celui-ci se retrouve complètement caché. Il est aussi présent chez d'autres espèces d'*Acanthognathus* et sa fonction n'est pas connue (Dietz & Brandão 1993).

Pour ce qui est de la fonction du denticule de la mandibule de certaines *Thaumatomyrmex*, elle n'a pas non plus pu être déterminée. Mais le fait que la taille des trois ou quatre dents présentes sur la mandibule va en croissant de la base à l'apex rend la présence de ce denticule pré-apical étonnante et il doit lui correspondre une fonction précise non encore définie. En dehors d'un rôle dans la prédation et la préhension de la proie, ce denticule permettrait de bloquer des objets impossibles de mordre avec les autres dents de la mandibule. Il pourrait ainsi aider à bloquer l'antenne d'un adversaire lors d'une confrontation physique entre femelles pour le statut hiérarchique. Une femelle de *T. contumax* a été observée mordant l'antenne d'une seconde femelle tout en recourbant son gastre comme si elle allait la piquer avec son aiguillon. L'antenne était coincée par la jonction des dents apicales des mandibules au niveau du denticule, qui l'empêchait de glisser. Cependant, lors d'observations ultérieures, l'antenne de l'adversaire est aussi souvent saisie entre les grandes dents des mandibules lorsque la femelle les ferme davantage. Ce comportement (mordre l'antenne de son adversaire et recourber le gastre dans sa direction) ressemble au comportement « gaster rubbing » (« frottement du gastre ») décrit chez la fourmi sans reine *Dinoponera quadriceps* Kempf (Monin & Peeters 1998). Une autre fonction pour ce denticule serait d'aider une jeune femelle à sortir seule de son cocon. Lors de l'ouverture du cocon (voir chapitre 5), la dent apicale perce le cocon, puis le denticule vient buter contre le tissu du cocon, ce qui entraîne son déchirement grâce au mouvement de la mandibule. En l'absence de ce denticule, la dent apicale percerait sans doute l'enveloppe du cocon, sans le déchirer.

Ce denticule représente un caractère d'intérêt pour la taxinomie du genre *Thaumatomyrmex* puisqu'il n'a été trouvé pour l'instant que chez les espèces des groupes *ferox* et *mutilatus* alors qu'il est absent chez le groupe *cochlearis*. Il peut représenter une plésiomorphie pour le genre et aurait disparu chez les espèces du groupe *cochlearis* ou alors représenté une synapomorphie partagée par les groupes *ferox* et *mutilatus*. Seule une phylogénie du genre pourrait résoudre ce dilemme. Des comparaisons approfondies des



comportements pour lesquels le denticule est utilisé chez les espèces le possédant et des mêmes comportements ou leur absence chez celles qui en sont dépourvues donneront plus d'informations sur les fonctions possibles de ce denticule et sur sa fonction première. Certains traits de la biologie des espèces qui possèdent ce denticule sont sans doute différents de celles qui ne l'ont pas. Cependant, ce denticule n'a peut-être aucune fonction particulière, ou celle-ci a été perdue.

Tableau 1-1. Présence du denticule mandibulaire préapical et de la dent labrale chez quelques espèces du genre *Thaumatomyrmex* (+ : présence / - : absence / ? : non accessible). Source : (1) CPDC, (2) Baroni Urbani & De Andrade 2003, (3) UCDC.

Groupe d'espèces	Espèce	Localité	Présence du denticule	Présence de la dent sur le labre	Source
<i>mutilatus</i>	<i>Thaumatomyrmex contumax</i>	Brésil - BA - Ilhéus	+	-	1
	<i>Thaumatomyrmex mutilatus</i>	Brésil - SP - Rio Claro	+	-	1
<i>cochlearis</i>	<i>Thaumatomyrmex cochlearis</i>	Cuba - Cumanyagua - Mina Carlota	-	?	2
	<i>Thaumatomyrmex mandibularis</i>	Cuba - Santiago - Gran Piedra	-	?	2
	<i>Thaumatomyrmex bariay</i>	Cuba - Santiago - Siboney	-	?	2
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.12	République Dominicaine - La Altagracia	+	?	3
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.13	République Dominicaine - Pedernales	+	?	3
	<i>Thaumatomyrmex nageli</i>	Cuba - Viñales/Pinar del Rio	-	?	2
<i>ferox</i>	<i>Thaumatomyrmex atrox</i>	Costa Rica - Puntarenas - Rancho Quemado	+	+	1
	<i>Thaumatomyrmex paludis</i>	Brésil - AM - Parintins	+	?	1
	<i>Thaumatomyrmex soesilae</i>	Brésil - AM - Manaus	+	-	1
	<i>Thaumatomyrmex zeteki</i>	Panama - Colon prov.	+	?	1
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	Brésil - BA - Ilhéus	+	+	1
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.2	Brésil - BA - Itacaré	+	+	1
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.3	Guyane Française - Macoupa	+	+	1
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.5	Brésil - BA - Porto Seguro	+	+	1
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.6	Venezuela - Aragua	+	?	1
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.7	Guyane Française - Nouragues	+	-	1
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.8	Brésil - AM - Benjamin Constant	+	-	1
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.9	Colombie - Caldas - Aranzazu	+	?	1
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.10	Pérou - Huanuco	+	?	1	
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.11	Costa Rica - Heredia - La Selva	+	-	1	



5.2. Le denticule pointu central du labre

Certaines espèces de *Thaumatomyrmex* possèdent un tubercule en forme d'épine, qu'on nommera « denticule labral », près de la marge antérieure et au centre de la face externe du labre juste au-dessus de la fente médiane (fig. 1-3A (ellipse 2) – tableau 1-1). Le labre est une pièce buccale des insectes, il correspond à la lèvre supérieure. Ce denticule labral central est présent chez l'une des espèces les plus grandes du genre, *Thaumatomyrmex atrox*, mais aussi chez l'une des plus petites, *Thaumatomyrmex* sp1. Il n'y a donc sans doute pas de lien avec la taille du corps. On retrouve des tubercules labraux chez quelques autres espèces de fourmis (Gotwald 1969) mais le labre n'est pas la pièce buccale la plus facile à observer. La majorité des informations sur la forme du labre chez les Formicidae proviennent de l'étude de Gotwald (1969) sur les pièces buccales de cette famille d'Hymenoptera. Chez les Ponerinae, on ne connaît des tubercules sur le labre que chez certaines espèces du genre *Myopias* Roger (Ponerinae, Ponerini) (Gotwald 1969 ; Willey & Brown 1983) et *Anochetus* Mayr (Ponerini) (obs. pers.). Ils sont aussi présents dans le genre *Acanthostichus* Mayr (Cerapachyinae, Acanthostichini) (Gotwald 1969). Mais ce n'est que chez les fourmis légionnaires Dorylinae Dorylini (*Dorylus* spp.) et Ecitoninae Ecitonini (*Neivamyrmex* spp, *Nomamyrmex* spp., *Eciton* spp.) qu'ils sont en général présents, ils sont bien développés mais uniquement chez les ouvrières et chez les soldats, les mâles et les gynes n'en ont pas (Gotwald 1969). Contrairement au tubercule des *Thaumatomyrmex*, ceux des fourmis légionnaires sont généralement présents sur les deux lobes du labre et sont situés près de la marge distale. Ils sont de formes variées, comme arrondis, en forme de patère ou d'épine. Les gynes et les mâles n'en possèdent pas et leur fonction peut être liée à un comportement exclusivement effectué par les ouvrières comme la chasse (Gotwald 1969) ou le soin au couvain. Ils permettent sans doute une meilleure préhension.

La présence de structures pointues sur le labre est utilisée comme caractère taxinomique au niveau de la sous-famille et de la tribu. Ainsi, les denticules du labre servent d'éléments de diagnose pour les Myrmecini (Myrmicinae) (Bolton 2003). Même s'il s'agit de soies, la présence de nombreuses soies en forme de patère dentiforme sur le labre est un caractère de diagnose de la sous-famille Apomyrminae dans les Leptanillomorpha qui comprend aussi la sous-famille Leptanillinae (Bolton 2003 ; Yamane et al. 2008), bien que chez certaines espèces d'Anomalomyrmini de cette dernière sous-famille, le labre possède aussi des soies plus ou moins grandes en forme de patère dentiforme, soit une seule paire chez *Protanilla* Taylor, soit toute une rangée de tailles différentes chez *Anomalomyrma taylori* Bolton (Bolton



1990 ; Bolton 2003). Des espèces d'Amblyoponinae possèdent aussi des denticules labiaux en plus d'une rangée de soies dentiformes sur la marge antérieure du clypéus, propres aux Amblyoponinae, vraisemblablement pour maintenir la proie (Brown 1960 ; Bolton 2003).

Des structures pointues se rencontrent également sur le labium et le clypéus de certaines espèces de fourmis dans plusieurs genres et sous-familles. Le labium est, comme le labre, une pièce buccale des insectes, mais il correspond, lui, à la lèvre inférieure. Des dents hypostomales⁸ sont ainsi trouvées chez des espèces des genres *Acanthomyrmex* Emery et *Pheidole* Westwood (Myrmicinae), ainsi que *Leptanilloides* Mann (Leptanilloidinae) (Moffett 1986 ; Wilson 2003 ; Donoso et al. 2006). Le clypéus, lui, se trouve juste au-dessus du labre et même s'il ne fait pas partie des pièces buccales il peut jouer un rôle dans la préhension de la proie, du couvain ou d'objets. Le clypéus de certaines espèces des genres *Belonopelta* Mayr et *Simopelta* Mann est fortement caréné en son centre et se prolonge antérieurement par une pointe (Wheeler 1935 ; Mackay & Mackay 2008). Certaines espèces du genre *Leptogenys* Roger (Ponerini) possèdent un clypéus pointu qui aiderait à immobiliser la proie maintenue entre les mandibules. De son côté, *Adelomyrmex brenesi* Longino (Myrmicinae, Adelomyrmecini) possède des dents latérales sur le clypéus dont la partie centrale de la marge est en forme de pointe tronquée (Longino 2006), lesquelles pourraient jouer un rôle dans la prédation spécialisée d'acariens découvertes chez d'autres espèces du genre (Masuko 1994).

De nombreuses espèces possèdent donc aussi des structures pointues sur le labium, le labre ou le clypéus, dont la fonction est sans doute la même : la manipulation d'une proie, de la nourriture, des immatures et d'objets. Ces structures ne sont malheureusement pas toujours visibles sans une bonne préparation de la tête de la fourmi lors de son montage à sec. Mais pour certains genres, elles pourraient constituer un précieux caractère taxinomique (Gotwald 1969) dans la distinction des espèces et des groupes d'espèces et pas uniquement dans celle des sous-familles et des tribus. Elles sont peut-être encore trop peu utilisées et parfois curieusement non mentionnées alors qu'elles sont parfaitement visibles (Brown 1978 ; Fisher & Smith 2008 pour *Anochetus* et le denticule labral présent chez certaines espèces). Pour d'autres taxons, ces structures sont très utiles pour leur systématique, par exemple, dans le genre *Typhlomyrmex* Mayr (Ectatomminae, Typhlomyrmecini), une nouvelle espèce encore non décrite est facilement séparée des autres par son processus clypéal unique dans le genre (Lacau et al. 2008). Chez le genre *Myopias* la forme du lobe médian du clypéus et la présence de tubercules sur le labre caractérisent chaque espèce (Willey & Brown 1983). La forme de la

⁸ Le labium est aussi appelé hypostome.



partie médiane du clypéus est utilisée comme caractère important pour séparer les espèces dans la clé de la révision du genre *Simopelta* (Mackay & Mackay 2008). La présence ou non de dents sur le labium et le clypéus est un caractère séparant les deux genres de Myrmicinae *Adelomyrmex* Emery et *Cryptomyrmex* Fernández appartenant à la même tribu, Adelomyrmecini (Fernández 2004). Les caractères, présence et forme des dents hypostomales, sont, eux, utilisés pour séparer des espèces parmi les genres *Acanthomyrmex* Emery et *Pheidole* Westwood (Myrmicinae), ou encore *Leptanilloides* Mann (Leptanilloidinae) (Moffett 1986 ; Wilson 2003 ; Donoso et al. 2006). Pour le genre *Thaumatomyrmex*, la présence d'un denticule labrale chez certaines espèces du groupe *ferox* peut permettre de subdiviser ce groupe et d'améliorer la clé d'identification des espèces du genre. Ce caractère pourra aussi être très utile lors d'une analyse phylogénétique du genre. Quant à sa fonction, si un rôle dans le maintien du Penicillata lors de la chasse et de son épilation est sans doute possible, il se peut aussi que son existence permette aux espèces qui la possèdent de capturer d'autres types de proies, comme certains Collembola chez *Thaumatomyrmex* sp.1 (voir chapitre 4). Il pourrait aussi jouer un rôle dans les interactions adultes/larves et servir de stimulateur pour provoquer certains types de comportements des larves comme la régurgitation ou l'excrétion de gouttelettes alimentaires pour les adultes.

6. Remarques sur le placement phylogénétique du genre *Thaumatomyrmex* au sein de Formicidae

Bien que les relations phylogénétiques du genre *Thaumatomyrmex* au sein des Ponerinae restent encore aujourd'hui mal comprises (Bolton 2003), ce genre fut très tôt placé dans la tribu des Thaumatomyrmecini⁹ (Formicidae: Ponerinae) par Emery (1901). La découverte de la larve et du mâle d'une des espèces, *T. mutilatus*, a aidé dans une certaine mesure à démêler le casse-tête que la morphologie des ouvrières avait laissé (Kempf 1975). La morphologie de la larve suggère ainsi une apparenté phylogénétique avec les tribus Ponerini, Leptogenyini et Odontomachini (section des Euponerinae d'Emery 1911, terminologie abandonnée depuis (Bolton 1994)), alors que la morphologie du mâle rapproche les *Thaumatomyrmex* des Ponerini selon Kempf (1954, 1975), en particulier des genres *Centromyrmex* Mayr (Kempf 1954) et *Ponera* Latreille et *Hypoconera* Santschi (Kempf 1975). Bolton (2003) propose de nouvelles synapomorphies potentielles entre les Ponerini et les Thaumatomyrmecini, justifiant

⁹ Originellement orthographié Thaumatomyrmii.



par là son maintien au sein des Ponerinae. C'est aussi toujours en se basant sur la morphologie des mâles que Mackay & MacKay (2004) se prononcent pour une possible parenté phylogénétique de *Thaumatomyrmex* avec les genres de Ponerini *Odontomachus* Latreille et *Anochetus* Mayr. Enfin, malgré certaines limitations liées notamment au groupe externe, deux phylogénies moléculaires récentes des Formicidae incluant pour la première fois les *Thaumatomyrmex*, placent ce genre en groupe frère du genre *Simopelta* Mann (Brady et al. 2006 ; Rabeling et al. 2008). Les genres *Thaumatomyrmex* et *Simopelta* pourraient aussi former « l'échelon basal » d'un clade plus large qui inclurait *Pachycondyla* (*sensu stricto*) et quelques autres genres (C.A. Schmidt¹⁰ com. pers. 2007).

A cette incertitude sur les relations phylogénétiques précises du genre *Thaumatomyrmex* dans les Ponerinae, s'ajoute aussi une difficulté générale quant à la diagnose de certaines espèces dont la morphologie est apparemment variable selon les localités géographiques. Il apparaît également que la diversité du genre *Thaumatomyrmex* est fortement sous-estimée, plusieurs nouvelles espèces attendant d'être décrites à partir de matériel déposé dans diverses collections entomologiques. Et pourtant, comme pour les autres groupes d'êtres vivants, la reconnaissance des espèces et de leurs liens phylogénétiques est la base de toute autre étude sur la biologie des espèces et de l'analyse de leur histoire évolutive. La phylogénie est indispensable pour pouvoir placer les caractéristiques des espèces dans un cadre évolutif. C'est pourquoi, dans ce contexte particulièrement flou quant à l'histoire évolutive du genre *Thaumatomyrmex*, il est difficile dans les limites du présent travail de se livrer à une simple étude comparative dans laquelle les différences observées entre espèces seraient systématiquement interprétables en tant que produits de l'évolution ou traits primitifs retenus. Chaque discussion de chapitre analysera donc les caractéristiques biologiques, écologiques et comportementales des *Thaumatomyrmex* en travaillant sur les différentes hypothèses possibles. Une ou plusieurs hypothèses parmi les plus plausibles seront parfois préférées et pourront polariser la discussion des résultats des autres études réalisées dans cette thèse.

7. Remarques sur la taxinomie du genre *Thaumatomyrmex*

A partir du travail de la révision de Kempf (1975), Longino (1988) entreprit une étude morphométrique de la tête et des mandibules le conduisant à réviser le groupe d'espèces *ferox*. Ses résultats l'amènèrent à synonymiser trois espèces de ce groupe. Longino resta

¹⁰ IDP Insect Science, Department of Entomology, University of Arizona, Tucson, AZ, EUA.



cependant prudent dans sa conclusion et discuta du statut d'espèce dans le genre *Thaumatomyrmex*, proposant trois hypothèses de travail :

1) Le genre *Thaumatomyrmex* dans son entier pourrait ne représenter qu'une seule et même espèce. La morphologie des individus serait en fait variable géographiquement, en suivant une distribution continue. A cette époque, cette hypothèse était supportée par l'absence de cas connus de sympatrie pour toutes les espèces du genre ;

2) Le genre *Thaumatomyrmex* serait constitué d'un ensemble de populations allopatriques et morphologiquement différentes pouvant ou non appartenir à une même espèce. Dans ce cas, la séparation des espèces serait arbitraire et leur reconnaissance serait donc discutable ;

3) Le genre *Thaumatomyrmex* serait constitué d'une mosaïque (« patchwork ») d'espèces parapatriques ou bien montrant d'étroites zones de sympatrie. Dans ce dernier cas, certaines synonymies proposées par cet auteur seraient discutables.

La taxinomie des espèces du genre *Thaumatomyrmex* se base dans la majorité des cas sur très peu de spécimens qui proviennent souvent de localités éloignées. Longino fit aussi remarquer le manque de données pour mesurer la variabilité naturelle des taxons et faire des comparaisons afin d'établir des bases taxinomiques solides pour le genre et conclure sur sa diversité réelle. Le principal problème venait du faible nombre de spécimens collectés dans une même région, ou bien dans des régions éloignées, ainsi que de la rareté des spécimens déposés dans les collections consultées.

Plusieurs cas de sympatrie d'espèces du genre *Thaumatomyrmex* ont été récemment découverts (voir ce chapitre partie 10) dans plusieurs biomes de l'Amérique Centrale et de l'Amérique du Sud. Ces sympatries remettent en question les deux premières hypothèses proposées par Longino (Longino 2005a). Dans l'état actuel des connaissances, la taxinomie du genre se révèle donc particulièrement complexe. Il n'est pas possible ici de se prononcer objectivement sur la validité de toutes les synonymies proposées par Longino concernant les espèces du groupe *ferox*. On peut raisonnablement espérer que le problème de la définition des espèces du groupe *ferox* pourra être résolu dans un futur proche, grâce à l'augmentation des récoltes de spécimens, notamment à l'aide des extracteurs Winkler¹¹.

Baroni Urbani & De Andrade (2003) remettent en cause le caractère taxinomique « nombre de dents » sur les mandibules alors qu'il est d'une valeur indéniable parce que les espèces clairement séparées ont trois ou quatre dents mandibulaires et chez les espèces décrites dont le nombre de femelles montées est assez important, le nombre de dents est fixe

¹¹ L'extracteur Winkler (en fait mini-Winkler) est une technique d'échantillonnage de la faune de la litière, voir Fisher (1998) pour la description de cette technique.



(obs. pers.). La mise en cause de ce caractère est sans doute à l'origine de la mauvaise interprétation de la discussion de Longino (2005a) par Rojas-Fernández (2009). Il y a pourtant bien deux espèces au Costa Rica : l'une avec trois dents sur la mandibule (qui correspond à *Thaumatomyrmex* sp.11) et l'autre avec quatre dents (*Thaumatomyrmex atrox*) et non pas une seule espèce avec un nombre variable (3-4) de dents. Et *Thaumatomyrmex ferox* n'a donc bien que trois dents et non trois ou quatre. La limite septentrionale de *Thaumatomyrmex atrox* connue est donc au niveau du Costa Rica et non du Panama comme analysé par erreur par Rojas-Fernández (2009) (voir ce chapitre partie 9.1.3.1).

8. Estimation du nombre d'espèces du genre *Thaumatomyrmex*

Comme nous l'avons vu ci-dessus, la taxinomie du genre a besoin d'être révisée, notamment pour étudier la validité des synonymies proposées par Longino (1988). Le développement et l'utilisation de la technique de récolte des Winkler ont permis dans certaines régions de récolter de nombreux individus de *Thaumatomyrmex*. Cette technique d'échantillonnage est actuellement largement répandue et utilisée à large échelle en écologie de communauté de fourmis de la litière ou même pour la réalisation d'inventaires faunistiques. Elle est reconnue comme très efficace pour la capture des fourmis de la litière, dont les *Thaumatomyrmex* (Delabie et al. 2000a ; Delabie et al. 2007a) et a ainsi grandement facilité les études des communautés des fourmis de la litière (Bestelmeyer et al. 2000a ; Parr & Chown 2001 ; Longino et al. 2002 ; Underwood & Fisher 2006). Le plus grand nombre d'individus de chaque espèce récoltés dans différentes localités permet d'avoir une meilleure idée du polymorphisme de tel ou tel trait de l'espèce étudiée, alors que la récolte de colonies entières permet d'associer les mâles aux femelles et de pouvoir réaliser certaines études qui seront complémentaires des études de morphologie externe.

Huit nouvelles espèces ont clairement été séparées sur une base morphologique dans la collection du CPDC et deux autres espèces ont aussi été identifiées dans d'autres collections à partir de photographies de grande qualité disponibles sur internet (site AntWeb.org). Mais pour certaines espèces, comme *T. mutilatus*, malgré la présence de caractères distinctifs chez des spécimens de localités différentes, leur grande ressemblance morphologique ne permet pas de les séparer en deux espèces différentes avec certitude sans effectuer une étude préalable sur le polymorphisme de ces caractères chez les autres espèces du genre ou sans une étude portant sur d'autres traits que la morphologie externe. Des études sur l'endophénotype permettront d'étayer les analyses de la morphologie externe : la cytogénétique a notamment



montré que des populations éloignées de *T. mutilatus* présentent des caryotypes différents et qu'il s'agit sans doute d'un complexe d'espèces jumelles, proches morphologiquement mais isolées reproductivement, probablement dû à la vaste répartition géographique de cette espèce (voir annexe 1). Des populations proches de *Thaumatomyrmex* sp.1 présentent aussi des caryotypes différents (voir annexe 1). La notion d'espèce dans le genre *Thaumatomyrmex* reste encore à définir.

Le nombre d'espèces du genre *Thaumatomyrmex* est donc sans doute largement sous-estimé. Douze espèces ont été décrites à ce jour et une dizaine de nouvelles espèces ont été identifiées (tableau 1-2), ce genre pourrait donc en fait être représenté par une trentaine de taxons présents uniquement dans la Région Néotropicale.

Tableau 1-2. Récapitulatif des espèces décrites et nouvelles pour le genre *Thaumatomyrmex* Mayr, classées suivant le groupe auquel elles appartiennent, et aperçu des pays où elles ont été trouvées. * : au moins un spécimen de l'espèce est présent dans la collection CPDC.

Groupe	Espèce	Distribution
<i>cochlearis</i>	<i>Thaumatomyrmex bariay</i>	Cuba
	<i>Thaumatomyrmex cochlearis</i>	Cuba
	<i>Thaumatomyrmex mandibularis</i>	Cuba
	<i>Thaumatomyrmex nageli</i>	Cuba
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.12	République Dominicaine
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.13	République Dominicaine
<i>mutilatus</i>	<i>Thaumatomyrmex contumax</i> *	Brésil
	<i>Thaumatomyrmex mutilatus</i> *	Argentine, Brésil, Paraguay
<i>ferox</i>	<i>Thaumatomyrmex atrox</i> *	Colombie, Costa Rica, Guyana, Panama, Trinité-et-Tobago, Venezuela
	<i>Thaumatomyrmex ferox</i>	Honduras
	<i>Thaumatomyrmex manni</i>	Bolivie
	<i>Thaumatomyrmex paludis</i> *	Brésil, Venezuela
	<i>Thaumatomyrmex soesilae</i> *	Brésil, Suriname
	<i>Thaumatomyrmex zeteki</i> *	Colombie, Panama
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1*	Brésil
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.2*	Brésil
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.3*	Brésil, Grenade, Guyane Française, Venezuela
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.4	México
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.5*	Brésil
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.6	Venezuela
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.7*	Guyane Française
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.8*	Brésil
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.9*	Colombie
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.10	Pérou
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.11*	Costa Rica, Nicaragua
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.14	Equateur
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.15	Belize	
<i>Thaumatomyrmex</i> sp. Ipaba*	Brésil	



9. Biogéographie du genre *Thaumatomyrmex*

La biogéographie des fourmis néotropicales est généralement étudiée au niveau d'un taxon en particulier ou à un niveau régional (Lattke 2003, 2007). Cette étude de la distribution des espèces du genre *Thaumatomyrmex* vise à apporter de nouvelles données à l'étude pionnière de Kusnezov (1963) et à celle de Lattke (2003) sur la biogéographie des Formicidae de la Région Néotropicale.

Les données, qui ne sont pas exhaustives, ont été recueillies à partir des collections CPDC, MZUSP, INBio, de la littérature, d'Internet (Antweb.org) et occasionnellement auprès d'autres chercheurs et collections. Si aucune coordonnée géographique n'était indiquée sur l'étiquette des informations de récolte, celles de la localité mentionnée étaient recherchées. Si l'altitude n'était pas donnée, elle a été estimée à l'aide du logiciel Google Earth. Les données ont ensuite été exportées dans le programme ArcView 3.3 (ESRI 2002) pour la réalisation des cartes de distribution de chaque taxon à partir desquelles ont été analysées les données biogéographiques. L'interprétation des cartes a été effectuée en les croisant avec les données de différentes cartes thématiques (climat (classification de Köppen), précipitations, écosystèmes, paléocartographie, géomorphologie), notamment pour les espèces vivant au Brésil et particulièrement dans l'état de Bahia (fig. 1-6, 1-7, 1-8 et 1-9). Cependant l'exploitation de ces cartes avec le logiciel ArcView n'a pas été possible et les points des localités de récolte n'ont donc pas pu y être placés avec exactitude. Mais elles ont toutefois été exploitées en y transposant visuellement les points de récolte afin d'estimer leur pertinence quant à la distribution du taxon. Les régions biogéographiques considérées dans cette étude correspondent à celles de Morrone (2001, 2006) (fig. 1-6, 1-7 et 1-7-Tableau). Ces régions biogéographiques ont été délimitées à partir de l'assemblage des patrons de distribution de différents groupes d'êtres vivants endémiques ou caractéristiques de chaque unité géographique.

Pour éviter d'avoir un nombre trop grand de cartes de distribution, certaines espèces proches ont été regroupées sur une même carte. Les espèces du groupe *mutilatus* ont ainsi été regroupées ; ainsi que les espèces de Cuba et de République Dominicaine ; l'espèce *T. soesilae* et les espèces qui lui sont proches morphologiquement (*Thaumatomyrmex* sp.6 et *Thaumatomyrmex* sp.7) ; *T. atrox* et *T. manni* qui font partie du même sous-groupe de Kempf (1975) avec *Thaumatomyrmex* sp.10 ; *T. zeteki* avec *Thaumatomyrmex* sp.14 et *Thaumatomyrmex* sp.9 ; *T. ferox* avec *Thaumatomyrmex* sp.11 et *Thaumatomyrmex* sp.15 ; et



un groupe de cinq nouvelles espèces : *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, *Thaumatomyrmex* sp.3, *Thaumatomyrmex* sp.4 et *Thaumatomyrmex* sp.5 ; en fait, seules *T. paludis* et *Thaumatomyrmex* sp.8 ont leur propre carte.

Cette partie donne un large aperçu de la distribution géographique du genre *Thaumatomyrmex*, de ses groupes d'espèces et de ses espèces ; même s'il manque des données pour certaines régions afin de pouvoir faire une étude détaillée et complète de la biogéographie du genre. Celui-ci souffre en outre des problèmes encore non résolus de sa systématique et de sa phylogénie qui sont pourtant indispensables aux études biogéographiques (Santos & Amorim 2007). L'analyse des sympatries dans le genre *Thaumatomyrmex* sera faite à partir de ces données de distribution.



Figure 1-6. Régions biogéographiques et zones de transitions de l'Amérique Latine et des îles des Caraïbes. 1, Région Néartique ; 2, Zone de transition mexicaine ; 3, Région Néotropicale ; 4, Zone de transition d'Amérique du Sud ; 5, Région Andine. (d'après Morrone 2006).





Figure 1-7. Provinces biogéographiques d'Amérique Latine et des îles des Caraïbes. Les numéros correspondent aux provinces citées dans le tableau 2. (d'après Morrone 2006).



Figure 1-7-Tableau. Classification biogéographique de l'Amérique Latine et des îles des Caraïbes (^a Les numéros entre parenthèses renvoient aux provinces de la figure 1-7). (d'après Morrone 2006).

Regions/transition zones	Subregions	Dominions	Provinces^a		
Nearctic region	North American Pacific	Californian	California (1)		
			Baja California (2)		
			Continental Nearctic	Sonora (3)	
				Mexican Plateau (4)	
				Tamaulipas (5)	
	Mexican transition zone			Sierra Madre Occidental (6)	
				Sierra Madre Oriental (7)	
				Transmexican Volcanic Belt (8)	
				Balsas Basin (9)	
				Sierra Madre del Sur (10)	
Neotropical region	Caribbean	Mesoamerican	Mexican Pacific Coast (11)		
			Mexican Gulf (12)		
			Chiapas (14)		
			Eastern Central America (15)		
			Western Panamanian Isthmus (16)		
			Antillean	Yucatan Peninsula (13)	
				Bahama (17)	
				Cuba (18)	
				Cayman Islands (19)	
				Jamaica (20)	
				Hispaniola (21)	
				Puerto Rico (22)	
			Lesser Antilles (23)		
			Northwestern South American		Choco (24)
					Maracaibo (25)
					Venezuelan Coast (26)
		Trinidad and Tobago (27)			
		Magdalena (28)			
		Venezuelan Llanos (29)			
		Cauca (30)			
		Galapagos Islands (31)			
		Western Ecuador (32)			
		Arid Ecuador (33)			
	Tumbes-Piura (34)				
Amazonian		Napo (35)			
		Imeri (36)			
		Guyana (37)			
		Humid Guyana (38)			
		Roraima (39)			
		Amapa (40)			
		Varzea (41)			
		Ucayali (42)			
		Madeira (43)			



Regions/transition zones	Subregions	Dominions	Provinces ^a
			Tapajos-Xingu (44)
			Para (45)
			Pantanal (46)
			Yungas (47)
	Chacoan		Caatinga (48)
			Cerrado (49)
			Chaco (50)
			Pampa (51)
	Parana		Brazilian Atlantic Forest (53)
			Parana Forest (54)
			<i>Araucaria angustifolia</i> Forest (55)
South American transition zone			North Andean Paramo (56)
			Coastal Peruvian Desert (57)
			Puna (58)
			Atacama (59)
			Prepuna (60)
			Monte (52)
Andean region	Central Chilean		Coquimbo (61)
			Santiago (62)
	Subantarctic		Juan Fernandez Islands (63)
			Maule (64)
			Valdivian Forest (65)
			Magellanic Forest (66)
			Magellanic Paramo (67)
			Malvinas Islands (68)
	Patagonian		Central Patagonia (69)
			Subandean Patagonia (70)



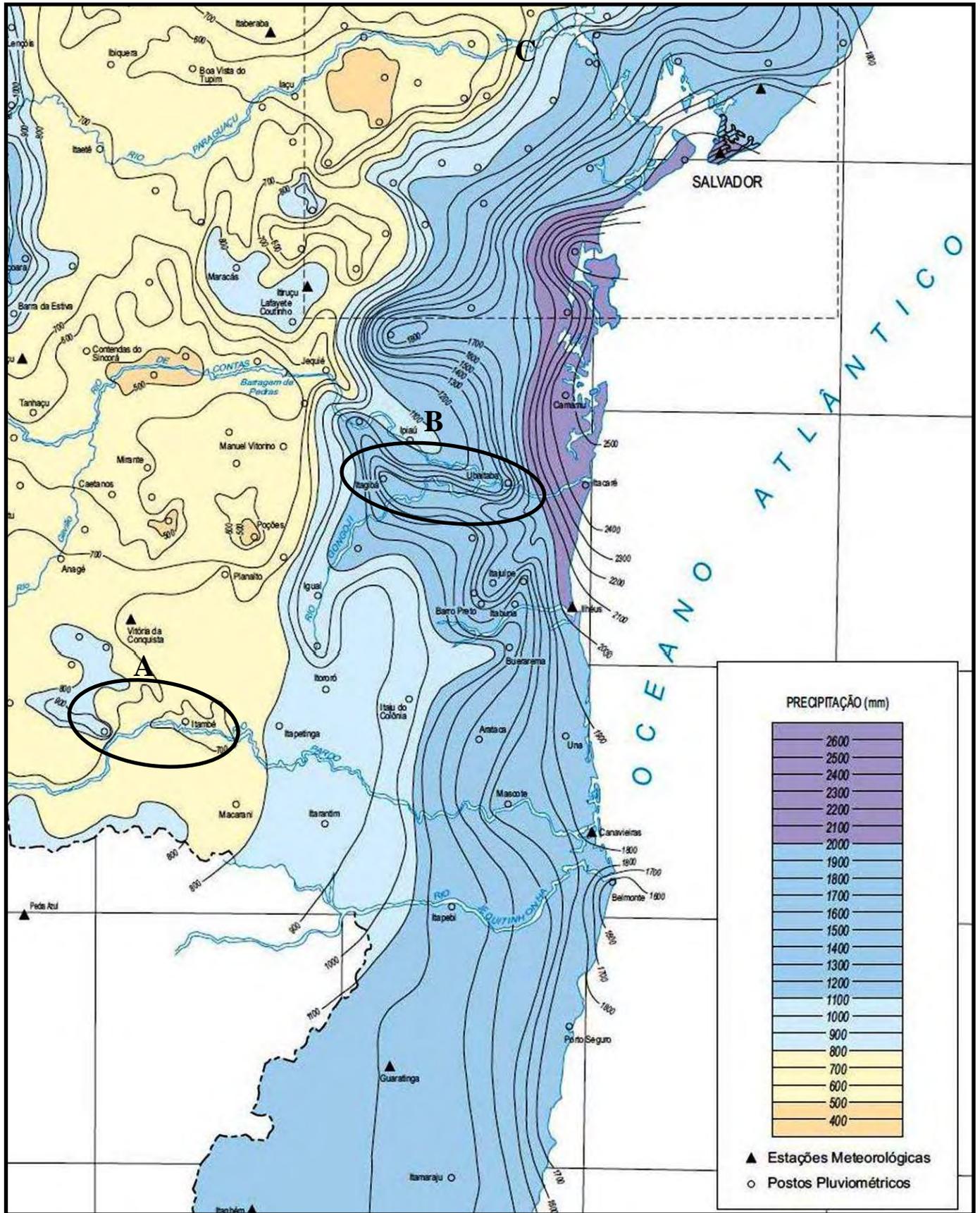


Figure 1-8. Pluviométrie de la région centre sud-est de l'état de Bahia, Brésil (d'après SEI 2003 - voir référence dans le chapitre 2)



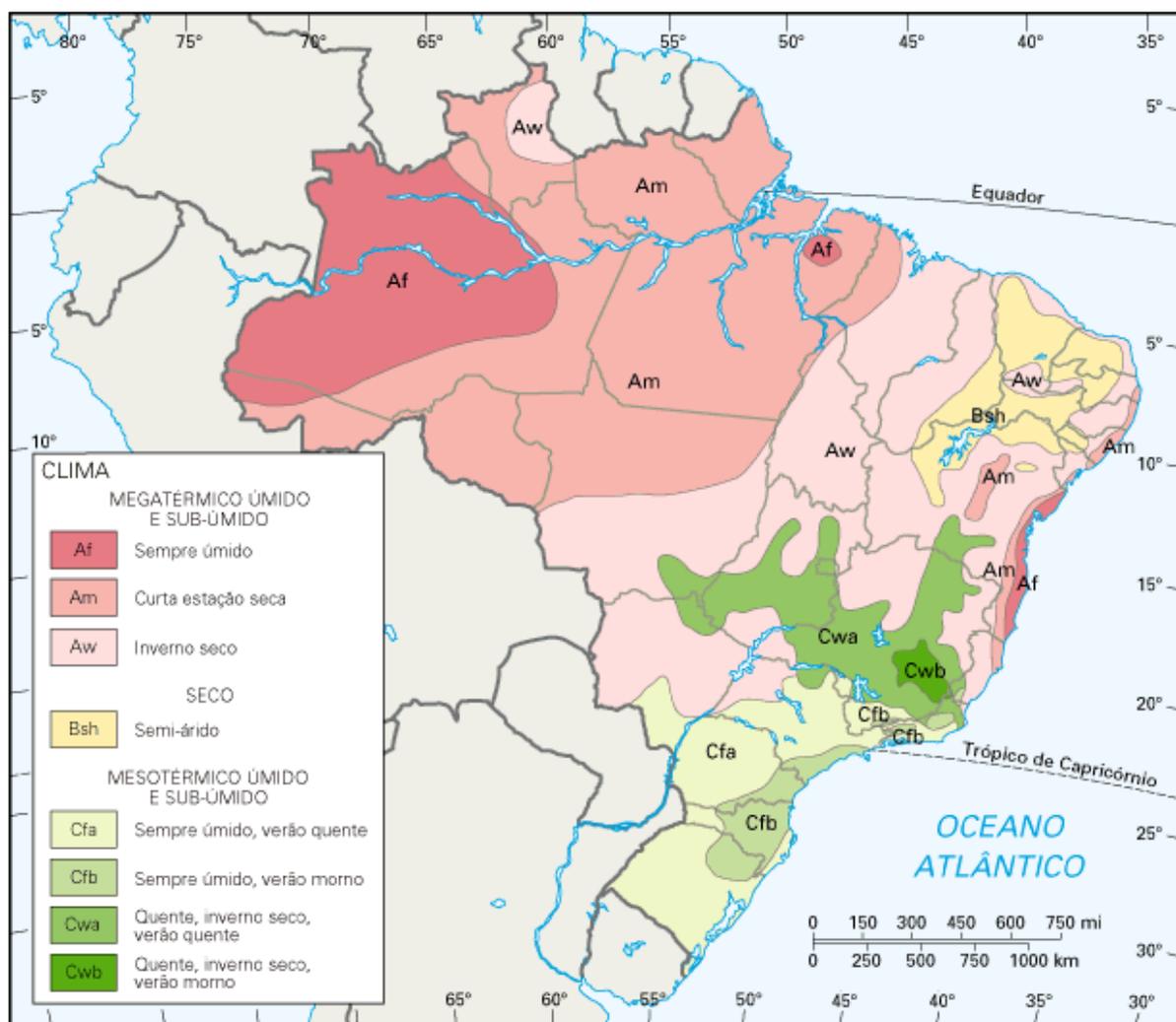


Figure 1-9. Les climats du Brésil. (sans source définie)

9.1. Distribution géographique des espèces et des groupes d'espèces

9.1.1. Groupe *mutilatus* (fig. 1-21)

9.1.1.1. *Thaumatomyrmex mutilatus* (fig. 1-10 et 1-11)

L'espèce *Thaumatomyrmex mutilatus* a l'aire de distribution la plus vaste du genre, elle se rencontre depuis le Nordeste brésilien dans le nord de l'état du Ceará jusqu'au Sudeste du Brésil dans l'état du Rio Grande do Sul, sa localité connue la plus australe. Elle a été récoltée au Brésil dans les états du Ceará, Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Santa Catarina (localité type) et Rio Grande do Sul. Elle se rencontre aussi au Paraguay et dans le nord de l'Argentine. Les localités de récolte se trouvent dans les provinces Caatinga (48), Cerrado (49), Chaco (50) de la sous-



région biogéographique Chacoaine¹², ainsi que dans les provinces Forêt Atlantique brésilienne (53), Forêt du Parana (54) et Forêt d'*Araucaria angustifolia* (55) de la sous-région Parana et à la pointe sud de la province Pantanal (46) de la sous-région Amazonienne. Mais deux localités de récolte dans l'état du Rio Grande do Sul sont à la limite entre les provinces Forêt du Parana (54) et Pampa (51) (sous-région biogéographique Chacoaine). *Thaumatomyrmex mutilatus* se rencontre du niveau de la mer à Ilhéus jusqu'à près de 1000 m d'altitude à Merióca dans l'état du Ceará.



Figure 1-10- Localités de récolte de *T. mutilatus* et *T. contumax*.

¹² Les noms des sous-régions et des provinces biogéographiques sont la traduction en français de ceux utilisés dans Morrone (2006).



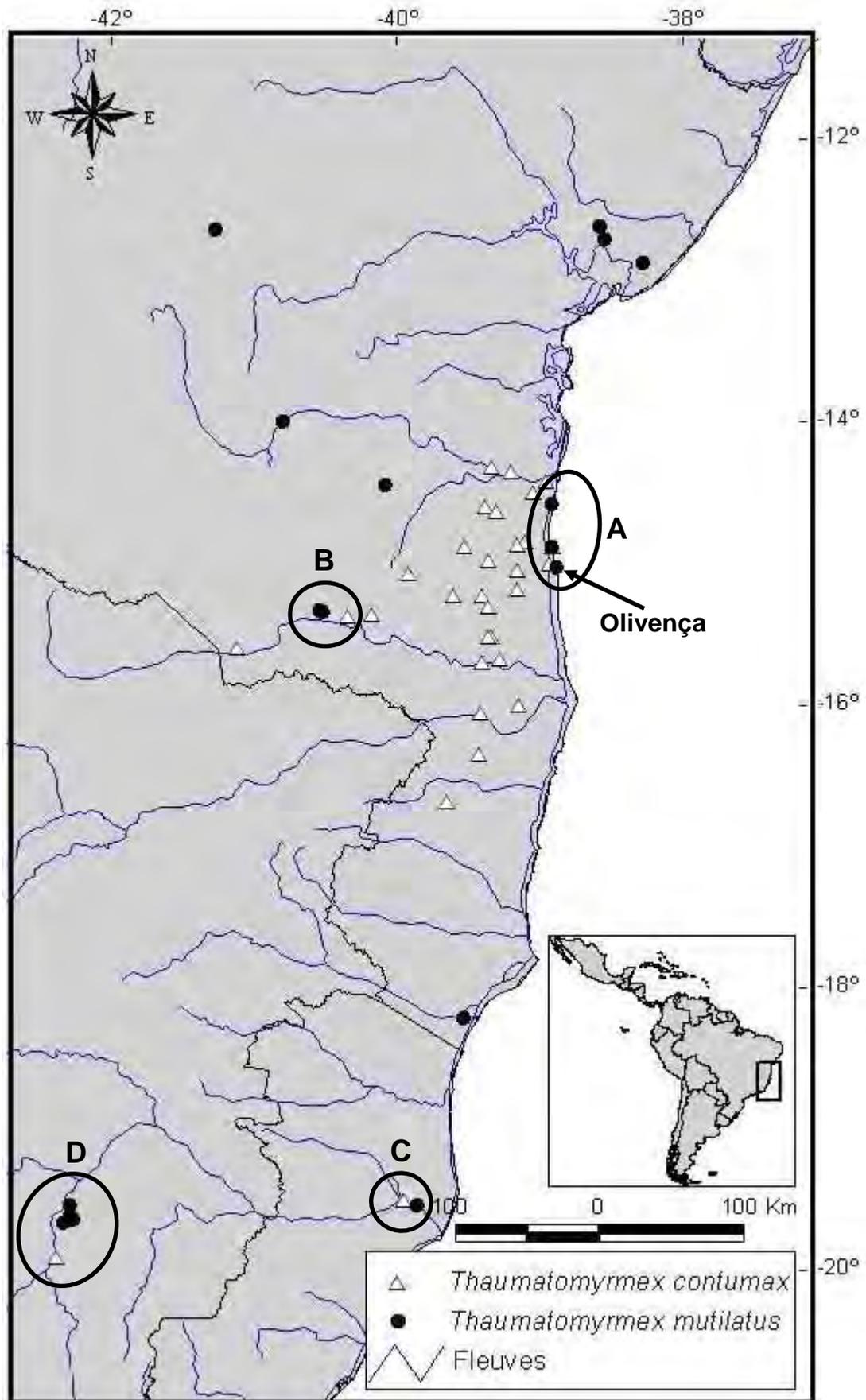


Figure 1-11- Localités de récolte de *T. mutilatus* et *T. contumax* au Brésil dans les états de Bahia, Espírito Santo et Minas Gerais.



Il n'y a pas de données sur la présence d'espèces de *Thaumatomyrmex* dans l'état brésilien du Paraná. Ce genre est absent de la localité Reserva Rio Cachoeira sur la côte atlantique de cet état (Bihn et al. 2008) alors que *T. mutilatus* est présente dans les états (Mato Grosso do Sul, São Paulo, Santa Catarina) et les pays (Paraguay, Argentine) voisins, notamment dans le Parque Nacional Iguazú argentin seulement séparé de son homologue brésilien par le fleuve Iguazú. Cependant, des nids qui pourraient appartenir à une espèce de *Thaumatomyrmex* ont été trouvés dans la forêt de l'aéroport de la ville de Foz do Iguazú qui se trouve juste à côté du parc brésilien (B. Jahyny, obs. pers. - voir chapitre 3).

Sources : CPDC, MZUSP, Kempf (1975), Quinet & Tavares (2005), Veiga-Ferreira et al. (2005), Rosumek et al. (2008), Theunis (2008), antweb (BMNH¹³).

9.1.1.2. *Thaumatomyrmex contumax* (fig. 1-10 et 1-11)

Thaumatomyrmex contumax se rencontre exclusivement au Brésil. Sa répartition est plus restreinte que celle de *T. mutilatus*. Le type de *T. contumax* vient de l'état du Pernambuco alors que d'autres spécimens de cette espèce ont été récoltés dans les états de Bahia, Espírito Santo et Minas Gerais. Ces localités se trouvent limitées à la province Caatinga (48) de la sous-région biogéographique Chacoaine, ainsi qu'au nord des provinces Forêt Atlantique brésilienne (53) et Forêt du Parana (54) de la sous-région Parana, donc seulement dans les écorégions¹⁴ Forêts de l'Intérieur de Bahia et Forêts des Côtes de Bahia pour ces deux dernières provinces. *T. contumax* se rencontre du niveau de la mer à Ilhéus jusqu'à près de 1 000 m à Itororó dans l'état de Bahia.

Sources : CPDC, MZUSP, Kempf (1975).

9.1.1.3. Conclusion sur la distribution du groupe *mutilatus* (fig. 1-21)

Les espèces du groupe *mutilatus* ont une distribution strictement néotropicale sud-américaine comprise entre 03°S et 29°S depuis le niveau de la mer jusqu'à 1 000 m d'altitude. Mais elles ne sont connues que du Brésil, de l'Argentine et du Paraguay.

Au Brésil elles ont été récoltées dans les états du Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, Pernambuco, Santa Catarina, Rio Grande do Sul, São Paulo, Rio de Janeiro, Goiás, Tocantins et Ceará.

Les états du nord de la région Nordeste du Brésil, Rio Grande do Norte, Paraíba, Alagoas et Sergipe ont été jusqu'à présent peu explorés quant à leur myrmécofaune. Il n'existe pas ou il y a peu de données sur la présence d'espèces de *Thaumatomyrmex* dans la littérature pour

¹³ Acronyme de la collection d'où proviennent les informations disponibles sur la page Internet d'AntWeb.

¹⁴ La liste et les cartes des écorégions sont disponibles sur le site :

<http://www.nationalgeographic.com/wildworld/terrestrial.html> (dernier accès 25/08/2008).



ces états. Mais les espèces du groupe *mutilatus* se retrouvent dans les états proches de ceux supra-cités et ceux-ci partagent les mêmes caractéristiques de végétation, il est donc probable qu'au moins l'une des espèces de ce groupe s'y trouve.

Les espèces du groupe *mutilatus* occupent au moins en partie les sous-régions biogéographiques Chocoaine, Parana et Pantanal. Des récoltes en Argentine et en Uruguay permettraient de déterminer la limite australe de ces espèces et notamment savoir si elles ont colonisé l'écorégion savane uruguayenne qui couvre l'Uruguay tout entier ainsi que certaines parties du sud-est du Brésil (sud de l'état Rio Grande do Sul) et du nord-est de l'Argentine. Des récoltes supplémentaires en Bolivie et dans les états brésiliens du Piauí, Maranhão, Pará et Mato Grosso sont nécessaires pour savoir si cette espèce n'a pas colonisé aussi les provinces biogéographiques Tapajos-Xingu (44), Para (45) et une plus grande partie de la province Pantanal (46) qui forment la partie sud de la région Amazonienne et qui sont en contact avec les provinces botaniques Caatinga (48), Cerrado (49) et Chaco (50). En fait, les espèces du groupe *mutilatus* ne devraient se trouver que dans la partie sud-est de ces régions, car les localités de récoltes au nord-ouest des espèces du groupe *mutilatus* se trouvent toutes dans les régions de climat de type Aw (classification de Köppen - Climat tropical subhumide, étés pluvieux et hivers secs), la limite de distribution nord-ouest doit donc correspondre à celle de ce type de climat qui est aussi celle du biome Cerrado à peu de choses près. Toutefois, la sous-région Chocoaine et ses provinces nord, Caatinga (48) et Cerrado (49) est un couloir de savanes entre les sous-régions Amazonienne et Parana. Ces deux sous-régions étaient continues jusqu'au Cénozoïque (débuté à -65,5 Ma) lorsque la sous-région Chocoaine s'est développée et les a clivées durant la période plus aride qui a suivi (voir Mori 1989 ; Silva 1996 ; Costa 2003 ; Morrone 2006). Les espèces du groupe *mutilatus* semblent bien être adaptées à un climat aride et une végétation plus ouverte. Leur cuticule finement striée moins brillante que celles des espèces du groupe *ferox* a pu leur procurer un avantage dans cet environnement et, suivant la date de leur apparition, elles ont pu évoluer lors de cette période. A une époque plus récente, durant les cycles climatiques du Quaternaire (dernière sous aire du Cénozoïque - limite inférieure entre environ -2,4 et -1,5 Ma), les savanes d'Amérique du Sud se sont sans doute étendues puis rétractées plusieurs fois, isolant certaines d'entre elles (voir Silva & Bates 2002). Les variations générales du climat dues aux cycles astronomiques de Milankovitch (Hays et al. 1976 - théorie astronomique des paléoclimats (voir Berger & Loutre 2004)) auraient causé des changements dans la distribution des différents types de végétations durant le Cénozoïque et même avant. En Amérique du Sud, durant ces cycles, des périodes



froides et sèches qui auraient provoqué une expansion des savanes en région amazonienne et une rétractation-fragmentation des forêts humides dans des zones refuges en altitude, ont alterné avec des périodes chaudes et humides durant lesquelles les forêts humides se seraient à nouveau étendues au détriment des savanes qui se seraient rétractées. Les populations dans les zones refuges disjointes auraient alors subi des spéciations par allopatrie (vicariance), tant les espèces de forêts humides que celles de savanes sèches suivant la création successive des refuges des deux types de végétations selon la période climatique : c'est l'« l'hypothèse¹⁵ des refuges » (Haffer 1969 ; Prance 1973 ; Haffer 1997 ; Mayle et al. 2000 ; Haffer & Prance 2001 ; Pennington et al. 2004 ; Carnaval & Moritz 2008 ; voir Haffer 2008). Les changements cycliques climat-végétation de la fin du Cénozoïque sont considérés par certains comme l'un des principaux facteurs ayant conduit au processus de spéciation et de diversification des espèces de forêts et de savanes d'Amérique du Sud tropicale (Pennington et al. 2004 ; Haffer 2008), mais plusieurs autres hypothèses alternatives, mais non exclusives, ont été avancées pour expliquer l'origine et le maintien de cette biodiversité dans certaines régions du globe, notamment en région amazonienne, ainsi que pour expliquer la distribution actuelle des espèces (voir Haffer 1997, 2008 ; Quéroutil 2001 ; Bonaccorso et al. 2006 ; Solomon et al. 2008 ; Rull 2008) (tableau 1-3). La grande diversification des espèces néotropicales a peut-être eu lieu toutefois bien avant le Quaternaire et ses changements cycliques climat-végétation (voir Moritz et al. 2000 ; Haffer 2008 ; Rull 2008), ce qui n'est pas incompatible avec l'hypothèse des refuges puisqu'elle ne se limite d'ailleurs pas non plus aux variations climatiques du Quaternaire (Haffer 1997, 2008). Même si les changements cycliques climat-végétation du Quaternaire n'ont pas forcément contribué à la diversité du genre *Thaumatomyrmex*, ils ont certainement eu une grande influence sur la distribution actuelle de ses espèces. Les espèces colonisant, disparaissant et recolonisant progressivement les régions favorables à leur développement en fonction de l'expansion ou de la régression de celles-ci. Les régions de forêt tropicale saisonnièrement sèche et de savanes sud-américaines Roraima, Paru, Monte Alegre, Amapá et Marajó¹⁶ sont ainsi susceptibles d'abriter des populations isolées d'espèces du groupe *mutilatus* ainsi que les savanes des Llanos de Mojos en Bolivie et celles des Llanos¹⁶ de l'est colombien et du sud vénézuélien et certains patchs de savanes isolés en Forêt Amazonienne. Ces régions devaient en effet être reliées les unes aux autres avant leur fragmentation et des couloirs d'échanges entre les différentes régions de savanes ont dû exister notamment lors de certaines périodes plus sèches du Quaternaire (voir Bigarella

¹⁵ Elle est parfois nommée « théorie des refuges » selon les auteurs.

¹⁶ Le nom des régions suit Silva & Bates 2002.



et al. 1975 ; Prado & Gibbs 1993 ; Haffer 1997 ; Silva & Bates 2002 ; Sanaiotti et al. 2002 ; Pennington et al. 2000, 2004 ; Mayle 2004, 2006 ; Quijada-Mascarenas et al. 2007 ; Caetano et al. 2008). Durant les périodes plus sèches les formations végétales les plus ouvertes comme la forêt tropicale saisonnièrement sèche, le cerrado ou la caatinga, se sont développées ou ont pénétré en région amazonienne sous la forme de grandes extensions ou couloirs reliant le Brésil Central aux Guyanes et au Venezuela. Chez les Formicidae les aires de répartition des espèces de fourmis champignonistes *Acromyrmex (Moellerius) landolti landolti* Forel, *Acromyrmex (Acromyrmex) laticeps nigrosetosus* Forel et *Acromyrmex rugosus rugosus* Smith F. (Myrmicinae, Attini) sont ainsi disjointes, avec des occurrences dans le cerrado et/ou la caatinga des régions Sudeste et Central du Brésil jusqu'à la région Nordeste, mais aussi dans les îlots de savanes à l'intérieur de la Forêt Amazonienne et/ou dans les Llanos vénézuéliens et colombiens (Bigarella et al. 1975). Les espèces du groupe *mutilatus* pourraient ainsi aider à la compréhension de l'histoire des forêts amazoniennes elles-mêmes comme c'est déjà le cas d'autres espèces qui ne sont pas de forêt humide (Pennington et al. 2004 ; Wüster et al. 2005 ; Bonaccorso et al. 2006 ; Quijada-Mascarenas et al. 2007). La limite septentrionale du groupe *mutilatus* pourrait donc être plus au nord-ouest, mais avec une disjonction cerrado-caatinga et savanes du nord de l'Amérique du Sud qui sont séparées par la Forêt Amazonienne. Quant à sa limite sud, *T. mutilatus*, l'espèce de *Thaumatomyrmex* la plus australe, n'a été trouvée pour le moment que dans la moitié nord de la province Chaco (50) et au sud de celle de la Forêt du Parana (54) à la limite de celle de la Pampa (51). Même si la province Monte (52), au sud de celle de Chaco (50), est une des zones de transition entre les régions Néotropicale et Andine et est étroitement liée à celle-ci (Willink 1988 ; Morrone 2001), il est sans doute peu probable d'y trouver des espèces de ce groupe et du genre *Thaumatomyrmex*. Il en va de même pour la partie sud de la province de Chaco (50) dont les températures moyennes mensuelles descendent en dessous des 10°C entre juin et août et dont les précipitations totales mensuelles sont souvent inférieures à 100 mm et même 50 mm dans certaines régions, contrairement à sa partie nord¹⁷. Il en est de même pour la partie sud de la province Pampa (51). Mais pour cette province recouverte de pampas (écorégion savane uruguayenne et pampas humides), les espèces du groupe *mutilatus*, et le genre *Thaumatomyrmex* n'ont peut-être simplement pas colonisé les régions avec ce type de végétation.

¹⁷ Source : N. Lemay, N. Ayotte, M. LeBlanc, R. Zalatan and K. Gajewski. The Climate of South America - El clima del América del Sur - disponible à : http://www.lpc.uottawa.ca/data/americas/samerica/sam_large.jpg - accès le 22/08/2008.



Tableau 1-3. Les différentes hypothèses de spéciation géographique en Amazonie durant le Tertiaire et le Quaternaire (Cénozoïque) proposées par plusieurs auteurs (selon Haffer 2008).

	1) Hypothèses paléogéographiques (vicariance)			2) Hypothèse des barrières fluviales	3) Hypothèse des barrières fluviales et des refuges	4) Hypothèse des refuges	5) Hypothèse de perturbation-vicariance	6) Hypothèse des gradients environnementaux (parapatric)
	a) Hypothèse de l'île	b) Hypothèse de l'arche	c) Hypothèse de la lagune					
Réduction de la forêt durant les périodes sèches du passé	← Pas considéré (sans rapport) →			Faible, seules des portions périphériques dans le nord et le sud de l'Amazonie sont affectées	Forte, les régions périphériques et centrales de l'Amazonie sont affectées	Faible, seules des portions périphériques dans le nord et le sud de l'Amazonie sont affectées	Pas considéré (sans rapport)	
Barrières séparant les populations	Mers continentales, plateaux, plaines inondées	Non connues (peut-être des collines et/ou différentes végétations au-dessus d'arches)	Lagune amazonienne et les larges cours de rivières	Rivières (et leur lit)	Larges rivières en Amazonie Centrale et aires non boisées dans les régions des sources de rivières	Forêts ouvertes et régions non boisées, les rivières localement	Forêts écologiquement pas adéquates	Gradients environnementaux abrupts
Causes de la formation des barrières	Mouvements tectoniques et/ou changements du niveau de la mer	Expression en surface d'arches géologiques de profondeur	Changements mondiaux du niveau des mers	Développement des rivières ou dispersion des individus fondateurs par-dessus les barrières fluviales pré-existantes)	← Fluctuations climatiques durant le Cénozoïque →		← Périodes Humides/sèches →	Ecotones marqués
Période	Tertiaire	Tertiaire	Fin du Tertiaire-Quaternaire	Quaternaire	Quaternaire	Tertiaire et Quaternaire	Quaternaire	Quaternaire
Auteurs	Emsley 1965 ; Croizat 1976	Patton et al. 1997	Marroig & Cerqueira 1997	Sick 1967 ; Hershkovitz 1977 ; Capparella 1988	Ayres 1986 ; Capparella 1991 ; Ayres & Clutton-Brock 1992	Haffer 1969, 1970 ; Vanzolini & Williams 1970 ; Vrba 1992	Colinvaux 1993 ; Bush 1994	Endler 1982



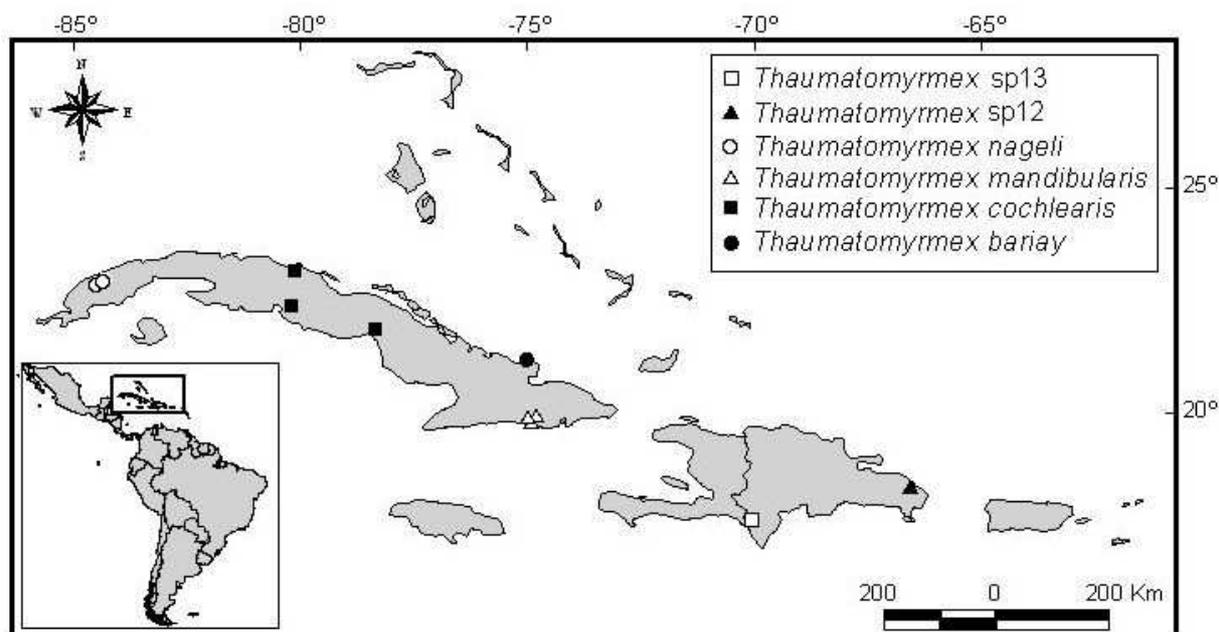


Figure 1-12. Localités de récolte de *T. bariay*, *T. cochlearis*, *T. mandibularis*, *T. nageli*, *Thaumatomyrmex* sp.12 et *Thaumatomyrmex* sp.13.

9.1.2. Groupe *cochlearis* (fig. 1-12 et 1-21)

Les quatre espèces décrites du groupe *cochlearis* proviennent toutes de l'île de Cuba : *T. nageli* sur la pointe ouest, *T. cochlearis* au centre de l'île et *T. mandibularis* et *T. bariay* sur la pointe est, respectivement sur la côte de la mer des Caraïbes et sur celle de l'océan Atlantique. Des spécimens d'espèces non clairement identifiées de ce groupe, *Thaumatomyrmex* sp.12 et *Thaumatomyrmex* sp.13 ont aussi été trouvés en République Dominicaine sur l'île d'Hispaniola. Toutefois il n'y a pas de données sur la présence de *Thaumatomyrmex* dans cette île pour l'état d'Haïti (Wheeler & Mann 1914). Aucune espèce de *Thaumatomyrmex* n'a été trouvée dans les autres îles des Grandes Antilles : Jamaïque (Wheeler 1908a, 1911, 1917) et Porto Rico (Wheeler 1908b ; Smith 1936 ; Wolcott 1948 ; Torres & Snelling 1997 ; Osorio-Pérez et al. 2007). Hormis les îles les plus proches du continent sud américain, Grenade et Trinité et Tobago (voir distribution des espèces du groupe *ferox*), aucune *Thaumatomyrmex* n'a été récoltée dans les Petites Antilles (Forel 1893 ; Wheeler 1913 ; Mann 1920). Il n'y a pas non plus de données sur la présence de *Thaumatomyrmex* dans les archipels des Bahamas (Wheeler 1934 ; Smith 1954 ; Morrison 1998). Ces îles ont de nombreuses autres espèces de fourmis en commun avec l'île proche de Cuba et il y a plusieurs formes de colonisation d'île en île (Morrison 1998). Comme la myrmécofaune y a encore été peu étudiée, on peut donc s'attendre à y trouver des *Thaumatomyrmex*, surtout sur les îles les plus proches de Cuba si elles abritent aussi des Penicillata qui sont leurs proies quasi obligatoires.



Les espèces du groupe *cochlearis* sont endémiques aux Grandes Antilles qui sont constituées de vieux fragments de croûte terrestre, contrairement aux Petites Antilles qui sont d'origine volcanique, et donc plus jeunes. Elles font donc partie des 50% d'espèces de fourmis endémiques de Cuba et des 36% de celles de l'île d'Haïti (Wilson 1988). Elles occupent les provinces Cubaine (18) et Haïtienne (21) du domaine Antillais dans la sous région Caraïbe. Les Grandes-Antilles se sont formées entre l'Amérique du Nord et du Sud lors du Crétacé inférieur (-130 à -110 Ma) et sont restées proches de ces continents jusqu'à ce que les îles commencent à migrer avec la plaque caribéenne au Crétacé supérieur (-80 Ma). La colonisation des Grandes Antilles par ces fourmis a pu se faire par l'un des trois grands mécanismes proposés à ce jour : la vicariance continent-île lors de la formation des Grandes-Antilles, si l'apparition de ce genre est antérieure à la séparation des Grandes-Antilles du continent (Rosen 1975, 1985 ; Johnson 1991 ; Crother & Guyer 1996) ; la dispersion à partir du continent sud-américain en nageant, flottant ou en volant (Hedges et al. 1992 ; Hedges 1996, 2006) ; la dispersion de courte durée à partir du continent par une connexion terrestre avec le nord-ouest de l'Amérique du Sud durant la transition Eocène - Oligocène (-35 à -33 Ma) lorsque les Grandes-Antilles et le Ride des Oiseaux (Aves Ridge) formaient le GAARlandia¹⁸ (Iturralde-Vinent & MacPhee 1999 ; Iturralde-Vinent 2005 ; MacPhee & Iturralde-Vinent 2005 ; Iturralde-Vinent 2007). Ces trois mécanismes ont tous leurs limites (Rickefs & Bermingham 2008), le scénario biogéographique est souvent complexe et différent suivant les taxons étudiés (Wilson 1988 ; Liebherr 1988 ; Hedges 2001 ; Liebherr & Godwin 2004 ; Hall et al. 2004 ; Santiago-Valentin & Olmstead 2004) et plusieurs événements successifs de colonisation ont pu avoir lieu comme c'est le cas pour d'autres taxons de fourmis (Wild 2009). Quant aux événements climatiques du quaternaire, qui ont à certains moments isolé ou grandement limité les connexions entre les différentes régions de l'île de Cuba à cause d'inondations (Iturralde-Vinent 2005), ils pourraient avoir favorisé la spéciation par allopatrie comme le suggère la distribution des *Thaumatomyrmex* de Cuba. La diversité des *Thaumatomyrmex* de Cuba peut aussi avoir pour origine une radiation adaptative (Baron-Urbani & De Andrade 2003) suivant laquelle une lignée se diversifie rapidement à l'arrivée dans une nouvelle région pour remplir les strates écologiques (Givnish & Sytsma 1997 ; Schluter 2000), c'est le cas pour d'autres fourmis cubaines (Wilson 1988). Les relations géologiques et biotiques entre l'est de Cuba et le nord-ouest d'Haïti sont étroites, ce qui pourrait justifier les ressemblances morphologiques entre les espèces de l'est de Cuba (*T.*

¹⁸ Greater Antilles + Aves Ridge.



bariay et *T. mandibularis*) avec celles d'Hispaniola (*Thaumatomyrmex* sp.12 et *Thaumatomyrmex* sp.13). La connaissance de la date d'apparition du genre permettra d'éliminer certaines hypothèses.

Seules *T. mandibularis* et *Thaumatomyrmex* sp.13 ont été rencontrées à plus de 800 m d'altitude, les autres espèces vivent à des altitudes inférieures à 200 m.

Sources : MZUSP, Kempf (1975), Fontenla (1995), Baroni Urbani & De Andrade (2003), AntWeb (MCZ).

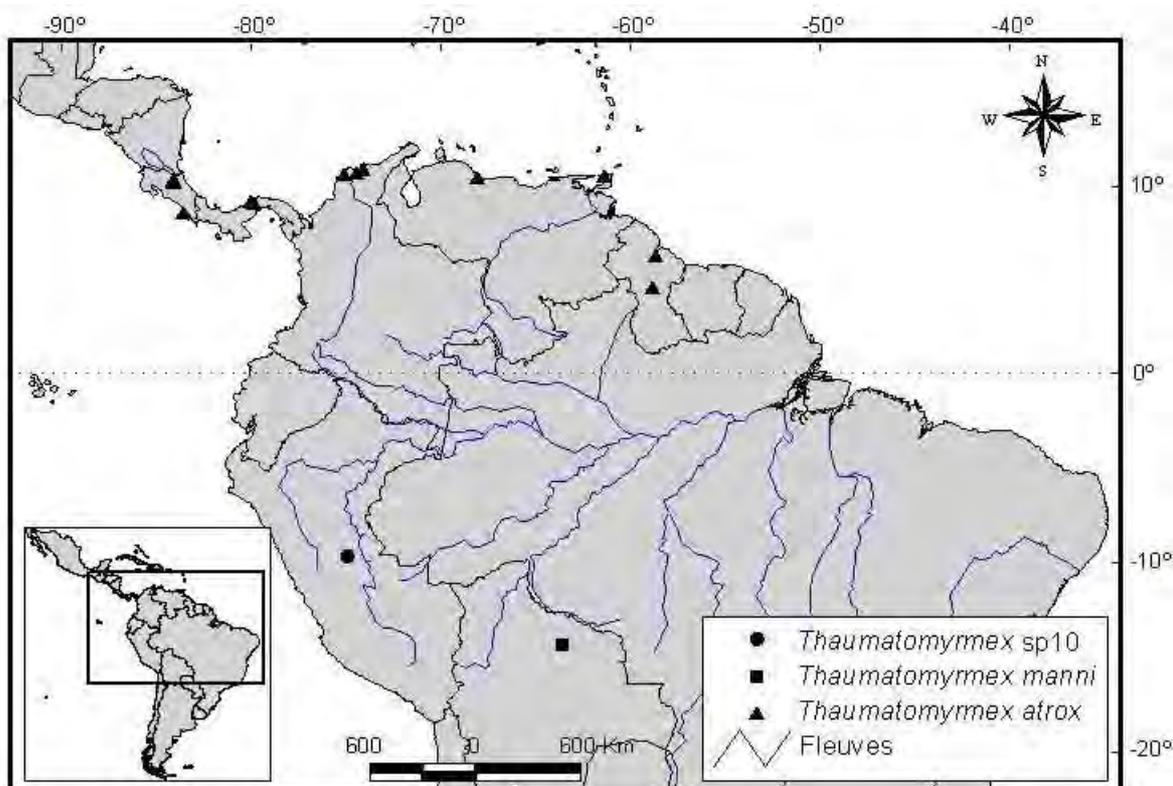


Figure 1-13. Localités de récolte de *T. atrox*, *T. manni* et *Thaumatomyrmex* sp.10.

9.1.3. Groupe *ferox* (fig. 1-21)

9.1.3.1. *T. atrox*, *T. manni* et *Thaumatomyrmex* sp.10 (fig. 1-13)

Thaumatomyrmex atrox est connue du Costa Rica, du Panama, de la Colombie et du Venezuela sur le versant Atlantique, ainsi que de l'île de Tobago, et du Guyana, sa localité type. *Thaumatomyrmex atrox* peut vivre du niveau de la mer au Guyana jusqu'à plus de 1 100 m d'altitude au Venezuela. Elle occupe du nord au sud les provinces biogéographiques Est Amérique Centrale (15) et Ouest Isthme Panaméen (16) du domaine Mésoaméricain de la sous région Caraïbe ; les provinces Maracaïco (25) et Trinidad et Tobago (27) du domaine



Nord-Ouest Sud-Américain de la sous-région Caraïbe ; et la province du Guyana humide (38) de la sous-région Amazonienne.

Sources : Kempf (1975), CPDC, INBio, AntWeb (UCDC, MCZ), B. Guénard (Department of Zoology, North Carolina State University, Raleigh, NC, EUA - com. pers. 2008 - récolte lors de Ant Course 2008 - Parque Nacional Henry Pittier).

Thaumatomyrmex manni n'est connue que de la Bolivie et vit dans la province Pantanal (46) de la sous-région Amazonienne à environ 190m d'altitude.

Sources : Weber (1939), Kempf (1975).

Thaumatomyrmex sp.10 n'est connue que du Pérou et vit dans la province Ucayali (42) de la sous-région Amazonienne à environ 270m d'altitude.

Source : AntWeb (UCDC).

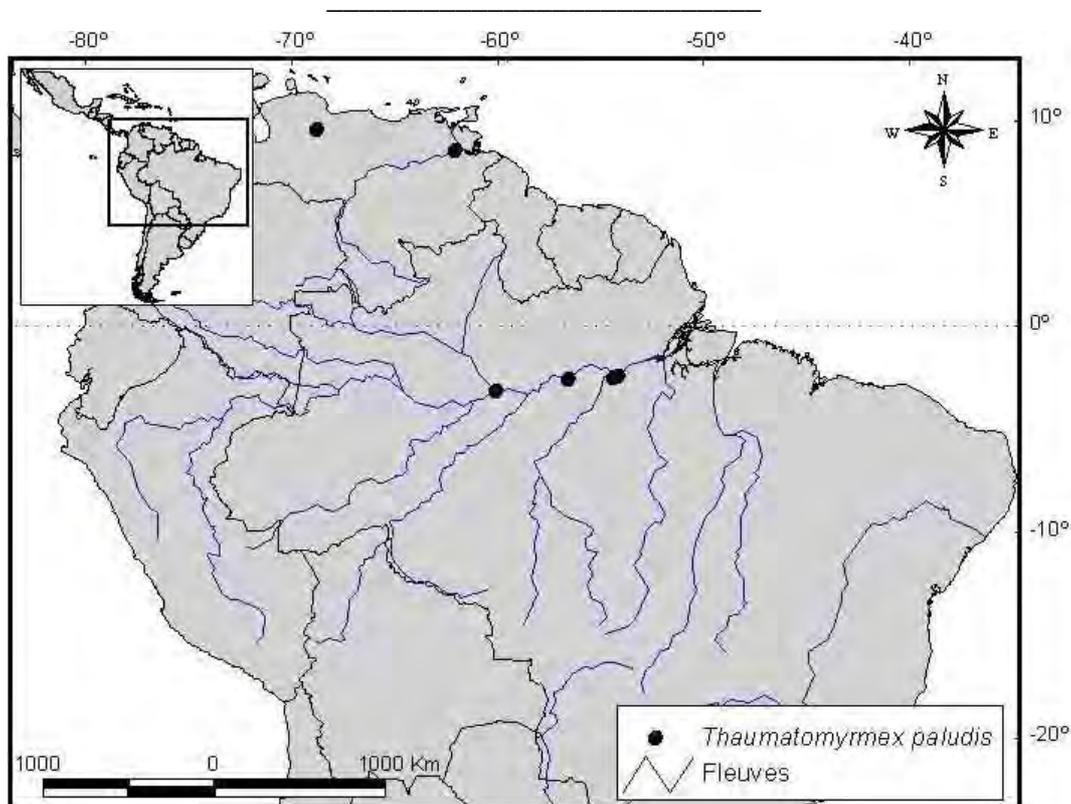


Figure 1-14. Localités de récolte de *Thaumatomyrmex paludis*.

9.1.3.2. *T. paludis* (fig. 1-14)

Thaumatomyrmex paludis a été récoltée au Venezuela et au Brésil (AM et PA) dans des régions de faible altitude (<150m) et sur les berges ou à quelques dizaines de kilomètres d'un fleuve. Elle se trouve dans les provinces Amapa (40) et Varzea (41) de la sous-région Amazonienne au Brésil et celles de Côte Vénézuélienne (26) et Llanos Vénézuéliens (29) de la sous-région Caraïbe (domaine Nord-Ouest Sud-Américain).



T. paludis a été récoltées au bord de fleuves faisant partis des bassins hydrographiques de l'Orénoque (rio Orinoco) et de l'Amazone (rio Amazonas). Un cours d'eau naturel, le canal du Casiquiar, qui franchit la ligne de partage des eaux, relie le bassin de l'Orénoque à celui de l'Amazone via le rio Negro, un affluent de l'Amazone, faisant ainsi communiquer deux fleuves et deux bassins versants. La répartition géographique de *T. paludis* est sans doute réduite à certaines parties de ces deux grands bassins hydrographiques et elle ne doit occuper que les zones inondables près des fleuves, les várzea (zone de forêt inondée par la crue d'un fleuve) en Amazonie et non la « terra firme » (zone de la forêt qui n'est pas inondée par la crue en période de hautes eaux). Le lien entre les deux grands bassins à sans doute permis à cette espèce de pouvoir étendre son aire de répartition en passant de l'un à l'autre. Cette espèce se trouve donc sans doute en Colombie et au Pérou où coulent des affluents du fleuve Amazone.

Sources : CPDC, H. Vasconcelos (Universidade Federal d'Uberlândia, MG, Brésil - com. pers. 2005), Vasconcelos (2008), Weber (1942), Kempf (1975), AntWeb (MCZ).

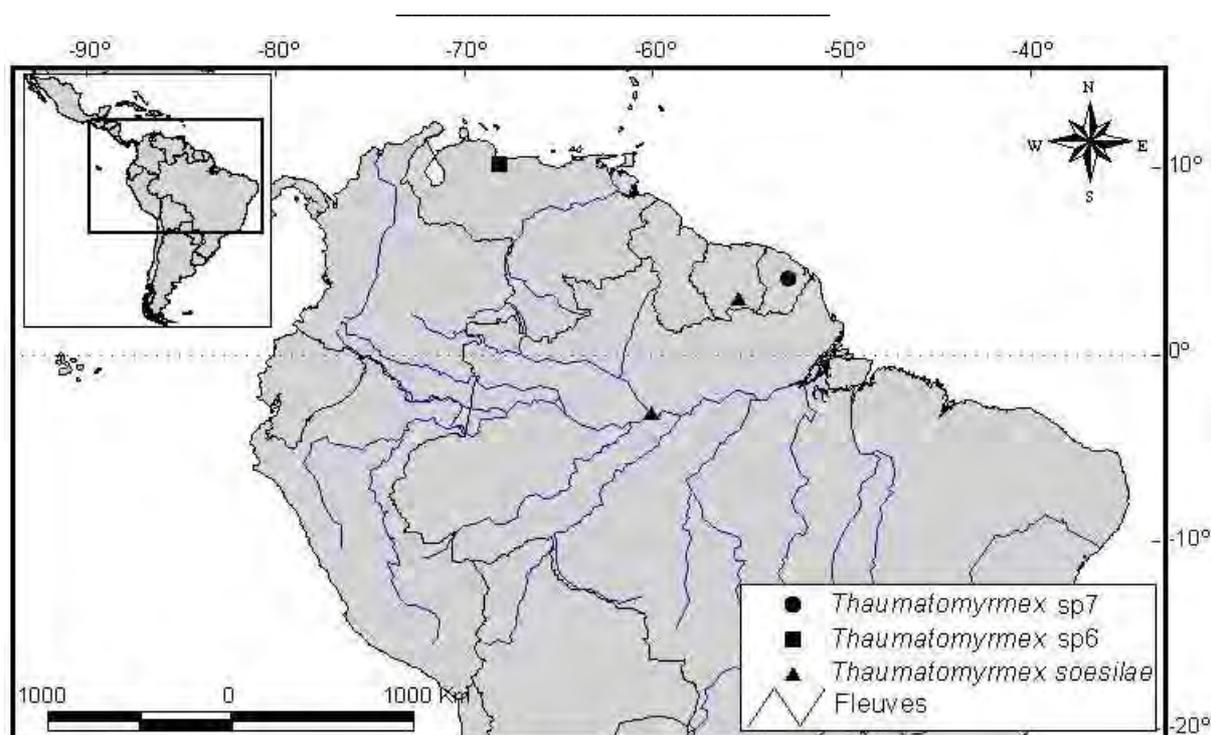


Figure 1-15. Localités de récolte de *T. soesilae*, *Thaumatomyrmex* sp.6 et *Thaumatomyrmex* sp.7.

9.1.3.3. *T. soesilae*, *Thaumatomyrmex* sp.6 et *Thaumatomyrmex* sp.7 (fig. 1-15)

Thaumatomyrmex soesilae est connue du Suriname et du Brésil dans l'état de l'Amazonas dans la ville de Manaus. Elle vit dans les provinces Guyana Humide (38) de la



sous-région Amazonienne à 300m d'altitude et Varzea (41) de la sous-région Amazonienne, à environ 30m d'altitude.

Sources : CPDC, Makhan (2007).

Thaumatomyrmex sp.6 a été récoltée au Venezuela à 1100m d'altitude. Elle habite la province Côte Vénézuélienne (26) de la sous-région Caribéenne (domaine Nord-Ouest Sud-Américain).

Sources : AntWeb (MIZA).

Thaumatomyrmex sp.7 a été récoltée en Guyane Française à 150m d'altitude. Elle habite la province Guyana Humide (38) de la sous-région Amazonienne.

Sources : CPDC.

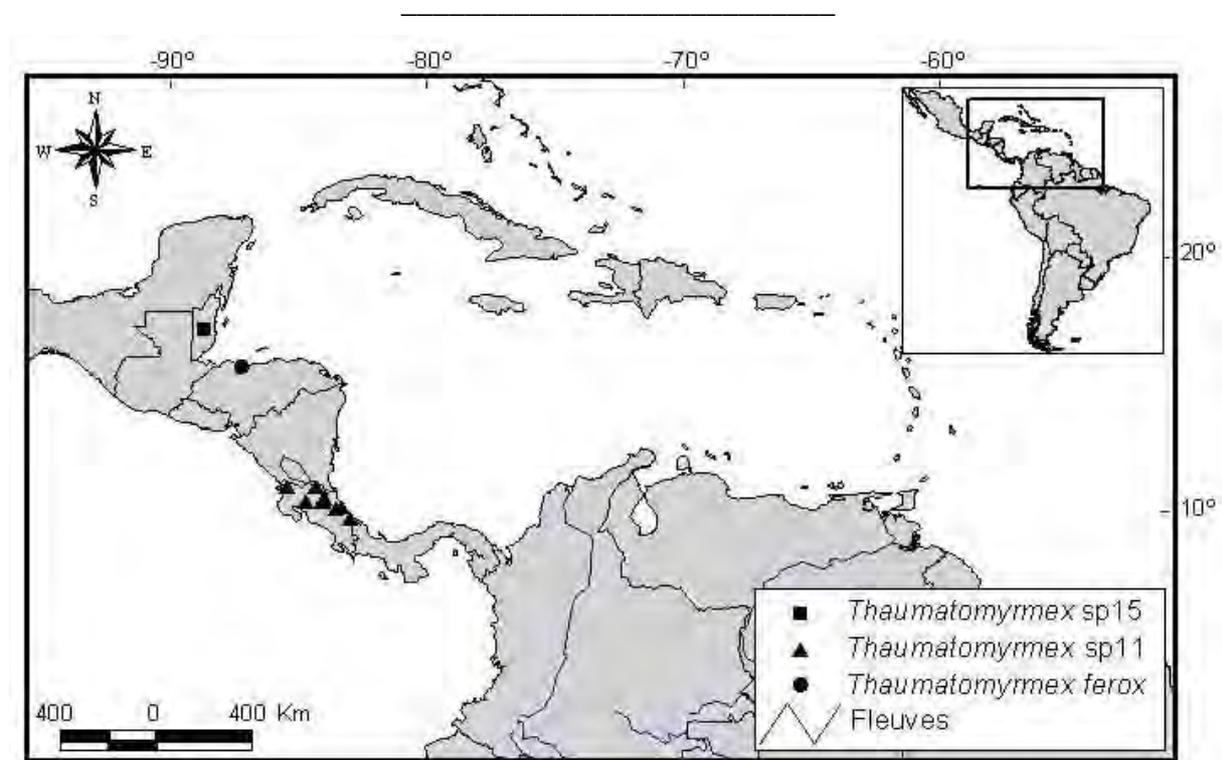


Figure 1-16. Localités de récolte de *T. ferox*, *Thaumatomyrmex* sp.11 et *Thaumatomyrmex* sp.15.

9.1.3.4. *T. ferox*, *Thaumatomyrmex* sp.11 et *Thaumatomyrmex* sp.15 (fig. 1-16)

Thaumatomyrmex ferox est seulement connue de l'Honduras et se trouve dans la province Est Amérique Centrale (15). La ville de San Juan Pueblo, près de laquelle cette espèce a été récoltée, est située à 150 m d'altitude mais elle est au pied de montagnes dont les sommets peuvent atteindre plus de 600 m d'altitude.

Sources : Mann (1922), Kempf (1975).



Thaumatomyrmex sp.11 a été récoltée au Costa Rica et au Nicaragua voisin à la frontière, elle vit de 50 m à plus de 1 000 m d'altitude dans la péninsule de Guanacaste au Costa Rica. Elle occupe les provinces Est Amérique Centrale (15) et Ouest Isthme Panaméen (16) du domaine Mésoaméricain de la sous région Caraïbe.

Sources : CPDC, INBio, ALAS, AntWeb (INBio, LACM).

Thaumatomyrmex sp.15 est une espèce que Kempf (1975) n'a pas vraiment séparée de *T. ferox* à cause du manque de spécimens pour pouvoir évaluer le polymorphisme des caractères différents rencontrés chez ces deux individus. Elle a été récoltée au Belize à environ 200 m d'altitude. Elle habite dans la province Golfe du Mexique (12) de la sous-région Caraïbe (domaine Mésoaméricain).

Sources : Kempf (1975).

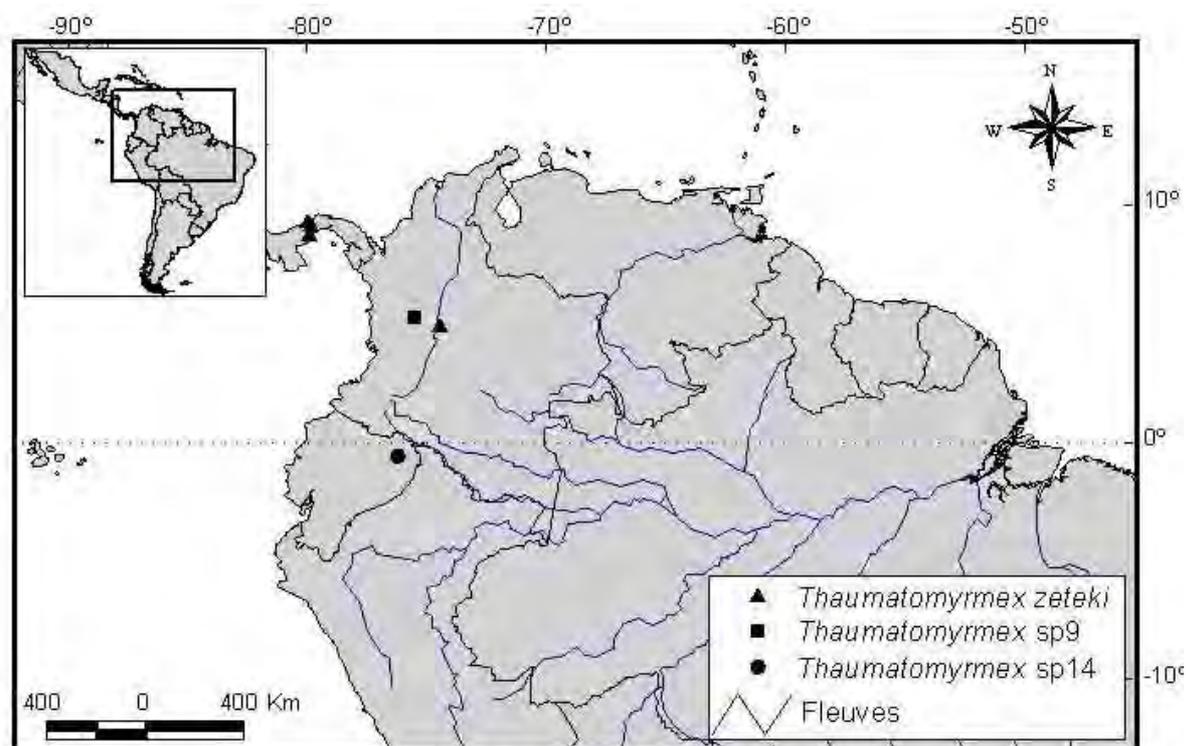


Figure 1-17. Localités de récolte de *T. zeteki*, *Thaumatomyrmex* sp.9 et *Thaumatomyrmex* sp.14.

9.1.3.5. *T. zeteki*, *Thaumatomyrmex* sp.9 et *Thaumatomyrmex* sp.14 (fig. 1-17)

Thaumatomyrmex zeteki a été rencontrée au Panama jusqu'à 200 m d'altitude et en Colombie à 1 100 m. Elle se trouve dans les provinces Est Amérique Centrale (15) du domaine Mésoaméricain de la sous région Caraïbe et la province Magdalena (28) de la sous-région Caraïbe (domaine Nord-Ouest Sud-Américain).



Sources : CPDC, Smith (1944), Kempf (1975), AntWeb (ANIC).

Thaumatomyrmex sp.9 a été récoltée seulement en Colombie à 2 100 m d'altitude dans la province Magdalena (28) de la sous-région Caribéenne (domaine Nord-Ouest Sud-Américain).

Sources : CPDC.

Thaumatomyrmex sp.14 n'est connue que d'une localité en Equateur, à environ 200 m d'altitude, dans la province Napo (35) de la sous-région Amazonienne.

Sources : <http://people.bu.edu/karitr/Species/Thaumatomyrmes%20undetermined.html> (accès le 19/08/2008).

9.1.3.6. *Thaumatomyrmex* sp.8 (fig. 1-18)

Thaumatomyrmex sp.8 a seulement été récoltée au Brésil dans les états de l'Acre, de l'Amazonas et du Rondônia à des altitudes ne dépassant pas 250 m. Elle vit dans les provinces Madeira (43) et Pantanal (46) de la sous-région Amazonienne.

Sources : CPDC.

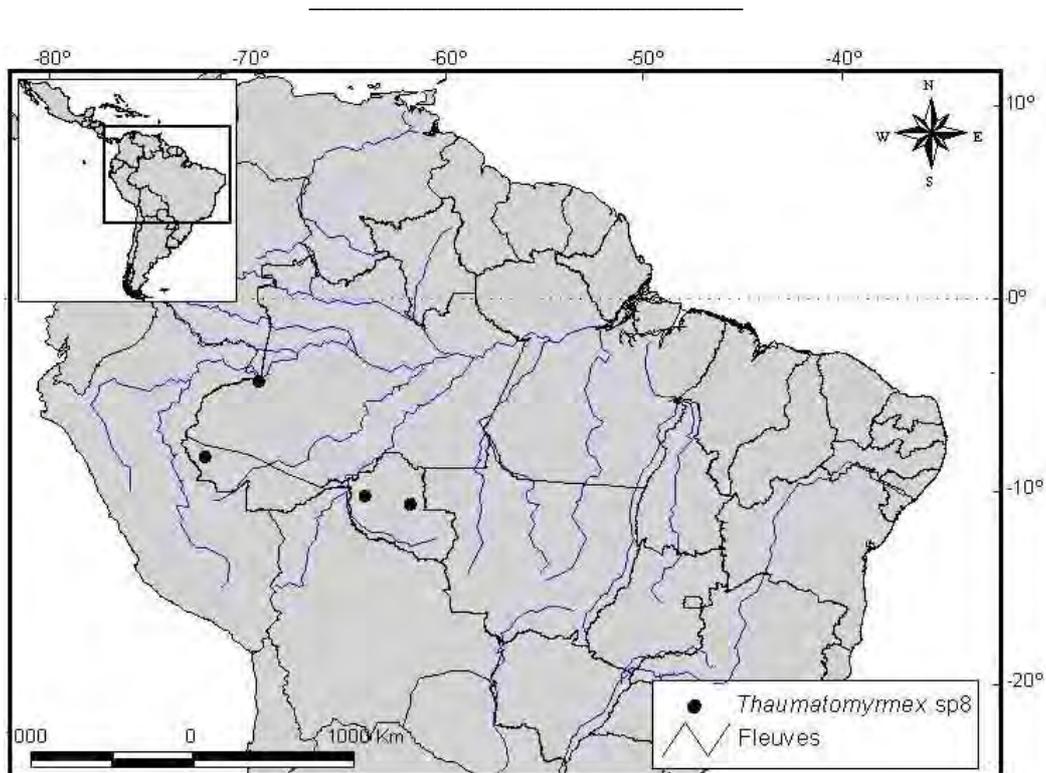


Figure 1-18. Localités de récolte de *Thaumatomyrmex* sp.8.



9.1.3.7. *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, *Thaumatomyrmex* sp.3, *Thaumatomyrmex* sp.4, *Thaumatomyrmex* sp.5 et *Thaumatomyrmex* sp. Ipaba (fig. 1-19 et 1-20)

Thaumatomyrmex sp.1 est une espèce exclusivement brésilienne elle est connue de la partie est, essentiellement de la côte Atlantique, de l'état de Bahia au sud du Sergipe, l'état voisin plus au nord, du niveau de la mer à Ilhéus jusqu'à près de 1 000 m à Itororó dans l'état de Bahia. Elle est donc présente dans les provinces Forêt Atlantique Brésilienne (53) et Forêt du Parana (54) de la sous-région Parana.

Sources : CPDC, MZUSP.

Thaumatomyrmex sp.2 est aussi exclusivement brésilienne. Elle est présente sur la côte Atlantique des états de Bahia et du Paraíba, plus au nord, dans des localités à moins de 150 m d'altitude, dans la province Forêt Atlantique Brésilienne (53) de la sous-région Parana.

Sources : CPDC, MZUSP.

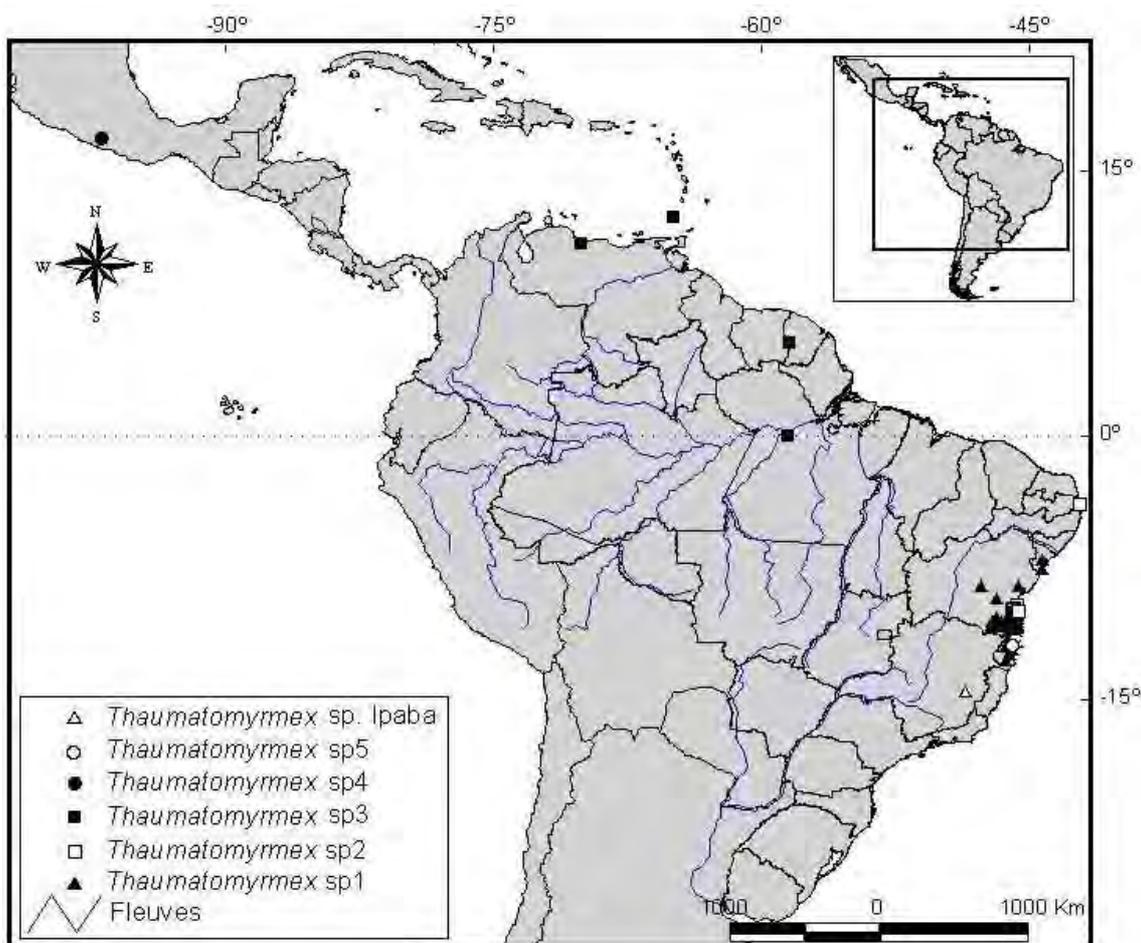


Figure 1-19. Localités de récolte de *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, *Thaumatomyrmex* sp.3, *Thaumatomyrmex* sp.4, *Thaumatomyrmex* sp.5, *Thaumatomyrmex* sp. Ipaba.



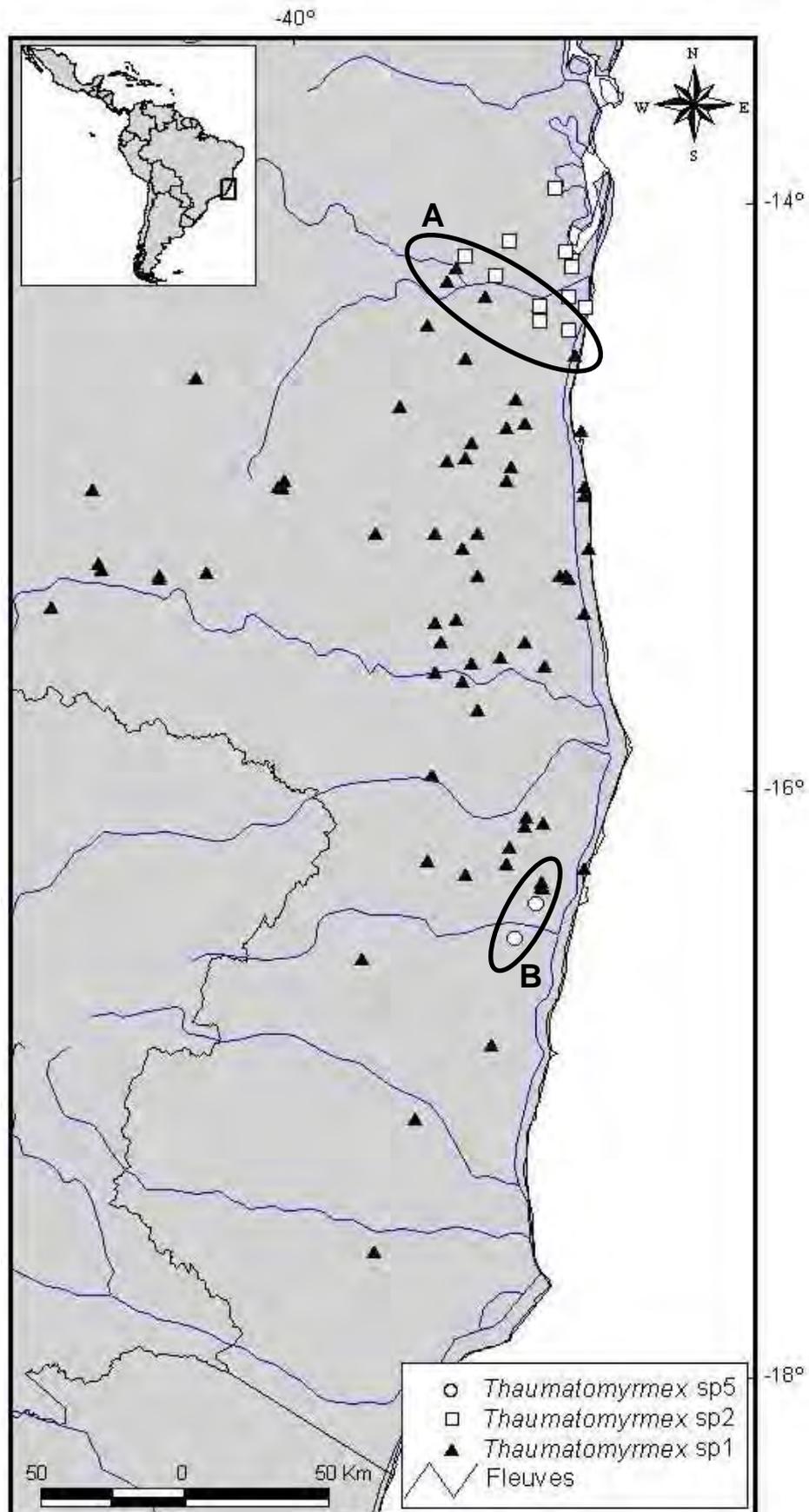


Figure 1-20. Localités de récolte de *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2 et *Thaumatomyrmex* sp.5 dans la région sud-est de l'état de Bahia (Brésil).



Thaumatomyrmex sp.3 a été trouvée en Guyane Française, sur l'île de Grenade¹⁹, au Brésil dans l'état du Pará à moins de 50 m d'altitude et au Venezuela à plus de 600 m. Elle habite donc dans la province Petites-Antilles (23) de la sous-région Caraïbe (domaine Antillais) et les provinces Amapa (40) et Guyana Humide (38) de la sous région Amazonienne.

Sources : CPDC, H. Vasconcelos (Universidade Federal de Uberlândia, MG, Brésil) (Vasconcelos et al. 2006), AntWeb (BMNH).

Thaumatomyrmex sp.4 n'est connue que d'une unique localité au Mexique sur la côte Pacifique, à 850 m d'altitude. Et elle habite donc la province Côte Pacifique Mexicaine (11) de la sous-région Caraïbe (domaine Mésoaméricain).

Sources : AntWeb (MCZ).

Thaumatomyrmex sp.5 n'est connue que de deux localités proches dans le sud de l'état de Bahia au Brésil, près de la côte Atlantique, à moins de 100 m d'altitude. Elle habite dans la province Forêt Atlantique Brésilienne (53) de la sous-région Parana.

Sources : CPDC.

Thaumatomyrmex sp. Ipaba est une espèce qu'il n'a pas été possible d'identifier clairement parce qu'il manque la tête du spécimen. Cette partie du corps est primordiale pour l'identification. Toutefois, il s'agit probablement de *Thaumatomyrmex* sp.1, ce qui prolongerait la distribution de cette espèce 200 km plus au sud et la ferait occuper un troisième état brésilien, les Minais Gerais.

9.1.3.8. Conclusion sur la distribution des espèces du groupe *ferox* (fig. 1-21)

Les espèces du groupe *ferox* ont une distribution strictement néotropicale, centrale et sud-américaine, entre 18°N²⁰ (Mexique) et 19°S (Brésil), depuis le niveau de la mer jusqu'à plus de 2 000 m d'altitude. Elles ont été trouvées dans tous les pays de l'Amérique Centrale,

¹⁹ Une petite espèce du genre *Thaumatomyrmex* a été trouvée par J. Lattke (MIZA) sur l'île de Margarita au large des côtes vénézuéliennes, ainsi qu'en République Dominicaine (S. Cover (MCZ) com. pers. à J. Lattke 2008). Il pourrait s'agir de *Thaumatomyrmex* sp.3. Ces deux localités se trouvent respectivement dans les provinces Petites-Antilles (23) et Haïtienne (21) du domaine Antillais dans la sous région Caraïbe.

²⁰ La localité la plus septentrionale connue pour le groupe *ferox* est celle d'une espèce qui possède les caractéristiques morphologiques de ce groupe mais dont l'identification reste incertaine : MEXICO: Veracruz, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Mpio. Catemaco, 18°35'99"N 95°04'99"W (il y a sans doute une erreur d'écriture (il n'existe que 60 secondes) et cela doit donc correspondre à 18°35,99'N et 95°04,99'W), 150 m snm, 19-IX-1993, J. Bueno. BSIE-5169 (Rojas-Fernandez 2009). Cette localité est sur la côte atlantique, pour la côte pacifique, la localité la plus septentrionale connue est celle de El Ocotito dans l'état mexicain de Guerrero sur la côte pacifique (donnée antweb : Mexico, Guerrero, 7,2 km NW El Ocotito, 853 m, 8.vii.1987, Berlesate 87-8, Oak-Pine-Acacia woodland, col. R. Anderson, Collection codes: ANTC8116, MCZC - <http://www.antweb.org/specimen.do?name=casent0173031>).



Mexique, Guatemala²¹, Belize, Honduras, Nicaragua, Costa Rica et Panama à l'exception d'El Salvador. En Amérique du Sud elles ont été trouvées en Colombie, au Venezuela, Guyana, Suriname, en Guyane Française, au Brésil (dans les états du Rondônia, Acre, Amazonas, Pará, Paraíba, Sergipe, Bahia et Minas Gerais), en Equateur, au Pérou et en Bolivie. Et elles sont aussi présentes sur les îles Trinité-et-Tobago et Grenade qui sont proches du continent sud-américain. Elles ont donc été récoltées dans la sous-région Caraïbe dans le domaine Mésoaméricain dans les provinces Côte Pacifique Mexicaine (11), Golfe du Mexique (12), Est Amérique Centrale (15) et Ouest Isthme Panaméen (16) ; le domaine Antillais dans la province Petites-Antilles (23) (mais seulement dans l'île de Grenade) ; et dans le domaine Nord-Ouest Sud-Américain dans les provinces Maracaico (25), Côte Vénézuélienne (26), Trinidad et Tobago (27), Magdalena (28) et Llanos Vénézuéliens (29). Dans la sous-région Amazonienne on les trouve dans les provinces Napo (35), Guyana humide (38), Amapa (40), Varzea (41), Ucayali (42), Madeira (43) et Pantanal (46) et dans la sous-région Parana dans les provinces Forêt Atlantique Brésilienne (53) et Forêt du Parana (54). Cependant, les localités de récolte des espèces qui vivent dans les provinces Forêt Atlantique Brésilienne (53), Forêt du Parana (54), Madeira (43) et Pantanal (46) sont dans les régions qui ont les types de climat Af et Am (Climat tropical humide sans saison sèche et climat tropical humide avec 1 à 3 mois secs), seuls quelques points se trouvent en région de climat Aw dans l'état de Bahia (fig. 1-8). La limite de distribution des espèces du groupe *ferox* au Brésil doit donc suivre celles des climats de type Af et Am. Elles ne sont sans doute pas adaptées à des climats plus arides, contrairement aux espèces du groupe *mutilatus*. En effet, aucune espèce du groupe *ferox* n'a été récoltée dans la sous-région Chacoaine notamment dans les provinces Caatinga (48) et Cerrado (49) qui sont voisines de provinces où certaines espèces de ce groupe sont présentes. Comme déjà précisé pour le groupe *mutilatus*, cette sous-région est un couloir de savanes entre les sous-régions Amazonienne et Parana qui étaient continues jusqu'au Cénozoïque et le développement de la sous-région Chacoaine qui les a clivées durant la période plus aride qui a suivi (voir Mori 1989 ; Silva 1996 ; Costa 2003 ; Morrone 2006). Mais lors des périodes plus humides du Quaternaire, l'expansion de la Forêt Atlantique et des forêts de montagne, de plaines inondables et des forêts de galerie a pu permettre de relier de nouveau les biomes Forêt Amazonienne et Forêt Atlantique et favoriser ainsi les échanges entre eux (voir Santos et al. 2007a). Cela a entraîné une disjonction Amazonienne (Forêt Amazonienne) - Parana (Forêt Atlantique, forêts humides de l'est brésilien) de la distribution

²¹ Une espèce de *Thaumatomyrmex* a été récoltée au Guatemala en 2000 (Bestelmeyer et al. 2000b), mais son identification est incertaine.



de certains groupes d'animaux et de plantes (voir Bigarella et al. 1975 ; voir Mori 1989 ; voir Silva 1996 ; Brandão et al. 1999 ; Ron 2000 ; Costa 2003 ; Auler et al. 2004 ; Sousa et al. 2004 ; voir Morrone 2006 ; Santos et al. 2007a ; Santos et al. 2008). Chez des Formicidae on retrouve ce patron de distribution pour des groupes d'espèces, voire pour des espèces, des genres *Asphinctanilloides* Brandao, Diniz, Agosti & Delabie (Leptanilloidinae) (Brandão et al. 1999), *Typhlomyrmex* Mayr (Ectatomminae) (Lacau 2005) et *Atta* Fabricius (Myrmicinae) (Corrêa et al. 2005 ; Solomon et al. 2008) et donc aussi pour le groupe *ferox* du genre *Thaumatomyrmex*. De plus, la présence de populations de *Thaumatomyrmex* sp.1²² dans des enclaves de forêts au milieu de la caatinga, où elle n'a encore jamais été récoltée, représente sans doute des témoins de la présence de ces couloirs de forêt qui traversaient la caatinga à des époques plus humides et qui auraient pu relier les biomes Forêt Atlantique et Forêt Amazonienne (voir Tabarelli & Santos 2004 ; Pinheiro et al. 2007). Lors de la régression de ces forêts, des îlots de forêts se sont maintenus dans des microrégions au climat favorable. Ils sont considérés comme des refuges actuels pour les espèces de la Forêt Atlantique dans le biome caatinga (voir Tabarelli & Santos 2004). D'autres animaux ont ce type de distribution disjointe, comme certains rongeurs (Mammalia, Rodentia) (Sousa et al. 2004). Quant à la présence de *Thaumatomyrmex* sp.1 dans des aires de la région de climat Aw' et même BSwH et de forêts semi-décidues, qui sont situées plus dans l'intérieur des terres, mais toujours en contact avec la Forêt Atlantique humide de la côte, elle peut constituer un front de colonisation vers des régions plus xérophiles à partir de cette dernière, ou alors le maintien de l'espèce dans cette zone devenue plus aride après les périodes plus humides ayant entraîné l'expansion de la Forêt Atlantique humide.

Aucune espèce n'a été récoltée dans les états brésiliens de l'Amapá²³ (Kempf 1959, 1960 ; Oliveira et al. 1995) et du Roraima dont la myrmécofaune est peu connue, mais comme des espèces de ce groupe sont présentes dans les pays et états voisins, elles pourraient aussi s'y trouver. Il en est de même pour les états brésiliens de l'Alagoas et du Pernambuco sur la côte Atlantique dans les régions de la province Forêt Atlantique Brésilienne (53).

Quant à la présence de *T. atrox* sur l'île de Tobago et de *Thaumatomyrmex* sp.3 sur celle de Grenade, elle n'est pas surprenante. Même si ces îles font partie de l'arc des Antilles elles

²² *Thaumatomyrmex* sp.1 a été récoltée dans une forêt semi-décidue de la Chapada Diamantina (Lençóis, Bahia, Brésil) (Martins et al. 2003) et dans une forêt tropicale humide (« brejos » : enclave de forêt tropicale humide dans la caatinga) mais aussi dans le *campo rupestre* au sommet de la Serra da Jibóia (Santa Terezinha, Bahia, Brésil) (Soares et al. 2003). Ces localités sont entourées de caatinga.

²³ Cependant I. A. Santos (Laboratório de Feromônio e Comportamento de Insetos, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, Brésil) aurait trouvé deux nids de *Thaumatomyrmex* (non récoltés) dans une localité de l'Amapá (com. pers. 2009).



sont très proches du continent sud-américain et seraient donc assez facilement colonisables par la faune continentale par une dispersion au-dessus de l'eau.

Thaumatomyrmex sp.1 et *Thaumatomyrmex* sp.2 du Nordeste brésilien, *Thaumatomyrmex* sp.3 du nord de l'Amérique du Sud et *Thaumatomyrmex* sp.4 du Mexique, forment le groupe d'espèces proches morphologiquement avec la plus vaste répartition géographique, pouvant ainsi représenter le groupe basal du genre, avec des populations disjointes dans des localités dispersées sur une vaste aire, ayant été largement déplacées depuis une aire autrefois étendue.



Figure 1-21. Localité de récolte par groupe d'espèces du genre *Thaumatomyrmex*.





Figure 1-22. Localités de récoltes des espèces du genre *Thaumatomyrmex* clairement identifiées et celles dont l'identification à l'espèce est incertaine.

9.2. Conclusion sur la distribution géographique du genre *Thaumatomyrmex* (fig. 1-21 et 1-22)

Le genre *Thaumatomyrmex* est exclusivement néotropical (*sensu* Morrone 2001, 2006), il a une large distribution dans cette région biogéographique alors qu'aucune localité de récolte ne se trouve dans les zones de transition avec les autres régions. Ces espèces se rencontrent depuis 22°N (Cuba), ou 18°N (Mexique) pour la limite septentrionale continentale, jusqu'à 29°S (Brésil) de latitude, du niveau de la mer jusqu'à plus de 2 000 m



d'altitude. Les espèces de ce genre ont été récoltées dans la plupart des pays d'Amérique Latine : Mexique, Guatemala, Belize, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panama, Colombie, Venezuela, Guyana, Suriname, Guyane Française, Brésil (dans les états Acre, Amazonas, Rondônia, Pará, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, Pernambuco, Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul, São Paulo, Rio de Janeiro, Goiás, Tocantins, Paraíba, Sergipe et Ceará), Equateur, Pérou, Bolivie, Paraguay, Argentine. Elles se rencontrent aussi dans les Grandes-Antilles, sur les îles de Cuba et d'Haïti, ainsi que dans les Petites-Antilles dans les îles proches du continent sud-américain, Grenade et Trinité-et-Tobago. Ce genre n'est pas connu dans les pays El Salvador²⁴, Uruguay (Zolessi et al. 1989) et Chili (Emery 1895a, 1895b ; Goetsch & Menozzi 1935 ; Kusnezov 1963 ; Kempf 1970 ; Snelling & Hunt 1975). Pour le premier pays, comme le genre est présent dans les états voisins et dans les provinces biogéographiques qui intègrent ce pays, il est raisonnable de penser qu'il y sera récolté un jour. Pour le deuxième, contrairement à El Salvador, la végétation et le climat de ce pays ne sont peut être pas favorables à la présence de *Thaumatomyrmex*. Quant au troisième, le Chili, qui ne fait pas partie de la Région Néotropicale, il est très probable de ne pas y trouver de *Thaumatomyrmex* pour les mêmes raisons (Lattke 2003) ; mais aussi par le fait que la formation des Andes durant le Crétacé a joué le rôle de barrières géographiques et a limité les immigrations depuis la Région Néotropicale et a eu pour conséquence que ce pays possède plus de 50% de fourmis endémiques (Snelling & Hunt 1975 ; Lattke 2003). Au Brésil il n'y a pas de données sur la présence de ce genre pour les états du Roraima, Amapá, Piauí, Rio Grande do Norte, Alagoas et Paraná²⁵, mais il y a de fortes chances d'y trouver au moins des espèces des groupes *mutilatus* et/ou *ferox*.

Le genre *Thaumatomyrmex* n'est pas présent en-dehors de la Région Néotropicale, il est donc d'origine strictement sud-américaine et certaines de ses espèces auraient secondairement colonisé l'Amérique Centrale et le Mexique grâce à l'apparition et à la fermeture de l'Isthme de Panama lors du Pliocène-Holocène (à partir de -3,7 Ma)²⁶ (Iturralde-Vinent & MacPhee 1999 ; Iturralde-Vinent 2007). Il fait donc partie du groupe sud-américain (*sensu* Lattke 2003). Il serait apparu, au plus tôt, après la séparation complète de l'Afrique et de l'Amérique

²⁴ La myrmécofaune d'El Salvador a été peu explorée, seulement six espèces ont leur type décrit de ce pays (Bolton et al. 2006).

²⁵ Mais voir partie 9.1.1.3.

²⁶ Cependant des rapprochements et des liaisons temporaires ont existé entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud une dizaine de millions d'années avant la formation de l'Isthme de Panama sous sa forme actuelle (voir Kirby et al. 2008), mais il n'y a aucune évidence paléontologique d'échanges d'insectes connue à l'heure actuelle (mais voir Bacci et al. 2009).



du Sud et aurait donc évolué après le milieu du Crétacé (-100 Ma) et lors du Cénozoïque. Le genre *Thaumatomyrmex* fait donc partie des 56 genres néotropicaux sur 119 (47%) endémiques à cette région (Bolton et al. 2006 ; Rabeling et al. 2008) qui est en outre l'une des plus riches quant à sa diversité d'espèces. Le genre *Thaumatomyrmex* est présent dans toute la Région Néotropicale démontrant la capacité de ses espèces à s'adapter aux différents écosystèmes néotropicaux.

10. La sympatrie et la parapatricie dans le genre *Thaumatomyrmex*

L'étude de la distribution des espèces a permis de caractériser les allopatricies, les sympatries et les parapatricies dans le genre. La plupart des espèces du genre *Thaumatomyrmex* sont allopatriques et au maximum trois, le plus souvent deux, espèces de *Thaumatomyrmex* sont sympatriques ou seulement parapatricies. Le fait qu'elles soient probablement toutes spécialisées dans la chasse au même type de proies, les Diplopoda Penicillata, doit limiter les possibilités d'occupation de différentes strates écologiques dans un même écosystème. Les caractéristiques des espèces sympatriques et parapatricies peuvent être dégagées.

Une brève description des caractéristiques morphologiques des espèces citées ci-après (hormis celles du groupe *cochlearis*) est donnée dans l'annexe 2 afin de compléter les références à la morphologie des espèces dans la partie à venir. Le tableau A2-1 (annexe 2) présente notamment les données biométriques de certains caractères de plusieurs espèces du genre *Thaumatomyrmex*.

10.1. Parapatricie entre les espèces brésiliennes *T. contumax* et *T. mutilatus* (fig. 1-10, 1-11, 1-23 et 1-24 - Tableau 1-4)

T. contumax et *T. mutilatus*, toutes deux du groupe *mutilatus*, sont proches morphologiquement, mais *T. contumax* se différencie par des mandibules plus grandes, une tête trapézoïdale avec la partie antérieure évasée et une taille légèrement plus grande.

T. contumax et *T. mutilatus* sont trouvées dans des localités très proches dans quatre régions, deux dans l'état de Bahia, une dans l'Espírito Santo et une autre dans l'état des Minas Gerais (fig. 1-10, 1-11, 1-23 et 1-24). Mais même dans ces régions, elles n'ont jamais été trouvées ensemble lors d'une même récolte et exactement dans la même localité. A Itambé (fig. 1-11 (ellipse B), 1-23 (ellipse B) et 1-24 (ellipse C)), elles se trouvent dans deux massifs de forêt non contigus séparés d'une vingtaine de kilomètres. Dans la localité d'Itambé où a été récoltée *T. mutilatus*, malgré un gros effort d'échantillonnage, aucun individu de *T. contumax*



n'a été trouvé. Les villes d'Itapetinga et d'Itambé se trouvent à la limite de la ligne isométrique de 800 mm de précipitations par an (fig. 1-8 - ellipse A). Dans l'état de Bahia, *T. mutilatus* vit dans des régions dont la pluviométrie ne dépasse pas 800 mm par an, où la végétation est xérophytique et caducifoliée pour supporter le manque d'eau, alors que *T. contumax* vit à la limite de cette ligne isométrique mais occupe toutefois quelques massifs de forêt au-delà de celle-ci (notamment à Itapetinga et à Itambé). *T. mutilatus* se rencontre aussi sur le littoral dans la région d'Ilhéus, dans la restinga qui est un type de formation végétale de la Forêt Atlantique qui reçoit de 1 700 mm à plus de 2 000 mm de pluies par an, mais dont les sols sableux sont pauvres et dont la végétation basse et arbustive s'apparente à celle du cerrado pour la restinga dite « ouverte » (l'un des biomes secs du Brésil) avec qui elle partage certaines espèces (Thomas 2003). Cependant, il existe aussi une restinga plus arborée, la « forêt de restinga » (Thomas 2003). *T. contumax* a également été récoltée dans la région du littoral d'Ilhéus (fig. 1-11 (ellipse A) et 1-23 (ellipse A)) et les deux espèces pourraient y vivre en sympatrie. Le spécimen de *T. mutilatus* récolté à Olivença est plus petit que ceux récoltés à Itambé (3,4mm contre 4,1mm) (annexe 2 tableau A2-1). C'est peut-être une adaptation à la vie dans la restinga, mais il se peut aussi que ce soit lié à la cohabitation avec *T. contumax* dans cette localité. La présence de ces deux espèces au même endroit ayant pu entraîner des déplacements de caractères pour que leur coexistence soit possible (*sensu* Brown & Wilson 1956). Cependant il existe aussi des *T. mutilatus* de petite taille dans des localités où *T. contumax* n'est pas connue. Ainsi, les spécimens de *T. mutilatus* du Tocantins et du Maranhão font respectivement 3,5 mm et 3,4 mm (annexe 2 tableau A2-1).

Dans l'état de l'Espírito Santo, *T. contumax* et *T. mutilatus* ont été récoltées dans la municipalité de Linhares, dans deux localités différentes mais dans le même massif de forêt et seulement séparées par le Rio Doce (fleuve), l'une dans la Floresta Nacional de Goytacazes et l'autre dans la Fazenda São Sebastião (fig. 1-11 (ellipse C) et 1-23 (ellipse B)). Il en est de même dans l'état de Minas Gerais, où *T. contumax* a été récoltée dans le Parque Rio Doce et *T. mutilatus* dans la forêt de la municipalité d'Ipaba qui jouxte ce parc mais le Rio Doce sépare encore ces deux localités de récolte (fig. 1-11 (ellipse D) et 1-23 (ellipse C)). L'analyse morphologique des individus récoltés dans ces localités devra être très minutieuse afin de vérifier la présence d'hybrides qui pourraient compromettre l'étude de systématique.

Ce sont deux espèces avec une distribution allopatrique mais présentant des populations parapatriques et des zones de contact. Une meilleure connaissance des limites de distribution de chaque espèce, particulièrement dans l'état de Bahia, ainsi que la récolte de ces deux



espèces dans la même localité à la même période, permettra de mieux définir les zones de contact et de comprendre les relations entre ces deux espèces.

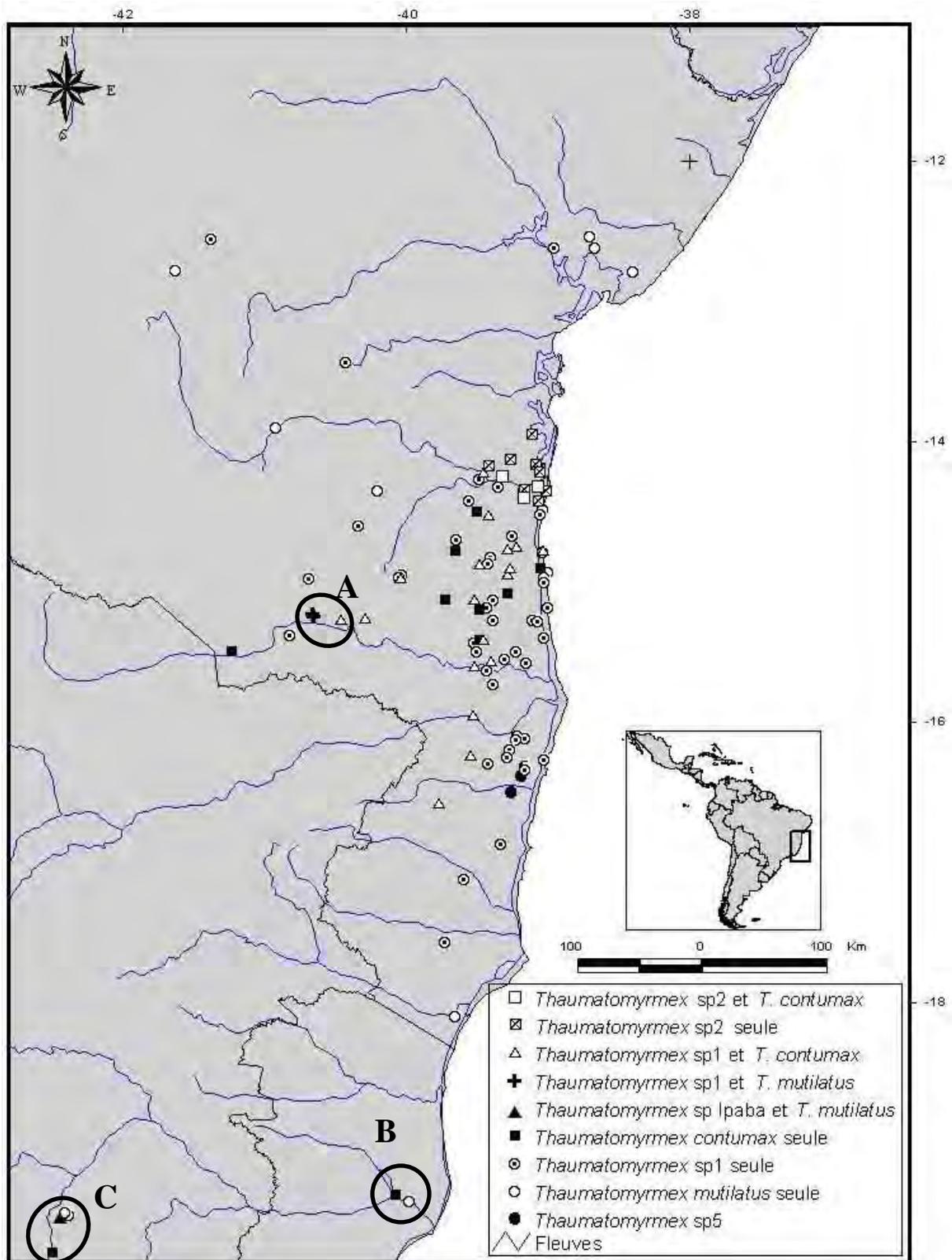


Figure 1-23. Localités de récoltes des espèces *T. contumax*, *T. mutilatus*, *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2 et *Thaumatomyrmex* sp.5 dans les états de Bahia, Espírito Santo et Minas Gerais (Brésil).



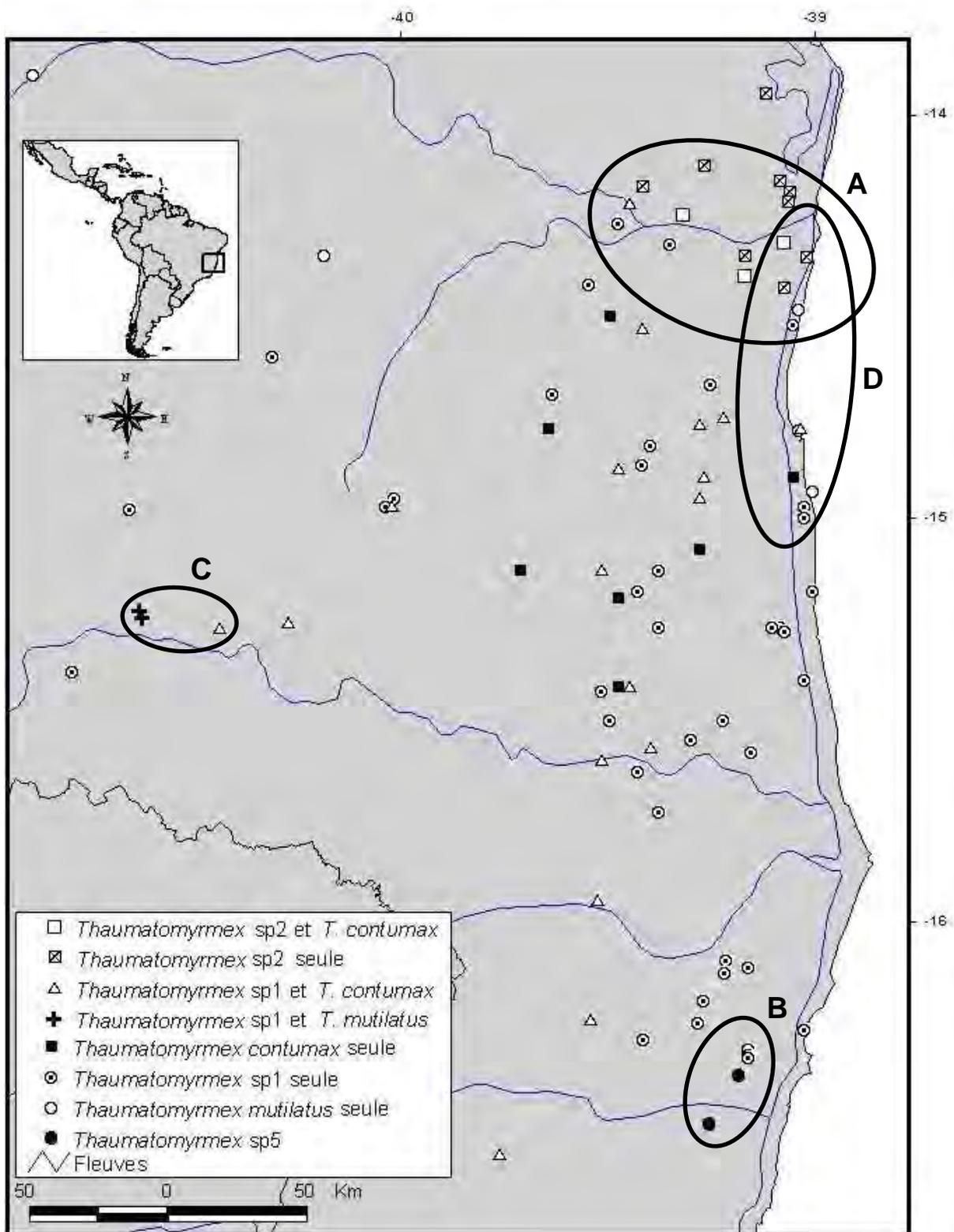


Figure 1-24. Localités de récoltes des espèces *T. contumax*, *T. mutilatus*, *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2 et *Thaumatomyrmex* sp.5 dans l'état de Bahia (Brésil).



Tableau 1-4. Caractéristiques morphologiques des espèces sympatriques (cases gris clair), sympatriques ou parapatriques (cases normales) ou parapatriques (cases avec le texte en gras). Les mesures et indices ne proviennent que d'un seul individu : TL : longueur du corps - FT : forme de la tête (C : Carrée - R : plus longue que large - T : trapézoïdale, évasée vers l'avant) - ML/HW : longueur des mandibules par rapport à la largeur de la tête (NDP : ne dépasse par l'angle antérolatéral de la tête - D : dépasse l'angle antérolatéral de la tête) - Nombre D : nombre de dents portées par une mandibule - HW : largeur de la tête en avant des yeux - ML : longueur d'une mandibule - ITL : rapport TL grande espèce sur TL petite espèces - IHW : rapport HW grande espèce sur HW petite espèce - IML : rapport ML grande espèce sur ML petite espèces) - ? : non connu.

Sympatrie ? : petite espèce - grande espèce - pays (localité)	Petite espèce						Grande espèce						ITL	IHW	IML
	TL (mm)	FT	ML/ HW	Nbr D	HW (mm)	ML (mm)	TL (mm)	FT	ML/ HW	Nbr D	HW (mm)	ML (mm)			
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 - <i>T. contumax</i> - Brésil (BA)	2,8	C	NDP	4	0,6	0,6	4,7	T	D	4	1,1	1,3	1,7	1,9	2,3
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.2 - <i>T. contumax</i> - Brésil (BA)	2,7	R	NDP	4	0,5	0,6	4,7	T	D	4	1,1	1,3	1,7	2,1	2,2
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 - <i>T. mutilatus</i> - Brésil (BA - Itambé)	2,8	C	NDP	4	0,6	0,6	4,1	C	NDP	4	1,0	1,0	1,5	1,8	1,8
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.11 - <i>T. atrox</i> - Costa Rica (Heredia)	3,5	C	NDP	3	0,8	0,8	5,2	T	D	4	1,4	1,6	1,5	1,9	2,1
<i>T. zeteki</i> - <i>T. atrox</i> - Panama	3,3	C	NDP	4	0,7	0,6	5,5	T	D	4	1,3	1,4	1,7	2,0	2,2
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.3 - <i>Thaumatomyrmex</i> sp.6 - Venezuela	3,0	C	NDP	4	0,7	0,6	3,9	T	D	4	1,1	1,0	1,3	1,5	1,6
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.3 - <i>T. atrox</i> - Venezuela	3,0	C	NDP	4	0,6	0,6	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.6 - <i>T. atrox</i> - Venezuela	3,9	T	D	4	1,1	1,0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>T. mutilatus</i> - <i>T.</i> <i>contumax</i> - Brésil (BA - Olivença)	3,4	C	NDP	4	0,7	0,7	4,6	T	D	4	1,2	1,3	1,4	1,7	1,8
<i>T. mutilatus</i> (Itambé) - <i>T.</i> <i>contumax</i> (Itapetinga) - Brésil (BA)	4,1	C	NDP	4	1,0	1,0	4,5	C	NDP	4	1,2	1,4	1,1	1,2	1,4
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 - <i>Thaumatomyrmex</i> sp.2- Brésil (BA - Taboquinha)	2,7	R	NDP	4	0,6	0,6	2,8	C	NDP	4	0,5	0,6	1,0	0,9	1,0
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 - <i>Thaumatomyrmex</i> sp.5- Brésil (BA)	2,7	R	NDP	4	0,6	0,6	3,0	T	D	4	0,7	0,8	1,1	1,3	1,4



10.2. Sympatrie entre les espèces brésiliennes *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* (fig. 1-23 et 1-24 - Tableau 1-4)

Thaumatomyrmex sp.1 du groupe *ferox* et *T. contumax* du groupe *mutilatus* sont très différentes. *Thaumatomyrmex* sp.1 est l'une des plus petites espèces, a une tête carrée, aussi longue que large et ses mandibules ne dépassent pas la largeur de la tête une fois fermées, le contraire de *T. contumax*.

Thaumatomyrmex sp.1 et *T. contumax* ne sont connues en sympatrie que dans l'état de Bahia (Brandão *et al.* 1991), dans plusieurs localités de récoltes situées dans les régions recevant de 800 mm à 2 400 mm de pluie par an. Cependant dans certaines localités, seule une espèce est récoltée. Ainsi à Barrolândia, malgré de gros efforts d'échantillonnage, seule *Thaumatomyrmex* sp.1 fut récoltée, même si *T. contumax* est présente tant au sud qu'au nord de cette localité.

10.3. Sympatrie entre les espèces brésiliennes *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. mutilatus* (fig. 1-23 et 1-24 - Tableau 1-4)

La plus grande différence entre ces deux espèces est leur taille, *Thaumatomyrmex* sp.1 est plus petite que *T. mutilatus*.

Thaumatomyrmex sp.1 et *T. mutilatus* ne sont connues en sympatrie que dans deux localités sur la même chaîne montagneuse dans l'état de Bahia, à Itambé-BA-OO et Itambé-BA-MG qui reçoit moins de 800 mm d'eau par an. Contrairement à *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax*, qui ont été assez souvent rencontrées ensemble lors d'une même récolte (CPDC).

La sympatrie entre les deux espèces pourrait être un événement récent dû à la colonisation d'habitats xérophiles par *Thaumatomyrmex* sp.1 dont l'habitat naturel est la Forêt Atlantique (écorégion Forêt de la Côte de Bahia).

Thaumatomyrmex sp.1, *T. contumax* et *T. mutilatus* sont connues toutes trois du district d'Oliveira dans la municipalité d'Ilhéus. Mais les informations sur les étiquettes ne sont pas assez précises et il n'est pas possible de savoir si elles ont été rencontrées dans les mêmes fragments de forêt. Quant à *T. mutilatus* et *Thaumatomyrmex* sp. Ipaba, elles ont été récoltées ensemble et vivent donc en sympatrie dans cette localité (Ipaba) de l'état des Minas Gerais.



10.4. Parapatric entre les espèces brésiliennes *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Thaumatomyrmex* sp.2 (fig. 1-19, 1-20, 1-23 et 1-24 - Tableau 1-4)

Hormis la forme du propodéum, *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Thaumatomyrmex* sp.2 sont très proches morphologiquement, de même taille, *Thaumatomyrmex* sp.2 a juste la tête légèrement plus longue que large.

Bahia est l'unique état où *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Thaumatomyrmex* sp.2 sont toutes les deux présentes, notamment dans la région d'Itacaré (fig. 1-19, 1-20 (ellipse A), 1-23 et 1-24 (ellipse A)). Elles n'ont jamais été récoltées exactement dans la même localité, sauf une fois lors d'une mission de collecte de 15 jours à Taboquinha dans la municipalité d'Itacaré. Mais les informations sur l'étiquette de récolte ne sont pas assez précises et il n'est pas possible de dire si elles ont été récoltées dans le même fragment de forêt. Ces deux espèces ne semblent toutefois pas cohabiter et vivraient donc en parapatric. De nouvelles missions de récoltes sont à effectuer pour vérifier l'absence des deux espèces dans la même localité ainsi que la non-existence d'hybrides. Ces deux espèces sont considérées comme parapatriques et la région d'Itacaré est au moins l'une de leurs zones de contact.

Des allopatrics (parapatrics) ont été décrites dans la région pour des paires d'espèces de Formicidae des genres *Dinoponera* Roger, *Odontomachus* Latreille, *Ectatomma* Smith et *Atta* Fabricius (voir Delabie et al. 1997a, 2007b), mais la ligne de démarcation se trouve cette fois à 100 km plus au sud d'Itacaré, dans la région de Valença. Cette région correspond à la limite pluviométrique des 2 000 mm de pluies par an, avec au sud et seulement le long de la côte jusqu'à Ilhéus des valeurs supérieures à 2 000 mm, alors qu'au nord de Valença, les valeurs diminuent (fig. 1-8). *Thaumatomyrmex* sp.2 pourrait avoir une préférence pour les régions à forte pluviosité (> 2 000 mm de pluies par an), dans l'état de Bahia elle pourrait se distribuer de la région d'Itacaré jusqu'à celle de Valença, et dans le reste du Nordeste brésilien on la retrouverait dans la forêt tropicale humide dans les zones à forte pluviosité le long de la côte Atlantique jusqu'en Amazonie. Plusieurs régions sur la côte des états de Nordeste présentent en effet une pluviosité supérieure à 1 800 mm de pluie par an. *Thaumatomyrmex* sp.2 a ainsi été récoltée près de la ville de João Pessoa dans l'état du Paraíba (fig. 1-19 - données MZUSP) qui reçoit 1 700 mm de pluies par an. *Thaumatomyrmex* sp.1 occuperait plus des régions moins pluvieuses. Elle a ainsi été récoltée au nord de la région de Valença, dans le nord-ouest de Salvador à Cachoeira qui reçoit 1 200 mm de pluies par an (fig. 1-8-C) et ainsi que dans l'état du Sergipe près des villes d'Itabaiana et de Santa Luzia de Itanhy (fig. 1-19 - données MZUSP) qui reçoivent respectivement 1 100 mm et 1 500 mm de pluie par an.



10.5. Sympatrie entre les espèces brésiliennes *Thaumatomyrmex* sp.2 et *T. contumax* (fig. 1-23 et 1-24 - Tableau 1-4)

Les différences morphologiques entre *Thaumatomyrmex* sp.2 et *T. contumax* sont notables, la première est plus petite, elle a aussi une tête légèrement plus longue que large et ses mandibules fermées ne dépassent pas l'angle antérolatéral de la tête, contrairement à la seconde.

Elles ne vivent en sympatrie que dans l'état de Bahia dans la région d'Itacaré où *Thaumatomyrmex* sp.2 a été le plus souvent trouvée (fig. 1-8, ellipse B). *Thaumatomyrmex* sp.2 et *T. contumax* ont été récoltées ensemble dans trois localités sans que *Thaumatomyrmex* sp.1, qui est trouvée dans des localités pourtant proches, y ait été récoltée (fig. 1-23). Des récoltes méthodiques dans cette région permettront de mieux connaître les relations entre ces espèces, notamment entre *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Thaumatomyrmex* sp.2.

10.6. Parapatricie entre les espèces brésiliennes *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Thaumatomyrmex* sp.5 (fig. 1-19, 1-20, 1-23 et 1-24 - Tableau 1-4)

Thaumatomyrmex sp.1 et *Thaumatomyrmex* sp.5 sont aussi proches morphologiquement, mais *Thaumatomyrmex* sp.5 a une taille légèrement supérieure, sa tête est un peu plus large que longue et ses mandibules sont aussi plus longues.

Thaumatomyrmex sp.1 et *Thaumatomyrmex* sp.5 sont rencontrées dans l'état de Bahia dans le même fragment de forêt, mais chacune dans une des deux stations écologiques qui le partagent. *Thaumatomyrmex* sp.1 se trouve dans l'Estação Veracel au nord (EVC comuna de Santa Cruz Cabralia) et *Thaumatomyrmex* sp.5 dans l'Estação Ecológica de Pau Brasil au sud (ESPAB - comuna de Porto Seguro) (fig. 1-19, 1-20 (ellipse B), 1-23 et 1-24 (ellipse B)). Deux autres spécimens de *Thaumatomyrmex* sp.5 ont été récoltés dans le Parque Nacional Pau Brasil qui est en contact avec l'ESPAB. *Thaumatomyrmex* sp.1 a une distribution plus large, plus au nord et plus au sud.

T. contumax n'a pas été récoltée dans ces localités. *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Thaumatomyrmex* sp.5 auraient pu diverger par spéciation allopatricie ou parapatricie suivant un gradient environnemental. *Thaumatomyrmex* sp.5 se trouvant dans une région dont *T. contumax* est absente, elle aurait pu évoluer vers une morphologie intermédiaire entre *T. contumax* et *Thaumatomyrmex* sp.1 : une taille et des mandibules plus grandes (associées avec une tête plus évasée antérieurement). *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Thaumatomyrmex* sp.5 sont considérées ici comme parapatricies.



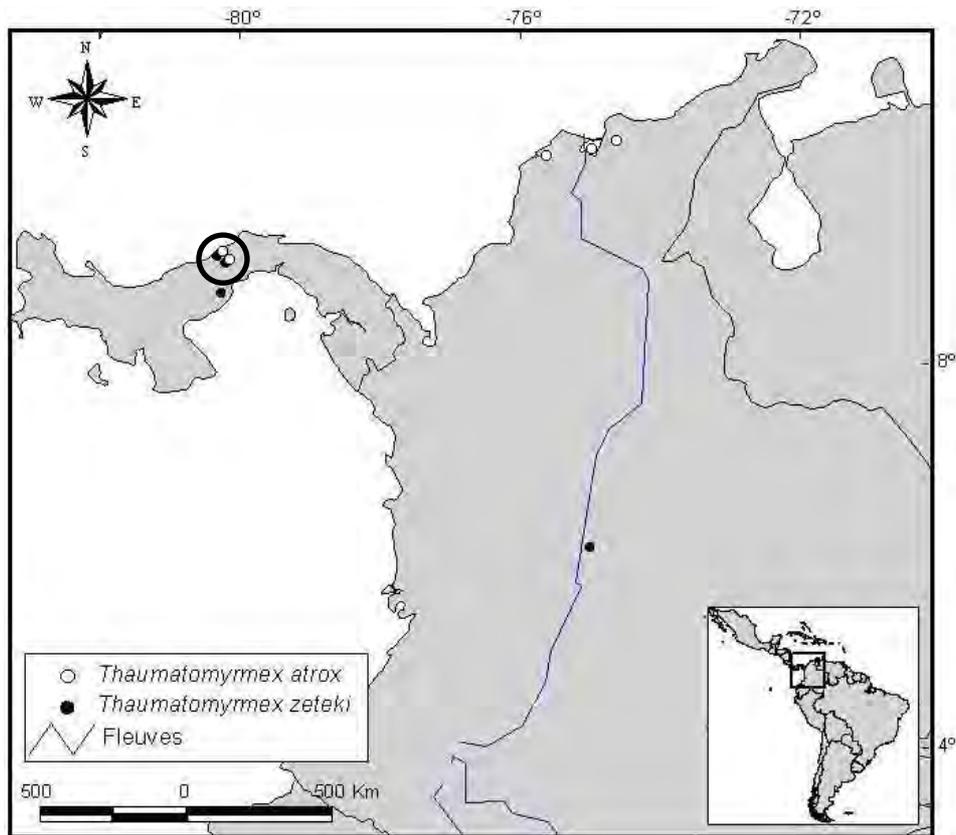


Figure 1-25. Localités de récoltes des espèces *T. zeteki* et *T. atrox* au Panama et en Colombie.

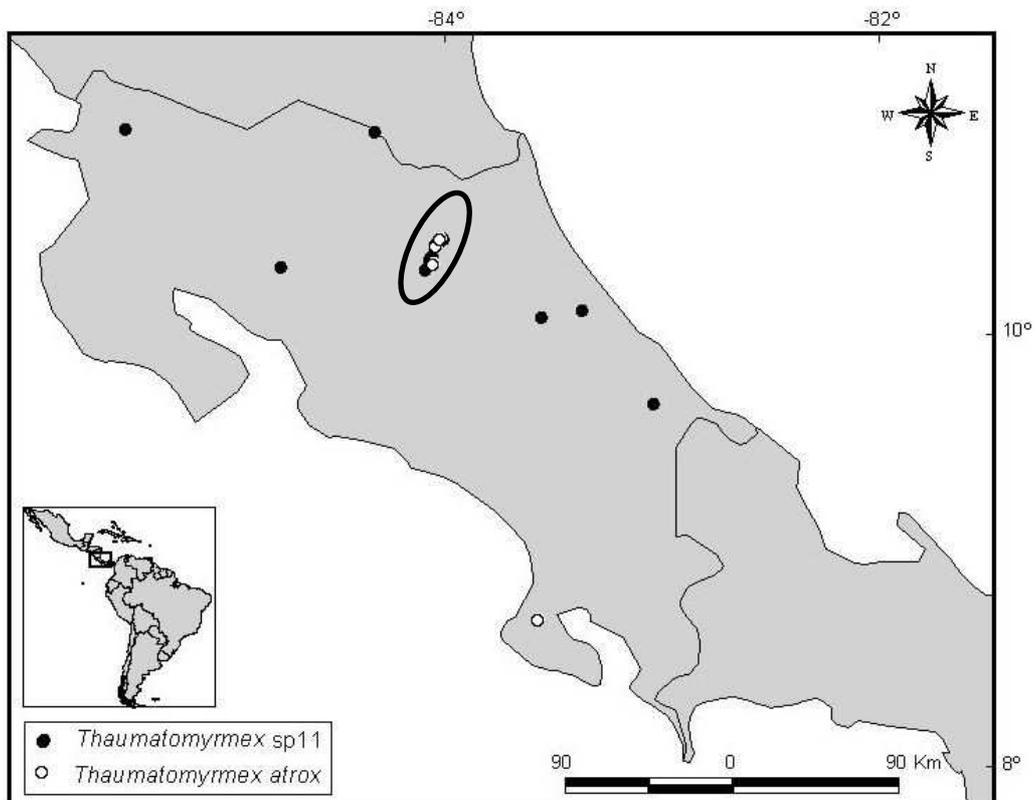


Figure 1-26. Localités de récoltes des espèces *Thaumatomyrmex* sp.11 et *T. atrox* au Costa Rica et au Nicaragua.



10.7. Sympatrie entre *T. zeteki* et *T. atrox* (fig. 1-25, ellipse - Tableau 1-4)

Thaumatomyrmex zeteki et *T. atrox* sont très différentes morphologiquement. *T. zeteki* est de taille relativement petite, sa tête aussi longue que large et ses mandibules, fermées ne dépassent pas l'angle antérolatéral de la tête, le contraire de *T. atrox*.

Elles sont rencontrées en sympatrie dans au moins deux localités du Panama, dans la forêt de San Lorenzo et sur l'île de Barro Colorado.

10.8. Sympatrie entre *Thaumatomyrmex* sp.11 et *T. atrox* (fig. 1-26, ellipse - Tableau 1-4)

Thaumatomyrmex sp.11 et *T. atrox* sont aussi très différentes morphologiquement. *Thaumatomyrmex* sp.11 est de taille relativement petite, sa tête aussi longue que large et ses mandibules, à seulement trois dents, fermées ne dépassent pas l'angle antérolatéral de la tête, le contraire de *T. atrox*.

Ces deux espèces se rencontrent en sympatrie au Costa Rica, mais seulement dans la province d'Heredia dans les localités LaSelva-CostaRica et Sarapiquí (Sendero Terciopelo et El Plastico).

10.9. Parapatris entre *Thaumatomyrmex* sp.3 et *T. paludis* d'Alter do Chão et de Santarém (Pará, Brésil) et entre *Thaumatomyrmex soesilae* et *T. paludis* à Manaus (Amazonas, Brésil)

Des spécimens de *Thaumatomyrmex* sp.3 ont été récoltés à Alter do Chão à 30-40km de Santarém où a été récoltée *T. paludis*. Pour *Thaumatomyrmex soesilae*, les coordonnées de récolte de Manaus sont précises et elle a été trouvée exactement à la bordure d'une forêt dans la ville, alors que pour *T. paludis*, le nom de la ville de Manaus est la seule information sur l'étiquette de récolte. *T. paludis* a ainsi été récoltée dans des localités proches de celles d'autres espèces, elle semble toutefois préférer les zones inondables contrairement aux autres espèces et serait donc en parapatris avec elles.

10.10. Possible sympatrie entre *Thaumatomyrmex* sp.3, *Thaumatomyrmex* sp.6 et *T. atrox* dans le Parque Nacional Henry Pittier au Venezuela (Tableau 1-4)

Trois espèces de *Thaumatomyrmex* ont été récoltées dans le Parque Nacional Henry Pittier, mais jamais exactement au même endroit. Les localités de récolte sont distantes d'au moins 5 km. Il n'y a pas de barrière géographique évidente entre ces lieux de récolte qui sont parfois sur la même allée ; les seules différences pourraient être l'altitude et le gradient d'humidité (J. Lattke com. pers. 2008). En cas de présence dans des milieux différents dont certains gradients environnementaux varient, elles seraient considérées comme parapatriques.



10.11. Allopatrie des espèces cubaines du groupe *cochlearis*

Thaumatomyrmex cochlearis a été signalée dans les massifs montagneux de la Sierra Maestra et de Nipe-Sagua-Baracoa (Portuondo & Fernández 2004). Ces deux massifs se trouvent à la pointe est de l'île de Cuba alors que *T. cochlearis* avait seulement été récoltée au centre de l'île (Baroni Urbani & De Andrade 2003). *Thaumatomyrmex mandibularis* est aussi signalée dans le premier massif (Portuondo & Fernández 2004). Les espèces cubaines de *Thaumatomyrmex*, comme la plupart des autres espèces du genre, ont été décrites à partir de peu de spécimens et le polymorphisme de certains caractères morphologiques n'a donc pas pu être appréhendé en détail. Il est donc préférable de rester prudent quant aux identifications des espèces citées dans les articles, en dehors de ceux sur la taxinomie du genre. Les données géographiques tirées de ces derniers articles indiquent que les populations connues des quatre espèces cubaines de *Thaumatomyrmex* sont allopatriques (voir ce chapitre partie 9.1.2).

L'ITL (rapport TL grande espèce sur TL petite espèce) entre chaque paire d'espèces est faible et toujours compris entre 1 et 1,2. L'IHW (rapport HW grande espèce sur HW petite espèce) et l'IML (rapport ML grande espèce sur ML petite espèce) sont eux aussi faibles hormis pour les paires d'espèces qui incluent *T. mandibularis* (tableau 1-5). Les espèces cubaines de *Thaumatomyrmex* ont une taille générale du corps équivalente. *T. mandibularis* possède cependant des mandibules plus longues que les autres espèces et sa tête est aussi plus large, donc si ces deux caractéristiques morphologiques sont associées à un trait biologique particulier, il se peut que des sympatries soient possibles avec les autres espèces et Portuondo & Fernández (2004) ont très bien pu récolter *T. mandibularis* et *T. cochlearis* dans la même chaîne de montagne en sympatrie.

Tableau 1-5. IHW (rapport HW grande espèce sur HW petite espèce) et IML (rapport ML grande espèce sur ML petite espèce) entre les paires d'espèces cubaines de *Thaumatomyrmex* (voir annexe 2 tableau A2-1 pour avoir le détail des mesures des différents caractères morphologiques des espèces)

IHW/IML	<i>T. bariay</i>	<i>T. cochlearis</i>	<i>T. mandibularis</i>	<i>T. nageli</i>	
<i>T. bariay</i>		1,1	1,6	1,0	IML
<i>T. cochlearis</i>	1,0		1,9	1,1	IML
<i>T. mandibularis</i>	1,5	1,5		1,6	IML
<i>T. nageli</i>	1,1	1,1	1,3		
	IHW	IHW	IHW		



10.12. Traits caractéristiques des sympatries dans le genre *Thaumatomyrmex*

Il existe plusieurs combinaisons de deux espèces du genre *Thaumatomyrmex* en sympatrie alors que d'autres sont visiblement parapatriques, elles ont leurs aires de distribution qui se rejoignent sans forcément se chevaucher. Le milieu ne semble pas pouvoir supporter plus de deux espèces de *Thaumatomyrmex*. Cela en fait des modèles intéressants et simples pour étudier les sympatries et les parapatries : par le peu d'espèces impliquées, par la diversité des écosystèmes occupés et par le fait qu'elles possèdent sans doute toutes le même régime alimentaire à base de Penicillata qui constitueraient la proie typique, elles forment donc à ce titre la guildes des fourmis prédatrices de Penicillata. Ceux-ci sont de forme tubulaire à tous les stades de leur vie, leur taille s'accroît régulièrement jusqu'à la taille adulte et ils vivent dans toutes les strates, de la canopée jusque dans le sol. La formation, comment les deux espèces de *Thaumatomyrmex* se sont retrouvées en contact, et le maintien de la parapatrie doivent être définis (voir Bull 1991). La parapatrie pourra être étudiée suivant qu'elle est parapatrie d'hybridisation ou parapatrie écologique (voir Key 1981 ; Bull 1991 ; Bull & Possingham 1995). Pour la première catégorie, les taxons en contact forment une étroite zone d'hybrides, elle serait maintenue par une valeur adaptative réduite des hybrides (voir Bull & Possingham 1995). Pour la deuxième, la distribution des taxons peut avoir une étroite zone de chevauchement, mais sans formation d'hybrides et les mécanismes pour expliquer son maintien sont variés : elle peut résulter d'un changement écotonal, de la compétition inter-spécifique, de la prédation, du parasitisme et de maladies ou de l'interférence reproductrice (voir Bull 1991 ; Bull & Possingham 1995 ; Goldberg & Lande 2007 ; Gröning & Hochkirch 2008). Les parapatries ne sont pas forcément de simples cas d'exclusions compétitives ou l'effet de la présence d'un écotone, au contraire leur analyse pourra améliorer la connaissance des processus passés et en cours, importants pour l'étude de l'écologie des communautés de la région. Des récoltes minutieuses dans les régions de chevauchement et une phylogénie du genre permettant de retracer l'histoire des territoires occupés par chaque espèce sont nécessaires pour mieux étudier la sympatrie et la parapatrie dans le genre *Thaumatomyrmex*. En ce qui concerne les espèces de *Thaumatomyrmex* présentes sur la côte Atlantique du Brésil, leur distribution a certainement été influencée par les modifications géomorphologiques de la côte Atlantique brésilienne durant le Quaternaire (voir Tessler & Goya 2005 ; Dillenburg & Hesp 2009), provoquées notamment par les fluctuations du niveau de la mer dues aux changements climatiques lors de cette période, et qui ont donné lieu à la formation de régions sèches et d'autres plus humides où vont se



rencontrer des types de végétations différents. Cela a été suggéré pour expliquer la distribution des populations aux caryotypes différents d'une autre espèce de Ponerinae sans gyne, *Dinoponera lucida* Emery (Mariano et al. 2008).

Les espèces du genre *Thaumatomyrmex* ont sans doute, toutes, les Penicillata (Myriapoda, Diplopoda) comme proie typique (voir chapitre 4). La taille totale de leur corps ainsi que la longueur de leurs mandibules et la largeur de leur tête en avant des yeux sont sans doute déterminantes dans la capacité et l'intérêt à chasser des Penicillata d'un certain intervalle de taille. Cependant, les Penicillata ont généralement une taille maximale de 5-6 mm, ce qui a sans doute été un facteur limitant pour la propre taille maximale qu'une espèce de *Thaumatomyrmex* peut atteindre, puisque ce sont des prédateurs spécialisés sur ce type de proies. Si deux espèces de *Thaumatomyrmex* ont la même taille, elles chasseront des Penicillata du même intervalle de taille et seront donc probablement en compétition pour cette ressource. Afin qu'elles cohabitent, elles doivent utiliser la ressource de manière différente comme chasser les Penicillata dans des strates spatiales et temporelles différentes ou bien se partager une autre ressource du milieu comme les sites de nidification. Les sympatries connues sont toujours constituées d'une espèce plus petite que l'autre et il peut donc y avoir un partage au niveau de l'utilisation des ressources alimentaires et de nidification. La différence de taille est en effet l'un des facteurs susceptibles de permettre la coexistence des espèces en diminuant le chevauchement de leur niche respective (Wilson 1975). Elle augmente aussi l'incompatibilité sexuelle et permet donc de diminuer les interactions reproductrices qui représentent l'un des problèmes pour la cohabitation de deux espèces proches (voir Pfennig & Pfennig 2009). Un déplacement de caractère a pu avoir lieu ou est en cours entre des espèces proches phylogénétiquement afin de diminuer les interactions reproductrices ou la compétition pour les ressources, il peut être morphologique, écologique, physiologique ou comportemental (Brown & Wilson 1956 ; voir Pfennig & Pfennig 2009). Il en résulte une variation géographique avec des espèces qui présentent une divergence exagérée en sympatrie contrairement aux caractéristiques des individus des populations allopatriques (Brown & Wilson 1956 ; voir Pfennig & Pfennig 2009). L'étude de populations sympatriques et isolées des deux espèces de *Thaumatomyrmex* devrait permettre de faire des inférences sur les changements phénotypiques qui ont pu avoir lieu. Au contraire, si les populations isolées sont représentées par de nouvelles espèces, c'est une étude de la phylogénie du genre qui permettra d'étudier l'évolution des caractéristiques morphologiques des espèces. Quant aux caractères phénotypiques qui peuvent varier suivant un gradient



environnemental, ils devront être analysés afin que les caractères divergents en sympatrie soient correctement identifiés et utilisés (voir Adams & Collyer 2007). L'étude des caractères sensibles au phénomène de déplacement de caractères et qui tendent notamment à diverger en sympatrie et à converger en allopatrie, permettra d'améliorer l'analyse phylogénétique (Dubois 1991). Il n'y a cependant pas forcément eu déplacement de caractères et la situation actuelle peut juste représenter le maintien d'un assemblage d'espèces qui peuvent cohabiter.

Lorsque des espèces appartiennent à une même guildes leur coexistence repose souvent sur une différenciation morphologique liée à la taille générale du corps ou à celle de structures liées à l'utilisation de la ressource à l'origine de la guildes. Cette différenciation morphologique peut être quantifiée pour des espèces sympatriques potentiellement en compétition, en mesurant le ratio de la taille du corps ou celui de caractères morphologiques liés à la prise de nourriture (Hutchinson 1959). Ce ratio est supposé constant entre les espèces d'un même groupe taxinomique ou écologique (Hutchinson 1959). Le ratio de la taille total du corps (ITL), de la largeur de tête (IHW) et de la longueur des mandibules (IML) de deux espèces sympatriques de *Thaumatomyrmex* est supérieur à celui de deux espèces en parapatrie avérée (tableau 1-4). Les deux espèces parapatriques sont quasiment de la même taille ($ITL \leq 1,1$), mais il peut y avoir une certaine différence entre la largeur de la tête et la longueur des mandibules (IHW : 0,9-1,3 et ILM : 1-1,4) (tableau 1-4). Le ratio des espèces pour lesquelles il y a un doute sur leur distribution sympatrique ou uniquement parapatrique, est intermédiaire entre celui des espèces sympatriques et celui de celles qui sont parapatriques (tableau 1-4). Ces premières données montrent que l'analyse des ratios hutchinsoniens des espèces sympatriques et parapatriques de *Thaumatomyrmex* doit être approfondie en suivant les paramètres définis pour ce genre d'étude après l'article de Hutchinson (1959). Il faudra notamment vérifier que les ratios obtenus ne sont pas dus à un assemblage au hasard des espèces et vérifier la signification statistique du paramètre ratio hutchinsonien (voir Simberloff & Boecklen 1981 ; Wiens 1982 ; Boecklen & NeSmith 1985 ; Tonkyn & Cole 1986 ; Mac Nally 1988 ; Losos et al. 1989). Cela permettrait de déterminer si deux espèces récoltées dans des localités proches sont susceptibles d'être rencontrées en sympatrie en comparant leur ratio au ratio limite obtenu à partir de l'étude des sympatries connues. Toutefois, même si un ratio limite est trouvé, il faudra lui trouver une explication et l'interpréter dans un contexte biologique (Roth 1981). Les *Thaumatomyrmex* pourraient représenter l'un des rares cas connus de similarité limitante chez les fourmis (voir Foitzik & Heinze 1999) et chez les insectes, au même titre que les Coleoptera Cicindelidae (voir Pearson 1980).



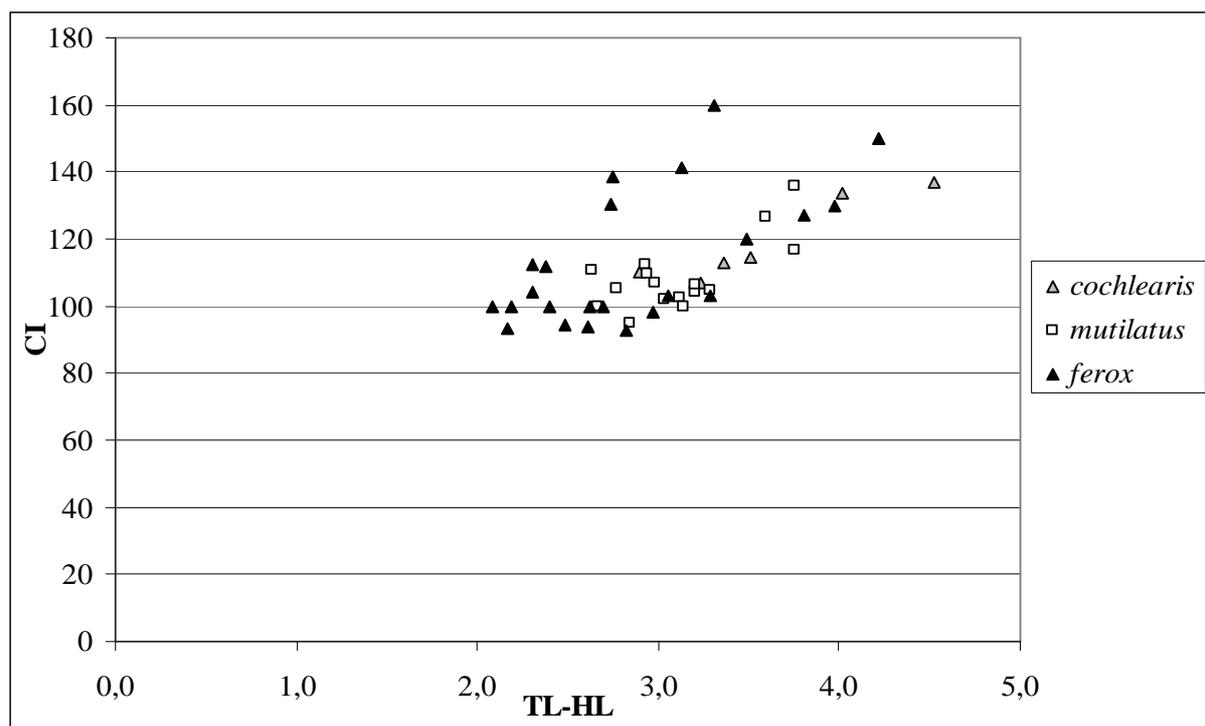


Figure 1-27. Relation entre l'indice céphalique (CI) et la taille totale du corps moins la longueur de la tête (TL-HL) chez les trois groupes du genre *Thaumatomyrmex* (voir annexe 2 tableau A2-1 pour avoir les mesures détaillées par espèce).

Les caractères longueur et largeur de la tête devront être étudiés plus en détail car ils peuvent être simplement liés à la taille totale du corps (Longino 1988) et non pas forcément à une adaptation à chasser telle proie par exemple. Ainsi une tête trapézoïdale, évasée vers l'avant peut être une caractéristique des espèces de *Thaumatomyrmex* de grande taille et une tête aussi longue que large celle des petites espèces. Une tête trapézoïdale peut résulter d'une augmentation trop importante de la largeur par rapport à la longueur et le CI (longueur de la tête en fonction de sa largeur), qui représente la forme de la tête, a donc été préféré et étudié en fonction de la taille totale du corps moins la longueur de la tête pour certaines espèces du genre. Une corrélation positive significative a été trouvée entre l'indice et la mesure (coefficient de corrélation de Pearson = 0,53, $p = 0,0001$ - fig. 1-27). Les espèces de *Thaumatomyrmex* de grande taille ont donc propension à avoir des têtes trapézoïdales. Mais il y a quelques exceptions puisque *T. mutilatus* est une espèce de taille assez grande et sa tête est aussi longue que large, alors que *Thaumatomyrmex* sp.5 est de taille relativement petite et sa tête est trapézoïdale, évasée vers l'avant. *T. paludis* et *T. soesilae* ont la même taille, mais la première à la tête carrée, la seconde la tête trapézoïdale. Sans la phylogénie du genre cette corrélation n'a peut être pas de valeur si les espèces incluses dans cette analyse forment plusieurs groupes d'espèces bien distincts (voir Felsenstein 1985). Le lien entre la



morphologie d'une espèce et le type de proies chassées, ou du moins un type de ressource utilisée, doit être déterminé afin de pouvoir utiliser, s'il y a correspondance, le caractère morphologique dans l'étude des ratios entre espèces sympatriques.

11. Conclusion

Le genre *Thaumatomyrmex* est bien réparti en Amérique Latine, certaines de ses espèces possèdent des morphologies et des préférences écologiques assez spécifiques, qui traduisent sans doute des adaptations à leur environnement et les cas de sympatrie, de parapatrie et d'allopatricité n'impliquent pas beaucoup d'espèces. Les espèces du genre *Thaumatomyrmex* se prêtent donc bien à l'analyse et à l'interprétation des fluctuations paléoclimatiques reflétées dans l'expansion et la rétractation de la forêt (notamment les Forêt Amazonienne et Forêt Atlantique) et de la végétation ouverte (campo, cerrado ou caatinga) puisqu'elles présentent en plus, la plupart des facteurs qui conditionnent la validité d'analyse de la distribution d'une espèce animale dans l'étude des variations paléoclimatiques (selon Bigarella et al. 1975). Elles ont ainsi des limitations quant aux changements climatiques et à la capacité d'adaptation à d'autres environnements, elles possèdent des modes peu variés de nidification et d'alimentation et elles ont un faible pouvoir de locomotion. Le genre *Thaumatomyrmex* pourrait être ainsi un bon modèle d'étude pour vérifier les différentes théories sur l'origine de la biodiversité dans la région amazonienne²⁷, dont celle des refuges en Amérique Latine, pour mieux comprendre l'évolution et les liens entre les différents biomes de la Région Néotropicale, notamment entre la Forêt Amazonienne et la Forêt Atlantique et de manière plus générale pour améliorer les connaissances sur la biogéographie de la Région Néotropicale. Ces études ne seront vraiment possibles que si la systématique et la phylogénie du genre sont résolues et elles seront d'autant meilleures si des liens stables sont établis entre des caractéristiques morphologiques particulières et un type d'environnement. L'analyse détaillée de la biogéographie des différentes espèces du genre *Thaumatomyrmex* permettra en outre de mieux évaluer leur statut de conservation.

²⁷ Voir les révisions de Querouil (2001) et Haffer (2008) sur les différentes hypothèses sur l'origine de la biodiversité dans certaines régions du globe.



CHAPITRE 2 - LOCALITÉS DE RÉCOLTES ET MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE



Chapitre 2. Localités de récoltes et méthodologie générale

1. Localités de récoltes (fig. 2-1, 2-2 et 2-3)

La quasi totalité de cette thèse a été effectuée au Brésil au Laboratório de Mirmecologia situé dans le Centro de Pesquisa do Cacau (CEPEC) de la Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira (CEPLAC), située sur la commune d'Ilhéus dans l'état de Bahia. Une grande partie des récoltes de colonies de *Thaumatomyrmex* spp. a donc été réalisée dans des régions proches. Mais j'ai également pu profiter de certains voyages liés notamment à des congrès pour récolter dans d'autres régions. En 2003, au retour du Simpósio de Mirmecologia de Florianópolis (SC - Brésil), je me suis arrêté à Rio Claro (SP) dans le Centro de Estudo de Insetos Sociais (CEIS), Universidade Estadual Paulista (UNESP), du Dr. Odair C. Bueno. En 2004, je me suis rendu au Costa Rica dans l'Estación Biológica La Selva afin de suivre un cours de 10 jours sur les fourmis (« Ant Course²⁸ »), après lequel je suis resté une dizaine de jours en plus dans la station de recherche dans les laboratoires des projets ALAS (Arthropods of La Selva Project²⁹) et TEAM (Tropical Ecology, Assessment and Monitoring³⁰). En 2005, je me suis rendu à Uberlândia (MG, Brésil) dans le Laboratório de Ecologia de Insetos Sociais (LEIS), Universidade Federal de Uberlândia (UFU), du Dr. Heraldo L. de Vasconcelos, en début d'année (mai) puis juste avant et après le Simpósio de Mirmecologia de Campo Grande (MS, Brésil) (novembre). Et en mars 2008, j'ai aussi dû me rendre à Foz do Iguaçu (PA, Brésil).

Les données climatiques des localités de l'état de Bahia proviennent de la publication "Superintendência de Estudos Econômicos e Sociais da Bahia. Análise dos atributos climáticos do Estado da Bahia. Salvador: SEI, 1998. 85 p. (Série Estudos e Pesquisas, 38)" qui ont été recoupées avec celles de la carte "Pluviometria Estado da Bahia" élaborée et publiée en 2003 par SEI³¹, afin de savoir de quelle commune la localité de récolte s'apparente le plus. Par exemple, le climat des localités de récolte à Itororó-BA est plus proche de celui d'Iguaçu que de celui d'Itororó lui-même (la station climatologique la plus proche serait Ibicuí mais les données pour cette ville ne sont pas complètes). Les types de climats suivent la classification Köppen (1936).

²⁸ http://research.calacademy.org/research/entomology/ant_course/index.php

²⁹ <http://viceroy.eeb.uconn.edu/ALAS/ALAS.html>

³⁰ <http://www.teamnetwork.org/en/network/sites/volc%C3%A1n-barva>

³¹ www.sei.ba.gov.br/geoambientais/mapas/pdf/mapa_pluviometria.pdf





Figure 2-1. Localités de récoltes des colonies de différentes espèces *Thaumatomyrmex*.



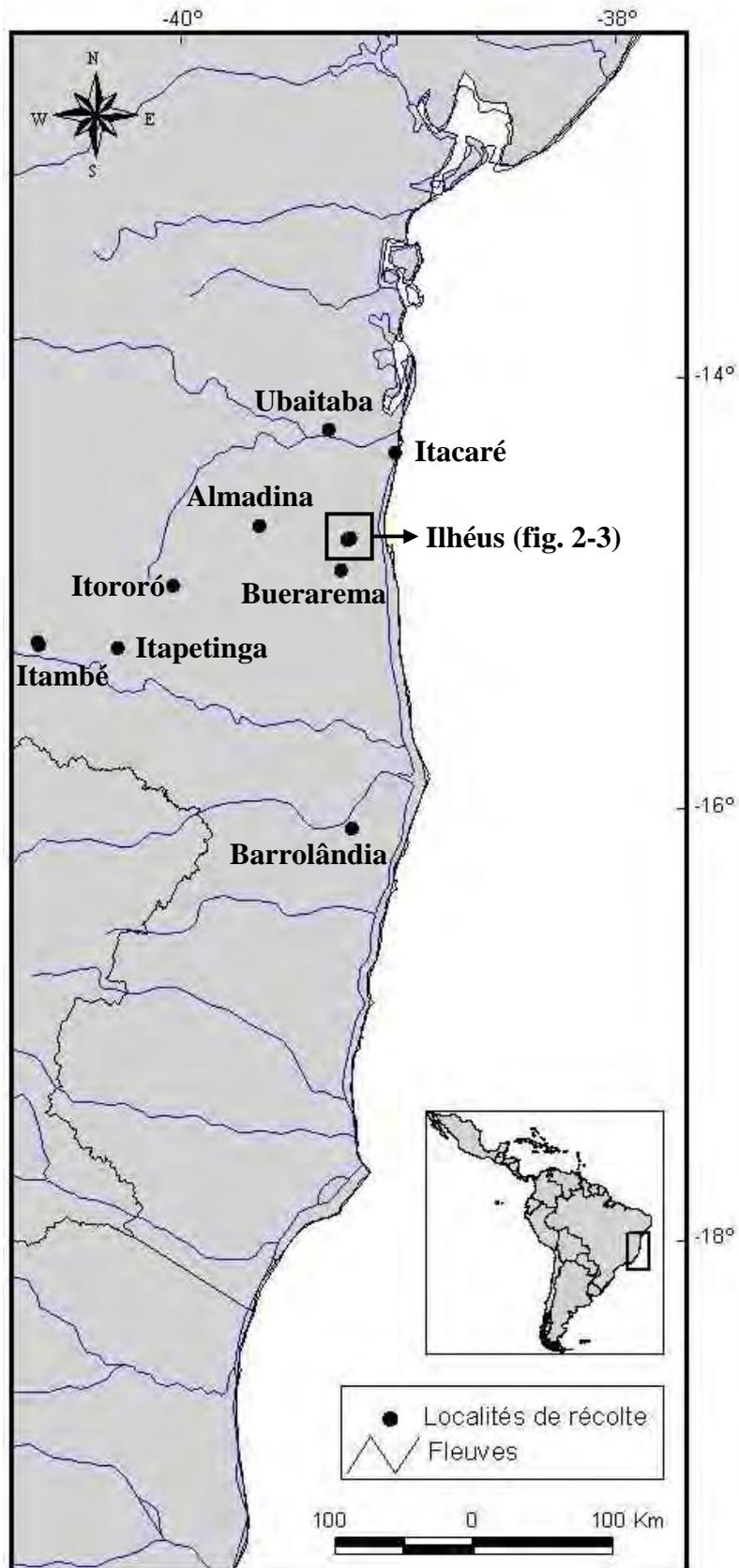


Figure 2-2. Localités de récoltes des colonies de différentes espèces de *Thaumatomyrmex* dans le sud-est de l'état de Bahia (Brésil).



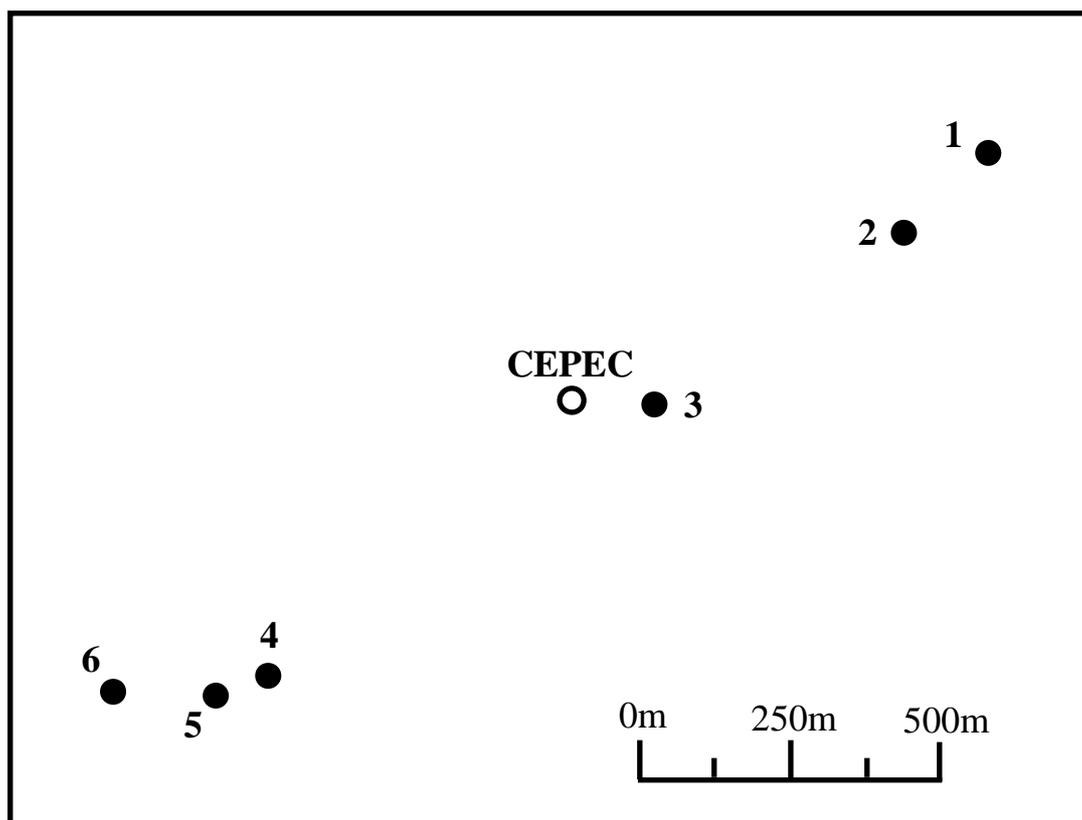


Figure 2-3. Localités de récoltes des colonies de différentes espèces de *Thaumatomyrmex* dans la commune d'Ilhéus (Bahia, Brésil). (1) Ilhéus-BA-Première ; (2) Ilhéus-BA-Typhlo-meire ; (3) Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata ; (4) Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya ; (5) Ilhéus-BA-CEPEC-Sol ; (6) Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina.

1.1. Brésil

1.1.1. Etat de Bahia (fig. I-1)

1.1.1.1. Buerarema-BA

Buerarema-BA (fig. 2-2 et 2-4) - Buerarema, Fazenda Tororo ; $14^{\circ}54'S$ $39^{\circ}16'O$; altitude 170 m ; dans un fragment de forêt tropicale humide (Forêt Atlantique) secondaire ; température et précipitations moyennes annuelles $23,9^{\circ}C$ et 1 166 mm (poste pluviométrique Buerarema de la commune de Buerarema), climat de type Am (Climat tropical humide avec 1 à 3 mois secs) ; à 16 Km au sud-sud-ouest du CEPEC. Environ 2 ha explorés.

1.1.1.2. Ilhéus (fig. 2-2 et 2-3)

Cinq aires ont été particulièrement explorées dans la commune d'Ilhéus, toutes dans ou proches du CEPEC/CEPLAC. Un nom de code a été attribué à chacune : a) **Première**, pour être la première aire à avoir été explorée pour la recherche de *Thaumatomyrmex* ; b) **Typhlo-meire**, pour être la localité type de *Typhlomyrmex meire* Lacau, Villemant & Delabie ; c)



CEPEC-Sol, pour être située dans une aire expérimentale du CEPEC dont la litière est bien ensoleillée ; d) **CEPEC-Erythrina**, parce que la récolte a été effectuée dans une parcelle où les cacaoyers reçoivent la protection de l'ombre des arbres du genre *Erythrina* ; et e) **CEPEC-Murraya**, parce que la récolte a été effectuée en explorant la litière sous les arbres du genre *Murraya*. Quand une étude a été effectuée à partir de données récoltées dans ces six aires, la localité sera nommée comme suit : **Ilhéus-BA**. La température et les précipitations moyennes annuelles sont respectivement 24,2°C et 1 326 mm (poste pluviométrique Itabuna de la commune d'Itabuna) et le climat est de type Af' (Climat tropical humide sans saison sèche, pluviométrie moyenne mensuelle supérieure à 60 mm et annuelle inférieure à 1 500 mm, température du mois le plus froid au-dessus de 18°C, étés longs et chauds avec une température moyenne du mois le plus chaud supérieure à 22°C).

Ilhéus-BA-Première (fig. 2-2 et 2-3) - Ilhéus ; Fazenda Conjunto Serra Grande ; 14°45'14"S 39°13'32"O ; altitude 90 m ; à 600 m au est-nord-est du CEPEC ; dans une cacaoyère de type « cabruca » (bosquet de cacaoyers (*Theobroma cacao* L. - Plantae, Malvales, Malvaceae) protégés par l'ombrage des arbres indigènes, il est formé en plantant les cacaoyers sous la canopée éclaircie de la forêt).

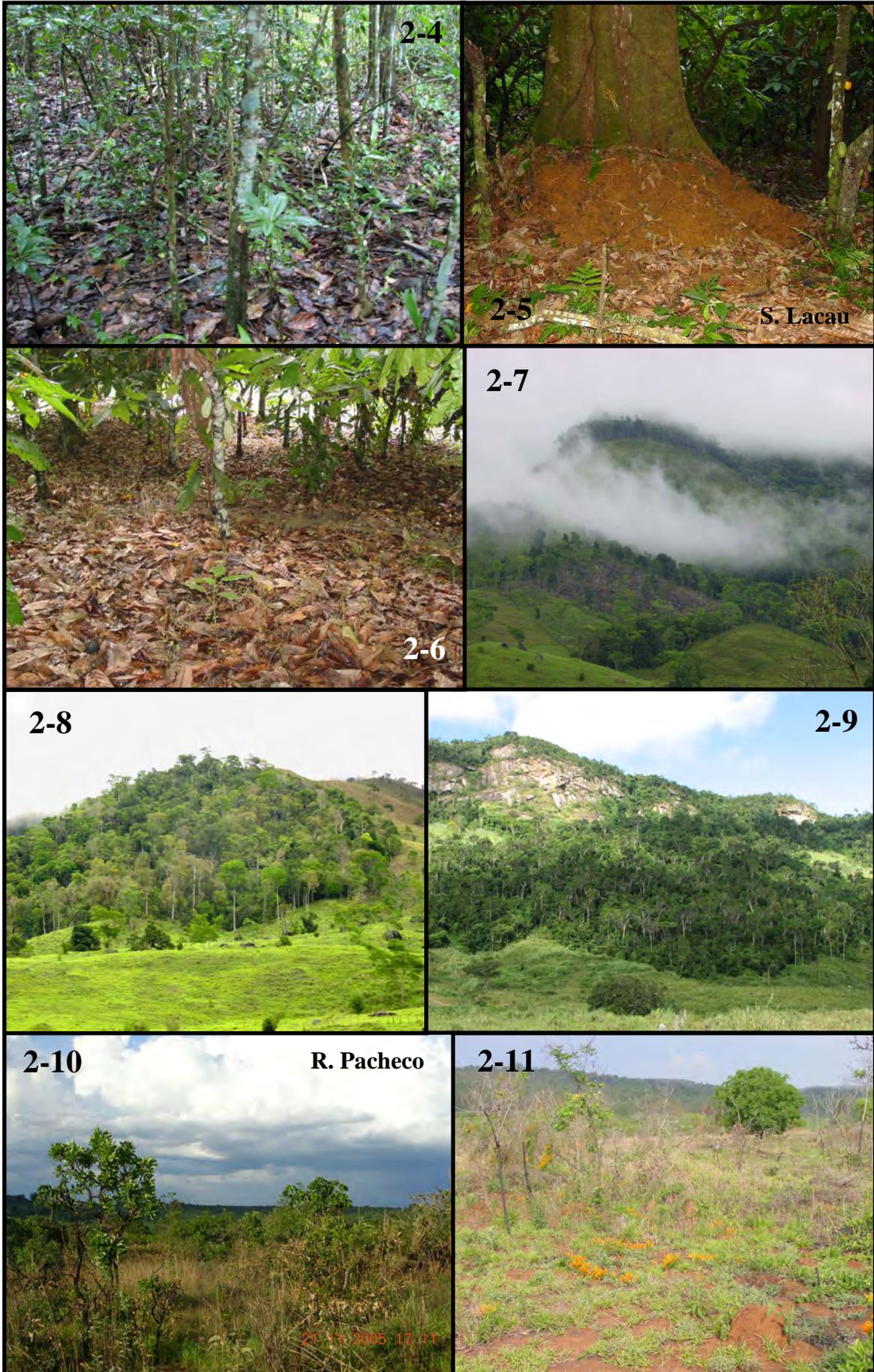
Ilhéus-BA-Typhlo-meire (fig. 2-2, 2-3 et 2-5) - Ilhéus ; Fazenda Conjunto Serra Grande ; 14°45'9,98"S 39°13'27,48"O ; altitude 95 m ; à 200 m au nord-est de Ilhéus-BA-Première ; dans une cacaoyère de type « cabruca ».

Ilhéus-BA-CEPEC-Sol (fig. 2-2 et 2-3) - Ilhéus ; station de la CEPLAC d'Ilhéus (aire G') ; 14°45'38,39"S 39°14'9,28"O ; altitude 70 m ; à 750 m au sud-ouest du CEPEC ; plantation de cacaoyers de type "derruba total" protégés par l'ombrage des arbres *Erythrina fusca* Lour. (Plantae, Fabales, Fabaceae) (après l'élimination de la forêt native, le bosquet de cacaoyers est établi en-dessous de l'ombrage d'arbres introduits), l'aire est particulièrement ensoleillée au niveau du sol contrairement aux autres car les feuillages ne se touchent pas, les *Erythrina* sont assez espacés et les cacaoyers sont trop jeunes.

Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina (fig. 2-2, 2-3 et 2-6) - Ilhéus ; station de la CEPLAC d'Ilhéus (aire G') ; 14°45'38,16"S 39°14'14,99"O ; altitude 65 m ; à 200 m à l'est de CEPEC-Sol ; plantation de cacaoyers de type "derruba total" protégés par l'ombrage des arbres *Erythrina fusca*.

Figure 2-4 à 2-11. Localités de récolte : 2-4. Buerarema-BA. - 2-5. Ilhéus-BA-Typhlo-meire. - 2-6. Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina. - 2-7 et 2-8. Itororó-BA-Forêt. - 2-9. Itambé-BA-OO. - 2-10. Uberlândia-MG. - 2-11. RioClaro-SP.





***Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya* (fig. 2-2 et 2-3)** - Ilhéus ; station de la CEPLAC d'Ilhéus (aire G') ; juste à côté de CEPEC-Sol au nord/ouest ; 14°45'37,46"S 39°14'6,80"O ; altitude 65 m ; sous et jusqu'à deux mètres de chaque côté des arbres introduits *Murraya paniculata* (L.) Jacq (Plantae, Sapindales, Rutaceae) plantés en rangées entre *Ilhéus-BA-CEPEC-Sol* du côté nord-ouest et une cacaoyère de type "derruba total".

***Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata* (fig. 2-2 et 2-3)** - Ilhéus ; station de la CEPLAC d'Ilhéus (aire I) ; 14°45'20"S 39°13'48"O ; aire correspondant à une partie du jardin d'agrément entourant le CEPEC, elle est recouverte de graminées et de quelques arbres des espèces *Caesalpinia ferrea* Mart ex Tul. Var. *leiostachya* (Benth) (Plantae, Fabales, Fabaceae), le « pau-ferro » natif de la Forêt Atlantique, et *Samanea tubulosa* (Benth) Barneby & J.W.Grimes (Plantae, Fabales, Fabaceae) avec d'un côté le parking du CEPEC et de l'autre une forêt de bambous de 250 m de large, puis un ruisseau et une cacaoyère.

1.1.1.3. Itororó

***Itororó-BA* (fig. 2-2, 2-7 et 2-8)** - Itororó (Itati), Serra das Piabas, exposition sud-est du versant de la montagne ; entre 14°58'19,41"S 40°02'09,15"O et 14°57'31"S 40°02'33"O ; altitude 600 m à 800 m ; dans un fragment de forêt tropicale humide (Forêt Atlantique) ; température et précipitations moyennes annuelles 22,6°C et 1 095 mm (poste pluviométrique Iguai de la commune d'Iguai), climat de type Aw' (Climat tropical subhumide, étés pluvieux et hivers secs) ; à 90 km au sud-ouest-ouest du CEPEC.

***Itororó-BA-Cacao* (fig. 2-2)** - Itororó (Itati), en face de la Serra das Piabas, exposition nord-ouest du versant de la montagne ; 14°58'28,55"S 40°01'29,34"O ; altitude 465 m ; dans une plantation de cacao de type « cabruca » ; mêmes données climatiques qu'Itororó-BA-Forêt ; à 88 km au sud-ouest-ouest du CEPEC.

1.1.1.4. Itambé

***Itambé-BA-OO* (fig. 2-2 et 2-9)** - Itambé, Serra do Campo Formoso ou Olho d'Agua, versant nord-est ; 15°13'49,41"S 40°39'24,52"O ; altitude 400 m ; dans un fragment de forêt secondaire saisonnière semi-décidue (Forêt Atlantique) avec la partie superficielle du sol sableuse et de 0 à 3 cm de litière ; température et précipitations moyennes annuelles 22,8°C et 681 mm (poste pluviométrique d'Itambé de la commune d'Itambé), climat de type BSwh (Climat chaud de caatinga, étés pluvieux et période sèche d'hiver bien définie, température



moyenne supérieur à 18°C, absence d'excédent hydrique) ; à 160 km à l'est-nord-est du CEPEC.

Itambé-BA-MG (fig. 2-2) - Itambé, pointe sud de la Serra do Campo Formoso ou Olho d'Água, versant sud, à 2500 m au sud-sud-est d'Itambé-BA-OO ; 15°15'2,37"S 40°38'53,61"O ; altitude 450 m ; dans un fragment de forêt secondaire saisonnière semi-décidue (Forêt Atlantique) avec la partie superficielle du sol sableuse, de 0 à 3 cm de litière ; mêmes données climatiques que Itambé-BA-OO ; à 160 km à l'est-nord-est du CEPEC.

Quand une étude a été effectuée à partir de données récoltées dans ces deux aires, la localité sera nommée comme suit : **Itambé-BA**.

1.1.1.5. Barrolândia

Barrolândia-BA (fig. 2-2) - Barrolândia ; station de recherche « Gregorio Bondar » de la CEPLAC ; 16°05'43,34"S 39°12'43,96"O ; altitude 90 m ; dans un fragment de 400 hectares de forêt tropicale humide (Forêt Atlantique) avec la partie superficielle du sol sableuse, de 0 à 5 cm de litière ; température et précipitations moyennes annuelles 24,5°C et 1 534 mm (données pour la commune de Belmonte), climat de type Af (Climat tropical pluvieux de forêt, sans saison sèche, pluviométrie moyenne mensuelle supérieure à 60 mm et annuelle supérieure à 1 500 mm, température du mois le plus froid au-dessus de 18°C, étés longs et chauds avec une température moyenne du mois le plus chaud supérieure à 22°C) ; à 150 km au sud du CEPEC.

1.1.1.6. Ubaitaba

Ubaitaba-BA (fig. 2-2) - Ubaitaba ; Fazenda Fortaleza ; 14°15'S 39°19'12"O ; altitude 110 m ; dans une cacaoyère de type cabruca et un fragment de forêt tropicale humide (Forêt Atlantique) ; température et précipitations moyennes annuelles 24,2°C et 1 341mm (poste pluviométrique Ubaitaba de la commune d'Ubaitaba), climat de type Af ; à 57 km au sud-sud-est du CEPEC.

1.1.1.7. Itacaré

Itacaré-BA (fig. 2-2) - Itacaré ; 14°21'17"S 39°01'04"O ; altitude 100 m ; dans un fragment de forêt tropicale humide (Forêt Atlantique) ; température et précipitations moyennes annuelles 24,5°C et 2 410 mm (données de la commune d'Itacaré) ; climat de type Af ; à 50 km au nord-nord-est du CEPEC.



1.1.1.8. Almadina

Almadina-BA (fig. 2-2) - Almadina ; Fazenda Ferreira ; 14°41'37,69"S 39°38'28,70"O ; altitude 330 m ; dans un fragment de forêt tropicale humide (Forêt Atlantique) sur le flanc d'une petite montagne avec une cacaoyère en contrebas ; température et précipitations moyennes annuelles 22,6°C et 1 350 mm ; climat de type Af' ; à 44 km au ouest-nord-ouest du CEPEC.

1.1.1.9. Itapetinga

Itapetinga-BA (fig. 2-2) - Itapetinga ; forêt à côté de l'Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB) ; 15°15'42,60"S - 40°17'27,98"O ; altitude 300 m ; dans un fragment de forêt secondaire saisonnière semi-décidue (Forêt Atlantique) avec la partie superficielle du sol sableuse, de 0 à 5cm de litière ; température et précipitations moyennes annuelles 23,1°C et 803 mm (poste pluviométrique Itapetinga de la commune d'Itapetinga), climat de type Aw' ; à 130 km au sud-ouest du CEPEC.

1.1.2. Etat du Minas Gerais, Uberlândia

Uberlândia-MG (fig. 2-1 et 2-10) - Uberlândia ; Estação Ecológica do Panga (réserve de Cerrado qui appartient à l'Universidade Federal de Uberlândia - UFU) ; 19°10'59,62"S 48°24'4,30"O ; altitude 834 m ; tous les types de végétations du cerrado sont représentés au Panga, mais deux ont été particulièrement explorés, le « campo sujo » et la « cerrado *sensu stricto* », le sol est du type latosol rouge ; température et précipitations moyennes annuelles 22°C et 1 650 mm, climat de type Cwa (climat tropical d'altitude avec deux saisons bien définies : hiver froid et sec (de mai à septembre) et été chaud et pluvieux (d'octobre à avril), avec la température moyenne du mois le plus chaud supérieure à 22°C) ; à 1 100 km au sud-ouest du CEPEC.

Le « cerrado *sensu stricto* » se caractérise par la présence d'arbres de faible taille, inclinés, tortueux, avec des ramifications irrégulières et tordues et généralement avec des marques de brûlures. Les arbustes et sub-arbustes sont assez dispersés. Alors que le « campo sujo » est un type de végétation exclusivement herbacé-arbustif, avec les arbustes et sub-arbustes espacés, dont les plantes sont le plus souvent constituées d'individus moins développés du cerrado *sensu stricto* (Ribeiro & Walter 1998).



1.1.3. Etat de São Paulo, Rio Claro

RioClaro-SP (fig. 2-1 et 2-11) - Rio Claro ; Universidade Estadual Paulista (UNESP) campus de Rio Claro ; 22°23'44"S 47°32'03"O ; altitude 630 m ; cette aire est voisine de la Floresta Estadual Edmundo Navarro de Andrade qui est une plantation d'*Eucalyptus* (Plantae, Myrtales, Myrtaceae) implantée dans une zone de transition entre la Mata Atlântica et le Cerrado, deux points de récolte ont été choisis, l'un entre les bâtiments du Centro de Estudos de Insetos Sociais (CEIS) et la Floresta Estadual Edmundo Navarro de Andrade (= aire de récolte en contrebas du CEIS) où le substrat géologique est structurellement très dur et riche en argile, le sol est du type latosol rouge, la végétation est de type herbacée, composée de nombreuses graminées et de quelques arbustes et arbres espacés, cette aire anthropisée souffre d'incendies au moins deux fois par an ; le second point de récoltes se trouve directement sur le campus de l'université au-dessus du CEIS et à 500 m à l'E/NE du premier point de récolte (= aire de récolte au-dessus du CEIS), la végétation est constituée de graminées régulièrement coupées et la litière est recouverte des feuilles des arbres assez proches pour lui faire de l'ombre. De nombreuses termitières en terre sont présentes au niveau du sol dans ces deux aires. Température et précipitations moyennes annuelles 21,6°C et 1 3667 mm, climat de type Cwa (Unicamp - Cepagri, http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima_muni_494.html) ; à 1 200 km au sud-ouest du CEPEC.

1.1.4. Etat du Mato Grosso do Sul, Bonito

Bonito-MS (fig. 2-1) - Bonito ; 21°15'36,90"S 56°33'1,58"O ; altitude 325 m ; forêt ciliaire du cerrado ; température et précipitations moyennes annuelles 22°C et 1 350 mm, climat de type Aw ; à 1 950 km au sud-ouest du CEPEC.

1.1.5. Etat du Paraná

FozdoIguaçu-PR (fig. 2-1) - Foz do Iguaçu ; 25°35'58,27"S 54°29'15,36" ; altitude 235 m ; dans un fragment de forêt secondaire saisonnière semi-décidue (Forêt Atlantique) ; température et précipitations moyennes annuelles 18-20°C et 1 500 à 1 750 mm (<http://www.ibama.gov.br/siucweb/mostraUc.php?seqUc=17>), climat de type cfa (climat tempéré humide sans saison sèche, été chaud avec température moyenne du mois le plus chaud supérieure à 22°C) ; à 2 000 km au nord-est du CEPEC.



1.2. Costa Rica, province d'Heredia, Puerto Viejo de Sarapiquí

La Selva-Costa Rica (fig. 2-1) - Puerto Viejo de Sarapiquí ; Estación Biológica La Selva ; 10°25'52,32"N - 84°00'25,20"O ; altitude 55m (à la base du versant Atlantique de la Cordillère Centrale) ; forêt tropicale humide ; température et précipitations moyennes annuelles 25°C et 4 000 mm, climat de type Af (voir McDade et al. 1994).

2. Méthodologie générale

2.1. Elevage des colonies de *Thaumatomyrmex* en laboratoire

2.1.1. Fabrication des nids

Les nids sont fabriqués en mélangeant de la terre foncée prélevée sur le terrain et du plâtre blanc à de l'eau dans une boîte de plastique transparente. La couleur du mélange obtenu permet d'avoir un meilleur contraste des œufs et des larves (blancs) avec le sol (plus foncé) où ils sont posés, rendant les observations plus faciles. De plus, lorsque la boîte est fermée, l'humidité est parfaitement retenue et auto-entretenu. Un tube rempli d'eau et bouché par du coton est toutefois placé dans la boîte. Le nid est constitué de quatre ou six chambres formées par moulage dans la pâte obtenue et recouvertes d'une lame de microscope transparente, le reste constitue l'aire d'exploration et d'approvisionnement. Ces chambres sont connectées entre elles successivement par des couloirs de 5 mm de long: la fourmi dans l'aire d'exploration rentre dans le nid par la chambre 1 qui est connectée à la 2 connectée à la 3 connectée à la 4. La chambre 4 est donc celle la plus éloignée de l'entrée du nid. Pour *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax*, les chambres sont carrées et respectivement de 5 mm de côté pour 2 mm de hauteur et 8 mm de côté pour 3 mm de hauteur. Pour *T. mutilatus* elles sont rondes et de 7 mm de diamètre pour 3 mm de hauteur. L'entrée du nid est formée d'un couloir d'environ 15 mm de longueur pour 5 mm de largeur pour toutes les espèces. Aucun cache opaque ou rouge n'est appliqué sur la vitre qui recouvre le nid pour que les fourmis s'habituent à la lumière du jour afin de faciliter les observations futures. Deux nids sont fabriqués par boîte, un à chaque bout. Certaines colonies de *T. contumax* ont été élevées dans des bouts de tiges de bambou d'une dizaine de centimètres de long, ouverts à un bout et fermés naturellement à l'autre par le nœud. La tige de bambou est coupé longitudinalement en son milieu pour avoir un demi-tube sur lequel un morceau de lame de microscope est placé et stabilisé avec de la colle. Ce nid est placé dans une boîte plastique transparente avec un coton imbibé d'eau et un tube rempli d'eau et bouché avec du coton. Dans chaque boîte quelques petits morceaux d'écorces sont placés pour les Penicillata.



Après que les individus ont été extraits de leur nid naturels, ils sont placés dans les chambres du nid artificiel avec quelques matériaux provenant de leur nid naturel afin qu'ils se familiarisent rapidement avec ce nouvel environnement.

2.1.2. Conditions d'élevage des colonies en laboratoire

La photopériode correspond à celle de la région du laboratoire où ont été élevées les colonies, soit 11-13 h de jour. La température d'élevage a oscillé entre 24°C et 29°C et l'humidité de 50% à 80%. Les boîtes renfermant les nids étant closes, les conditions de température et d'humidité y sont toutefois plus stables.

2.1.3. Nourrissage des colonies au laboratoire

Les colonies sont nourries uniquement de Penicillata (Arthropoda, Myriapoda, Diplopoda, Penicillata, Polyxenida) de l'espèce *Monographis tamayoensis* Schubart (Polyxenidae). Les Penicillata sont récoltés dans les zones boisées près des laboratoires où les études ont été effectuées. Les Penicillata, dont la taille ne doit préférentiellement pas dépasser celle de la fourmi à nourrir (ou seulement légèrement), sont déposés vivants dans l'aire d'approvisionnement de la colonie.

Quand on étudie les *Thaumatomyrmex*, deux défis sont *a priori* à relever, le premier est de trouver des colonies de *Thaumatomyrmex* spp. dans chacun des écosystèmes explorés, le deuxième est de trouver des Penicillata en quantité suffisante pour pouvoir élever ces colonies et réaliser les expériences de laboratoire. Récolter trois Penicillata est chose aisée, en récolter jusqu'à 600 par semaine est autrement plus complexe, surtout si on ne veut pas que ce soit l'occupation principale de la journée. La répartition des Penicillata dans le milieu est sous forme de patches et les conditions climatiques conditionnent leur présence et la démographie de la population dans le patch repéré et ses alentours. En temps trop sec ou trop humide, les Penicillata migrent verticalement et se terrent jusqu'à l'apparition de meilleurs conditions et leur récolte en devient extrêmement compliquée. Et surtout, en période sèche prolongée, il est extrêmement difficile de trouver les petites larves de Penicillata dont se nourrissent les petites espèces de *Thaumatomyrmex*. Les techniques de récolte des Penicillata ont donc évolué vers toujours plus d'efficacité et de rentabilité (obtenir le maximum de Penicillata en un minimum de temps et d'efforts). Elles ont été améliorées durant toute la thèse et, en période sèche prolongée, des méthodes adaptées ont permis d'obtenir un nombre suffisant de Penicillata pour maintenir les colonies. L'élevage des Penicillata en quantité suffisante nécessite beaucoup de temps et la récolte optimisée s'est avérée plus rentable. Les Penicillata récoltés



étaient ensuite maintenus dans une boîte en plastique et nourris en y ajoutant de l'écorce d'arbre recouverte de micro-algues vertes ainsi que des grains de maïs concassés. Ils s'y développaient et certains se reproduisaient même.

2.2. Marquage individuel des femelles de *Thaumatomyrmex*

Toutes les femelles des colonies utilisées pour étudier le comportement sont marquées avec une tache de peinture (stylos Uni Paint Marker PX-20 (Mitsubishi)) de couleur différente sur les tergites du thorax, du pétiote et/ou des segments du gastre suivant le nombre de combinaisons de couleurs nécessaires pour différencier les individus utilisés dans l'expérience. Les fourmis sont anesthésiées par le froid quelques secondes avant le marquage. Celui-ci permet une identification individuelle indispensable pour les études du comportement pour lesquelles on doit pouvoir suivre l'individu dans l'espace et dans le temps.

2.3. Morphométrie

Certaines données morphométriques ont été utilisées, quand elles sont pertinentes. Elles proviennent de la littérature dans les articles de description des espèces ou bien elles ont été mesurées directement sur des individus présents en collection. Dans ce dernier cas, les mesures ont été réalisées à l'aide d'un micromètre placé dans l'oculaire de la loupe. Elles ont été arrondies au dixième de millimètre.

Les mesures et les indices utilisés sont les suivants :

- Longueur de la tête (**HL**) : distance entre deux lignes parallèles dessinées entre le point le plus antérieur de la projection des lobes frontaux et le point le plus postérieur du vertex en vue de face.
- Largeur de la tête (**HW**) : la largeur maximale de la tête en avant des yeux, en vue de face.
- Longueur de la mandibule (**ML**) : la longueur maximale d'une corde tirée entre la base et la pointe de la dent apicale des mandibules, à l'exception du condyle basal.
- Longueur du scape (**SL**) : la longueur maximale d'une corde tendue entre la base et l'apex du scape, à l'exception du condyle articulaire et de la mince tige qui le connecte au funicule.
- Longueur du mésosoma dite longueur de weber (**WL**) : la longueur du mésosoma mesuré de profil entre le point le plus antérieur du pronotum, à l'exception du « cou en collier », et l'angle métasternal, *i.e.* le bord postérieur inférieur latéral du mésosoma juste en arrière de la glande métasternale.
- Largeur du pronotum (**PrW**) : largeur maximale du pronotum en vue dorsale.



- Largeur du segment abdominal 3 (**AbdSeg3W**) : largeur maximale du segment abdominal 3 en vue dorsale.
- Longueur totale (**TL**) : somme de la longueur de la tête (mandibules fermées) (**HL**) + longueur du mésosoma (**WL**) + longueur du pétiole + longueur du gastre normalement allongé (**GL**), à l'exception de l'aiguillon.
- Indice céphalique (**CI**) = $HW / HL \times 100$.

2.4. Liste des acronymes des institutions citées

Des informations ont parfois été obtenues à partir des données disponibles dans les collections des institutions suivantes classées par ordre alphabétique de leur acronyme :

ALAS : Formicidae collection of Arthropods of La Selva project, at Biological Station La Selva, Heredia, Costa Rica.

ANIC : Australian National Insect Collection, CSIRO, Canberra, ACT, Australia.

BMNH : British Museum of Natural History, London, England.

CPDC : Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisas do Cacau, Comissão Executiva do Plano Lavoura Cacaueira (CEPLAC), Itabuna, BA, Brasil

INBio : Instituto Nacional de Biodiversidad, Heredia, Costa Rica.

LACM : Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles, CA, USA.

MCZ : Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, MA, USA.

MIZA : Museo Inst. Zoologia Agricola Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela.

MZUSP : Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

UCDC : Bohart Museum of Entomology, University of California, Davis, CA, USA.



**CHAPITRE 3 - ÉTUDE DE L'ÉCOLOGIE ET DU
COMPORTEMENT DE NIDIFICATION DANS LE
GENRE *Thaumatomyrmex***



Avant-propos

Voici un remarquable exemple de ce qu'est une quête de fourmis :

Forel A. (1903) Faune myrmécologique des noyers dans le canton de Vaud. Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles 39: 83-94.

« (...) En 1896, me trouvant avec mon beau-frère, M. le professeur Bugnion, à St-Antonio, au haut de la ceinture de forêt vierge tropicale de la Sierra Nevada de Santa-Marta en Colombie, je parcourais seul (M. Bugnion faisait une ascension) la savane, où je trouvais trois uniques espèces de fourmis, la *Pseudomyrma gracilis* Smith, une autre *Pseudomyrma* et le *Camponotus falco* Forel (à part les grands nids d'*Atta laevigata* Sm.), la première en assez grande abondance (prise au filet, en fauchant), sans que je pusse arriver à découvrir leur nid. Fatigué par la chaleur, je m'assis au pied d'une des touffes de la haute graminée dont se compose la savane, et je me mis à méditer la question. Où nichent donc ces diables de bêtes? La terre, sèche comme la marche d'une cheminée, ne laissait voir ni trou, ni rien. Du reste, les longues *Pseudomyrma*, sauf l'*elegans* Sm., ont l'habitude de vivre sur les arbres. Et toutes ces bêtes couraient par terre et grimpaient sur les tiges des graminées, ayant absolument l'air de me mettre au défi. Mais si elles ne nichent pas dans la terre, où donc, me dis-je, peuvent-elles nicher? Pas un tronc, pas une pierre, rien que des graminées. Si elles nichaient dans les tiges ténues et cylindriques de ces dernières? Cette idée me passa comme un trait dans la tête, mais me parut si saugrenue que j'en ris. Des fourmilières d'aussi grandes fourmis dans de pareils fétus! Et puis comment les trouver? Si je cassais les tiges, celles qui sont desséchées et ont la chance d'avoir une ouverture - à tout hasard. C'est absurde, mais l'absurde est parfois vrai. Et là-dessus, riant tout seul de mon idée, je me mets, en désespoir de cause, à casser les tiges de la touffe qui m'avoisine. De la première tige que je casse, Je vois sortir à la queue leu leu des *Pseudomyrma gracilis* avec leurs nymphes et leurs larves. C'était vraiment drôle, car une *Pseudomyrma* devait plier ses pattes pour trouver place dans le cylindre de ces fétus, et je ne sais guère comment deux pouvaient s'y croiser.

Ce fut un trait de lumière. Je continuai à casser des tiges et découvris ainsi déjà à la troisième tige cassée le nid de la seconde espèce de *Pseudomyrma*. En quelques minutes, je trouvai de la sorte, dans les tiges sèches des graminées de la savane, un bon nombre de nids de *Pseudomyrma* avec toute leur couvée, mais pas ceux du *Camponotus falco*. Immédiatement je compris alors la portée générale du fait et je résolus d'en faire l'épreuve.

L'après-midi, je me rendis dans les broussailles qui précèdent la forêt, et là je découvris en une ou deux heures une foule de nids de fourmis les plus diverses dans les tiges sèches et creuses des buissons et des arbustes, fourmis dont j'avais vainement cherché les nids jusqu'alors, ainsi ceux des :

Camponotus Brettesi Forel, n. sp.
Camponotus brevis Forel, n. sp.
Camponotus striatus Sm.
Camponotus Zoc Forel.
Camponotus striatus Sm. r. Alfaro Emery.
Leptothorax Dalmasi Il. st. Forel.
Neoponera stipitum n. sp. Forel.
Des *Pseudomyrma*.
Une *Pheidole*.



Mon départ m'empêcha de continuer, mais aux Antilles de la Jamaïque, de Ste-Lucie, de la Martinique et de la Barbade, je trouvai ensuite, ca cassant des tiges sèches, divers *Cremastogaster*, surtout le *victima* Sm., puis le *Monomorium floricola* Jord, le *Camponotus auricomus*, var. *lucianus* n. var., le *Camponotus sexguttatus* F., la *Pseudomyrma delicatula* Forel, un *Cryptocerus* et d'autres espèces encore.

C'est donc toute une faune qui fut ainsi mise à jour. Le curieux, c'est que ces fourmis vivent là, empilées les unes sur les autres dans un simple cylindre creux, avec larves, nymphes, femelles, mâles, sans aucune division en cases, ni en galeries, profitant simplement des couloirs naturels ainsi mis à leur disposition par l'atrophie de la moelle centrale des tiges desséchées. Une extrémité cassée, un rameau latéral brisé ou quelque trou percé par un insecte, leur sert d'entrée et de sortie. Elles n'ont qu'à enlever les vestiges de moelle qui peuvent rester pour agrandir leur demeure, et, si un animal la détruit, elles en ont vite trouvé une semblable. On ne saurait qu'imaginer de plus simple. J'ai déjà signalé le fait dans les Annales de la Société entomologique de Belgique, 1896, p. 167 et suiv.

Rentré dans le canton de Vaud, il se trouva que le 23 juin 1901, mon frère, M. Louis Forel, à Vaux, me sacrifia un noyer dont le tronc creux renfermait un nid de *Lasius fuliginosus*, nid sur lequel je voulais faire une expérience. L'arbre abattu me remit en mémoire la faune des noyers dont j'ai parlé en commençant, et, par une association d'idées, mes trouvailles de l'Amérique tropicale. Je me mis donc à casser les rameaux secs parmi le feuillage du noyer abattu. Et en moins d'une heure j'y découvris:

9 nids de *Dolichoderus quadripunctatus* L.

7 » *Leptothorax affinis* Mayr.

2 petits nids de *Colobopsis truncata* Spinola.

Le tout vivait exactement comme la faune myrmécologique des tiges sèches de l'Amérique tropicale, c'est-à-dire empilé dans la cavité médullaire des ramilles sèches. J'ai rapporté la chose dans les Annales de la Soc. ent. belge, tome XLV, 1901, p. 380. Une expérience que je fis en réunissant dans un bocal les nids de chaque espèce me prouva que ceux du *Dolichoderus quadripunctatus* ne formaient qu'une même fourmilière amie (*fourmilière polydome*, c'est-à-dire à plusieurs nids), tandis que les nids de *Leptothorax affinis* formaient autant de communautés ou fourmilières ennemies. Tous ces nids renfermaient des larves, des nymphes, etc. L'extrémité cassée d'une ramille ou quelque trou latéral servait de porte.

J'avoue avoir été fort humilié d'avoir mis plus de trente-cinq ans à découvrir un fait qui se passait à ma porte, sur ces noyers cent fois explorés dans ma jeunesse, et d'avoir dû passer par les tropiques pour en trouver la clé. (...) »



Résumé

1. Les espèces du genre *Thaumatomyrmex* font partie des fourmis au mode de vie cryptique. La meilleure compréhension de leur écologie, mal connue, est une étape nécessaire avant de pouvoir étudier leur biologie.
2. Nous présentons une synthèse de l'écologie de certaines espèces ainsi qu'une étude détaillée des sites de nidification basée sur les données d'environ 250 nids et anciens nids de sept espèces (*Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, *Thaumatomyrmex* sp.11, *T. atrox*, *T. ferox*, *T. contumax* et *T. mutilatus*) récoltés notamment dans les biomes Forêt Atlantique et Cerrado au Brésil et dans une forêt tropicale humide du Costa Rica.
3. Toutes les espèces de *Thaumatomyrmex* vivent dans la Région Néotropicale. Elles ont une grande capacité d'adaptation : elles occupent aussi bien des milieux humides (forêt tropicale humide), que des milieux arides (caatinga) ; de basse ou haute altitude ; certaines espèces vivent même dans des milieux très contrastés. Celles du groupe *mutilatus* sont adaptées aux régions arides et se rencontrent dans les biomes secs brésiliens Cerrado et Caatinga. *T. paludis* a été récoltée exclusivement dans les zones inondables d'Amazonie (varzeá). Les *Thaumatomyrmex* ont réussi à coloniser les différents écosystèmes néotropicaux, sauf peut-être le biome Pampa. Elles ont aussi la capacité d'occuper des zones anthropisées.
4. Les espèces de *Thaumatomyrmex* vivent sans doute principalement au niveau de la litière, mais leur nidification et leur fourragement dans les milieux terricole et arboricole (notamment en zone inondable), ne sont pas à exclure parce que quelques femelles y ont été récoltées et parce qu'elles peuvent y trouver leurs proies et des sites de nidification.
5. Dans les aires de forêts humides, de forêts saisonnières semi-décidues et de cacaoyères dans le biome brésilien Forêt Atlantique, les nids de *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, *T. contumax* et *T. mutilatus* ont été récoltés principalement dans des coquilles d'escargot, mais aussi dans les fragments tombés au sol de termitières arboricoles en « carton » de *Nasutitermes* spp. abandonnées, dans les nids en terre de guêpes solitaires, ainsi que dans les cocons de Lepidoptera collés à la base d'arbres.
6. L'analyse de l'utilisation des coquilles d'escargot entre les espèces sympatriques *Thaumatomyrmex* sp.1 (petite) et *T. contumax* (grande), a montré que la première a une préférence pour les coquilles de petits volumes et aires d'ouverture, alors que la deuxième occupe de nombreuses coquilles de *Megalobulimus* spp. qui sont les plus grosses trouvées dans le milieu. Un problème d'espace trop réduit dans les petites coquilles pour *T. contumax* et un problème de capacité défensive limitée dans les grosses coquilles pour



Thaumatomyrmex sp.1, expliqueraient ces différences dans l'utilisation des coquilles. La coexistence des deux espèces dans le même milieu est possible pour les sites de nidification.

7. Dans les aires de cerrado, les nids de *T. mutilatus* ont été récoltés dans les monticules épigés en terre de termitière ; dans des chambres près de la surface d'une partie abandonnée par les termites. Dans des forêts xérophiles cette espèce a été trouvée dans des cavités dans le bois et dans une coquille d'escargot dans une forêt de galerie.

8. *Thaumatomyrmex* sp.11 nidifie dans l'endocarpe ligneux des fruits du *Dipteryx panamensis* au Costa Rica. *T. ferox* dans une cavité dans une branche en décomposition au Honduras. Tandis que certaines espèces peuvent aussi utiliser des sites de nidification « artificiels » comme des tiges de bambous : *T. atrox* au Panama et *T. contumax* au Brésil.

9. Les *Thaumatomyrmex* utilisent idéalement les structures creuses et les cavités présentes dans chaque écosystème. Celles-ci sont préconstruites, elles peuvent être de nature minérale et/ou organique, ont des formes et une architecture interne diverses, mais présentent toutes une structure résistante à l'épreuve du temps et/ou sont placées à l'abri des intempéries.

10. Un fait remarquable est la capacité des *Thaumatomyrmex* à nidifier dans les coquilles d'escargot qui sont peu exploitées par les autres fourmis sans doute à cause du microclimat interne qui suit les fluctuations climatiques journalières et parce que cette structure creuse est difficilement défendable. Le mode de nidification conchicole représente sans doute une caractéristique des espèces du genre *Thaumatomyrmex* dont la défense passive efficace leur a donné la capacité d'utiliser des sites de nidification peu exploités par les autres fourmis. La force d'un groupe n'est pas nécessaire pour ce mode de nidification dans des structures creuses ou des cavités préconstruites, les femelles de *Thaumatomyrmex* peuvent les occuper à quelques unes, voire toutes seules.



Chapitre 3. Étude de l'écologie et du comportement de nidification dans le genre *Thaumatomyrmex*

Notes :

La relation entre l'organisme vivant et son environnement ne doit pas être négligée et les études ne peuvent s'arrêter aux résultats obtenus en laboratoire (Brooks 1913). L'écologie et l'éthologie sont deux disciplines étroitement liées (voir Dubois 1991). La frontière n'est pas stricte entre les caractères « écologiques » que sont l'ensemble des relations d'un organisme avec son environnement et les autres êtres vivants, et les caractères « éthologiques » d'une espèce. Souvent, le comportement et la morphologie conditionnent l'écologie d'une espèce. L'écologie des espèces du genre *Thaumatomyrmex* est mal connue et son étude est nécessaire pour mieux comprendre les autres aspects de leur biologie.

L'étude des sites de nidification a commencé par l'analyse des aires de récolte où ont été rencontrées des *Thaumatomyrmex*. Leur localisation a été possible grâce à l'étude des données disponibles dans différentes collections myrmécologiques qui sont principalement constituées par un échantillonnage de la faune de la litière à l'aide d'extracteurs Winkler. La recherche des sites de nidification a ensuite été effectuée par une analyse des structures creuses susceptibles d'abriter des nids de *Thaumatomyrmex* dans chaque écosystème exploré. Les nids sont cherchés en récoltant ou en observant sur place les structures formant des cavités se trouvant au niveau du sol, au niveau de la litière et à environ 2 m au-dessus du sol. Seul l'étage de la canopée n'a pas été échantillonné en raison de son inaccessibilité sans équipement adéquat. Les cacaoyères de la CEPLAC d'Ilhéus (BA, Brésil) ont été le premier écosystème étudié, les nids de *Thaumatomyrmex* ont commencé à être cherchés dans de nombreux types de structures creuses généralement utilisées par les fourmis telles celles formées dans les brindilles, branches et troncs d'arbres sur le sol, dans les termitières ou les terriers d'autres invertébrés, mais c'est dans la première coquille d'escargot (Mollusca, Gastropoda) abandonnée examinée que la première colonie a été trouvée. Les coquilles d'escargot présentes dans les aires explorées ont donc été récoltées systématiquement et une étude sur leur utilisation par les fourmis a été effectuée (voir annexe 3). Mais d'autres types de structures creuses, comme les termitières, ont toujours continué à être récoltées pour relever celles dans lesquelles des *Thaumatomyrmex* pourraient aussi nidifier. L'analyse de ces premières récoltes a permis de définir un patron de nidification des *Thaumatomyrmex* qui utilisent des structures creuses préexistantes, résistantes ou protégées des intempéries. Ceci a permis de focaliser la récolte de nids de *Thaumatomyrmex* appartenant à d'autres espèces dans



différents écosystèmes en effectuant une analyse des structures creuses afin de sélectionner celles qui étaient les plus susceptibles d'être utilisées par les *Thaumatomyrmex*. En effet, bien que les escargots soient présents dans la plupart des écosystèmes terrestres, cela ne signifie pas qu'on trouvera inmanquablement des coquilles vides sur le sol ni qu'elles seront utilisables par des animaux. Suivant l'abondance et la diversité d'escargots dans le milieu et les caractéristiques de ce dernier, les coquilles vont être plus ou moins présentes et vont être dégradées plus ou moins rapidement. Ainsi, alors que les coquilles d'escargot sont nombreuses dans la litière de certains massifs de Forêt Atlantique brésilienne, très peu de coquilles ont été trouvées dans la forêt tropicale humide de la station biologique La Selva au Costa Rica et encore moins dans les régions de cerrado explorées dans les états brésiliens de São Paulo et Minas Gerais. Il a donc fallu prospecter dans les autres structures creuses susceptibles d'être utilisées par les *Thaumatomyrmex* pour faire leur nid et la quête de ces fourmis dans chaque écosystème exploré a toujours représenté un défi passionnant à relever. Dans les zones de cerrado de Rio Claro (SP, Brésil) et d'Uberlândia (MG, Brésil), les nids de *Thaumatomyrmex* ont ainsi été cherchés dans les nombreux monticules épigés de termitières en terre, mais dans ce cas aucune étude systématique de l'utilisation par les fourmis de ces monticules n'a été effectuée, étant donné que plusieurs études portent déjà sur le sujet, notamment au Brésil (e.g. : Delabie 1995 ; Herzog et al. 2004 ; Diehl et al. 2005). Pour la station et réserve biologique de La Selva au Costa Rica, une étude sur l'utilisation des branchettes par les fourmis avait déjà été effectuée et aucun nid de *Thaumatomyrmex* n'avait été trouvé (Byrne 1994). L'effort a donc été dirigé sur une autre structure creuse présente dans cette station, et une étude de l'utilisation des fruits de *Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell (Plantae, Fabales, Fabaceae) trouvés sur le sol a donc été réalisée mais ne sera pas présentée dans le cadre de cette thèse. La première colonie de *Thaumatomyrmex* a été trouvée à l'ouverture de la 32^{ème} cosse, confirmant le patron de nidification des espèces récoltées auparavant dans les autres écosystèmes et corroborant la technique de récoltes focalisées afin d'optimiser le temps, parfois limité, passé dans chaque écosystème. Trouver des *Thaumatomyrmex* ne résulte pas de la chance mais de l'expérience alliée à un travail minutieux d'analyse du terrain de recherche.

A partir de ces données de récoltes, ce chapitre présente en détail l'analyse des sites de nidification utilisés par différentes espèces du genre *Thaumatomyrmex* et il rassemble les données connues d'écologie pour ce genre.



1. Introduction

Le succès écologique des fourmis (Insecta, Hymenoptera, Formicidae) (*sensu* Wilson 1987a) est dû, entre autres choses, à leur habilité à exploiter les ressources dans chaque habitat. Les insectes sociaux forment un nid pour atténuer les conditions défavorables du milieu, pour trouver une protection contre les prédateurs et les parasites et pour maintenir un microclimat favorable pour leurs propres besoins et ceux de leurs immatures qui requièrent des conditions particulières de température et d'humidité pour leur développement. Ainsi le choix du site de nidification est déterminant et, parce que la plupart des colonies d'insectes sont relativement sédentaires, il est étroitement lié à leurs comportements de fourragement et d'alimentation (Wilson 1971 ; Bernstein & Gobbel 1979). Le nid est considéré comme un trait ancestral chez les fourmis et les autres hyménoptères sociaux, qui leur a permis de développer leur organisation sociale primitive vers l'eusocialité (Evans 1977 ; Bourke & Franks 1995 p. 94 ; Hansell 2005 p. 240-249 ; Wilson & Hölldobler 2005 ; Hölldobler & Wilson 2009 p. 30-31) et sa localisation a dessiné l'histoire évolutive de cet insecte social (Wilson 1959 ; Taylor 2007). Le nid est une structure permanente ou temporaire qui peut être naturelle ou fabriquée. La plupart des fourmis ne construisent pas de nids aussi élaborés que ceux des guêpes et abeilles sociales, mais tirent avantage d'une variété de structures creuses naturelles comme celles disponibles dans les fruits, les branchettes et les troncs d'arbres tombés ou les terriers abandonnés d'autres animaux (Forel 1874, 1896, 1920 ; Wheeler 1910 ; Hölldobler & Wilson 1990).

Le site de nidification de nombreuses espèces de fourmis n'est pas connu, soit qu'elles n'ont jamais fait l'objet d'études autres que taxinomiques, soit qu'elles ont un mode de vie cryptique et leur nid n'a jamais été trouvé malgré de nombreuses recherches. La découverte et la caractérisation du premier nid aide souvent à la récolte des suivants et démontre que le mode de vie de l'espèce n'est pas si cryptique comme pensé précédemment. La fréquence des espèces n'est cependant pas la même dans toutes les localités, c'est un facteur important qui peut favoriser ou freiner la caractérisation des sites de nidification. Parmi ce genre d'espèces on trouve *Discothyrea oculata* Emery (Proceratiinae, Proceratiini) du Cameroun (Dejean et al. 1999) dont les colonies matures vivent dans les oothèques d'araignées Araneomorphae ; *Blepharidatta conops* Kempf (Myrmicinae, Blepharidattini) du Cerrado brésilien qui entoure l'entrée de ses nids souterrains des restes de leurs proies arthropodes (Diniz et al. 1998), tout comme *Basiceros rugiferum* Mayr et *Basiceros petiolatum* Mayr (Myrmicinae, Basicerotini) qui peuvent nidifier dans des coquilles d'escargot (voir annexe 3) ; *Stenammina expolatum*



Smith et *Stenammina alas* Longino (Myrmicinae, Stenammini) du Costa Rica qui nichent au niveau des talus de terre et construisent une entrée surélevée en forme de champignon plat avec une ouverture au milieu, fermée avec un petit caillou (Longino 2005b) ; ou encore plusieurs fourmis activement recherchées par A. Forel et seulement trouvées grâce à la découverte du site de nidification d'autres fourmis sur un autre continent (Forel 1903). Les espèces du genre néotropical *Thaumatomyrmex* Mayr (Ponerinae, Thaumatomyrmecini) font aussi partie des fourmis au mode de vie cryptique et certaines espèces ont également été peu récoltées. Ce n'est que récemment que les collections myrmécologiques s'étoffent au fur et à mesure de l'augmentation des récoltes de fourmis à large échelle à l'aide d'extracteurs Winkler qui permettent d'optimiser l'échantillonnage de la faune de la litière (voir Jahyny et al. 2008). Les récoltes de nids de *Thaumatomyrmex* ne sont qu'occasionnelles et anecdotiques (Kempf 1975 ; Brandão et al. 1991 ; Delabie et al. 2000a). L'écologie et la biologie des espèces du genre sont très peu connues : il n'existe qu'une étude sur l'écologie et une autre sur le comportement alimentaire de plusieurs espèces du sud-est de l'état brésilien de Bahia (Brandão et al. 1991 ; Delabie et al. 2000a). Ces deux études ont dévoilé des aspects intéressants du mode de vie de ces fourmis, dont, la prédation spécialisée sur les Myriapoda Penicillata et l'apparente petite taille des nids sans gyne. Pour approfondir ces premiers résultats, une meilleure compréhension de l'écologie des espèces et la récolte d'un certain nombre de nids sont devenues nécessaires. L'étude de l'écologie d'une espèce est avec la systématique, la base pour toute étude biologique.

Nous présentons ici une étude détaillée des sites de nidification, de cinq espèces récoltées de manière ciblée dans les biomes Forêt Atlantique et Cerrado au Brésil et dans une forêt tropicale humide du Costa Rica, ainsi qu'une synthèse de l'écologie de certaines espèces du genre *Thaumatomyrmex* dont les données sont disponibles dans la littérature et dans diverses collections myrmécologiques.

2. Matériel et méthodes

Récolte des nids

Les localités de récolte des nids de cinq espèces de *Thaumatomyrmex* sont données dans le tableau 3-1. Ces localités sont présentées et décrites dans le chapitre 2.

Les espèces du genre *Thaumatomyrmex* possèdent des mandibules longues, effilées et arquées et une denture formée de trois longues dents aussi effilées et arquées qui ne paraissent pas adaptées à l'excavation. Le temps passé dans chaque aire explorée est le plus souvent



limité. Il a donc fallu focaliser la recherche des nids de *Thaumatomyrmex* au niveau de la litière parce que c'est moins coûteux en temps et en matériel que pour le sol et la canopée. Après une analyse du terrain à explorer, les nids ne sont pas cherchés au hasard mais dans les structures les plus susceptibles d'abriter des fourmis qui ne peuvent pas construire leur propre nid. Toutefois, dans tous les écosystèmes explorés, les troncs d'arbres tombés sur le sol et en décomposition ont toujours été examinés en regardant notamment sous leur écorce et quelques trous ont aussi été creusés dans la terre. Dans les aires de Mata Atlântica (Forêt Atlantique) et les cacaoyères (toutes les localités de l'état de Bahia et FozdoIguaçu-PR) les *Thaumatomyrmex* sont recherchées dans les coquilles d'escargot, dans les fragments de termitières (faites de bois digéré, plus ou moins lié par des particules de terre) de *Nasutitermes* spp. (Insecta, Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) sur le sol et jusqu'à 2 m de hauteur dans les arbres (où ces *Nasutitermes* spp. font leur nid), dans les monticules de termitière de terre de *Syntermes* spp. (Nasutitermitinae), dans les nids en terre de guêpes solitaires, dans les cocons de Lepidoptera (Insecta) collés à la base des troncs d'arbres, ainsi que dans les fruits à enveloppe ligneuse en décomposition de différents arbres dont le cacaoyer (*Theobroma cacao* L. - Plantae, Malvales, Malvaceae). Dans les aires de cerrado de Rio Claro-SP et d'Uberlândia-MG, les nids ont été principalement cherchés dans les monticules épigés en terre de termitière (faites de terre cimentée par les sécrétions salivaires des termites), très nombreuses dans ces localités, en retirant par petits fragments le monticule en entier ou alors seulement une dizaine de centimètres d'épaisseur de la couche externe. Dans la forêt tropicale humide de la station biologique La Selva au Costa Rica (LaSelva-CostaRica), les *Thaumatomyrmex* ont été notamment cherchées dans les endocarpes fermés des fruits du *Dipteryx panamensis* (voir annexe 5 pour plus détails) puisqu'aucune colonie de *Thaumatomyrmex* n'a été trouvée lors d'une étude sur les fourmis des branchettes effectuée dans cette localité (Byrne 1994). Pour la localité Bonito-MS, aucune récolte n'y a réellement été effectuée, mais une coquille d'escargot avec une colonie de *Thaumatomyrmex* a été trouvée sur le bord du chemin et a été opportunément récoltée.

Recueil des données dans la littérature et les collections muséologiques

Les données sur l'écologie et sur les nids de plusieurs espèces de *Thaumatomyrmex* ont pu être recueillies dans les articles de systématique, mais aussi dans les articles de diversité et d'inventaire de la myrmécofaune ainsi qu'auprès de différents collègues myrmécologues, ou à partir d'Internet.



3. Résultats

3.1. Caractéristiques écologiques de différentes espèces du genre *Thaumatomyrmex*

Toutes les espèces du genre *Thaumatomyrmex* vivent dans la région Néotropicale. Elles se rencontrent depuis le niveau de la mer sur le littoral brésilien, jusqu'à plus de 2 000 m d'altitude dans les montagnes de Colombie (voir chapitre 1). Le tableau 3-2 présente les données sur les types de végétation dans lesquels sont rencontrées plusieurs espèces de *Thaumatomyrmex*. Les milieux naturels dans lesquels vivent ces diverses espèces sont très variés : elles occupent ainsi des milieux humides tels que les forêts tropicales humides ou un peu moins humides comme les forêts saisonnières semi-décidues, mais aussi des milieux arides aux conditions pédoclimatiques sèches tels que la restinga (Forêt Atlantique du littoral sur sol sableux), la « mata de cipó » (zone de transition entre la Forêt Atlantique et la caatinga), le cerrado et la caatinga (les deux biomes secs du Brésil) brésiliens, le pastizal denso du Costa Rica ou la forêt décidue sèche de plaine de Cuba (tableau 3-2). Certaines espèces se rencontrent dans des zones inondables (tableau 3-2) comme *T. mutilatus* trouvée dans le pantanal brésilien (région de savanes inondables), mais surtout *T. paludis* récoltée au bord de fleuves ou dans des zones inondables pas trop loin d'un fleuve. Cette espèce a notamment été trouvée dans les forêts de varzea (zone de forêt inondée par la crue d'un fleuve) faisant partie des bassins hydrographiques de l'Orénoque (rio Orinoco) et de l'Amazonie (rio Amazonas) (Weber 1942 ; Kempf 1975 ; Vasconcelos 2008 ; voir chapitre 1) ; la région où a été récolté le spécimen au Venezuela dans l'état de Cojedes à 20 km à l'ouest de la ville de San Carlos (Kempf 1975) est aussi sans doute une zone inondable puisque c'est une savane de Banco-Bajío-Estero, bajío et estero étant des zones inondables (Tejos M.R.⁵⁷ com. pers. ; voir Tejos 2002) ; et pour un autre spécimen récolté sur un arbre du genre *Inga* Mill. (Plantae, Fabales, Fabaceae) à Manaus dans l'état de l'Amazonas au Brésil, même s'il n'y a pas plus d'indication sur la localité (Kempf 1975), on peut supposer qu'il a été récolté sur la rive d'un fleuve ou d'un lac puisque les arbres *Inga* sont très communs dans ces milieux. *Thaumatomyrmex* sp.1, une espèce majoritairement récoltée en forêt tropicale humide, semble avoir la capacité de coloniser des milieux plus arides (« mata de cipó », forêt saisonnière semi-décidue sur sol sableux (Itambé-BA), restinga) ou des milieux herbacés (pâturages, campo rupestre) (tableau 3-2). Quant à *T. mutilatus*, cette espèce peut vivre dans des milieux très contrastés, de la forêt tropicale humide à la caatinga (tableau 3-2). Elle

⁵⁷ Universidad Ezequiel Zamora, Guanare, Portuguesa, Venezuela.



possède la plus vaste aire de répartition géographique du genre et l'étude de cytogénétique (voir annexe 1) a montré un polymorphisme chromosomique entre les populations éloignées, suggérant que cette espèce représente un complexe d'espèces jumelles, proches morphologiquement mais isolées reproductivement. Ce polymorphisme a peut-être un lien avec la capacité de cette espèce à coloniser et à s'adapter à des habitats très différents.

Plusieurs espèces de *Thaumatomyrmex* ont surtout colonisé avec succès des milieux anthropisés ou avec une forte pression anthropique. Certaines se rencontrent ainsi en forêts secondaires, dans diverses plantations (cacaoyer, *Eucalyptus*, café, etc.), dans des pâturages, ou encore dans des espaces verts près de constructions humaines mais non loin d'aires de végétation proche de celle native (tableau 3-2).

3.2. Comportement de nidification de sept espèces de *Thaumatomyrmex*

Dans cette étude sur les sites de nidification des *Thaumatomyrmex*, près de 200 nids et une cinquantaine d'anciens nids de cinq espèces : *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, *Thaumatomyrmex* sp.11, *T. contumax* et *T. mutilatus*, ont été récoltés dans différents écosystèmes et des données ont été recueillies dans la littérature ou auprès de collègues myrmécologues pour quatre espèces, *T. atrox*, *T. ferox*, *T. contumax* et *T. mutilatus* (voir annexe 6). Dans chaque localité explorée le nid de toutes les espèces de *Thaumatomyrmex* qui y sont présentes a été trouvé. Il n'y a qu'à LaSelva-CostaRica qu'aucun nid de *T. atrox* n'a été détecté alors qu'un spécimen y a été récolté à l'aide d'un extracteur Berlèse (ALAS).

Tableau 3-1. Nombre de nids et d'anciens nids (chiffres entre parenthèses) de cinq espèces de *Thaumatomyrmex* récoltées dans différentes localités dans le cadre de cette thèse.

Pays	Etat ou Province	Localité / Espèce	<i>Thaumatomyrmex</i>				
			sp.1	sp.2	<i>contumax</i>	<i>mutilatus</i>	sp.11
Brésil	Bahia	Almadina-BA	2(0)				
		Barrolândia-BA	4(0)				
		Buerarema-BA	3(1)		4(2)		
		Ilhéus-BA	100(14)		68(7)		
		Itacaré-BA		2			
		Itambé-BA	18(8)			5(2)	
		Itapetinga-BA	1(0)		7(0)		
		Itororó-BA	2(2)		3(3)		
		Maráú (BA, Brésil)		1			
	Ubaitaba-BA		1				
Minas Gerais	Uberlândia-MG				4(1)		
São Paulo	Rio Claro-SP				7(1)		
Mato Grosso do Sul	Bonito-MS				1(0)		
Paraná	FozdoIguaçu-PR				0(10 ^{aine})		
Costa Rica	Heredia	LaSelva-CostaRica					3(0)
Total			130(25)	4(0)	82(12)	17(4+10 ^{aine})	3(0)



Tableau 3-2. Espèces du genre *Thaumatomyrmex* et types de végétation dans lesquels elles ont été récoltées.

Groupe	Espèce	Types de végétation	Sources
<i>mutilatus</i>	<i>Thaumatomyrmex contumax</i>	forêt tropicale humide (Forêt Atlantique) (Brésil, BA) - forêt saisonnière semi-décidue (Forêt Atlantique) (Brésil, MG) - cacaoyère cabruca et "derruba total" (ombrage des arbres <i>Erythrina fusca</i> Lour.) en remplacement de la forêt tropicale humide (Forêt Atlantique) (Brésil, BA) - restinga (Brésil, BA) - caatinga (Brésil, PE) - espace vert entre une aire de stationnement et une bamboueraie plantée près d'une cacaoyère (Brésil, BA)	CPDC ; Kempf 1975 ; Brandão et al. 1991 ; Delabie et al. 2000a, 2007a
	<i>Thaumatomyrmex mutilatus</i>	Cambarazal (forêt inondable de cambará (<i>Vochysia divergen</i> Pohl (Vochysiaceae)) dans le pantanal (Brésil, MS) - cacaoyère cabruca en remplacement de la forêt de galerie (Forêt Atlantique) (Brésil, BA) - cerrado (Brésil, MG, SP) - forêt ciliaire du cerrado (Brésil, MS) - plantation d' <i>Eucalyptus</i> L'Hér. (Brésil, MG, RJ) - forêt saisonnière semi-décidue (Forêt Atlantique) (Brésil, BA, MG, PR ; Argentine) - caatinga arborée (Brésil, BA, CE) - forêt tropicale humide (Forêt Atlantique) (Brésil, RJ, SC) - restinga (Brésil, BA) - forêt xérophile (Brésil, SP) - espace vert en face d'un pensionnat près d'une forêt xérophile (Brésil, SP) - espace vert dans le campus d'une université près d'une zone de transition entre la Mata Atlântica et le Cerrado (Brésil, SP) - chaco sec (Paraguay) - chaco humide (savane-palmeraie, forêt xérophile naturellement fragmentée, zones herbacées, forêt galerie hygrophile) (Argentine, Formosa)	CPDC ; Kempf 1975 ; Brandão et al. 1991 ; Delabie et al. 2000a, 2007c ; Marinho et al. 2002 ; Veiga-Ferreira et al. 2005 ; Quinet & Tavares 2005 ; Martins et al. 2006 ; Battirola 2007 ; Rosumek et al. 2008 ; Theunis 2008
<i>cochlearis</i>	<i>Thaumatomyrmex cochlearis</i>	forêt sèche décidue de plaine (Cuba, Soledad)	Baroni Urbani & De Andrade 2003
	<i>Thaumatomyrmex mandibularis</i>	/ (Cuba)	/
	<i>Thaumatomyrmex bariay</i>	forêt semi-décidue (Cuba, Holguin)	Fontenla 1995
	<i>Thaumatomyrmex nageli</i>	/ (Cuba)	/
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.12	forêt tropicale humide (République Dominicaine, La Altagracia)	MCZ
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.13	forêt tropicale humide (République Dominicaine, La Altagracia)	UCDC
	<i>Thaumatomyrmex cochlearis</i> ?	forêt tropicale humide (Cuba, Sierra Maestra et Nipe-Sagua-Baracoa)	Portuondo & Fernández 2004
<i>ferox</i>	<i>Thaumatomyrmex atrox</i>	forêt tropicale humide (Panama, BCI ; Costa Rica, Heredia) ; bambou dans forêt en régénération (Trinidad) ; pastizal dense (Costa Rica) ; forêt humide de plaine (arbres à feuilles persistantes, aire non inondée, dominance des arbres <i>Chlorocardium</i> Rohwer) (Guyana) ; Plantation de palma, plátano, mango e guanábana (Colombie, Atlántico)	CPDC ; INBio ; Weber 1942 ; Lapolla et al. 2007 ; Haydar et al. 2008
	<i>Thaumatomyrmex ferox</i>	forêt (sans précision)	Mann 1922
	<i>Thaumatomyrmex paludis</i>	forêt de várzea (Forêt Amazonienne) (Brésil, PA)	Weber 1942 ; Vasconcelos 2008



Groupe	Espèce	Types de végétation	Sources
<i>ferox</i>	<i>Thaumatomyrmex soesilae</i>	/	/
	<i>Thaumatomyrmex zeteki</i>	forêt tropicale humide (Panama, BCI)	Smith 1944
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	forêt tropicale humide (Forêt Atlantique) (Brésil, BA) - cacaoyère cabruca et "derruba total" (ombrage des arbres <i>Erythrina fusca</i> Lour.) en remplacement de la forêt tropicale humide (Forêt Atlantique) (Brésil, BA) - "Mata de cipo" (Brésil, BA) - forêt saisonnière semi-décidue (Forêt Atlantique) (Brésil, BA) - campo rupestre (à 800 m d'altitude, entouré d'une forêt tropicale humide (Forêt Atlantique) - Brejos de Altitude (enclave de Forêt Atlantique dans la caatinga) - restinga (Brésil, BA) - forêt xérophile (Brésil, BA) - espace vert entre une aire de stationnement et une bambouseraie plantée près d'une cacaoyère (Brésil, BA) - pâturage en bordure de forêt (Brésil, BA)	CPDC ; Brandão et al. 1991 ; Delabie et al. 2000a, 2007a ; Soares et al. 2003 ; Conceição et al. 2006 ; Martins et al. 2006
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.2	forêt tropicale humide (Forêt Atlantique) (Brésil, BA)	CPDC
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.3	forêt semi-décidue (Forêt Amazonienne) (Brésil, PA) - forêt sèche (Venezuela, Aragua)	MIZA ; Vasconcelos et al. 2006
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.4	forêt de chênes, pins et acacias (Mexique, Guerrero)	MCZ
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.5	forêt tropicale humide (Forêt Atlantique) (Brésil, BA)	CPDC
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.6	forêt de nuage (Venezuela, Aragua)	MIZA
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.7	forêt de liane (Guyane française)	Groc et al. 2009
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.8	cacaoyère (Brésil, RO)	/
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.9	/ (Colombie)	/
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.10	/ (Pérou)	/
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.11	forêt tropicale humide (Costa Rica, Heredia)	CPDC
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.14	/ (Equateur)	/
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.15	/ (Belize)	/
	<i>Thaumatomyrmex ferox</i> ?	forêt tropicale humide (Mexique, Veracruz) ; plantation de café abandonnée dans un type de végétation de transition entre la forêt tropicale humide et la forêt mésophile de montagne (Mexique, Veracruz)	Garcia et al. 2007 ; Rojas-Fenandez 2009
<i>Thaumatomyrmex ferox</i> ?	rastrojo alto, rastrojo bajo et pastizal, potrero arbolado (Colombie, Antioquia) - forêt sèche tropicale (Colombie)	Serna & Vergara-Navarro 2008 ; García Cárdenas et al. 2008 ; Chacón de Ulloa et al. 2008	
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.	forêt de várzea (Forêt Amazonienne) (Brésil, PA)	Majer & Delabie 1994	



3.2.1. *Thaumatomyrmex* sp.1 (Brésil, Bahia - cacaoyère, forêt tropicale humide, forêt saisonnière semi-décidue)

Cent cinquante-cinq nids et anciens nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 ont été récoltés dans trois types de structures creuses différentes : les coquilles d'escargot, dans lesquelles ils ont été majoritairement trouvés (125 nids et 24 anciens nids), les nids en terre abandonnés de guêpe solitaire ou une cavité dans la terre (2 nids et 1 ancien nid) et les termitières de *Nasutitermes* spp. abandonnées et tombées sur le sol (3 nids) (voir annexe 6 - fig. 3-1 et 3-2). L'analyse de 129 coquilles dans lesquels les nids ou anciens nids ont été rencontrés, a montré que cette espèce utilise des coquilles de faible volume et petite aire d'ouverture et semble éviter les autres notamment celles de *Megalobulimus* spp. et elle n'occupe surtout que les coquilles vides de toute matière (voir annexe 3). Deux nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 ont bien été trouvés dans une coquille de *Megalobulimus* sp. mais l'un était dans un nid en terre abandonné de guêpe solitaire et l'autre dans une cavité dans la terre sèche présents à l'intérieur de la coquille dans laquelle il n'y avait pas beaucoup d'autre matière en plus. Les guêpes solitaires construisent le nid de leur progéniture dans un endroit protégé des intempéries et les coquilles d'escargot offre cette caractéristique (si son ouverture n'est pas dirigée vers le ciel). Un ancien nid, formellement identifié par la présence de trichome de *Penicillata* et un cocon vide de *Thaumatomyrmex* sp.1, a aussi été trouvé dans un petit nid en terre abandonné d'une guêpe solitaire collé à la base d'un arbre à Ilhéus-BA-CEPEC-*Penicillata*. Des femelles de *Thaumatomyrmex* sp.1 ont aussi été rencontrées dans trois fragments de termitières abandonnées de *Nasutitermes* spp. récoltés au niveau de la litière dans les cacaoyères de la CEPLAC d'Ilhéus (Santos et al. 2007b ; Santos et al. en prep.). Les nids avec le couvain n'ont cependant pas pu être repérés dans les termitières. Il y a donc une probabilité pour que ces femelles ne se trouvent dans la termitière que pour y fourrager. Les fragments de termitière faisaient entre 0,01 et 0,05 m³ et ils abritaient entre 5 et 8 espèces de fourmis (4 à 7 genres), dont *T. contumax* pour deux d'entre eux. *Thaumatomyrmex* sp.1 n'a été trouvée que dans les termitières abandonnées (sans les termites) tombées sur le sol et pas dans celles encore dans les arbres ou dans les termitières actives (toujours occupée par des termites) (Santos et al. 2007b ; Santos et al. en prep.). *Thaumatomyrmex* sp.1 n'a jamais partagé les coquilles ou les nids de guêpes solitaires en terre avec une autre espèce de fourmi ou un autre organisme. Les nids ont été trouvés dans les coquilles dans les aires de cacaoyère, de forêt tropicale humide ou semi-décidue. Celles trouvées dans les nids en terre de guêpe solitaire et dans les termitières ont été récoltés en cacaoyère mais pas en forêt.



Les nids des populations de *Thaumatomyrmex* sp.1 qui présentent un caryotype différent (Ilhéus-BA, Almadina-BA et Itambé-BA d'un côté et Buerarema-BA et Itororó-BA de l'autre (voir annexe 1)), ont toutes été récoltées dans les coquilles d'escargot dans leur grande majorité. La différence de caryotype ne semble donc pas avoir pour conséquence un changement dans le comportement de nidification.

3.2.2. *Thaumatomyrmex* sp.2 (Brésil, BA - cacaoyère, forêt tropicale humide)

Quatre nids de *Thaumatomyrmex* sp.2 ont été récoltés dans la région d'Itacaré où cette espèce vit en sympatrie avec *T. contumax*, mais en parapatricie avec *Thaumatomyrmex* sp.1 (voir chapitre 1). Tous les nids ont été trouvés dans des coquilles d'escargot (ils n'ont été cherchés que dans ces structures) dont les caractéristiques sont similaires à celles utilisées par *Thaumatomyrmex* sp.1 : leur volume et leur aire d'ouverture sont faibles, elles rentrent dans les classes 1 et 2 (<1 ml - [1-5] ml), et leur intérieur ne contient pas de matières autres que les fourmis et les quelques matériaux dont elles se servent pour protéger leur nid (voir annexe 6). Aucun autre organisme n'a été trouvé dans la coquille avec la colonie de *Thaumatomyrmex*.



Figure 3-1. Une coquille d'*Ostostomus* sp. (OS) et une de *Solaropsis* sp. (P&S spp) dans le milieu où elles ont été trouvées sur la litière (Ilhéus-BA-Première). Ce sont des sites de nidification potentiels pour *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax*.

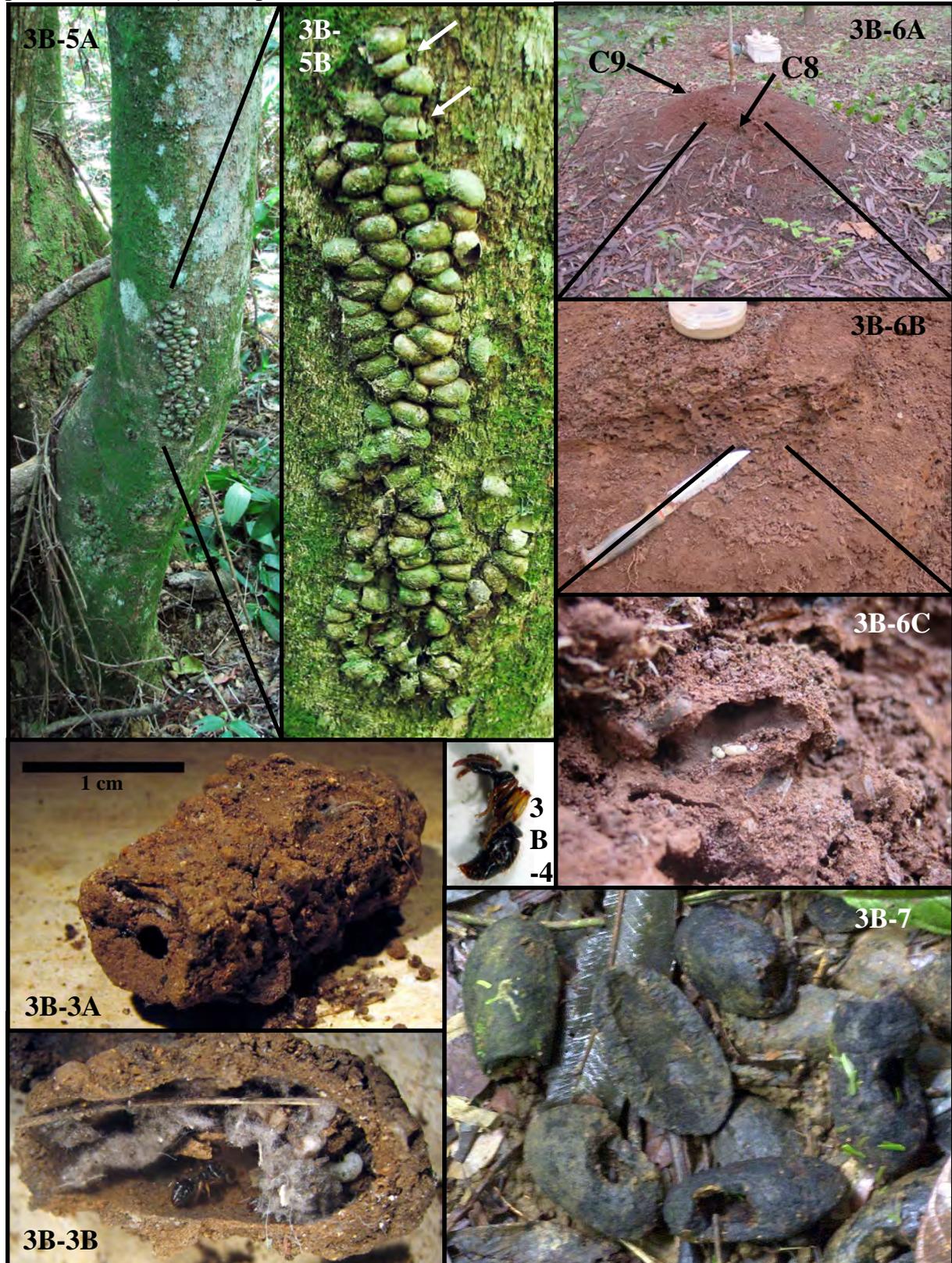


Figure 3-2. Un gros fragment d'une termitière abandonnée de *Nasutitermes* spp. dans le milieu où il a été trouvé sur la litière (Ilhéus-BA-Première). C'est un site de nidification potentiel pour *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax*.

Figure 3-3A. Nid en terre de guêpe solitaire occupé par une colonie de *Thaumatomyrmex contumax* (C34) (Ilhéus-BA-Penicillata) - 3-3B. Détails de l'intérieur du nid (trichomes de Penicillata et cocons vides agglomérés, tige végétale, une femelle de *T. contumax* visible au milieu du nid et une larve au fond - 3-4. Femelle de *T. contumax* (Ilhéus-BA) en posture de mime - 3-5A et 3-5B. Ensemble de cocons de Lepidoptera Limacodidae sur le tronc d'un arbre à FozdoIguaçu-PR dans lesquels des anciens de *Thaumatomyrmex* ont été trouvés (les flèches indiquent des cocons ouverts) - 3-6A. Termitière de terre sur le campus de l'UNESP



(RioClaro-SP) dans laquelle les nids C6 et C7 de *Thaumatomyrmex mutilatus* ont été récoltés. **3-6B**. La même termitière après en avoir retiré une partie du monticule de terre, la pointe du couteau indique la chambre à couvain de *T. mutilatus* C6 - **3-6C**. Gros plan sur la chambre à couvain de *T. mutilatus* C6 - **3-7**. Neuf endocarpes complets de *Dipteryx panamensis* (avec des marques de prédation de plusieurs mammifères granivores), sites de nidification potentiels pour *Thaumatomyrmex* sp.11 (CostaRica-LaSelva).



3.2.3. *Thaumatomyrmex contumax* (Brésil, BA - cacaoyère, forêt tropicale humide, forêt saisonnière semi-décidue)

Thaumatomyrmex contumax est la deuxième espèce la plus récoltée après *Thaumatomyrmex* sp.1. Quatre-vingt-seize nids et anciens nids ont été trouvés, les données ont été recueillies dans la littérature pour cinq d'entre eux (voir annexe 6). *T. contumax* utilise les mêmes types de structures creuses que *Thaumatomyrmex* sp.1. Ses nids ont été rencontrés dans la grande majorité dans les coquilles d'escargot (38 nids et 12 anciens nids). Les fragments de termitières abandonnées de *Nasutitermes* spp. récoltés au niveau de la litière constituent le deuxième type de structures creuses dans lequel ont été trouvés le plus de nids de cette espèce (7 nids et 1 anciens nid), puis viennent les nids en terre de guêpe solitaire sur la litière (3 nids) et une cavité à la base d'une feuille de bromélie (Plantae, Poales, Bromeliceae) sur la litière (1 nid) (voir annexe 6 - fig. 3-1, 3-2, 3-3A et 3-3B). Trente-quatre nids ont aussi été récoltés dans des tiges de bambou de 8 à 15 cm de longueur et de 0,5 à 2 cm de diamètre (fermées à un bout) ajoutées au milieu et posées sur le sol à la base de plusieurs arbres dans une aire sans coquille d'escargot ni termitière (voir annexe 6). Une femelle a aussi été récoltée dans une branchette sèche d'*Erythrina* dans une cacaoyère de la CEPLAC d'Ilhéus (Ilhéus-BA) (CPDC). Les branchettes sont donc un site de nidification potentiel pour *T. contumax*. Cette espèce n'a jamais partagé les coquilles ou les nids en terre de guêpe solitaire avec une autre espèce de fourmi ou un autre organisme. Les nids ont été trouvés dans les coquilles dans les aires de cacaoyère, de forêt tropicale humide et de forêt saisonnière semi-décidue. Celles trouvées dans les nids en terre de guêpe solitaire et dans les termitières ont uniquement été récoltés dans les aires de cacaoyère.

Les nids en terre de guêpe solitaire font environ 2,5 cm de longueur pour 1,5 cm de largeur maximale et il y a une petite ouverture de moins de 0,5 cm de diamètre à l'apex (fig. 3-3A et 3B). Ils ont toujours été trouvés dans un endroit protégé des intempéries. Ils ne contenaient rien d'autre à l'intérieur que les matériaux rapportés au nid par les fourmis pour constituer sa défense.

Quant aux fragments de termitières, pour les trois dans lesquelles *T. contumax* a été trouvée lors de l'étude de Santos et al. (2007b, en prep.), seules les femelles ont été prélevées, alors que les immatures, s'il y en avait, n'ont pas été recherchés. Ces fragments de termitières faisaient entre 0,01 et 0,03 m³ et ils abritaient entre 5 et 8 espèces de fourmis (4 à 7 genres), dont *Thaumatomyrmex* sp.1 pour deux d'entre eux. Pour les quatre autres fragments de termitières dans lesquels des nids de *T. contumax* ont été trouvés, l'un d'eux en abritait deux



nids. Les autres espèces de fourmis éventuellement présentes dans le fragment n'ont pas été prélevées. *T. contumax* n'a été trouvée que dans les termitières abandonnées tombées sur le sol et pas dans celles encore sur l'arbre ou dans les termitières actives. Les chambres avec la colonie étaient à quelques centimètres de profondeur (plus près de la surface que du centre du fragment). Trois nids de *T. contumax* avaient été trouvés dans des termitières abandonnées sur la litière avant l'étude de Santos et al. (2007b, en prep.) qui porte sur l'étude de la myrmécofaune associée aux termitières de *Nasutitermes* spp. dans les cacaoyères de la CEPLAC d'Ilhéus (Ilhéus-BA) ce qui a donc confirmé le fait que *T. contumax* utilise régulièrement les termitières pour nidifier.

Lors de l'ouverture de la coquille où se trouve le nid, ou lors de toute perturbation assez forte, les femelles adoptent une posture stéréotypée : elles replient leurs pattes contre le mésosoma (entraînant la chute de la femelle sur le sol puisqu'elle n'a plus d'appui), elles replient aussi les antennes et leurs mandibules restent fermées, elles restent dans cette position pendant plusieurs secondes (fig. 3-4).

3.2.4. *Thaumatomyrmex mutilatus* (Brésil, BA, MG, SP, PR)

Les données de récolte pour *Thaumatomyrmex mutilatus* proviennent de huit localités différentes et éloignées les unes des autres. Les localités ont un type de végétation particulier.

Cerrado

RioClaro-SP

Sept nids et un ancien nid de *T. mutilatus* ont été récoltés dans des monticules de termitière épigés (tableau 3-1 - voir annexe 6). Ces monticules n'étaient jamais en bon état et leur surface présentait des traces de dégradation et d'érosion. Les termites n'ont pas été rencontrés dans le monticule, mais toujours à sa base. Les chambres dans lesquelles ont été trouvés les nids n'étaient jamais très loin de la surface et elles n'avaient pas de trace d'occupation récente par les termites. D'autres fourmis ont aussi été rencontrées nidifiant dans le monticule. Deux autres femelles de *T. mutilatus* ont été trouvées en train de fourrager à l'intérieur de deux monticules de termitière dans l'aire de récolte en contrebas du CEIS.

Uberlândia-MG

Trois nids et un ancien nid de *T. mutilatus* ont été récoltés dans des monticules épigés de termitière, et un autre nid a été trouvé dans une cavité dans de la terre assez friable au niveau d'un talus, sans qu'un lien avec une termitière ait pu être établi (tableau 3-1 - voir annexe 6). Les parties des monticules où ont été trouvés les nids n'avaient pas de trace récente d'activité de termites et aucune colonie d'une autre fourmi n'a été récoltée à leur proximité. Toutes les



chambres occupées par les fourmis n'ont pas de touffes ou de tapis de trichomes de *Penicillata*.

La récolte des nids de *Thaumatomyrmex* dans les monticules en terre de termitière est certainement la plus difficile par le fait que lors du taillage (effectué directement sur le terrain), même petit fragment par petit fragment, le nid peut être détruit ou ne pas être vu à cause du faible nombre d'individus constituant la colonie. Les femelles peuvent aussi déménager le nid et fuir plus à l'intérieur de la termitière, voire se séparer, lorsqu'elles ressentent les vibrations occasionnées par le taillage.

Forêt saisonnière semi-décidue (Forêt Atlantique)

Itambé-BA

Cinq nids et deux anciens nids de *T. mutilatus* ont été trouvés dans cette localité (tableau 3-1 - voir annexe 6). Quatre nids et les deux anciens nids ont été récoltés dans des coquilles d'escargot. Dans cette localité *T. mutilatus* vit en sympatrie avec *Thaumatomyrmex* sp.1 et tout comme celle-ci, elle utilise des coquilles du morphotype NC&OO (*Neobeliscus calcareus* - *Obeiscus obeliscus*) de classes 1 et 2 de volumes et d'aires d'ouverture (3 nids) notamment dans l'aire Itambé-BA-OO où ce morphotype est dominant, mais elle a aussi été rencontrée dans les coquilles du morphotype MG (*Megalobulimus* sp.) de classes 5 de volumes et 7 d'aire d'ouverture (1 nid et 2 anciens nids) qui est le plus fréquent dans l'aire Itambé-BA-MG (voir annexe 3). Aucun nid de *Thaumatomyrmex* sp.1 n'a été trouvé dans une coquille de MG dans ces deux aires. Le dernier nid a été trouvé dans un fragment de termitière abandonnée de *Nasutitermes* spp. récolté au niveau de la litière. Aucune autre espèce de fourmi n'a été rencontrée dans ce fragment. Les chambres avec la colonie étaient à quelques centimètres de profondeur (plus près de la surface que du centre du fragment).

Viçosa (Brésil, MG)

Une colonie de *T. mutilatus* a été trouvée dans une chambre à l'extrémité d'un tronc d'arbre en décomposition couché sur le sol (partie dure du tronc) près du chemin principal dans une aire ouverte d'une forêt saisonnière semi-décidue de montagne (C.S.F. Mariano & I.C.Nascimento⁵⁸ com. pers. - voir annexe 6).

FozdoIguaçu-PR

Aucune colonie de *Thaumatomyrmex* n'a été récoltée dans cette localité dans laquelle aucune coquille d'escargot n'a été observée. Par contre une dizaine d'anciens nids d'une *Thaumatomyrmex* ont été trouvés dans les cocons rigides abandonnés de Lepidoptera

⁵⁸ Laboratório de Mirmecologia, CEPEC/CEPLAC, Ilhéus, BA, Brésil.



Limacodidae, probablement du genre *Acharia* Hübner (Insecta) (O.V. Becker⁵⁹ pers. com.) (fig. 3-5A et 3-5B) (tableau 3-1 - voir annexe 6). Les chenilles de ce papillon sont grégaires et s'empilent les unes à côté des autres à la base du tronc d'arbre où elles se sont alimentées. Les cocons sont ovales, ils font 2-3 cm de longueur pour 0,5-1 cm de diamètre et ils se confondent assez bien avec la couleur de l'arbre sur lequel ils sont attachés. Après la métamorphose, le papillon émerge en poussant le « couvercle » du cocon (voir les flèches blanches sur la figure 3-5B). C'est par ce trou laissé que les *Thaumatomyrmex* rentrent à l'intérieur du cocon. Mais certains cocons avaient encore leur « couvercle » mais celui-ci était percé, sans doute à cause d'un prédateur ou d'un parasite de la nymphe du papillon. Une dizaine de ces cocons, sur trois arbres, ont été trouvés remplis, souvent aux $\frac{3}{4}$, de trichomes de *Penicillata* ainsi que de quelques cocons vides ressemblant à ceux de *T. mutilatus*⁶⁰. Cette espèce a été récoltée, à l'aide des extracteurs Winkler, dans la partie argentine du parc national de l'Iguaçu (CPDC). La forêt de l'aéroport dans laquelle ont été trouvés les cocons se situe tout près du parc et à seulement 15 km du point de collecte de *T. mutilatus*. Nous considérons que ces anciens nids appartiennent à cette espèce, la seule connue dans la région.

Forêt xérophile (Brésil, SP, Agudos)

Deux nids de *T. mutilatus* ont été trouvés dans des cavités dans ou sous une structure ligneuse et proches de termites (Insecta, Isoptera) (Kempf 1975 - voir annexe 6).

Forêt de galerie (Bonito-MS)

Un nid de *T. mutilatus* a été opportunément trouvé dans une coquille de *Pomacea canaliculata* Lamarck (Caenogastropoda, Ampullariidae) (tableau 3-1 - voir annexe 6), qui est un mollusque aquatique, au bord d'un chemin. Cet escargot est notamment chassé par certains oiseaux comme le milan des marais *Rostrhamus sociabilis* Vieillot (Aves, Falconiformes, Accipitridae) qui fréquente les marais d'eau douce d'Amérique tropicale et subtropicale de la Floride, Cuba et sud Mexique jusqu'à l'Argentine et le Pérou, et qui se nourrit quasiment exclusivement d'escargots aquatiques du genre *Pomacea* Perry (Murphy 1955 ; Beissinger 1990). Il extrait le gastéropode de sa coquille sans l'endommager et rejette cette dernière intacte sur une pile d'autres coquilles à partir de son perchoir alimentaire situé au-dessus du sol ou de l'eau (Murphy 1955 ; Collett 1977). Il rend ainsi disponible une ressource aquatique pour un écosystème terrestre. Beaucoup de coquilles jonchaient le sol de cette forêt de galerie et d'autres nids de *T. mutilatus* auraient certainement été trouvés à l'intérieur.

⁵⁹ RPPN Serra Bonita, Camacã, Bahia, Brésil.

⁶⁰ Le matériel a été volé et la quantité exacte de cocons vides de *Thaumatomyrmex* dans chaque cocon de Lepidoptera qui contenait des trichomes, n'a pas pu être vérifiée, ni la taille exacte des cocons de Lepidoptera.



3.2.5. *Thaumatomyrmex* sp.11 (LaSelva-CostaRica - forêt tropicale humide)

La récolte de nids de *Thaumatomyrmex* dans un écosystème aussi complexe qu'une forêt tropicale humide est un véritable défi, surtout quand des chasseurs de fourmis émérites se sont attelés à la tâche sans succès. Trois nids de *Thaumatomyrmex* sp.11 ont été récoltés à LaSelva-CostaRica (tableau 3-1 - voir annexe 6), mais cette mission a été un demi-succès puisqu'aucun nid de *T. atrox*, qui vit en sympatrie avec *Thaumatomyrmex* sp.11, n'a été trouvé. Il est vrai toutefois qu'un seul spécimen de cette espèce y avait été récolté contre une quarantaine pour *Thaumatomyrmex* sp.11 (INBio et ALAS).

Les trois nids ont été récoltés dans les endocarpes ligneux de fruit de *Dipteryx panamensis* (plus exactement dans la cavité, protégée par l'endocarpe, laissée après extraction par un prédateur de la graine qui la remplissait), dont les deux parties étaient encore jointes, et qui étaient en décomposition sur la litière sous le même arbre (voir les détails sur la récolte de ces endocarpes dans l'annexe 5 et voir annexe 6). Deux de ces endocarpes avaient une seule ouverture sur le côté, faite par un agouti, comme c'est le cas pour plus de 80% des endocarpes récoltés sous cet arbre ; le troisième avait une seule ouverture à l'un de ses bouts, faite par un écureuil ou un grand ara vert, comme c'est le cas pour 3,1% des endocarpes (voir annexe 5). Deux cent quarante nids de 18 espèces de fourmis de 12 genres et quatre sous-familles ont été trouvés dans les 719 endocarpes récoltés sous l'arbre. Le taux d'occupation des endocarpes par des fourmis est de 32,4%. Dans sept endocarpes (<1%), des nids d'espèces différentes ont été trouvés, dont deux impliquant *Thaumatomyrmex* sp.11 : le premier nid partageait la cavité avec une colonie de *Pheidole rugiceps* Wilson (une gyne désailée, quelques ouvrières et du couvain), le second avec une de *Wasmannia auropunctata* Roger (des ouvrières, des nymphes, prénymphe et des grosses larves). Une barrière de terre séparait à chaque fois le nid des deux espèces.

Aucun nid de *Thaumatomyrmex* n'avait été trouvé lors d'une étude sur les fourmis récolté dans les branchettes sur la litière (Byrne 1994).

Lors de l'ouverture de l'endocarpe ou lors de toute perturbation assez forte, les femelles se « mettent en boule » pendant plusieurs secondes, le gastre est recourbé sous le mésosoma et la tête est rentrée (abaissée) avec les antennes plus ou moins écartées.

3.2.6. *Thaumatomyrmex atrox* (Panama, île de Barro Colorado - forêt tropicale humide)

Une colonie de *Thaumatomyrmex atrox* a été trouvée dans une tige de bambou placée sur la litière avec d'autres et qui a été récoltée après 52 jours dans le cadre d'une étude des



fourmis utilisatrices de branchettes sur la litière (J. Shik⁶¹ com. pers. 2006 - voir annexe 6). Une autre colonie d'une *Thaumatomyrmex* a été récoltée dans la même localité, mais il n'y a aucun détail sur la structure du nid (Kaspari & Vargo 1995 - voir annexe 6).

3.2.7. *Thaumatomyrmex ferox* (Honduras, forêt)

Une colonie a été trouvée dans une cavité dans une branche en décomposition dans une forêt au Honduras (Mann 1922 - voir annexe 6).

4. Discussion

4.1. Caractéristiques écologiques de plusieurs espèces du genre *Thaumatomyrmex*

Toute espèce de fourmi donnée choisit son habitat en fonction de plusieurs variables telles que la disponibilité en nourriture, la présence de sites de nidification adéquats (notamment en termes d'espace et de données microclimatiques favorables) et la possibilité de défendre ces ressources, ainsi que de se défendre, contre les compétiteurs, les prédateurs et les parasites. Le facteur limitant l'installation des *Thaumatomyrmex* est sans doute la présence de Penicillata, leur proie typique, les sites potentiels de nidification ne faisant généralement pas défaut.

Les espèces du genre *Thaumatomyrmex* ont une grande capacité d'adaptation, occupant aussi bien des milieux relativement humides que des milieux arides, de basse ou haute altitude, naturels ou anthropisés et certaines espèces peuvent même vivre dans des milieux très contrastés. Les espèces du groupe *mutilatus* semblent les mieux adaptées aux régions arides, ce sont les seules trouvées dans le cerrado et la caatinga. Leur cuticule est finement striée et moins brillante que celles des espèces du groupe *ferox*, cette caractéristique morphologique peut être une adaptation à ce type d'environnement aride et avec une végétation plus ouverte. En dehors du biome Pampa, dans la partie sud de la Région Néotropicale, il semble que les espèces du genre *Thaumatomyrmex* ont réussi à coloniser tous les différents écosystèmes néotropicaux. Certaines ont été récoltées dans des zones anthropisées où on ne les attendait peut-être pas. Il est souvent considéré que les perturbations affectent négativement les espèces spécialistes alors que les espèces généralistes en profiteraient (voir Vásquez & Simberloff 2002) et seraient plus capables de coloniser des zones à forte pression anthropique et de s'y développer. Les *Thaumatomyrmex* possèdent un régime alimentaire et un mode de nidification spécialisés, on pourrait donc être amené à

⁶¹ Université d'Oklahoma, Norman, OK, Etats Unis d'Amérique.



penser que des espèces tellement spécialisées pourraient avoir des difficultés à s'adapter aux perturbations et ne devraient donc pas être récoltées dans des zones anthropisées. Pourtant plusieurs espèces ont été trouvées dans des espaces verts près de constructions humaines. Ainsi, dans l'aire Ilhéus-BA-Penicillata, une aire riche en Penicillata mais dépourvue de coquilles d'escargot ou de fragments de termitière, *T. contumax* s'est parfaitement adaptée à l'utilisation des tiges de bambou mises à sa disposition. Le fait que cette espèce puisse nidifier dans les branchettes (une femelle a été récoltée dans une branchette sèche d'*Erythria* (CPDC)) a sans doute facilité ce comportement de nidification. De plus les tiges de bambou fermées à un bout partagent avec les coquilles l'une des caractéristiques principales : ce sont des structures creuses en cul-de-sac. Les *Thaumatomyrmex* devraient pouvoir s'adapter dans les zones anthropisées à tous les sites de nidification, même artificiels, dont les caractéristiques se rapprochent de celles de leurs sites de nidification en milieu naturel. Les *Thaumatomyrmex* sont des spécialistes, mais leur proie typique, les Diplopoda Penicillata, est plutôt généraliste et n'a besoin que de la présence de matière organique en décomposition (de la litière de feuille par exemple) et d'assez d'humidité dans le milieu pour bien se développer. La colonisation d'une zone par les *Thaumatomyrmex* dépend pour l'essentiel de la présence de leur proie et de sites de nidification adéquats. Tant que les diverses espèces de Penicillata répondent favorablement aux perturbations et qu'il y aura des structures creuses dans le milieu pour nidifier, les *Thaumatomyrmex* seront présentes pour peu qu'il leur aura été permis d'atteindre la zone à envahir. La réponse aux perturbations est un phénomène complexe et il n'y a surtout peut-être pas de lien entre la spécialisation et la réponse aux perturbations (voir Vásquez & Simberloff 2002). Pour les *Thaumatomyrmex*, la spécialisation alimentaire semble plus avoir des conséquences sur le nombre d'espèces qui peuvent vivre en sympatrie et donc sur le nombre d'espèces qui forment le genre dont la distribution géographique se restreint à la Région Néotropicale (voir chapitre 1).

4.2. Comportement des femelles de *Thaumatomyrmex* lors de l'ouverture du nid ou lors d'une autre perturbation extérieur

Nos observations sur le terrain et au laboratoire, ont montré que l'ouverture du nid peut provoquer des comportements différents suivant les espèces et les individus. Généralement, la majorité des femelles restent statiques, ou bien alors tentent de s'enfuir en emportant parfois un immature, alors que d'autres vont adopter une posture particulière lorsque le substrat sur lequel elles sont, subit une forte perturbation. Les femelles de *T. contumax* replient ainsi leurs pattes contre le mésosoma (entraînant la chute de la femelle sur le sol puisqu'elle n'a plus



d'appui), elles replient aussi les antennes contre leur tête et leurs mandibules restent fermées (fig. 3-4), ce comportement a été observé par Brandão et al. (1991) qui l'ont nommé « feinte de la mort ». Les femelles de *Thaumatomyrmex* sp.11 se « mettent en boule » : le gastre est recourbé sous le mésosoma et la tête est rentrée (abaissée) avec les antennes plus ou moins écartées. Les femelles des autres espèces récoltées s'immobilisent lors d'une perturbation, mais n'adoptent pas de posture particulière, notamment *Thaumatomyrmex* sp.1 qui vit en sympatrie avec *T. contumax*. La posture de *T. contumax* est la même que celle adoptée par les ouvrières de *Cryptopone gilva* Roger (Ponerinae) (Wheeler & Gaige 1920) et les jeunes ouvrières de *Solenopsis invicta* Buren (Myrmicinae) durant une agression intra-spécifique (voir Cassill et al. 2008). Chez les *Thaumatomyrmex*, une femelle morte n'a pas de posture particulière et chez les fourmis, un individu mort n'est pas détecté, par d'autres fourmis ou par un autre invertébré de taille similaire, à sa posture mais principalement par le signal chimique caractéristique qu'il émet (voir Choe et al. 2009). Contrairement aux ouvrières de *S. invicta*, les femelles de *T. contumax* n'ont pas été observées adoptant cette posture particulière lors d'une rencontre avec une autre fourmi, ni avec un autre invertébré. Cette posture est donc sans doute une réponse liée à la perturbation causée par un macro-prédateur potentiel qui chasse à vue. Dans cette posture, les femelles de *T. contumax* et de *Thaumatomyrmex* sp.11 ne ressemblent plus à une fourmi ou même à un insecte. *T. contumax* cachent notamment ses pattes et ses antennes et suppriment les signaux qui pourraient être utilisés par les prédateurs pour les détecter (voir Robinson 1973). C'est une stratégie de dissimulation (Robinson 1973). Elles cachent ainsi leur présence à un macro-prédateur et imitent sans doute un objet non comestible présent dans le milieu. Elles n'imitent pas un individu mort comme il est souvent suggéré pour ce genre de comportement. Les postures distinctes adoptées par *T. contumax* et *Thaumatomyrmex* sp.11 résultent sans doute de la différence dans la perception visuelle des proies et des objets non comestible par leurs prédateurs respectifs. Le fait de rester immobile empêche aussi le prédateur de les détecter visuellement par le mouvement et tactilement par les vibrations causées par le déplacement. Ce sont des postures de défense, basées sur la dissimulation et la tromperie, suite à la détection d'un danger, c'est un comportement observé chez de nombreuses fourmis et notamment chez d'autres genres de Ponerinae (e.g. : *Anochetus* Mayr : Brown 1976 ; *Cryptopone* Emery : Wheeler & Gaige 1920). Certains animaux ne cherchent toutefois pas vraiment à se dissimuler mais adoptent une posture qui change la forme de leur corps, le rendant par exemple plus imposant afin que son ingestion soit difficile pour le prédateur (voir Honma et al. 2006).



4.3. Les *Thaumatomyrmex* : des fourmis rares ?

Avant les travaux de Delabie et al. (2000a), les auteurs s'accordaient sur la rareté de ce genre (Kempf 1975 ; Longino 1988 ; Brandão et al. 1991). En effet jusque dans les années 1990, le nombre total de spécimens de *Thaumatomyrmex* dans les collections muséologiques ne dépassait pas la centaine (Brandão et al. 1991) et très peu de nids avaient été récoltés. Cependant, grâce à leur étude basée sur des données recueillies par l'échantillonnage de la faune de la litière à l'aide de extracteurs Winkler, Delabie et al. (2000a) ont statistiquement démontré la relative abondance de l'espèce *Thaumatomyrmex* sp.1 dans plusieurs écosystèmes du biome Forêt Atlantique au Brésil. La rareté apparente de cette espèce de *Thaumatomyrmex* serait due à un artefact d'échantillonnage, comme ce doit être le cas pour de nombreuses autres espèces considérées « rares » (voir Espadaler & Lopez-Soria 1991 ; Morini et al. 2004 ; Feitosa et al. 2008). A l'heure actuelle, certaines espèces de *Thaumatomyrmex* ne doivent donc plus être considérées comme des fourmis rares, notamment celles récoltées dans deux régions bien explorées quant à leur myrmécofaune : dans le sud de l'état de Bahia au Brésil, plus de 200 spécimens de *Thaumatomyrmex* sp.1 et plus de 50 de *T. contumax* ont ainsi été récoltés dans des échantillons de litière (CPDC) ; au Costa Rica ce sont près de 100 spécimens de *Thaumatomyrmex* sp.11 et une dizaine de *T. atrox* qui ont été trouvés dans différentes localités (ALAS, INBio, Antweb.org). La plupart de ces spécimens ont été pris lors de mission de récolte à large échelle à l'aide des extracteurs Winkler. Cette étude sur les sites de nidification de plusieurs espèces de *Thaumatomyrmex* qui a abouti à la récolte de près de 200 nids, montre bien que certaines espèces sont assez fréquentes mais que leur mode de vie est cryptique.

4.4. Comportement de nidification de plusieurs espèces du genre *Thaumatomyrmex*

La recherche ciblée des nids de *Thaumatomyrmex* a été une bonne stratégie puisqu'ils ont été trouvés dans tous les écosystèmes explorés. Les nids ont été recherchés exclusivement au niveau de la litière parce que la grande majorité des spécimens présents en collection proviennent d'échantillonnage de cette strate de l'habitat. Cependant quelques spécimens ont aussi été trouvés au niveau du sol ou dans les arbres dans lesquels les *Thaumatomyrmex* pourraient donc aussi nidifier.

4.4.1. Des nids dans le sol ?

Dans le cerrado brésilien, les nids de *T. mutilatus* ont été trouvés dans les solides monticules de termitière en terre dont l'intérieur est formé d'une multitude de cavités



interconnectées que les termites ont construites. Les femelles de *T. mutilatus* n'ont donc pas eu besoin d'excaver la terre mais juste de trouver un trou dans la couche externe du monticule pour pouvoir y pénétrer. Un nid a toutefois été trouvé dans une cavité dans la terre meuble sableuse au niveau d'un talus mais la cavité n'a peut-être pas été construite par les femelles de *Thaumatomyrmex*. La consistance de la terre à cet endroit a pu toutefois permettre aux femelles de creuser leur propre cavité malgré leurs mandibules peu adaptées à cet effet. Les femelles de *T. mutilatus* possèdent une tête assez arrondie (non trapézoïdale, ni carrée) et des mandibules assez courtes qui ne dépassent pas l'angle latéral des genae. Cette morphologie céphalique est sans doute mieux adaptée à la locomotion dans des cavités étroites souterraines qu'une tête trapézoïdale évasée vers l'avant avec de grandes mandibules comme pour *T. contumax*. Une femelle de *T. mutilatus* a été observée fourrageant sur une termitière, mais deux autres ont été vues à l'intérieur d'autres termitières et quelques *Penicillata* ainsi que de nombreuses pontes de ces Diplopoda ont été observés dans des cavités à la base des termitières qui constituent sans doute une zone de fourragement pour les *T. mutilatus*.

Dans les cacaoyères et les fragments de forêt tropicale humide du sud de Bahia, quelques individus de *Thaumatomyrmex* sp.1 ont été trouvés dans le sol à moins de 15 cm de profondeur (Delabie & Fowler 1995 ; Delabie et al. 2000a), mais aucun autre n'a été trouvé depuis, ni dans le sol ni dans les monticules de terre meuble et souvent humide de termitière de *Syntermes* (Nasutitermitinae) (Delabie 1995 ; Lacau S.⁶² pers. com. ; obs. pers.). Ces individus pouvaient être à la recherche de proies dans le sol sans pour autant y nidifier. Dans cette région de Bahia, *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, *T. mutilatus* et *T. contumax* n'utilisent quasiment que les coquilles d'escargot vides de toute matières pour nidifier, alors que de nombreuses coquilles remplies de terre sont présentes dans le milieu. C'est sans doute à cause de leurs mandibules inadaptées, mais peut-être aussi à cause de la concurrence des autres espèces de fourmis qui préfèrent les coquilles remplies de matières (voir annexe 3).

Malgré ces quelques données sur des *Thaumatomyrmex* trouvées dans le sol, ce milieu ne constitue sans doute qu'un site de nidification occasionnel notamment parce que les mandibules de ces fourmis ne sont pas adaptées à l'excavation. Les *Thaumatomyrmex* ne peuvent pas creuser de la terre compacte et dure, même si elles sont toutefois capables de manipuler de la terre meuble dans une certaine mesure. Ces fourmis dépendent donc de la

⁶² Laboratório de Biosistemática Animal, Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Itapetinga, BA, Brésil.



présence de cavités préconstruites dans la terre dont le principal désavantage est sans doute leur instabilité causée par les perturbations des organismes fouisseurs et de la pluie.

4.4.2. Des nids dans les arbres ?

Jusqu'à présent, tous les nids de *Thaumatomyrmex* ont été récoltés dans la litière forestière et aucun n'a été trouvé en milieu arboricole. Cependant, quelques femelles fourrageant y ont été trouvées. L'holotype de *T. paludis* a ainsi été capturé au Venezuela, dans un nid d'oiseau abandonné, situé dans un arbre d'une petite île périodiquement inondée (Weber 1942). Un autre spécimen de la même espèce a été récolté sur un tronc d'arbre à Manaus, Amazonas, Brésil (Kempf 1975). Par ailleurs, deux femelles de *T. mutilatus* ont été récoltées par choc chimique dans des cacaoyères de Bahia et de l'Esperito Santo au Brésil (CPDC ; Delabie et al. 2000a). Deux spécimens de *T. contumax* ont aussi été récoltés en milieu arboricole (Delabie et al. 2007a). Des anciens nids, sans doute de *T. mutilatus*, ont aussi été trouvés dans des cocons de Lepidoptera à la base de troncs d'arbres, à quelques dizaines de centimètres du sol. De plus, *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.11, *T. mutilatus* et *T. contumax* sont capables d'évoluer sur une paroi verticale en plexiglas, elles ont donc certainement la capacité de le faire sur des troncs et des branches d'arbres. Ces différentes données suggèrent donc que certaines espèces du genre pourraient en fait occuper une niche arboricole, au moins partiellement et on ne peut donc conclure à une stricte nidification des espèces de *Thaumatomyrmex* dans la litière. Ceci est conforté par le fait que les Penicillata qui sont leurs proies exclusives, se rencontrent aussi bien dans le sol, que dans la litière, sous l'écorce des arbres et dans les plantes épiphytes. Les *Thaumatomyrmex* peuvent en outre trouver des sites de nidification adéquats dans les arbres tels les termitières arboricoles abandonnées, les plantes épiphytes ou les nids d'oiseaux. Les termitières arboricoles abandonnées constituent des refuges pour de nombreux organismes comme dans une forêt de varzeá amazonienne près de Manaus (AM, Brésil) où certaines fourmis de la litière migrent du sol vers les termitières arboricoles (abandonnées) en période de crue (Martius 1994 ; Martius et al. 1994)⁶³. Dans des localités qui ne subissent pourtant pas de crue, les fourmis utilisent aussi les termitières arboricoles (abandonnées ou non), spécialement durant la saison humide, parce qu'elles leur offrent un refuge sec (Jaffe et al. 1995 - savanes et forêts secondaires au Venezuela). La colonie de *T. contumax* récoltée par Brandão et al. (1991) dans une cavité à la base d'une feuille de bromélie, occupait peut-être déjà cette plante

⁶³ Aucun nid de *Thaumatomyrmex* n'a été trouvé, cependant le détail des espèces de fourmis récoltées n'est pas toujours donné.



dans l'arbre avant que celle-ci ne tombe sur le sol. Le spécimen de *T. paludis* trouvé dans un nid d'oiseau abandonné au Venezuela y avait peut-être fait son propre nid. D'autres espèces de fourmis y ont été récoltées en même temps que la *Thaumatomyrmex* (Weber 1942) et des fourmis ont aussi été trouvées dans des nids d'oiseaux en Amazonie brésilienne dans une forêt de varzeá (Torres et al. 2002), habitat privilégié de *T. paludis*. Cette espèce a donc pu s'adapter à l'inondation temporaire de son habitat en adoptant un mode de vie arboricole.

4.4.3. Les nids dans les coquilles d'escargot

Deux espèces du genre *Thaumatomyrmex* avaient été trouvées près de coquilles d'escargot auparavant : une femelle de *Thaumatomyrmex cochlearis* Creighton à Cuba (Creighton 1928) et une autre de *Thaumatomyrmex* sp. au Brésil (état de Bahia) (Delabie et al. 2000a). Ces derniers auteurs avaient d'ailleurs suggéré que ces femelles pouvaient être à la recherche d'une cavité pour nidifier. Les *Thaumatomyrmex* ne sont pas les seules fourmis rencontrées dans les coquilles d'escargot (voir annexe 3), cependant, elles représentent le type même de fourmi conchicole, au moins dans les cacaoyères et les forêts du sud de l'état brésilien de Bahia, vu le nombre de nids trouvés dans ces structures creuses par rapport aux autres fourmis. Il est intéressant de noter que *Probolomyrmex longinodus* Terayama & Ogata (Proceratiinae, Probolomyrmecini), une autre espèce de fourmis spécialisée dans la prédation de Penicillata, utilise aussi les coquilles pour nidifier, mais cette fois celles-ci sont remplies de terre (Kikuchi & Tsuji 2005). A de rares exceptions, les coquilles utilisées par les *Thaumatomyrmex* sont toujours vides de toute matière.

4.4.4. Les nids dans les fragments de termitière en « carton » (bois digéré plus ou moins lié par des particules de terre)

Les nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* n'ont été trouvés que dans des fragments de termitière abandonnée tombés au sol. Ces deux espèces n'ont peut-être donc pas une nidification arboricole et la présence de termites est aussi sans doute un facteur limitant. Elles ne forment pas d'association particulière avec les termites. D'autres espèces de fourmis peuvent occuper le même fragment dont le volume est toujours largement suffisant pour leur permettre de former des nids séparés.

4.4.5. Les nids dans les monticules de termitière en terre

Les nids de *T. mutilatus* ne se rencontrent que dans les parties du monticule abandonnées par les termites, qu'elles peuvent partager avec d'autres espèces de fourmis. Les *Thaumatomyrmex* ne sont pas des prédateurs de termites (voir chapitre 4) et *T. mutilatus* utilisent les monticules de termitière pour nidifier mais aussi pour fourrager puisque les



Penicillata trouvent refuge dans ces structures (obs. pers.). Dans le cerrado, les monticules en terre de termitière abritent une grande diversité d'organismes dont de nombreuses espèces de fourmis, et une espèce de termites, *Cornitermes cumulans* Kollar (Nasutitermitinae), a notamment été qualifiée « d'espèce clés-de-voûte » dans ce biome, car ses constructions sont des éléments structurels importants utilisés par de nombreux arthropodes (Redford 1984). Les monticules de termitières résistent aux incendies fréquents dans ce milieu ainsi qu'aux fortes pluies et aux températures basses qui peuvent sévir, ils offrent de plus nombreuses petites cavités préconstruites. Ce type de structures représente sans doute l'un des principaux sites de nidification de *T. mutilatus* dans le cerrado.

Avant cette étude et celle de Santos et al. (2007b, en prep.) aucune *Thaumatomyrmex* n'avait été trouvée dans une termitière, qu'elle soit faite de bois digéré plus ou moins lié par des particules de terre ou de terre cimentée par les sécrétions salivaires ; au niveau du sol ou arboricole ; active ou abandonnée ; dans le cerrado, la Forêt Atlantique ou un autre biome brésilien ; au Brésil ou dans un autre pays de la Région Néotropicale (Martius et al. 1994 ; Delabie 1995 ; Jaffe et al. 1995 ; Issa & Jaffé 1996 ; Coronel & Laffont 1999 ; Cunha & Brandão 2000 ; Angeluci 2003 ; Diehl et al. 2005 ; Pinheiro 2008 ; Costa et al. 2009 ; Dutra & Galbiati 2009). Mais dans plusieurs études, aucune ou peu de précisions sur l'identité des fourmis trouvées dans les termitières ont été données (Domingos 1983 ; Mill 1984 ; Prestes 2009). *T. mutilatus* a toutefois été récoltée deux fois en association avec des termites (Kempf 1975), mais la description du nid n'est pas assez détaillée.

4.4.6. Les nids dans les fruits

Trois nids de *Thaumatomyrmex* sp.11 ont été récoltés dans des fruits de *Dipteryx panamensis* à LaSelva-CostaRica. Ils sont peut-être plus adéquats que les branchettes dans lesquelles aucun nid de *Thaumatomyrmex* n'a été trouvé dans cette localité (Byrne 1994). La cohabitation de deux espèces de fourmis dans le même fruit de *D. panamensis* est assez rare, hors c'était le cas pour deux nids de *Thaumatomyrmex*. Il y a sans doute plusieurs raisons à cela : leur défense permet de protéger leur nid contre ces fourmis (voir chapitre 4) ; elles ne rentrent pas en compétition avec les autres fourmis et elles ne sont pas agressives ou dominantes vis-à-vis d'elles, il peut donc y avoir une tolérance mutuelle ; ou bien elles n'ont peut-être tout simplement pas été capables d'empêcher l'autre espèce de s'installer dans le fruit et elles courent le risque de se faire déloger lorsque la taille de la colonie de l'autre espèce augmentera.



En Région Néotropicale, seules des études, dans l'agroécosystème cacaoyère, sur l'utilisation par les fourmis des fruits de cacaoyers encore sur l'arbre (Pereira et al. 2005) ou tombés sur la litière (Fowler 1993 ; Delabie et al. 2000b), ont été effectuées. Pourtant, par exemple, dans la station et réserve biologique La Selva au Costa Rica, en milieu naturel, les fruits tombés au sol servent de sites de nidification pour plusieurs espèces de fourmis (voir Kaspari 1996a ; McGlynn 2006). Une colonie de *Basiceros manni* Brown & Kempf y a ainsi été récoltée dans une cosse de *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze (Plantae, Fabales, Fabaceae) (Wilson & Hölldobler 1986). Plusieurs espèces d'arbres de forêt tropicale humide donnent ainsi des fruits susceptibles d'être de bons sites de nidification pour les fourmis au niveau de la litière, notamment le *D. panamensis* dans les fruits duquel avaient déjà été trouvées six colonies de *Gnamptogenys horni* Santschi (Ectatomminae) sur l'île de Barro Colorado au Panama, le pays voisin du Costa Rica (Pratt 1994). Au même titre que les autres structures ligneuses, les fruits, dont les parois ligneuses forment une enveloppe protectrice qui peut être très dure, sont des sites potentiels de nidification pour de nombreuses espèces de fourmis. *Thaumatomyrmex* sp.4 a été récoltée dans une forêt de chênes, de pins et d'acacias au Mexique et il ne serait pas étonnant que des nids de cette espèce soient récoltés dans les glands de chênes qui constituent le site de nidification privilégié de nombreuses espèces de fourmis des régions tempérées (e. g. : Covert 2005).

4.4.7. Des nids dans les nids en terre de guêpes solitaires

Les guêpes solitaires qui construisent ce type de nid, les placent dans des endroits protégés des intempéries. Ces nids représentent donc de bons sites de nidification potentiels après que l'adulte de guêpe a émergé ou que ses parasites sont sortis après avoir vidé le nid de son contenu. Une colonie de *Basiceros* sp. (Myrmicinae) a été trouvée dans l'un deux à Ilhéus-BA et une de *Platythyrea* sp. (Ponerinae) à LaSelva-CostaRica.

4.4.8. Les nids dans les cocons de Lepidoptera

La nidification dans les cocons de Lepidoptera est un comportement connu chez quelques autres espèces de fourmis : *Camponotus abdominalis* Fabricius dans les grands cocons d'*Oiketicus kirbyi* Guilding (Lepidoptera: Psychidae) (Crawley 1916 - Guyana), *Crematogaster brevispinosa* Mayr var. *tumulifera* Emery (Wheeler 1916 - Guyana) ou encore *Dolichoderus lamellosus* Mayr (MacKay 1993 - Nouveau Monde, sans précision), pour ces deux dernières espèces, le type des cocons utilisés n'est pas précisé.

Une dizaine d'anciens nids de *T. mutilatus* ont donc été trouvés dans des cocons de Limacodidae et il est étonnant de ne pas avoir rencontré un nid occupé. Les cocons ont été



récoltés en mars, une période assez chaude et pluvieuse. Il est possible que dans cette localité *T. mutilatus* nidifie dans des strates différentes suivant la saison. Les étés sont généralement humides et chauds alors que les hivers sont plus secs et froids, la température pouvant atteindre des valeurs négatives. Les cocons de Limacodidae abritant les anciens nids de *T. mutilatus* étaient remplis de trichomes, avec souvent juste un petit espace libre au milieu. Pourquoi y a-t-il autant de trichomes dans ces structures creuses ? Serviraient-ils de matériau isolant ?

4.4.9. Les nids dans les troncs, les branches et les branchettes « naturelles » ou « artificielles »

Certains nids ont été rencontrés dans des cavités dans des structures ligneuses. Les troncs d'arbres, branches et branchettes tombés sur le sol représentent l'un des principaux sites de nidification pour les fourmis de la litière il est donc naturel d'y trouver quelques nids de *Thaumatomyrmex*. Cependant, aucune espèce de *Thaumatomyrmex* n'a été rencontrée lors d'études sur les fourmis utilisatrices de structures ligneuses (hormis les fruits) au niveau de la litière dans la Région Néotropicale (Kaspari 1993, 1996a ; Byrne 1994 ; Delabie et al. 1997b, 2000b ; Carvalho & Vasconcelos 1999, 2002 ; Armbrrecht & Perfecto 2003 ; Armbrrecht et al. 2004, 2006 ; Davidson et al. 2006 ; Schütte et al. 2007 ; Diniz-Filho et al. 2007 ; Pereira et al. 2007a, 2007b). Les structures ligneuses sur la litière ne sont sans doute qu'un site de nidification occasionnel pour les *Thaumatomyrmex*.

La présence de fourmis de ce genre dans des branchettes « artificielles » (fabriquées avec des tiges de bambou ou en perforant longitudinalement une branchette d'un arbre présent dans le milieu) montre la capacité d'adaptation des *Thaumatomyrmex* à un site de nidification non ou moins familier. Cela suggère qu'elles doivent se baser sur certaines caractéristiques générales pour choisir la structure dans laquelle elles vont nidifier, plus que sur une attirance fixe, voire innée, pour un type particulier de structure comme les coquilles d'escargot.

Tableau 3-3. Nombre de nids et d'anciens nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 et de *T. contumax* récoltés dans chaque classe de volumes et d'aires d'ouverture (voir annexe 3 tableau A3-2) dans les quatre localités où ces deux espèces sont sympatriques.

test exact de Fisher	Classe de volumes	1	2	3	4	5	Total		
p < 0,0001	<i>T. contumax</i>	2	15	4	2	26	49		
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	57	52	4	9	1	123		
test exact de Fisher	Classe d'aires d'ouverture	1	2	3	4	5	6	7	Total
p < 0,0001	<i>T. contumax</i>	2	11	2	3	2	2	27	49
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	59	35	5	12	9	1	2	123



4.4.10. Comportement de nidification de deux espèces de *Thaumatomyrmex* sympatriques

Les nids des espèces *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* ont été récoltés en sympatrie dans quatre aires, en grande majorité dans les coquilles d'escargot (tableau 3-1). L'analyse du patron d'utilisation des coquilles d'escargot par ces deux espèces dans l'aire Ilhéus-BA-Première (qui fait partie de l'aire Ilhéus-BA, voir chapitre 2) a montré qu'elles occupent des coquilles de volumes et d'aires d'ouverture différents (voir annexe 3). La différence quant à l'utilisation des classes de volumes et d'aires d'ouverture entre ces deux espèces est encore plus nette lorsque les données des nids des quatre aires de récolte sont regroupées (tableau 3-3). *Thaumatomyrmex* sp.1 utilise significativement plus de coquilles de faible volume et de petite aire d'ouverture alors que *T. contumax* occupe notamment un certain nombre de coquilles du morphotype MG (*Megalobulimus* spp.) qui sont les plus grosses rencontrées dans la région d'étude. A Itapetinga-BA ce morphotype est dominant et sept nids de *T. contumax* ont été trouvés contre un seul de *Thaumatomyrmex* sp.1, lors d'une mission d'exploration de quelques heures dans cette aire de forêt (voir annexe 6). *Thaumatomyrmex* sp.1 n'occupe des coquilles de MG que lorsqu'une cavité de taille bien inférieure y est présente (nid en terre de guêpe solitaire ou cavité dans la terre) (voir annexe 6). La différence dans la taille des coquilles utilisées par les espèces sympatriques *Thaumatomyrmex* sp.1, la petite espèce, et *T. contumax*, la grande, est sans doute due au fait que la première espèce n'a pas la capacité de défendre une structure d'un volume trop grand, et surtout, dont le trou d'accès au nid est trop large pour qu'elles puissent le boucher en formant un mur de trichomes ; et que pour la seconde espèce, les coquilles de petit volume (classe 1 (<1 ml), voire certaines de classe 2 ([1 - 5 ml] - voir annexe 3 tableau A3-2) sont trop étroites pour le développement de la colonie, même si cela ne les empêche pas d'utiliser ce type de coquilles notamment lorsque les grandes ne sont pas fréquentes (voir annexe 3). Dans les aires où ont été récoltées des coquilles, celles des classes de volumes 3 ([5 - 10 ml]) et 4 ([10 - 15 ml] - voir annexe 3 tableau A3-2) et d'aires d'ouverture 3, 4, 5 et 6 ([100 - 150] - [150 - 200] - [200 - 250] - [250 - 300] mm³ - voir annexe 3 tableau A3-2) sont sous-représentées (voir annexe 3). Ce sont des classes intermédiaires et le fait qu'elles sont sous-représentées limite l'analyse de l'intervalle des volumes et des aires d'ouverture des coquilles préférées par *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* et donc limite aussi l'analyse de la compétition pour ces sites de nidification entre ces deux espèces sympatriques. Cependant, on remarque toutefois une relative séparation de la niche écologique entre *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* en fonction de la taille des



sites de nidification qu'elles utilisent. En ce qui concerne les coquilles, il semble que plus celles qui sont préférées par une espèce de *Thaumatomyrmex* sont fréquentes dans le milieu, plus on aura de chance de trouver de nids de celle-ci, ce qui répond à une certaine logique. La densité des nids des espèces de *Thaumatomyrmex* dépend au moins en partie de la densité de leurs sites de nidifications préférés, qui peuvent donc représenter une ressource limitante. On retrouvera peut-être le même phénomène entre *T. mutilatus* et *Thaumatomyrmex* sp.1 dans les aires Itambé-BA-OO (où les coquilles de faible volume et petite aire d'ouverture sont les plus fréquentes) et Itambé-BA-MG (où les coquilles de MG sont les plus fréquentes). Dans une aire dans laquelle la densité des sites de nidification préférés de chaque espèce de *Thaumatomyrmex* est la même, il sera intéressant de comparer le nombre de nids de chacune d'elles pour mieux analyser les autres facteurs qui influencent leur densité dans une localité donnée.

4.4.11. Caractéristiques des sites de nidification utilisés

La récolte des nids de *Thaumatomyrmex* a été ciblée sur des types de structures creuses et de cavités particuliers mais cela permet toutefois de dégager certaines caractéristiques des sites de nidification utilisés par ces fourmis.

Les structures creuses et les cavités utilisées pour la nidification, observées jusqu'à présent, sont toutes préconstruites. Elles peuvent être de nature minérale et/ou organique et elles ont des formes et une architecture interne diverses. Les termitières offrent un dédale de chambres de quelques centimètres cubes alors que les coquilles d'escargot ont une seule cavité interne en forme de tube hélicoïdale qui se rétrécit de l'ouverture à l'apex de la coquille. Les différentes structures sont généralement résistantes à l'épreuve du temps et/ou sont placées dans un endroit à l'abri des intempéries. Elles peuvent ainsi rester intactes dans le milieu plusieurs mois ou années avant de disparaître ou de devenir inadéquates pour la nidification. L'un des avantages de l'utilisation de telles cavités pérennes est qu'une colonie peut habiter le même nid plusieurs générations successives, ou peut réutiliser un nid abandonné et donc bénéficier des structures défensives à base de trichomes déjà en place (voir chapitre 4).

Ce sont des structures remarquables dans le milieu qui peuvent faciliter la localisation des femelles par les mâles, mais donc aussi par les parasites éventuels. Les coquilles d'escargot sont ainsi faciles à repérer notamment parce qu'elles sont claires et contrastent avec le sol plus sombre. L'abeille *Osmia bicolor* (Apoidea, Megachilidae) est aussi un hyménoptère conchicole, les mâles de cette espèce sortent en premier au printemps et partent



directement à la recherche de coquilles, en fait, de tout objet qui y ressemble afin de trouver les femelles encore dans leur cocon (Bellmann 1999 p. 242). Les mâles des espèces conchicoles de *Thaumatomyrmex* devraient avoir le même comportement.

Bien que les structures creuses ou cavités soient préconstruites et le plus souvent de forme et de volume fixes, le volume interne est toujours largement suffisant pour accueillir un nombre d'individus bien supérieur au nombre moyen d'individus par nid connu pour les espèces de *Thaumatomyrmex* collectées (voir chapitre 5). Ce n'est donc pas une contrainte pour elles.

Les sites de nidification utilisés sont souvent regroupés : les coquilles d'escargot à la base des arbres et les fruits sous l'arbre qui les a produits. Les nids de *Thaumatomyrmex* peuvent être trouvés à quelques centimètres les uns des autres. Le fait que ces espèces utilisent des structures préconstruites qu'elles ne peuvent déplacer, fait que le lieu où sont ces structures leur est imposé. Même si la structure convient, l'environnement où elle se trouve n'est pas forcément favorable pour les *Thaumatomyrmex*. C'est l'un des désavantages de la dépendance de l'utilisation de structures préconstruites.

La recherche de ces cavités préconstruites est un mode simple et efficace de nidification qui demande notamment peu d'effort, surtout pour des nids dont le nombre d'individus est faible. Mais il répond sans doute aussi à l'inadaptation des mandibules des *Thaumatomyrmex* pour la construction de cavités, celles-ci résultant plus d'une spécialisation morphologique très poussée dans la prédation des Penicillata. Des aménagements sont cependant apportés à l'architecture interne du nid : les ouvrières accumulent, à l'entrée du nid et dans celui-ci, les trichomes des Penicillata capturés et ramenés au nid dans lequel ils sont épilés avant d'être dévorés. Elles édifient ainsi de véritables barrières constituées de trichomes, la défense physique naturelle de leurs proies, pour défendre leur propre nid (voir chapitre 4). Il s'agit là d'un comportement remarquable dans les modalités de nidification de ces fourmis qui fait ainsi le lien avec la fonction prédatrice. La possession de cette défense passive efficace confère sans doute un avantage aux *Thaumatomyrmex* pour l'utilisation de structures creuses difficilement défendables comme les coquilles d'escargot qui sont en cul-de-sac et dont certaines ont une large ouverture.

5. Conclusion

Les *Thaumatomyrmex* utilisent idéalement les structures creuses et les cavités présentes dans chaque écosystème. *T. mutilatus* qui a la plus large répartition géographique et vit dans



des milieux différents, s'adapte en fonction du milieu dans lequel elle se trouve et est ainsi capable d'utiliser des structures creuses et des cavités différentes.

Un fait remarquable est la capacité de certaines espèces de *Thaumatomyrmex* de nidifier dans les coquilles d'escargot. Lorsque ces structures sont présentes dans le milieu, ce mode de nidification semble être privilégié et il représente sans doute une caractéristique du genre, peut-être même une plésiomorphie. Les nids de trois espèces ont été récoltés dans des coquilles et une autre espèce a été trouvée au milieu de coquilles qui jonchaient le sol. Le mode de vie conchicole est particulier et peu de fourmis l'ont adopté (voir annexe 3). Les espèces de *Thaumatomyrmex* ont donc peu de compétiteurs pour ce site de nidification, ou alors ils sont seulement ponctuels et localisés (*Wasmannia auropunctata* Roger à Itambé-BA et Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya et *Basiceros* spp. à Ilhéus-BA-Première - voir annexe 3). Toutes les fourmis ne sont peut-être pas capables de s'adapter aux caractéristiques particulières de celui-ci. La capacité de vivre dans un environnement subissant les fluctuations climatiques journalières et la capacité à défendre le nid construit à l'intérieur de la coquille sont sans doute des facteurs déterminants auxquels les *Thaumatomyrmex* semblent parfaitement adaptées. Elles construisent des murs et des barrières à base de trichomes de *Penicillata* et de divers débris qui constituent une défense passive efficace mais qui pourraient aussi créer un microclimat plus stable à l'intérieur de la coquille, notamment pour *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Itambé-BA (voir chapitre4). Cette espèce utilise des coquilles coniques allongées dans lesquelles elle construit plusieurs murs de trichomes et débris, sans doute pour se défendre de *W. auropunctata* qui est fréquente dans cette localité et qui utilise aussi les coquilles pour nidifier, mais peut-être aussi à cause du climat de type BSwh (Climat chaud de caatinga, étés pluvieux et période sèche d'hiver bien définie, température moyenne supérieur à 18°C, absence d'excédent hydrique - température et précipitations moyennes annuelles 22,8°C et 681 mm). En utilisant les coquilles d'escargot, les *Thaumatomyrmex* s'affranchissent de la compétition avec un bon nombre de fourmis de la litière. La défense passive efficace des *Thaumatomyrmex* leur a donné la capacité d'utiliser des sites de nidification peu exploités par les autres fourmis. De plus, comme ces structures creuses ou ces cavités sont préconstruites, les *Thaumatomyrmex* n'ont donc pas besoin d'être nombreuses pour construire ou aménager le nid, la force d'un groupe n'est pas nécessaire pour ce mode de nidification.



**CHAPITRE 4 - COMPORTEMENT ALIMENTAIRE ET
DÉFENSE DU NID DANS LE GENRE *Thaumatomyrmex***



Résumé

1. Suivant leur régime alimentaire, les fourmis peuvent être classées en généralistes ou en spécialistes. Plusieurs espèces de Ponerinae font partie de la seconde catégorie et sont spécialisées dans la chasse aux Diplura, Isopoda, Isoptera ou aux Diplopoda Penicillata comme deux espèces du genre *Thaumatomyrmex*. Dans le but de déterminer la réelle spécialisation alimentaire de ces deux espèces, *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Thaumatomyrmex contumax*, et de cinq autres du même genre, *Thaumatomyrmex mutilatus*, *Thaumatomyrmex atrox*, *Thaumatomyrmex* sp.2, *Thaumatomyrmex* sp.11, *Thaumatomyrmex* cf. *zeteki* nous avons analysé le contenu des nids et/ou mené une étude de type « cafétéria » en leur offrant en particulier des invertébrés au corps assez mou.

2. Les données indirectes et/ou directes montrent que les sept espèces étudiées sont prédatrices de Penicillata. Cependant, *Thaumatomyrmex* sp.1, la plus petite espèce, se nourrit aussi en partie de Collembola. Les espèces de *Thaumatomyrmex* possèdent une morphologie similaire, notamment de longues mandibules fines et arquées qui portent trois ou quatre dents effilées et pointues. Les Penicillata constituent certainement leur proie principale, cependant elles doivent sans doute aussi chasser occasionnellement d'autres invertébrés à corps mou.

3. Les Penicillata sont des Diplopoda sans défense chimique, ni cuticule épaisse et dure, leur tégument est mou et recouvert de soies, appelées trichomes, dentelées sur les faces dorsale et latérale, et dentelées et crochues regroupées en plusieurs pinceaux au niveau du telson (Polyxenidae et Lophoproctidae). Les Penicillata Synxenidae, n'ont pas ces pinceaux et ont des soies en forme d'écaille sur les tergites. Les trichomes dentelés et crochus constituent la défense des Penicillata, qui les projettent sur leur agresseur. Les *Thaumatomyrmex* se nourrissent des Penicillata des trois familles.

4. Le fourragement se fait en solitaire. Après localisation du Penicillata, la *Thaumatomyrmex* le saisit entre ses mandibules et le pique avec son aiguillon pour le paralyser. *Thaumatomyrmex* sp.1 capture difficilement des Penicillata plus grands qu'elle. La phase de préparation du Penicillata pour son transport est bien définie, il le plus souvent transporté pris entre les mandibules face ventrale au niveau des premiers segments abdominaux et jeté par-dessus le corps de la fourmi, faisant que les pinceaux de trichomes crochus se trouvent éloignés de celui-ci. Le transport d'une femelle par une autre est identique.

5. Dans le nid, le Penicillata paralysé peut être laissé sur le sol pendant plusieurs jours avant d'être généralement épilé avant consommation. L'épilation suit une séquence bien définie : les trichomes des pinceaux caudaux sont épilés en premier et placés sous forme de touffes à



l'entrée et sur les parois ; les trichomes latéraux et dorsaux sont éparpillés sur le sol du nid. La femelle se sert des tarse des pattes prothoraciques, qui portent de courtes et robustes soies, pour retirer les trichomes, pendant que les mandibules maintiennent le *Penicillata*. Le *Penicillata* est ensuite consommé, généralement face ventrale, et il n'en restera quasiment plus rien. *Thaumatomyrmex* sp.1 retire aussi les écailles des collemboles.

6. La prédation des *Penicillata* est peu commune chez les fourmis et connue uniquement chez des espèces du genre *Probolomyrmex* (Proceratiinae) dont les ouvrières fourragent seules comme les *Thaumatomyrmex*, mais peuvent chasser des *Penicillata* deux fois plus grands qu'elles, le transport n'est pas stéréotypé et l'épilation se fait à plusieurs femelles qui se servent de leurs mandibules pour saisir et retirer les trichomes.

7. Les mandibules, les grandes soies dressées et régulièrement disposées sur le corps mais peu nombreuses, les comportements de transport et d'épilation des *Penicillata* bien définis, la toilette, le déplacement lent dans le nid dont les parois sont recouvertes de trichomes, la petite taille des nids, constituent des adaptations morphologiques et des comportements spécifiques à la prédation sur les *Penicillata*.

8. Les *Thaumatomyrmex* forment dans leur nid, des tapis, des barrières et des murs avec les trichomes de *Penicillata*, ce comportement particulier doit avoir une fonction et répond sans doute à une pression de sélection qui confère un avantage sélectif. Les trichomes sont l'arme défensive des *Penicillata* et les *Thaumatomyrmex* doivent s'en servir aussi pour la défense. Nous avons donc testé la fonction défensive du comportement de réutilisation des trichomes.

9. Les murs formés avec les trichomes crochus sont efficaces pour prévenir l'invasion du nid par des fourmis prédatrices ou compétitrices, au contraire des seuls tapis de trichomes dentelés qui sont peut-être plus dirigés contre des invertébrés plus petits ou les champignons.

10. Le type de défense des *Thaumatomyrmex* fait le lien entre la fonction prédatrice et la fonction défensive du nid. C'est le premier cas d'utilisation comportementale de la défense physique de sa proie par un prédateur afin d'acquérir une défense dissuasive. C'est un type de défense bien adapté pour la stratégie de fondation du nid par une femelle seule, parce qu'elle est aussi efficace, que la femelle soit dans son nid ou en train de fourrager à l'extérieur.

11. La prédation spécialisée sur les *Penicillata* constitue un avantage sélectif indéniable, elle permet notamment de limiter la compétition presque aux seules espèces du même genre et d'acquérir une défense passive dissuasive efficace à moindre coût qui permet à son tour aux fourmis d'utiliser des structures creuses ou des cavités peu exploitées par les autres animaux, telles les coquilles d'escargot, mais aussi de vivre en solitaire ou en petite unité.



Chapitre 4. Comportement alimentaire et défense du nid dans le genre *Thaumatomyrmex*

Notes :

Ce chapitre présente le comportement alimentaire dans le genre *Thaumatomyrmex* et le lien original entre leur alimentation et la défense du nid.

A. Comportement alimentaire de plusieurs espèces du genre *Thaumatomyrmex* : réelle spécialisation ?

A.1. Introduction

Suivant leur régime alimentaire, les fourmis (Arthropoda, Insecta, Hymenoptera, Formicidae) peuvent être classées en généralistes, leurs ressources alimentaires sont variées, tant solides que liquides, d'origine animale, fongique ou végétale ; ou en spécialistes, elles n'acceptent principalement qu'un certain type de ressources alimentaires (voir Fowler et al. 1991). Parmi ces dernières, on trouve de nombreuses fourmis carnivores, ce régime alimentaire correspond sans doute à celui de l'ancêtre des fourmis (voir Fowler et al. 1991). Certaines d'entre elles, à partir sans doute d'un régime carnivore généraliste, ont développé une spécialisation dans la capture d'un certain type de proies. Certaines espèces montrent des spécialisations remarquables : il y a des fourmis spécialisées sur des annélides (Annelida, Oligochaeta), des Isopoda (Crustacea), des acariens (Arthropoda, Arachnida, Acarina, Oribatida), des œufs d'Arthropoda, des Diplopoda (Arthropoda, Myriapoda), des Collembola (Arthropoda, Hexapoda), des Diplura (Hexapoda), des Dermaptera (Hexapoda, Insecta), mais aussi sur des insectes sociaux comme des termites (Insecta, Isoptera) et même des immatures et/ou des imagos de fourmis ou d'autres hyménoptère sociaux (Insecta, Hymenoptera) (Hölldobler & Wilson 1990 pp. 559-561 ; Lattke 1990 ; Brown 1992 ; Masuko 1994, 2009 ; Schultz & McGlynn 2000 (livre « Ants standard methods" p.50) ; Ito 2001 ; Wilson 2005 ; Powell & Baker 2008). Parmi ces fourmis, deux genres ont une prédation spécialisée sur une proie auxquelles les autres fourmis ne s'attaquent apparemment pas. Deux espèces du genre *Thaumatomyrmex* Mayr (Ponerinae, Thaumatomyrmecini) et plusieurs du genre *Probolomyrmex* Mayr (Proceratiinae, Probolomyrmecini) sont connues pour chasser les Diplopoda Penicillata (Myriapoda) (Brandão et al. 1991 ; Ito 1998 ; T. Kikuchi³⁹ pers. com.

³⁹ Faculty of Agriculture, University of the Ryukyus, Okinawa, Japon.



2005). Ces diplopodes contrairement aux autres, ne disposent pas d'une défense basée sur une cuticule épaisse et solide ou sur des sécrétions chimiques répulsives, les *Penicillata* ont la cuticule molle et sont recouverts de soies défensives, les trichomes, ceux des pinceaux caudaux sont dentelés et crochus, ils sont projetés contre l'agresseur et s'attachent à ses soies et entre eux, immobilisant celui-ci (Eisner et al. 1996).

Quatre espèces du genre *Thaumatomyrmex*, des groupes *ferox* et *mutilatus*, ont donc été récoltées afin d'étudier leur régime alimentaire à partir de données indirectes, tirées de la récolte des nids, et directes, tirées des expériences de prédatons de type « cafétéria », réalisées en laboratoire. L'espèce *Thaumatomyrmex* sp.11 a été récoltée au Costa Rica, alors que les quatre autres espèces sont brésiliennes. L'étude de Brandão et al. (1991) présente déjà des données sur le régime alimentaire de deux d'entre elles, *Thaumatomyrmex* sp.1⁴⁰ et *Thaumatomyrmex contumax* Kempf. La séquence de chasse sera aussi présentée, mais n'a pas été spécifiquement étudiée et ne sera donc pas détaillée.

A.2. Matériel et méthodes

A.2.1. Etude type « cafétéria »

Cette étude a été effectuée au laboratoire avec des nids de trois espèces mises en élevage (voir les détails dans le chapitre 2) : quatre nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Ilhéus-BA et quatre nids d'Itambé-BA ; quatre nids de *T. contumax* d'Ilhéus-BA ; ainsi qu'un nid de *T. mutilatus* d'Itambé-BA et un nid d'Uberlândia-MG.

De la litière a été prélevée dans les cacaoyères autour du CEPEC (Ilhéus-BA) et ramenée au laboratoire. Elle a ensuite été triée afin de récolter les différents types d'invertébrés, notamment ceux dont le corps mou : Collembola Poduromorpha et Entomobryomorpha, Diplura, Isoptera (Insecta - larves et adultes), Pseudoscorpionida (Arachnida), Psocoptera (Insecta - ailés et non ailés), Thysanura (Insecta), Diptera (Insecta - larves et imagos), œufs d'invertébrés non identifiés, œufs d'araignées (Arachnida), larves et œufs de fourmis (Insecta, Hymenoptera), escargots (Mollusca, Gastropoda), Oligochaeta (Annelida), Symphyla (Myriapoda), Chilopoda (Myriapoda), Hemiptera (Insecta). Un jour avant les tests, les *Penicillata* présents dans le nid sont retirés. Cinq-six individus de chaque taxon d'invertébrés sont introduits vivants dans l'aire de fourragement des nids. Pour chaque espèce de *Thaumatomyrmex*, seuls les invertébrés de taille inférieure ou légèrement

⁴⁰ Elle a été identifiée comme *Thaumatomyrmex atrox* dans l'article de Brandão et al. (1991), mais c'est en fait une nouvelle espèce.



supérieure, sont introduits dans l'aire de fourragement. Des feuilles et des bouts de bois non troués sont placés dans l'aire de fourragement afin que les invertébrés puissent se poser, voire se nourrir. Les Collembola, Isoptera, Psocoptera, Thysanura, Diptera, escargots, Annelida Oligochaeta, Symphyla et Hemiptera ont été introduits ensemble et sont laissés quatre jours dans l'aire de fourragement. Au troisième jour, des Penicillata de l'espèce *Monographis tamoyoensis* Schubart (Polyxenidae), adultes, larves et oeufs, récoltés dans la localité Ilhéus-BA, sont ajoutés dans l'aire de fourragement. Cinq fois par jour, le nid de la *Thaumatomyrmex* est observé à la loupe pour vérifier si elles sont en train de chasser l'un de ces invertébrés, s'il y en a à l'intérieur du nid et si elles sont en train de le consommer. Les Diplura, Pseudoscorpionida et Chilopoda qui sont des prédateurs sont introduits seuls et le nid de la *Thaumatomyrmex* est observé très régulièrement durant la journée afin d'éviter qu'une des femelles soit la cible d'une attaque de l'un de ces invertébrés. Ils ont aussi été laissés quatre jours dans l'aire de fourragement, cependant ils en ont été retirés toutes les nuits, lorsque les observations ne pouvaient pas être faites.

Après les quatre jours de tests avec des invertébrés vivants, quatre de chaque taxon, y compris des Penicillata, sont tués par congélation et placés sur le sol à 5 cm de l'entrée du nid des *Thaumatomyrmex*.

Un cocon imbibé de miel mélangé à de l'eau est aussi proposé dans l'aire de fourragement.

Tableau 4A-1. Nombre de nids dont le contenu a été étudié suivant les espèces de *Thaumatomyrmex* et la localité où elles ont été récoltées.

Espèce	Localité	Type de nid	Nombre de nids analysés
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	Ilhéus-BA	Coquilles d'escargot	56
	Barrolândia-BA	Coquilles d'escargot	1
	Itororó-BA	Coquilles d'escargot	2
	Itambé-BA	Coquilles d'escargot	6
<i>Thaumatomyrmex contumax</i>	Ilhéus-BA	Coquilles d'escargot	9
	Buerarema-BA	Coquilles d'escargot	1
<i>Thaumatomyrmex mutilatus</i>	Bonito-MS	Coquilles d'escargot	1
	Uberlândia-MG	Monticules épigés de termitière en terre	1
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.11	CostaRica-LaSelva	Endocarpes de <i>Dipteryx panamensis</i>	3

A.2.2. Analyse du contenu des nids de *Thaumatomyrmex*

Le contenu de certains nids a été étudié pour quatre des espèces de *Thaumatomyrmex* qui ont été récoltées durant cette thèse (tableau 4A-1). La description des localités de récolte



est donnée dans l'annexe 2. Le contenu des nids a été observé à la loupe binoculaire puis au microscope quand cela a été nécessaire.

A.2.3. Etude des séquences de chasse et d'épilation des *Thaumatomyrmex* sur les Penicillata

Une étude détaillée n'a pas pu être complétée, ni pour la chasse, ni pour l'épilation, cependant, plusieurs séquences (complètes ou non) de chasse et d'épilation ont été observées chez les espèces *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.11, *T. mutilatus* et *T. contumax*. La description se basera sur Brandão et al. (1991), repris et complété par Jahyny et al. (2008).

A.3. Résultats

Aucun Penicillata ou autre invertébré n'a été rencontré dans la plupart des nids des différentes espèces de *Thaumatomyrmex* récoltées. Toutefois, un nid de *T. mutilatus* d'Uberlândia-BA contenait trois femelles adultes de *Macroxenodes* sp. (Polyxenidae), et six et quatre nids, respectivement de *Thaumatomyrmex* sp.1 et de *T. contumax*, contenaient un ou plusieurs spécimens de *Monographis tamoyoensis*.

A.3.1. Etude type « cafétéria » et analyse du contenu des nids

A.3.1.1. *Thaumatomyrmex* sp.1

De tous les invertébrés présentés à *Thaumatomyrmex* sp.1, seuls les larves et les adultes de Penicillata et les collemboles Entomobryomorpha ont été acceptés. Mais si tous les nids ont capturé et mangé des Penicillata, seuls trois nids d'Ilhéus-BA ont capturé et mangé un collembole. Aucun des invertébrés tué par congélation, ni même les Penicillata, n'a été pris par les femelles *Thaumatomyrmex* sp.1. Aucune femelle n'a été observée sur le cocon imbibé de miel mélangé à de l'eau.

Une femelle a été observée tentant de capturer un collembole, après l'avoir exploré brièvement, elle s'est plaquée au sol, a ouvert ses mandibules et les a fermées d'un coup, mais elle n'a pas réussi à capturer le collembole et la fermeture brusque de ses mandibules l'a projetée de quelques centimètres en arrière, le collembole a sauté et pris la fuite. Une femelle a été vue transportant un collembole de la même manière que le transport des Penicillata, elle a pris son cou entre ses mandibules face ventrale et l'a porté au-dessus d'elle. Une autre femelle, a, elle, été vue retirant les écailles du collembole dans son nid, de la même manière qu'elle épile les Penicillata. Une femelle fourrageant a aussi essayé d'attaquer un des



spécimens de *Symphyla*, mais celui-ci a riposté en lui envoyant une substance liquide gluante. La femelle a donc dû s'arrêter pour se toiletter. Lors d'une précédente étude, une femelle *Thaumatomyrmex* sp.1 privée de nourriture avait réussi à capturer deux *Symphyla* dont le bout de l'abdomen avait été coupé afin de leur retirer leur défense chimique (B.J. Jahyny, données non publiées). Elle avait ensuite mangé ces invertébrés dont le tégument mou présente une texture apparemment similaire à celle d'un *Penicillata* épilé. Hormis la tentative de capture du *Symphyla*, les autres femelles aperçues dans l'aire de fourragement n'ont pas été observées tentant de capturer un invertébré, elles en ont exploré avec leurs antennes, mais elles passaient ensuite leur chemin ou alors s'enfuyaient s'il faisait un mouvement brusque.

Tous les nids dont le contenu a été étudié contenaient des trichomes de *Penicillata* et de manière générale, tous les nids récoltés en avaient. Des touffes, les barrières, les murs et/ou les tapis de trichomes de *Penicillata* étaient présents dans tous les nids. Les nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 de la localité Itambé-BA étaient les seuls à contenir des trichomes de *Penicillata* de la famille des *Synxenidae* (fig. A6-1). Ceux-ci possèdent des rangées de trichomes en forme d'écaille sur les tergites, caractéristique de cette famille. Les autres trichomes, notamment ceux qui sont dentelés et qui possèdent des crochets appartiennent sans doute à *M. tamoyoensis*, qui a été le *Penicillata* le plus trouvé dans les localités de récolte des *Thaumatomyrmex* dans l'état de Bahia ; mais aussi à *Macroxenodes* sp. dont des spécimens ont aussi été trouvés, mais uniquement à Itambé-BA.



Figure 4A-1. Image, prise au microscope, du fond d'une coquille qui contenait un nid de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Itambé-BA. Les soies longues, plates, striées en forme d'écaille sont des trichomes des tergites de *Penicillata* *Synxenidae*, et les longues soies fines et dentelées appartiennent sans doute au même *Penicillata*, mais ce sont des trichomes latéraux.



Figure 4A-2. Image, prise au microscope, du fond d'une coquille qui contenait un nid de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Ihéus-BA. Les soies ovales en forme d'écaille sont sans doute des soies de collemboles et les longues soies fines et dentelées sont des trichomes de *Penicillata*.



En ce qui concerne les autres soies présentes dans les nids, certaines avaient la forme d'écaille et ont parfois été trouvées nombreuses étalées sur la paroi à certains endroits de la coquille (fig. 4A-2), les autres soies étaient trouvées isolées et généralement peu nombreuses. Ces écailles sont certainement celles de collemboles puisqu'elles ont la même forme que celles de collemboles prélevés dans la même localité et elles sont regroupées en tas car les femelles de *Thaumatomyrmex* sp.1 retirent les écailles avant de consommer le collembole. Pour les autres soies, peu nombreuses et éparpillées sur le fond de la coquille, il n'a pas pu être déterminé à quel type d'invertébrés elles appartenaient, surtout que les soies de nombreux d'entre eux se ressemblent. Certaines d'entre elles appartiennent sans doute à des collemboles qui possèdent des soies de différentes formes. Les tas d'écailles de collemboles ont été trouvés dans 28 nids, des tas plus petits ou moins nombreux ont été trouvés dans 21 autres nids, alors que seuls des trichomes avec ou non d'autres soies peu nombreuses et éparpillées, ont été observés dans 16 nids. Pour les 11 nids collectés dans les aires Ilhéus-BA-CEPEC Murraya et Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina (deux aires de la localité Itambé-BA), aucun nid n'avait plusieurs tas d'écailles de collemboles. A Itambé-BA, seul un était dans ce cas sur les six dont le contenu a été vérifié.

A.3.1.2. *Thaumatomyrmex contumax* et *Thaumatomyrmex mutilatus*

Chez *T. contumax* et *T. mutilatus*, seuls les larves et les adultes de Penicillata ont été capturés et ramenés au nid, sauf ceux qui ont été tués par congélation. Les fourrageuses n'ont pas vraiment prêté attention aux autres invertébrés et fuyaient lorsque ceux-ci avaient des mouvements brusques. Aucune femelle de *T. contumax* n'a été observée sur le cocon imbibé de miel mélangé à de l'eau, au contraire d'une femelle de *T. mutilatus* d'Uberlândia-MG, cependant, le nid était très sec et la femelle a pu simplement vouloir trouver une source de liquide pour s'abreuver.

Comme chez *Thaumatomyrmex* sp.1, tous les nids dont le contenu a été étudié contenaient des trichomes de Penicillata et de manière générale, tous les nids récoltés en avaient. Chez *T. contumax* il y avait parfois quelques autres soies, mais toujours peu nombreuses et éparpillées. Dans le nid de *T. mutilatus* trouvé dans une termitière, il n'a pas été possible de vérifier la présence d'autres soies que celles des Penicillata. Le nid d'Itambé-BA de cette espèce, trouvé dans une coquille d'escargot, il ne contenait pas de soies de collemboles, mais par contre il avait les soies en forme d'écaille des Penicillata Synxenidae.



A.3.1.3. *Thaumatomyrmex* sp.11

Les trois nids de *Thaumatomyrmex* sp.11 contenaient des trichomes, mais il n'a pas été possible de vérifier la présence d'autres soies que celles des Penicillata.

A.3.1.4. Les autres espèces de *Thaumatomyrmex*

Une femelle d'une espèce proche de *Thaumatomyrmex zeteki* M.R. Smith a été trouvée dans une forêt en Equateur (station de biodiversité de Tiputini) se nourrissant d'un Penicillata (M. Moffett⁴¹ com. pers. 2007) et un nid de *Thaumatomyrmex atrox* Weber trouvé dans une tige de bambou contenait une certaine quantité de trichomes de Penicillata (J. Shik⁴² com. pers. 2006). Les nids de *Thaumatomyrmex* sp.2 récoltés (voir annexe 6) contenaient aussi des trichomes, mais comme le contenu des nids de n'a pas été regardé au microscope, des soies d'autres invertébrés auraient aussi pu être trouvées.

A.3.2. Séquences de chasse et d'épilation des Penicillata par les *Thaumatomyrmex*⁴³ (basées sur Brandão et al. 1991 et Jahyny et al. 2008, mais avec des compléments)

A.3.2.1. Le fourragement

Dans la région Néotropicale, les Penicillata vivent, dispersés ou rassemblés, dans les cavités de surface du sol, dans la litière (sous les feuilles, dans les coquilles d'escargots terrestres vides du mollusque, dans les enveloppes de graines, etc.), sous les écorces des arbres et jusque dans l'humus retenu par les épiphytes et dans les chambres de termitières en carton suspendues aux branches d'arbres ou au sol. Ces micro-milieus peuvent donc, *a priori*, faire partie des zones de fourragement des *Thaumatomyrmex*. Une ouvrière de *Thaumatomyrmex* sp.1 (Brandão et al. 1991 ; obs. pers.), de *T. contumax* (Brandão et al. 1991) et une de *T. mutilatus* (pers. obs.) ont ainsi été trouvées fourrageant au niveau de la litière alors qu'une autre de *Thaumatomyrmex* sp.1 (Lacau & Jahyny obs. pers.) a été récoltée sous l'écorce d'un arbre tombé au sol où se trouvaient de nombreux Penicillata. Des ouvrières d'autres espèces ont aussi été récoltées sur des arbres (voir chapitre 3).

Les espèces étudiées en laboratoire (*Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, *Thaumatomyrmex* sp.11, *T. contumax* et *T. mutilatus*) n'ont jamais montré de fourragement en groupe, ni de recrutement, même lorsque de nombreux Penicillata étaient présents dans l'aire de fourragement (Brandão et al. 1991 ; obs. pers.). Nous considérons donc que le

⁴¹ Smithsonian's *National Museum of Natural History*, Washington, DC, Etats Unis d'Amérique.

⁴² Université d'Oklahoma, Norman, OK, Etats Unis d'Amérique.

⁴³ Les séquences de base de chasse et d'épilation ne varient pas d'une espèce à l'autre et les données présentées correspondent à celles sur *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.11, *T. mutilatus* et *T. contumax*.



fourrageur des espèces de ce genre doit être solitaire. Lorsqu'elle fourrage, la femelle marche le corps légèrement penché vers l'avant, ses mandibules sont fermées ou légèrement ouvertes et les antennes touchent le sol, la fourmi bouge sa tête légèrement de droite à gauche.

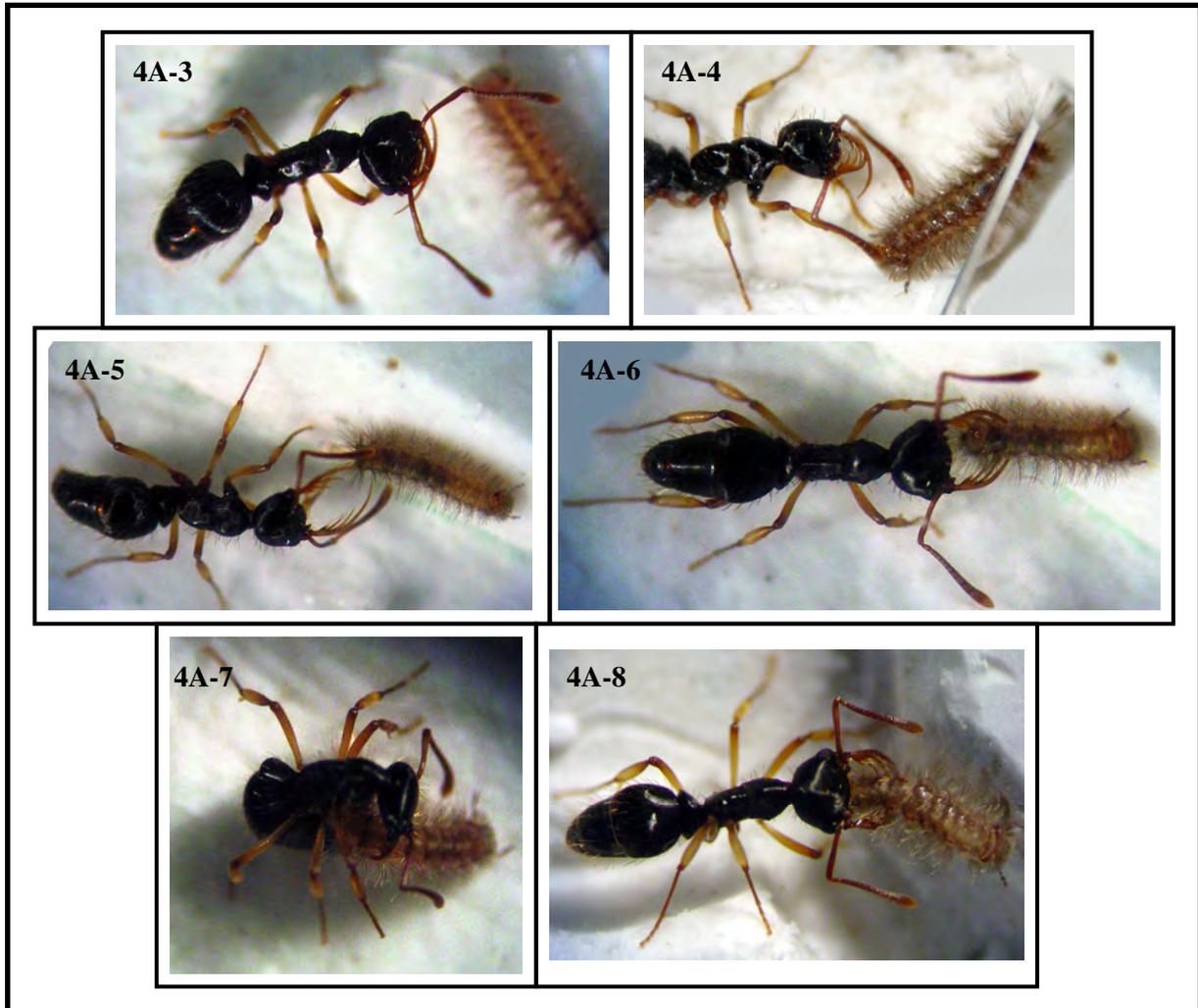


Figure 4A-3 à 4A-8. Séquence de chasse d'un Penicillata (*Monographis tamoyoensis*) par une femelle de *Thaumatomyrmex contumax* d'Ilhéus-BA.

A.3.2.2. Détection et capture du Penicillata

En laboratoire, les ouvrières de *Thaumatomyrmex* explorent seules l'aire de fourrageur, la proie étant recherchée activement sans qu'aucune posture d'attente n'ait été observée. Quand une proie immobile est rencontrée, la fourmi l'inspecte par de légers touchers antennaires et pose parfois les pré-tarses de ses pattes prothoraciques sur son corps (fig. 4A-3 et 4A-4). A ce moment, le diplopode reste généralement indifférent, à peine ouvre-t-il en éventail les trichomes des faisceaux caudaux, prêt à la défense. La fourrageuse peut cependant détecter un Penicillata se déplaçant jusqu'à quelques dizaines de millimètres d'elle, sans contact direct. Ceci est probablement dû aux mouvements d'air ou aux vibrations causées par le déplacement du diplopode et transmises par le substrat, lesquels peuvent avoir une



signature spécifique aux *Penicillata* et/ou peuvent être associés à une trace olfactive. Toutefois, aucun élément pour le moment ne nous permet de minimiser le mode de détection visuelle bien qu'elles chassent aussi de nuit. Une fois la proie détectée, la fourmi l'attaque ou la poursuit sur une courte distance si elle s'enfuit, puis ouvre largement ses mandibules pour la saisir d'une fermeture brusque de celles-ci (fig. 4A-5 et 4A-6). Les longues soies à la base des mandibules, et sans doute aussi celles sur le clypéus, pourraient servir de déclencheurs tactiles de la morsure. Le plan des mouvements mandibulaires est le plus souvent orthogonal par rapport à l'axe longitudinal du corps du diplopode et la prise se fait généralement transversalement à l'axe longitudinal et au niveau de la face dorsale, les mandibules pouvant ainsi cercler le corps du *Penicillata*. Le sens et l'endroit du corps attrapé (en tête bêche ou non, au niveau de la tête, du tronc ou au niveau du telson de l'animal) dépendent de la position initiale de la fourmi par rapport à la proie surtout si celle-ci est en mouvement. Les dents mandibulaires viennent entourer, maintenir ou perforer le corps du *Penicillata* qui peut être blessé à cet instant surtout s'il se débat trop. Il se défend en essayant de projeter ses trichomes caudaux sur la fourmi (dans quelques cas, il n'en projette aucun) qui ne stoppe son attaque que si ceux-ci la gênent dans ses mouvements. Elle les retirera alors en se nettoyant avant de poursuivre à nouveau la proie si celle-ci s'est échappée. Une fois sa prise assurée, la fourmi pique le diplopode au moyen de son aiguillon évaginé, au niveau de la face ventrale de l'animal, là où le tégument est plus mou⁴⁴ (fig. 4A-7). La fourmi maintient sa proie à l'aide de ses mandibules et fermement accrochée au sol par ses pattes, jusqu'à ce que le venin fasse son effet et la paralyse (fig. 4A-8). Si le *Penicillata* se débat trop elle pourra le piquer de nouveau. Une proie sans réaction n'est généralement pas piquée, seulement manipulée et saisie entre les mandibules pour être transportée jusqu'au nid.

A.3.2.3. Transport des proies

Une fois la proie immobilisée, la fourmi se place et/ou manipule le *Penicillata* de façon à se retrouver en sens opposé à lui (fig. 4A-9, 4A-10, 4A-11, 4A-12 et 4A-13). Puis elle le saisit entre les mandibules (le plan des mouvements mandibulaires est généralement orthogonal par rapport à l'axe longitudinal du corps du diplopode), sans le blesser, juste devant la tête au niveau des premiers segments abdominaux, en face ventrale (fig. 4A-14, 4A-15, 4A-16 et 4A-17). Si le *Penicillata* est sur le dos, la fourmi va se placer en face de lui, tête à tête et va donc

⁴⁴ La piqûre au niveau des membranes inter-segmentaires observée par Brandão et al. (1991) n'a pu être confirmée.



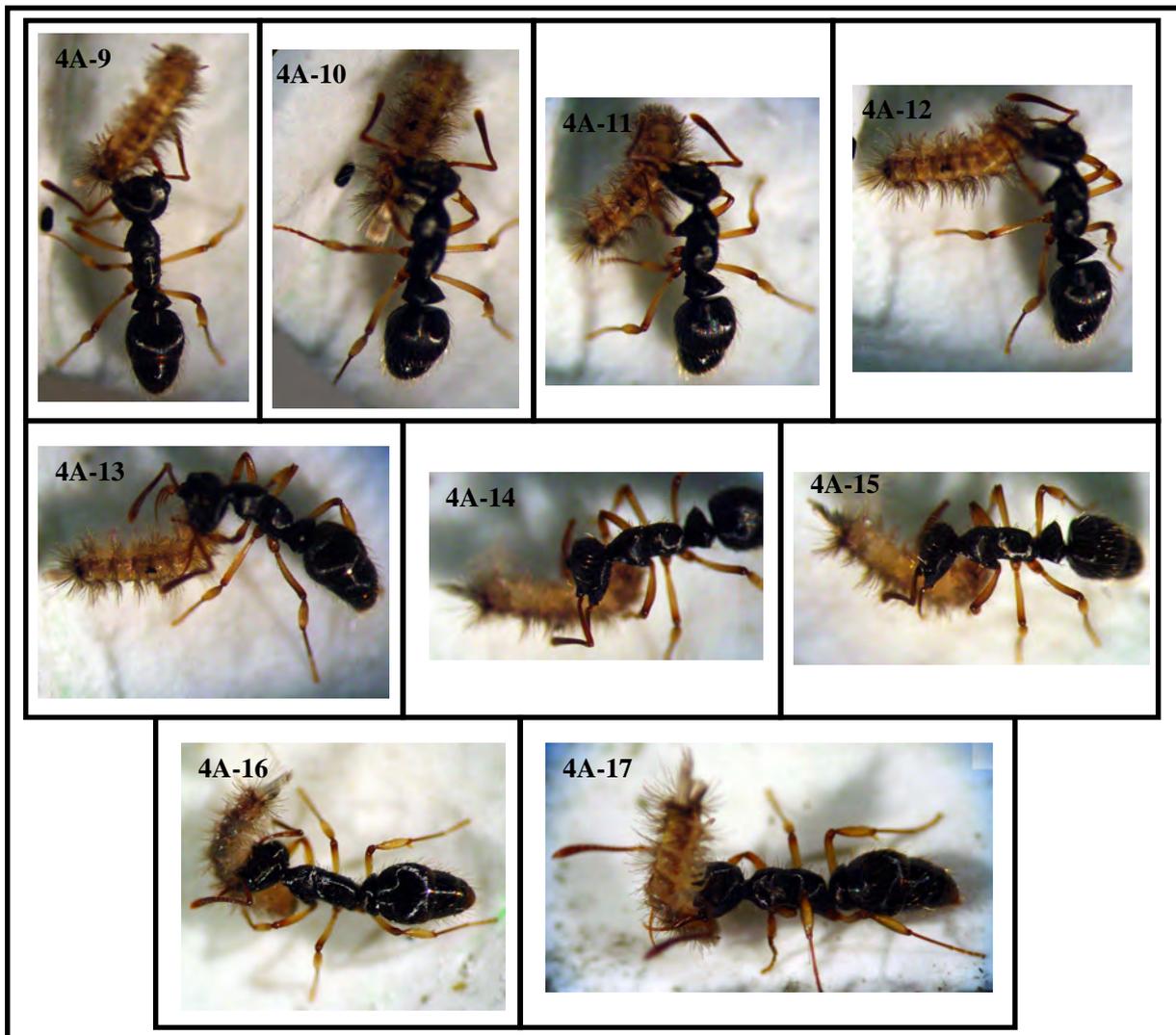


Figure 4A-9 à 4A-17. Séquence de transport d'un Penicillata (*Monographis tamoyoensis*) par une femelle de *Thaumatomyrmex contumax* d'Ilhéus-BA, après sa capture.

passer sa tête par-dessus la sienne et le saisir. S'il est toujours sur ses pattes ou de côté, elle va se placer de côté, en tête-bêche et va passer sa tête en dessous du corps du diplopode. L'ouvrière débarrasse légèrement la zone de prise des trichomes du Penicillata à l'aide de ses tarsi antérieurs (on peut aussi observer des mouvements rapides des antennes chez *T. mutilatus*), puis la proie est jetée comme un sac sur le dos de la fourmi, d'une façon similaire au transport des adultes observé chez *Thaumatomyrmex* sp.1, *T. contumax* et *T. mutilatus*. Les trichomes crochus du Penicillata se retrouvent donc éloignés du corps de la fourmi et il semblerait que celle-ci polarise le Penicillata suivant les pinceaux de trichomes caudaux. Lorsqu'il n'y en a pas, elle peut transporter le Penicillata non pas en le prenant derrière la tête, mais par le bout de son abdomen. Certains individus, sans doute des nouvelles fourrageuses, s'y prennent parfois à plusieurs reprises avant de procéder au transport de la façon la plus courante, qui doit être le mode le plus efficace. Les Penicillata d'une taille inférieure à celle



de la fourmi sont toutefois souvent transportés retenus simplement entre les mandibules. Le mode de transport du *Penicillata* ressemble beaucoup à celui du transport d'une femelle adulte par une autre, à partir duquel il a pu évoluer. La proie est rapportée ainsi au nid où elle sera épilée et dévorée par les adultes puis par les larves. Les collemboles sont aussi transportés de cette manière.

A.3.2.4. Epilation du *Penicillata*

Une fois dans le nid, le *Penicillata*, toujours en vie (on peut voir ses pièces buccales, ses antennes et ses pattes bouger) mais immobilisé par l'action du venin, est abandonné sur le sol, le plus souvent sur le dos, entre quelques minutes à plusieurs dizaines de jours sans se décomposer. Le venin injecté par l'ouvrière de *Thaumatomyrmex* à sa proie doit contenir des substances qui la paralysent et qui la préservent aussi sans la tuer. Le diplopode est ensuite repris puis épilé par une ouvrière suivant une séquence généralement bien définie. Le *Penicillata* est mis sur le dos, la fourmi ne se place pas en tête bêche, elle se place en face, son corps reste dans le même sens que celui de sa proie avec sa tête au niveau de la fin du tronc du diplopode, la prise est en sens inverse à celle du transport de la proie (fig. 4A-18 et 4A-19). Elle le prend dans ses mandibules par sa face ventrale à cet endroit, le plan des mouvements mandibulaires étant généralement orthogonal par rapport à l'axe longitudinal du corps du *Penicillata*. Elle commence à épiler les trichomes caudaux qui sont aussitôt placés à l'entrée du nid ou sur l'une de ses parois. Elle tire une ou plusieurs fois ces trichomes d'un même mouvement avec les torses des pattes prothoraciques, qui portent de courtes et robustes soies⁴⁵, puis les dépose en touffes sur le sol par un mouvement saccadé des pattes (tapotements) et peut aussi se passer les torses d'une patte sur ceux de l'autre pour en retirer les trichomes qui s'y sont accrochés. Une fois les trichomes caudaux retirés, elle déplace sa prise mandibulaire vers l'avant du corps du diplopode et commence à épiler, par des mouvements successifs des pattes antérieures les trichomes latéraux et dorsaux, ceux-ci sont dispersés dans et à l'entrée du nid. Petit à petit elle remonte jusqu'à la tête du *Penicillata* (fig. 4A-20 et 4A-21). Elle pourra repasser sur certains endroits mal épilés en modifiant dans un sens ou dans l'autre sa prise mandibulaire. Lors de cette séquence, la fourmi se déplace dans plusieurs endroits du nid pour y répartir les trichomes. Elle se toilette aussi régulièrement pour retirer les trichomes accrochés à ses propres soies. L'épilation peut se faire en une ou plusieurs fois, sa durée totale varie de quelques minutes à une vingtaine de minutes. Certains

⁴⁵ Une attention particulière doit être apportée au mode d'épilation du *Penicillata* à la suite des nombreuses incompréhensions du texte de Brandão *et al.* (1991) (voir par exemple Ito 1998, Baroni Urbani & De Andrade 2003), ce ne sont pas les mandibules qui servent à épiler les trichomes du *Penicillata* mais uniquement les torses des pattes antérieures qui portent de courtes et robustes soies.



individus peuvent se placer en tête-bêche et épiler le Penicillata dans le sens opposé en commençant par la tête (même prise que celle du transport) et non par les trichomes caudaux, notamment lorsque le Penicillata n'a déjà plus les trichomes des pinceaux caudaux ; ou alors le Penicillata est pris par le côté, surtout s'il est de taille bien inférieure à la fourmi, bien que cela soit peu fréquent⁴⁶. D'ailleurs les trichomes caudaux ne semblent pas pouvoir être épilés de cette façon. Le Penicillata est généralement entièrement épilé (fig. 4A-22). La fourmi mange ensuite ce diplopode en attaquant le plus souvent par la face ventrale, parfois légèrement sur le côté ou sur le dos surtout au niveau d'une blessure, avec ses mandibules généralement ouvertes (fig. 4A-23). Le tégument est percé et l'hémolymphe absorbée, la face ventrale, de consistance molle, est généralement aussi dévorée. Plusieurs individus, rarement plus de deux, peuvent se partager une unique proie, chacun à l'une de ses extrémités mais sans la démembrer. Elles donnent ensuite les restes du Penicillata aux larves qui la dévorent généralement par sa face ventrale et peuvent introduire leur tête dans son corps tubulaire. Plusieurs larves peuvent manger en même temps une même proie (fig. 4A-24). Il ne restera généralement quasiment plus rien du Penicillata sinon quelques fragments de cuticule, notamment la tête, les pattes et les tergites des premiers segments (fig. 4A-25). Le Penicillata est parfois mangé anneau par anneau, généralement en commençant par le bout de l'abdomen, même si le Penicillata se trouve ainsi découpé, certaines de ses fonctions sont toujours actives, mais il est toujours paralysé et il ne pourrit pas.

La partie ventrale des Penicillata est dépourvue de trichomes. Leur épilation complète n'est donc pas nécessaire à leur ingestion, du moins par les imagos. Par exemple, des ouvrières de *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* ont été observées mangeant des Penicillata dont seuls les trichomes gênants avaient été ôtés (fig. 4A-26 et 4A-27).

Figure 4A-18 à 4A-21. Séquence d'épilation d'un Penicillata (*Monographis tamoyoensis*) par une femelle de *Thaumatomyrmex contumax* d'Ilhéus-BA.

Figure 4A-22. Deux Penicillata (*Monographis tamoyoensis*), l'un en vue dorsale et l'autre en vue ventrale, après avoir été épilés par une femelle de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Ilhéus-BA.

Figure 4A-23. Deux femelles de *Thaumatomyrmex contumax* d'Ilhéus-BA consomment le même Penicillata (*Monographis tamoyoensis*).

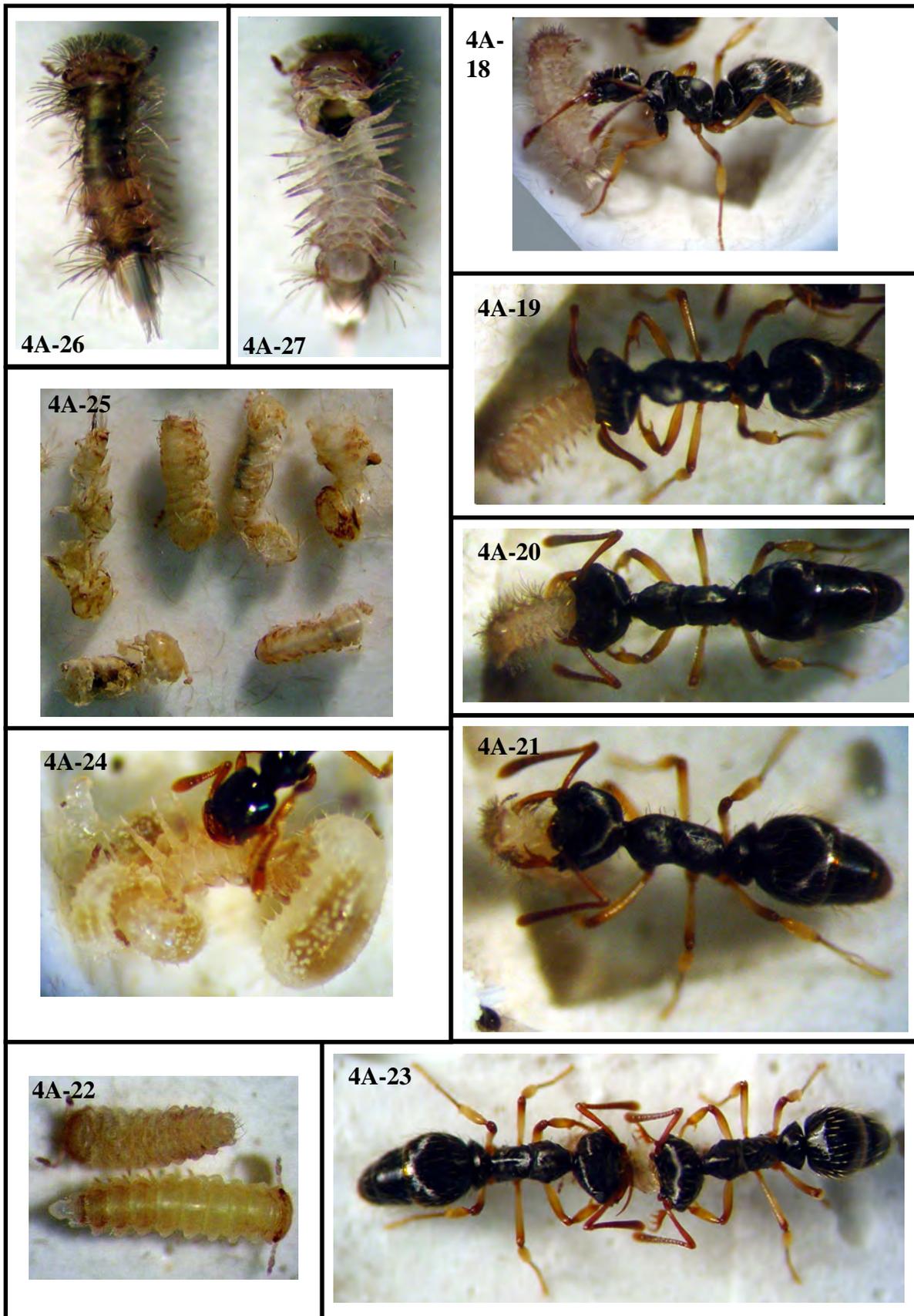
Figure 4A-24. Trois larves de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Ilhéus-BA consomment un Penicillata (*Monographis tamoyoensis*).

Figure 4A-25. Restes de Penicillata (*Monographis tamoyoensis*) laissés après consommation par les femelles et les larves de *Thaumatomyrmex contumax* d'Ilhéus-BA.

Figure 4A-26 et 4A-27. Penicillata (*Monographis tamoyoensis*) non épilé avant d'avoir été consommé par une *Thaumatomyrmex contumax* d'Ilhéus-BA. 26- Face dorsale. 27- Face ventrale.

⁴⁶ Seules quelques observations chez *T. contumax*, une espèce de grande taille, pour laquelle les Penicillata donnés ont toujours été de taille plus petite qu'elle, contrairement aux autres espèces étudiées.





A.4. Discussion

A.4.1. Régime alimentaire : réelle spécialisation ?

La prédation de Penicillata est maintenant confirmée, directement ou indirectement, pour sept espèces : *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, *Thaumatomyrmex* sp.11, *T. contumax*, *T. mutilatus*, *T. atrox* et *Thaumatomyrmex* cf. *zeteki*.

Au moins une espèce de *Thaumatomyrmex* ne se nourrit pas exclusivement de Penicillata : *Thaumatomyrmex* sp.1 réussit aussi à capturer des collemboles. La méthode de chasse qu'elle utilise semble différente de celle pour attraper les Penicillata, elle se placerait en embuscade, les mandibules ouvertes prêtes à se déclencher au passage du collembole. Par contre, le transport et l'épilation des soies se font de la même manière. Les Penicillata ont une défense physique efficace et ils ne fuient pas lorsqu'un autre invertébré les touche, seulement lorsque celui-ci l'attaque, alors que les collemboles Entomobryomorpha sont prêts à sauter au moindre danger, d'où peut-être la tactique de chasse différente adoptée par *Thaumatomyrmex* sp.1. On peut noter que les fourmis Dacetini (Myrmicinae) dont la plupart des espèces se nourrissent essentiellement de collemboles Entomobryomorpha, adoptent des tactiques de chasse différentes selon la taille de leurs mandibules (voir Masuko 1984). La prédation de collemboles est répandue chez les fourmis et pas seulement chez les fourmis Dacetini (e.g. : Brown & Wilson 1959 ; Moffet 1985, 1986 ; Byrne 1994 ; Pratt 1994 ; Reznicova & Panteleeva 2001 ; Seifert 2003 ; Edwards & Edward 2007). Il est donc possible que ce soit un trait primitif chez le genre *Thaumatomyrmex*, notamment si l'ancêtre est de petite taille. Les collemboles représentent sans doute l'une des proies les plus abondantes disponibles pour les fourmis de taille équivalente ou légèrement supérieure, il n'est donc pas étonnant que *Thaumatomyrmex* sp.1 les chasse. Les Collembola Entomobryomorpha ne possèdent pas de défense chimique ou physique, leur unique défense est l'immobilité et le saut lorsqu'elles se sentent menacées. La chasse des Collembola ne nécessite donc pas forcément d'avoir certaines caractéristiques morphologiques particulières mais est sans doute plus liée à une stratégie de chasse adaptée.

Il n'a pas été trouvé de proies alternatives aux Penicillata pour *T. contumax*, comme lors de l'étude de Brandão et al. (1991).

Il semble que *Thaumatomyrmex* sp.1 capture aussi d'autres petits invertébrés et une femelle a ainsi réussi à capturer un Symphyla sans défense. Le tégument mou de ces invertébrés est de la même consistance que celui des Penicillata. Il est donc fort possible que *Thaumatomyrmex* sp.1 se nourrisse préférentiellement de Penicillata, puis de collemboles et



puis d'autres invertébrés, dont le corps est mou mais pas gluant, et qui ne fuient pas rapidement au moindre danger ou qui ne se défendent pas avec des substances répulsives ou gluantes. *Thaumatomyrmex* sp.1 est l'une des plus petites espèces du genre (voir annexe 2) et les collembolés présents dans la litière des cacaoyères où ils ont été prélevés, sont généralement de taille légèrement inférieure à elles. Leurs mandibules sont aussi assez courtes, elles ne dépassent pas l'angle génel de la tête. Ces caractéristiques font certainement que *Thaumatomyrmex* sp.1 a la capacité de chasser les collembolés contrairement à *T. contumax* qui est beaucoup plus grande et dont les mandibules dépassent largement l'angle génel de la tête. Dans les nids *Thaumatomyrmex* sp.1 de certaines aires ou localités de récolte, il n'y avait pas d'écailles de collembolés ou pas beaucoup, cela indique que les populations de collembolés sont variables suivant le milieu et sans doute les conditions climatiques, et que cette espèce n'a pas toujours la possibilité de chasser ce type de proies. Les Penicillata sont peut-être plus constants dans le milieu.

Une femelle de *T. mutilatus* d'Uberlândia-MG s'est abreuvée au coton imbibé de miel mélangé à de l'eau et dans la même localité, en milieu naturel, une femelle *Thaumatomyrmex* sp. (certainement *T. mutilatus*, qui est la seule espèce récoltée dans cette localité) a été vue se déplaçant sur une glande de nectaires extrafloraux de *Lafoensia pacari* Saint-Hilaire (Lythraceae) (Ostorrog & Del-Claro 2004). Cette observation peut *a priori* paraître anecdotique, mais, considérant que d'autres espèces de ponéromorphes (*sensu* Bolton 2003), traditionnellement reconnues comme exclusivement prédatrices, ont été aussi rencontrées visitant des sucres de fruits, des nectaires extrafloraux et autres tissus végétaux ou élevant des aphides et des coccidés (Insecta, Hemiptera) (voir Hölldobler & Wilson 1990: 561 ; Dejean & Suzzoni 1997 ; Bluthgen et al. 2000 ; Morini et al. 2004), cette observation sur *Thaumatomyrmex* justifie une étude approfondie sur le terrain. Le cerrado étant un milieu aride, la recherche de nectaires extrafloraux peut correspondre plus à un besoin de s'hydrater que nutritif.

Les Penicillata peuvent donc être considérés comme la proie principale des *Thaumatomyrmex*, dont les différentes espèces doivent aussi se nourrir, sans doute de manière moins constante, d'autres invertébrés au corps mou, notamment ceux qui ne possèdent pas de défense chimique, pour lesquels elles ont peut-être aussi adapté une tactique de chasse particulière pour leur capture.

Des spécimens d'une espèce de Lophoproctidae, *Lophoturus* cf. *adisi*, ont été trouvés dans la localité Costa Rica-LaSelva sous l'écorce des troncs en décomposition sur la litière



ainsi que dans des bouts de termitières de *Nasutitermes* spp. (Isoptera, Termitidae). Dans les localités de cerrado (RioClaro-SP et Uberlândia-MG) les espèces *Monographis tamoyoensis* et *Macroxenodes* sp. Polyxenidae ont été trouvées. On retrouve la première espèce et une espèce indéterminée du second genre dans la forêt semi-décidue d'Itambé-BA où a aussi été récoltée une espèce non identifiée de la famille Synxenidae. Ce serait le deuxième cas connu de la présence de cette famille au Brésil (Condé 1971). A Ilhéus-BA, seule l'espèce *M. tamoyoensis* a été récoltée, c'est uniquement cette espèce qui a été donnée comme proie aux espèces de *Thaumatomyrmex* maintenues en élevage, sauf lorsque le nid a été élevé en France, dans ce cas les *Thaumatomyrmex* ont été nourris avec des *Polyxenus lagurus* Linné trouvés dans les forêts de Paris (Polyxenidae). Les espèces de *Thaumatomyrmex* chassent donc des Penicillata des trois familles existantes et peuvent même chasser des Penicillata qui ne sont pas présents dans leur milieu naturel. Ce qui n'est pas très étonnant puisque le plan morphologique de base des Penicillata est le même.

Les espèces des genres *Thaumatomyrmex* Mayr (Ponerinae) et *Probolomyrmex* Mayr (Proceratiinae), ces dernières ont été récoltées en Asie, sont les seules fourmis connues pour être des prédatrices spécialisées de Penicillata. Les deux genres appartiennent à deux sous-familles, et la spécialisation alimentaire sur les Penicillata est donc apparue au moins deux fois chez les Formicidae. Toutefois, de petites fourmis comme les Dacetini sont capables de capturer de petites larves de Penicillata et de les consommer (Dejean 1982 (thèse) ; obs. pers. sur *Strumigenys* spp.). La prédation des Penicillata par les fourmis est sans doute sous-estimée par le fait qu'ils ne sont généralement pas proposés comme proie dans les tests du régime alimentaire. Le plus surprenant c'est que certains Penicillata sont retrouvés à l'intérieur de nid de fourmis et sont myrmécophiles (Condé 1971 (Diplopedes Pénicillates des nids brésiliens de *Camponotus rufipes*) ; Ishii & Yamaoka (The species and number of symbiotic penicillate millipeds in arboreal ant nest)). Le genre *Thaumatomyrmex* se rencontre exclusivement dans la Région Néotropicale, certaines espèces du genre *Probolomyrmex* existent aussi dans cette région notamment au Brésil (Sosa-Calvo & Longino 2008 ; Delabie et al. 2001), celles-ci pourraient donc rentrer en compétition avec les *Thaumatomyrmex* pour les Penicillata mais aussi pour les sites de nidification puisqu'une espèce d'Asie a été trouvée dans des coquilles d'escargot (Kikuchi & Tsuji 2005), comme certaines espèces de *Thaumatomyrmex* (voir chapitre 3).

Thaumatomyrmex sp.1 est l'une des plus petites espèces du genre, 2,7 mm (voir annexe 2) et elle n'arrive pas à capturer les plus grands *Monographis tamoyoensis*, qui font plus de



3 mm, qui lui ont été présentés. Alors que deux grandes espèces de taille relativement similaire, *T. contumax* et *T. mutilatus*, réussissent à capturer les grands Penicillata mais aussi ceux de moins d'un millimètre, cependant elles doivent sans doute axer leur effort de chasse sur des proies plus grosses et donc plus profitables. *Thaumatomyrmex* sp.1 vit en sympatrie soit avec *T. contumax*, soit *T. mutilatus*, alors qu'aucune sympatrie n'a été confirmée entre *T. contumax* et *T. mutilatus* (voir chapitre 1). Il existe déjà une séparation de la niche écologique entre *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax*, suivant les sites de nidification (voir chapitre 3), on peut ici avoir aussi une séparation en fonction de la taille des Penicillata chassés, mais aussi par un régime alimentaire différent puisque *Thaumatomyrmex* sp.1 capture aussi des collemboles contrairement à *T. contumax*. La cohabitation de ces deux espèces, et sans doute aussi de *Thaumatomyrmex* sp.1 avec *T. mutilatus*, est sans doute possible grâce à un faible chevauchement entre les niches alimentaires et de sites de nidification. C'est sans doute le cas de toutes les sympatries dans le genre (voir chapitre 1) qui n'impliquent généralement que deux espèces, une grande et une petite, avec un ratio de différence de taille assez constant (voir chapitre 1).

A.4.2. Description de la proie typique : les Penicillata

Les Penicillata (Myriapoda, Diplopoda) actuels sont considérés comme les représentants d'un clade basal au sein des Diplopoda (Bueno-Villegas et al. 2004 ; Régier et al. 2005). Il existe trois familles bien décrites de Penicillata : Lophoproctidae, Polyxenidae et Synxenidae (M. Nguyen Duy-Jacquemin⁴⁷ com. pers.). Détritivores et/ou végétariens, ils ont une taille ne dépassant pas le centimètre, et leur cuticule est molle et non minéralisée. Leur corps segmenté porte de nombreuses soies dentelées et/ou crochues, détachables, appelées trichomes. Les soies dentelées recouvrent, en touffes ou en rangées, notamment la tête, les côtés et la face dorsale (sur les plaques tergaux), et les soies dentelées et/ou crochues forment des faisceaux épais (pinces), postérieurement dirigés au niveau du telson, la face ventrale étant glabre (fig. 4A-28, 4A-29, 4A-30, 4A-31 et 4A-32). Cependant, les Penicillata de la famille des Synxenidae ne possèdent pas ces pinces caudales de trichomes crochus et ils ont par contre des soies en forme d'écaille placées en rangées sur les tergites (voir Nguyen Duy-Jacquemin 2006 ; M. Nguyen Duy-Jacquemin com. pers.). La larve qui croît par mues successives jusqu'à l'état adulte, possède des trichomes à tous ses stades de développement. L'écologie et la biologie générale de ces arthropodes restent encore peu étudiées à ce jour. Leur dispersion

⁴⁷ Muséum d'Histoire Naturelle, Département Systématique & Evolution, Paris, France.



dans le milieu, leur quantité et leur répartition spatiale, accompagnée d'une éventuelle migration verticale et/ou horizontale en fonction des conditions climatiques, *i.e.* leur constance dans une zone, sont très mal connues. Connaître ces facteurs pourrait aider à mieux expliquer certaines caractéristiques de l'écologie et de la biologie des *Thaumatomyrmex*.

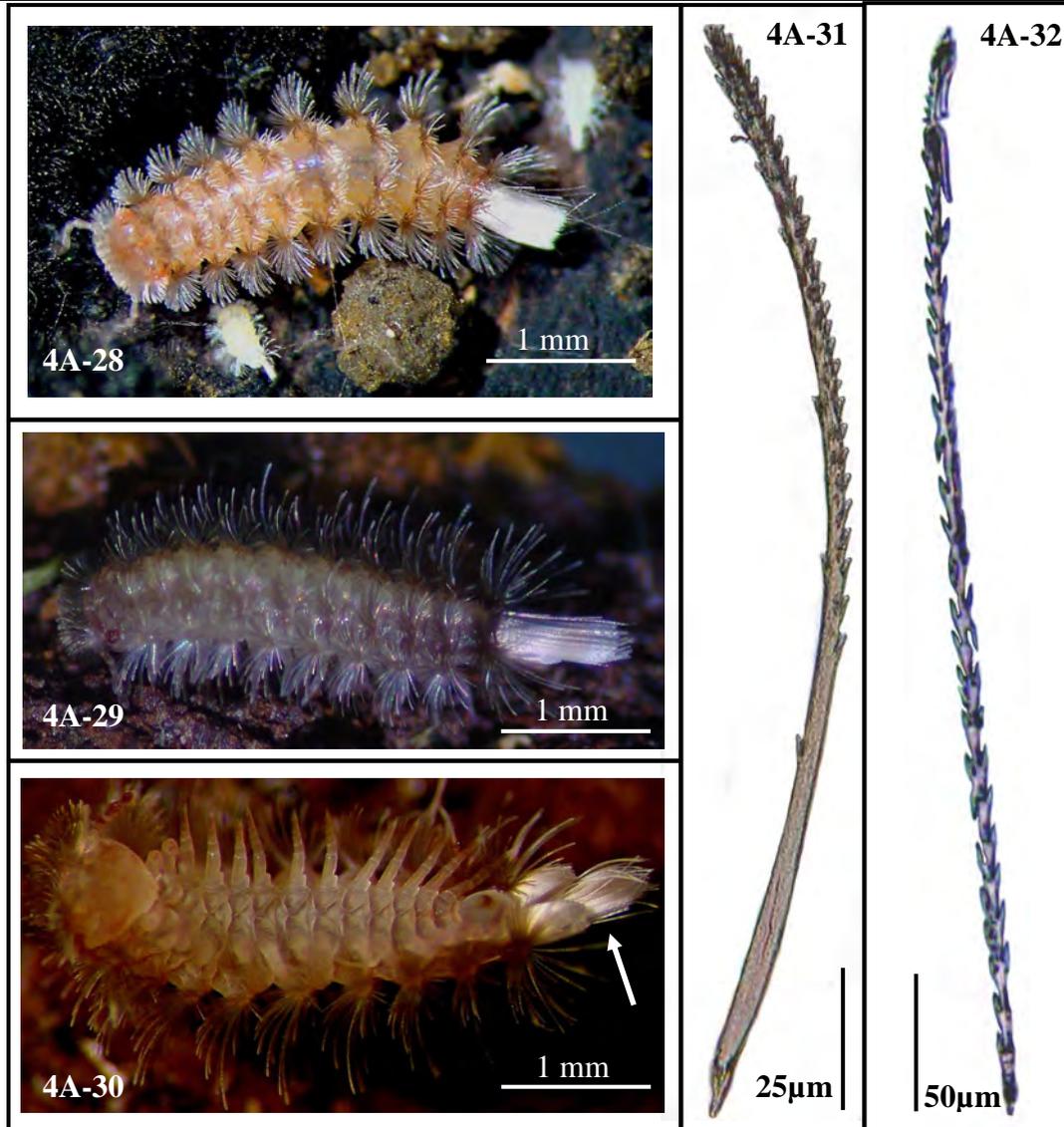


Figure 4A-28. Penicillata *Lophoturus* cf. *adisia* adulte accompagné de deux larves (Costa-Rica-LaSelva), vue dorsale.

Figure 4A-29. Penicillata *Monographis tamoyoensis* femelle adulte (Ilhéus-BA), vue latérale.

Figure 4A-30. Penicillata *Monographis tamoyoensis* femelle adulte (Ilhéus-BA), vue latéro-ventrale, la flèche blanche indique les quatre pinceaux caudaux : deux en position latéro-ventrale et deux (étroitement accolés) en position médiane dorsale (image prise au microscope).

Figure 4A-31. Trichome dentelé d'une des touffes latérales d'une femelle adulte du Penicillata *Monographis tamoyoensis* (image prise au microscope).

Figure 4A-32. Trichome dentelé et avec crochet d'un des pinceaux latéro-ventraux d'une femelle adulte du Penicillata *Monographis tamoyoensis*.



Les Penicillata ont peu de prédateurs connus. L'espèce de milieu tempéré *Polyxenus lagurus* (Polyxenidae), étudiée par Schömann (1956), est chassée par certains Arthropodes, tels que des acariens (pour des adultes mourants ou immobiles et pour les œufs), des araignées (comme certaines Scytodes), ils peuvent aussi être ectoparasités par la larve de *Chiliodiplosis vasta* (Insecta, Diptera) et endoparasités par des grégaires (sporozoaires). Quant aux Penicillata tropicaux, les seuls prédateurs connus appartiennent aux genres de fourmis suivants : *Thaumatomyrmex* dont sans doute toutes les espèces en sont des prédateurs exclusifs, et *Probolomyrmex* dont plusieurs espèces sont connues pour la même raison (Ito 1998 ; T. Kikuchi com. pers. 2005). Quelques autres prédateurs, vivant dans les mêmes milieux, comme les pseudoscorpions (Arachnida, Pseudoscorpionida) ou des Chilopoda (Myriapoda) pourraient aussi s'en nourrir. Aucun parasite n'a été rencontré dans les élevages de *Monographis tamoyoensis*. S'ils ont peu de prédateurs, c'est sans doute parce qu'ils disposent d'une défense efficace. Chez les Synxenidae, les deux dernières paires de pattes des Synxenidae sont adaptées au saut (voir Nguyen Duy-Jacquemin 2006), quant aux Penicillata des deux autres familles, ce sont les trichomes caudaux crochus qui les protègent. A partir de l'étude d'une espèce de région tempérée, *Polyxenus fasciculatus* Say (Polyxenidae), Eisner et al. (1996) ont confirmé que les Penicillata seraient l'un des seuls groupes de Diplopoda qui en plus de ne pas posséder une cuticule dure, sont aussi dépourvus de glandes défensives qui peuvent décharger un liquide répulsif et toxique pour les prédateurs. Ils possèdent seulement un mécanisme de défense physique. Il est probable que les Penicillata néotropicaux aussi ne possèdent pas de défense chimique. Les trichomes, notamment ceux des faisceaux caudaux qui portent des crochets à leur apex, sont la base de cette défense physique⁴⁸ (Eisner et al. 1996) : quand le Penicillata est dérangé ou menacé, il ouvre ses faisceaux caudaux en éventail et projette, en petites touffes, les trichomes crochus de ces derniers sur son agresseur (Eisner et al. 1996) ; les trichomes projetés s'accrochent les uns aux autres ainsi que, dans le cas d'une fourmi, aux soies recouvrant son corps, bloquant ainsi partiellement ou totalement ses mouvements, suivant sa taille et la quantité de trichomes reçus ; cela peut entraîner la mort de la fourmi par immobilisation forcée. Les Penicillata peuvent aussi éparpiller des touffes de trichomes caudaux autour d'eux lors de la mue, sans doute pour se protéger lors de cette période de vulnérabilité face aux prédateurs (obs. pers.). Quant à la femelle, elle enveloppe sa

⁴⁸ D'autres Arthropodes possèdent aussi une défense basée sur des soies détachables, crochues et barbelées. C'est le cas, par exemple, des larves de Dermestidae (Insecta, Coleoptera) qui les utilisent aussi pour leur défense. Il s'agit bien sûr d'une évolution convergente avec les Penicillata (voir Eisner et al. 1996). Cependant, même si ces larves ont une taille et une apparence similaire au Penicillata, aucun reste de ces Arthropodes n'a jamais été rencontré dans les nids de *Thaumatomyrmex*. De plus, une larve de Dermestidae (non identifiée) introduite dans l'aire de fourrage d'une colonie de *Thaumatomyrmex contumax* n'a pas été attaquée, ce qui semble confirmer la spécificité de la prédation des *Thaumatomyrmex* sur les Penicillata.



ponte de ses trichomes caudaux (fig. 17 ; Schömann 1956 ; voir Eisner et al. 1996 ; Ishii 1997), offrant une protection physique à ses œufs qui empêche la plupart des acariens et des mycéliums de champignons de les atteindre. La femelle de *Monographis tamoyoensis* protège ses œufs avec les trichomes des deux pinces caudales latéro-ventrales (obs. pers.). Les deux pinces caudales médianes dorsales, doivent lui servir à se défendre elle-même. Les trichomes sont renouvelés à chaque mue et leur perte pourrait précipiter l'arrivée de cette dernière (voir Eisner et al. 1996). Les *Thaumatomyrmex* et les *Probolomyrmex* arrivent donc à contourner cette défense physique.



Figure 4A-33. Ponte recouverte de trichomes d'une femelle de *Monographis tamoyoensis* (Ilhéus-BA).

A.4.3. Les séquences de chasse et d'épilation

Les ouvrières de *Probolomyrmex dammermani* Wheeler fourragent en solitaire comme les femelles de *Thaumatomyrmex*, par contre, elles peuvent attraper des Penicillata deux fois plus grands qu'elles (Ito 1998). Après l'avoir piquée, l'ouvrière transporte sa proie en la traînant par une antenne ou une patte, ou en la prenant à l'avant de son corps, face ventrale, et en la transportant sous son corps (Ito 1998), alors que le transport du Penicillata par les *Thaumatomyrmex* est un comportement qui suit une séquence bien définie. Contrairement aux *Thaumatomyrmex* le Penicillata est souvent épilé par plusieurs ouvrières et il est surtout épilé avec les mandibules, les ouvrières saisissent les trichomes dans leur mandibules et les tirent (Ito 1998). Chez les *Thaumatomyrmex* seule une femelle à la fois épile le Penicillata, et elles n'utilisent leurs mandibules que pour manipuler et tenir le Penicillata pendant qu'elles l'épilent avec les tarsi de leurs pattes prothoraciques, c'est aussi un comportement qui suit une séquence bien définie. Même si des espèces de ces deux genres sont spécialisées dans la chasse aux Penicillata, les séquences de chasse et d'épilation diffèrent, notamment parce que ces fourmis ont une morphologie différente et parce les Penicillata chassés par les *Probolomyrmex* peuvent être beaucoup plus grands qu'elles.



A.4.4. L'épilation du Penicillata et des collemboles

Les femelles de certaines guêpes solitaires retirent les poils d'une partie du corps de leur proie pour y déposer leurs œufs (Iwata 1941 ; O'Neil 2001). De manière générale, c'est un comportement assez répandu chez les prédateurs face à une proie qui possède une peau ou une cuticule molle mais recouverte de poils ou de soies qui ne sont pas comestibles et qui gênent l'accès aux parties comestibles. Les espèces de *Probolomyrmex* prédatrices de Penicillata les épilent aussi avant de les manger (Ito 1998 ; T. Kikuchi com. pers. 2005). Même si les femelles adultes peuvent se nourrir d'un Penicillata non épilé, l'épilation doit sans doute être nécessaire pour que les larves puissent consommer le Penicillata de façon à ce qu'elles ne soient pas blessées à cause des trichomes.

Quant à l'écaillage des collemboles, c'est un comportement que les autres fourmis prédatrices de collemboles, telles les Dacetini, ne semblent pas avoir (obs. pers.). Les écailles ne sont pas dentelées comme les trichomes de Penicillata et sont donc inoffensives. *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. mutilatus* d'Itambé, enlèvent aussi les écailles des tergites des Penicillata Synxenidae. Le tapis d'écailles formé a donc peut-être une certaine fonction.

A.4.5. Paralysie du Penicillata

Les *Thaumatomyrmex* paralysent le Penicillata qui peut rester plusieurs dizaines de jours dans le nid sans pourrir. La paralysie n'est parfois pas totale, et le Penicillata se remet sur ses pattes et sort du nid. La paralysie et le stockage des proies sont connus chez d'autres espèces de fourmis, notamment dans le genre *Cerapachys* (voir Hölldobler et Wilson 1990 pp. 569-571 ; Hölldobler et al. 2002 (Metapone)). La paralysie de la proie n'entraînant pas sa mort est un trait ancestral rencontré chez les Hymenoptera solitaires (voir Orivel 2000 p. 59). Mais même si elles peuvent paralyser leur proie et donc les stocker, peu de nids de *Thaumatomyrmex* contenaient des Penicillata. Elles ne chassent peut-être que lorsque ce que c'est nécessaire ou alors, les Penicillata ne sont peut-être pas si faciles à capturer ou alors pas assez abondants.

A.4.6. Adaptations morphologiques et comportements spécifiques à la prédation sur les Penicillata

De manière générale, les proies chassées par les fourmis spécialistes sont des arthropodes habitants du sol (voir Hölldobler & Wilson 1990: 557- 572). Ce sont souvent des proies relativement abondantes mais rapides, qui possèdent des comportements de fuite



élaborés ou qui sont armés avec de remarquables défenses physiques et/ou chimiques. Beaucoup de ces fourmis spécialistes ont développé des mécanismes morphologiques et comportementaux pour contourner les défenses de leurs proies et les capturer (Hölldobler & Wilson 1990). Les Penicillata ont peu de prédateurs et leur défense physique semble particulièrement efficace contre les fourmis (Eisner et al. 1996). Les *Thaumatomyrmex*, qui sont l'un des rares prédateurs spécialisés sur ce groupe de diplopodes, possèdent certaines particularités morphologiques et comportementales qui peuvent être interprétées comme représentant des adaptations à ce régime alimentaire spécialisé :

- Au cours de la chasse, leurs longues mandibules fines et arquées, armées de trois ou quatre dents effilées et pointues, sont particulièrement adaptées à la saisie, au maintien et à la perforation du corps mou du Penicillata capturé. La solide prise mandibulaire permet de ne pas laisser la proie s'échapper pendant que la fourmi la pique avec son aiguillon et attend l'effet paralysant du venin. Ce type de mandibules se retrouve chez *Belonopelta deletrix* Mann (Ponerinae, Ponerini) qui chasse des arthropodes au corps mou au niveau de la litière (Wilson 1955). Ce type de mandibules est donc très probablement une adaptation à la capture d'arthropodes au corps mou.
- La capsule céphalique particulièrement élargie à son bord antérieur, présente des insertions mandibulaires distantes l'une par rapport à l'autre, permettant aux mandibules de bien cercler le Penicillata lors de la capture ou lors de l'épilation. Il existe le même phénomène chez les espèces du genre *Leptogenys* Roger qui chassent principalement des Isopoda (voir Dejean & Evraerts 1997).
- Les grandes soies dressées et régulièrement disposées sur le corps sont peu nombreuses et pourraient bloquer l'action mécanique des touffes de trichomes projetées par le Penicillata. La fourmi enlève ainsi plus facilement les trichomes accrochés à ses soies avec ses pattes en formant notamment des pelotes qu'elle dépose au sol par des mouvements rapides (elle peut aussi s'aider de son aiguillon). Ce comportement particulier de nettoyage représente sans doute aussi une adaptation, alors que généralement les autres fourmis ont du mal à se débarrasser de ces trichomes accrochés à leurs soies, surtout si elles en ont reçu un grand nombre.
- Les comportements de transport et d'épilation des Penicillata sont bien définis.
- La fourmi épile les Penicillata grâce aux soies courtes et robustes de ses pattes prothoraciques.



- Contrairement à leur déplacement à l'extérieur du nid, parfois très rapide si elles sont dérangées, les mouvements des *Thaumatomyrmex* dans le nid sont très lents. Il s'agit sans doute d'éviter que les trichomes tapissant les parois du nid ne viennent s'accrocher à leurs soies et gêner ainsi leurs mouvements (ce qui serait le cas par exemple pour une fourmi prédatrice, comme une espèce légionnaire, entrant vivement dans le nid).
- La taille des colonies est très réduite avec moins de quatre femelles en moyenne. Ces micro-nids pourraient résulter d'une adaptation directe à la prédation sur les Penicillata, particulièrement suivant la constance et la répartition de ces diplopestes dans le milieu, ou alors, correspondre à une stratégie reproductrice permise par cette prédation. Ainsi, la défense passive du nid basée sur l'accumulation des trichomes défensifs des Penicillata, permettrait de maintenir des colonies à très faibles effectifs et même la fondation indépendante par une seule gamergate, sans la nécessité d'un nombre important d'individus, ni de structures morphologiques spécialisées pour défendre le nid, fonction remplie passivement par les trichomes répartis dans le nid de façon adéquate par la fourmi.

Les *Thaumatomyrmex* ont ainsi développées des traits tant morphologiques que comportementaux qui optimisent la chasse, la capture et l'utilisation des Penicillata, surtout en contournant leur défense physique efficace. Cependant, alors que les *Thaumatomyrmex* présentent une morphologie adaptée à la prédation sur les Penicillata, les espèces du genre *Probolomyrmex* qui les chassent aussi, n'ont pas, en particulier, ces longues mandibules fines et arquées, armées de trois ou quatre dents effilées et pointue. On remarquera qu'elles ne possèdent pas non plus de longues soies sur lesquelles pourraient s'accrocher les trichomes des Penicillata. La pilosité de cette fourmi est caractérisée par la présence de pubescences très fines (Wheeler 1928). Cette pilosité très réduite est une particularité du genre (Taylor 1965). *P. dammermani* peut de plus capturer des Penicillata qui font plus de deux fois sa taille alors que *Thaumatomyrmex* sp.1 a beaucoup de mal à chasser les Penicillata plus grands qu'elle. La *Probolomyrmex* après avoir localisé le Penicillata, s'approche déjà avec le gastre recourbé, prête à piquer, dès qu'elle mord une partie de son corps, elle le pique (Ito 1998). Le venin des *Probolomyrmex* a peut-être une action paralysante plus rapide que celui des *Thaumatomyrmex* ce qui lui permet de dominer sa proie plus rapidement. Aux vues des différences morphologiques entre ces deux fourmis spécialisées dans la prédation des Penicillata, il reste donc à déterminer quelles sont les caractéristiques morphologiques limitantes et nécessaires à



la prédation sur ce type de proies. Les adaptations principales à la chasse aux Penicillata pourraient être : 1) une attaque et une paralysie rapides de la proie afin qu'elle ne réussisse pas ou peu à projeter ses trichomes défensifs et 2) un nettoyage calme (lorsqu'une fourmi qui a reçu des trichomes se débat de trop, elle ne fait qu'empirer les choses et se retrouve encore plus boquée), précis et efficace des trichomes que le Penicillata a réussi à envoyer sur son agresseur, celui-ci sera sans doute plus facile si la fourmi n'est pas trop poilue. La situation entre *Thaumatomyrmex* et *Probolomyrmex* pour l'adaptation à la chasse aux Penicillata s'apparente à celle des nombreuses espèces de Dacetini qui possèdent des mandibules spécialisées dans la chasse aux collemboles (Brown & Wilson 1959), alors que d'autres espèces de fourmis qui chassent aussi ces arthropodes, n'ont pas des mandibules particulières, elles sont du morphotype ancestral (voir Wilson 1987b), comme deux espèces du genre *Hypoponera* Santschi (Seifert 2003). La seule morphologie ne fait pas tout et les techniques de chasse sont très importantes qui sont justement adaptées en fonction de la proie et de la morphologie de la fourmi (*e.g.* : Brown & Wilson 1959 ; Masuko 1984 ; Dejean & Evraerts 1997).

Les espèces de *Thaumatomyrmex* diffèrent par la taille générale de leur corps, mais aussi par la forme de la tête, notamment le rapport longueur sur largeur, la longueur des mandibules par rapport à la largeur de la tête, le nombre de dents sur les mandibules, la présence ou l'absence de soies au centre du clypéus, ou encore par la sculpture de la cuticule, les données précises sur leur milieu de vie, leurs sites de nidification et leur régime alimentaire, notamment les proies alternatives aux Penicillata, permettront de donner une signification évolutive à ces caractères morphologiques.

A.4.7. *Thaumatomyrmex* vs Penicillata : coévolution prédateur-proie ?

Le plus vieux fossile connu de Penicillata a été trouvé dans l'ambre du Liban datant du Crétacé Inférieur (Nguyen Duy-Jacquemin & Azar 2004). Selon certains auteurs, cette sous-classe (voir Nguyen Duy-Jacquemin & Geoffroy 2003) aurait son origine entre le milieu du Silurien et le début du Dévonien (ca. 400 MA) si l'on considère les relations phylogénétiques entre les Penicillata et les autres groupes de Diplopoda (Nguyen Duy-Jacquemin & Azar 2004 ; Regier et al. 2005). Quant aux Formicidae, le plus vieux fossile connu date de l'Albien (ca. 105 MA) au Crétacé Inférieur (Perrichot et al. 2008a, 2008b ; voir Moreau 2009) et l'origine supposée de cette famille d'Hyménoptère daterait entre 140-168 MA et 115-135 MA selon les auteurs (voir Moreau 2009). Ces diplopodes auraient donc une ancienneté beaucoup plus grande que les Formicidae.



Les Penicillata présentent une défense physique unique chez les Diplopoda. Elle doit être particulièrement efficace et dissuasive sur les petits Arthropodes, notamment sur ceux dotés de nombreuses soies, comme les fourmis, ou de structures analogues sur lesquelles les trichomes pourront s'accrocher (Eisner et al. 1996).

La morphologie primitive des Penicillata n'est pas connue. Cependant, au Crétacé, ils possédaient déjà un type de soies modifiées, armées de dents et de crochets (Nguyen Duy-Jacquemin & Azar 2004). Toutefois, il n'existe pas actuellement d'évidence montrant que les Penicillata aient acquis leur défense suite à l'apparition des Formicidae. En fait, il semble raisonnable de penser que les Penicillata ont acquis leur défense physique avant l'apparition des Formicidae afin de se protéger d'autres prédateurs vivant comme eux dans la litière. Ainsi, l'hypothèse d'une coévolution Penicillata/Formicidae est contestable. En effet, même si généralement une coévolution entraîne des spécialisations, toutes les interactions spécialisées ne résultent pas forcément d'une coévolution (Thompson 1994). Seule la découverte de nouveaux fossiles de Penicillata et de Formicidae permettrait, à l'aide d'une analyse phylogénétique, de lever complètement le voile sur l'adaptation morphologique de ces espèces. Ainsi, l'existence de caractères apomorphiques, fonctionnellement assortis chez les partenaires de cette relation prédateur-proie appuierait favorablement l'idée d'une adaptation réciproque, c'est-à-dire d'une coévolution au sens strict. Il serait intéressant également d'étudier les différences morphologiques, comportementales et écologiques actuelles entre les divers taxons de Penicillata chassés par les *Thaumatomyrmex* (notamment entre espèces sympatriques et/ou parapatriques) et les autres espèces de fourmis prédatrices de ces diplopodes et les populations ne cohabitant pas avec ce type de prédateur spécialisé. La prédation des *Thaumatomyrmex* est peut-être toutefois trop discrète pour avoir une influence sur les populations de Penicillata qui sont à son contact, et notamment pour que ceux-ci adoptent une contre-défense qui pourrait s'avérer coûteuse et moins efficace contre d'autres prédateurs.

A.5. Conclusion

A.5.1. Régime alimentaire ancestral des *Thaumatomyrmex*

Les mandibules longues, fines et arquées, portant trois ou quatre dents effilées et pointues, des *Thaumatomyrmex* sont uniques chez les fourmis, cependant elles se rapprochent de celles de *Belonopelta deletrix* qui chasse aussi des arthropodes au corps mou, notamment



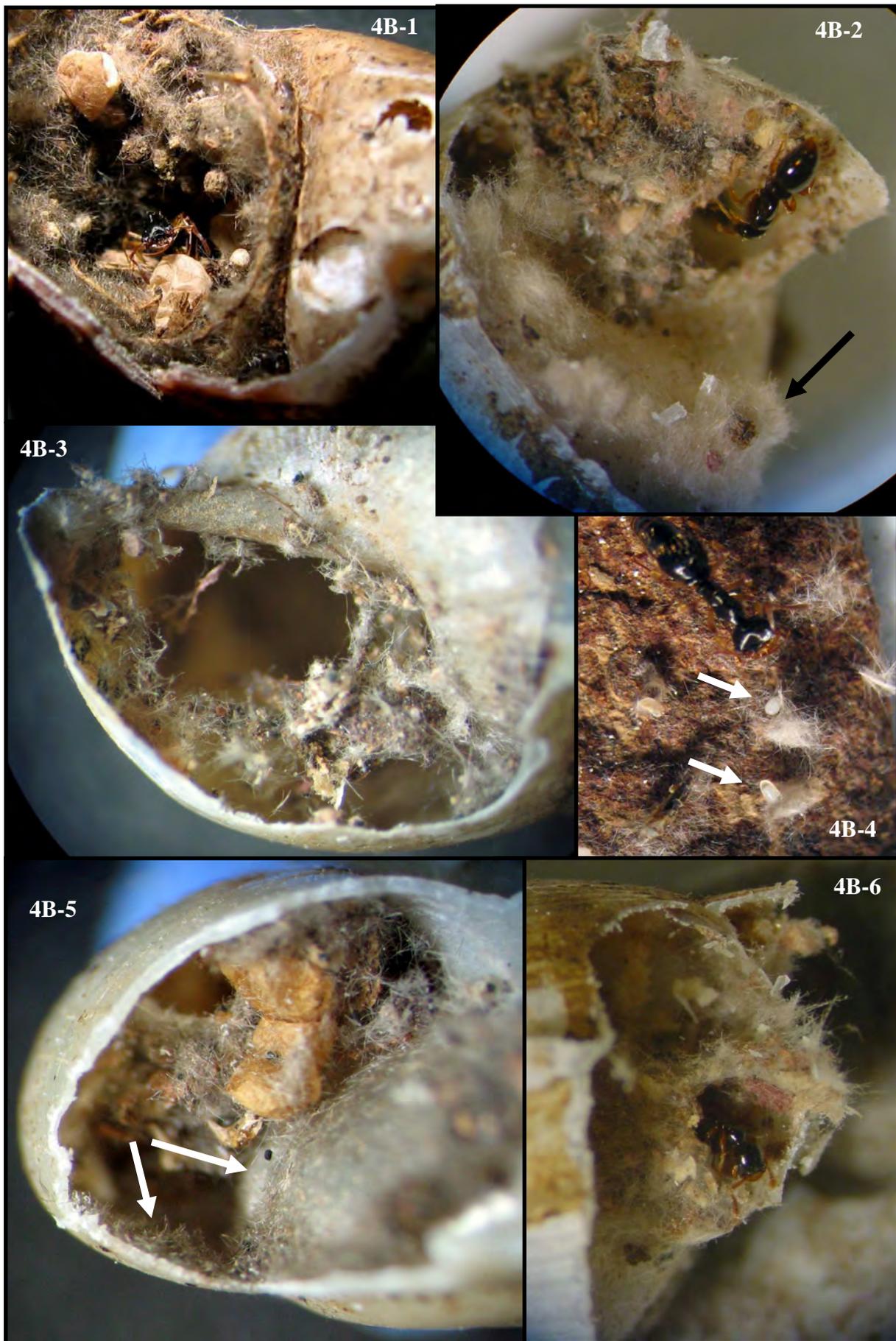
des Diplura, au niveau de la litière (Wilson 1955). Ce type de mandibules est donc très probablement une adaptation à la capture d'arthropodes au corps mou que l'ancêtre des *Thaumatomyrmex* devait chasser de manière générale avant de se spécialiser sur les Penicillata. Les collemboles faisaient peut-être déjà partie des proies capturées par l'ancêtre des *Thaumatomyrmex*, les écaillait-il déjà ?

A.5.2. les coûts et les bénéfices de la chasse quasi exclusive de Penicillata

Chasser exclusivement les Penicillata a-t-il un coût ? Généralement manger un animal ou une plante toxique à un coût (*e.g.* : Brodie & Brodie 1999). La morphologie et le comportement des *Thaumatomyrmex* sont adaptés et optimisés pour la chasse et l'utilisation des Penicillata. Est-ce une spécialisation irréversible ? Certaines espèces semblent toutefois moins spécialisées que d'autres et peuvent avoir d'autres ressources alimentaires, ce qui pourra être crucial si à une époque de l'année les Penicillata viennent à manquer dans le milieu. Autre désavantage, les *Thaumatomyrmex* ne pourront pas coloniser de nouvelles zones tant que les Penicillata ne les auront pas eux même colonisées. Les Penicillata étant relativement fréquents, même en zone anthropisées, ce problème n'existe peut-être pas. Par contre elles dépendront de la présence de structures creuses ou de cavités préconstruites adéquates, en effet, leurs mandibules spécialisées ne permettent pas de creuser ou de déblayer de grandes quantités de matériaux.

En ce qui concerne les avantages : dans tous les écosystèmes explorés à la recherche des *Thaumatomyrmex*, les Penicillata étaient présents et n'étaient pas rares ; ils ne portaient pas de parasites qui pourraient ensuite s'attaquer aux fourmis ; les Penicillata ont peu de prédateurs (connus), ce qui entraîne que les *Thaumatomyrmex* ont peu de compétiteurs, hormis les espèces du même genre, comme le montrent les sympatries qui n'impliquent, à chaque fois, que deux espèces, une grande et une petite (voir chapitre 1), la spécialisation sur les Penicillata peut donc tout de même entraîner ce désavantage au niveau du nombre d'espèces qui peuvent cohabiter dans une localité donnée ; le plus grand avantage est certainement celui de la réutilisation par les espèces de *Thaumatomyrmex* des trichomes défensifs des Penicillata pour la défense de leur propre nid (voir ce chapitre partie B). En effet on peut se demander quel rôle ont ces trichomes qui sont soigneusement placés ou éparpillés à l'intérieur du nid et à son entrée, alors que tous les autres déchets organiques sont jetés en dehors du nid. Pourquoi les trichomes bénéficient-ils d'un traitement particulier ? La partie suivante de ce chapitre représente l'étude effectuée pour comprendre le comportement des *Thaumatomyrmex* vis-à-vis des trichomes.





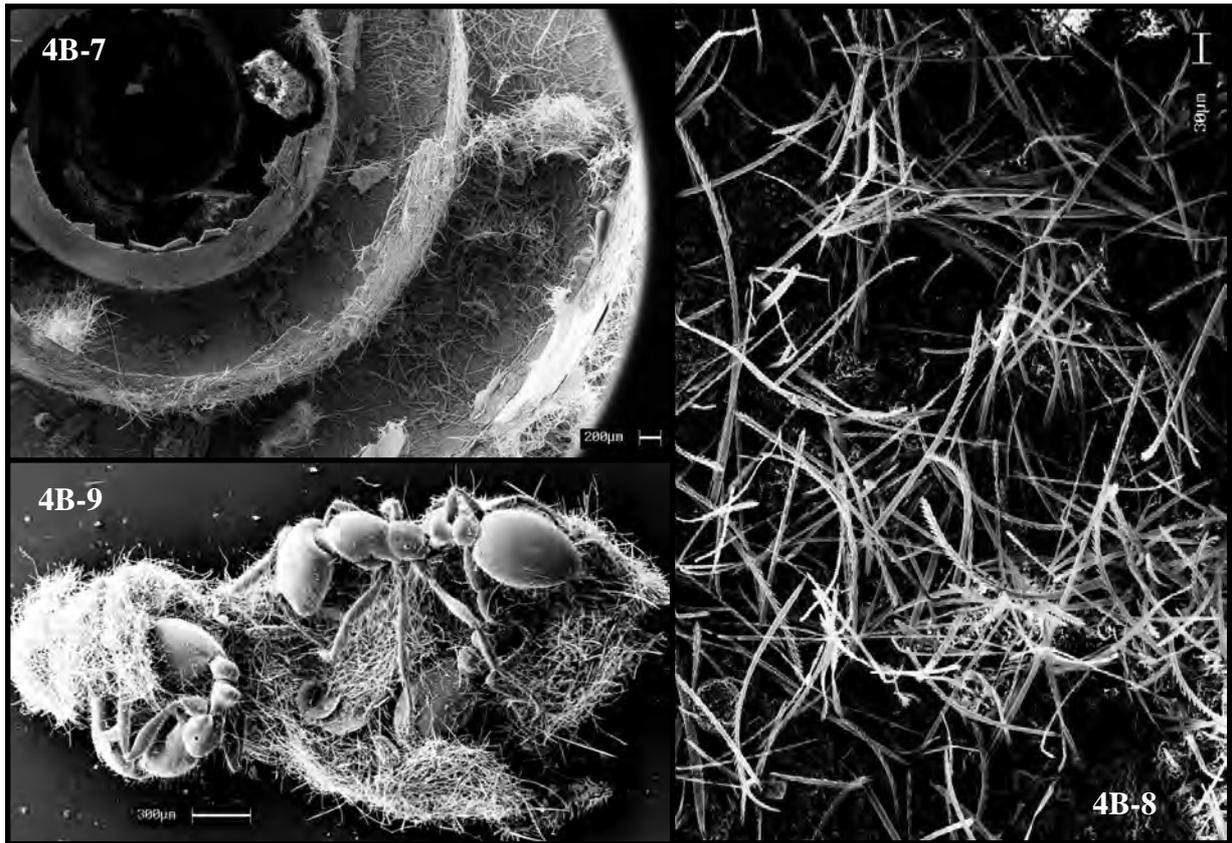


Figure 4B-1. Nid de *Thaumatomyrmex contumax* de Buerarema-BA dans une coquille du morphotype *Megalobulimus* sp. (MG - voir annexe 3) : entrée du nid avec un mur de trichomes de *Penicillata*, de cocons vides et de divers débris, avec une petite ouverture par laquelle sort une femelle.

Figure 4B-2. Nid de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Itambé-BA dans une coquille de morphotype *Neobeliscus calcareus* / *Obeliscus obeliscus* (NC&OO) : deuxième mur de trichomes de *Penicillata* et de divers débris dans la coquille, avec une petite ouverture par laquelle une femelle entre dans le nid. La flèche noire indique les touffes de trichomes de *Penicillata* dentelés et crochus des pinceaux caudaux que les femelles de *Thaumatomyrmex* ont placés entre ce deuxième mur et l'entrée du nid avec le premier mur de trichomes et débris.

Figure 4B-3. Nid de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Ilhéus-BA dans une coquille du morphotype *Leiostracus* sp. (Lsp) : barrière de trichomes et de divers débris, laissant un large passage.

Figure 4B-4. Nid de *Thaumatomyrmex contumax* d'Ilhéus-BA : les flèches blanches indiquent la présence d'œufs recouverts d'une touffe de trichomes dentelés et crochus caudaux.

Figure 4B-5. Nid de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Ilhéus-BA dans une coquille du morphotype *Streptaxis* spp. / *Rectartemon* spp. (S&Rsp) : entrée du nid avec un mur de trichomes de *Penicillata*, deux cocons vides et divers débris, les deux flèches blanches indiquent le tapis de trichomes latéraux et dorsaux dentelés placé juste avant le mur.

Figure 4B-6. Nid de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Itambé-BA dans une coquille de morphotype NC&OO : entrée du nid avec un mur de trichomes de *Penicillata* et de divers débris, avec une petite ouverture par laquelle sort une femelle.

Figure 4B-7. Nid de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Ilhéus-BA dans une coquille du morphotype S&Rsp : les parois de la coquille sont recouvertes d'un tapis de trichomes de *Penicillata* latéraux et dorsaux dentelés et deux grosses touffes de trichomes dentelés et crochus des pinceaux caudaux du *Penicillata* sont placées à différents endroits de la coquille.

Figure 4B-8. Nid de *Thaumatomyrmex mutilatus* de RioClaro-BA : tapis de trichomes de *Penicillata* latéraux et dorsaux dentelés disposés sur le fond du nid.



Figure 4B-9. Trois ouvrières de fourmis *Solenopsis* sp. (Myrmicinae, Solenopsidini) mortes après s'être emmêlées dans les touffes de trichomes de *Penicillata* placées à l'entrée du nid de *Thaumatomyrmex mutilatus* de RioClaro-BA.

B. D'une prédation spécialisée originale à la défense du nid chez un insecte social : réutilisation de la défense des *Penicillata* par les *Thaumatomyrmex*

B.1. Introduction

Le nid est considéré comme un trait ancestral chez les fourmis (Insecta, Hymenoptera, Formicidae) et les autres hyménoptères sociaux, qui leur a permis de développer leur organisation sociale primitive vers l'eusocialité (Evans 1977 ; Bourke & Franks 1995 p. 94 ; Hansell 2005 p. 240-249 ; Wilson & Hölldobler 2005 ; Hölldobler & Wilson 2009 p. 30-31) et sa localisation a dessiné l'histoire évolutive de cet insecte social (Wilson 1959 ; Taylor 2007). Il est le centre de la vie sociale chez les fourmis, il contient notamment la ou les femelles reproductrices et les immatures. C'est une structure permanente ou temporaire qui peut être naturelle ou fabriquée. La plupart des fourmis ne construisent pas de nids aussi élaborés que ceux des guêpes et abeilles sociales, mais tirent avantage d'une variété de structures creuses naturelles comme celles disponibles dans les fruits, les branchettes et les troncs d'arbres tombés ou les terriers abandonnés d'autres animaux (Forel 1874, 1896, 1920 ; Wheeler 1910 ; Hölldobler & Wilson 1990). Les fourmis utilisent parfois des objets ou des matériaux spéciaux pour construire ou transformer le nid en un milieu plus adéquat. Elles peuvent ainsi utiliser de la soie d'origine exogène produite par certains Arthropoda (Baroni Urbani 1989 ; Dejean et al. 1999) ou des champignons (*e.g.* : Weber 1941 (*Apterostigma*) ; Black II 1987 ; Schlick-Steiner et al. 2008 ; Mayer & Voglmayr 2009) pour former les parois du nid. Certaines espèces placent des objets à l'extérieur du nid près de l'entrée, ils servent de piège à énergie solaire ou à eau, alors que d'autres sont disposés à l'intérieur et peuvent être utilisés pour y réguler l'humidité en excès (Hölldobler & Wilson 1990 pp. 373-377 ; Smith & Tschinkel 2005, 2007). D'autres objets jouent plus un rôle dans la défense du nid contre les microorganismes ou les prédateurs. Ainsi, les fourmis *Formica paralugubris* Seifert (Formicinae, Formicini) incorporent de grandes quantités de résine de conifères solidifiée dans leur nid pour inhiber le développement des microorganismes (voir Christe et al. 2003). Des espèces peuvent placer de petites coquilles allongées ou des petits cailloux blancs près de leurs nymphes blanches pour leurrer un macro-prédateur qui s'aventurerait à découvrir le nid (obs. pers. sur *Paratrechina longicornis* Latreille (Dolichoderinae, Dolichoderini), voir



introduction annexe 3). D'autres disposent à l'entrée du nid divers restes d'invertébrés, sans doute pour en camoufler l'unique entrée (obs. pers. sur *Basiceros petiolata* Mayr et *Basiceros rugifera* Mayr (Myrmicinae, Basicerotini), voir annexe 3) ou bien pour attirer d'autres proies (Diniz et al. 1998). Quant aux fourmis du genre *Thaumatomyrmex* Mayr (Ponerinae, Thaumatomyrmecini), dont sans doute toutes les espèces sont spécialisées dans la prédation des Diplopoda Penicillata (voir ce chapitre partie A), ce sont les soies de ces proies qu'au moins six d'entre elles utilisent à l'intérieur de leur nid. Si les restes de Penicillata sont rejetés à l'extérieur du nid où ils se décomposent, les trichomes épilés dans le nid font l'objet de traitements spéciaux. Les trichomes dentelés et crochus des pinceaux caudaux du Penicillata sont généralement regroupés en touffes déposées dans et à l'entrée du nid (fig. 4B-1 à 4B-7). Les trichomes dentelés latéraux et dorsaux, quant à eux, sont le plus souvent répartis à l'entrée et dans le nid dont ils tapissent le sol et les parois (fig. 4B-7, 4B-7 et 4B-8). Les fourmis peuvent assembler les trichomes et les touffes de trichomes les uns aux autres, avec aussi d'autres éléments à décomposition difficile, pour former une barrière ou un mur avec généralement une seule petite ouverture (fig. 4B-1 à 4B-7). La lente décomposition des trichomes ne semble pas entraîner l'apparition d'organismes décomposeurs. Des restes de cuticule de Penicillata peuvent parfois être imbriqués dans le mur de trichomes. Les *Thaumatomyrmex* adaptent la distribution des trichomes dans le nid en fonction de l'architecture initiale de celui-ci. Dans une coquille d'escargot, on pourra ainsi avoir successivement quelques murs de trichomes séparés par des tapis ou des barrières de trichomes de l'entrée jusqu'au fond de la coquille où se trouve la colonie. Pour boucher l'entrée de leur nid, les *Thaumatomyrmex* emploient donc spécifiquement les trichomes associés à des petites particules prises à l'extérieur (elles utilisent parfois aussi, après émergence des imagos, les enveloppes vides de leurs cocons). Les œufs et les larves des *Thaumatomyrmex* sont aussi souvent recouverts de trichomes par les imagos, notamment lorsqu'il n'y a pas de nid défini (fig. 4B-4). Les larves utilisent même les trichomes de Penicillata comme support pour confectionner le cocon. Les *Thaumatomyrmex* n'ont donc pas d'aversion pour les trichomes de Penicillata comme suggéré par Brandão et al. (1991)⁴⁹ avant qu'Eisner et al. (1996) ne démontrent que les Penicillata ont une défense physique et non chimique. Les *Thaumatomyrmex* semblent même réutiliser les trichomes pour leur propre usage. Comme ils sont traités différemment des autres déchets et que les différents types de

⁴⁹ Brandão et al. (1991) ont observé que les femelles de *T. contumax* transportaient les trichomes épilés en dehors du nid, suggérant que les Penicillata produiraient une substance aversive concentrée dans les trichomes. La défense physique et non pas chimique, n'a Depuis, Eisner et al. (1996) ont montré que les trichomes représentent une.



trichomes ne sont pas placés n'importe où dans le nid, la présence de ce comportement particulier suggère qu'il a une certaine fonction et qu'il tire son origine d'une réponse à une pression de sélection qui confère un avantage sélectif aux *Thaumatomyrmex*. Quel est donc le rôle de ces trichomes dans les nids de *Thaumatomyrmex* ? Ceux-ci servent aux Penicillata à se défendre, et à la femelle à protéger ses œufs (Eisner et al. 1996 ; voir ce chapitre partie A4.2). Une fourmi est parfois retrouvée morte à l'entrée du nid des *Thaumatomyrmex*, les trichomes de Penicillata présents sur le sol, entravaient ses pattes (fig. 4B-9), et un nid de *Thaumatomyrmex* sp.1 sans trichomes s'est fait usurper sa coquille d'escargot par un bout de colonie d'*Anochetus simoni* Emery (Formicidae, Ponerinae, Ponerini). La première hypothèse est donc que les *Thaumatomyrmex* s'en servent aussi pour la défense de leur propre nid contre les prédateurs, contre d'éventuels parasites et contre les compétiteurs utilisateurs des mêmes sites de nidification. Nous testons ici la fonction défensive du comportement de réutilisation des trichomes de Penicillata par plusieurs espèces de *Thaumatomyrmex* afin de mieux comprendre la valeur adaptative pour le genre de la prédation spécialisée peu commune dans le monde animal, des Diplopoda Penicillata.

B.2. Matériel et méthodes

B.2.1. Notes : défense des Penicillata chassés par les *Thaumatomyrmex* étudiées

Les Penicillata des familles Polyxenidae et Lophoproctidae chassés par les *Thaumatomyrmex* disposent de la même défense que *Polyxenus fasciculatus* Say (Polyxenidae) étudié par Eisner et al. (1996). Les trichomes des pinceaux caudaux possèdent aussi des crochets chez les espèces collectées de ces deux familles et *Monographis tamoyoensis* Schubart (Polyxenidae) (fig. 4A-29 à 4A-32), le Penicillata le plus souvent trouvé dans les localités de récolte de *Thaumatomyrmex*, se sert de ses trichomes pour se défendre de la même manière que *P. fasciculatus* (obs. pers.).

Pour évaluer l'hypothèse du rôle défensif des structures construites à base de trichomes par les *Thaumatomyrmex*, nous avons testé la capacité d'une espèce spécialisée dans la prédation de fourmis, *Cerapachys* sp. (Cerapachyinae, Cerapachyini) (Wilson 1958 ; Brown 1975 ; Hölldobler 1982) et d'une espèce potentiellement compétitrice des mêmes sites de nidification (coquilles d'escargot), *Anochetus simoni* Emery (Ponerinae, Ponerini) (voir annexe 3), d'envahir les nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 et de *Thaumatomyrmex contumax*



Kempf suivant que les structures à base de trichomes sont présentes ou non dans le nid. Ces deux fourmis vont donc être introduites dans l'aire de fourragement d'un nid de *Thaumatomyrmex* qui possède les structures à base de trichomes (nids AT) et dans un autre qui n'en contient pas (nids ST). Plusieurs colonies de fourmis ont été trouvées dans des coquilles qui avaient été occupées par des *Thaumatomyrmex* (voir annexe 3), mais il n'y avait pas de murs ou de barrières de trichomes, seulement quelques tapis. Les *Cerapachys* et *A. simoni* ont donc aussi été introduites dans l'aire de fourragement d'un ancien nid de *Thaumatomyrmex* (nids TTST), donc sans les femelles, qui possède des tapis de trichomes, mais pas de barrière ou de mur. Les *Cerapachys*, des fourmis d'environ 3 mm de longueur totale du corps, sont utilisées pour tester les nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 (2,7 mm de long) et les *A. simoni*, dont l'ouvrière fait environ 4 mm de long, pour tester les nids de *T. contumax* (4 mm de long). Les paires d'espèces pour les tests correspondent à une logique basée sur la taille des fourmis qui vont être confrontées, les *A. simoni* pourraient notamment difficilement entrer et occuper le nid en plâtre des *Thaumatomyrmex* sp.1.

B.2.2. Détails des colonies ou nids des différentes espèces utilisées

La colonie de *Cerapachys* sp. a été trouvée dans un bout de tronc d'arbre en décomposition sur la litière dans une cacaoyère de la CEPLAC (Ilhéus-BA), elle était composée de deux reines, 25 ouvrières et 15 larves, ces fourmis peuvent entrer dans les coquilles d'escargot sans difficulté, elles ont réussi à capturer des nymphes de *P. longicornis* placées au fond d'une coquille d'*Ostostomus* sp. (voir le détail du type de coquille dans l'annexe 3). La colonie est placée dans un nid en plâtre avec une seule chambre de 2x1,5x0,5 cm de longueur, largeur et hauteur, recouverte d'un bout de verre, dans une petite boîte de 3 cm de diamètre, fermée mais trouée pour que les fourmis puissent en sortir. Entre les tests la boîte de pétri est placée dans une boîte plus grande pour que les fourmis puissent fourrager. L'espèce de *Cerapachys* récoltée a une production phasique du couvain qui entraîne une périodicité dans le fourragement, comme pour d'autres *Cerapachys* (voir Ravary & Jaisson 2002). Lorsqu'il n'y a que des prénymphe dans le nid, les reines pondent une dizaine d'œufs et les ouvrières ne fourragent pas, c'est la phase stationnaire, mais dès l'émergence des nouveaux imagos et des premières larves, les ouvrières sortent du nid pour aller fourrager, c'est la phase de fourragement. Les tests avec les nids de *Thaumatomyrmex* ont donc uniquement été effectués lors de la phase de fourragement.

Un nid d'*Anochetus simoni* contenant 35 ouvrières et 23 cocons a été récolté dans la même localité, dans une coquille d'escargot. Elles ont été élevées dans un nid en plâtre du



même type que ceux utilisés pour élever les nids de *T. contumax*. Elles sont nourries avec des larves de termites tous les deux-trois jours (Insecta, Isoptera).

Quatre nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Itambé-BA (T. sp.1 N69, N71, N75 et N77) et six de *T. contumax* d'Ilhéus-BA (T. contumax N29, N30, N31, N32, N33 et N34) ont été choisis pour les tests de défense. Les détails de la récolte de ces nids, des localités et des élevages sont donnés respectivement dans l'annexe 6 et le chapitre 2. Le nid des *T. contumax* pour cette étude est celui en plâtre. Ces nids ont été utilisés pour les expériences six mois après avoir été mis en élevage pour *Thaumatomyrmex* sp.1 et quatre mois pour *T. contumax* (1 mois pour T. contumax N34). Cela afin de permettre à chaque nid de *Thaumatomyrmex* de reconstituer dans le nid en plâtre les structures à base de trichomes qui sont trouvées dans les nids naturels. Les femelles des nids T. sp.1 N69 et N75 et les nids T. contumax N31, N32 et N33 ont construit de bonnes structures à base de trichomes, ce sont les nids testés avec trichomes (AV), alors que pour les nids T. sp.1 N71 et N77 et les nids T. contumax N29, N30 et N34, les structures de trichomes étaient moins en place et elles ont été retirées du nid à l'aide d'une pince et d'un coton tige de façon à ce qu'il n'y ait quasiment plus de trichomes dans le nid, ce sont les nids testés sans trichomes (ST), les nids contrôle. Les nids AT et ST contiennent le nid complet de *Thaumatomyrmex* avec des femelles et du couvain qui est généralement placé dans l'une des chambres les plus éloignées de l'entrée du nid. Les barrières et les murs de trichomes à l'entrée du nid ou des chambres, ainsi que les touffes de trichomes caudaux sur les parois, ont été retirés à l'aide d'une pince dans deux anciens nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 et deux aussi de *T. contumax*. Il ne reste donc plus que les tapis de trichomes dans ces nids, ce sont les nids avec tapis de trichomes mais sans *Thaumatomyrmex* (TTST). Le contrôle de ce dernier test, est un nid du même type mais qui n'a jamais été utilisé par les *Thaumatomyrmex* et qui ne contient donc aucun trichome ni de *Thaumatomyrmex* (STST). Les nids TTST et STST ne contiennent donc pas de *Thaumatomyrmex*, mais des nymphes de *Paratrechina longicornis* Latreille (Dolichoderinae, Dolichoderini), d'une colonie récoltée dans un bâtiment du CEPEC (Ilhéus-BA), ont été placées dans la dernière chambre du nid, en lieu et place du couvain des *Thaumatomyrmex*.

B.2.3. Introduction des *Cerapachys* et des *A. simoni* dans l'aire de fourragement des *Thaumatomyrmex*

Dans les boîtes où sont élevées les *Thaumatomyrmex*, il y a le nid avec les fourmis et un nid vide, ce dernier est bouché. Les ouvrières de *Cerapachys* et d'*A. simoni* suivent généralement les parois de la boîte, une barrière de carton qui va de la paroi de la boîte



jusqu'à l'entrée du nid est donc utilisée pour orienter ces fourmis vers l'entrée du nid des *Thaumatomyrmex*.

Le nid de *Cerapachys* dans la boîte de pétrie de 3 cm, trouée, est placé directement dans l'aire de fourragement du nid des *Thaumatomyrmex*, à 5 cm de l'entrée. Quant aux *A. simoni*, 20 ouvrières sont retirées de leur nid et placées dans une boîte de pétrie de 3 cm qui sera ouverte une fois placée dans l'aire de fourragement du nid des *Thaumatomyrmex*.

Dès que la boîte de pétrie des *Cerapachys* ou des *A. simoni* est placée dans l'aire de fourragement du nid de *Thaumatomyrmex* sp.1 pour les premières et *T. contumax* pour les secondes, les observations durent 30 minutes. Le test est positif, noté « 1 », lorsqu'au moins une ouvrière de *Cerapachys* ou d'*A. simoni* a atteint la chambre où se trouve le couvain avant la fin des 30 minutes d'observation ; il est négatif, noté « 0 », dans le cas contraire. Dès qu'une *Cerapachys* ou une *A. simoni* atteint la chambre à couvain d'une *Thaumatomyrmex*, le test est arrêté et la fourmi intruse immédiatement retirée pour ne pas causer plus de perturbations au nid de *Thaumatomyrmex*. Les nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 sont réutilisés cinq fois chacun, les nids de *T. contumax*, trois fois chacun, il n'y a qu'un test par nid par jour. Les résultats pour les nids tests de chaque espèce de *Thaumatomyrmex* (AT et TTST) et les nids contrôle (ST et STST) sont rentrés dans un tableau de contingence et le test exact du Khi-deux a été utilisé pour comparer la répartition des effectifs.

B.3. Résultats

B.3.1. *Thaumatomyrmex* sp.1 vs *Cerapachys*

Lors des dix tests effectués avec les nids AT, les *Cerapachys* n'ont jamais réussi à pénétrer dans la chambre à couvain des nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 (tableau 4B-1). Dès qu'elles touchent les trichomes du mur ou de la barrière placée à l'entrée du nid ou dans le couloir entre la première chambre (qui est la plus près de l'entrée) et la deuxième, elles reculent et passent leur chemin. Celles qui se sont emmêlé les antennes avec les trichomes à crochets, paniquent et essayent précipitamment de les enlever, ce qu'elles parviennent à faire généralement au bout de quelques minutes. Par deux fois une femelle de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'un nid dont le mur est situé dans le couloir entre la première et la deuxième chambre, a passé ses antennes par le trou dans le mur de trichomes, une fois lorsqu'une *Cerapachys* était rentrée dans la première chambre et une autre fois lorsque celle-ci venait tout juste d'en sortir, la *Thaumatomyrmex* sp.1 a reculé précipitamment et a pris une touffe de trichomes à crochets



placée sur la paroi de la deuxième chambre et l'a disposée au niveau du trou dans le mur de trichomes mais sans le boucher. A la fin du dernier test d'un des nids, l'ouvrière de *Cerapachys* a emmêlé ses antennes aux trichomes du mur et en se débattant elle a presque complètement retiré le mur de l'entrée du nid, les autres ouvrières auraient pu alors pénétrer dans le nid.

Contrairement aux tests effectués avec les nids AT, lors des dix tests effectués avec les nids ST, les *Cerapachys* ont toujours réussi à pénétrer dans la chambre à couvain des nids ST de *Thaumatomyrmex* sp.1 (Khi-deux = 10 - p = 0,002) (tableau 4B-1), provoquant la panique chez ces dernières, soit elles sortaient du nid seules, soit elles tentaient d'emmenner un immature dans leurs mandibules.

Pour les nids sans individus de *Thaumatomyrmex* sp.1, mais avec des nymphes de *P. longicornis* à la place, qu'ils aient des tapis de trichomes ou qu'ils n'aient aucun trichome, les *Cerapachys* ont toujours réussi à pénétrer jusqu'à la chambre à couvain (tableau 4B-1) et la colonie a même déménagé dans le nid dans cinq cas.

Tableaux 4B-1 et 4B-2. Nombre de fois qu'une fourmi intruse (*Cerapachys* pour *Thaumatomyrmex* sp.1 ou *Anochetus simoni* pour *Thaumatomyrmex contumax*) a réussi à pénétrer (nombre d'invasions réussies) dans la chambre à couvain de la *Thaumatomyrmex* suivant que le nid de *Thaumatomyrmex* contenait (AT et ST) ou non (TTST et STST) des individus de *Thaumatomyrmex* et avait des tapis, des barrières et des murs de trichomes(AT), seulement des tapis (TTST) ou aucun trichome (ST et STST).

4B-1	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1			
	AT	ST	TTST	STST
Nombre d'invasions réussies (n = 10)	0	10	10	10

4B-2	<i>Thaumatomyrmex contumax</i>			
	AT	ST	TTST	STST
Nombre d'invasions réussies (n = 9)	0	9	9	9

B.3.2. *Thaumatomyrmex contumax* vs *Anochetus simoni*

Les résultats sont les mêmes que pour *Thaumatomyrmex* sp.1, lors des neuf tests avec les nids AT, aucune *A. simoni* n'a réussi à pénétrer dans les nids de *T. contumax* au-delà de la partie du nid protégée par un mur de trichomes (tableau 4B-2). Les *A. simoni* reculaient dès qu'elles rentraient en contact avec le mur de trichomes et étaient paniquées dès que des trichomes s'emmêlaient leurs antennes ou leurs pattes. Aucun comportement particulier des femelles de *T. contumax* n'a été observé.



Contrairement aux tests effectués avec les nids AT, lors des neuf tests effectués avec les nids ST, les *A. simoni* ont toujours réussi à pénétrer dans la chambre où se trouvait le couvain des *T. contumax* (Khi-deux = 9 - p = 0,004) (tableau 4B-2). Lors d'un test, les *A. simoni* ont été laissées s'installer dans le nid des *T. contumax*, même si les *A. simoni* n'ont pas été spécialement agressives vis-à-vis de celles-ci, les *T. contumax* ont chacune à leur tour quitté le nid, en réussissant toutefois à emporter leur couvain.

Pour les nids sans individus de *T. contumax*, mais avec des nymphes de *P. longicornis* à la place, qu'ils aient des tapis de trichomes ou qu'ils n'aient aucun trichome, les *A. simoni* ont toujours réussi à pénétrer jusqu'à la chambre à couvain (tableau 4B-2) et se sont installées dans le nid.

B.4. Discussion

B.4.1. Les trichomes : une défense passive efficace ?

Les murs et les barrières de trichomes préviennent l'intrusion d'une espèce prédatrice de fourmis et d'une espèce compétitrice des sites de nidification des *Thaumatomyrmex*, ils ont un effet dissuasif. La présence seule des tapis trichomes dentelés latéraux et dorsaux ne remplit pas ce rôle et les femelles de *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* dans un nid sans murs ou barrières de trichomes dentelés et crochus caudaux ne sont pas capables de le défendre et le fuient en tentant d'emporter ou non leur couvain. Les murs et les barrières de trichomes représentent donc la seule ligne de défense des *Thaumatomyrmex*. Les murs sont constitués en grande partie avec les trichomes caudaux à crochets des Penicillata, ceux que la femelle *Thaumatomyrmex* épile en premiers et qu'elle place sous forme de touffes à l'entrée du nid et sur ses parois. Les touffes de trichomes à crochets sur les parois du nid pourraient même servir de réserve en cas de besoin. Des femelles de *Thaumatomyrmex* sp.1 sentant un danger ont renforcé le mur de trichomes déjà en place en y ajoutant une touffe de trichomes à crochets prise sur la paroi du nid. Ce sont ses trichomes à crochets dont se servent les Penicillata (Polyxenidae et Lophoproctidae) pour se défendre, grâce à leurs crochets ils s'accrochent aux soies de l'agresseur et entravent ses mouvements. La plupart des fourmis paniquent lorsqu'elles se font entraver de cette manière et bien souvent leur agitation ne fait qu'augmenter le problème.

Les trichomes dentelés latéraux et dorsaux des Penicillata ne portent pas de crochets, les *Thaumatomyrmex* tapissent le sol de ces trichomes. Ces trichomes ne jouent pas un rôle dans



la défense contre les fourmis, puisque les ouvrières de *Cerapachys* et d'*A. simoni* n'ont réussi à pénétrer dans un nid qu'avec ce type de trichomes. Cela vient confirmer les observations de terrain : certaines coquilles d'escargot avaient des tapis de trichomes, signe que des *Thaumatomyrmex* les avaient occupées, et elles abritaient quand même une colonie d'une autre fourmi.

Les *Thaumatomyrmex* ne sont pas gênées par les trichomes grâce à leurs adaptations morphologiques et comportementales. Leur cuticule est lisse ou juste finement striée et elle porte des grandes soies dressées et régulièrement disposées sur le corps qui sont peu nombreuses et pourraient bloquer l'action mécanique des touffes de trichomes projetées par le *Penicillata*. La fourmi enlève ainsi plus facilement les trichomes accrochés à ses soies avec ses pattes en formant notamment des pelotes qu'elle dépose au sol par des mouvements rapides (elle peut aussi s'aider de son aiguillon). Ce comportement particulier de nettoyage représente sans doute aussi une adaptation. Dans leur nid rempli de trichomes, les *Thaumatomyrmex* ont des déplacements très lents et lors du passage des barrières ou des murs, elles peuvent glisser sur le sol de trichomes en projetant leurs pattes métathoraciques bien étendues horizontalement vers l'arrière, en étendant leur corps horizontalement et en rampant grâce à leurs pattes antérieures.

Généralement les autres fourmis ont du mal à se débarrasser de ces trichomes accrochés à leurs soies, surtout si elles en ont reçu un grand nombre et lorsque l'une d'elles pénètre à vive allure dans un nid de *Thaumatomyrmex* avec des barrières et des touffes de trichomes à crochets sur les parois, elle s'emmêle avec les trichomes, se débat, et s'emmêle encore plus. Elle ne survivra généralement pas à ce traitement. La défense à base de barrière et de murs de trichomes à crochet atteint ses limites lorsque la fourmi intruse emporte les touffes de trichomes avec lesquelles elle s'est emmêlée, laissant une faille dans le mur qui peut être exploitée par les autres ouvrières fourrageuses de la fourmi, ce qui pourrait être critique si c'est une fourmi légionnaire (voir annexe 4) dont les ouvrières fourragent en masse et se suivent.

Les nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Itambé-BA ont été trouvés le plus souvent dans des coquilles de morphotype *Neobeliscus clacareus/Obeliscus obeliscus* (NC&OO) (voir chapitre 3 et annexe 3). Les fourmis avaient le plus souvent construit deux voire trois murs de trichomes ou plus, tout le long de la coquille. La coquille de ce morphotype est conique et très allongée, avec une petite ouverture ellipsoïdale. Ce morphotype est uniquement abondant à Itambé-BA et les coquilles des autres morphotypes rencontrés dans les autres localités, n'ont



pas cette forme conique très allongée. Cette forme est peut-être plus adaptée à la construction d'un mur de trichomes, mais celle des coquilles qui sont héliciformes planes, devrait l'être tout autant. La particularité de la myrmécofaune conchicole d'Itambé-BA est la forte présence de la fourmi *Wasmannia auropunctata* Roger (Myrmecinae, Blepharidattini) dans les coquilles, y compris dans celles qui avaient déjà été utilisées par les *Thaumatomyrmex* et qui ont encore des tapis de trichomes (voir annexe 3). Cette espèce rentre en concurrence avec *Thaumatomyrmex* sp.1 pour l'occupation des coquilles (voir annexe 3). La construction de plusieurs murs de trichomes par les *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Itambé-BA dans les coquilles qu'elles occupent, peut donc résulter de cette compétition.

Des trois nids de *Thaumatomyrmex* sp.11 trouvés dans un endocarpe de *Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell (Plantae, Fabales, Fabaceae), deux partageaient le fruit avec une colonie d'une autre espèce. Cette défense à base de trichomes peut leur permettre de pouvoir cohabiter avec l'autre espèce de fourmis.

Dans l'aire Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata deux raids sur la litière de la fourmi légionnaire *Eciton burchelli* Westwood et deux autres *Labidus* sp. (Ecitoninae, Ecitonini) ont été observés l'année précédant la récolte de 34 nids de *T. contumax* dans des tiges de bambou posées sur le sol. Ces raids ne semblent pas avoir eu une influence négative sur la population de *T. contumax* alors que les attaques des fourmis légionnaires ont un impact significatif sur les communautés de proies (voir Powell & Baker 2008). A chaque fois le front du raid était déjà passé là où étaient les tiges de bambou et l'exploration de ces tiges par les fourmis légionnaires n'a donc pas pu être observée. La défense du nid des *Thaumatomyrmex* est efficace contre ces fourmis, ou alors ces dernières ne s'intéressent pas à elles.

Dans les nids d'élevage, les œufs sont placés en paquet de deux jusqu'à une dizaine d'unité ou alors tout seuls sur le sol, ils sont parfois placés recouverts de trichomes par les femelles dans un coin d'une chambre. Lorsqu'il n'y a pas de cavité fermée disponible, les femelles entourent ou recouvrent toujours les œufs et les petites larves de trichomes et d'autres objets disponibles (fig. 4B-4).

Cette défense passive basée sur les trichomes de Penicillata est physique, cependant un rôle chimique dissuasif ou répulsif ne peut pas être exclu, notamment si les trichomes possèdent une signature chimique caractéristique que les fourmis peuvent apprendre à éviter suivant l'expérience négative qu'elles ont eue avec des Penicillata ou avec les murs de trichomes des *Thaumatomyrmex*. Les Penicillata pourraient eux-mêmes être attirés par les structures à base de trichomes présentes dans une cavité. L'attraction d'une proie spécifique



vers le nid a ainsi été observée chez certaines espèces de fourmis du genre *Leptogenys* Roger (Ponerinae, Ponerini) (Dejean & Evraerts 1997).

Aucun parasite n'a été observé dans les nids des *Thaumatomyrmex* élevés en laboratoire. Mais il y a eu une suspicion de parasitisme par un Strepsiptera (Insecta) chez *T. contumax*, qui n'a pas été confirmée. Ce sont de très petits parasites dont les mâles de certaines espèces parasitent des fourmis (la femelle parasite alors un autre insecte) (voir Hughes et al. 2003). Le mâle, encore jeune larve, entre sans doute dans le nid de la fourmi en s'accrochant à une ouvrière fourrageuse ; une fois dans le nid, il parasite l'une des larves de la fourmi et la laisse atteindre le stade adulte tout en continuant son propre développement ; lorsqu'il est prêt à émerger, il manipule apparemment le comportement de son hôte devenu imago et oblige la fourmi à sortir du nid alors qu'il est toujours dans son gastre (voir Hughes et al. 2003). Si un Strepsiptera parasite une *Thaumatomyrmex*, à aucun moment il ne sera en contact critique avec les trichomes présents dans le nid. Le mode de parasitisme des Strepsiptera est une bonne tactique pour parasiter les *Thaumatomyrmex* tout en évitant leur défense de trichomes en utilisant la fourmi même pour entrer et sortir du nid. La défense des *Thaumatomyrmex* reste tout de même une défense globale contre de nombreux prédateurs, parasites et compétiteurs, les Penicillata eux-mêmes semblent avoir peu de prédateurs.

La défense passive et dissuasive des *Thaumatomyrmex* est un type de défense qui est bien adapté pour la stratégie de fondation du nid par une femelle seule, parce qu'elle est aussi efficace, que la femelle soit dans son nid ou en train de fourrager à l'extérieur. Elle est même plus efficace que la défense de certaines guêpes Polistinae (Hymenoptera, Vespidae) qui enduisent le pétiole d'accès au nid d'une substance qui repousse les fourmis (voir Jeanne 1975), parce que le nid est dans une cavité fermée et les immatures peuvent être directement recouvert de trichomes pour les protéger, alors que chez ces guêpes, les nids sont suspendus et sont à la merci des prédateurs ou des parasites volants. Cette défense peut donc permettre à une gamergate de *Thaumatomyrmex* de fonder seule son nid et de nombreux nids ont effectivement été trouvés ne contenant qu'une seule gamergate (voir chapitre 5).

B.4.2. Autres rôles possibles pour les murs et les barrières de trichomes caudaux à crochets et rôle des trichomes dentelés latéraux et dorsaux

Si les trichomes dentelés latéraux et dorsaux ne servent pas aux *Thaumatomyrmex* pour se défendre des autres fourmis, les *Thaumatomyrmex* en tapissent leur nid et doivent donc avoir eux aussi leur rôle à jouer dans le nid de ces fourmis. Dans les nids de *Thaumatomyrmex* rencontrés dans la terre ou les monticules épigés en terre de termitière (voir chapitre 3), ces



trichomes peuvent permettre de surélever les immatures et de les protéger ainsi des champignons ou d'un excès d'humidité sur le sol. Les tapis de trichomes peuvent aussi être efficaces contre les petits invertébrés comme les acariens en gênant leurs déplacements.

Les nombreux murs de trichomes dans les nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Itambé-BA servent sans doute à se défendre contre les *W. auropunctata*, mais peuvent aussi servir à mieux réguler la température et l'humidité dans la coquille, notamment parce cette localité reçoit peu de pluies, qui, lorsqu'elles tombent, peuvent être très fortes (voir chapitre 2). Les trichomes emprisonnent de l'air et leur fin maillage permet de créer une couche que l'eau ne pourra pas traverser. Dans les coquilles, les murs de trichomes pourraient servir de barrière imperméable lors de l'inondation de courte durée et à mieux garder l'humidité relative de l'air plus constante et élevée lors des périodes sèches.

Les larves mortes sont mises en dehors du nid et sont souvent couvertes partiellement ou complètement de trichomes. Est-ce que la femelle a recouvert volontairement la larve de trichomes pour éviter par exemple la propagation des champignons ou est-ce que lorsque la femelle a sorti la larve du nid les trichomes se sont accrochés à son corps ?

B.4.3. Les écailles des Penicillata Synxenidae et les écailles de collemboles (Insecta, Collembola)

Les Penicillata Synxenidae et les collemboles ne possèdent pas les trichomes crochus des Penicillata Polyxenidae et Lophoproctidae, pourtant, ils sont pareillement épilés et écaillés par les *Thaumatomyrmex*, notamment *Thaumatomyrmex* sp.1 qui est la seule espèce de *Thaumatomyrmex* pour laquelle une proie alternative au Penicillata, les collemboles, a été trouvée (voir ce chapitre partie A). Dans les coquilles d'escargot utilisées par un nid de *Thaumatomyrmex* sp.1, les écailles, qu'elles soient des Synxenidae ou des collemboles, ne semblent pas éparpillées dans tout le nid, mais forment des paquets en certains points, comme si la fourmi avait écaillé l'animal toujours au même endroit, sans se déplacer dans le nid comme elle fait avec les autres Penicillata. Les écailles des Penicillata Synxenidae et des collemboles ne représentent pas une défense physique et ne peuvent donc pas blesser les imagos ou les larves de *Thaumatomyrmex*. Elles ne devraient donc pas avoir à les enlever surtout que de nombreuses autres espèces de fourmis chassent les collemboles et aucune n'est connue pour les écailler avant de les manger. Les écailles des Penicillata Synxenidae et des collemboles ont-elles alors, elles aussi, une fonction ? Pourraient-elles par exemple porter des substances anti-pathogènes ? Les *Thaumatomyrmex* ont-elles commencé à chasser/épiler (écailler) les Penicillata ou les collemboles ? Dans le cas où la prédation des collemboles est



un caractère dérivé dans le genre, leur écaillage résulte sans doute d'un stéréotype comportemental des *Thaumatomyrmex* qui consiste à retirer systématiquement les soies d'une proie avant de la donner aux larves.

B.4.4. Les *Thaumatomyrmex* : seule cas de la réutilisation de la proie (animale) par un prédateur ?

La réutilisation physique de certaines parties de la proie par le prédateur n'est pas un phénomène nouveau dans le monde animal. Ainsi, certains prédateurs se servent des restes de leurs proies pour se camoufler des autres proies, voire pour les attirer, mais aussi pour se camoufler de leurs propres prédateurs (*e.g.* : McMahan 1982 ; Tietjen et al. 1987). Ainsi, certains Neuroptera (Insecta), retirent et appliquent sur leur corps la cire de leurs proies, des Hemiptera (Insecta), ce comportement leur permet sans doute d'approcher plus facilement leurs proies, mais les protège surtout des attaques des fourmis qui gardent celles-ci et qui confondent donc les Neuroptera avec elles (Eisner et al. 1978 ; Eisner & Silberglied 1988). Les restes de la proie peuvent avoir d'autres fonctions, ainsi chez le crabe des broméliées, *Metopaulias depressus* Rathbun (Crustacea, Malacostraca, Decapoda, Brachyura, Grapsidae), la femelle ajoute des coquilles d'escargot du mollusque qu'elle vient de consommer, dans la cavité remplie d'eau où elles élèvent leur progéniture pour en augmenter le pH et la concentration en Ca^{2+} (Diesel 1992, 1997). Des opilions Trogulidae (Arachnida, Opiliones) et des coléoptères Drilidae (Insecta, Coleoptera) dépendent des escargots pour leur alimentation, mais aussi pour une partie de leur cycle de vie : l'escargot est mangé et ses restes non consommés sont sortis de la coquille dans laquelle la femelle pondra ses œufs (voir Nyffeler & Symondson 2001). En ce qui concerne les fourmis, il existe quelques rares cas de réutilisation de la proie ou de ses structures : *Formica montana* Emery (Formicinae, Formicini) annihilent le pouvoir protecteur de la salive d'un Hemiptera en y appliquant de la terre qui va absorber la salive et qui sera utilisée pour la construction d'un abri, l'Hemiptera sera lui mangé (Henderson et al. 1990) ; quant à *Discothyrea oculata* Emery (Proceratiinae, Proceratiini), les colonies matures vivent à l'intérieur même des cocons de l'araignée dont elles vont consommer les œufs, l'oothèque de l'araignée fournit le refuge et l'alimentation (Dejean et al. 1999) ; on pourrait aussi citer tous les cas de termitolestie (Wheeler 1910 ; Hölldobler & Wilson 1990), lorsque la fourmi termitophage utilise la termitière pour nidifier. Cependant, le cas des *Thaumatomyrmex*, correspond donc, à notre connaissance, au premier cas décrit et argumenté de la réutilisation de la défense de la proie pour sa propre défense passive chez une fourmi et sans doute aussi chez un insecte social. Elles utilisent



comportementalement la défense physique d'un autre animal, en l'occurrence leur proie principale, pour leur propre défense. Cela se rapproche du cas du crabe décorateur, *Libinia dubia* H. Milne-Edwards (Crustacea, Decapoda, Brachyura) qui décore sa carapace d'algues toxiques, qu'il ne consomme pas ou très peu (Stachowicz & Hay 1999) ou de celui des larves d'un chrysope (Insecta, Neuroptera, Chrysopidae) qui construit un manteau défensif à partir des trichomes de sycomore (*Platanus wrightii* S. Watson - Plantae, Proteales, Platanaceae) sur les branches duquel il recherche ses proies. Les cas de réutilisation comportementale par un animal de la défense chimique ou physique d'un autre organisme pour sa propre défense, ne sont pas nombreux, alors que les cas de séquestration de la défense chimique d'un autre organisme, principalement des plantes notamment chez les insectes, dans le corps de l'animal qui devient alors lui-même toxique, sont beaucoup plus nombreux (e.g. : Duffey 1980). Dans ces derniers cas, il y a, comme chez les *Thaumatomyrmex*, un lien entre la fonction prédatrice et la défense de l'individu.

La défense des *Thaumatomyrmex* est le premier cas, à notre connaissance, de la réutilisation comportementale de la défense physique de sa proie par un prédateur afin d'acquérir une défense dissuasive et non plus basée sur le camouflage.

B.5. Conclusion

B.5.1. La défense du nid chez les insectes sociaux

Chez les insectes sociaux, le nid est le centre de la vie sociale, il contient notamment la ou les femelles reproductrices et les immatures, voire des ressources alimentaires, il est donc le point central de l'action défensive. L'architecture, qui camoufle ou est très résistante, et la location du nid sont souvent les premières lignes de défense (Jeanne 1975 ; Hermann & Blum 1981 ; Ayasse & Paxton 2002). Certaines fourmis possèdent en plus des caractéristiques morphologiques qui permettent de défendre activement le nid et notamment son entrée en la bloquant (voir d'Hölldobler & Wilson 1990 : 393-394), ou alors forment des colonies populeuses dont la capacité de recrutement d'un grand nombre d'ouvrières permet de faire face aux attaques. Chez les fourmis, parmi les autres types de défense, on trouve le blocage de l'entrée à l'aide d'objets, comme une graine ou un petit caillou (voir Ramos 2003 (thèse Meire)) ; l'entretien de plusieurs nids, mais l'occupation d'un seul, les autres servant de refuge en cas d'attaque (voir McGlynn 2007) ; voire les deux types de stratégies (e.g. : Longino 2005b). Chez d'autres insectes sociaux, l'invasion du nid peut aussi être prévenue en



appliquant au niveau des accès au nid des substances, d'origine endogène ou exogène, répulsives et/ou gluantes, notamment contre les fourmis, telles des sécrétions corporelles chez les Polistinae et les Stenogastrinae (Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae) (Jeanne 1975 ; Turillazzi 1991 ou de la résine de diverses plantes collectées par plusieurs abeilles (Hymenoptera, Apoidea) (voir Ayasse & Paxton 2002 ; Duangphakdee et al. 2009). L'utilisation de substances ou de matières répulsives ou dissuasives, pour éloigner les prédateurs de l'entrée du nid, n'est pas connue chez les Formicidae, les *Thaumatomyrmex* ont donc développé un type de défense passive dissuasive inédite chez cette famille d'hyménoptères et chez les autres animaux.

Les *Thaumatomyrmex* ne possèdent aucun moyen de défense basé sur une quelconque caractéristique corporelle ou sur la force du nombre, puisqu'elles forment des nids de moins de quatre femelles en moyenne (voir chapitre 5) et certains sites de nidification qu'elles utilisent sont peu exploités par les autres fourmis, comme les coquilles d'escargot (voir chapitre 3). Les espèces du genre *Probolomyrmex* connues pour se nourrir aussi principalement de Penicillata, ont ces caractéristiques, notamment la nidification dans les coquilles d'escargot, même si la taille des colonies est supérieure, mais tourne autour d'une dizaine ou d'une vingtaine d'ouvrières, sans doute parce que la reproduction est assurée par une femelle de morphotype gyne (Ito 1998 ; Kikuchi & Tsuji 2002 ; T. kikuchi com. pers. 2005). Les espèces de ce genre utilisent sans doute elles aussi les trichomes de Penicillata pour défendre leur nid. Retrouver les mêmes caractéristiques chez des fourmis, au même régime alimentaire, de deux genres et deux sous-familles différents, indique que celles-ci ont sans doute subi une évolution parallèle liée à leur prédation spécialisée sur les Penicillata. Cette prédation spécialisée semble donc exercer une pression de sélection, ou favorise l'apparition de certains traits caractéristiques de modes de vie et de comportements et elle doit avoir une certaine valeur adaptative pour ces fourmis.

B.5.2. En quoi la spécialisation alimentaire sur les Diplopoda Penicillata constitue-t-elle un avantage sélectif ? Quel est le lien entre celle-ci et les autres caractéristiques écologiques et comportementales des *Thaumatomyrmex* ?

La prédation spécialisée des Penicillata semble peu commune, tant chez les fourmis que chez les autres invertébrés. Elle semble offrir pourtant de nombreux avantages et peu d'inconvénients :



1. Les Penicillata ont-ils peu de prédateurs, notamment chez les fourmis, ce qui implique que les *Thaumatomyrmex* ont peu de compétiteurs pour cette ressource alimentaire.
2. Le Penicillata est utilisé dans son intégralité, son corps tout entier peut être mangé et les trichomes défensifs Penicillata Polyxenidae et Lophoproctidae sont même réutilisés spécialement pour la défense du nid des *Thaumatomyrmex*. L'acquisition de la défense est donc optimisée par le fait qu'elle provient de la proie même.
3. C'est une défense globale contre les prédateurs, les compétiteurs et les parasites, il n'y a sans doute qu'un parasite entrant, vivant et sortant du nid attaché, ou dans le corps de la *Thaumatomyrmex*, qui est susceptible de les parasiter, il doit maîtriser la technique du « Cheval de Troie » pour passer les défenses des *Thaumatomyrmex*.
4. L'acquisition de cette défense passive dissuasive a sans doute favorisé la nidification dans des structures creuses telles que les coquilles d'escargot qui sont peu exploitées par les autres fourmis (voir chapitre 3 Conclusion), diminuant par la même la compétition pour les sites de nidification avec elles. En fait, la compétition pour les ressources alimentaires et de nidification est limitée à celle entre les différentes espèces du genre qui vivent en sympatrie (deux au maximum semble-t-il - voir chapitre 1) et à celle avec les autres prédateurs spécialisés des Penicillata, comme les *Probolomyrmex*, si les espèces néotropicales de ce genre les chasse aussi.
5. Cette défense passive permet à une femelle reproductrice de fonder seule le nid puisque sa progéniture sera protégée des prédateurs et des parasites une fois qu'un nombre suffisant de trichome aura été accumulé dans le nid. Elle n'a même pas besoin de camoufler son nid, de fermer temporairement son entrée ou d'adopter certaines tactiques pour déjouer la vigilance des parasites comme beaucoup de femelles de guêpes solitaire (voir O'Neil 2001). Cette défense passive dissuasive est donc aussi adaptée pour les nids contenant seulement quelques individus, la force du nombre n'est pas nécessaire, ni pour défendre le nid, ni pour l'évacuer par exemple.
6. Les prédateurs invertébrés peuvent déjà avoir une aversion pour les Penicillata, et les *Thaumatomyrmex* pourraient donc aussi en profiter si les trichomes constituent l'objet de cette aversion.
7. Les coûts de cette spécialisation semblent réduits : c'est une proie abondante, sans doute présente dans tous les biomes néotropicaux, dans le sol jusque dans la canopée. C'est sans doute l'une des raisons de la vaste répartition géographique du genre *Thaumatomyrmex* dans la Région Néotropicale. Une espèce de *Thaumatomyrmex* a toutefois au moins une proie



alternative, ce qui doit être aussi le cas des autres espèces. La morphologie spécialisée est peut-être la plus grosse contrainte, car les mandibules des *Thaumatomyrmex* ne leur permettent pas d'excaver la terre ou le bois pour construire un nid. Cependant c'est contrebalancé par le fait que la réutilisation de la défense des Penicillata permet à ces fourmis d'occuper des structures creuses et des cavités préconstruites peu exploitées par les autres fourmis ou autres invertébrés.

La prédation spécialisée sur les Penicillata constitue donc un avantage sélectif indéniable, elle permet notamment de limiter la compétition aux seules espèces du même genre et d'acquérir une défense passive dissuasive efficace à moindre coût qui permet à son tour aux fourmis d'utiliser des structures creuses ou des cavités peu exploitées par les autres animaux, mais aussi de vivre en solitaire ou en petite unité. On peut en effet émettre l'hypothèse que, sans ce système de défense, passif, dissuasif et efficace, basé sur le comportement d'accumulation des trichomes, dans et à l'entrée du nid, véritable réutilisation des défenses de leurs propres proies, les espèces du genre *Thaumatomyrmex* n'auraient sans doute pas pu maintenir, au cours de leur évolution, de si faibles effectifs dans leurs nids sans autre forme de protection du nid.



**CHAPITRE 5 - STRATEGIES DE REPRODUCTION ET
TAILLE DES NIDS DANS LE GENRE *Thaumatomyrmex***



Résumé

1. Chez les Formicidae les stratégies de reproduction sont très diverses et les espèces de *Thaumatomyrmex* en ont adoptées au moins deux. *Thaumatomyrmex zeteki* et une nouvelle espèce, du groupe *ferox*, se reproduisent grâce à des gynes. Dans sept autres (*Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, *Thaumatomyrmex* sp.11, *Thaumatomyrmex atrox*, *Thaumatomyrmex ferox*, *Thaumatomyrmex contumax* et *Thaumatomyrmex mutilatus*) des groupes *ferox* et *mutilatus*, le morphotype gyne a complètement disparu et ce sont des gamergates (femelles de morphotype ouvrière qui sont fécondées et pondent) qui assurent la reproduction. Deux espèces présentant chacune l'un des types de stratégie peuvent être rencontrées dans la même localité.

2. Des mâles ont été récoltés chez plusieurs espèces. Chez trois qui vivent des forêts tropicales humides, ils sont récoltés quasiment tous les mois de l'année et il n'y a pas de vol nuptial saisonnier. Les femelles de *T. contumax* et *T. mutilatus* pratiquent l'appel sexuel mais leur posture, dressée sur leurs pattes antérieures, la tête relevée et les antennes balayant le ciel, est différente de celle adoptée généralement par les espèces qui ont ce comportement. C'est sans doute un signal visuel pour le mâle, mais l'émission d'un signal chimique n'est pas exclue.

3. Les femelles de *Thaumatomyrmex* pondent les plus gros œufs, en relation à leur taille, des Formicidae. Un œuf mature, dont la forme est ellipsoïdale (sphéroïde prolate), représente 30% de la largeur et 50% de la longueur du gastre. La disproportion de la taille de l'œuf se retrouve notamment chez les espèces subsociales d'Hymenoptera. Ces gros œufs ont pour conséquence une faible fécondité des *Thaumatomyrmex*. La diminution de la fécondité est une stratégie des insectes pour le passage de l'état solitaire à celui de solitaire subsocial.

4. Les femelles et les mâles de trois espèces peuvent émerger sans aide de leur cocon, ils possèdent déjà la couleur des imagos plus vieux et la cuticule est presque complètement sclérotinisée. Les mâles ont une maturité sexuelle précoce et sortent du nid quelques jours seulement après leur émergence. Les femelles de *Thaumatomyrmex* sont capables de chasser un Penicillata quelques heures après avoir émergées, mais aussi de s'occuper d'immatrices et elles peuvent pondre quelques jours après l'émergence. Elles doivent donc être physiologiquement assez matures, pour avoir, dès l'émergence, un répertoire comportemental totipotent.



5. Des tests d'introduction, réalisés pour *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax*, d'une femelle dans son propre nid après isolement ou dans un autre nid, et les dissections des femelles de plusieurs nids de cinq espèces, ont été effectués afin de définir le lien entre les nids proches.
6. Les tests d'introduction ont montré que les femelles de *Thaumatomyrmex* ont la capacité de reconnaître les femelles du même nid et de discriminer les étrangères. L'introduction d'une femelle dans un autre nid a toujours montré qu'elle n'avait pas de lien familial avec celui-ci. Chaque nid constitue donc une unité indépendante des autres.
7. Les femelles des cinq espèces disséquées ont toutes le plus souvent trois ovarioles par ovaire et une spermathèque, elles ont toutes la capacité de se reproduire. Les gamergates sont morphologiquement identiques aux non-gamergates.
8. La majorité des nids contenaient une seule gamergate, certains en avaient deux, voire trois et d'autres aucune. La plupart des nids sont donc indépendants reproductivement, cela corrobore les résultats des tests d'introduction. Les nids avec deux gamergates ont plus d'immatures que ceux avec une seule, il est donc probable que les deux gamergates se reproduisent et qu'elles ne détruisent pas le couvain de l'autre.
9. Grâce aux tests de rencontres inter-nids et aux dissections des femelles de plusieurs nids, il a pu être déterminé, pour deux espèces du genre *Thaumatomyrmex*, que chaque nid représente une unité indépendante. Nous posons l'hypothèse que cette conclusion est aussi valable pour les autres espèces de ce genre. Et, à partir de ce résultat, il a été possible d'analyser les données obtenues lors de la récolte des nids.
10. De nombreux nids de *Thaumatomyrmex* ont été récoltés avec une seule femelle, le terme « nid » est donc plus approprié que celui de « colonie » qui nécessite qu'il y ait au moins deux individus.
11. Les nids des espèces du genre *Thaumatomyrmex* qui se reproduisent exclusivement par gamergates constituent les plus petits récoltés à ce jour pour la famille des Formicidae. Pour ceux dont au moins trois nids ont été récoltés, le nombre moyen de femelles dans le nid ne dépasse pas quatre. *Thaumatomyrmex* sp.1 ($3,5 \pm 2,2$ - N = 101) a une majorité de nids avec trois et quatre femelles, deux femelles pour *T. mutilatus* ($2,6 \pm 1,6$ - N = 21) et une seule pour *T. contumax*, dont la moyenne du nombre de femelle est la plus basse ($2,2 \pm 1,6$ - N = 64). Il ne semble pas qu'il y ait un lien entre le type de végétation ou de climat et la taille des nids qui ne représente donc pas une adaptation à un milieu particulier.



12. Les nids à une seule femelle sont plus productifs ou tout autant, que ceux avec plus de femelles. Ce différentiel de productivité entraîne que les petits nids sont sélectionnés et un retour au stade solitaire serait même possible.

13. L'évolution de la taille des nids chez les espèces de *Thaumatomyrmex* semble être liée principalement à leur régime alimentaire basé presque exclusivement de Diplopoda Penicillata qui leur a permis de vivre en petits groupes grâce à l'absence de compétiteurs pour cette ressource et parce que grâce à elle, ces fourmis élaborent une défense passive dissuasive efficace. La physiologie et le comportement des *Thaumatomyrmex* ont sans doute évolué en réponse à l'acquisition de cette capacité à chasser les Penicillata. Elles utilisent de plus des structures creuses abondantes dans le milieu, chez certaines espèces les mâles sont produits toute l'année et il ne semble pas y avoir de régulation de la reproduction dans les petits nids (une gamergate et sa fille). Ce qui indique que les femelles des *Thaumatomyrmex*, qui sont théoriquement toutes capables de se reproduire, peuvent toutes se faire féconder et trouver un site de nidification vacant afin de fonder un nouveau nid. La fondation indépendante par une gamergate est possible parce qu'elles sont aussi totipotente comportementalement. Et une femelle qui émerge dans un nid peut choisir entre différentes options de stratégies de reproduction en fonction de son phénotype ou génotype, des conditions environnementales et notamment de l'environnement social dans son nid natal.

14. La productivité différentielle en fonction du nombre de femelles dans le nid entraîne la diminution de la taille de la colonie et la pression des prédateurs et des parasites entraîne son augmentation car le comportement social améliore la capacité de défense. La diminution de la pression des prédateurs et des parasites est supposée avoir pour conséquence une diminution de la taille de la colonie, voire la suppression entière du comportement social. Cette prédiction est vérifiée pour la première fois grâce aux *Thaumatomyrmex* : leur défense passive et dissuasive est efficace et diminue la pression des prédateurs, des compétiteurs et sans doute aussi des parasites ; il existe une productivité différentielle entre les nids en fonction du nombre de femelles ; et elles forment des nids avec très peu de femelles.

15. Le grand nombre de nids avec une seule femelle, notamment chez *T. contumax*, soulève la question du degré de socialité chez les *Thaumatomyrmex*.



Chapitre 5. Stratégies de reproduction et taille des nids dans le genre *Thaumatomyrmex*

A. Introduction

La division du travail reproducteur est, avec la coopération dans les soins apportés aux individus immatures et le chevauchement d'au moins deux générations d'individus, une caractéristique qui définit l'eusocialité (Wilson 1971 ; Hölldobler & Wilson 1990). L'existence de femelles spécialisées dans la reproduction alors que d'autres sont impliquées dans d'autres travaux dans la colonie, dont les soins apportés à la progéniture des individus reproducteurs, peut aboutir à une différenciation morphologique marquée entre ces deux groupes de femelles. Dans la famille des Formicidae (Insecta, Hymenoptera), l'imago de sexe femelle est polymorphique (voir Wheeler 1908c). Dans une espèce il se présente généralement sous deux morphotypes bien distincts : « gyne » et « ouvrière » dont la fonction au sein de la colonie est bien définie. Les gynes ont un appareil reproducteur complet et bien développé, elles assurent la reproduction de la colonie, alors que les ouvrières s'occupent des immatures, gardent le nid et vont fourrager à la recherche de nourriture et d'autres ressources.

La terminologie sur les morphotypes femelles des Formicidae est aujourd'hui très diverse dans la littérature, utilisant notamment les termes « gyne », « reine », « ouvrière », « ergatogyne », « ergatoïde », « intercaste » ou encore « gamergate ». Wheeler (1908c ; 1910 pp. 86-122) fut l'un des premiers auteurs à développer l'emploi d'une terminologie nuancée et diverse pour désigner les différents morphotypes de femelles observés dans la famille. En l'absence d'homologies clairement établies entre chacun des phénotypes décrits, cette grande diversité terminologique introduit une certaine confusion pour la comparaison des groupes taxinomiques. Par ailleurs, aucune terminologie ne fait actuellement l'unanimité entre les auteurs (voir Passera & Aron 2005 pp. 125-126 ; Heinze 2008a). Donc, dans un souci de clarté, dans un contexte morphologique, le terme « ouvrière » sera utilisé pour désigner une femelle ne possédant pas d'ocelle, avec un mésosoma dépourvu de ptérosclérites, et le terme « gyne » désignera une femelle présentant des ocelles, avec un mésosoma doté de ptérosclérites complets. Fonctionnellement, une gyne et une ouvrière qui ont des ovaires et une spermathèque fonctionnels, peuvent être fertiles, s'accoupler et pondre ainsi des œufs fécondés. La gyne pourra dans ce cas être appelée « reine » et l'ouvrière fécondée et pondreuse sera appelée « gamergate » suivant la terminologie de Peeters & Crewe (1984).



Chez les Formicidae les stratégies de reproduction sont très diverses (voir Heinze & Tsuji 1995 ; Heinze 2008b). Dans la sous-famille des Ponerinae, le dimorphisme entre les morphotypes gyne et ouvrière est réduit et une caractéristique de ces fourmis est la présence de deux modifications importantes par rapport au patron général de la reproduction chez les fourmis (Peeters 1993). La première est le remplacement des gynes ailées par des gynes aptères ressemblant au morphotype ouvrière (gynes ergatomorphes). La seconde est la disparition du morphotype gyne, la reproduction de la colonie étant assurée par des gamergates. Ces deux traits ont évolué indépendamment dans différentes tribus et genres de cette sous-famille (Peeters 1993).

Les Ponerinae se caractérisent aussi par la petite taille de leurs colonies qui ne dépassent généralement pas la centaine d'ouvrières. La taille de la colonie peut même être encore plus réduite, ainsi, les colonies sans gyne mais à gamergates de *Pachycondyla sublaevis* Emery (Ponerinae, Ponerini) n'ont en moyenne que $9 \pm 2,5$ ouvrières (Peeters et al. 1991) ; et les plus petites colonies connues chez les Formicidae sont sans doute celles d'une espèce de Malaisie du genre *Leptogenys* Roger (Ponerini) qui n'ont qu'une gyne ergatomorphe accompagnée en moyenne de 4-5 ouvrières ($4,8 \pm 2,5$) (Ito 1997).

Dans le genre *Thaumatomyrmex* Mayr (Ponerinae, Thaumatomyrmecini), les descriptions taxinomiques des femelles reposent uniquement sur le morphotype ouvrière, seule une gyne est mentionnée dans la littérature. Il s'agit d'un spécimen non vu par Kempf pour sa révision du genre mais qu'il cite à la suite d'une correspondance avec le Dr. David R. Smith (Kempf 1975 p. 118). C'est la seule information de ce type dans la littérature. Elle n'a jamais été vérifiée. Depuis, d'autres récoltes ont été effectuées et plusieurs sources d'informations ont permis d'avoir une meilleure estimation de l'occurrence du morphotype gyne dans le genre *Thaumatomyrmex*. Mais si ce genre possède bien des femelles de morphotype gyne, Delabie et al. (2000a) suggèrent que *Thaumatomyrmex contumax* Kempf, n'a pas de gyne et que la reproduction est assurée par des gamergates, ils se sont aussi basés sur une autre étude donnant des détails sur la biologie de cette espèce (Brandão et al. 1991). Ils ont également émis une hypothèse relative à la taille réduite des colonies. Nous confirmons et discutons ici la présence des deux stratégies de reproduction dans le genre *Thaumatomyrmex* (gyne et gamergate) et nous démontrons que les espèces de ce genre forment les nids de Formicidae avec le plus faible nombre d'individus femelles. Des données complémentaires sur l'accouplement, la ponte et la taille des œufs, ainsi que sur l'émergence des imagos de leur cocon, sont aussi présentées.



B. Des espèces avec gyne, d'autres sans gyne dans le genre *Thaumatomyrmex* Mayr, et observations sur les mâles et l'accouplement

B.1. Présence du morphotype gyne dans les collections myrmécologiques

Douze espèces du genre *Thaumatomyrmex* ont été décrites, mais il pourrait être constitué par une trentaine d'espèces (voir chapitre 1). La description des femelles repose uniquement sur le morphotype «ouvrière». Kempf (1975) et Bolton (2003 p. 281) citent la présence du morphotype «gyne» et Mackay & Mackay (2004) donnent une très brève description d'une gyne, mais celle-ci n'a pas de valeur taxinomique. A notre connaissance, 11 spécimens de gynés d'au moins deux espèces différentes existent dans les collections myrmécologiques (tableau 5B-1). L'une d'elles est déjà décrite, *Thaumatomyrmex zeteki* M.R. Smith ; l'autre est une espèce nouvelle présente dans la collection du CPDC. L'ouvrière de l'espèce correspondant à la gyne a été récoltée dans la même localité dans six cas.

Tableau 5A-1. Liste des espèces de *Thaumatomyrmex* dont le morphotype gyne a été récolté.

Espèce	Pays	localité	technique de récolte	gynes	ouvrières	Source
<i>Thaumatomyrmex zeteki</i> M.R. Smith	Panama	Ile de Barro Colorado	?	1	oui (combien ?)	Kempf 1975
		Colon - San Lourenzo Forest - 30/12/2004	extracteur Winkler	5	11	CPDC
<i>Thaumatomyrmex</i> sp. (<i>zeteki</i> ?)	Panama	Cerro Campana - 05/06/1995	extracteur Winkler	1	1	Mackay com. pers.
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.8 (CPDC)	Brésil	Amazonas - Benjamin Constant - Proj. BioBrasil/GEF/UNEP	?	0	8	CPDC
		Rondônia - Município Ouro Preto do Oeste - Estex (Estação da Ceplac) - cacauac - 13/03/1998	extracteur Winkler	1	1	CPDC
		Rondônia - Nova Mamoré - Parque Estadual Guajará Mirim - 02/02/1998	piège à fosse (pitfall)	1	0	CPDC
		Acre - Porto Walter - 05/02-17/04/1997	?	0	1	CPDC
<i>Thaumatomyrmex</i> sp. (sp.8 ?)	Brésil	Acre - RESEX Chico Mendes Xapuri - 14/10/2008	extracteur Winkler	1	1	Lacau S. com. pers.
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.	?	?	?	1	1	Antweb.org ⁵⁰

⁵⁰ <http://www.antweb.org/specimen.do?name=casent0006627> et <http://www.antweb.org/specimen.do?name=casent0006628>.



B.2. Des espèces sans gyne ?

La plupart des espèces ne sont donc représentées que par le morphotype ouvrière dans les collections myrmécologiques. A partir de la récolte de deux nids de *Thaumatomyrmex contumax* Kempf (Brandão et al. 1991 ; Delabie et al. 2000), Delabie et al. (2000) ont émis l'hypothèse que cette espèce ne possède pas de gyne et que la reproduction est assurée par des gamergates. La partie B de ce chapitre présente les résultats de la récolte de nids de sept espèces de *Thaumatomyrmex* ainsi que les résultats des dissections des femelles pour cinq de ces espèces. Aucune femelle de morphotype gyne n'a été trouvée dans les nids de ces espèces et chez les cinq espèces dont les femelles de morphotype ouvrière ont été disséquées, au moins une se reproduisait, sa spermathèque était pleine et ses ovaires étaient développés, elle était la gamergate du nid. Les espèces *Thaumatomyrmex atrox* Weber, *Thaumatomyrmex ferox* Mann, *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, *Thaumatomyrmex* sp.11, *Thaumatomyrmex contumax* Kempf et *Thaumatomyrmex mutilatus* Mayr ont donc adopté la stratégie de reproduction grâce à des « gamergates », le morphotype gyne n'est pas connu chez ces espèces et les mâles sont connus pour les cinq dernières espèces.

B.3. Distribution géographique des espèces avec et sans gyne

Sept gynes de l'espèce *T. zeteki* ont été récoltées dans trois localités de forêts tropicales humides au Panama (tableau 5B-1 - fig. 5B-1 ellipse A et ellipse B, points noirs et gris cerclés de noir). Cette espèce est aussi présente en Colombie dans la province de Cundinamarca (Kempf 1975) (fig. 5B-1 ellipse A points gris cerclés de noir). Sur l'île de Barro Colorado, *T. zeteki* vit en sympatrie avec *T. atrox* dont un nid sans gyne a été récolté (fig. 5B-1 ellipse A et ellipse B, point blanc). Dans une forêt tropicale humide du Costa Rica, *T. atrox* vit en sympatrie avec *Thaumatomyrmex* sp.11, une autre espèce sans gyne dont trois colonies qui ne contenaient que des individus femelles de morphotype ouvrière ont été récoltées (fig. 5B-1 flèche C).

Trois gynes, probablement toutes de la même espèce, nouvelle pour la science, ont été trouvées dans le biome Forêt Amazonienne (tableau 5B-1 - fig. 5B-1 ellipse D, points noirs). Le morphotype ouvrière a été trouvé seul dans deux localités (tableau 5B-1 - fig. 5B-1 ellipse D points gris cerclés de noir). Une des gynes a été prise dans un piège à fosse et devait donc marcher sur la litière à la recherche d'un site de nidification ou d'une proie.

De nombreuses récoltes à l'aide des extracteurs Winkler ont été effectuées dans les biomes brésiliens Forêt Atlantique, Cerrado et Caatinga. Les individus des espèces récoltées



sont tous du morphotype ouvrière et aucune gyne n'a été trouvée dans les nids des espèces *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, *T. contumax* et *T. mutilatus* (fig. 5B-1 ellipse E).

Au Honduras, un nid de *T. ferox* Mann a été trouvée dans une forêt, il était composé de deux individus femelles de morphotype ouvrière avec du couvain (Mann 1922) (fig. 5B-1 flèche F). Il est probable que dans cette espèce le morphotype gyne n'existe pas non plus.

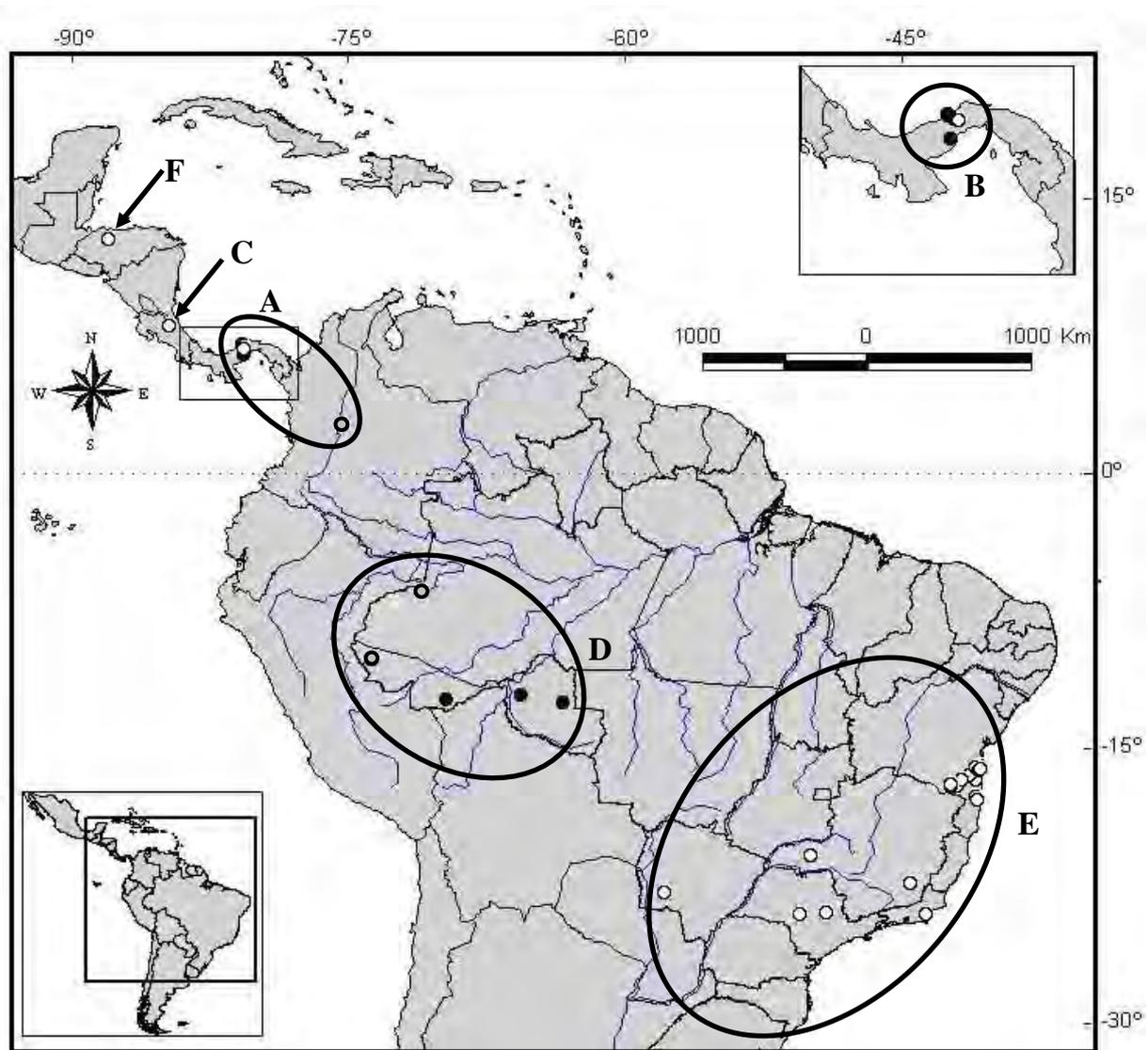


Figure 5B-1. Carte de distribution des espèces avec et sans gyne connues pour le genre *Thaumatomyrmex*. Points blancs cerclés de noir : point de récolte de colonies d'espèces sans gyne - Points noirs : point de récolte d'individus (gyne et ouvrières ou gyne seule) d'espèces avec gyne - Points gris cerclés de noir : point de récolte du morphotype ouvrière d'une espèce avec gyne, sans que la gyne n'ait été trouvée dans cette localité.



B.4. Différences morphométriques entre les femelles des morphotypes gyne et ouvrière

Cinq gynes et cinq ouvrières de *T. zeteki* (CPDC : Panama, Colon, San Lorenzo Forest, 30/12/2004) ont été comparées suivant les mesures de la largeur du segment abdominal 3 (AbdSeg3W), la longueur du scape (SL), la distance de Weber (WL) et la largeur du pronotum (PrW) (voir chapitre 2 pour les détails des mesures). Les gynes ont des valeurs significativement supérieures à celles des ouvrières pour ces quatre mesures (tableau 5B-2). Le pronotum des gynes est plus large parce que leur thorax, avec les muscles du vol, est plus développé que chez les ouvrières qui n'ont pas de structures alaires. Les différences ne sont que de quelques centièmes de millimètres, le dimorphisme est donc réduit entre le morphotype gyne et le morphotype ouvrière, comme c'est le cas chez quasiment toutes les espèces de Ponerinae. Ce qui vient étayer le fait que les gamergates sont restreintes aux taxons dont le dimorphisme morphotype gyne/ouvrière est faible (Peeters 1991 (the occurrence...); Monnin & Peeters 2008). Même si la différence de taille entre les deux morphotypes est faible, la production d'une gyne a un coût supérieur à celle d'une ouvrière. En dehors de la taille générale du corps, du thorax avec des ptérosclérites alaires et de la présence d'ocelles, la morphologie des gynes est similaire à celle des ouvrières, elles possèdent notamment elles aussi les mandibules particulières qui caractérisent le genre et sont donc certainement capables de chasser les Penicillata. Comme une gyne a été prise sur la litière (fosse à trappe) en train de fourrager, on peut supposer que les gynes sont capables de fondation indépendante et non claustrale, elles doivent fourrager en dehors du nid pour nourrir au moins leur premier couvain.

Tableau 5B-2. Moyenne (M) en millimètre et écart type (ET) des mesures de la largeur du segment abdominal 3 (AbdSeg3W), de la longueur du scape (SL), de la distance de Weber (WL) et de la largeur du pronotum (PrW) pour cinq gynes et pour cinq ouvrières de *Thaumatomyrmex zeteki* (Panama). Le test U de Mann-Whitney a été appliqué, les valeurs du U et de p sont données.

	AbdSeg3W		SL		WL		PrW	
	M	ET	M	ET	M	ET	M	ET
Gynes	0,81	0,01	0,56	0,02	1,13	0,01	0,59	0,01
Ouvrières	0,72	0,00	0,52	0,02	0,98	0,02	0,47	0,01
U	0		0,5		0		0	
P	<0,01		0,01		<0,01		<0,01	



B.5. Discussion : Présence et absence du morphotype gyne dans le genre *Thaumatomyrmex*

Le morphotype gyne n'existe pas chez au moins sept espèces de *Thaumatomyrmex* : cinq du groupe *ferox* et les deux qui composent le groupe *mutilatus*. Tous les individus récoltés des espèces du groupe *cochlearis* appartiennent au morphotype ouvrière. Il est donc possible que le morphotype gyne soit complètement absent dans ce groupe, comme dans le groupe *mutilatus*. Mais les données sont toutefois très limitées notamment parce que la plupart des espèces sont représentées par trop peu d'individus dans les collections muséologiques et que des colonies complètes ont été récoltées pour seulement sept espèces. Même si pour une espèce seules des femelles de morphotype ouvrière ont été récoltées il n'est pas possible de conclure formellement à l'absence du morphotype gyne, la récolte de nids de l'espèce permettra de résoudre cette question.

Le morphotype gyne semble uniquement présent dans le groupe *ferox*. La présence du morphotype gyne et d'un morphotype ouvrière capables de reproduction diploïde après fécondation (elles ont une spermathèque) est certainement la condition plésiomorphe (ancestrale) chez les Formicidae. L'absence de gyne est donc un caractère apomorphe (dérivé par rapport à l'état plésiomorphe). On peut donc supposer que les groupes *cochlearis* et *mutilatus* sont plus dérivés par rapport au groupe *ferox*, aussi, parce que ce dernier a la plus vaste aire de répartition géographique alors que celle des deux autres est restreinte (voir chapitre 1). Comme toutes les gynes ont été récoltées dans des forêts tropicales humides, on peut aussi supposer qu'elles constituent le milieu dans lequel les espèces basales du genre ont évolué. Dans une même localité, une espèce avec gyne et une autre sans peuvent cohabiter.

Même si la présence d'un morphotype ouvrière capable de reproduction diploïde après fécondation est sans doute la condition plésiomorphe chez les Formicidae, les ouvrières ont cette capacité chez seulement 1% des espèces de cinq sous-familles, huit tribus et de 14 genres (tableau 5B-3 - Peeters 1991 ; Ito 1991 ; Heinze et al. 1999 ; Peeters & Ito 2001 ; Hölldobler et al. 2002 ; Dietmann et al. 2004 ; Monnin & Peeters 2008). Les connaissances actuelles sur la phylogénie des Formicidae et sur l'ontogénie des différents morphotypes de femelles ne sont pas assez abouties pour dire s'il s'agit de cas d'espèces dont les femelles de morphotype ouvrière ont gardé ce caractère ancestral (morphologie, physiologie et comportement), si elles l'ont recouvré, voire si ce n'est pas un nouveau morphotype femelle. L'histoire évolutive de ce caractère est sans doute particulière à chaque genre, voire espèce, et



il ne serait donc pas homologue entre toutes les espèces le présentant. L'absence du morphotype gyne est avérée dans des espèces d'au moins deux groupes du genre *Thaumatomyrmex* et la question du nombre de fois que ce morphotype a été perdu, se pose donc.

Plusieurs espèces de fourmis disposent à la fois de femelles reproductrices gynes (reines) et ouvrières (gamergates) (tableau 5B-3 - Peeters et al. 2000 ; Monnin & Peeters 2008), mais il y a le plus souvent une phase de reproduction par les reines, puis après leur disparition, une phase de reproduction par les gamergates (Monnin & Peeters 2008). Il est possible que les espèces de *Thaumatomyrmex* qui possèdent encore le morphotype gyne, aient cette stratégie de reproduction.

La gyne ailée représente le morphotype femelle de dispersion à longue distance chez les Formicidae. Vu le dimorphisme réduit entre le morphotype gyne et le morphotype ouvrière chez *Thaumatomyrmex*, la différence de fécondité doit aussi être faible, mais si elle existe et est conséquente, elle peut être compensée en ayant plus d'une gamergate par nid.

Il est nécessaire, avant de pouvoir émettre des hypothèses, de connaître le milieu dans lequel ont évolué et évoluent les espèces avec gynes et sans gynes afin de déterminer le contexte écologique dans lequel la perte de la gyne et la reproduction de certaines espèces uniquement grâce à des gamergates, ont été sélectionnées. Il sera aussi nécessaire de connaître la biologie (alimentation, nidification, taille des nids (colonie), etc.) des espèces avec et sans gynes. Les différences de certains traits écologiques ou biologiques des espèces avec et sans gyne permettront peut-être de mieux comprendre les stratégies de reproduction adoptées par chaque espèce, notamment quels sont les coûts et les bénéfices de ces stratégies dans un contexte écologique donné.

On pourra constater que chez certaines espèces du genre *Probolomyrmex* Mayr (Proceratiinae, Probolomyrmecini), qui sont comme les *Thaumatomyrmex* des prédatrices spécialisées de *Penicillata* (Ito 1998 ; Kikuchi⁵¹ com. pers. 2005), le morphotype gyne est présent et les ouvrières ne se reproduisent pas, comme cela semble être le cas dans ce genre (Ito 1998 ; Kikuchi & Tsuji 2005). Les ouvrières n'ont pas de spermathèque et ne peuvent donc pas devenir des gamergates. Le bénéfice de la dispersion grâce aux gynes ailées ne semble pas être la stratégie adoptée par *Probolomyrmex longinodus* Terayama & Ogata, dont les gynes désailées non fécondées restent au nid en attente sans doute pour se faire féconder à une période adéquate (Kikuchi & Tsuji 2005) ce qui n'est pas très différent de la stratégie des

⁵¹ Faculty of Agriculture, University of the Ryukyus, Okinawa, Japon.



Thaumatomyrmex sans gynes, à la différence que le coût de production des gamergates est moindre que celui des gynes. *Probolomyrmex guanacastensis* O’Keffe & Agosti a sans doute contourné le problème de l’incapacité à avoir des gamergates en produisant un nouveau phénotype reproducteur, des gynes ergatomorphes (O’Keffe & Agosti 1997).

Tableau 5B-3. Distribution de la stratégie de reproduction « gamergate » dans les différents genres des sous-familles de Formicidae et observation de la présence des stratégies de reproduction « gyne » et « gyne et gamergate » dans ces mêmes genres (sources : Peeters et al. 2000 ; Monnin & Peeters 2008 ; (a) Dantas de Araujo & Jaisson 1994).

Sous-famille	Tribu	Genre	Gamergate	Gyne	Gyne et gamergate dans la même espèce	Plusieurs gamergates fonctionnelles dans la colonie?
Amblyoponinae	Amblyoponini	<i>Amblyopone</i> Erichson	+	+	?	+
Ectatomminae	Ectatommini	<i>Gnamptogenys</i> Roger	+	+	+	+
		<i>Rhytidoponera</i> Mayr	+	+	+	+
Myrmeciinae	Myrmeciini	<i>Myrmecia</i> Fabricius	+	+	+	-
Myrmicinae	Myrmicini	<i>Eutetramorium</i> Emery	+	+	?	+
	Metaponini	<i>Metapone</i> Forel	+	+	+	+
Ponerinae	Ponerini	<i>Diacamma</i> Mayr	+	-	/	-
		<i>Pachycondyla</i> Smith F.	+	+	+	+
		<i>Streblognathus</i> Mayr	+	-	/	-
		<i>Dinoponera</i> Roger	+	-	/	+(a)
		<i>Harpegnathos</i> Jerdon	+	+	+	+
		<i>Leptogenys</i> Roger	+	+	?	+
	Thaumatomyrmecini	<i>Thaumatomyrmex</i> Mayr	+	+	?	+
	Platythyreini	<i>Platythyrea</i> Roger	+	+	+	+

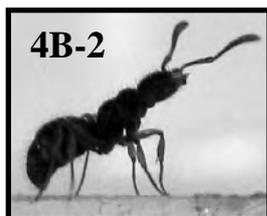


B.6. Observations sur les mâles et l'accouplement dans le genre *Thaumatomyrmex*

Les mâles sont présents dans le genre *Thaumatomyrmex* Mayr, mais ils ont été décrits uniquement pour l'espèce *Thaumatomyrmex mutilatus* à partir d'un mâle récolté dans un nid avec des ouvrières associées (Kempf 1954, 1975). Il y a certainement de nombreux mâles de *Thaumatomyrmex* dans les collections myrmécologiques, mais seule la récolte conjointe du mâle avec le ou les morphotypes femelles, permet de les rattacher à une espèce. Les descriptions sont le plus souvent basées sur le morphotype ouvrière, un mâle non associé à un morphotype femelle n'est généralement pas décrit.

Les mâles sont présents chez toutes les espèces qui ont été récoltées durant cette thèse, s'ils n'ont pas été trouvés dans le nid sous forme d'imago ou de nymphe, l'élevage des nids en laboratoire a permis d'en avoir quelques-uns. Les mâles existent donc chez les espèces *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, *Thaumatomyrmex* sp.11, *T. contumax* et *T. mutilatus*. Ces espèces ne possèdent pas de gynes mais les dissections des femelles de morphotype ouvrières ont révélé qu'elles possédaient toute une spermathèque qui pour certaines contenait des spermatozoïdes. On a donc bien affaire à des gamergates : des femelles de morphotypes ouvrières fécondées après copulation avec un mâle et qui pondent des œufs.

Les mâles du sud de l'état brésilien de Bahia des espèces *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* sont collectés toute l'année (Delabie et al. 2000a ; annexe 6 ; CPDC), tout comme ceux de *Thaumatomyrmex* sp. (*Thaumatomyrmex* mt3) de l'île de Barro Colorado au Panama (Kaspari et al. 2001), pour les autres espèces, il n'y a pas assez de données. Il n'y a donc pas de vol nuptial saisonnier ou groupé chez ces trois premières espèces qui ont été récoltées dans des forêts tropicales humides avec des saisons plus ou moins marquées. L'absence de synchronisation des vols nuptiaux peut être considérée comme un trait cohérent avec le « syndrome d'appel sexuel de la femelle » (Kaspari et al. 2001). Ce syndrome implique que c'est la femelle, le plus souvent aptère et positionnée près de son nid d'origine, qui attire les mâles grâce à une phéromone (Hölldobler & Bartz 1985).



Un comportement d'appel sexuel a été observé chez les femelles des deux espèces du groupe *mutilatus*. La femelle de *T. contumax* et de *T. mutilatus* se positionne sur l'un des objets les plus hauts présents dans l'aire de fourragement, donc à l'extérieur du nid, elle se tient haute sur ses pattes avant dressées, la tête vers le haut et les antennes aux $\frac{3}{4}$ tendues balayant le ciel lentement, les mandibules sont fermées (fig. 5B-2). Elle reste dans cette posture pendant plusieurs minutes et peut se déplacer à un autre endroit pour se remettre en position



d'appel sexuel. Ce comportement n'a pas été observé chez les espèces du groupe *ferox* *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, ni chez *Thaumatomyrmex* sp.11. Il semble vraiment correspondre à une posture d'appel sexuel puisqu'un mâle de *T. contumax*, lâché dans la boîte où une femelle s'était positionnée sur la coquille dans laquelle était son nid, s'est précipité sur elle, l'a explorée frénétiquement avec ses antennes, la femelle restant immobile, il a tourné trois fois autour d'elle avant de la monter, de copuler visiblement (après avoir inséré son appareil copulatoire dans les génitalia de la femelle, il a basculé à la renverse dans le vide accroché à la femelle grâce à son appareil copulatoire qui devait donc bien la pénétrer), une fois que le mâle s'est décroché de la femelle, celle-ci est promptement retournée dans son nid et le mâle s'est remis à voler. L'accouplement n'a duré que quelques secondes. La femelle n'a pas été revue à l'extérieur du nid dans la posture d'appel les jours suivants. Il est probable qu'elle ne s'accouple qu'une seule fois au contraire du mâle.

La posture d'appel sexuel des femelles de *T. contumax* et de *T. mutilatus* peut correspondre à un simple signal visuel. En effet, la posture et le comportement qu'elles adoptent n'indique pas qu'elles émettent une phéromone spécialement destinée à attirer les mâles à longue distance, contrairement à plusieurs autres espèces de fourmis dont les femelles ont un comportement d'appel sexuel. Ces dernières émettent souvent une phéromone à partir de la glande tergale (pygidiale) qu'elles exposent en se penchant vers l'avant, la tête et le thorax près du sol, le gastre levé et légèrement arqué pour étendre la membrane intersegmentaire entre les deux dernières tergites du gastre (Hölldobler & Haskins 1977). Les femelles de *Diacamma* sp. (Ponerinae) ont la même posture mais les phéromones proviennent notamment de la glande métatibiale, elles frottent les tibias des pattes postérieures sur leur gastre (Nakata et al. 1998). Les femelles de *Diacamma* sp. font des appels sexuels dès 7 à 9 jours après avoir émergé de leur cocon (Nakata et al. 1998). L'émission d'un signal chimique par les femelles de *T. contumax* et de *T. mutilatus* n'est toutefois pas à exclure, elles « balayent » en effet le ciel de leurs antennes aux $\frac{3}{4}$ tendues, or, une glande antennaire sécrétrice a récemment été découverte chez *Dinoponera lucida* Emery une autre espèce de Ponerinae qui ne se reproduit aussi qu'avec des gamergates (Marques-Silva et al. 2006). Pourquoi cette glande n'aurait-elle pas un rôle dans le comportement reproducteur (Marques-Silva et al. 2006) ?

La femelle de *T. contumax* et de *T. mutilatus* peut avoir besoin de guider visuellement et/ou chimiquement le mâle, notamment parce que dans le biome Cerrado *T. mutilatus* utilise des termitières pour nidifier, bien que ce soit un site de nidification remarquable, il n'est pas



facile à explorer, et la posture d'appel sexuel a donc sans doute été sélectionnée lorsque le mâle peut avoir des difficultés pour localiser le nid. *Thaumatomyrmex* sp.1 ne semble pas avoir de posture d'appel sexuel, tout comme *Dinoponera quadriceps* Kempf une autre espèce brésilienne de Ponerinae qui se reproduit exclusivement avec des gamergates (Monnin & Peeters 1998). Mais si *Thaumatomyrmex* sp.1 ne fait pas 3 cm de longueur comme *D. quadriceps*, elle nidifie dans les coquilles d'escargot qui sont peut-être de petites structures au niveau de la litière, mais elles sont aussi très remarquables, et le mâle doit juste se diriger vers tout objet clair et sphérique comme font les mâles d'autres hyménoptères conchicoles (Bellmann 1999). Chez beaucoup d'espèces de Ponerinae, notamment les espèces à gamergates, les mâles partent à la recherche de femelles réceptives dans les nids (Peeters 1991).

La femelle peut produire des œufs (qui donneront des mâles), sans avoir besoin de la stimulation d'un accouplement, au moins chez *T. contumax*.

Des femelles réceptives sont sans doute présentes dans le milieu toute l'année, au moins chez *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax*, et c'est peut-être pour cela que les mâles sont produits durant toute l'année. De plus ils quittent le nid seulement quelques jours après l'émergence (Delabie et al. 2000a ; obs. pers. *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, ni chez *Thaumatomyrmex* sp.11, *T. contumax* et *T. mutilatus*) ce qui suggère une maturité sexuelle précoce et ce qui explique que peu d'entre eux ont été trouvés dans les nids (voir annexe 6). Une femelle de *T. contumax* mature sexuellement peut tenter de s'accoupler, même lorsque la gamergate est présente dans le nid (nid a deux femelles), contrairement à ce qui se passe chez *D. quadriceps* (Monnin & Peeters 1998). Le femelle tout juste fécondée a le choix entre plusieurs stratégies, comme celle de partir fonder son propre nid seule ou accompagnée d'autres femelles fécondées ou non (division du nid) ; ou celle de rester dans son nid natal et partager la reproduction avec la gamergate, puisque deux gamergates ont parfois été trouvées dans le même nid (voir ce chapitre partie C.2.2 et C.3). La production de mâle toute l'année permet en théorie à toutes les femelles qui deviennent sexuellement réceptives de pouvoir se faire féconder et par exemple de partir de son nid natal pour fonder un autre nid, diminuant le nombre de femelles dans son nid natal. Les femelles ne s'accumulent ainsi pas dans les nids et c'est sans doute l'un des facteurs du faible nombre de femelles rencontrées dans les nids de *Thaumatomyrmex*. Cependant, la femelle n'est réceptive et attirante qu'à une certaine période de sa vie, si elle ne rencontre pas de mâle durant cet intervalle de temps, elle ne pourra probablement pas se reproduire et devra rester dans son nid natal comme aide, tant que c'est



une stratégie qui lui permet de maximiser sa valeur sélective, cela correspond à « l'hypothèse de la limitation de l'accouplement » de Yanega (1997 - MLH : « mating limitation hypothesis »). Les mâles de *T. contumax* et de *T. mutilatus* ne sont pas attirés par des femelles qui ne présentaient pas la posture d'appel sexuel, et vice-versa. La MLH devra toutefois être testée puisqu'elle ne s'applique pas à certaines espèces (voir Plateaux-Quénu & Packer 1998).

En plus de la présence du « syndrome d'appel sexuel de la femelle » chez au moins deux espèces de *Thaumatomyrmex*, les espèces de ce genre nidifient dans des structures pérennes présentes en nombre sans doute suffisant toute l'année et elles se nourrissent d'un arthropode lui aussi abondant toute l'année dans la litière des forêts, elles ne sont donc pas obligées de synchroniser la production d'individus reproducteurs avec la disponibilité en sites de nidification ou en ressources alimentaires, une contrainte que subissent certaines espèces (voir Frederickson 2006).

B.7. Conclusion

Chez les Formicidae, les stratégies de reproduction sont très diversifiées (*e.g.* : Heinze & Tsuji 1995) à l'échelle de la famille entière, mais aussi au niveau du genre, voire de l'espèce. Le genre *Thaumatomyrmex* ne déroge pas à cette « règle » et certaines de ses espèces ont la stratégie « gynes et ouvrières (gamergates ?) » alors que d'autres ne comptent que sur les ouvrières « gamergates » pour se reproduire.

Les espèces à gamergates fondent généralement de nouvelles colonies par division⁵² : un petit groupe d'ouvrières, avec le plus souvent au moins une gamergate, se sépare de la colonie natale pour aller fonder un peu plus loin une nouvelle colonie (Peeters 1991). La fondation par une gamergate seule est toutefois possible (Dantas de Araujo et al. 1990 (Actes Ins. Soc. 6: 281-286 (1990) mais voir Dantas de Araujo & Jaisson 1994 ; Liebig et al. 1998). Chez les genres qui comportent des espèces avec gynes et d'autres sans, mais avec des gamergates, les stratégies de reproduction et de fondation de la colonie adoptées (gyne seule ou groupe d'ouvrières) dépendent du coût de chacune dans un environnement donné (Heinze & Tsuji 1995), c'est un système complexe (voir Molet et al. 2008). Les stratégies basées sur la reproduction et la fondation des colonies par des femelles reproductrices aptères (gamergates) accompagnées d'autres femelles (morphotype ouvrière) sont supposées être rencontrées dans les milieux dans lesquels la fondation solitaire est défavorisée, mais le lien entre la perte du phénotype femelle ailé et le coût de la fondation est hypothétique (Heinze & Tsuji 1995). La

⁵² Aussi appelé « fission », « bourgeonnement » ou encore « scission » suivant les auteurs (voir Peeters & Ito 2001).



distribution spatiale et la fluctuation temporelle des sites de nidification et des autres ressources, ainsi que le type de densité dépendance de la régulation de la population, sont des facteurs écologiques clés (Heinze & Tsuji 1995). Chez le genre *Thaumatomyrmex*, le contexte écologique dans lequel ont évolué les différentes stratégies de reproduction n'est pas connu, ni les coûts et les bénéfices de telle ou telle stratégie. Le biome Forêt Amazonien est sans doute le berceau du genre et l'analyse de l'écologie et de la biologie des espèces de *Thaumatomyrmex* avec et sans gynes dans ce biome est nécessaire pour comprendre l'évolution de ces stratégies. Le fait que les *Thaumatomyrmex* ont sans doute toutes les *Penicillata* comme proie principale et qu'elles utilisent toutes des structures creuses ou des cavités préconstruites souvent remarquables dans le milieu, permettra de se concentrer sur l'analyse de l'influence des autres traits écologiques et biologiques sur l'évolution des stratégies de reproduction, faisant des *Thaumatomyrmex* un modèle plus simple pour ce genre d'étude.

La production continue de mâle durant l'année, la présence de femelles toutes (théoriquement) capables de se reproduire dans un nid et le faible nombre de femelles par nid, sont des traits importants et caractéristique chez le genre *Thaumatomyrmex*, ils ouvrent notamment la voie vers le test de « l'hypothèse de la limitation de l'accouplement » de Yanega (1997) chez certaines espèces de ce genre.

C. Un trait d'insecte subsocial chez une fourmi : la diminution de la fécondité par la production d'œufs géants chez les *Thaumatomyrmex*

Les fourmis sont des insectes ovipares. La forme, la taille et le volume de l'œuf en fonction de la taille de la femelle diffèrent suivant les groupes de fourmis, notamment chez les espèces de ponéromorphes (*sensu* Bolton 2003) (Wheeler 1910 pp. 70-71 ; Villet & Fénéron 1998). Le taux de ponte varie aussi considérablement : la gamergate de *Pachycondyla sublaevis* Emery (Ponerinae, Ponerini) pond un œuf tous les deux jours (Peeters et al. 1991) alors que la reine de *Dorylus wilverthi* Emery (Dorylinae, Dorylini) en pond quelques millions en moins d'un mois (Raigner & van Boven 1955). La première espèce fait des colonies de moins de 10 ouvrières alors que celles de la seconde sont formées de millions d'ouvrières. Le nombre d'ovarioles par ovaires et leur longueur, ainsi que le volume des œufs déterminent la fécondité de la femelle. Moins elle a d'ovarioles et/ou plus ses œufs sont gros, moins elle est féconde, ce qui aura une influence sur le nombre d'individus produits et donc



sur la taille de la colonie. Cela semble être le cas pour les petites colonies de *P. sublaevis* dont la gamergate produit de très gros œufs (Peeters et al. 1991). Comme chez cette Ponerinae, les œufs trouvés dans les nids, aussi composés de quelques femelles seulement, des espèces du genre *Thaumatomyrmex* (Ponerinae, Thaumatomyrmecini) sont très gros. Nous présentons et discutons ici les premières données sur l'œuf et la posture de ponte de plusieurs espèces de *Thaumatomyrmex*.

C.1. Matériel et méthodes

Les œufs des espèces *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, *Thaumatomyrmex* sp.11, *Thaumatomyrmex contumax* et *Thaumatomyrmex mutilatus* ont été mesurés (longueur et largeur) à l'aide d'une loupe munie d'un micromètre. Le volume des œufs a été calculé à partir de la méthode de Coleman (1991) pour des œufs ellipsoïdes (sphéroïdes prolates) : un axe majeur (a) et deux axes mineurs (b) de taille égale, $VO = 3/4\Pi(1/2a)(1/2ab)^2$. Les mesures de la largeur de la tête, largeur du pronotum, largeur du segment abdominal 3 et de la longueur du gastre ont été prises pour une femelle de l'espèce trouvée dans la même localité où a été récolté le nid qui a fourni les œufs. Les données sont comparées avec celles de l'espèce *Pachycondyla sublaevis*. Pour la taille de l'œuf, les données proviennent de l'étude de Peeters et al. (1991) et les mesures morphométriques ont été prises sur une ouvrière de la collection d'Hymenoptera du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN, France - étiquette : Queensland Rockhampton - Thozet 1810). Cette espèce a été choisie car c'est la fourmi avec potentiellement les plus gros œufs : Peeters et al. (1991) ont noté, par expérience, la taille exceptionnellement grande de ses œufs et elle a l'indice du volume de l'œuf en fonction de la largeur de la tête calculé le plus grand, en comparaison à celui des autres espèces de ponéromorphes dont les données sont tirées de Villet & Féron (1998) (la mesure de la largeur de la tête de *P. sublaevis* qui n'est pas fournie dans cet article, a été prise sur l'ouvrière du MNHN).

Le comportement de ponte a pu être observé ponctuellement chez les espèces *Thaumatomyrmex* sp.1 (Ilhéus-BA et Itambé-BA), *T. contumax* (Ilhéus-BA) et *T. mutilatus* (Itambé-BA) et quelques notes ont été prises.



Tableau 5C-1. Mesures des œufs et mesures de certaines parties du corps pour cinq espèces du genre *Thaumatomyrmex*. Les différents indices calculés comparent une mesure de l'œuf à l'une du corps de la fourmi.

Espèce (localité de récolte) [nombre d'œufs mesurés - nombre de colonies]	œuf (mm)			largeur tête (HW) (mm)	largeur du pronotum (PrW) (mm)	largeur du segment abdominal 3 (AbdSeg3W) (mm)	longueur du gastre (LG) (mm)	VO/HW	LO/PrW	lO/Abd Seg3W	LO/LG
	longueur (LO) (mm)	largeur (lO) (mm)	volume (VO) (mm ³)								
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 (Ilhéus-BA) [5-2]	0,76 ± 0,01	0,25 ± 0	0,0248 ± 0,0004	0,56	0,44	0,69	1,3	0,04	1,72	0,36	0,58
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.2 (Uruçuca-BA) [3-1]	0,7 ± 0,01	0,23 ± 0,01	0,0198 ± 0,0008	0,53	0,44	0,69	1,1	0,04	1,58	0,34	0,63
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.11 (Costa Rica-LaSelva) [3-1]	0,82 ± 0,02	0,29 ± 0,01	0,0356 ± 0,0015	0,75	0,53	0,88	1,25	0,05	1,55	0,33	0,66
<i>Thaumatomyrmex</i> <i>contumax</i> (Ilhéus-BA) [12-2]	0,99 ± 0,04	0,38 ± 0,01	0,0754 ± 0,0062	1,09	0,69	1,09	2,03	0,07	1,44	0,35	0,49
<i>Thaumatomyrmex</i> <i>mutilatus</i> (Itambé-BA) [12-2]	0,92 ± 0,03	0,38 ± 0,02	0,0702 ± 0,0073	0,94	0,6	1,1	1,6	0,07	1,53	0,35	0,57
<i>Pachycondyla</i> <i>sublaevis</i> (/) [/]	2,7	0,9	1,1445	3,25	2,65	3,23	5,59	0,35	1,02	0,28	0,48

C.2. Résultats

C.2.1. Taille des œufs

Les œufs pondus par les espèces de *Thaumatomyrmex* sont de forme ellipsoïde (sphéroïde prolata), leur couleur est d'un blanc laiteux. Ils peuvent être légèrement courbés, notamment juste après la ponte. Leur taille est exceptionnellement grande par rapport à la taille de la fourmi. La largeur de l'œuf correspond à plus de 30% de la plus grande largeur du gastre (largeur du segment abdominal 3) et, même si la mesure du gastre n'est pas très précise (le gastre peut être plus ou moins distendu), la longueur de l'œuf représente au moins 49% de celle du gastre (fig. 5C-1). Les différents indices calculés qui permettent de comparer une mesure de l'œuf, que ce soit sa largeur ou sa longueur, à l'une du corps de la fourmi, sont supérieurs pour les espèces de *Thaumatomyrmex* en comparaison à ceux de *P. sublaevis*, sauf pour l'indice du volume de l'œuf en fonction de la largeur de la tête. La taille des œufs, en fonction de la taille, des *Thaumatomyrmex*, est de toute évidence supérieure à celle des œufs de *P. sublaevis*. L'utilisation de la largeur de la tête comme indice de la taille de la fourmi pour étudier les variations de la taille des œufs chez les fourmis (voir Villet & Fénéron 1998), n'est donc sans doute pas la plus adéquate. Les mesures du gastre sont certainement plus



appropriées, mais souffrent d'un manque de précision dû au fait que les membranes intersegmentaires peuvent se distendre. Dans des études comparatives sur la taille des œufs chez les abeilles (Hymenoptera, Apoidea), la taille des œufs est comparée à la longueur et la largeur du gastre (Iwata 1964) ou bien à la largeur du mésosoma (Iwata & Sakagami 1966). Les indices obtenus semblent correspondre à l'observation visuelle d'ensemble qui peut être faite. La taille des œufs des espèces, en fonction des mesures de la longueur et de la largeur du gastre, de *Thaumatomyrmex* est comparable et même parfois supérieure, à celle des espèces subsociales d'abeilles étudiées par Iwata (1964).

La largeur du pronotum est sans doute une mesure fiable de la différence morphométrique entre les espèces de *Thaumatomyrmex*. Lorsque l'on compare la largeur des œufs en fonction de celle du pronotum des différentes espèces, la première suit la seconde, il y a une corrélation positive (coefficient de corrélation de Pearson = 0,95, $p = 0,007$). La taille de l'œuf suit donc une loi allométrique chez les espèces de *Thaumatomyrmex* étudiées ici.



Figure 5C-1. Femelle de *Thaumatomyrmex* sp.1 et son œuf.

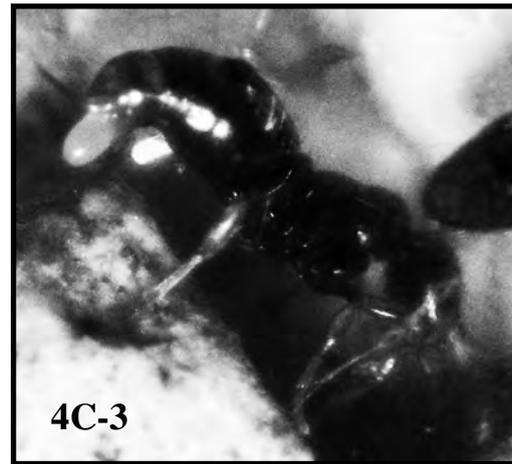


Figure 5C-3. Femelle de *Thaumatomyrmex* sp.1 en train de pondre un œuf qui commence à sortir.



Figure 5C-2. Femelle de *Thaumatomyrmex mutilatus* en train de pondre un œuf qui commence à sortir.



C.2.2. Comportement de ponte

Le comportement de ponte a été observé deux fois chez les espèces *Thaumatomyrmex* sp.1, *T. contumax* et *T. mutilatus*. Il peut durer une dizaine de minutes. La femelle commence à adopter une position immobile et droite, elle se penche vers l'avant, les pattes antérieures sont pliées alors que ses pattes arrière sont plus tendues et le gastre est surélevé (fig. 5C-2). Elle ouvre légèrement ses mandibules et reste généralement dans cette position pendant plusieurs minutes, mais elle peut avoir ce comportement plusieurs heures avant la ponte de l'œuf. Lorsque l'œuf est prêt à sortir, elle sort son aiguillon et recourbe légèrement le bout de son abdomen. L'œuf sort presque à la verticale du sol chez *Thaumatomyrmex* sp.1 (fig. 5C-3), légèrement incliné chez *T. contumax* et *T. mutilatus* (fig. 5C-2). Dès qu'il est sorti, la femelle marche alors qu'il est encore collé au bout de l'abdomen et à l'aiguillon, il finit par tomber, la femelle le laisse sur le sol et ne lui prête pas d'attention. Les autres femelles présentes dans le nid n'ont pas de comportement particulier vis-à-vis de la femelle en train de pondre, ni avec l'œuf pondu.

C.3. Discussion

L'œuf des espèces du genre *Thaumatomyrmex* est sans doute le plus gros qu'une espèce de Formicidae pondre en relation à sa taille. La forme de l'œuf de *Thaumatomyrmex* est typiquement celle des autres ponéromorphes et notamment celle connue chez les autres espèces de Ponerinae (voir Villet & Féneron 1998). Cette forme est retrouvée chez de nombreux hyménoptères (voir Iwata 1955, 1959a, 1959b, 1964 ; Iwata & Sakagami 1966) et doit donc être un caractère plésiomorphique chez cet ordre d'insecte. Chez les Ponerinae, la femelle qui pond recourbe généralement le gastre et une fois que l'œuf est sorti, elle le prend directement dans ses mandibules pour s'en occuper. Parmi les fourmis ponéromorphes, *Amblyopone silvestri* Wheeler (Amblyoponinae) ne courbe pas son gastre pour pondre, comme les espèces de *Thaumatomyrmex*, mais contrairement à elles, une fois l'œuf sorti et encore attaché au bout de son gastre, elle recourbe ce dernier et prend l'œuf dans ses mandibules. Les femelles de *Thaumatomyrmex* sont capables de recourber le gastre, leur posture particulière de ponte vient donc sans doute de la taille trop importante de l'œuf qui ne pourrait pas sortir si la femelle courbait son gastre. L'absence de soin apporté à l'œuf tout juste pondu ne doit pas être courante chez les fourmis.

Chez les insectes et notamment chez les hyménoptères, il existe un compromis entre la fécondité et les soins parentaux (Shine 1978, 1989 ; voir O'Neill 2001 pp. 299-306). Les



hyménoptères subsociaux⁵³ produisent notamment un faible nombre d'immatures et leurs œufs sont de grande taille (Iwata 1964 ; Iwata & Sakagami 1966 ; O'Neill 2001 pp. 299-306). Les fourmis, toutes connues pour avoir atteint le stade eusocial, ont ceci de particulier que la femelle reproductrice se fait aider par ses ouvrières dans le soin au couvain, qui est une caractéristique de l'eusocialité, et il y a donc eu une sélection inverse à celle des insectes subsociaux, elle va dans le sens d'une spécialisation extrême de la fécondité chez la femelle reproductrice, grâce à la division du travail (voir O'Neill 2001 pp. 305-306). Chez les fourmis, une grande fécondité peut être atteinte notamment en réduisant la taille des œufs et en augmentant le nombre ou la longueur des ovarioles (Villet 1990a). Les *Thaumatomyrmex* produisent de très gros œufs, leur taille est comparable à celle des œufs des hyménoptères subsociaux, et elles n'ont que trois ovarioles par ovaire, ce qui correspond au nombre généralement trouvé chez les Hymenoptera Aculeata (voir Iwata 1964). La fécondité des *Thaumatomyrmex* est donc réduite, deux ovocytes mûres au grand maximum peuvent prendre place dans la cavité du gastre. Chez les Ponerinae, la taille des colonies est généralement de plusieurs dizaines d'ouvrières, mais les nids des espèces de *Thaumatomyrmex* dont la reproduction est assurée exclusivement par des gamergates comptent moins de quatre femelles, toutes capables de se reproduire (voir ce chapitre partie E). Ces caractéristiques amènent donc à la conclusion que les *Thaumatomyrmex* ont subi une évolution inverse. La réduction de la fécondité et l'augmentation de la taille des œufs qui ont accompagnés l'évolution du comportement solitaire sans soin donné à la progéniture vers le comportement subsocial chez certains Arthropoda (*e.g.* : Hymenoptera : Iwata 1964 ; Iwata & Sakagami 1966 ; Arachnida Opiliones : Machado & Raimundo 2001), ont, chez les *Thaumatomyrmex*, accompagné l'évolution du comportement eusocial vers un comportement social moins évolué, voire vers la subsocialité.

La production des œufs est un processus dépendant de la nutrition, il ne fonctionne ou se déclenche que si l'alimentation est suffisante (Wheeler 1996) ; voir Fox & Czesak 2000). A ce titre, les Penicillata (Arthropoda, Myriapoda, Diplopoda), la proie typique des espèces de *Thaumatomyrmex* (voir chapitre 4), constituent certainement une nourriture idéale pour produire de gros œufs, puisqu'ils peuvent être mangés quasiment en entier et contiennent

⁵³ Ce terme définit les organismes dont les adultes (parents, la femelle et/ou le mâle) montrent une forme de soin à leur progéniture (après la ponte ou la parturition), comme la protection ou l'approvisionnement progressif en nourriture (voir Tallamy & Wood 1986 ; Cowan 1991). Chez les Hymenoptera, la femelle nidifie toute seule mais interagit avec ses larves en développement par l'approvisionnement progressif, les femelles qui vivent suffisamment longtemps peuvent être rencontrées dans le nid avec ses filles adultes (Cowan 1991).



notamment beaucoup d'hémolymphe. La femelle de *Thaumatomyrmex* perce souvent juste un trou au niveau de la face ventrale du *Penicillata* et aspire son contenu liquide.

Certaines espèces du genre de fourmi *Probolomyrmex* Mayr (Proceratiinae) ont le même régime alimentaire que les espèces de *Thaumatomyrmex*, elles se nourrissent de *Penicillata*, elles forment aussi de petites colonies de 10-20 ouvrières, mais se reproduisent grâce au morphotype gyne (Ito 1998 ; Kikuchi & Tsuji 2005 ; Kikuchi com. pers. 2005). Ces gynes ont la particularité de n'avoir qu'un seul ovariole par ovaire, c'est une réduction par rapport au nombre de base chez les fourmis et les Hymenoptera Aculeata qui est de trois ovarioles à chaque ovaire (voir Iwata 1964). On a donc une réduction de la fécondité chez des espèces prédatrices de *Penicillata* de sous-familles différentes. Chez les *Thaumatomyrmex*, cette réduction est liée aux gros œufs qu'elles produisent et chez les *Probolomyrmex*, au faible nombre d'ovarioles par ovaire. Il semble donc qu'il y a eu une évolution parallèle basée sur l'adoption de deux stratégies différentes pour réduire la fécondité. La prédation des *Penicillata* donne deux avantages : peu ou pas de compétiteurs pour cette ressource alimentaire et acquisition d'une défense passive efficace basée sur la réutilisation de la propre défense de ces arthropodes (démontrée chez les *Thaumatomyrmex* (voir chapitre 4), non connue mais probable chez les *Probolomyrmex*). Il n'y a donc pas besoin d'avoir une grande force de travail (nombre de femelles) pour chasser ou défendre le nid. Il est donc possible que l'adoption d'une stratégie qui fasse baisser la fécondité soit une réponse à la prédation spécialisée sur les *Penicillata* qui rend possible la vie en petits groupes. On ne peut non plus exclure le contraire, la prédation spécialisée sur les *Penicillata* peut contraindre les espèces qui la pratiquent de vivre en petits groupes, parce que cette ressource ne pourrait pas satisfaire les besoins d'un grand groupe. Toutes les espèces du genre *Thaumatomyrmex* sont a priori des prédatrices de *Penicillata*, ce qui n'est peut-être pas le cas de toutes celles du genre *Probolomyrmex*, les études sur les espèces non prédatrices de *Penicillata* de ce dernier genre permettront sans doute de mieux analyser les hypothèses avancées sur les caractéristiques des espèces prédatrices de *Penicillata*. Les deux stratégies différentes adoptées par des fourmis de deux genres et sous-familles différents, qui se nourrissent de la même proie presque exclusivement et forment toutes deux de petits nids ou colonies, montrent qu'il y a eu une sélection pour une diminution de la fécondité. Chez les hyménoptères subsociaux, il est donc possible que la production de gros œufs a pu être sélectionnée afin de diminuer la fécondité, par exemple pour ne pas avoir trop d'immatrices de même stade de développement à élever en même temps. Les femelles d'hyménoptère subsociaux investissent leur énergie dans le soin



aux immatures pour augmenter la survie de ces derniers, mais le nombre qu'elles peuvent élever est toutefois limité (Iwata & Sakagami 1966). L'avantage sélectif de très gros œufs par rapport à des petits reste toutefois à déterminer chez les hyménoptères. Cependant, l'hypothèse d'une réduction de la fécondité, plus que l'avantage sélectif propre de gros œufs, est sans doute la bonne puisqu'on retrouve le même phénomène chez d'autres insectes : chez les coléoptères bousiers Scarabaeidae (Insecta, Coleoptera), il y a une réduction de la fécondité plus le comportement de nidification, donc les soins parentaux, se complexifie (Hansell 1987 (Nest building as facilitating and...)).

D'autres espèces de fourmis ont aussi adopté les stratégies des *Thaumatomyrmex* et des *Probolomyrmex*. Des femelles reproductrices avec un seul ovariole par ovaire⁵⁴ sont connues chez *Acanthomyrmex minus* Terayama, Ito & Gobin (Myrmicinae, Myrmecini) (Terayama et al. 1998), *Gnamptogenys cribrata* Emery (Ectatomminae, Ectatommini) (Ito 1998 ; Ito & Gobin 2008), ainsi chez deux autres espèces de *Probolomyrmex* (Ito 1998). Les deux premières espèces forment aussi de petites colonies avec une gyne ergatomorphe, pour la première, et une gyne « normale » pour la deuxième, accompagnée d'une vingtaine d'ouvrières ; les colonies des deux espèces de *Probolomyrmex* comptent une dizaine d'ouvrières. Quant à *Pachycondyla sublaevis* ses œufs sont presque aussi gros, en comparaison de sa taille, que ceux des *Thaumatomyrmex*, et elle forme des colonies à gamergates de moins de dix femelles (Peeters et al. 1991). Quelles sont les caractéristiques biologiques et écologiques qui ont sélectionné l'adoption de ces stratégies de réduction de la fécondité chez ces espèces ?

D. Notes sur l'émergence des imagos femelle et mâle

Brandão et al. (1991) ont noté que les imagos de *Thaumatomyrmex contumax* étaient capables de sortir tout seuls de leur cocon et qu'ils avaient déjà la couleur noire des individus plus vieux. Pour vérifier ces observations, cinq cocons de *Thaumatomyrmex* sp.1 (Ilhéus-BA), six de *Thaumatomyrmex contumax* (Ilhéus-BA) et trois de *Thaumatomyrmex mutilatus* (Uberlândia-MG et Bonito-MS) ont été retirés du nid et placés sur du papier filtre dans une petite boîte plastique individuelle avec un coton humidifié. Les boîtes sont surveillées plusieurs fois par jour pour voir si l'un des imagos est sorti de son cocon. Des observations

⁵⁴ Aucune donnée n'est malheureusement disponible sur la taille des œufs de ces espèces, la fécondité de la femelle peut donc être relativement grande si elle fait de petits œufs, même si elle n'a qu'un ovariole par ovaire. Mais les auteurs des articles l'aurait sans doute mentionné.



ponctuelles de nids en élevage ont quant à elles, fourni des informations complémentaires sur la formation du cocon, le soin au cocon et l'émergence des imagos à l'intérieur d'un nid constitué de plusieurs femelles.

La formation du cocon ne diffère pas de ce qui est connu chez les autres Ponerinae (voir Le Masne 1953), la larve a besoin des ouvrières pour recouvrir son corps de particules (trichomes de *Penicillata*, particules de terre, de sable, de bois, etc.) afin qu'elle ait des points d'attache et une trame pour tisser son cocon. Ce comportement vient sans doute du fait que la larve n'est plus enfermée dans une cavité étroite aux parois de laquelle elle accrocherait ses fils de soie pour tisser son cocon.

Tableau 5D-1. Nombre de femelles et de mâles de *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex contumax* et de *Thaumatomyrmex mutilatus* sortis seuls de leur cocon ou qui sont morts à l'intérieur.

Espèce	Sortis seuls du cocon		Morts dans le cocon	
	femelles	mâles	femelles	mâles
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	2	1	0	2
<i>Thaumatomyrmex contumax</i>	2	1	1	2
<i>Thaumatomyrmex mutilatus</i>	1	1	0	1

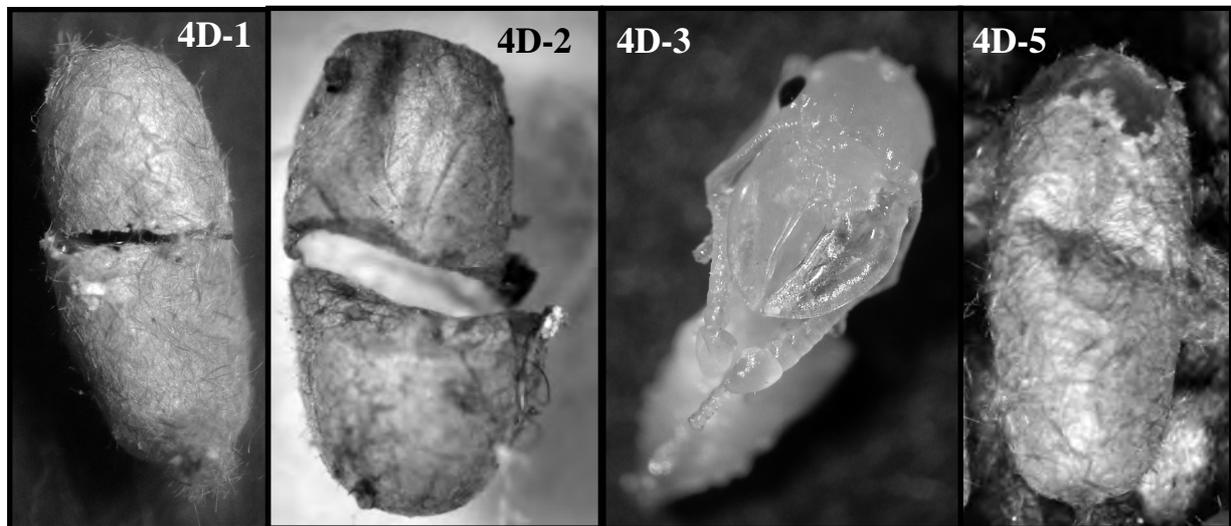
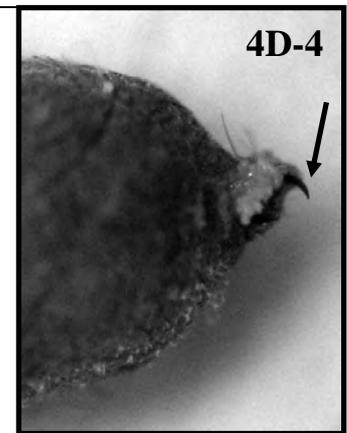


Figure 5D-1. Femelle de *Thaumatomyrmex contumax* pratiquant une ouverture dans son cocon afin d'en sortir.

Figure 5D-2. Cocon d'une femelle de *Thaumatomyrmex mutilatus* qui en est sortie toute seule.

Figure 5D-3. Nympe blanche de *Thaumatomyrmex contumax*.

Figure 5D-4. Bout postérieur du cocon d'un mâle de *Thaumatomyrmex mutilatus* dont l'épine du pygidium (flèche) sort par un trou pratiqué dans le cocon.

Figure 5D-5. Cocon d'une femelle de *Thaumatomyrmex contumax* qui en a été retiré par les autres femelles du nid.



Au total, huit femelles et mâles des trois espèces ont réussi à sortir seuls de leur cocon (tableau 5D-1). Six autres sont morts dans leur cocon (tableau 5D-1), des champignons attaquaient leur corps, sans doute à cause d'une trop forte humidité (voir Watkins 1968). La sortie du cocon prend plusieurs heures. Le cocon des femelles sorties toutes seules ont une longue fente transversale semi-circulaire, qui s'étend au moins sur la moitié transversale (fig. 5D-1 et 5D-2). Une femelle de *T. contumax* a été observée en train d'ouvrir cette fente de l'intérieur du cocon, elle utilisait visiblement ses mandibules mais aussi ses pattes. Le denticule à la base de la dent apicale (voir chapitre 1) doit sans doute aider à déchirer le tissu du cocon. La nymphe des *Thaumatomyrmex* a les mandibules ouvertes et la fente sur le cocon se trouve juste au niveau de la pointe de ses mandibules (fig. 5D-3). Les antennes de la femelle sont de chaque côté des mandibules, le flagelle étant situé un cran plus bas que ces dernières. Les cocons des mâles sortis tout seuls ne présentent pas de fente, leurs mandibules ne sont pas développées comme celles des femelles. Les mâles sont sortis par le bout postérieur du cocon, par la fente par laquelle le méconium a été expulsé (soit la larve/prénympe a expulsé elle-même le méconium et le trou n'a pas été fermé, soit les femelles adultes ont pratiqué une ouverture à ce bout pour débarrasser la prénympe de son méconium). Même sans cette ouverture, les mâles sont quand même capables d'en pratiquer une à l'aide de l'aiguille dure de leur pygidium (tergite abdominal VIII), courbée ventralement en forme de crochet (voir Kempf 1975) (fig. 5D-4). Cette aiguille est présente chez les mâles de plusieurs espèces de Ponerinae (obs. pers.). Les mandibules courtes et fragiles des mâles de *Thaumatomyrmex* ne leur permettent peut-être pas de couper le cocon comme font les mâles d'*Amblyopone* sp. (Amblyoponinae, Amblyoponini) (Wheeler 1900). Les femelles (morphotypes gyne et ouvrière) d'*Amblyopone* spp. sont aussi capables de sortir seules du cocon (Wheeler 1900 ; Traniello 1978 ; Masuko 2003), elles pratiquent aussi une incision dans le cocon à l'aide de leurs mandibules, tout comme sans doute les femelles de *Ponera coarctata* Latreille (Ponerinae, Ponerini) (voir Forel 1899 ; Wheeler 1900) et celles de *Myrmecia* spp. (***Myrmeciinae : Myrmeciini***) (Haskins 1970 ; mais voir Crosland et al. 1988⁵⁵). Un mâle et une femelle de *T. contumax* avaient une ou deux pattes qui sortaient du cocon par un petit trou, mais n'ont quand même pas réussi à sortir du cocon et sont morts,

⁵⁵ Pour Crosland et al. (1988), les observations de l'émergence sans assistance de femelles faites par Haskins & Haskins (1950) et Haskins (1970) ne sont qu'anecdotiques puisque l'expérience qu'ils (Crosland et al.) ont réalisée en laboratoire montre que seules quelques individus arrivent à sortir seuls du cocon. Cependant lors de cette expérience ce sont les nymphes au début de leur métamorphose qui sont mortes. Les conditions d'élevage n'étaient peut-être pas adéquates pour elles. Il faudrait retenter l'expérience avec des femelles prêtes à sortir du cocon. (Haskins P. & Haskins F. (1950) Notes on the biology and social behavior of the archaic ponerine ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia*. Ann. ent. Soc. Am. 43: 461-491).



cela les a sans doute handicapé pour sortir normalement. La capacité de sortir seul du cocon est un trait plésiomorphique chez les fourmis, hérité de leur ancêtre guêpe solitaire. Dans les espèces de fourmis de sous-familles plus dérivées, les imagos prêts à émerger dépendent souvent totalement de l'aide des ouvrières qui prennent soin d'eux. Malgré la capacité des imagos de *Thaumatomyrmex* à sortir seuls de leur cocon, en laboratoire, ce sont généralement les autres femelles du nid qui font une ouverture dans le cocon, avec leurs mandibules, au niveau de la tête de l'individu et qui le sortent de son cocon en le tirant par la tête à l'aide de leurs mandibules (fig. 5D-5).

Les imagos femelles et mâles des trois espèces de *Thaumatomyrmex* qui émergent du cocon possèdent déjà la couleur des autres imagos plus vieux, la cuticule est déjà quasiment complètement sclérotinisée, seuls les membres sont légèrement plus clairs. Chez la majorité des espèces de fourmis, les imagos qui émergent ont une couleur beaucoup plus claire et il faut plusieurs jours avant qu'ils n'acquièrent leur couleur définitive. Certaines espèces de fourmis ont des imagos qui sortent aussi du cocon complètement pigmentés, tels les mâles d'*Anochetus kempfi* Brown (Ponerinae, Ponerini) (Torres et al. 2000), ceux d'*Amblyopone* sp. (Amblyoponinae, Amblyoponini) (Wheeler 1900), et les gynes et les ouvrières au gros gastre de *Pachycondyla senaarensis* Mayr (Ponerinae, Ponerini) (Dejean & Lachaud 1994).

Les femelles de *T. contumax* et *Thaumatomyrmex* sp.1 sont capables de tuer, d'épiler et de manger un Penicillata quelques heures seulement après avoir émergé de leur cocon. Une femelle de *T. contumax* a en outre été capable d'adopter les immatures d'une autre femelle de cette espèce et de les élever jusqu'à maturité. Une autre femelle a pondu plusieurs jours après l'émergence et a élevé sa progéniture jusqu'au stade prénymphe. Hormis quelques cas particuliers, il existe le plus souvent un polyéthisme d'âge chez les fourmis : les ouvrières changent de tâche de façon prédictible suivant une séquence définie, elles passent progressivement du soin aux immatures à l'entretien et la garde nid, puis au fourragement, plus leur âge augmente (voir Hölldobler & Wilson 1990). Ce polyéthisme d'âge est basé sur l'état physiologique de l'individu et correspondrait plus à un polyéthisme de développement physiologique (Robinson et al. 1994 ; Féneron et al. 1996). Les femelles de *Thaumatomyrmex* doivent donc être physiologiquement assez matures, pour avoir, dès l'émergence, le répertoire comportemental totipotent de la fondation indépendante d'un nid par une femelle, et être donc capables d'accomplir des tâches réalisées notamment par les femelles d'hyménoptères subsociaux pour élever leur progéniture. Les *Thaumatomyrmex* ont donc certainement subi une réversion vers l'état de maturité ancestral en reconquérant ou en réactivant des processus



physiologiques leur permettant d'avoir des éléments du répertoire comportemental complet que la plupart des ouvrières de fourmis n'expriment plus ou de manière différente. Le comportement totipotent est en fait toujours présent chez les espèces dont les gynes élèvent la première cohorte de couvain à maturité sans l'aide des ouvrières et de façon non claustrale (c'est-à-dire qu'elle doit aller fourrager à l'extérieur du nid afin de trouver de la nourriture pour élever sa progéniture). La réactivation, chez les femelles de morphotype ouvrière, d'un processus physiologique qui est encore présent chez les femelles de morphotype gyne, n'est peut-être pas si complexe.

Un comportement précoce des femelles nouvellement émergées est aussi connu chez les ouvrières au gros gastre de *P. senaarensis* qui ont une maturation comportementale accélérée par rapport aux ouvrières « normales » (soin au couvain dès le premier jour et sortie du nid dès le huitième jour) (Dejean & Lachaud 1994) ; chez *Amblyopone pallipes* Haldeman (Traniello 1978) ; ou encore, chez les jeunes ouvrières de *Neivamyrmex nigrescens* Cresson qui seulement quelques jours après leur émergence, participent déjà aux raids menés contre d'autres espèces de fourmis pour prendre leurs immatures (Topoff & Miranda 1978), tout comme les jeunes ouvrières de *Cerapachys biroi* Forel (obs. pers.). Mais le cas des *Thaumatomyrmex* est particulier par le fait que toutes les femelles sont capables de se reproduire et grâce à ses capacités précoces de fourragement et de soin aux immatures, une femelle qui émerge toute seule de son cocon dans un nid dont la fondatrice, sa mère, est morte, est capable d'assurer la relève et de se reproduire à son tour.

Une maturité morphologique associée à une maturité comportementale est un trait primitif, si les *Thaumatomyrmex* ne sont pas placées basalement dans la sous-famille Ponerinae dont la plupart des espèces ont des imagos femelles moins matures morphologiquement et comportementalement à l'émergence, cela signifie qu'il y a eu une évolution inverse, une réversion chez les *Thaumatomyrmex*.

E. Les micro-nids de moins de quatre femelles des espèces sans gynes mais avec gamergates de *Thaumatomyrmex*

E.1. Matériel et méthodes

L'étude de la taille des nids se fait en trois étapes : la première est la récolte des nids ; la deuxième est l'étude du lien entre les nids qui auront été récoltés près l'un de l'autre ; et la troisième est l'étude de l'indépendance reproductrice de chaque nid. Les deux dernières



étapes permettent de vérifier si chaque nid est indépendant des autres ou s'il fait partie d'un ensemble de nid formant une colonie plurinidale⁵⁶. La conclusion tirée de ces deux étapes permettra d'analyser en détail les données obtenues lors de la récolte des nids.

E.1.1. Récolte des nids

Les nids de cinq espèces (*Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, *Thaumatomyrmex* sp.11, *Thaumatomyrmex contumax* Kempf et *Thaumatomyrmex mutilatus* Mayr) ont été récoltés dans les écosystèmes naturels, dans des agroécosystèmes ou dans des zones anthropisées. Le protocole de récolte est présenté dans le chapitre 3 partie B. Des données supplémentaires ont aussi été obtenues dans la littérature et auprès de collègues myrmécologues pour cinq espèces, dont une non déterminée (*Thaumatomyrmex atrox* Weber, *Thaumatomyrmex ferox* Mann, *T. contumax*, *T. mutilatus* et *Thaumatomyrmex* sp.).

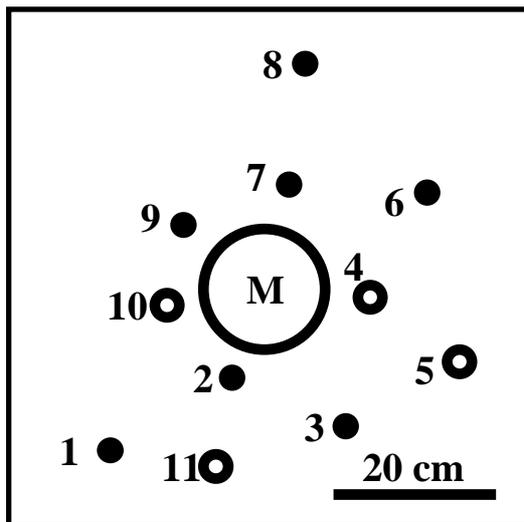


Figure 5F-1. Carte de la distribution des nids (ronds noirs M1, M2, M3, M6, M7, M8 et M9) et anciens nids (cercles - M4, M5, M10 et M11) de *Thaumatomyrmex* sp.1 autour de l'arbre *Murraya* (M).

⁵⁶ Une colonie plurinidale est une colonie dont les individus qui la composent sont répartis dans des nids séparés spatialement et ne formant pas un tout plus ou moins bien délimité. Un nid est toute structure creuse, naturelle ou formée par les fourmis, dans laquelle celles-ci se sont regroupées pour y être protégées, y élever les immatures et/ou y apporter la nourriture. Il peut être constitué de plusieurs cavités qui doivent être connectées par des couloirs et former un tout plus ou moins bien délimité. Si plusieurs femelles reproductrices sont présentes dans la colonie, elles se trouvent toutes dans le même nid : le nid « mère », les autres nids sans reproductrice sont des nids « satellites ». Une colonie est constituée d'individus, au minimum deux, de la même espèce ou non, vivants ensemble dans un ou plusieurs nids et dont les femelles reproductrices se trouvent toutes dans le même nid. Le terme « nid » pourra aussi être utilisé pour se référer à sa composition en individus de fourmis (e.g. : un nid composé d'une gyne, d'ouvrières et de couvain).



E.1.2. Lien entre les nids proches : rencontres inter-nids

1. Phase de récolte des nids proches

Les espèces *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* ont été utilisées pour étudier le lien entre des nids proches. Les nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 peuvent être récoltés assez proches les uns des autres en milieu naturel notamment dans l'aire d'Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya (voir chapitre 2). Une première récolte de coquilles réalisée dans cette aire en mai 2005 avait permis de trouver des nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 proches les uns des autres. Pour cette étude sur le lien entre les nids proches de *Thaumatomyrmex* sp.1, tous les nids et anciens nids de cette espèce trouvés dans la litière dans un quadra d'environ 1 m², avec l'arbre du genre *Murraya* en son milieu, ont donc été récoltés dans l'aire Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya en juin 2006.

Pour *T. contumax*, il a fallu mettre en place un dispositif particulier sur le terrain afin de récolter des nids proches les uns des autres, puisqu'en milieu naturel il est rare d'avoir ce cas de figure. Plusieurs femelles de cette espèce ont été observées fourrageant dans l'aire Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata, qui est une zone recouverte de graminées et de quelques arbres des espèces *Caesalpinia ferrea* Mart ex Tul. Var. *leiostachya* (Benth) (Plantae, Fabales, Fabaceae), le « pau-ferro » et *Samanea tubulosa* (Benth) Barneby & J.W.Grimes (Plantae, Fabales, Fabaceae) (voir chapitre 2 - fig. 5F-2). Mais il n'y a pas de coquilles ni de termitières en carton dans cette aire et les structures creuses susceptibles d'abriter des nids de *Thaumatomyrmex* sont peu nombreuses. Un nid de *T. contumax* y a été trouvé dans un nid en terre de guêpe solitaire en avril 2006 (voir annexe 6). Des tiges de bambous de 8 et 15 cm de longueur et 0,5 à 2 cm de diamètre (fermées à un bout) ont donc été posées sur le sol à la base de plusieurs arbres de cette aire, afin d'offrir aux *Thaumatomyrmex* une structure dans laquelle elles puissent nidifier (fig. 5F-3). Un peu plus d'un an plus tard, en juillet 2007, le contenu des tiges de bambous a été vérifié. Celles qui contenaient un nid ou un ancien nid de *Thaumatomyrmex* ont été récoltées et l'emplacement du bout ouvert de la tige a été marqué afin de mesurer la distance entre les nids pour faire la carte de leur distribution autour de chaque arbre (fig. 5F-4). Trente-quatre nids et treize anciens nids ont été trouvés dans les tiges de bambou (fig. 5F-4 - voir annexe 6 : code du nid : *T. contumax* N37 à N70 - les anciens nids n'ont pas été mis dans l'annexe).

Deux nids de *T. contumax* (*T. contumax* N14 et N15) ont aussi été récoltés dans le même fragment de termitière (Ilhéus-BA-CEPEC-Sol, mars 2005) et le lien entre eux a pu être testé.





Figure 5F-2. Aire Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata. Les arbres avec une lettre sont ceux autour desquels ont été posées des tiges de bambou. Les arbres A, B, C, E, G, H et J sont de l'espèce *Caesalpinia ferrea* et l'arbre I de l'espèce *Samanea tubulosa*.





Figure 5F-3. Tiges de bambou placées autour de l'arbre G (voir fig. 5F-1).

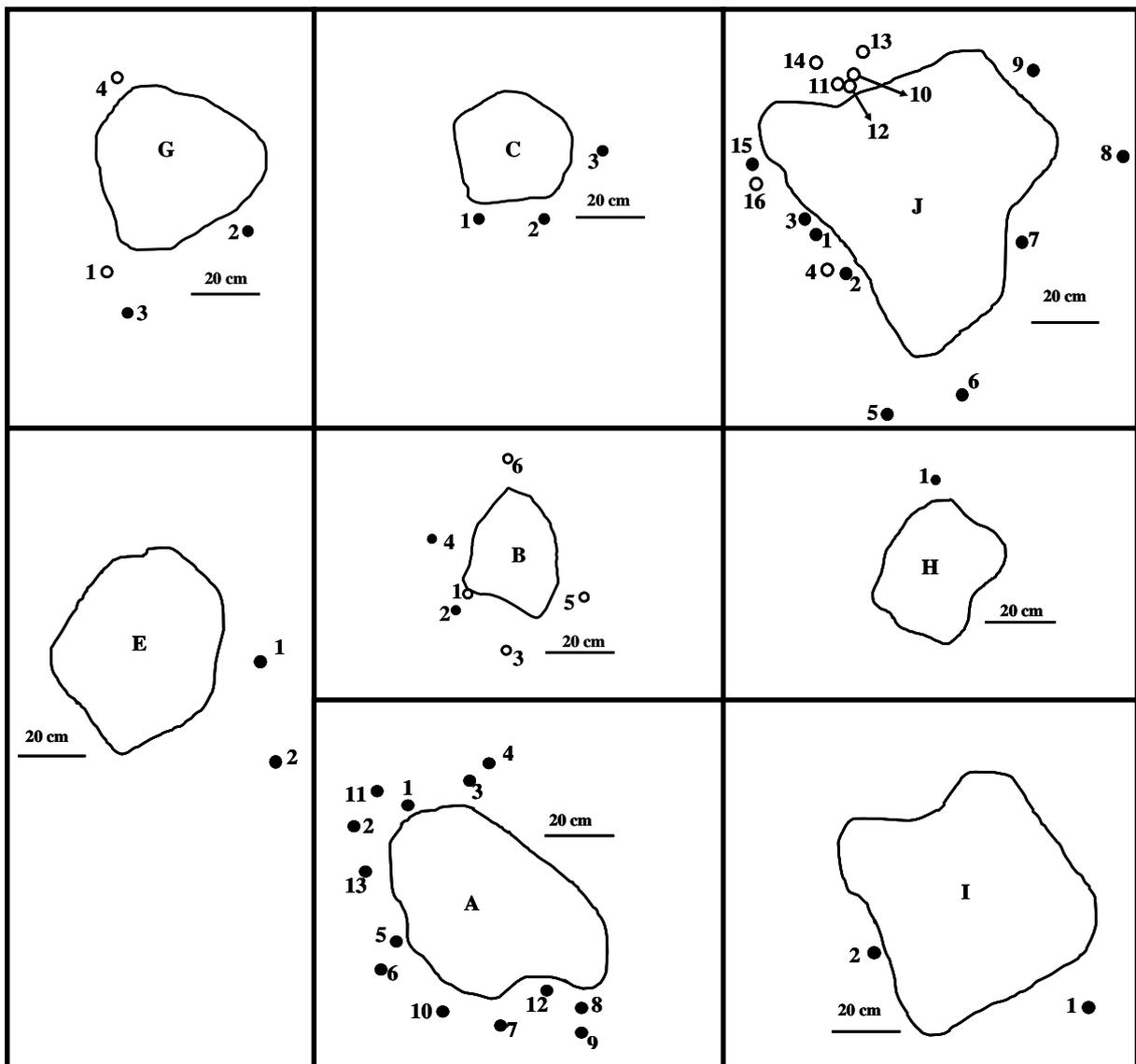


Figure 5F-4. Carte de la distribution des nids (ronds noirs) et anciens nids (cercles) de *Thaumatomyrmex contumax* dans les tiges de bambous placées autour de huit arbres de l'aire Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata (voir fig. 5F-1).



2. Phase de mise en élevage

Les nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 ont tous été récoltés dans des coquilles d'escargot (voir annexe 6). Les individus sont extraits de la coquille et installés dans des nids artificiels en plâtre et en terre suivant le protocole présenté dans le chapitre 2. Quelques matériaux provenant de leur nid naturel sont intégrés au nid artificiel pour qu'elles se familiarisent à lui rapidement.

Les *T. contumax* ont été récoltées dans des tiges de bambou, elles y sont laissées mais la tige est coupée longitudinalement en son milieu pour avoir un demi-tube sur lequel un morceau de lame de microscope est placé et stabilisé avec de la colle (voir chapitre 2). Le temps de familiarisation au nouvel environnement est donc moins important que pour *Thaumatomyrmex* sp.1. Les femelles des nids *T. contumax* N14 et N15 récoltés dans une termitière, ont été placées dans des nids artificiels en plâtre et en terre suivant le protocole présenté dans le chapitre 2.

Dans les expériences à suivre, toutes les femelles de chaque nid sont marquées pour les reconnaître individuellement (voir chapitre 2). Des observations ponctuelles des nids permettent de repérer les femelles qui sortent du nid et celles qui restent dans le nid.

3. Phase de rencontres inter-nids

3.1. Pré-tests et sélection des critères

D'autres nids que ceux précités de *Thaumatomyrmex* sp.1 et de *T. contumax* ont été utilisés pour sélectionner les critères définissant le lien entre les nids : trois nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 : un dans l'aire Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya (*T. sp1* N95), un autre à Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina (*T. sp1* N95) et un à Itambé-BA-OO (*T. sp1* N67), tous récoltés en mai 2005 ; et trois nids aussi de *T. contumax* : un récolté à Itororó-BA en octobre 2004 (*T. contumax* N11), un autre récolté à Ilhéus-BA en janvier 2005 (*T. contumax* N12) et un en mai 2005 à Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina (*T. contumax* N17)⁵⁷.

Lors des pré-tests de rencontres dyadiques entre deux femelles de nids différents mises ensemble dans un milieu neutre (une boîte ronde de 1,5 cm de diamètre), celles-ci sont indifférentes, s'évitent ou bien ont un contact prolongé puis s'évitent. Elles cherchent surtout un moyen de sortir de la boîte. Ce type de test n'est pas très instructif pour définir le lien entre deux nids de *Thaumatomyrmex*, et il n'a donc pas été utilisé ici. Les tests du lien entre deux nids, ont donc consisté uniquement à introduire une femelle dans un nid, soit le sien, soit un

⁵⁷ Les nids de ces deux espèces utilisés pour cette étude, ont été placés dans des nids de plâtre et de terre (voir chapitre 2).



autre. La sélection des critères définissant le lien entre les nids a donc été réalisée en deux étapes :

Etape 1 : Quel est le comportement d'une femelle qui a été isolée pendant 24h quand elle est réintroduite dans son propre nid ?

Etape 2 : Quel est le comportement d'une femelle introduite dans un nid étranger et distant qui contient donc des femelles qui ne lui sont pas familières ?

Pour les observations, le nid receveur est placé sous une loupe binoculaire pour avoir le grossissement suffisant afin de bien observer les comportements.

Etape 1 (contrôle - femelle réintroduite dans son nid) : après au moins 48h de familiarisation avec son nouveau nid et le nouvel environnement, une femelle, d'une colonie composée de plusieurs femelles, est placée dans un tube avec un cocon imbibé d'eau à l'écart de son nid pendant 24h. Après ces 24h d'isolement, la femelle, qu'on nommera femelle « isolée », est placée à l'entrée de son nid, si elle n'y entre pas d'elle-même, elle est poussée à l'intérieur du nid à l'aide d'un pinceau. Son comportement dans le nid et le comportement des autres femelles, qu'on nommera femelles « non-isolées », du nid vis-à-vis d'elle sont ensuite observés et notés durant 5 minutes après le premier contact avec une femelle présente dans le nid.

Les comportements suivants de la femelle « isolée » réintroduite dans son nid ont été sélectionnés : contacts antennaires courts (< 2 secondes), auto-toilettage, exploration du nid courte (< 10 secondes) et hémolymphe larvaire (LHF pour « Larval Hemolymph feeding » : Masuko 1986 ; voir Lacau et al. 2007) ; et les comportements suivants des autres femelles vis-à-vis de la femelle « isolée » réintroduite dans son nid ont été sélectionnés : contacts antennaires courts (< 2 secondes), contacts antennaires prolongés (> 2 secondes), allo-toilettage et boxe antennaire.

Etape 2 (femelle introduite dans un autre nid que celui dans lequel elle a été récoltée) : une femelle, qu'on nommera « l'intruse » est introduite dans le nid d'autres femelles, qu'on nommera « résidentes ». Avant d'être introduite dans l'autre nid, elle est placée pendant 10 minutes en isolement dans un petit tube avec un coton imbibé d'eau. Une fois ce laps de temps passé, elle est placée à l'entrée du nid étranger, si elle n'y entre pas d'elle-même, elle est poussée à l'intérieur du nid à l'aide d'un pinceau. Son comportement dans le nid et le comportement des autres femelles du nid vis-à-vis d'elle sont ensuite observés et notés durant 5 minutes après le premier contact avec une femelle présente dans le nid.



Les comportements suivants de la femelle intruse introduite dans un autre nid ont été sélectionnés : contacts antennaires courts (< 2 secondes), auto-toilettage, exploration du nid courte (< 10 secondes), exploration du nid longue (> 10 secondes), contacts antennaires prolongés (> 2 secondes), boxe antennaire, sortie du nid, recherche à sortir (fuite) ou se défend d'une agression, tentative de vol d'un immature, cannibalisme d'un immature, agression sur une résidente ; et les comportements suivants des autres femelles vis-à-vis de l'intruse introduite dans leur nid ont été sélectionnés : contacts antennaires courts (< 2 secondes), contacts antennaires prolongés (> 2 secondes), allo-toilettage, boxe antennaire, agression (morsure et tentative de piqûre).

Les tests de l'étape 2 ont été réalisés quatre à cinq jours après la récolte des nids sur le terrain.

Dès qu'il y a agression, le test est terminé et les femelles impliquées sont immédiatement séparées pour éviter qu'elles ne se blessent ou se tuent.

Les termes « femelle introduite » désigneront à la fois « femelle isolée » et « femelle intruse ».

Le nid dans lequel a été introduite une femelle, qu'elle soit une femelle isolée ou intruse, n'est plus utilisé pendant au moins 30 minutes.

Description des comportements :

- Contacts antennaires court (< 2 secondes) : la femelle tend ses antennes vers une autre et les replie aussitôt après l'avoir touchée ou après que le bout des antennes a été très près du corps de celle-ci.
- Contacts antennaires prolongés (> 2 secondes) : la femelle tend ses antennes vers une autre et explore son corps, ce comportement est parfois suivi de boxe antennaire ou d'allo-toilettage.
- Auto-toilettage : la femelle nettoie des parties de son corps.
- Allo-toilettage : la femelle nettoie le corps d'un autre individu.
- Boxe antennaire : une femelle en frappe un autre avec la partie apicale de ses antennes. Lorsque ce comportement n'est pas accompagné de comportements agressifs tels que morsures ou tentatives de piqûres, il peut être considéré comme un comportement de rivalité, de dominance entre deux femelles. Ce comportement est observé entre les femelles d'un même nid, mais peut aussi l'être entre femelles de nids différents.
- Agression : une femelle mord et tente de piquer une autre femelle, l'agression est souvent accompagnée de boxe antennaire.



- Exploration du nid courte (< 10 secondes) : la femelle introduite marche dans le nid, sans vraiment l'explorer et s'immobilise souvent à un endroit pour faire sa toilette (auto-toilettage).
- Exploration du nid longue (> 10 secondes) : la femelle introduite marche (plus particulièrement *Thaumatomyrmex* sp.1) ou se déplace rapidement dans le nid (plus particulièrement *T. contumax*), explore ses limites (contacts antennaires fréquents et prolongés avec les parois du nid) et marque peu d'arrêts.
- Hémolymphagie larvaire (LHF) : la femelle introduite mord les bourrelets latéraux du corps de la larve (généralement d'un des derniers stades larvaires) et lorsque l'un est percé, elle se met à lécher l'endroit par lequel sort l'hémolymphe de la larve. Ce comportement n'entraîne généralement pas la mort de la larve qui cicatrise vite.
- Vol d'imature : la femelle introduite s'empare d'un immature (souvent une grosse larve ou un cocon) et tente de l'amener hors du nid.
- Cannibalisme d'un immature : la femelle introduite s'empare d'un immature et le mange.
- Sortie du nid : la femelle introduite sort du nid après y avoir passé au moins quelques secondes.
- Recherche à sortir (fuite) : suite à l'agression d'une des femelles présente dans le nid, la femelle introduite tente de sortir du nid.

Les pré-tests ont permis de sélectionner quatre niveaux de comportements pour la femelle isolée réintroduite dans son nid et la femelle intruse introduite dans un autre nid que celui dans lequel elle a été récoltée (comportement A - tableau 5F-1) et quatre comportements que les femelles non-isolées ou résidentes peuvent avoir vis-à-vis de la femelle qui a été introduite (femelle isolée ou intruse) (comportement B - tableau 5F-1). Lors des tests d'introduction, seul le plus haut niveau atteint est pris en compte. La combinaison du plus haut niveau atteint pour les comportements A et B, permet de définir le degré de relation entre la femelle introduite et le nid dans lequel elle a été introduite : soit c'est un nid étranger, soit il est familier (tableau 5F-2).

La contrainte de temps et surtout le faible nombre d'individus composant chaque nid ainsi que leur manipulation délicate, n'ont pas permis de réaliser les expériences en aveugle pour qu'elles ne soient pas influencées par la subjectivité de l'observateur, cependant certains comportements sont sans ambiguïté (agression, sortie du nid) et leur observation est donc, elle, objective.



Tableau 5F-1. Les niveaux de comportements atteints pour la femelle isolée réintroduite dans son nid (test étape 1) et les niveaux de comportements atteints pour la femelle intruse introduite dans un nid autre que celui dans lequel elle a été récoltée (test étape 2).

	Description du niveau des comportements	Niveau des comportements	Test - étape 1	Test - étape 2
A : comportements de la femelle isolée réintroduite dans son nid ou de l'intruse introduite dans un autre nid	Exploration du nid (< 10 secondes) avec auto-toilettage (a) et/ou contacts courts et/ou LHF (b) et/ou boxe antennaire	1	+	+(sauf b)
	Exploration du nid (> 10 secondes) avec contacts prolongés (>2 secondes) et/ou boxe antennaire	2	-	+
	Sortie du nid ou recherche à sortir (fuite) ou se défend d'une agression	3	-	+
	Vol d'un immature ou cannibalisme d'un immature (a) ou agression d'une autre femelle (b)	4	-	+
B : comportements des femelles non-isolées ou résidentes vis-à-vis de la femelle isolée ou intruse	Contacts courts (indifférence, évitement)	1	+	+
	Contacts prolongés (>2 secondes) et/ou allo-toilettage	2	+	+
	Boxe antennaire	3	+	+
	Agression	4	-	+

Tableau 5F-2. Détermination du lien entre la femelle introduite (isolée ou intruse) en fonction de la combinaison du plus haut niveau atteint pour les comportements A et B.

Combinaison : niveau des comportements A / B	Lien de la femelle avec le nid dans lequel elle a été introduite
1/1 - 1/2 - 1/3	Nid familial ⁵⁸
2/1 - 3/1 - 4/1 - 2/2 - 3/2 - 4/2 - 2/3 - 3/3 - 4/3 - 1/4 - 2/4 - 3/4 - 4/4	Nid étranger ⁵⁹

3.2. Tests

L'étape 1 (contrôle) est réalisée en première. La femelle utilisée pour l'étape 1 est généralement celle réutilisée pour l'étape 2. Un nid utilisé dans l'étape 2 a subi l'étape 1 au moins 12h avant.

Test étape 2 avec *Thaumatomyrmex* sp.1 : chaque nid est testé au moins une fois avec tous les autres (soit il reçoit une femelle intruse, soit l'une de ses femelles est introduite dans l'autre nid). Vingt-deux tests ont été réalisés.

Test étape 2 avec *T. contumax* : pour les nids récoltés sous les arbres B, C, E, G et I chaque nid est testé au moins une fois avec tous les autres. Pour ceux récoltés sous l'arbre A (12 nids - l'unique femelle présente dans le nid A13 est morte avant de faire les tests), chaque nid n'a pas pu être testé au moins une fois avec tous les autres, mais chaque nid a été testé avec au moins six autres nids et 67% des tests (44 sur les 66 possibles) des paires ont pu être

⁵⁸ Dans le sens qui appartient au même groupe social.

⁵⁹ Dans le sens qui n'appartient pas au même groupe social.



effectués. Les nids proches des uns des autres ont été testés en priorité. Tous les nids composés d'une seule femelle ont notamment été confrontés les uns aux autres. Pour les nids A4 et A11, les femelles intruses ont été introduites les unes à la suite des autres, à intervalle de quelques minutes. L'unique femelle du nid A6 a toujours été utilisée comme femelle intruse parce qu'il n'y avait pas d'immatrice dans son nid. Les tests n'ont pas été réalisés avec les nids récoltés sous l'arbre J (9nids).

E.1.3. Indépendance reproductrice des nids

L'absence de femelle reproductrice dans un nid peut indiquer que celui-ci appartient à une colonie plurinidale, qui possède donc plusieurs nids dont l'un contient la ou les femelles reproductrices et un ou plusieurs autres nids contenant des ouvrières et du couvain. Les femelles de 26 nids, récoltés dans neuf localités ou aires, de *Thaumatomyrmex* sp.1 ; trois, récoltés dans trois localités, de *Thaumatomyrmex* sp.2 ; 45, récoltés dans huit localités ou aires, de *Thaumatomyrmex contumax* Kempf ; trois, récoltés dans deux localités, de *Thaumatomyrmex mutilatus* Mayr ; et un de *Thaumatomyrmex* sp.11, ont donc été disséquées (seules les femelles présentes dans le nid lors de la récolte seront représentées dans le tableau, au contraire des femelles qui auront émergées lors de l'élevage des nids en laboratoire). Les données suivantes sont prises lors des dissections : le nombre d'ovarioles par ovaire ; la présence de corps jaunes ; la présence d'ovocytes dans les ovarioles et s'ils sont mats (localisés à la base des ovarioles) ou non ; la présence de la spermathèque et de son contenu : pleine de sperme ou vide.

Afin de déterminer si les gamergates et non-gamergates appartiennent ou non à un même morphotype, la largeur du pronotum (PrW - voir chapitre 2) a été mesurée pour dix gamergates et dix femelles non-gamergates des espèces *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* provenant toutes de nids récoltés dans l'une des aires d'Ilhéus-BA. Le test U de Mann-Whitney a été appliqué afin de déterminer la différence statistique entre les deux groupes.

E.2. Résultats

E.2.1. Lien entre les nids proches : rencontres inter-nids

E.2.1.1. *Thaumatomyrmex* sp.1

Lors des tests d'introduction d'une fourmi intruse dans un nid autre que celui dans lequel elle a été récoltée, les niveaux des comportements atteints par la femelle intruse et par les femelles résidentes indiquent que pour toutes les paires testées, la femelle intruse ne fait pas partie du nid dans lequel elle a été introduite (tableau 5F-3). C'est un nid étranger pour



elle et les femelles résidentes la considèrent aussi comme une étrangère. Suivant ce test, tous les nids sont donc indépendants et aucun d'eux ne fait donc partie d'un ensemble de nids d'une colonie plurinidale. A chaque fois c'est une gamergate qui a servi de femelle intruse. Dans quatre cas, notamment trois impliquant la gamergate du nid M9, la femelle intruse a tenté de voler une grosse larve ou un cocon et c'est seulement lorsqu'elle a eu ce comportement que les femelles résidentes l'ont attaquée. Avant cela, ces dernières n'avaient qu'exploré de manière prolongée l'intruse.

Conformément aux pré-tests, lors des tests d'introduction d'une femelle isolée dans son propre nid (réalisés seulement pour les nids M6, M7 et M9 qui contenaient plus d'une femelle), aucun niveau de comportements correspondant à celui caractérisant un nid étranger n'a été atteint. La femelle isolée, une fois rentrée dans le nid, se toilette et dans deux cas, elle a pratiqué le LHF, les femelles qui n'avaient pas été isolées l'ont laissée faire.

Tableau 5F-3. Résultats des tests d'introduction pour les nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 récoltés autour d'un *Murraya* à Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya : niveaux comportementaux atteints lors des tests d'introduction d'une femelle isolée dans son propre nid (cases grisées) ou d'une femelle intruse dans un nid autre que celui dans lequel elle a été récoltée (cases blanches). x/x : niveau comportemental atteint par la femelle isolée ou intruse / par les femelles non isolées ou résidente. L'astérisque « * » indique que la femelle introduite était une gamergate, le « J », une femelle qui a émergé depuis peu de temps de son cocon, et s'il n'y a pas de lettre ou de signe, la femelle introduite n'appartient pas à l'une de ces deux catégories.

		Nid receveur						
		Nid	M1	M2	M3	M6	M7	M8
Nid donneur	M1	/	3/4*	/	3/4*	3/4*	3/4*	3/4*
	M2	/	/	/	3/4*	3/4*	3/4*	3/4*
	M3	3/4*	3/4*	/	4(a)/4*	3/4*	3/4*	3/4*
	M6	/	/	/	1(a)/1	3/4*	3/4*	3/4*
	M7	/	/	/	/	1(ab)/3	3/4*	/
	M8	/	/	/	/	/	/	/
	M9	/	/	/	4(a)/4*	4(a)/4*	4(a)/4*	1(ab)/3*

E.2.1.2. *Thaumatomyrmex contumax*

Les deux femelles des nids *T. contumax* N14 et N15 trouvées avec du couvain dans des chambres différentes d'un même fragment de termitière sont agressives lorsque l'une est introduite dans le nid de l'autre. Chacune d'elle a donc son propre nid.

Les deux nids récoltés sous l'arbre B sont indépendants : même si la femelle B4 n'a pas montré de comportement agressif envers l'intruse B2 et vice-versa, l'intruse B4 ou B2 a exploré longuement le nid où elle a été introduite, signe qu'elle ne le connaissait pas (tableau 5F-4B). L'absence d'agressivité de la part des résidentes du nid B2 peut être interprétée par le



fait que l'intruse du nid B4 n'a pas eu de comportement agressif vis-à-vis des membres du nid receveur (ni agression d'une femelle, ni vol d'un immature) et cette femelle n'est pas une gamergate mais juste une femelle avec des ovaires en court de développement et dont la spermathèque est vide. La femelle du nid B2 introduite dans le nid B4 a le même statut ovarien que la femelle de B4, celle-ci l'a toilettée avant de la boxer avec ses antennes.

Les trois nids récoltés sous l'arbre C sont indépendants : les niveaux des comportements atteints par la femelle intruse (gamergate, une jeune femelle, ou une femelle d'un autre statut ovarien) et par les femelles résidentes, correspondent, pour toutes les paires, à ceux atteints lorsqu'une femelle est introduite dans un nid étranger, avec un cas de tentative de vol d'un immature et un cas d'agression de l'intruse sur une résidente (tableau 5F-4C). La femelle isolée du nid C2 est entrée dans son nid, elle a fait tout de suite sa toilette et les autres femelles ont été indifférentes à sa présence.

Même constat pour les deux nids récoltés sous les arbres E, G et I. Chaque nid est indépendant de celui récolté sous le même arbre.

Tableau 5F-4B à 5F-4E. Résultats des tests d'introduction pour les nids de *Thaumatomyrmex contumax* récoltés autour de plusieurs arbres de l'aire Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata : niveaux comportementaux atteints lors des tests d'introduction d'une femelle isolée dans son propre nid (cases grisées) ou d'une femelle intruse dans un nid autre que celui dans lequel elle a été récoltée (cases blanches). x/x : niveau comportemental atteint par la femelle isolée ou intruse / par les femelles non isolées ou résidente. L'astérisque « * » indique que la femelle introduite était une gamergate et le « J » une femelle qui a émergé depuis peu de temps de son cocon, s'il n'y a pas de lettre ou de signe, la femelle introduite n'appartient pas à l'une de ces deux catégories. 5F-4B. Nids de l'arbre B - 5F-4C. Nids de l'arbre C - 5F-4D. Nids de l'arbre E - 5F-4F. Nids de l'arbre G - 5F-4E. Nids de l'arbre I.

		Nid receveur	
		B2	B4
Nid donneur	B2	1/1	2/3
	B4	2/2	/

		Nid receveur		
		C1	C2	C3
Nid donneur	C1	/	4(a)/4	3/4
	C2	3/4J	1(a)/1*	3/4*
	C3	4(b)/4	3/4	/

		Nid receveur	
		E1	E2
Nid donneur	E1	/	3/4*
	E2	/	/

		Nid receveur	
		G2	G3
Nid donneur	G2	/	3/4*
	G3	3/3J	/

		Nid receveur	
		I1	I2
Nid donneur	I1	/	/
	I2	3/4	/



Tableau 5F-5. Niveaux comportementaux atteints lors des tests d'introduction d'une femelle isolée dans son propre nid (cases grisées) ou d'une femelle intruse dans un nid autre que celui dans lequel elle a été récoltée (cases blanches). x/x : niveau comportemental atteint par la femelle isolée ou intruse / par les femelles non isolées ou résidente. L'astérisque « * » indique que la femelle introduite était une gamergate et le « J » indique que c'est une femelle qui a émergé depuis peu de temps de son cocon qui a été introduite, s'il n'y a pas de lettre ou de signe, la femelle introduite n'appartient pas à l'une de ces deux catégories.

		Nid receveur											
		A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12
Nid donneur	A1	/	/	/	3/4*	/	/	/	/	3/1*	/	4(a)/4*	/
	A2	3/4*	/	/	3/4*	/	/	/	/	/	/	3/4*	/
	A3	3/1*	4(a)/4*	/	3/4*	/	/	/	/	/	/	3/4*	/
	A4	/	/	4(b)/4*	/	/	/	/	/	/	/	3/4*	/
	A5	/	3/4*	/	3/4*	1(a)/2*	/	/	/	/	/	3/4*	/
	A6	3/4*	3/4*	3/4*	3/4*	3/4*	/	/	/	/	3/4*	3/4	/
	A7	/	/	/	3/4*	3/4*	/	1(a)/2*	/	/	/	3/4*	/
	A8	3/4*	/	3/1*	3/4*	/	/	3/4*	1(a)/3*	/	/	3/4*	/
	A9	/	/	/	3/4*	/	/	3/4*	4(b)/4*	1(a)/1*	/	3/4	/
	A10	/	/	/	3/4J	3/4*	/	2/2J	/	/	1(a)/1*	3/4	2/2J
	A11	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	A12	/	/	/	3/4	/	/	4(a)/4*	2/3	4(b)/4*	/	3/4	1(a)/1*

En ce qui concerne les nids récoltés sous l'arbre A, aucun acte agressif n'a été observé lors des tests de réintroduction d'une femelle isolée : celle-ci explore généralement brièvement le nid avant de faire sa toilette (tableau 5F-5). Pour les tests entre les paires de nids qui ne contenaient qu'une seule femelle, la femelle résidente agresse toujours l'intruse, notamment dans les deux cas de tentative de vol d'un immature, sauf lors du test impliquant la femelle du nid A1 qui a été indifférente à l'introduction de la femelle du nid A3, même si cette dernière a exploré activement le nid, signe qu'il ne lui était pas familier (tableau 5F-5). Pour les autres tests, une majorité de comportements agressifs ont été observés de la part des femelles résidentes (tableau 5F-5). Dans deux cas les résidentes sont restées indifférentes à l'introduction de l'intruse (une gamergate) qui a exploré activement le nid avant d'en sortir, ce qui signifie que le nid ne lui était donc pas familier (tableau 5F-5). Dans deux cas, l'intruse, une jeune femelle, a exploré activement le nid et les résidentes n'ont fait qu'explorer de manière prolongée l'intruse (tableau 5F-5). Et enfin, un cas lors duquel une résidente a boxé avec ses antennes l'intruse qui explorait son nid (tableau 5F-5). Pour ces cinq derniers cas, les niveaux de comportements atteints correspondent, là aussi, toujours à ceux obtenus lors de l'introduction d'une femelle dans un nid qui lui est étranger.

L'introduction successive d'intruses dans le nid d'A4 et A11, a toujours provoqué l'attaque, dès le premier contact, des femelles de ces nids sur les intruses.



Tableau 5F-6. Statut reproducteur de toutes les femelles disséquées de 26 nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 (sp.1), trois de *Thaumatomyrmex* sp.2 (sp.2), 45 de *Thaumatomyrmex contumax* (*contumax*), trois de *Thaumatomyrmex mutilatus* (*mutilatus*) et un de *Thaumatomyrmex* sp.11 (sp.11). L'astérisque « * » indique que des corps jaunes étaient présents dans les ovarioles. Le point d'interrogation « ? » indique la possible présence de corps jaunes. Le nombre de femelles et d'immatures (œufs, larves et cocons) qui composent le nid est indiqué.

Espèces	Localité	Code du nid	Nombre de femelles dans le nid	Nombre d'immatures dans le nid	Spermathèque :			? ovaires non observés (trop de corps gras) - jeune femelle qui a émergée récemment		
					Ovarioles :	pleine	vide			
					avec ovocytes mats à la base	avec ovocytes non mates	avec ovocytes mats à la base	avec ovocytes non mats	sans ovocytes	
sp.1	Ilhéus-BA-CEPEC-Première	T. sp1 N30	4	5		1*		3		
sp.1	Ilhéus-BA-CEPEC-Première	T. sp1 N31	3	3		1*		2		
sp.1	Ilhéus-BA-CEPEC-Première	T. sp1 N34	3	20		2**				1
sp.1	Ilhéus-BA-CEPEC-Première	T. sp1 N35	1	3		1*				
sp.1	Ilhéus-BA-CEPEC-Première	T. sp1 N57	3	5		1*		2		
sp.1	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	T. sp1 N60	2	2		1*			1	
sp.1	Barrolândia-BA	T. sp1 N62	3	5		1*		1		1
sp.1	Barrolândia-BA	T. sp1 N63	1	4		1*				
sp.1	Itambé-BA	T. sp1 N67	2	0		1*			1	
sp.1	Itambé-BA	T. sp1 N68	3	8		1*		1	1	
sp.1	Itambé-BA	T. sp1 N70	2	7		1*				1
sp.1	Itambé-BA	T. sp1 N72	6	6		1*		1	1	3



Chap.5 Stratégies de reproduction et taille des nids dans le genre *Thaumatomyrmex*

Espèces	Localité	Code du nid	Nombre de femelles dans le nid	Nombre d'immatures dans le nid	Spermathèque :			vide			? ovaires non observés (trop de corps gras) - jeune femelle qui a émergée récemment
					Ovarioles :	avec ovocytes mats à la base	avec ovocytes non mates	avec ovocytes mats à la base	avec ovocytes non mats	sans ovocytes	
sp.1	Itambé-BA	T. sp1 N73	4	8		1*				1	2
sp.1	Itambé-BA	T. sp1 N74	3	4		1*			1		1
sp.1	Itororó-BA	T. sp1 N84	3	21		2**				1	
sp.1	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	T. sp1 N111 - M1	1	0		1*					
sp.1	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	T. sp1 N112 - M2	1	1		1*					
sp.1	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	T. sp1 N113 - M3	1	4		1*					
sp.1	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	T. sp1 N114 - M6	3	11		1*			2		
sp.1	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	T. sp1 N115 - M7	3	15		2**			1		
sp.1	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	T. sp1 N116 - M8	1	2					1		
sp.1	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	T. sp1 N117 - M9	2	17		1*					1
sp.1	Buerarema-BA	T. sp1 N120	3	6		1*			1	1	
sp.1	Almadina-BA	T. sp1 N125	4	11		1*			1	1	1
sp.1	Almadina-BA	T. sp1 N126	4	28		2**				1	1
sp.1	Itapetinga-BA	T. sp1 N127	4	4		1*			1	1	1



Chap.5 Stratégies de reproduction et taille des nids dans le genre *Thaumatomyrmex*

Espèces	Localité	Code du nid	Nombre de femelles dans le nid	Nombre d'immatures dans le nid	Spermathèque :			vide			? ovaires non observés (trop de corps gras) - jeune femelle qui a émergée récemment
					Ovarioles :	avec ovocytes mats à la base	avec ovocytes non mates	avec ovocytes mats à la base	avec ovocytes non mats	sans ovocytes	
sp.2	Marau, BA, Brésil	T. sp2 N1	2	5		1*					1
sp.2	Ubaitaba-BA	T. sp2 N2	1	5		1*					
sp.2	Itacaré-BA	T. sp2 N4	3	2		1*		1			1
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA	T. contumax N7	2	6		1*				1	
<i>contumax</i>	Itororó-BA	T. contumax N9	2	5		1*		1			
<i>contumax</i>	Itororó-BA	T. contumax N10	2	0		1*					1
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Sol	T. contumax N14	1	8		1*					
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Sol	T. contumax N15	1	2		1*					
<i>contumax</i>	Itapebi, BA, Brésil	T. contumax N16	2	/		1*				1	
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina	T. contumax N17	2	9		1*		1			
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina	T. contumax N18	1	2							1
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina	T. contumax N19	3	2		1*		1			1
<i>contumax</i>	Buerarema-BA	T. contumax N27	2	1		1*				1	
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N37 - A1	1	4		1*					



Chap.5 Stratégies de reproduction et taille des nids dans le genre *Thaumatomyrmex*

Espèces	Localité	Code du nid	Nombre de femelles dans le nid	Nombre d'immatures dans le nid	Spermathèque :			vide			? ovaires non observés (trop de corps gras) - jeune femelle qui a émergée récemment
					Ovarioles :	avec ovocytes mats à la base	avec ovocytes non mates	avec ovocytes mats à la base	avec ovocytes non mats	sans ovocytes	
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N38 - A2	1	4				1*			
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N39 - A3	1	6			1*				
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N40 - A4	1	7			1*				
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N41 - A5	2	8			1*		1		
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N42 - A6	1	0			1*				
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N43 - A7	3	9			1*	1?	1		
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N44 - A8	2	19			2*?				
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N45 - A9	2	18			1*			1	
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N46 - A10	3	28			1*		1		1
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N47 - A11	1	10			1*				
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N48 - A12	2	8				1*		1	
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N49 - A13	1	0	(femelle morte avant d'être disséquée)						
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N50 - B2	3	6			1*		1	1	
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N51 - B4	1	12					1		



Chap.5 Stratégies de reproduction et taille des nids dans le genre *Thaumatomyrmex*

Espèces	Localité	Code du nid	Nombre de femelles dans le nid	Nombre d'immatures dans le nid	Spermathèque :			vide			? ovaires non observés (trop de corps gras) - jeune femelle qui a émergée récemment
					Ovarioles :	avec ovocytes mats à la base	avec ovocytes non mates	avec ovocytes mats à la base	avec ovocytes non mats	sans ovocytes	
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N52 - C1	1	13		1*					
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N53 - C2	2	20		1*					1
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N54 - C3	1	5				1			
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N55 - E1	1	2			1*				
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N56 - E2	1	3			1*				
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N58 - G2	1	2			1*				
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N57 - G3	1	6							1
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N59 - H1	2	3							2
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N60 - I1	1	4		1*					
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N61 - I2	1	0				1			
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N62 - J1	5	30		2**		1			2
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N63 - J2	1	0		1*					
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N64 - J3	3	40		1*		2			
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N65 - J5	3	20				1			2



Chap.5 Stratégies de reproduction et taille des nids dans le genre *Thaumatomyrmex*

Espèces	Localité	Code du nid	Nombre de femelles dans le nid	Nombre d'immatrices dans le nid	Spermathèque :			vide			? ovaires non observés (trop de corps gras) - jeune femelle qui a émergée récemment
					Ovarioles :	avec ovocytes mats à la base	avec ovocytes non mates	avec ovocytes mats à la base	avec ovocytes non mats	sans ovocytes	
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N66 - J6	1	6		1*					
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N67 - J7	4	24		1*			1		2
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N68 - J8	3	20				2	1		
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N69 - J9	4	18		3*??				1	
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	T. contumax N70 - J15	6	21	(femelles non disséquées)						
<i>contumax</i>	Ilhéus-BA	T. contumax N71	2	6		1*			1		
<i>contumax</i>	Itapetinga-BA	T. contumax N72	2	4		1*			1		
<i>contumax</i>	Itapetinga-BA	T. contumax N73	4	4		1*			1	1	1
<i>mutilatus</i>	Itambé-BA	T. mutilatus Itambé N8	2	1		1*				1	
<i>mutilatus</i>	Itambé-BA	T. mutilatus Itambé N11	2	4		1*			1		
<i>mutilatus</i>	Bonito-MS	T. mutilatus Bonito N17	1	9		1*					
sp.11	CostaRica-LaSelva	T. sp11 N1	3	6		1*			2		



E.2.2. Indépendance reproductrice des nids : dissections des femelles

Les dissections ont révélé que toutes les femelles ont des ovaires et une spermathèque, indiquant qu'elles ont toutes la capacité de se reproduire. Hormis deux femelles de *Thaumatomyrmex* sp.1 qui avaient un ovaire avec deux ovarioles et l'autre avec trois, les femelles des cinq espèces disséquées avaient toutes trois ovarioles à chaque ovaire, ce qui correspond au nombre généralement trouvé chez les Hymenoptera Aculeata (voir Iwata 1964). L'appareil reproducteur des jeunes femelles qui viennent d'émerger de leur cocon, n'a toutefois pas pu être observé convenablement parce qu'il était caché par les corps gras.

E.2.2.1. *Thaumatomyrmex* sp.1

Sur les 26 nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 dont les femelles ont été disséquées, seul un nid (T. sp.1 N116) ne contenait pas de gamergate (femelle dont la spermathèque est pleine et dont les ovaires sont le plus souvent développés (présence d'ovocytes, notamment d'ovocytes mats à la base des ovarioles) et qui contiennent des corps jaunes. L'unique femelle présente dans ce nid avait les ovaires développés mais ses ovocytes n'étaient pas mats (tableau 5F-6). La gamergate devait être en train de fourrager au moment de la récolte du nid ou était morte. Sur les 25 autres nids, 21 contenaient une seule gamergate et les quatre autres en avaient deux (tableau 5F-6). Les nids avec deux gamergates sont trouvés dans plusieurs localités (Ilhéus-BA, Itororó-BA et Almadina-BA) (tableau 5F-6). Les nids avec une gamergate ont en moyenne 3 femelles ($3,1 \pm 1,0$ - 1 à 6) et 5-6 immatures ($5,4 \pm 4,0$ - 0 à 17) et ceux avec deux gamergates ont aussi en moyenne 3 femelles ($3,3 \pm 0,5$ - 3 à 4), mais 21 immatures ($21 \pm 5,4$ - 15 à 28) soit près de quatre fois plus d'immatures mais un nombre équivalent de femelles. Trois des nids contenant deux gamergates étaient composés de trois femelles. La comparaison du nombre d'immatures de ces nids avec celui des sept autres nids contenant trois femelles mais une seule gamergate, est significativement différente (Test U de Mann-Whitney - $U = 0,0$ - $P = 0,02$). Le nid avec le plus de femelles (6) n'a qu'une gamergate.

Pour la largeur du pronotum, il n'y a pas de différence significative entre les gamergates et les non-gamergates (test U de Mann-Whitney : $U = 48,5$ - $p = 0,91$).

E.2.2.2. *Thaumatomyrmex* sp.2

Les trois nids de *Thaumatomyrmex* sp.2 dont les femelles ont été disséquées ne contenaient qu'une gamergate, avec de 2 à 5 immatures par nid (tableau 5F-6).

E.2.2.3. *Thaumatomyrmex contumax*

Sur les 45 nids de *T. contumax* dont les femelles ont été disséquées, neuf nids ne contenaient pas de gamergate, celle-ci devait être en train de fourrager au moment de la



récolte de la colonie. Trois d'entre eux avaient une ou deux jeunes femelles qui avaient émergé de leur cocon récemment et six avaient au moins une femelle dont les ovaires étaient développés (avec le plus souvent des ovocytes non matures) (tableau 5F-6). L'une de ces femelles avait des ovaires développés et des corps jaunes, mais sa spermathèque semblait vide, mais était-elle peut-être vidée, la femelle ayant utilisé beaucoup de spermatozoïdes. Trente-deux nids n'avaient qu'une seule gamergate ; trois nids, deux gamergates ; et un nid, trois gamergates. Les nids avec deux ou trois gamergates ne sont trouvés que dans la localité (Ilhéus-BA), d'où proviennent 40 des 45 nids. Les nids avec une gamergate ont en moyenne 1-2 femelles ($1,8 \pm 0,9$ - 1 à 4) et 8-9 immatures ($8,3 \pm 9,0$ - 0 à 40) alors que ceux avec deux gamergates ont en moyenne 3-4 femelles ($3,3 \pm 1,5$ - 2 à 5) et 19-20 immatures ($19,3 \pm 10,5$ - 9 à 30) soit près de deux fois plus de femelles et plus de deux fois plus d'immatures. Le nid avec le plus de femelles (5) a deux gamergates. Le nid avec trois gamergates a aussi beaucoup d'immatures (18).

Pour la largeur du pronotum, il n'y a pas de différence significative entre les gamergates et les non-gamergates (test U de Mann-Whitney : $U = 39,0$ - $p = 0,41$).

E.2.2.4. *Thaumatomyrmex mutilatus*

Dans les trois nids dont les femelles ont été disséquées, il n'y a qu'une gamergate.

E.2.2.5. *Thaumatomyrmex* sp.11

Dans le seul nid dont les femelles ont été disséquées, il n'y a aussi qu'une gamergate.

E.3. Discussion : liens inter-nids et indépendance reproductrice des nids

La communication est l'une des bases de toute vie sociale. La reconnaissance des individus familiers et la discrimination des individus étrangers est souvent la règle chez les insectes sociaux. Cela permet de maintenir la cohésion sociale et de protéger des étrangers les ressources acquises par les membres du même nid. Les tests d'introduction d'une femelle dans son propre nid après isolement ou dans un autre nid ont montré que les femelles de *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* ont la capacité de reconnaître les femelles du même nid et de discriminer les femelles étrangères. Cette reconnaissance est sans doute basée sur des signaux chimiques comme chez de nombreuses fourmis (voir Hölldobler 1995 ; Hefetz 2007). La reconnaissance entre femelles du même nid peut être individuelle, *i.e.* une femelle est reconnue individuellement par son signal odorant spécifique. La reconnaissance individuelle est en effet possible et constitue une capacité sans doute nécessaire pour le bon développement des nids contenant peu de femelles formant une hiérarchie de dominance (voir



D'Ettoire & Heinze 2005 ; Dreier et al. 2007 ; D'Ettoire 2008 ; voir aussi Halpin 1980 ; Ito & Higashi 1991). Il a de plus été démontré qu'une mémoire à long terme (au moins 24h) de l'identité individuelle existe et est fonctionnelle chez les fourmis (Dreier et al. 2007) et c'est peut-être grâce à cette capacité que les femelles isolées pendant 24h n'ont pas été agressées par les femelles qui sont restées dans le nid. Quant à la reconnaissance du nid, celle-ci peut être basée sur ses caractéristiques physico-chimiques propres mais aussi sur la reconnaissance d'un signal odorant collectif formé par les sécrétions des fourmis résidentes qui imprègnent le nid (ensemble des odeurs déposées par les femelles présentes dans le nid), ou alors sur la seule présence du signal odorant déposé par l'individu lui-même. Les femelles de Ponerinae peuvent ainsi produire et déposer des marques chimiques individuelles et le marquage collectif de l'entrée de leur nid peut être spécifique de chaque colonie (e.g. : Jessen & Maschwitz 1986 - voir aussi Hölldobler & Wilson 1990 pp. 286-289). Les femelles intruses inspectent longuement les parois du nid avec le bout de leurs antennes, sans doute afin d'analyser les traces chimiques qui y sont présentes, mais une reconnaissance du nid par les caractéristiques de son architecture interne est aussi possible, cependant peu probable notamment parce que les structures creuses qu'elles utilisent, par exemple les coquilles d'escargot d'une même espèce, peuvent être de forme très similaire. Une récente étude a montré qu'une fourmi ne reconnaît pas forcément un individu familier, mais reconnaît et rejette les individus qui portent un signal odorant qui est nouveau par rapport au profil hydrocarboné de sa colonie (Guerrieri et al. 2009). Les *Thaumatomyrmex* pourraient donc disposer de ce type de reconnaissance pour discriminer les intrus, mais posséder aussi un type de reconnaissance individuelle pour les interactions entre les membres d'un même nid.

La rencontre entre une intruse et les résidentes du nid, n'a pas toujours abouti à des comportements agressifs de la part des résidentes, que l'intruse soit une gamergate ou une jeune femelle. Lors de certains tests où l'intruse a essayé de voler un immature, avant cet acte, le comportement entre l'intruse et les résidentes n'allait pas au-delà d'une exploration antennaire mutuelle prolongée. L'agression est un comportement coûteux et risqué, le comportement des résidentes peut donc dépendre de celui de l'intruse dont tout acte mettant en danger les membres du nid déclenchera une réponse agressive de la part des femelles résidentes. Il peut donc y avoir une certaine tolérance vis-à-vis d'une femelle intruse au moins tant que celle-ci n'a pas de comportement agressif envers les membres du nid. Après une agression de ce type, le seuil de tolérance doit être plus bas et les 30 minutes de tranquillité accordée à un nid utilisé, ne sont sans doute pas suffisantes pour que ce seuil revienne à un



niveau normal. Et c'est sans doute pour cela que lors de l'introduction successive d'intruses dans le nid d'A4 et A11, la femelle de ces nids a toujours attaqué l'intruse nouvellement introduite dès le premier contact. Le comportement des résidentes vis-à-vis de l'intruse peut être influencé par différents facteurs comme le nombre de femelles résidentes, le nombre d'immatures, la présence de proies, le statut reproducteur ou de dominance de l'intruse et des résidentes, l'âge de la femelle intruse et son expérience de rencontres avec d'autres femelles (était-elle déjà sortie de son propre nid ?). La gamergate et/ou la femelle dominante présentent une signature chimique particulière chez plusieurs espèces de fourmi informant les autres femelles de leur statut reproducteur et de dominance (voir Monnin 2006). La gamergate de *Thaumatomyrmex* est sans doute aussi distinguable et lorsque l'intruse en est une, le combat avec la gamergate ou la femelle dominante résidente est sans doute inévitable, puisque qu'il y aura conflit pour le meilleur accès à la reproduction. Chez une autre Ponerinae, du genre *Pachycondyla* Smith F., avec gynes, les reines (femelles reproductrices) intruses sont attaquées violemment par les ouvrières résidentes, alors que les ouvrières (qui sont complètement stériles chez cette espèce) intruses ne sont pas agressées (Kikuchi et al. 2007). L'acceptation d'un individu peut donc dépendre de son statut reproducteur. Les membres d'un nid auront un comportement agressif envers tout individu étranger rentrant en conflit avec eux, que celui-ci soit lié à la reproduction ou pas.

L'introduction d'une femelle dans un autre nid a donc toujours montré qu'elle n'avait pas de lien familial avec celui-ci, notamment par le fait que les femelles résidentes l'ont agressée, ou parce que son comportement indiquait que le nid lui était étranger. Que ce soit pour *Thaumatomyrmex* sp.1 ou *T. contumax*, chaque nid constitue bien une unité indépendante des autres. Pour les nids de *T. contumax* récoltés sous l'arbre A, même si toutes les paires de nids n'ont pas pu être testées, 67% des tests ont été réalisés et ils ont tous permis de déterminer l'indépendance entre les nids.

Les femelles de *Thaumatomyrmex* sont cannibales occasionnellement et peuvent manger leur propre progéniture, notamment lors de période de manque de nourriture. Les tentatives de vols de la femelle intruse pourraient correspondre à la prédation d'immatures homo-spécifique pour nourrir les membres de son nid. Cependant, lors de tests préliminaires sur l'adoption de couvain chez *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax*, les femelles d'un nid acceptent les œufs, les larves et les cocons homo-spécifiques, provenant d'un autre nid de la même localité ou non, placés à l'entrée de leur nid, et les élèvent jusqu'à maturité. Par contre, lorsqu'une larve de *T. mutilatus* est placée à l'entrée du nid de *T. contumax*, elle n'est pas



adoptée, et quand elle est mise dans le nid, elle est rejetée. Les larves de la même espèce sont donc acceptées, pas les autres. Cependant, le vol de couvain est-il rencontré en milieu naturel ? Pourquoi un tel comportement serait-il sélectionné ? Les femelles de *Thaumatomyrmex* discriminent-elles le couvain de leur propre nid de celui d'un nid étranger ?

En ce qui concerne les dissections des femelles, elles ont montré que 87% des nids (68 nids sur 78) contenaient une gamergate ou plus. Le fait que la majorité des nids sont indépendants reproductivement corrobore les résultats des tests des liens inter-nids, qui ont notamment été réalisés pour cinq nids sans gamergates, et qui ont montré qu'à chaque fois, le nid sans gamergate n'avait pas de lien familial avec les nids proches. Les nids sont des unités indépendantes. Pour les dix nids sans gamergate, celle-ci devait être absente lors de la récolte du nid puisque celui-ci contenait aussi des immatures (sauf un cas) et puisque les nids sont indépendants. Deux gamergates étaient présentes dans sept nids des espèces *Thaumatomyrmex* sp.1⁶⁰ et *T. contumax* et un nid de *T. contumax* en contenait trois. Seule une étude du comportement permet de savoir avec certitude si les deux gamergates se reproduisent en même temps. On peut cependant faire quelques constatations. Les deux femelles avaient le plus souvent les ovaires assez développés pour pondre : ils avaient des ovocytes mats à la base des ovarioles ainsi que des corps jaunes qui normalement sont le signe que la femelle a pondu des œufs. De plus, le nombre moyen d'immatures présents dans un nid contenant au moins deux gamergates est supérieur à celui des nids qui n'ont qu'une gamergate. Un des nids de *T. contumax* avec deux gamergates, mais dont une seule se reproduisait (elle avait des ovocytes mats à la base des ovarioles et des corps jaunes, alors que les ovaires de l'autre femelle semblaient en voie de dégénérescence, il n'y avait notamment pas d'ovocytes mats dans la ovarioles, mais la présence de corps jaunes n'a pas pu être déterminée, ils auraient permis de savoir si cette femelle avait déjà pondue) n'avait en outre que neuf immatures, autant qu'un nid avec une seule gamergate. Il est donc probable que lorsqu'un nid contient plus d'une gamergate, au moins deux se reproduisent en même temps, ou bien, que lors du remplacement de la première gamergate, la deuxième ne détruit pas le couvain de celle-ci. Certains nids récoltés avec une seule gamergate et avec beaucoup d'immatures (jusqu'à 40 pour *T. contumax*) avaient sans doute au moins une autre gamergate, elle n'aura pas été capturée lors de la récolte, soit qu'elle fourrageait, soit qu'elle était morte peu de temps avant.

⁶⁰ Chez cette espèce les populations peuvent être séparées en deux groupes par leur caryotype (voir annexe 1) seulement deux nids ont été disséqués pour un groupe (Itororó-BA et Buerarema-BA) contre 21 pour l'autre (Almadina-BA, Ilhéus-BA et Itambé-BA), donc il n'est pas possible de définir les similitudes ou les différences en ce qui concerne la reproduction entre les nids de ces deux groupes.



La présence de plus d'une gamergate dans le nid est connue chez d'autres espèces ayant la même stratégie de reproduction (Dantas de Araujo & Jaisson 1994 ; voir Ito 1994 ; Monnin & Peeters 2008), et notamment chez d'autres espèces formant aussi de petits nids comme *Leptogenys* sp.24 (Ito 1997). Chez *Dinoponera quadriceps*, seules les grandes colonies contiennent plus d'une gamergate, c'est donc un état secondaire, la fondation d'un nid par plusieurs gamergates ne semble notamment pas faire partie des stratégies de l'espèce (Dantas de Araujo & Jaisson 1994). La présence de plusieurs gamergates n'est peut-être qu'un état temporaire, avant la division de la colonie en plusieurs groupes de femelles contenant chacun une gamergate. La présence de plusieurs gamergates dans un même nid peut résulter de l'association de celle-ci pour fonder le nid, ou bien, une gamergate en a rejoint une autre déjà installé dans son nid, cela peut être la fille qui retourne dans son nid natal après s'être fait féconder.

Grâce aux tests de rencontres inter-nids et aux dissections des femelles de plusieurs nids, il a pu être déterminé, pour deux espèces du genre *Thaumatomyrmex*, que chaque nid représente une unité indépendante. Nous posons l'hypothèse que cette conclusion est aussi valable pour les autres espèces de ce genre. Et, à partir de ce résultat, il est maintenant possible d'analyser en détail les données obtenues lors de la récolte des nids.

Tableau 5F-7. Nombre moyen de femelles, de mâles et de chaque catégorie d'immatures trouvés dans les nids de huit espèces de *Thaumatomyrmex*. Les nids ouverts bien après leur récolte n'ont pas été inclus dans les calculs. Ceux dont on n'est pas sûr d'avoir pris tous les membres et les nids sans couvain n'ont pas été inclus dans le calcul de la moyenne des trois catégories d'immatures.

Espèce	Par nid, moyenne du nombre de :					Nombre minimal - maximal de femelles dans un nid	Nombre de nids utilisés pour faire les moyennes (A) / (B)
	Femelles (A)	Mâles (A)	Cocons (B)	Larves (B)	œufs (B)		
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	3,5 ± 2,2	0,1 ± 0,3	1,5 ± 1,7	2,1 ± 2,6	2,9 ± 3,3	1 - 9 (16)	101 / 85
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.2	2,3 ± 1,0	0	1,8 ± 1,0	2,3 ± 1,7	0,8 ± 1,0	1 - 3	4 / 4
<i>Thaumatomyrmex contumax</i>	2,2 ± 1,6	0,2 ± 0,4	2,4 ± 3,1	2,9 ± 2,8	4,2 ± 3,4	1 - 9	64 / 57
<i>Thaumatomyrmex mutilatus</i>	2,6 ± 1,6	0,2 ± 0,6	3,2 ± 2,3	3,4 ± 2,6	2,3 ± 3,1	1 - 9	21 / 18
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.11	3,0 ± 0,0	0,3 ± 0,6	1,3 ± 1,5	1,3 ± 1,2	3,3 ± 0,6	3 - 3	3 / 3
<i>Thaumatomyrmex atrox</i>	10	0	2	7	0	/	1 / 1
<i>Thaumatomyrmex ferox</i>	2	0	1	1	0	/	1 / 1
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.	11	/	/	/	/	/	1 - 1



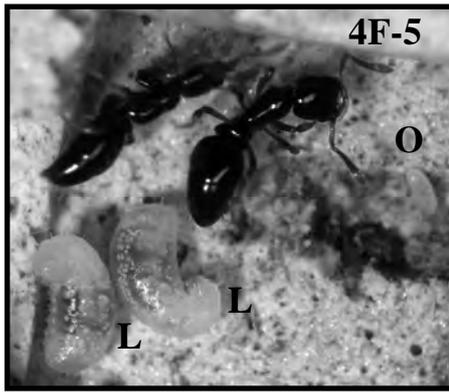


Figure 5F-5. Nid de *Thaumatomyrmex* sp.1 (Itambé-BA) (2 femelles, 2 larves (L), 1 œuf (O)).

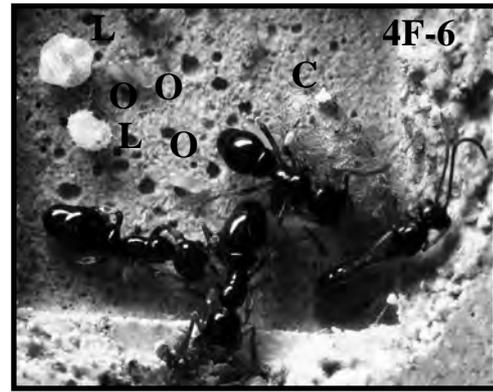


Figure 5F-6. Nid de *Thaumatomyrmex* sp.11 (CostaRica-LaSelva) (3 femelles, 1 mâle, 1 cocon (C), 2 larves (L), 3 œufs (O)).

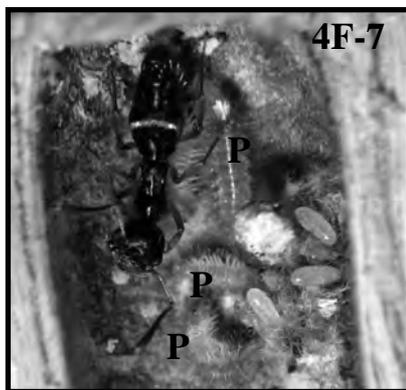


Figure 5F-7. Nid de *Thaumatomyrmex contumax* (Ilhéus-BA) (1 femelle, 3 œufs, 3 Penicillata P)).

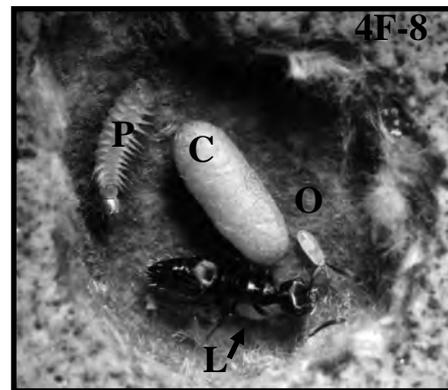


Figure 5F-8. Nid de *Thaumatomyrmex mutilatus* (Bonito-MS) (1 femelles, 1 cocon (C), 1 larve (L), 1 œuf (O), 1 Penicillata (P)).

E.4. Taille des nids : nombre de femelles par nid et nombre d'immatures en fonction du nombre de femelles

E.4.1. Résultats

E.4.1.1. Nombre de femelles par nid

Les nombres moyens de femelles par nid est inférieur à quatre pour les cinq espèces de *Thaumatomyrmex* dont au moins trois nids ont été récoltés (tableau 5F-7 - fig. 5F-5, 5F-6, 5F-7 et 5F-8). *Thaumatomyrmex contumax* a le plus petit nombre de femelles par nid et *Thaumatomyrmex* sp.1 le plus « grand » nombre (tableau 5F-7). Pour ces deux espèces le maximum de femelles trouvées dans le même nid est de neuf (tableau 5F-7). Les nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 contiennent le plus souvent 3-4 femelles (fig. 5F-9) ; le nombre de nids avec une seule femelle n'est pas négligeable (14%) (fig. 5F-9) ; et le nombre de nids augmente graduellement pour ceux qui ont de une à quatre femelles, puis il chute brutalement pour ceux, beaucoup moins nombreux, qui ont plus de quatre femelles (fig. 5F-9). Il y a autant



de femelles rencontrées dans les nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 de la localité Ilhéus-BA ($3,3 \pm 1,9$ - N = 75), que dans celle d'Itambé-BA ($3,1 \pm 1,5$ - N = 15), les deux localités dans lesquelles ont été récoltés le plus de nombre de nids de cette espèce. Un nid de *Thaumatomyrmex* sp.1 contenait seize femelles, mais il n'y a pas de nid avec un nombre de femelles entre neuf et seize, c'est donc certainement un cas particulier, peut-être résultant de la fusion de deux nids. Les nids avec une seule femelle sont de loin les plus nombreux chez *T. contumax* (42%), puis il y a une diminution graduelle du nombre de nids jusqu'à ceux qui ont quatre femelles et les nids avec un nombre supérieur de femelles sont peu fréquents (fig. 5F-10).

Chez *T. mutilatus*, il y a un plus grand nombre de nids constitué de deux femelles (fig. 5F-11). Les espèces *T. ferox* et *Thaumatomyrmex* sp.11, dont seulement un et trois nids ont été récoltés, ont aussi moins de quatre femelles par nid (tableau 5F-7). Quant à *T. atrox* et *Thaumatomyrmex* sp., leur nid a été récolté dans la même localité, ils sont constitué de dix et onze femelles, s'il s'agit de la même espèce, celle-ci forme peut-être de plus gros nids que les autres espèces de *Thaumatomyrmex* récoltées jusqu'ici.

On notera que peu de mâles ont été trouvés dans les nids (voir annexe 6), cela doit être dû au fait qu'ils restent peu de temps au nid, ils le quittent en effet, seulement quelques jours après l'émergence (Delabie et al. 2000a ; obs. pers. *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex* sp.2, ni chez *Thaumatomyrmex* sp.11, *T. contumax* et *T. mutilatus*) ce qui suggère une maturité sexuelle précoce.

E.4.1.2. Nombre d'immatures en fonction de celui de femelles dans le nid

Pour *Thaumatomyrmex* sp.1, le nombre moyen d'immatures présents dans le nid n'augmente pas, ni ne diminue, avec le nombre de femelles (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 5,7$ - p = 0,4616) (fig. 5F-12). Par contre, le nombre moyen d'immatures par femelle est supérieur dans les nids à une et deux femelles, il diminue ensuite dans les nids avec un plus grand nombre de femelles (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 20,5$ - p = 0,0022) (fig. 5F-13).

Chez *T. contumax*, le nombre d'immatures présents dans le nid augmente avec le nombre de femelles, pour atteindre son maximum à trois femelles dans le nid ; puis, à quatre femelles, le nombre diminue (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 14$ - p = 0,003) (fig. 5F-14). Par contre, il n'y a pas de différence significative du nombre moyen d'immatures par femelle entre les nids en fonction du nombre de femelles (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 7,6$ - p = 0,06) (fig. 5F-15). Les nids à trois femelles sont quand même ceux dont le nombre moyen d'immatures par femelle est le plus grand, mais seulement légèrement par rapport aux nids avec une et deux femelles.



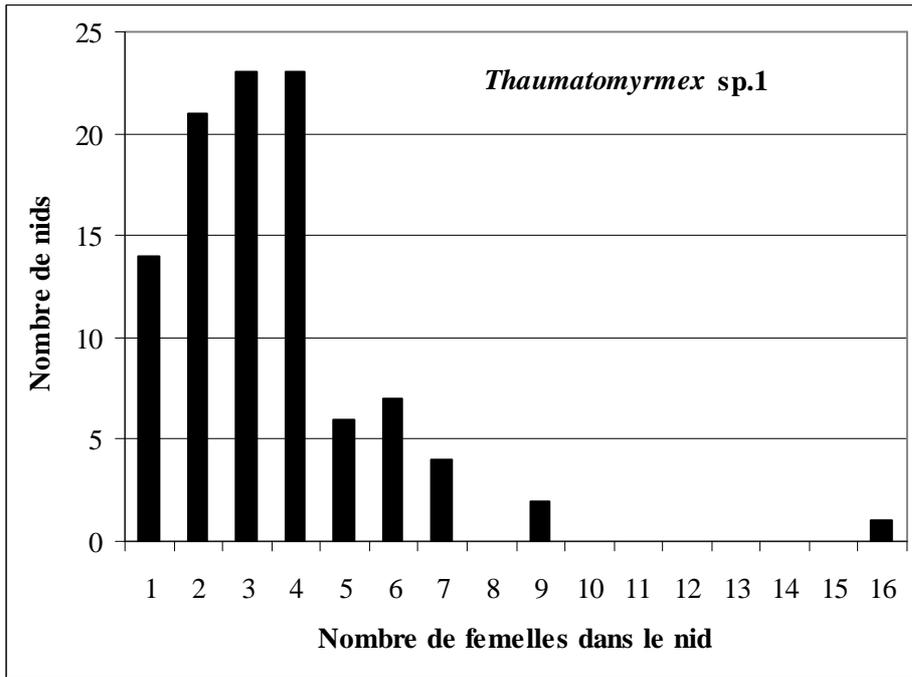


Figure 5F-9. Distribution des nids en fonction du nombre de femelles dans le nid chez *Thaumatomyrmex* sp.1 (N = 101).

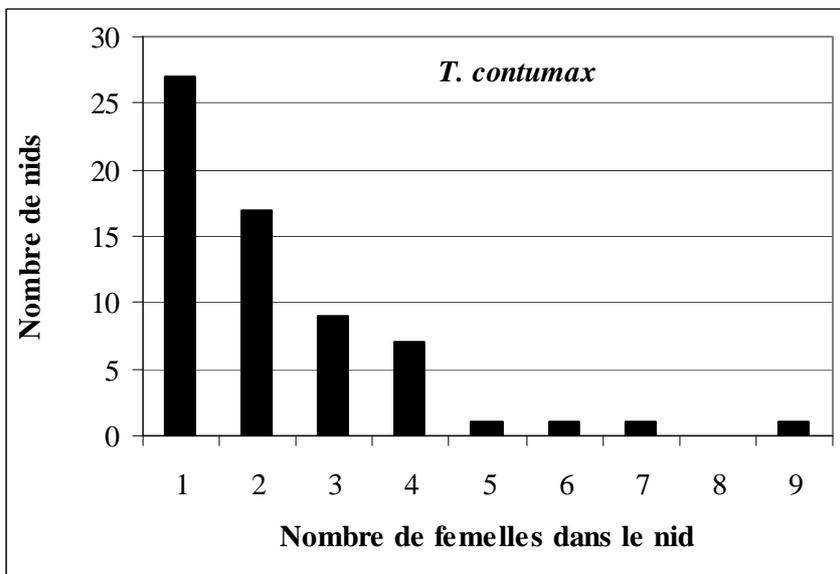


Figure 5F-10. Distribution des nids en fonction du nombre de femelles dans le nid chez *Thaumatomyrmex contumax* (N = 64).

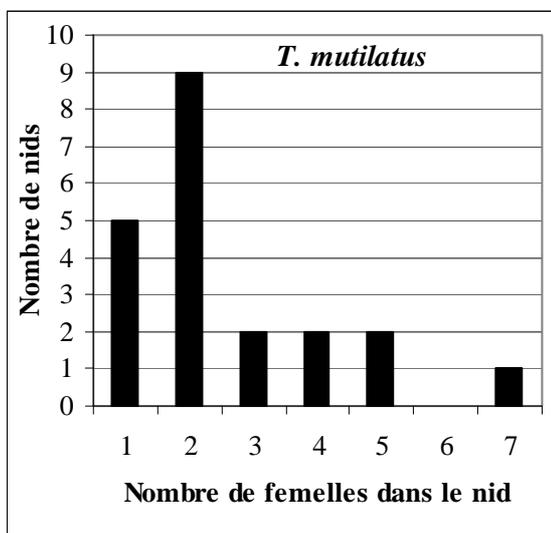


Figure 5F-11. Distribution des nids en fonction du nombre de femelles dans le nid chez *Thaumatomyrmex mutilatus* (N = 21).



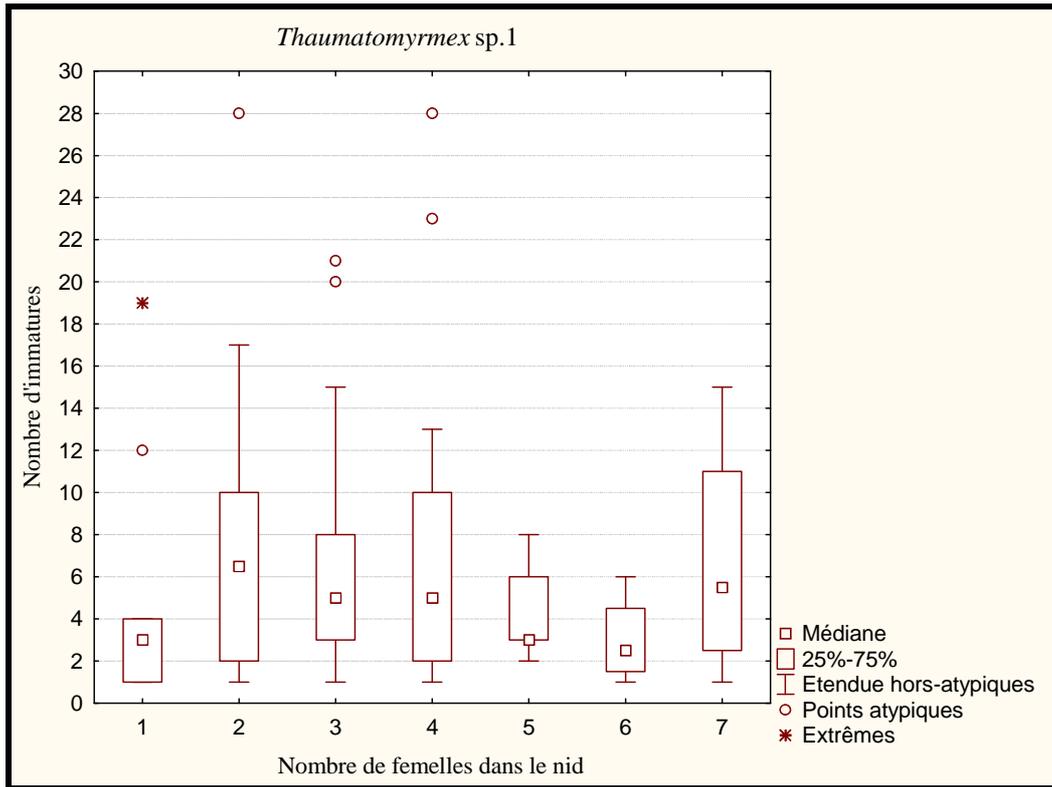


Figure 5F-12. Nombre moyen d'immatures en fonction du nombre de femelles dans les nids chez *Thaumatomyrmex* sp.1. (N = 82 - les nids sans couvain et les nids à 9 femelles et à 16 n'ont pas été inclus dans l'analyse).

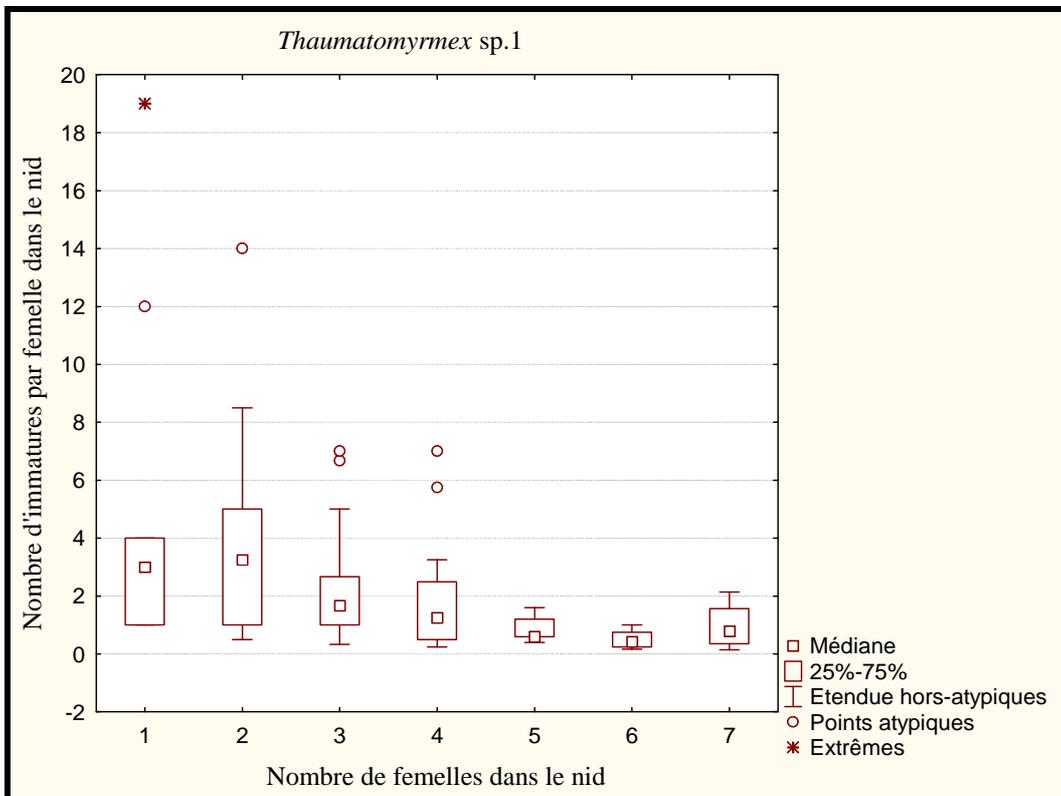


Figure 5F-13. Nombre moyen d'immatures par femelle en fonction du nombre de femelles dans les nids chez *Thaumatomyrmex* sp.1. (N = 82 - les nids sans couvain et les nids à 9 femelles et à 16 n'ont pas été inclus dans l'analyse).



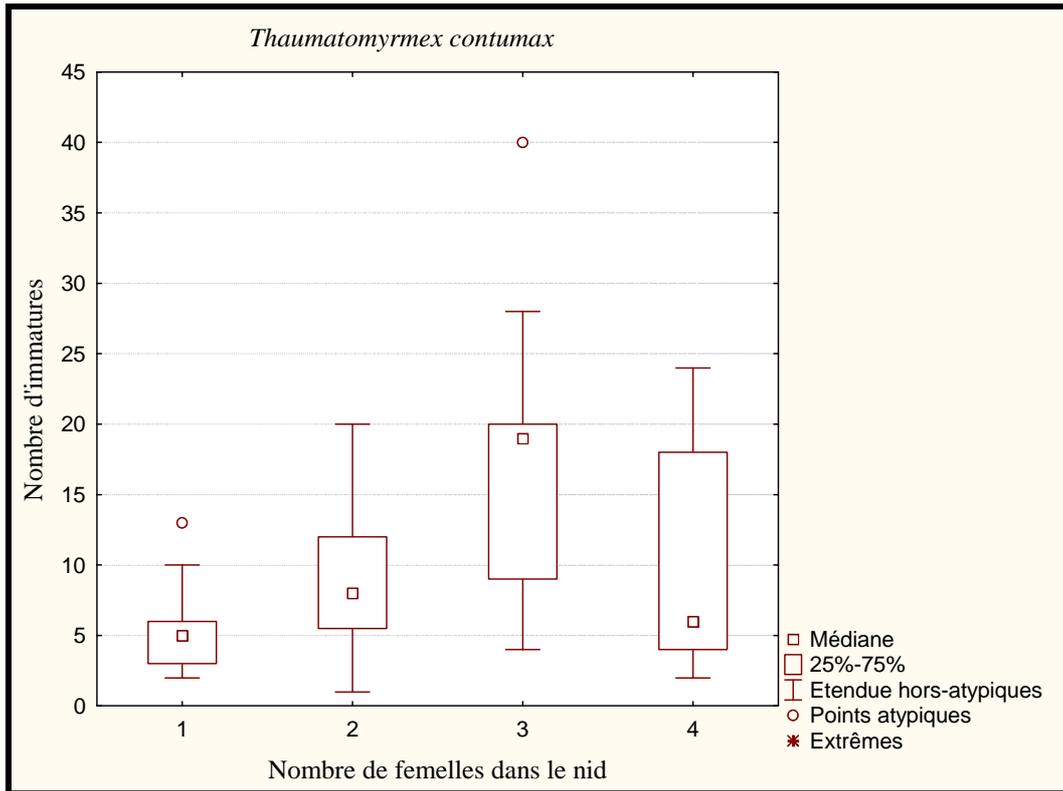


Figure 5F-14. Nombre moyen d'immatures en fonction du nombre de femelles dans les nids chez *Thaumatomyrmex contumax* (N = 53 - les nids sans couvain et les nids à 5, 6, 7 et 9 femelles n'ont pas été inclus dans l'analyse (il n'y en a qu'un de chaque)).

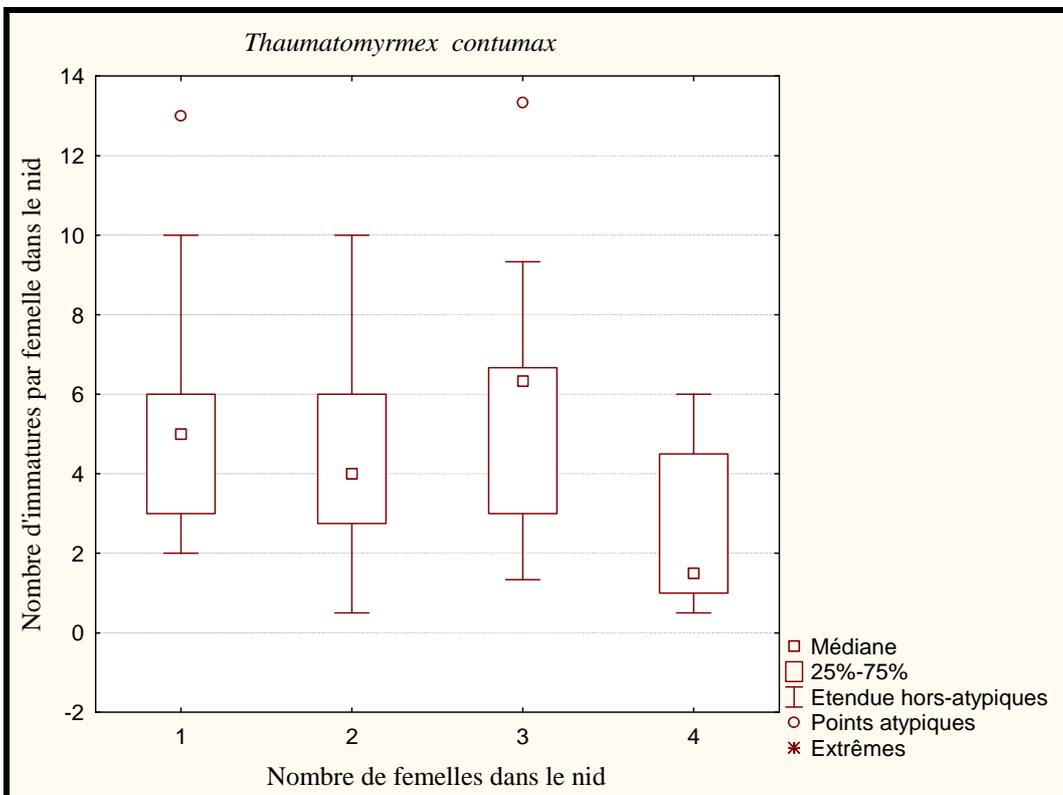


Figure 5F-15. Nombre moyen d'immatures par femelle en fonction du nombre de femelles dans les nids chez *Thaumatomyrmex contumax* (N = 53 - les nids sans couvain et les nids à 5, 6, 7 et 9 femelles n'ont pas été inclus dans l'analyse (il n'y en a qu'un de chaque)).



Tableau 5F-8. Liste non exhaustive des plus petites colonies connues de Formicidae.

Sous-famille, tribu	Espèce	Nombre d'ouvrières	Nombre de colonies (nids) récoltées	Localité	femelle reproductrice	Source
Ponerinae, Ponerini	<i>Leptogenys</i> sp.35	4,8 ± 2,5	7	Malaisie, Ulu Gombak	une femelle ergatomorphe par colonie	Ito 1997
Ponerinae, Ponerini	<i>Dinoponera australis</i>	13 ± 6 (3-31)	37	Brésil, SP, MT	une gamergate par nid	Paiva & Brandão 1995
Ponerinae, Ponerini	<i>Anochetus diegensis</i> Forel	13	9	Panama, île de Barro Colorado	?	Kaspari & Vargo 1995
Ponerinae, Ponerini	<i>Pachycondyla pilosior</i> Wheeler	4-11	6	Japon, Kanagawa, forêt de Manazuru	une gyne (reine) par colonie	Masuko K. dans Peeters 1991
Ponerinae, Ponerini	<i>Pachycondyla sublaevis</i> Emery	9 ± 2,5 (7-16)	12	Australie, Queensland	une gamergate par colonie	Peeters et al. 1991
Ponerinae, Ponerini	<i>Pachycondyla stigma</i> Fabricius	9	13	Costa Rica, Heredia, La Selva	?	Kaspari & Vargo 1995
Proceratiinae, Probolomyrmecini	<i>Probolomyrmex dammermani</i> Wheeler	13,8 ± 5,9 (8-21)	5	Indonésie, Java, Bogor	une gyne (reine) par colonie	Ito 1998
Proceratiinae, Probolomyrmecini	<i>Probolomyrmex longinodus</i> Terayama & Ogata	22 ± 14,6 (12-47)	5	Japon, Ryukyus, Ile de Yonaguni	une gyne (reine) par colonie	Kikuchi & Tsuji 2005

E.4.2. Discussion

E.4.2.1. Nombre de femelles par nid

Un nid est toute structure creuse, naturelle ou formée par les fourmis, dans laquelle celles-ci se sont regroupées pour y être protégées, y élever les immatures et/ou y apporter la nourriture. Il peut être constitué de plusieurs cavités qui doivent être connectées par des couloirs et former un tout plus ou moins bien délimité. Une colonie est constituée d'individus, au minimum deux, de la même espèce ou non, vivants ensemble dans un ou plusieurs nids et dont les femelles reproductrices se trouvent toutes dans le même nid. Le terme « nid » est



aussi utilisé pour se référer à sa composition en individus de fourmis (*e.g.* : un nid composé d'une gyne, d'ouvrières et de couvain). Toutes les fourmis sont connues pour être eusociales et vivre en colonie. En ce qui concerne les *Thaumatomyrmex*, un grand nombre de nids ont été récoltés avec une seule femelle et ses immatures, cela ne correspond donc pas à une colonie, surtout que cette femelle n'a pas de lien familial avec les femelles des autres nids, le terme « nid » est donc plus approprié que celui de « colonie » pour les *Thaumatomyrmex*.

Les nids des espèces du genre *Thaumatomyrmex* Mayr constituent les plus petits récoltés à ce jour pour la famille des Formicidae. Les plus petites colonies trouvées appartiennent généralement à la sous-famille des Ponerinae et c'était *Leptogenys* sp.35 (Ponerini) qui détenait jusqu'alors le record de la plus petite colonie (tableau 5F-8 - Ito 1997). La taille des nids des *Thaumatomyrmex* est sans doute une synapomorphie du genre au sein des Ponerinae dont les espèces forment généralement des colonies de plusieurs dizaines d'individus. La réduction de la taille du nid est un trait secondaire ici. Les nids de *T. contumax* sont les plus petits et cette espèce possède la particularité d'avoir une majorité de nids qui ne sont composés que d'une seule femelle accompagnée de sa progéniture. Lorsque les nids composés d'une seule femelle des espèces *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* ont été mis en élevage, la femelle a toujours réussi à prendre soin de ses immatures et à les amener jusqu'au stade adulte (obs. pers.).

Pour *Thaumatomyrmex* sp.1, le nombre moyen de femelles par nid ne varie pas entre des nids récoltés dans des cacaoyères, qui ont substituées une forêt tropicale humide, dans une zone de climat humide (Ilhéus-BA) et des nids récoltés dans une forêt saisonnière semi-décidue dans une zone de climat plus aride (Itambé-BA - voir chapitre 2 pour le détail de ces localités de récolte). Quant aux nids de *T. mutilatus* récoltés dans le cerrado, l'un des biomes sec du Brésil, ils ont le même nombre moyen de femelles que ceux des espèces récoltées dans des forêts tropicales humides. Il ne semble donc pas qu'il y ait un lien entre le type de végétation ou de climat et la taille des nids des différentes espèces de *Thaumatomyrmex*. La petite taille des nids de *Thaumatomyrmex* ne représente donc sans doute pas une adaptation à un milieu particulier.

E.4.2.2. Nombre d'immatures en fonction de celui de femelles dans le nid

Chez *Thaumatomyrmex* sp.1, les nids avec le plus de femelles ne produisent pas plus d'immatures que les nids avec moins de femelles. La production d'immatures par femelle est surtout supérieure pour les nids avec seulement une et deux femelles. Chez *T. contumax*, ce sont les nids à trois femelles qui ont la meilleure production d'immatures par rapport aux nids



avec moins et plus de femelles : le nombre moyen d'immatures augmente progressivement des nids à une femelle jusqu'aux nids à trois femelles, avant de diminuer. Cependant, en terme de productivité par femelle, il n'y a pas de différence entre les nids de une à quatre femelles, cela explique pourquoi les nids à trois femelles bien que plus productifs, ne sont pas plus nombreux que les nids avec un autre nombre de femelles. Ces résultats indiquent que la production d'immatures et la force de travail fournie pour les élever, sont assez stables, que le nid soit composé d'une ou de plusieurs femelles. Et effectivement, il n'y a généralement qu'une gamergate par colonie et une ou deux femelles seulement vont fourrager, même si d'autres femelles sont présentes dans le nid. Les jeunes femelles qui viennent d'émerger dans les nids ne participent pas à la reproduction et sans doute très peu à l'élevage des immatures et au fourragement, elles n'ont donc pas d'effet positif sur le nombre d'immatures à élever. Chez d'autres hyménoptères, ces jeunes femelles, qui ont pu être identifiées par rapport aux autres femelles, sont d'ailleurs incluses dans le calcul de la productivité du nid (*e.g.* : Tierney et al. 2000), ce qui n'a pas pu être fait pour les *Thaumatomyrmex*. Une meilleure productivité des nids à une et deux femelles chez *Thaumatomyrmex* sp.1 par rapport à ceux qui en ont plus est sans doute due au fait que dans les premiers nids, les larves reçoivent plus de nourriture puisqu'il y a moins de femelles, alors que dans les autres le nombre de femelles a augmenté mais sans que celui du nombre de fourrageuses ait fait de même, les larves n'ont plus que les restes de la nourriture que les imagos se sont accaparés. On ne peut cependant pas non plus exclure que le cannibalisme⁶¹ des immatures augmente avec le nombre de femelles. Chez *T. contumax*, les nids à trois femelles ont la meilleure production d'immatures peut-être parce que la gamergate qui fourrageait encore lorsqu'il n'y avait qu'elle dans le nid ainsi qu'une jeune femelle, reste maintenant dans le nid et peut se consacrer pleinement à la reproduction pendant qu'une autre femelle assure l'approvisionnement du nid en proies, sans doute plus efficacement que la gamergate ne le faisait, car elle ne se reproduit pas encore (voir chapitre 6). La diminution observée pour les nids avec plus de trois femelles correspond sans doute à ce qu'il doit se passer dans les nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 avec plus de deux femelles.

Les femelles de *Thaumatomyrmex* font de gros œufs, ce qui limite leur fécondité et donc aussi la productivité du nid, cependant une augmentation du nombre d'immatures peut toutefois être atteinte lorsque deux gamergates sont présentes et se reproduisent dans le nid. Les nids composés de plusieurs gamergates sont cependant moins nombreux que ceux avec

⁶¹ Les femelles pratiquent l'hémolymphe larvaire (voir chapitre 6), ce comportement n'est normalement pas destructeur, mais plusieurs femelles sucent l'hémolymphe d'une larve successivement, celle-ci peut alors succomber.



une seule gamergate et il n'a pas été possible d'estimer leur influence sur les résultats obtenus pour le nombre d'immatures en fonction du nombre de femelles, puisque le nombre de gamergates n'a été vérifié que pour un nombre limité de nids.

E.4.2.3. Facteurs pouvant expliquer le faible nombre de femelles dans les nids des espèces de *Thaumatomyrmex* se reproduisant exclusivement par gamergates

Pour estimer l'influence des sites de nidification, du régime alimentaire, des stratégies de reproduction et des autres facteurs sur la taille des colonies chez les *Thaumatomyrmex* il est nécessaire de connaître la phylogénie du genre pour confirmer qu'elles sont les caractéristiques des espèces basales et celles du groupe frère. En effet les comportements de nidification, d'alimentation et de reproduction particuliers des *Thaumatomyrmex* ont pu apparaître après la réduction de l'effectif de leurs nids. Mais, même s'il n'existe pas à l'heure actuelle de phylogénie du genre, il est toutefois possible d'analyser quelques facteurs pouvant influencer la taille des nids, ceux-ci pourront être regardés à la lumière de la phylogénie du genre lorsqu'elle aura été réalisée :

1. La longévité des femelles. Il n'existe pas de données sur la longévité des femelles en milieu naturel, mais au laboratoire une femelle peut vivre plus d'une année (obs. pers.). *T. contumax* et *Thaumatomyrmex* sp.11 ont adopté une posture particulière de défense qui devrait limiter la prédation par des macro-prédateurs.

2. La taille des cavités dans lesquelles elles nidifient. L'un des facteurs principal régulant la taille des colonies dans les forêts tropicales est sans doute la limitation de l'espace interne du nid (Wilson 1959 ; voir aussi Fonseca 1993). Les nids des espèces de *Thaumatomyrmex* pouvait contenir beaucoup plus d'individus qu'ils n'en avaient, de plus, les autres espèces de fourmis dont les ouvrières ont une taille similaire aux *Thaumatomyrmex* et qui utilisent les mêmes structures creuses ou cavités qu'elles, forment des colonies de plusieurs dizaines d'individus. Le volume des sites de nidification choisis par les *Thaumatomyrmex* n'est donc pas un facteur limitant la taille de leurs nids, par contre, les structures creuses et les cavités qu'elles occupent sont préconstruites et les *Thaumatomyrmex* n'ont donc pas besoin d'être nombreuses pour les aménager.

3. La taille des œufs et donc la fécondité. Les femelles des espèces de *Thaumatomyrmex* disséquées ont toutes trois ou deux ovarioles par ovaires (3/3 ou 3/2), les œufs qu'elles pondent sont les plus gros, en comparaison de leur taille, connus chez les Formicidae et la cavité du gastre ne peut contenir plus de deux œufs matures en même temps car les femelles



de *Thaumatomyrmex* ne sont pas physogastres⁶². Le nombre d'ovarioles et la taille des œufs ont un effet sur la fécondité et donc sur la taille de la colonie (voir Peeters 1993). Les femelles de *Thaumatomyrmex* ont donc une faible fécondité, elles fabriquent peu d'œufs et donc peu d'imagos sont produits dans les nids. *Pachycondyla sublaevis* dont les œufs sont presque aussi gros, forme aussi de petites colonies. Même si ça n'explique pas un nombre aussi faible de femelle par nid chez les *Thaumatomyrmex*, la grande taille des œufs diminue la fécondité, ce qui est un facteur limitant la taille des nids chez les espèces de ce genre. Il est possible que chez les *Thaumatomyrmex*, la production de gros œufs ait pu être sélectionnée afin de diminuer la fécondité, par exemple pour ne pas avoir trop d'immatures de même stade de développement à élever en même temps. Il y a sans doute eu une évolution conjointe de la fécondité et de la taille des nids.

4. Le nombre de reproductrices. Les nids de *Thaumatomyrmex* ne contiennent généralement qu'une seule gamergate peu féconde, mais certains nids en ont plusieurs, elles pourraient ainsi contourner le problème de la faible fécondité (voir Peeters 1993 ; Monnin & Peeters 2008), mais si le nombre d'immatures augmente bien dans les nids à deux gamergates, celui du nombre de femelles, non. Les femelles qui sont régulièrement produites dans le nid doivent donc quitter le nid.

5. Mode de formation de nouveaux nids. Les espèces de fourmis qui se reproduisent exclusivement par des gamergates, forment généralement de nouvelles colonies par division de la colonie natale (généralement, un groupe d'ouvrières accompagne une femelle reproductrice pour former un nouveau nid), mais une gamergate seule peut aussi initier la fondation de son propre nid (*e.g.* : Dantas de Araujo et al. 1990 ; mais voir Dantas de Araujo & Jaisson 1994 ; Peeters 1991 ; Peeters & Ito 2001). Pour ne former que des nids avec moins de quatre femelles en moyenne, les divisions de nids doivent être fréquentes, ou alors de futures gamergates partent régulièrement de leur nid natal pour fonder leur propre nid (voir ce chapitre partie D.4.2.4). Il peut y avoir un certain lien entre le déménagement et la division des colonies, cette dernière pouvant résulter d'une fragmentation accidentelle ou non (une partie de la colonie reste dans le premier nid) de la colonie lors de son déménagement vers un autre nid (Peeters & Ito 2001). Les espèces de *Thaumatomyrmex* nidifient dans des structures creuses et des cavités pérennes qu'elles défendent efficacement grâce à une défense passive qui est mise en place progressivement puisqu'elle est basée sur la réutilisation des trichomes défensifs des Penicillata qu'elles chassent (voir chapitre 4). Les caractéristiques de leur nid et

⁶² Une femelle physogastre possède un gastre plus volumineux grâce à la distension des membranes intersegmentaires.



de leur défense laissent penser que les *Thaumatomyrmex* ne doivent pas changer fréquemment de nid. La division du nid doit donc correspondre à un processus plus organisé et il est probable qu'il n'y ait en fait qu'une seule femelle à partir du nid à chaque fois. De nombreux nids ne contenaient qu'une seule femelle et des immatures, elle était le plus souvent une gamergate d'après les dissections réalisées de la femelle de plusieurs de ces nids. Quelques unes de ces femelles maintenues en élevage au laboratoire sont capables d'élever leur progéniture. Une gamergate seule a donc la capacité de fonder son propre nid.

Les femelles des *Thaumatomyrmex* sont théoriquement toutes capables de se reproduire et les facteurs limitant leur reproduction sont leur capacité à développer leurs ovaires et à se faire féconder. Chez les autres espèces de fourmis se reproduisant exclusivement par des gamergates, principalement celle dont une seule femelle monopolise la reproduction, il y a une régulation sociale des accouplements et du nombre de gamergates (*e.g.* : Monnin & Peeters 1998). Cette régulation sociale limite le nombre de gamergates et toutes les femelles qui émergent dans la colonie ne pourront pas devenir des gamergates, elles resteront au nid et travailleront pour le développement de la colonie. Cela a pour conséquence une augmentation du nombre de femelles dans la colonie puisque ces femelles qui ne se reproduisent pas y restent. Au moins chez *T. contumax*, une femelle mature sexuellement peut tenter de s'accoupler, même lorsque la gamergate est présente dans le nid (nid de deux femelles). Il n'y a peut-être pas de régulation sociale dans les petits nids et les chances qu'une femelle a de s'accoupler dépendent donc en partie du nombre de mâles dans le milieu, chez *T. contumax* ils sont produits toute l'année.

6. « *Hypothèse de limitation de l'accouplements* » (Yanega 1997). Si beaucoup de mâles sont présents en continu dans le milieu tout au long de l'année, toutes les femelles réceptives pourront se faire féconder et par exemple quitter leur nid natal pour fonder un autre nid, diminuant par conséquent le nombre de femelles dans leur nid natal ; ou alors retourner au nid natal et partager ou rentrer en compétition pour la reproduction avec la femelle reproductrice initialement présente dans le nid. La première option est sans doute celle la plus choisie par les femelles de *Thaumatomyrmex* : il a plus de nids avec une seule femelle que de nids avec deux gamergates (accompagnées ou non d'autres femelles). Cette stratégie de reproduction n'est avantageuse que si les sites de nidification vacants sont assez nombreux.

7. *Disponibilité des sites de nidification.* Les espèces du genre *Thaumatomyrmex* sont spécialisées dans la nidification dans des structures creuses ou des cavités, notamment les coquilles d'escargot et les termitières. Celles-ci sont abondantes dans le milieu et leur



disponibilité ne doit pas être limitée. Cette disponibilité en structures creuses et en cavités peut permettre aux espèces ayant une stratégie de reproduction basée sur la production continue d'individus reproducteurs, d'avoir de nombreux sites de nidification potentiels à disposition pour accueillir les groupes d'individus résultant de la division du nid ou la femelle quittant le nid pour fonder seule le sien. Une femelle qui vient de se faire féconder à donc le choix de partir de son nid natal pour fonder son propre nid.

8. Prédation presque exclusive de *Diplopoda Penicillata*. Deux genres de fourmis ont des espèces connues pour être des prédatrices spécialisées de *Penicillata*, *Probolomyrmex* Mayr et *Thaumatomyrmex* Mayr. Ces espèces forment de petits nids, de 10-20 ouvrières pour le premier genre (Ito 1998 ; Kikuchi & Tsuji 2005 ; Kikuchi com. pers. 2005) et moins de cinq pour le deuxième, à cause de la fécondité réduite de leurs femelles reproductrices. Il semble donc bien qu'il y ait un lien entre la prédation spécialisée de *Penicillata* et la taille des nids des fourmis qui ont ce comportement. Les *Penicillata* peuvent être abondants dans la litière et ils ont peu de prédateurs connus. Les *Probolomyrmex* et les *Thaumatomyrmex* ont donc peu de compétiteurs et elles n'ont donc pas besoin d'avoir un grand nombre d'ouvrières pour exploiter ce type de nourriture. En ce qui concerne les *Thaumatomyrmex*, certains nids peuvent être trouvés à quelques centimètres les uns des autres dans une zone très riche en *Penicillata*, les femelles ont donc la même aire de fourragement et il n'y a donc peut-être pas de compétition importante entre les nids pour l'accès à cette ressource. De plus, les *Thaumatomyrmex* et sans doute aussi les *Probolomyrmex*, réutilisent les trichomes défensifs des *Penicillata* pour la défense de leur propre nid (voir chapitre 4). Cela leur confère une défense passive dissuasive très efficace, notamment contre les autres fourmis. Elles n'ont donc pas besoin de la force du nombre pour se défendre qui correspond à l'un des avantages du comportement social (voir Wilson 1971 p. 338). La prédation spécialisée de *Penicillata* semble donc plus correspondre à un facteur permettant la vie en petits nids, plutôt que d'être une contrainte et d'obliger les fourmis qui ont ce comportement à ne pouvoir former que de petits nids. *Probolomyrmex longinodus* peut cependant former des colonies de près de 50 ouvrières (Kikuchi & Tsuji 2005). Les *Penicillata* peuvent aussi constituer une nourriture idéale pour produire de gros œufs, puisqu'ils peuvent être mangés quasiment en entier et contiennent notamment beaucoup d'hémolymphe.

9. Productivité différentielle des nids en fonction du nombre de femelles. Les nids à une seule femelle sont plus productifs, ou tout autant, que ceux avec plus de femelles, ce phénomène est retrouvé chez d'autres Hymenoptera (voir Wilson 1971 p. 337 ; Lin & Michener 1972). Ce



différentiel de productivité signifie que plus le nombre de femelles par nid est faible, plus le nombre d'individus reproducteurs produit à chaque génération sera grand (Wilson 1971 p. 337). Ce qui entraîne que les petits nids sont sélectionnés et un retour au stade solitaire serait même possible (Wilson 1971 pp. 337-338).

E.4.2.4. Modes possibles de fondation des nids pour les espèces de *Thaumatomyrmex* se reproduisant exclusivement par gamergates

Comme noté plus haut, les espèces qui se reproduisent exclusivement par gamergates fondent généralement de nouvelles colonies par division, mais la fondation par une gamergate seule est toutefois possible. Le faible nombre de femelles dans les nids de *Thaumatomyrmex*, indique que des femelles doivent quitter régulièrement le nid, les divisions doivent être très fréquentes. Ce mode de fondation par division n'est sans doute qu'une des options que ces espèces ont pour fonder de nouveaux nids. La fondation indépendante est ainsi à envisager : une gamergate seule, non accompagnée d'autres femelles pour l'aider, fonde son propre nid. Les contraintes de la fondation indépendante liées à la construction du nid, au fourragement et à la protection des immatures, sont sans doute minimales chez les *Thaumatomyrmex*. En effet, elles nidifient dans des cavités préconstruites, elles chassent une proie, les Penicillata, qui ne semble pas rare, et elles se servent des trichomes défensifs de leur proie pour protéger efficacement les immatures, notamment les œufs qui peuvent être recouverts de trichomes. Les contraintes de la fondation indépendante chez les autres espèces de fourmis qui se reproduisent par gamergates sont sans doute supérieures à celles que subissent les *Thaumatomyrmex*, ce qui expliquerait pourquoi le mode de fondation privilégié est la division de la colonie chez les premières et aussi sans doute pourquoi elles forment des colonies plus peuplées car la force du groupe leur est sans doute nécessaire notamment pour la construction du nid et le fourragement.

La sélection naturelle favorise les individus les mieux adaptés à leur environnement et dont le succès reproducteur est le meilleur. Le succès reproducteur individuel est par conséquent souvent le plus avantageux. Cependant, dans certains cas, un individu peut favoriser la reproduction d'individus apparentés au détriment de sa propre reproduction, si cela augmente sa propre valeur sélective notamment lorsqu'il ne peut se reproduire lui-même. La sélection qui favorise ce type de comportement d'aide est appelée sélection de parentèle. Les femelles de *Thaumatomyrmex* sont toutes capables de se reproduire individuellement, mais elles forment aussi des groupes sociaux de plusieurs femelles, il doit donc exister une certaine



plasticité dans les stratégies de reproduction adoptées par chaque femelle. Une femelle qui émerge dans un nid a ainsi le choix entre plusieurs options :

1) Elle attend d'être mature sexuellement pour se faire féconder, puis fonde seule son propre nid. Jusqu'à ce qu'elle se fasse féconder elle peut rester au nid ou non et aider ou non à l'élevage des immatures de la femelle reproductrice.

2) La même chose que 1), mais elle reste dans son nid natal et se reproduit en même temps que la femelle reproductrice initiale, ou alors prend sa place de manière agressive ou non.

3) La même chose que 1), mais elle s'associe à une autre gamergate pour fonder un nouveau nid.

4) La même chose que 1), mais elle rentre dans son nid natal pour recruter une ou plusieurs autres femelles, entraînant la division de son nid natal. Elle peut aussi prendre une immature afin d'augmenter la productivité initiale du nouveau nid qu'elle va fonder.

5) Elle reste dans son nid natal et aide la femelle reproductrice à élever les immatures et participe ainsi à l'augmentation de la productivité du nid. Une femelle qui ne s'est pas fait féconder et/ou dont les ovaires ne se sont pas développés, choisit sans doute cette option.

Mais elle peut aussi avoir des stratégies moins évidentes comme rejoindre un autre nid pour y aider la femelle reproductrice à élever les immatures ou alors usurper un autre nid et prendre la place de la reproductrice.

La décision de rester ou de partir de son nid natal doit dépendre de son phénotype ou génotype (capacité à se reproduire), des conditions environnementales (disponibilité des sites de nidification, contraintes liées à fondation indépendante) et notamment de l'environnement social dans son nid natal (nombre de femelles, nombre d'immatures). Et surtout, le but pour ces femelles ce n'est pas d'être sociales mais d'assurer la meilleure transmission possible de leurs gènes à la génération suivante, quelque soit la stratégie adoptée.

Dans les nids contenant plusieurs femelles, il n'a pas pu être déterminé si celles qui avaient, ou non, les ovaires développés, mais qui n'étaient ni des gamergates ni de jeunes femelles qui venaient d'émerger de leur cocon, étaient de jeunes femelles dont les ovaires allaient se développer plus jusqu'à devenir matures, ou alors si elles étaient des femelles plus vieilles, dont les ovaires étaient en phase de régression, et qui ne pourraient plus se reproduire. Cela aurait donné des informations sur le mode de fondation des nids, si ce sont d'assez vieilles femelles qui ne peuvent se reproduire, il pourrait s'agir dans ce cas d'un cas



de division du nid ou d'une femelle qui n'a pas réussi à se faire féconder et est restée dans son nid natal.

E.4.3. Conclusion

Les espèces de deux groupes du genre *Thaumatomyrmex* qui se reproduisent exclusivement par gamergates, forment les plus petits nids connus à ce jour dans la famille des Formicidae, avec deux-trois femelles par nid. C'est donc un cas extrême chez les fourmis dont les colonies de certaines espèces peuvent compter des centaines de milliers, voire des millions d'individus (voir Hölldobler & Wilson 1990 p. 161-164). Et c'est sans doute une plésiomorphie pour le genre et ses espèces possédant le morphotype gyne devraient aussi former de petits nids. L'évolution de la taille des nids chez ces espèces semble être liée principalement à leur régime alimentaire basé presque exclusivement de Diplopoda Penicillata qui leur a permis de vivre en petits groupes grâce à l'absence de compétiteurs pour cette ressource et parce qu'à partir des restes de cette proie, ces fourmis peuvent élaborer une défense passive efficace. La physiologie et le comportement des *Thaumatomyrmex* ont sans doute évolué en réponse à l'acquisition de cette capacité à chasser les Penicillata. Une gamergate peut notamment fonder son nid seule et une femelle qui émerge dans un nid peut choisir entre différentes options de stratégies de reproduction notamment parce que la pression de l'environnement semble plus faible. La question est de savoir pourquoi les autres espèces qui se reproduisent exclusivement par des gamergates ne font pas des colonies plus petites. *Pachycondyla sublaevis* a aussi des colonies peu peuplée ($9 \pm 2,5$ (7 à 16) femelles - Peeters et al. 1991), mais c'est donc toutefois le triple des *Thaumatomyrmex*. Il y a peut-être une taille minimale de la colonie en-dessous de laquelle sa survie est compromise s'il n'y a pas d'adaptation afin de diminuer le besoin de la force du groupe pour sa défense, le fourragement ou le soin aux immatures. Il doit encore y avoir des contraintes à vivre en groupes plus restreints pour ces fourmis, notamment liées à leur écologie. Il serait intéressant de connaître l'écologie et la biologie de *Leptogenys* sp. dont les colonies n'ont qu'une gyne ergatomorphe accompagnée en moyenne de 4-5 ouvrières ($4,8 \pm 2,5$) (Ito 1997). Les espèces du genre *Leptogenys* sont connues pour être des fourmis prédatrices spécialisées (voir Steghaus-Kovac & Maschwitz 1993), mais les invertébrés dont elles se nourrissent n'ont pas de défenses physiques ou chimiques qui puissent être réutilisées, sauf peut-être chez cette *Leptogenys* de Malaisie récoltée par Ito.

Wilson (1971 p. 338) stipule qu'en évolution, si l'effet de la productivité différentielle entraîne la diminution de la taille de la colonie et si la pression des prédateurs et des parasites



entraîne son augmentation car le comportement social améliore la capacité de défense, une diminution de la pression des prédateurs et des parasites devrait donc avoir pour conséquence une diminution de la taille de la colonie, voire la suppression entière du comportement social. Les *Thaumatomyrmex* sont dans ce cas, leur défense passive et dissuasive est efficace et diminue la pression des prédateurs, des compétiteurs et sans doute aussi des parasites (voir chapitre 4) ; il existe une productivité différentielle entre les nids en fonction du nombre de femelles ; et elles forment des nids avec très peu de femelles. Elles viennent donc confirmer la prédiction de Wilson (1971 p. 338), reprise par Lin & Michener (1972) et Evans (1977). A notre connaissance c'est la première fois que cette prédiction est vérifiée. Ces auteurs n'ont mentionné que la pression exercée par les prédateurs et les parasites, cependant, celle des compétiteurs ne doit pas être négligée.

De plus, le grand nombre de nids avec une seule femelle, notamment chez *T. contumax*, soulève la question du degré de socialité chez les *Thaumatomyrmex*.



**CHAPITRE 6 - ORGANISATION SOCIALE DANS LES
MICRO-NIDS DE DEUX ESPECES À GAMERGATES
DU GENRE *Thaumatomyrmex***



Résumé

1. Certaines espèces de fourmis ne possèdent pas de femelles de morphotype gyne et la reproduction est assurée par celles de morphotype ouvrière qui sont fécondées et qui pondent, les gamergates. Chez ces espèces, les femelles qui émergent dans un nid sont toutes capables de se reproduire. Certaines espèces du genre *Thaumatomyrmex* Mayr font partie de ces fourmis, et forment de plus les plus petits nids de Formicidae connus avec moins de quatre femelles en moyenne.

2. Nous avons étudié l'organisation sociale dans les micro-nids de deux espèces de *Thaumatomyrmex* qui se reproduisent exclusivement par gamergates et qui appartiennent à deux des trois groupes du genre. Les données proviennent de quatre nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 (Ilhéus et Itambé, BA, Brésil) et six de *Thaumatomyrmex contumax* Kempf (Ilhéus). Centre quatre-vingt-douze états et actes ont été relevés pour chaque femelle de chaque nid sur une période de trois jours consécutifs. Vingt-cinq états et actes comportementaux ont été observés et retenus pour déterminer le profil comportemental des femelles. Elles ont toutes été disséquées après ces observations comportementales, afin de connaître leur statut reproducteur.

3. Les dissections ont montré qu'un nid de *Thaumatomyrmex* sp.1 et deux de *T. contumax* avaient deux gamergates, les autres n'en contenaient qu'une. Les autres femelles sont le plus souvent jeunes avec les ovaires non développés ou plus vieilles avec des ovaires en cours de développement.

4. Chez les deux espèces, l'état immobile est le plus fréquent (60-70% de tous les états et des actes), notamment près du couvain. Les autres états ou actes ne dépassent généralement pas les 10%. Certaines femelles diffèrent des autres pour être moins souvent immobiles près du couvain et aussi, mais dans une moindre mesure, pour être allées fourrager. Les autres restent près du couvain, notamment les gamergates. La plupart des femelles ont pratiqué un certain type de soin au couvain et un certain nombre a aussi fait de l'hémolymphe larvaire, mais uniquement chez *T. contumax*. Les deux gamergates présentes dans certains nids ont eu le plus souvent un comportement très similaire. Les interactions sociales sont peu fréquentes, les allo-toilettes sont beaucoup plus nombreuses que les boxes antennaires chez *Thaumatomyrmex* sp.1, le contraire chez *T. contumax*. Les femelles ne recherchent généralement pas le contact avec les autres et elles ont des mouvements de repli lorsqu'elles touchent une autre femelle ou lorsqu'une autre femelle s'approche d'elles.



5. Chez, *Thaumatomyrmex* sp.1, les interactions sociales n'ont pas permis de déterminer la présence d'une hiérarchie ou de préférences entre les femelles. Pour cette espèce, il n'est pas possible de vraiment conclure ni sur la division du travail et ni sur la régulation de la reproduction.
6. Chez *T. contumax*, les boxes antennaires sont généralement unidirectionnelles et c'est une gamergate qui domine, sauf dans les nids avec une gamergate et une jeune femelle. Une hiérarchie linéaire de dominance régule la reproduction mais aussi le polyéthisme lié au fourragement. Les accouplements ne semblent pas régulés et la place dans la hiérarchie paraît plus déterminer si une femelle qui vient d'être fécondée pourra ou non rester dans son nid natal pour se reproduire.
7. Une communication chimique de reconnaissance des statuts hiérarchiques et reproducteurs doit exister, tout comme la reconnaissance individuelle.
8. L'organisation sociale d'espèces de deux groupes morphologiques du genre *Thaumatomyrmex* est différente. Certains traits comportementaux sont peut-être caractéristiques d'un groupe et pourraient être utilisés en systématique. Un lien avec l'écologie des espèces sera intéressant à déterminer.
9. Aucune inhibition de la reproduction n'a vraiment été observée, et la division de la reproduction observée peut être remise en question, puisque toutes les femelles semblent pouvoir devenir des gamergates à un moment de leur vie. Hors, la détermination de la division du rôle reproducteur est cruciale pour déterminer le statut social d'une espèce.
10. De petites colonies composées de femelles morphologiquement identiques et toutes capables de se reproduire est sans doute la forme ancestrale d'organisation sociale chez les Formicidae et l'étude des *Thaumatomyrmex* à gamergates donnera certainement des informations importantes sur l'évolution de la socialité chez cette famille d'Hymenoptera.



Chapitre 6. Organisation sociale dans les micro-nids de deux espèces à gamergates du genre *Thaumatomyrmex*

1. Introduction

Chez la plupart des espèces de Formicidae la reproduction est assurée par des femelles de morphotype gyne qui sont morphologiquement distinctes des femelles de morphotype ouvrière qui ne se reproduisent généralement pas. La division du travail reproducteur est l'un des trois critères pour définir l'eusocialité, avec la coopération dans les soins apportés aux individus immatures et le chevauchement d'au moins deux générations d'individus (Wilson 1971 ; Hölldobler & Wilson 1990). La division du travail ou polyéthisme (Weir 1958), qui est la réalisation de certaines tâches de façon privilégiée par certains individus d'un groupe social, est basée sur la séparation des castes femelles en individus reproducteurs (généralement de morphotype gyne), spécialisés dans la reproduction, ou fonctionnellement stériles (morphotype ouvrière), qui accomplissent les différentes tâches nécessaires au développement de la colonie, notamment les soins apportés à la progéniture des femelles reproductrices ; mais aussi sur des castes comportementales spécialisées associées à une morphologie particulière ou à une différenciation d'ordre temporel (Oster & Wilson ; Hölldobler & Wilson 1990). Les tâches accomplies par une ouvrière ont tendance à changer au fur et à mesure qu'elle vieillit, cela correspond à ce qui est appelé polyéthisme d'âge (Hölldobler & Wilson 1990). Lorsqu'elle est jeune l'ouvrière reste au nid à s'occuper des immatures, puis devient gardienne avant d'être fourrageuse à la fin de sa vie. Mais ce polyéthisme d'âge est en fait basé sur l'état physiologique de l'individu et correspondrait plus à un polyéthisme de développement physiologique (Robinson et al. 1994 ; Fénelon et al. 1996).

Chez un certain nombre d'espèces de fourmis, le morphotype gyne n'est pas présent et seules les femelles de morphotype ouvrière composent la colonie. La reproduction est assurée alors par une ou plusieurs gamergates qui sont des femelles ouvrières fécondées pondant des œufs (Peeters & Crewe 1984)⁶³. Chez ces espèces, les femelles sont à l'émergence théoriquement toutes capables de se reproduire. Le polyéthisme peut être basé sur « l'âge » des femelles comme chez des espèces de Ponerinae des genres *Diacamma* Mayr et *Pachycondyla* F. Smith (Ponerini) et *Platythyrea* Roger (Platythyreini) (Villet 1990b, 1991 ;

⁶³ Si on ne tient pas compte des quelques espèces de fourmis qui se reproduisent par parthénogenèse thélytoque (les femelles sont vierges et ont une descendance diploïde femelle).



voir Davies et al. 1994 ; Dahbi & Jaisson 1995 ; Nakata 1995), mais chez d'autres espèces, notamment avec des colonies de petites tailles avec 10-20 femelles, c'est une hiérarchie de dominance basée sur des comportements ritualisés entre femelles dominantes et subordonnées qui contrôle l'activité reproductrice et qui détermine alors les tâches qu'elles accomplissent dans le nid. Ainsi les femelles dominantes d'espèces des genres *Pachycondyla* F. Smith et *Dinoponera* Roger (Ponerinae, Ponerini) ne sortent jamais du nid pour fourrager (Ito & Higashi 1991 ; Ito 1993a ; Monnin & Peeters 1999) et/ou restent la plupart du temps inactives dans le nid telles les gamergates dans les colonies d'*Amblyopone* sp. (Amblyoponinae, Amblyoponini) (Ito 1993b). Les femelles de bas rang ne se reproduisent pas chez des espèces des deux premiers genres, seule la femelle de haut rang dans la hiérarchie de dominance se reproduit vraiment, elle monopolise donc la reproduction et même s'il y a plusieurs gamergates, une seule est fonctionnelle (Ito & Higashi 1991 ; Ito 1993a (fonctionnelle...) ; Monnin & Peeters 1999). Mais, la régulation de la reproduction via une hiérarchie de dominance peut aussi exister chez des espèces avec plusieurs gamergates fonctionnelles (Ito 1993b).

Les espèces *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Thaumatomyrmex contumax* Kempf possèdent des femelles toutes morphologiquement identiques, de morphotype ouvrière, et elles se reproduisent exclusivement par l'intermédiaire de gamergates, il peut y en avoir plusieurs dans un même nid (voir chapitre 5). La première espèce appartient au groupe *ferox* et la seconde au groupe *mutilatus* (Kempf 1975). Elles forment toutes deux des petits nids de moins de cinq femelles (voir chapitre 5). De la boxe antennaire a été observée dans un nid de *T. contumax* (Brandão et al. 1991 ; Delabie et al. 2000a) et ce type d'interactions agonistiques pourrait jouer un rôle dans l'organisation sociale de ces petits nids, comme c'est le cas chez d'autres espèces de fourmis à gamergates. Cette étude vise à déterminer l'organisation sociale dans les micro-nids de ces deux espèces.

2. Matériel et méthodes

2.1. Les espèces et les nids utilisés

Les observations ont été réalisées sur deux nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 (*T. sp1*), dont deux de la localité Ilhéus-BA et deux d'Itambé-BA (les femelles de ces deux localités ont le même caryotype (voir annexe 1)) ; et sur six nids de *Thaumatomyrmex contumax* Kempf (*T. contumax*), tous de l'aire Ilhéus-BA-Penicillata (voir chapitre 2). Ces nids sont composés de



deux à six femelles au moment des observations comportementales. Le tableau 6-1 présente la composition des nids avant et après les observations comportementales. Les données de récolte de ces nids sont disponibles dans l'annexe 6. Tous les mâles ont été retirés du nid et à chaque fois qu'un imago émergeait dans la colonie, il en a aussi été retiré. Les conditions d'élevage de ces deux espèces ainsi que la méthode de marquage individuel des femelles sont présentées dans le chapitre 2.

Tableau 6-1. Composition des nids utilisés en individus avant et après les observations comportementales (♀ : femelle - Cp : cocon avec sa nymphe - L : larve - O : œuf).

Code du nid	Nombre d'individus dans le nid au début des observations comportementales				Nombre d'individus dans le nid à la fin des observations comportementales			
	♀	Cp	L	O	♀	Cp	L	O
T. sp1 N35	2	0	1	2	2	0	1	2
T. sp1 N72	6	1	3	3	6	1	3	3
T. sp1 N74	3	1	1	3	3	1	2	2
T. sp1 N115	4	2	3	10	6	3	3	10
T. contumax N43	3	3	3	5	3	3	3	5
T. contumax N47	2	2	3	4	2	1(a)	3	4
T. contumax N53	2	3	4	5	2	2(b)	4	5
T. contumax N62	6	3	4	9	6	3	4	8
T. contumax N64	5	7	13	12	5	5(c)	16	9
T. contumax N67	4	5	8	6	4	5	8	6

(a) une femelle a émergé et a été retirée du nid

(b) un mâle a émergé et a été retiré du nid

(c) deux femelles ont émergé et ont été retirées du nid

2.2. Les méthodes d'échantillonnage des données comportementales

Trois types d'observations ont été utilisés pour cette étude (voir Altman 1974 ; Jaisson et al. 1988) :

L'échantillonnage *ad libitum* des actes et des états comportementaux exclusifs et caractéristiques des femelles dans des nids artificiels, combinant une centaine d'heures d'observations en tout, a été utilisé sur d'autres nids afin de réaliser le répertoire comportemental ou éthogramme des espèces dans les conditions de laboratoire. L'éthogramme, une fois établi, aide à une compréhension plus rapide des comportements rares lors des observations instantanées de l'activité des individus du nid.

Le balayage visuel à intervalle régulier de l'ensemble des femelles du nid avec notation instantanée des états et des actes de chacune d'elles. Cette méthode a été utilisée sur



une période courte de trois jours consécutifs, lors de sessions de 4 à 7 heures à raison d'un relevé par nid toutes les 15 minutes. Toutes les heures de la journée et de la nuit ont été couvertes deux fois. Cent quatre-vingt douze relevés ont été obtenus pour chaque femelle de chaque nid. Les observations sont faites sous une loupe binoculaire et en lumière rouge pour celles réalisées la nuit afin de pouvoir observer les fourmis tout en minimisant les perturbations que causerait une lumière qui se rapprocherait de la lumière naturelle.

L'occurrence de comportements rares comme ceux liés aux interactions sociales, à l'hémolymphe larvaire, à la ponte, ou encore à la chasse, **a été notée à la suite d'observations opportunistes** effectuées entre deux balayages d'un nid. Plusieurs nids sont observés les uns à la suite des autres, un seul nid est placé à chaque fois sous la loupe binoculaire, mais il est possible de voir le comportement des femelles dans les autres nids et de faire une vérification à la loupe si nécessaire.

2.3. Le statut reproducteur des femelles : les dissections

A la suite des observations comportementales, toutes les femelles de chaque nid ont été disséquées selon le protocole défini dans le chapitre 5 (partie E.1.3), afin de connaître leur statut reproducteur et de le relier aux actes comportementaux réalisés par chaque femelle.

2.4. Notes

Les observations ont été réalisées seulement quelques jours après la récolte des nids et ont été concentrées sur trois jours afin d'avoir une étude basée sur des données les plus proches possibles de celles qui auraient pu être prélevées dans un nid laissé dans son habitat naturel. Cela permet aussi de minimiser les risques de pertes de données liés à la mort d'une femelle. Lorsque cela arrive, le statut reproducteur ne peut plus être vérifié, ce qui ne permet plus de relier celui-ci au comportement et l'étude n'est alors pas complète.

2.5. Analyse des données : éthogramme

Les états et les actes comportementaux suivants ont été observés lors des observations *ad libitum* :

- i. Immobilité** : la femelle reste immobile dans l'aire de fourragement ou dans le nid, près de l'entrée ou plus à l'intérieur, près du couvain ou non. La femelle n'adopte pas une posture particulière. Elle ouvre parfois légèrement les mandibules, ce qui pourrait s'apparenter à une posture de garde.



- ii. Déplacement** : la femelle se déplace dans le nid ou dans l'aire de fourragement, elle peut explorer avec ses antennes les parois ou les objets qu'elle rencontre sur son chemin.
- iii. Activités domestiques** : la femelle rejette à l'extérieur du nid les déchets de proie (Penicillata), manipule des trichomes ou d'autres objets dans le nid, ou lèche la vitre qui recouvre le nid pour en enlever l'humidité excessive.
- iv. Soins au couvain** : la femelle explore avec ses antennes, manipule, lèche ou transporte un œuf ou un cocon ; lèche (sans que cela corresponde à de l'hémolymphe) ou transporte une larve ; place des objets sur une larve pour qu'elle tisse son cocon ; retire les objets encore accrochés au cocon après qu'il a été tissé ; retire le méconium de la prénymphe qui vient de tisser son cocon. La manipulation des différentes catégories de couvain se fait généralement à l'aide des mandibules. Le couvain est le plus souvent regroupé et mélangé au milieu ou dans le fond du nid, pas trop près de son entrée, les œufs sont placés fréquemment en paquet.
- v. Exploration antennaire d'une larve** : la femelle explore une larve avec ses antennes. Ce comportement n'a pas été inclus dans la catégorie de soins au couvain car il peut précéder un acte d'hémolymphe larvaire.
- vi. Hémolymphe larvaire** : la femelle mord, avec les dents apicales de ses mandibules, les bourrelets latéraux de la larve (généralement de l'un des derniers stades) afin de les percer pour libérer l'hémolymphe de la larve qu'elle va lécher. Cela ne tue généralement pas la larve dont la plaie cicatrise rapidement en laissant une petite tache marron.
- vii. Consommation d'une gouttelette larvaire** : la femelle boit la gouttelette que la larve a excrétée par la fente anale. La larve plie son corps, elle ramène sa tête vers le bout de son abdomen plusieurs fois dans des mouvements brusques afin de faire sortir une gouttelette. La femelle peut aussi forcer la larve à régurgiter par la bouche une gouttelette en étirant sa tête et son cou d'avant en arrière violemment.
- viii. Cannibalisme d'un immature** : la femelle consomme un œuf, une larve ou une nymphe. Le fait d'ouvrir le cocon pour en extraire une nymphe non mature, sera considéré ici comme un acte de cannibalisme (la nymphe sortie de son cocon a très peu de chance de terminer son développement).



- ix. Chasse d'un Penicillata** : la femelle, dans l'aire de fourragement, poursuit, explore avec ses antennes, mord, pique ou transporte un Penicillata. La séquence de chasse est décrite plus en détail dans le chapitre 4.
- x. Epilation d'un Penicillata** : la femelle retire les trichomes d'un Penicillata à l'intérieur du nid ou à son entrée. La séquence d'épilation est décrite plus en détail dans le chapitre 4.
- xi. Manipulation et transport d'un Penicillata à l'intérieur du nid**
- xii. Consommation de Penicillata** : la femelle consomme un Penicillata, qu'il soit épilé ou non, seule ou avec une ou plusieurs autres femelles.
- xiii. Défécation** : les femelles sortent généralement du nid et défèquent près de l'entrée.
- xiv. Abreuvement** : la femelle, dans l'aire de fourragement, est positionnée sur le coton imbibé d'eau.
- xv. Auto-toilette** : la femelle nettoie les parties de son corps accessibles à ses pièces buccales et à ses pattes. C'est un comportement qui implique des mouvements complexes et qui peut être très stéréotypé chez les fourmis (voir Wilson 1962).
- xvi. Allo-toilette** : la femelle nettoie certaines parties du corps d'une autre femelle, comme les pattes ou le gastre. C'est un type d'interactions sociales.
- xvii. Boxe avec ses antennes (boxe antennaire) une femelle immobile, en train de s'auto-toiletter ou de se déplacer dans le nid** : une femelle frappe avec le bout de ses antennes le corps d'une autre qui est immobile, s'auto-toilette ou qui se déplace dans le nid. **Ou, une autre femelle l'évite ou adopte une posture de soumission à son passage** : à son passage l'autre femelle l'évite (elle s'écarte brusquement) ou adopte une posture de soumission : la femelle se penche vers l'avant et écarte ses antennes (cette posture de soumission a été observée chez *Thaumatomyrmex contumax*, mais aussi chez *Thaumatomyrmex mutilatus*⁶⁴).
- xviii. Reçoit boxe antennaire d'une autre femelle alors qu'elle est immobile (elle adopte ou non une posture de soumission), en train de s'auto-toiletter ou de se déplacer dans le nid ou évite ou adopte une posture de soumission au passage d'une autre femelle.**

⁶⁴ Chez cette espèce, la femelle peut même se pencher vers l'avant de manière saccadée, la tête baissée.



xix. Boxe avec ses antennes (boxe antennaire) une femelle en train d'épiler ou de manger un *Penicillata* ou de faire de l'hémolymphe larvaire : une femelle frappe avec le bout de ses antennes le corps d'une autre qui est en train d'épiler ou de manger un *Penicillata* ou de faire de l'hémolymphe larvaire. Il arrive que la femelle qui fait de la boxe antennaire sur l'autre lui vole le *Penicillata* ou la larve.

xx. Morsure d'une autre femelle, elle s'accompagne souvent de boxe antennaire.

xxi. Reçoit morsure d'une autre femelle.

xxii. Combat : deux femelles se mordent et se boxent avec les antennes mutuellement.

xxiii. Ponte d'un œuf : la femelle est en posture de ponte (voir chapitre 5 partie C), que l'œuf soit visible ou non au bout de son abdomen.

xxiv. Transport d'un autre imago : une femelle en prend une autre dans ses mandibules, elle l'a saisie au niveau du cou, face ventrale, puis la porte au-dessus de sa tête et de son thorax, comme elle transporte le *Penicillata*. La femelle transportée se laisse faire et plie ses pattes contre son thorax. Ce comportement a été observé chez *Thaumatomyrmex* sp.1, *T. contumax* et *T. mutilatus* lors du déménagement d'un nid à un autre.

A partir de cet éthogramme, sans doute non exhaustif, 25 états ou actes comportementaux, dont certaines interactions sociales, ont été observés lors de l'étude de l'organisation sociale et ont été classés afin de les utiliser pour déterminer le profil comportemental des femelles de chaque nid par une analyse multivariée (tableau 6-2).

Les 192 états et actes réalisés par une femelle sont rentrés dans un tableau présentant les données de toutes les femelles d'un nid. Pour les nids avec trois femelles et plus, les données ont ensuite été traitées par une analyse factorielle des correspondances (AFC) (programme SPAD3). C'est une méthode d'analyse de données multidimensionnelles qui permet d'optimiser leur organisation. Une classification ascendante hiérarchique (CAH) a aussi été réalisée (programme SPAD3), afin de classer les individus en fonction de la similarité de leur profil comportemental. Les états et actes ont été pris en compte de la même manière (modalités actives) pour l'AFC et la CAH a été effectuée sur toutes les coordonnées.



Tableau 6-2. Liste des états et des actes comportementaux observés et retenus pour déterminer le profil comportemental des femelles.

Etats ou actes de la femelle	Code de l'état ou de l'acte	
Immobile près du couvain	1	Etats ou actes dans le nid
Immobile à l'entrée du nid	2	
Immobile ailleurs dans le nid (ni près du couvain, ni près de l'entrée)	3	
Déplacement dans le nid	4	
Transport ou épilation d'un <i>Penicillata</i> dans le nid	5	
Nourrissage sur un <i>Penicillata</i>	6	
Hémolymphe larvaire	7	
Exploration antennaire larve	8	
Soin au couvain	9	
Activités domestiques	10	
Auto-toilette	11	
Pond un œuf (posture de ponte)	20	Interactions sociales dans le nid
Cannibalise une larve ou sort la nymphe blanche de son cocon	21	
Donne allo-toilette	12	
Reçoit allo-toilette	13	
Fait boxe antennaire sur une femelle qui est immobile (en posture de soumission ou non), qui se déplace ou qui s'auto-toilette, ou alors une autre femelle l'évite ou adopte une posture de soumission à son passage	14	
Reçoit boxe antennaire tout en étant immobile (en posture de soumission ou non), se déplaçant ou s'auto-toilette, ou alors évite une femelle ou adopte une posture de soumission à son passage	15	
Fait boxe antennaire sur une femelle qui épile ou mange un <i>Penicillata</i> ou qui fait de l'hémolymphe larvaire	16	
Mord une autre femelle	17	
Reçoit morsure	18	Etats ou actes dans l'aire de fourrage
Combat entre deux femelles	19	
Immobile dans l'aire de fourrage	22	
Déplacement dans l'aire de fourrage	23	
Chasse dans l'aire de fourrage	24	
Abreuvement dans l'aire de fourrage	25	



3. Résultats

3.1. Le statut reproducteur des femelles : les dissections

La majorité des nids contiennent une seule gamergate (femelles FG1 et FG2), mais un de *Thaumatomyrmex* sp.1 et deux de *T. contumax* en avaient deux (tableau 6-3). Seul un nid n'a pas de jeune femelle qui vient de sortir de son cocon (femelles FC) (tableau 6-3).

Tableau 6-3. Statut reproducteur de toutes les femelles dans chaque nid. Les femelles sont nommées par une lettre (ex : R) ou par un ensemble de lettre (ex : SANS) ; le « / » sépare deux femelles ; l' « * » indique qu'il y a des corps jaunes dans les ovarioles de la femelle ; le « ? » indique la possible présence de corps jaunes.

Code du nid	Nombre de femelles dans le nid	Résultats de la dissection des femelles à la fin des observations comportementales					
		Spermathèque : pleine		vide			? ovaires non observés (trop de corps gras) - jeune femelle (FC)
		Ovarioles :	avec ovocytes mats à la base (FG1)	avec ovocytes non mates (FG2)	avec ovocytes mats à la base (F1)	avec ovocytes non mates (F2)	
T. sp1 N35	2		R*				Bc
T. sp1 N72	6		V*			SANS ANT	R / O / A
T. sp1 N74	3		Bc*			A	R
T. sp1 N115	4		Bc* / R*			V	J
T. contumax N43	3		R*	Bc?		V	
T. contumax N47	2		A*				Ca
T. contumax N53	2		Bc*				V
T. contumax N62	6		J* / RV*			V	Bc / Ca / R
T. contumax N64	5		R*			AJ / V	Bc / Ca
T. contumax N67	4		BcR*			O	J / R

3.2. Organisation sociale

3.2.1. *Thaumatomyrmex* sp.1

3.2.1.1. Analyse générale

L'état immobile dans le nid (près du couvain (1), près de l'entrée du nid (2) ou ni l'un ni l'autre (3)) est celui dans lequel les femelles se trouvent le plus fréquemment (72,6±12,7%). Les femelles restent la grande majorité du temps immobile près du couvain (fig. 6-1). Hormis le déplacement dans le nid dont la fréquence est tout juste supérieure à 10%, les autres états ou actes comportementaux ont une fréquence inférieure à cette valeur. Parmi ces états ou actes on trouve notamment ceux liés à l'alimentation (épilation et manipulation d'un *Penicillata* (5) et la consommation d'un *Penicillata* (6)), le soin au couvain (9) et l'auto-



toilette (11). Les interactions sociales ont été peu observées et les allo-toilettes sont plus fréquentes que la boxe antennaire. Aucun acte d'hémolymphe larvaire n'a été observé.

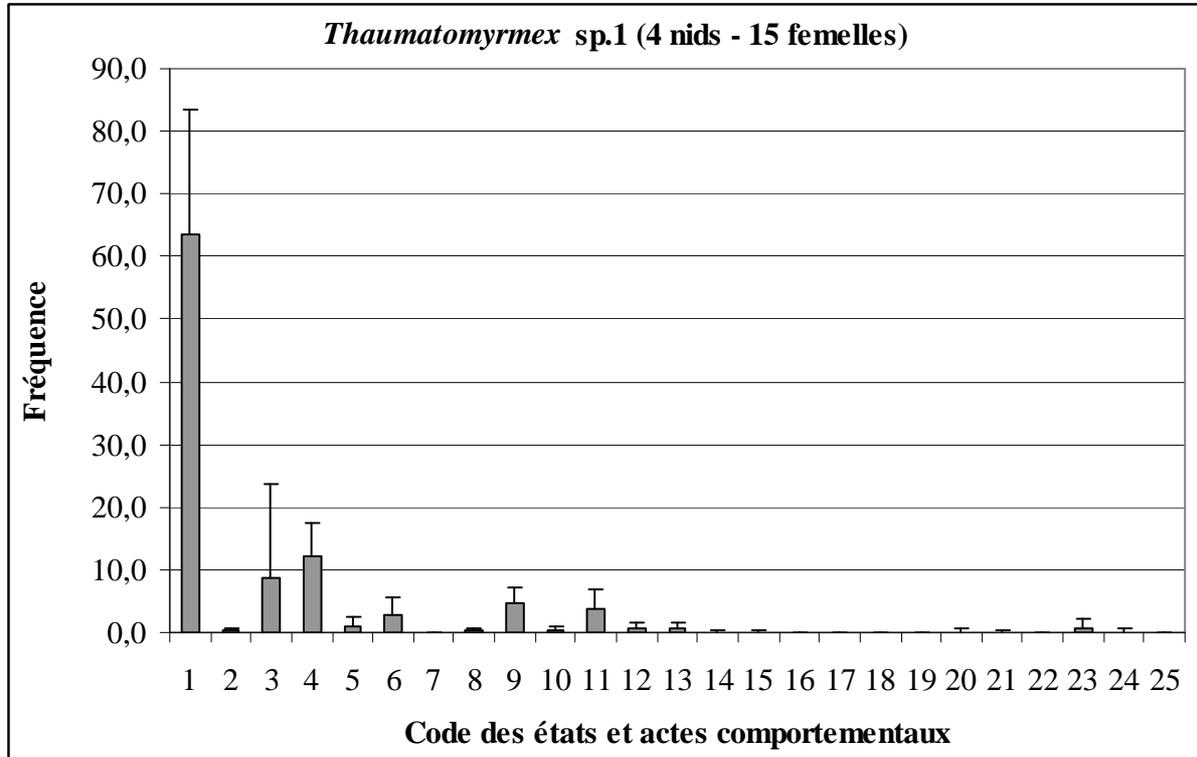


Figure 6-1. Fréquences cumulées des états et des actes comportementaux des 15 femelles des quatre nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 utilisés pour les observations (les états ou actes 7, 16 à 19, 22 et 25 n'ont été réalisés par aucune des femelles).



Légende pour les figures 6-2 à 6-19 et pour les tableaux 6-4 à 6-13 :

- Pour toutes les figures, les femelles sont nommées par une lettre (ex : R) ou par un ensemble de lettre (ex : SANS).
- Pour les AFC (Analyses Factorielles des Correspondances) :

○ Points des femelles FG1 ou FG2 (gamergates) (le code des femelles est dans le tableau 6-3).

▽ Points des femelles FG2 (gamergates).

□ Points des femelles jeunes, tout juste sorties de leur cocon (FC).

△ Points des femelles intermédiaires F2 (elles ne sont ni FG, ni FC).

◁ Points des femelles intermédiaires F3 (elles ne sont ni FG, ni FC).

◇ Points des états et des actes comportementaux, chacun ayant un code numérique (voir tableau 6-2). Lorsque le code numérique d'un état ou d'un acte comportemental n'est pas sur le graphique de l'AFC, cela signifie que les femelles du nid ne l'ont pas réalisé.

- Pour les tableaux des interactions sociales, les chiffres représentent le nombre de boxes antennaires et les chiffres entre parenthèses, le nombre d'allo-toilettes.

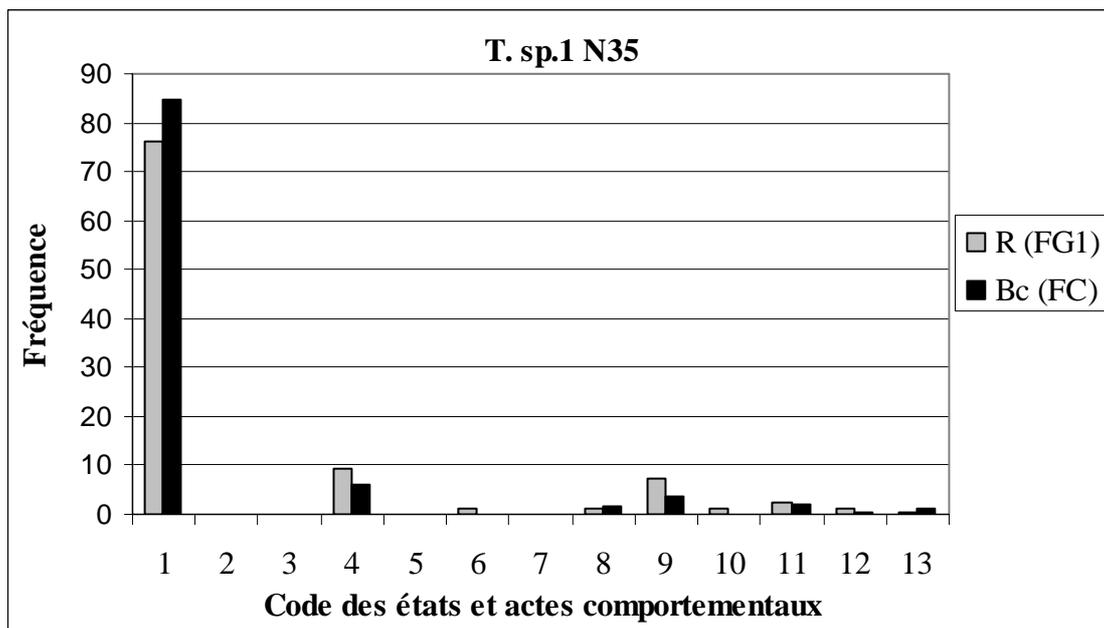


Figure 6-2. Fréquence des états et des actes comportementaux des deux femelles du nid T. sp.1 N35 (les états ou actes 2, 3, 5, 7 et de 14 à 25 n'ont été réalisés par aucune des femelles).

		Donne	
		R	Bc
Reçoit	R		(1)
	Bc	(2)	

Tableau 6-4. Interactions sociales entre les femelles du nid T. sp.1 N35.



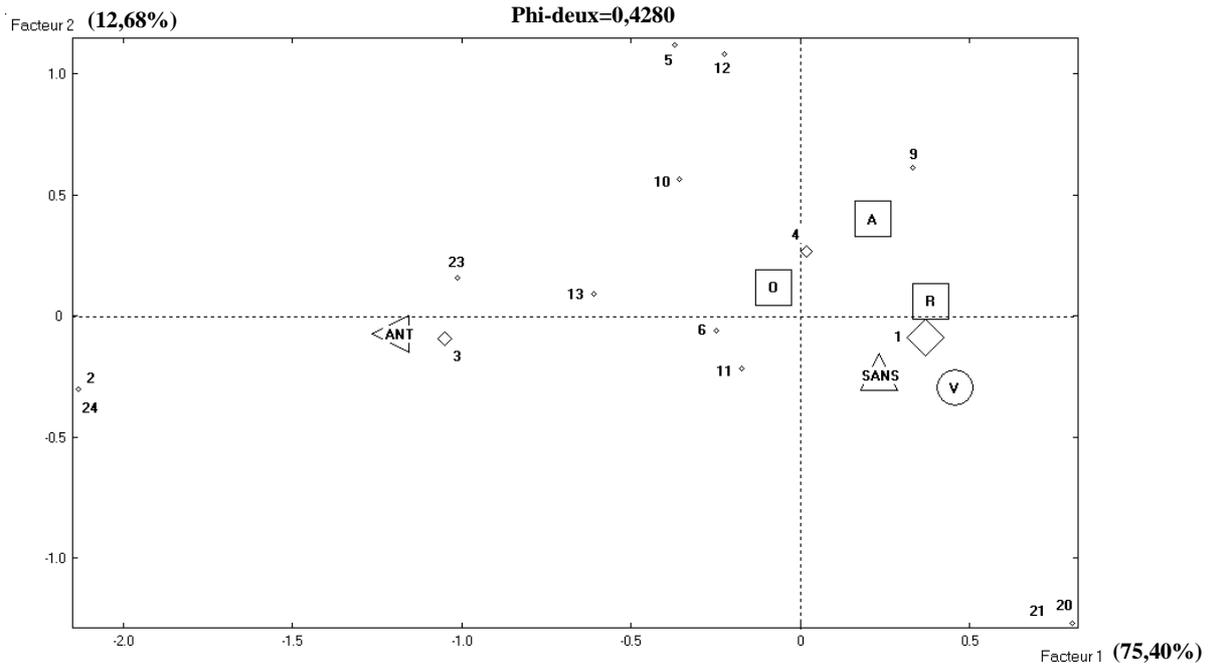


Figure 6-3. Graphique de l'AFC réalisées pour le nid T. sp.1 N72.

Classification hiérarchique directe

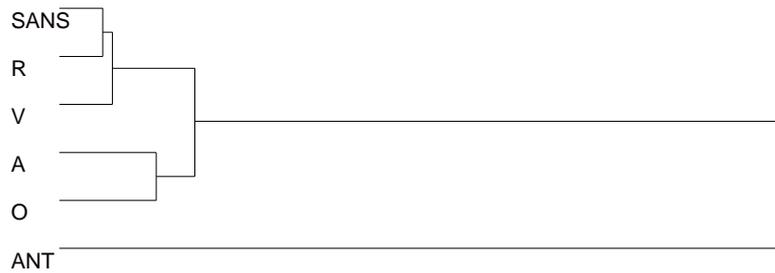


Figure 6-4. Graphique de la CAH (Classification Ascendante Hiérarchique) pour le nid T. sp.1 N72.

		Donne					
		A	O	V	ANT	R	SANS
Reçoit	A						
	O				(1)		
	V						
	ANT	(1)	(1)				
	R	(2)					
	SANS						

Tableau 6-5. Interactions sociales entre les femelles du nid T. sp.1 N72.



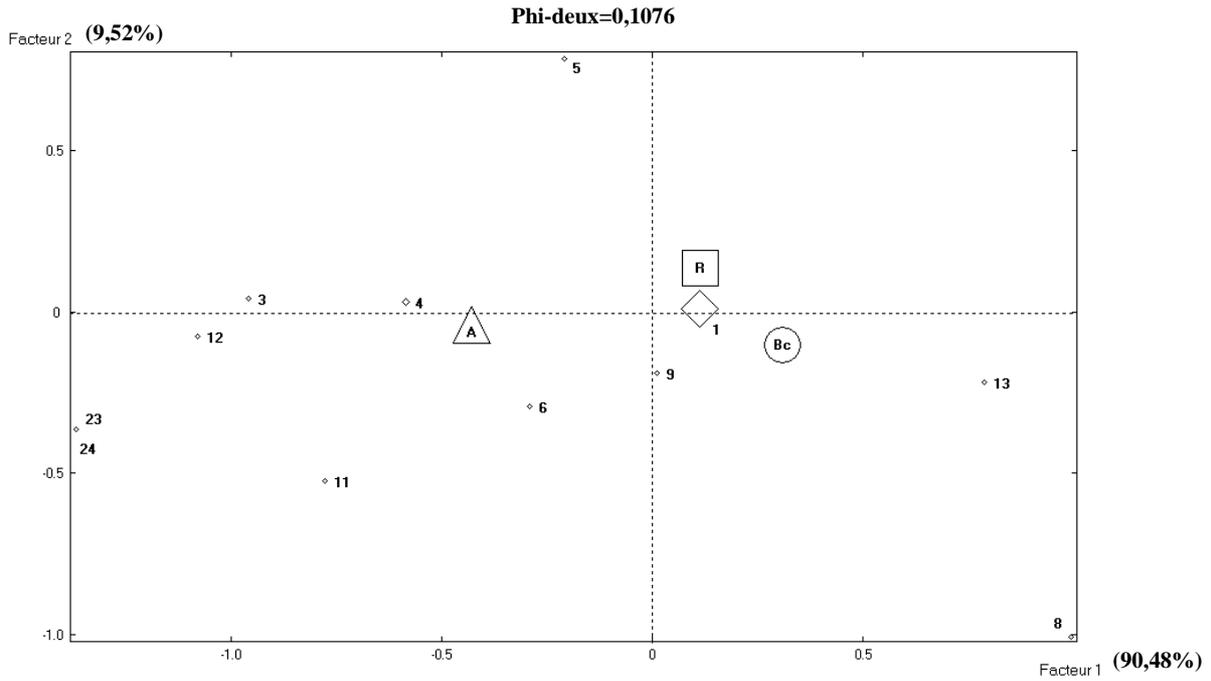


Figure 6-5. Graphique de l'AFC réalisées pour le nid T. sp.1 N74.

Classification hierarchique directe

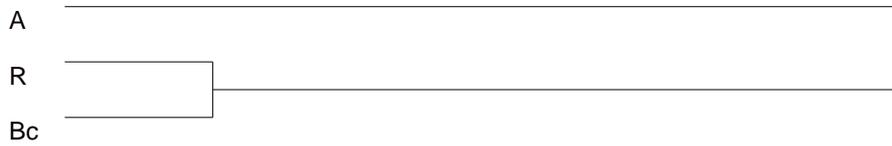


Figure 6-6. Graphique de la CAH pour le nid T. sp.1 N72.

		Donne		
		A	R	Bc
Reçoit	A			
	R	(2)		
	Bc	(3)	(1)	

Tableau 6-6. Interactions sociales entre les femelles du nid T. sp.1 N74.



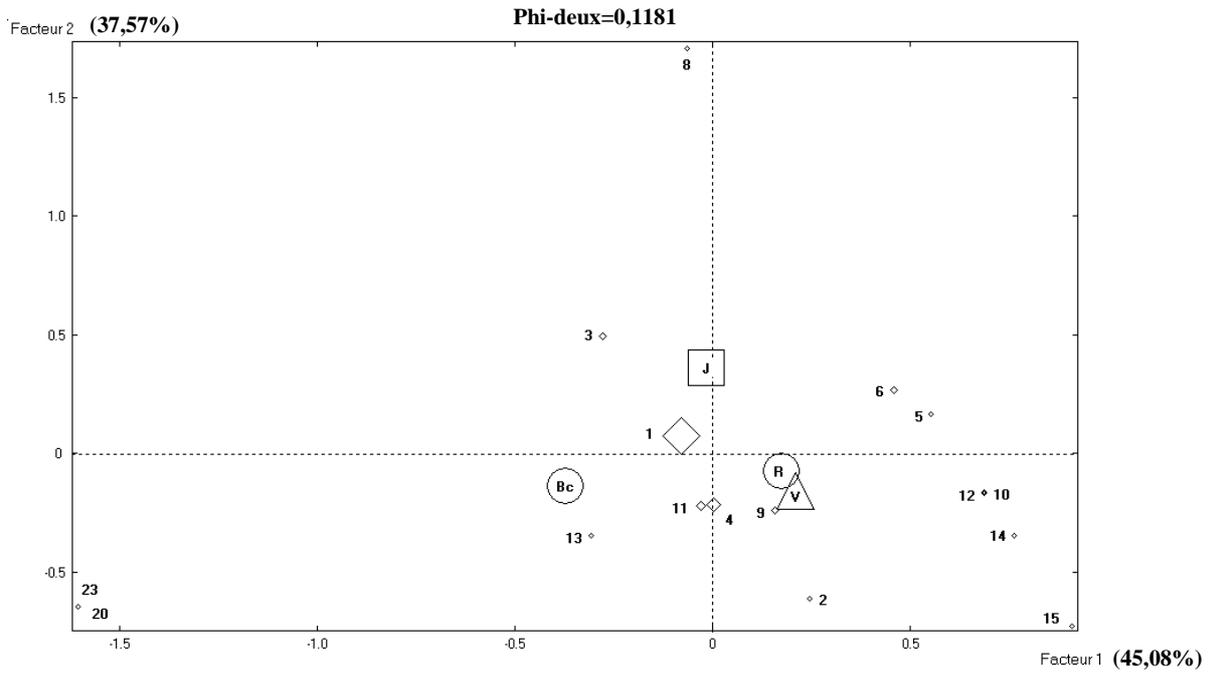


Figure 6-7. Graphique de l'AFC réalisées pour le nid T. sp.1 N115.

Classification hierarchique directe

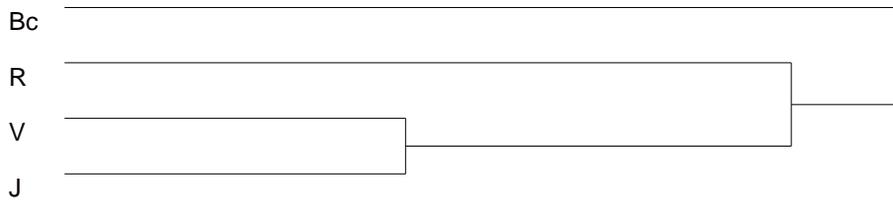


Figure 6-8. Graphique de la CAH pour le nid T. sp.1 N115.

		Donne			
		R	Bc	V	J
Reçoit	R				
	Bc	(1)		(1)	(1)
	V	2 (3)			
	J			(1)	

Tableau 6-7. Interactions sociales entre les femelles du nid T. sp.1 N115.



3.2.1.2. Analyse nid par nid

i. Nid T. sp.1 N35

Ce nid est composé de deux femelles, une gamergate et une jeune (tableau 6-3). Il n'y a pas de différence sensible entre le comportement des deux femelles. Elles sont restées le plus souvent immobiles près du couvain ; la R, la gamergate s'est légèrement plus déplacée dans le nid et s'est aussi légèrement plus occupée du couvain, mais la Bc, la jeune femelle, a aussi réalisé ces activités (fig. 6-2). Aucune femelle n'est sortie du nid. Quant aux interactions sociales, il n'y a eu que quelques allo-toilettes bidirectionnelles (tableau 6-4).

ii. Nid T. sp.1 N72

Ce nid est composé de six femelles dont une gamergate (tableau 6-3). Le facteur 1 de l'AFC (Analyse factorielle des correspondances) explique à lui seul plus de 70% de la variance totale (fig. 6-3). Il correspond à une opposition entre l'immobilité dans le nid auprès du couvain (code de l'acte ou de l'état comportemental : 1) et l'immobilité dans le nid, ni à l'entrée, ni près du couvain (3) et aussi, les états et actes dans l'aire de fourragement (23 et 24) (fig. 6-3). La gamergate JG1 (V), une femelle intermédiaire F2 (R) et une jeune femelle FJ (SANS) sont restées plus souvent immobiles près du couvain que les autres femelles. La femelle intermédiaire F3 (ANT) et une FJ (O) ont été les seules à sortir du nid, mais ANT a été la seule à chasser les Penicillata. Toutes les femelles ont pratiqué un certain soin au couvain. La CAH (Classification Ascendante Hiérarchique) place ANT à part des autres femelles, qui forment deux groupes mais assez proches, parce qu'elle est moins restée immobile près du couvain et a fourragé (fig. 6-4). Les interactions sociales ont été peu fréquentes, il n'y a eu que des allo-toilettes (tableau 6-5) et il est difficile d'en tirer une quelconque information.

iii. Nid T. sp.1 N74

Ce nid est composé de trois femelles dont une gamergate (tableau 6-3). Le facteur 1 de l'AFC explique à lui seul plus de 90% de la variance totale. Il correspond à une opposition entre l'immobilité dans le nid auprès du couvain (1) et l'immobilité dans le nid, ni à l'entrée, ni près du couvain (3) et aussi, la mobilité dans le nid (4) (fig. 6-5). L'état 3 et l'acte 4 correspondant au comportement de la femelle intermédiaire A (F2) qui est la seule à être sortie du nid, une fois, pour chasser, et la CAH place donc cette femelle A à part des deux autres (fig. 6-6). La femelle Bc (FG1) et la femelle R (FC) ont sensiblement le même comportement (fig. 6-6). Toutes les femelles ont pratiqué un certain soin au couvain. Les interactions sociales correspondent uniquement à des allo-toilettes, elles sont



unidirectionnelles et elles ont été données le plus souvent par la femelle A sur les deux autres femelles (tableau 6-6).

iv. Nid T. sp.1 N115

Ce nid est composé de 4 femelles dont deux gamergates (tableau 6-3). Le facteur 1 de l'AFC explique moins de 50% de la variance totale (fig. 6-7). Il correspond en fait à une opposition entre certains états et actes réalisés, la ponte (20) et le déplacement dans l'aire de fourrage (23) et non réalisés, l'épilation ou manipulation d'un *Penicillata* (5) et la consommation d'un *Penicillata* (6) par la femelle Bc (FG1) par rapport aux autres femelles, dont l'autre gamergate FG1 (R) (fig. 6-7). Mais ces états et actes sont peu fréquents. La CAH, même si elle place la femelle Bc à l'écart des autres femelles, montre que les quatre femelles divergent peu dans leur comportement, la variance entre les groupes est faible, les deux gamergates ont un profil comportemental très similaire (fig. 6-8). La femelle Bc a pondu au milieu des observations, ce gros œuf mature dans son gastre (voir chapitre 5), ne lui a peut-être pas permis de se nourrir car cela aurait encore plus distendu son gastre. Toutes les femelles ont pratiqué un certain soin au couvain, seule la Bc a été vue deux fois dans l'aire de fourrage, mais elle n'a pas été vue en train de chasser. En ce qui concerne les interactions sociales, elles sont là aussi peu informatives, mais elles sont basées cette fois sur des allo-toilettes, non unidirectionnelles, et de la boxe antennaire, la gamergate R ayant à deux reprises boxé une autre femelle (tableau 6-7).

3.2.1.3. Synthèse des analyses nid par nid

La différence de comportement des femelles dans un nid provient notamment de l'existence d'une opposition entre l'état d'immobilité près du couvain et l'immobilité près de l'entrée du nid ou à un autre endroit éloigné du couvain, et aussi les activités de fourrage, mais dans une moindre mesure. Les sorties dans l'aire de fourrage ont été peu observées, mais il est probable que toutes les femelles ne sortent pas du nid et que toutes ne chassent pas. Les seules femelles à avoir été vues chasser sont deux intermédiaires, une F2 et une F3. Une seule des gamergates a été vue deux fois dans l'aire de fourrage, la femelle Bc du nid T. sp.1 N115 qui contient quatre femelles, mais elle n'a pas été observée en train de chasser. Dans le nid T. sp.1 N115, le seul étudié à avoir deux gamergates, celles-ci ont un comportement très similaire et l'une d'elles a pondu, il n'y a pas eu d'observations d'interactions agonistiques entre elles. Généralement toutes les femelles du nid montrent une certaine attention au couvain, même si le soin au couvain reste un comportement peu fréquent. Quant aux interactions sociales, elles sont peu fréquentes et sont surtout représentées



par des allo-toilettes. Elles n'ont pas permis de déterminer la présence d'une hiérarchie ou de préférences entre les femelles. Dans le nid les femelles ne recherchent pas le contact et elles ont des mouvements de repli lorsqu'elles touchent une autre femelle ou lorsqu'une autre femelle s'approche d'elles.

3.2.2. *Thaumatomyrmex contumax*

3.2.2.1. Analyse générale

L'état immobile dans le nid (1, 2 et 3) est l'état dans lequel les femelles se trouvent le plus fréquemment ($64,2 \pm 14,6\%$). Les femelles restent la grande majorité du temps immobiles près du couvain (fig. 6-9). Aucun autre état ou acte n'a une fréquence supérieure à 10%. La plupart des femelles ont pratiqué un certain type de soin au couvain, et un certain nombre a aussi fait de l'hémolymphe larvaire. Les interactions sociales (12, 14, 16 et 17) ne sont pas très fréquentes, il y a plus de boxe antennaire que d'allo-toilettes, et certaines interactions entre femelles correspondaient à des combats.

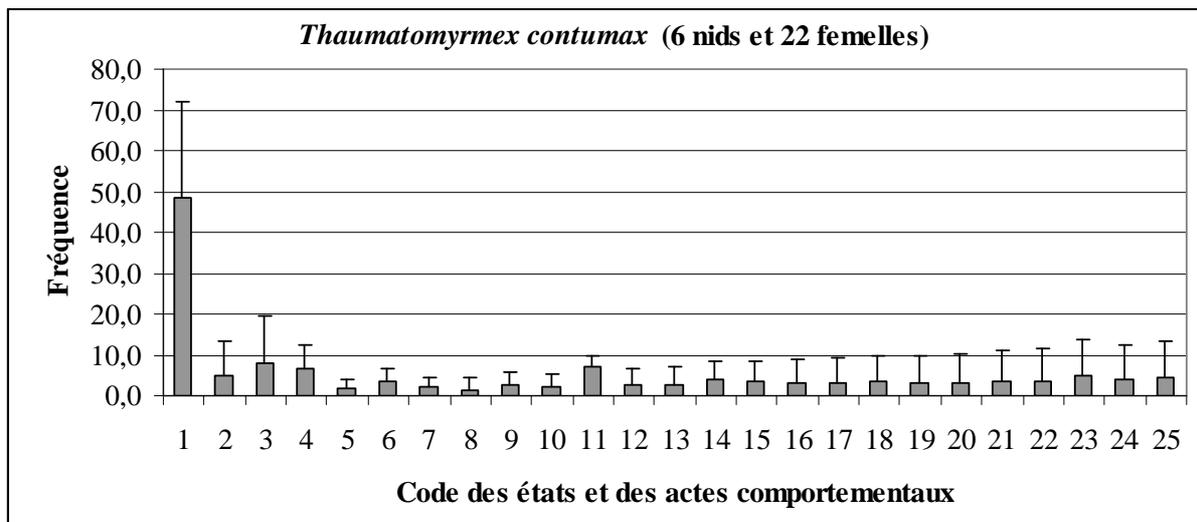


Figure 6-9. Fréquences cumulées des états et des actes comportementaux des 22 femelles des six nids de *Thaumatomyrmex contumax* utilisés pour les observations.



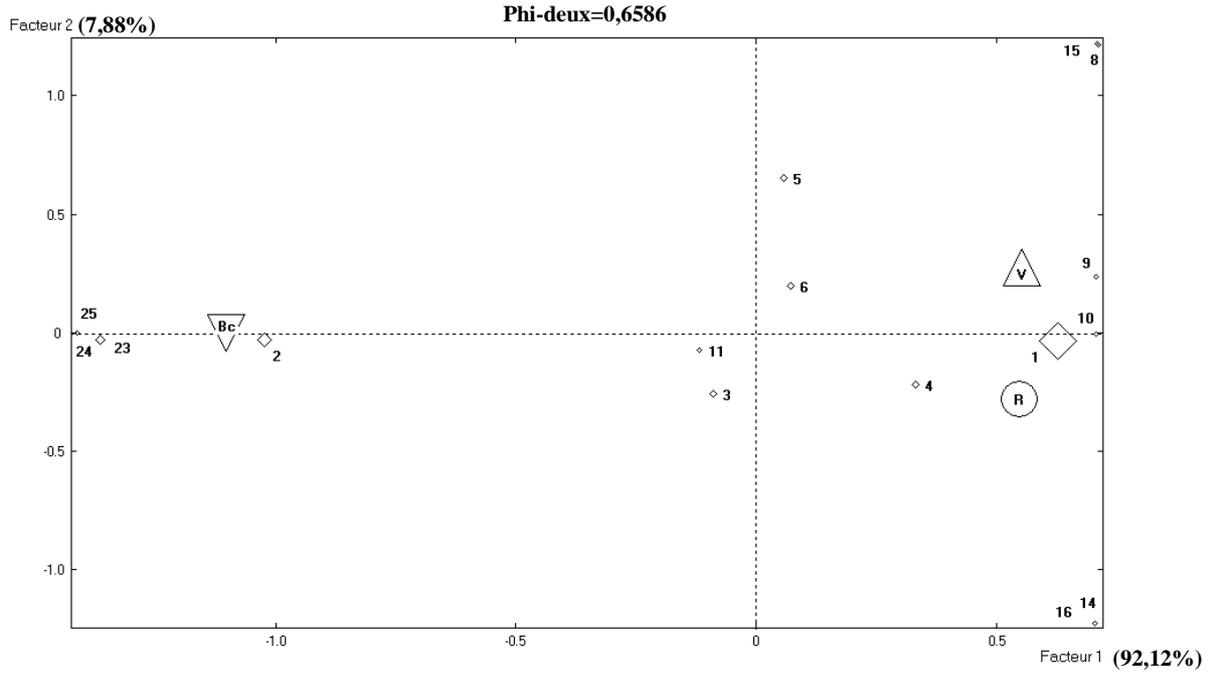


Figure 6-10. Graphique de l'AFC réalisées pour le nid T. contumax N43.

Classification hiérarchique directe

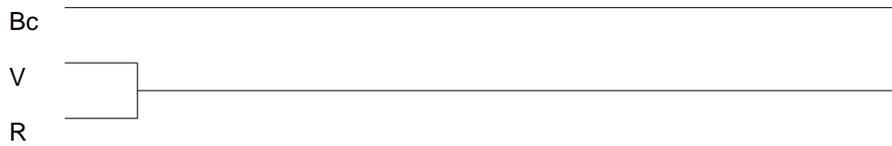


Figure 6-11. Graphique de la CAH pour le nid T. contumax N43.

		Donne		
		R	V	Bc
Reçoit	R			
	V	4		
	Bc			

Tableau 6-8. Interactions sociales entre les femelles du nid T. contumax N43.



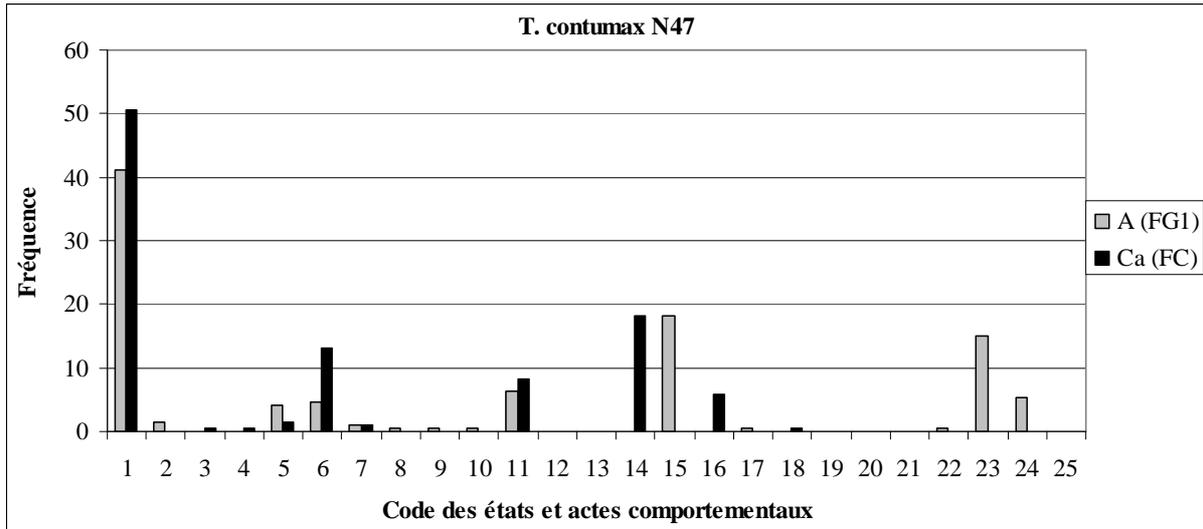


Figure 6-12. Fréquence des états et des actes comportementaux des deux femelles du nid *T. contumax* N47 (les états ou actes 12, 13, 5, 7, 25 et de 19 à 21 n'ont été réalisés par aucune des femelles).

		Donne	
		A	Ca
Reçoit	A		75
	Ca	1a	

Tableau 6-9. Interactions sociales entre les femelles du nid *T. contumax* N47.

		Donne	
		Bc	V
Reçoit	Bc		14
	V		

Tableau 6-10. Interactions sociales entre les femelles du nid *T. contumax* N53.

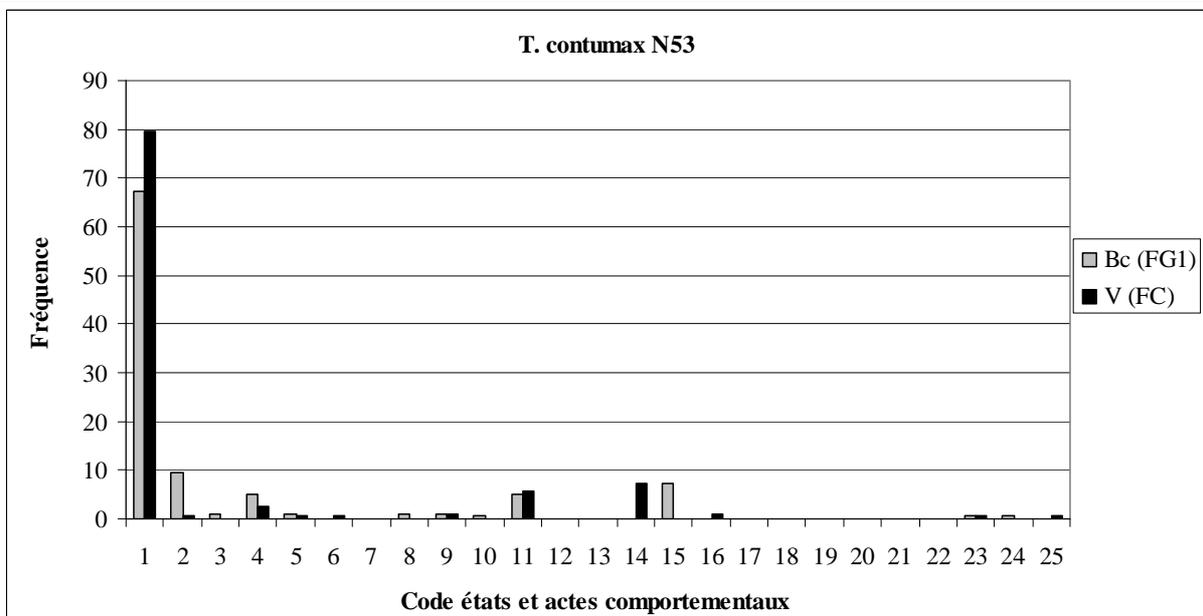


Figure 6-13. Fréquence des états et des actes comportementaux des deux femelles du nid *T. contumax* N53 (les états ou actes 7, 12, 13 et de 17 à 22 n'ont été réalisés par aucune des femelles).



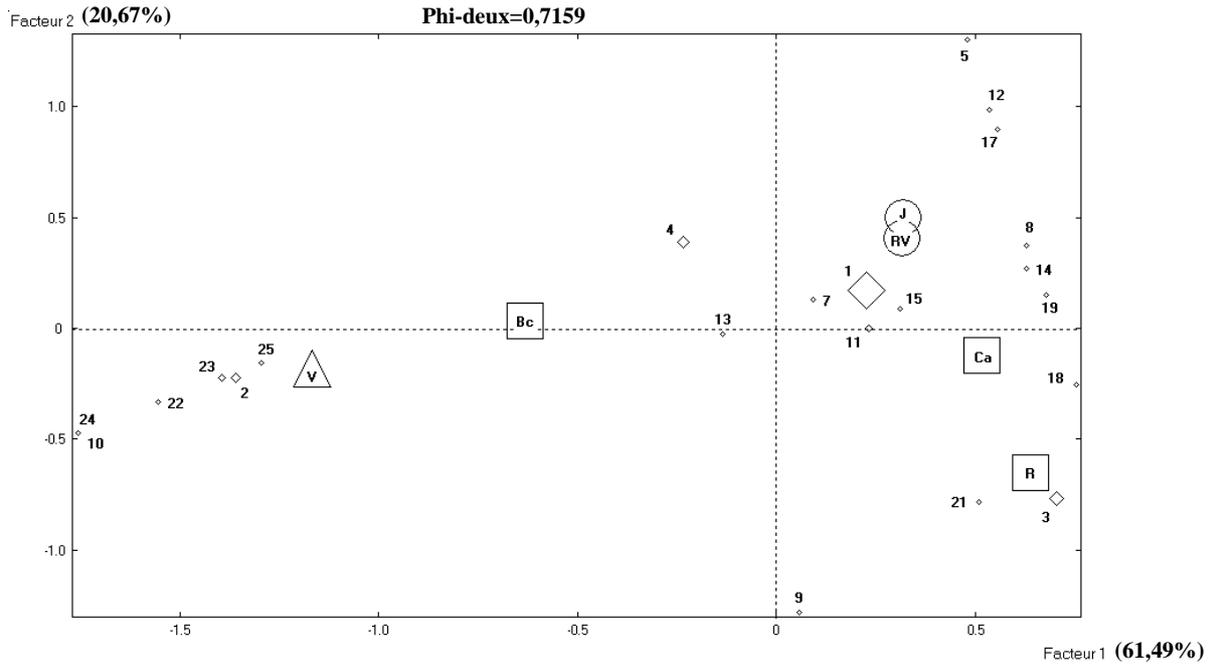


Figure 6-14. Graphique de l'AFC réalisées pour le nid T. contumax N62.

Classification hiérarchique directe

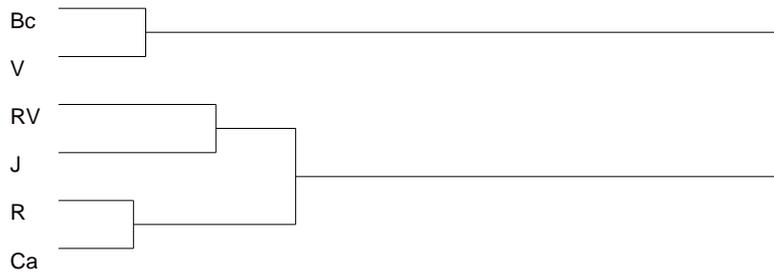


Figure 6-15. Graphique de la CAH pour le nid T. contumax N62.

		Donne					
		RV	J	Ca	R	V	Bc
Reçoit	RV		1b (1)	1e			
	J	5a (1)		4f (1)	6g		
	Ca	1	9c (3)				
	R	2	6d				
	V	1	1 (3)				
	Bc	1	(1)				

- a) dont 2 fois posture de soumission de J face à RV et 1 évitement de J face à RV
- b) la J teste la RV
- c) dont 1 combat et les 8 autres actes correspondent à des morsures avec boîte antennaire
- d) dont 1 combat et 1 posture de soumission de R face à J
- e) la Ca teste la RV
- f) dont 1 combat et les 3 autres actes correspondent à des morsures avec boîte antennaire
- g) dont 2 combats

Tableau 6-11. Interactions sociales entre les femelles du nid T. contumax N62.



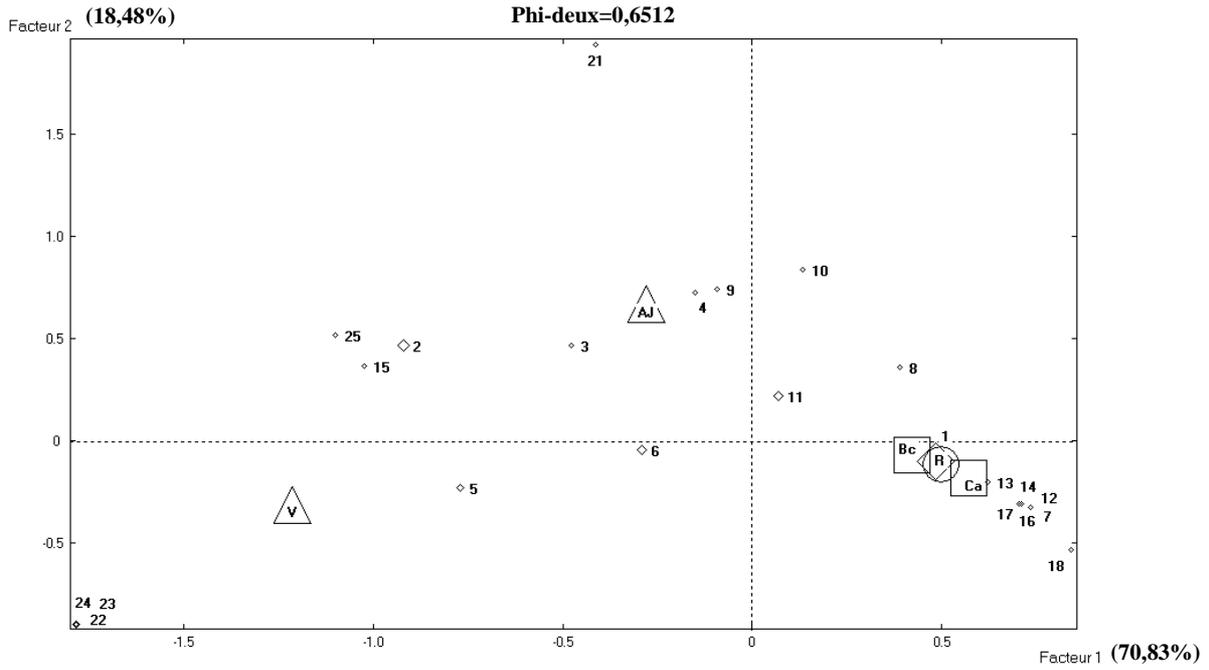


Figure 6-16. Graphique de l'AFC réalisées pour le nid T. contumax N64.

Classification hierarchique directe

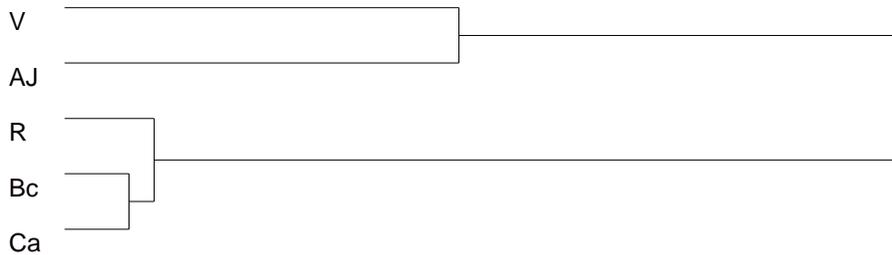


Figure 6-17. Graphique de la CAH pour le nid T. contumax N64.

		Donne				
		R	Ca	Bc	AJ	V
Reçoit	R					
	Ca	5a				
	Bc	(1)	5			
	AJ	5	4	10		
	V	5	1	3		

a- que des morsures accompagnées de boxe antennaire

Tableau 6-12. Interactions sociales entre les femelles du nid T. contumax N64.



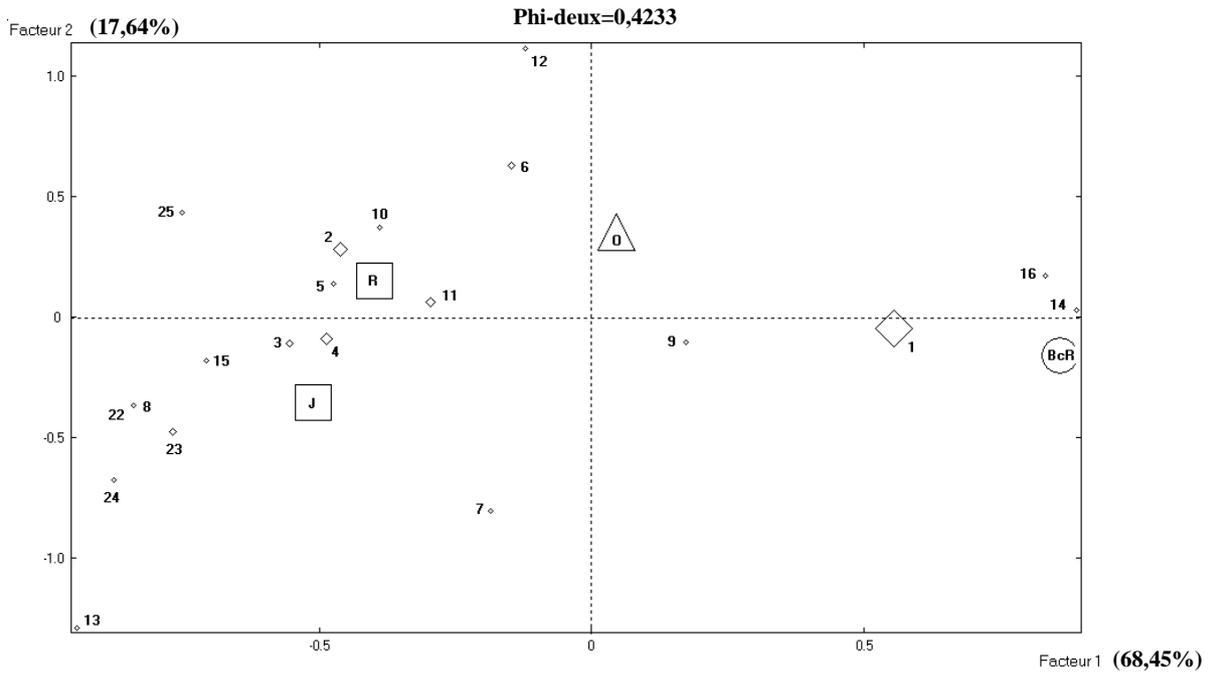


Figure 6-18. Graphique de l'AFC réalisées pour le nid T. contumax N67.

Classification hiérarchique directe

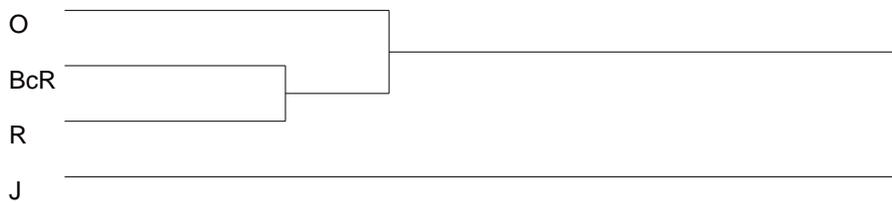


Figure 6-19. Graphique de la CAH pour le nid T. contumax N67.

		Donne			
		BcR	O	R	J
Reçoit	BcR				
	O	1			
	R	2	1		
	J	11	5 (4)	4 (1)	

Tableau 6-13. Interactions sociales entre les femelles du nid T. contumax N67.



3.2.2.2. Analyse nid par nid

i. Nid *T. contumax* N43

Ce nid est composé de trois femelles dont deux gamergates (tableau 6-3), la présence de corps jaunes (qui indique normalement que des œufs ont été pondus) n'a toutefois pas pu être déterminée chez la femelle Bc. Le facteur 1 de l'AFC explique à lui seul plus de 90% de la variance totale (fig. 6-10). Il correspond à l'opposition entre l'immobilité dans le nid auprès du couvain (1) et l'immobilité dans le nid, ni à l'entrée, ni près du couvain (3) et aussi, les états et actes dans l'aire de fourragement (23, 24 et 25) qui ont été réalisés principalement par la femelle Bc (FG2) (fig. 6-10). L'écart de similarité entre la Bc et les deux autres femelles est d'ailleurs important dans la CAH. (fig. 6-11). La Bc n'a pas pratiqué de soin au couvain, mais les deux autres femelles n'ont pas été vues fréquemment dans cette activité. La gamergate R est sortie une fois du nid, mais juste tout près de l'entrée. Cette femelle a par quatre fois fait de la boxe antennaire sur la femelle intermédiaire V, ce sont les seules interactions sociales observées (tableau 6-8). La R domine probablement la V.

ii. Nid *T. contumax* N47

Ce nid est composé de deux femelles, une gamergate A (FG1) et une jeune femelle Ca (JC) qui a émergé de son cocon un jour avant le début des observations comportementales (tableau 6-3). Les deux femelles passent la plupart de leur temps immobiles près du couvain, Ca un peu plus que A. La A a été la seule à sortir du nid et à chasser et elle a aussi épilé les *Penicillata* plus souvent que Ca, mais c'est cette dernière qui a été vue s'alimentant le plus souvent (fig. 6-12). Le couvain n'a quasiment pas été vu recevant de soin par contre, par deux fois, chacune des femelles a pratiqué l'hémolymphe larvaire (7) (fig. 6-12). Les interactions sociales agressives sont presque unidirectionnelles, plus de 13% des actes de la femelle Ca sont de la boxe antennaire sur la femelle A, qui n'a mordu qu'une fois cette première (tableau 6-9).

iii. Nid *T. contumax* N53

Ce nid est composé de deux femelles, une gamergate Bc (FG1) et une jeune femelle V (JC) qui était déjà présente dans le nid au moment de la récolte (tableau 6-3). Les deux femelles passent la plupart de leur temps immobiles près du couvain, V un peu plus que Bc qui elle s'est plus déplacée dans le nid (4) et est restée aussi plus souvent immobile dans le nid près de l'entrée (2) (fig. 6-13). Les deux femelles ont été vues une fois se déplaçant dans le monde extérieur (23), mais la seconde fois, la femelle Bc chassait (24) alors que la V s'abreuvait au coton imbibé d'eau (25) (fig. 6-13). Elles ont toutes les deux peu soigné le



couvain (fig. 6-13). Les interactions sociales agonistiques sont toutes unidirectionnelles, plus de 7% des actes de la femelle V sont de la boxe antennaire sur la femelle Bc dont aucune action agressive contre la V n'a été observée (tableau 6-10).

iv. Nid T. contumax N62

Ce nid est composé de six femelles dont deux gamergates (tableau 6-3). Le facteur 1 de l'AFC représente un peu plus de 61% de la variance totale (fig. 6-14). Il correspond à l'opposition entre l'immobilité dans le nid près du couvain ou non (1 et 3) et l'immobilité dans le nid à l'entrée (2) et aussi, les états et les actes dans l'aire de fourragement (22, 23, 24 et 25) qui ont été réalisés essentiellement par les femelles Bc (FC) et V (F2) (fig. 6-12). Le facteur 2 représente un peu plus de 20% et correspond à l'opposition entre l'immobilité dans le nid mais ni près du couvain, ni de l'entrée (3), état plus souvent observé chez les femelles R (FC) et Ca (FC), et la mobilité dans le nid (4), les autres femelles s'étant déplacées dans le nid plus fréquemment que ces deux premières (fig. 6-14). La CAH a d'ailleurs permis de séparer les femelles en trois groupes comportementaux : Bc et V, une FC et une F2 ; RV et J, deux gamergates FG1 ; et R et Ca, deux FC ; avec une plus grande similarité entre les deux derniers groupes (fig. 6-15). Les femelles n'ont pratiquement pas pris soin du couvain, par contre elles ont été observées fréquemment pratiquant l'hémolymphe larvaire (7). Seule la femelle V a été vue en train de chasser (1 fois). L'épilation de *Penicillata* et les activités domestiques n'ont quasiment pas été observées. Les interactions sociales agressives ne sont pas unidirectionnelles et ont consisté en de la boxe antennaire et des morsures, un certain nombre d'allo-toilettes ont aussi été observées, la gamergate J est la femelle qui en a le plus donné (tableau 6-11). Certaines femelles semblaient tester une femelle qui les domine, elles la boxaient rapidement avant de se retirer promptement. Des combats entre femelles ont aussi eu lieu, avec notamment des morsures, entraînant souvent le blocage d'une antenne de l'adversaire entre les mandibules, souvent accompagnées de boxe antennaire (tableau 6-11). Une femelle pouvait avoir l'ascendant à un moment, puis les rôles s'inversaient. Lors des observations effectuées, il en a résulté que la gamergate RV était la dominante incontestée du nid, la gamergate J est la deuxième dans la hiérarchie mais les jeunes femelles Ca et R l'ont poussée à se battre, sans pour autant réussir à la dominer. Ca et R n'ont pas interagi (tableau 6-11). Quant à V et Bc, elles ont peu participé aux interactions sociales, et uniquement en tant que receveuses (tableau 6-11).



v. Nid T. contumax N64

Ce nid est composé de cinq femelles dont une gamergate (tableau 6-3). Le facteur 1 de l'AFC explique à lui seul plus de 70% de la variance totale (fig. 6-16). Il correspond à une opposition entre l'immobilité dans le nid auprès du couvain (code de l'acte ou de l'état comportemental : 1) et l'immobilité près de l'entrée du nid (2) et aussi, les états et actes dans l'aire de fourragement (23 et 24) que les femelles V (uniquement pour l'état 2) et AJ ont plus réalisés que les autres (fig. 6-16). Seule la femelle V est sortie du nid et a chassé des *Penicillata* dans l'aire de fourragement, elle a aussi été observée plus souvent que les autres en train d'épiler un *Penicillata*. La CAH sépare les femelles en deux groupes comportementaux : V et Bc, une F2 et une FC ; et R, Bc et Ca, la gamergate FG1 accompagnée de deux jeunes femelles FC, avec une plus grande similarité entre ces deux dernières (fig. 6-17). Toutes les femelles ont pratiqué un certain soin au couvain, mais à une faible fréquence, et AJ, plus que les autres. La gamergate R a été la seule à pratiquer l'hémolymphe larvaire. Quant aux interactions sociales, elles sont exclusivement basées sur des boxes antennaires qui sont unidirectionnelles. Elles montrent que la gamergate R est la femelle dominante, suivie de Bc, puis de Ca, les deux autres femelles n'ont fait que recevoir (tableau 6-12). La gamergate a mordu à plusieurs reprises une jeune femelle.

vi. Nid T. contumax N67

Ce nid est composé de 4 femelles dont une gamergate (tableau 6-3). Le facteur 1 de l'AFC explique presque 70% de la variance totale (fig. 6-18). Il correspond à une opposition entre l'immobilité dans le nid auprès du couvain (1) et l'immobilité près de l'entrée du nid (2) et aussi, les états et actes dans l'aire de fourragement (23 et 24) (fig. 6-16). La gamergate BcR est restée beaucoup plus fréquemment immobile près du couvain (1) que les autres femelles qui sont restées immobiles près du couvain (1) mais aussi près de l'entrée (2) et ni près du couvain, ni près de l'entrée (3), et qui se sont aussi plus déplacées dans le nid. Les jeunes femelles R et J (FC) ont été les seules à sortir du nid et ont été observées en train de chasser. Toutes les femelles ont pratiqué un certain soin au couvain et toutes ont aussi fait de l'hémolymphe larvaire, notamment la gamergate BcR et surtout la jeune femelle J (FC). La BcR a été l'unique femelle à ne pas avoir été observée accomplissant une activité domestique. La CAH sépare les femelles en deux, la J a un comportement moins similaire aux trois autres, et ce sont curieusement la BcR et la R qui ont le profil comportemental le plus proche (fig. 6-19), alors qu'aux vues des données brutes la J et la R paraissent former un groupe au comportement différent des deux autres femelles. Quant aux interactions sociales, elles sont



unidirectionnelles en ce qui concerne la boîte antennaire, les allo-toilettes sont bien moins fréquentes. Elles montrent que c'est la gamergate BcR qui est la femelle dominante, suivie de la femelle intermédiaire O (F2), puis de la jeune femelle R (JC) et enfin de J, la seconde jeune femelle (tableau 6-13).

3.2.2.3. Synthèse des analyses nid par nid

Le premier facteur de l'AFC correspond le plus souvent à une opposition entre l'immobilité dans le nid auprès du couvain (1) et l'immobilité près de l'entrée du nid (2) et aussi, les états et actes dans l'aire de fourragement (23 et 24). Cela vient du fait que ce sont les états ou actes parmi les plus fréquents, notamment les deux premiers, et pour les derniers, une ou deux femelles par nid sont spécialisées dans les tâches accomplies dans l'aire de fourragement. Celles qui ne réalisent pas ces tâches, ont été observées exclusivement à l'intérieur du nid, le plus souvent près du couvain. Généralement la majorité des femelles d'un nid, qu'elles soient gamergate (FG1 ou FG2), intermédiaire (F2 ou F3) ou jeune (FC), ont pratiqué un type de soin au couvain, mais ce n'est pas une activité fréquente. Il en est de même pour l'hémolymphagie larvaire. Ces deux activités ne semblent donc pas réservées à un type de femelle. Dans les deux nids avec une gamergate et une jeune femelle FC, seule la gamergate est sortie fréquemment du nid pour fourrager et chasser les Penicillata, et dans ces nids, la femelle FC domine la gamergate en la boxant fréquemment avec ses antennes. Dans les nids avec plus de deux femelles, la ou les gamergates n'ont quasiment jamais été vues en dehors du nid, et aucune n'a chassé de Penicillata, sauf pour le nid T. contumax N43, dont la femelle Bc, qui a la spermathèque pleine et des ovaires en développement, mais dont la présence ou l'absence de corps jaunes n'a pas pu être déterminée avec exactitude, et qui a dans le doute été considérée comme une gamergate, a pratiqué l'essentiel des activités de fourragement du nid. Les ovaires de cette femelle étaient peut-être en phase dégénérescence. Les deux gamergates de ce nid n'ont pas un profil comportemental très similaire, contrairement aux deux gamergates du nid T. contumax N62. Dans certains nid (avec plus de deux femelles) c'est la femelle intermédiaire (F2 ou F3) qui fourrage et chasse, dans d'autres c'est une jeune femelle (FC), voire les deux types de femelles, mais à chaque fois ce sont les femelles subordonnées qui font ces activités. Et dans ces nids avec plus de deux femelles, c'est toujours une gamergate qui est la femelle dominante. Les interactions sociales agonistiques correspondent à des boîtes antennaires qui sont le plus souvent unidirectionnelles, déterminant ainsi une hiérarchie linéaire. La femelle dominante semble avoir tendance à mordre les jeunes femelles (FC). Mais dans le nid les femelles ne



recherchent généralement pas le contact avec les autres et elles ont des mouvements de repli lorsqu'elles touchent une autre femelle ou lorsqu'une autre femelle s'approche d'elles.

4. Discussion

Les femelles de *Thaumatomyrmex* sont dès l'émergence physiologiquement assez matures, pour avoir le répertoire comportemental totipotent de la fondation indépendante d'un nid par une femelle, et être donc capables d'accomplir des tâches réalisées notamment par les femelles d'hyménoptères subsociaux pour élever leur progéniture comme l'aménagement du nid, l'approvisionnement en nourriture et les autres soins apportés aux immatures. Seuls leurs ovaires ne sont pas matures et ont besoin d'un certain temps, sans doute dépendant de l'ingestion d'une grande quantité de nourriture, avant de l'être.

4.1. Comportements particuliers

L'immobilité dans le nid est l'état le plus fréquent dans lequel se trouvent les femelles. Il représente environ 2/3 des observations chez *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax*. C'est l'un des taux les plus élevés parmi les espèces de ponéromorphes (*sensu* Bolton 2003) (voir Jaisson et al. 1992 ; Peixoto et al. 2008). Les femelles qui ne vont pas fourrager, notamment les gamergates et les femelles dominantes sont les plus observées dans cet état.

Chez *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* il y a une ou deux fourrageuses par nid, ce qui représente entre 25 et 50% des femelles, cela correspond à ce que l'on peut trouver chez une espèce comme *Amblyopone silvestrii* Wheeler (Amblyoponinae) dont les colonies ont entre 30 et 40% d'ouvrières fourrageuses (Masuko 1987). L'approvisionnement du nid en nourriture doit donc être suffisant avec ce nombre de fourrageuses. Mais ce nombre presque constant d'une seule femelle fourrageuse par nid explique surtout pourquoi chez *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax*, les nids avec le plus de femelles produisent moins ou autant d'immatures que les nids avec moins de femelles (voir chapitre 5).

L'hémolymphe larvaire est un comportement particulier observé chez *T. contumax* lors des observations comportementales de cette étude, mais il est aussi présent chez *Thaumatomyrmex* sp.1 et chez *Thaumatomyrmex mutilatus* Mayr. C'est un comportement connu chez une vingtaine d'espèces de treize genres (avec le genre *Thaumatomyrmex* Mayr) de six sous-familles et c'est le deuxième cas recensé chez les Ponerinae (voir Lacau et al. 2007). Les femelles de *Thaumatomyrmex* pratiquent l'hémolymphe larvaire par percement du tégument, les larves n'ont pas d'organe spécialisé dans la sécrétion d'hémolymphe comme



chez certaines espèces (voir Lacau et al. 2007). La femelle mord avec le bout pointu des dents apicales des mandibules les bourrelets abdominaux latéraux de la larve qui est généralement à l'un des derniers stades de son développement. Lorsque le tégument est percé, la femelle, les mandibules fermées, commence à lécher l'hémolymphe qui en sort avec ses pièces buccales inférieures, cela peut durer plusieurs minutes. La larve est manipulée avec les pattes prothoraciques et la femelle localise le trou par lequel suinte l'hémolymphe grâce à ses antennes. Le trou fait dans le tégument cicatrise et une tache marron apparaît là où la dent mandibulaire a percé le tégument (fig. 6-21). Une larve turgescente, bien gonflée dont une femelle suce l'hémolymphe, se flétrit peu à peu et les bourrelets latéraux sont plus remarquables (fig. 6-21). Ce type de cannibalisme n'est pas destructeur, la larve y survit parfaitement (voir Lacau et al. 2007). Mais lorsque plusieurs femelles se relayent sur une même larve, celle-ci peut succomber à ce traitement. L'hémolymphe larvaire ne semble pas réservée à un type de femelle, les gamergates (FG1) ou les jeunes femelles (FC) l'ont ainsi pratiquée, alors que c'est un comportement réalisé presque exclusivement par les femelles reproductrices chez les autres espèces (voir Lacau et al. 2007). Chez les *Thaumatomyrmex*, ce comportement ne semble pas être impliqué dans un type de régulation de la reproduction, l'acquisition de ce type de ressource trophique, dont la composition reste à déterminer, pourrait pourtant permettre à une femelle d'assurer un meilleur développement de ses ovaires. Il peut être réalisé alors que des *Penicillata* sont dans le nid. L'hémolymphe larvaire s'additionne aux autres interactions trophiques entre les adultes et les larves, ces dernières peuvent excréter par la fente anale une gouttelette qu'elles ramènent au milieu de leur abdomen avec leur tête et leur cou, cette gouttelette sera bue par une femelle. Elle peut aussi régurgiter une gouttelette par la bouche après sollicitation d'une femelle ou après y avoir été forcée. Ces comportements ont été décrits chez d'autres fourmis (voir Le Masne 1953 ; Hölldobler & Wilson 1990). La signification évolutive de l'hémolymphe larvaire chez les fourmis est mal comprises (voir Lacau et al. 2007), chez les *Thaumatomyrmex* ce comportement aurait pu évoluer en compensation de l'incapacité des larves à excréter ou à régurgiter des gouttelettes à tout moment. Par deux fois, des femelles de *Thaumatomyrmex* sp.1 qui avaient été isolées de leur nid pendant 24h dans un milieu peut-être trop sec, ont pratiqué l'hémolymphe larvaire dès leur réintroduction dans le nid. Ces femelles étaient peut-être à la recherche d'une source de liquide pour se réhydrater ou alors d'énergie après avoir passé 24h privées de nourriture. La signification évolutive de l'hémolymphe larvaire chez les *Thaumatomyrmex* reste à déterminer. On peut toutefois avancer l'hypothèse qu'avec les gouttelettes excrétées ou



régurgitées par les larves, ce comportement règle les interactions entre les femelles adultes et les larves, notamment pour que les premières ne pratique pas un cannibalisme fatal sur les secondes.



Figure 6-20. Femelle de *Thaumatomyrmex contumax* pratiquant l'hémolymphe sur une larve.

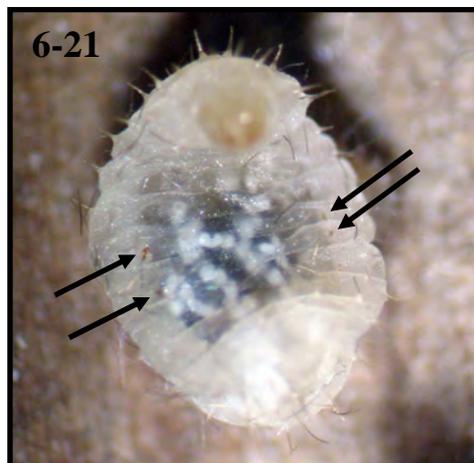


Figure 6-21. Larve de *Thaumatomyrmex contumax* après avoir subi plusieurs actes d'hémolymphe, les flèches indiquent les endroits où le tégument a été percé.

A l'approche d'une femelle dominante, avant tout contact, une femelle peut adopter une posture de soumission ou s'éloigner, cela suggère que la femelle dominante porte un signal chimique particulier perçu par la femelle subordonnée qui agit en conséquence. Chez les fourmis la communication chimique est prépondérante et les hydrocarbures cuticulaires jouent un rôle dans l'identification des individus, notamment leur statut hiérarchique et/ou reproducteur (voir Monnin 2006 ; Peeters & Liebig 2009). Chez de nombreuses espèces de fourmis à gamergates, les femelles dominantes, qui sont le plus souvent celles qui se reproduisent, ici les gamergates, ont un profil chimique particulier lié à leur statut qui les distingue des autres femelles de la colonie (voir Peeters & Liebig 2009). Il doit en être de même chez les femelles de *Thaumatomyrmex* qui ont aussi certainement la capacité de reconnaître individuellement les femelles du même nid qui est avantageuse pour le bon développement des nids contenant peu de femelles formant une hiérarchie de dominance (voir D'Ettorre & Heinze 2005 ; Dreier et al. 2007 ; D'Ettorre 2008 ; voir aussi Halpin 1980).

4.2. Régulation de la reproduction et division du travail

4.2.1. *Thaumatomyrmex contumax*

Chez *T. contumax*, une jeune femelle qui émerge dans un nid avec une seule autre femelle, la gamergate, laisse à cette dernière l'activité d'approvisionnement en nourriture et la domine par de la boxe antennaire. Cependant, lorsqu'il y a plus de deux femelles dans le nid,



une hiérarchie de dominance linéaire se met en place et la ou les gamergates sont les femelles dominantes. La dominance de la jeune femelle, dans une colonie à deux, n'est donc peut-être qu'éphémère. Seule la boxe antennaire, et dans une moindre mesure, les morsures, permettent de déterminer le rang hiérarchique des femelles, alors que chez deux autres espèces de Ponerinae mais de la tribu Ponerini, *Dinoponera quadriceps* Kempf et *Streblognathus peetersi* Robertson, six types et quatre types de comportements agonistiques ont été caractérisés (Monnin & Peeters 1999 ; Cuvillier-Hot et al. 2004). Dans les colonies avec plus de deux femelles, la hiérarchie basée sur des interactions agonistiques entre femelles, détermine la division du travail en relation à l'approvisionnement du nid en proies, mais pas en ce qui concerne les comportements dans le nid comme le soin au couvain ou l'activité domestique qui sont généralement réalisés par toutes les femelles. On retrouve cette organisation chez certaines espèces à gamergates des genres *Pachycondyla* et *Dinoponera* dont les femelles qui dominent la hiérarchie de dominance, dont la gamergate, ne sont pas impliquées dans les tâches liées au fourragement, elles restent le plus souvent inactives près du couvain ou s'occupent de lui (Ito & Higashi 1991 ; Ito 1993a ; Monnin & Peeters 1999). Le fourragement est une activité à risque parce qu'elle expose l'individu aux prédateurs et aux parasites et c'est pourquoi les femelles reproductrices évitent d'avoir à sortir du nid. Seule la gamergate qui fonde seule son nid doit pratiquer cette activité pour nourrir sa progéniture, elle arrêtera sans doute de sortir du nid lorsqu'elle dominera la ou les femelles qui auront émergé dans son nid puisque ce sont les femelles dominées qui accomplissent cette tâche. C'est donc la place dans la hiérarchie qui pousse une femelle à fourrager et cela ne dépend pas de son âge puisque de toute façon, à son émergence elle est totipotente et capable de chasser les Penicillata. Il semble cependant que les jeunes femelles s'insèrent dans le haut de la hiérarchie (nids *T. contumax* N62 et N64) comme chez diverses espèces de Ponerinae des genres *Pachycondyla* F. Smith et *Dinoponera* Roger (Ponerini) qui se reproduisent aussi exclusivement par des gamergates (voir Monnin & Peeters 1999 ; Tsuji & Tsuji 2005). Elles relèguent les femelles plus vieilles (celles qui ne sont pas des gamergates) dans le bas de la hiérarchie ou les en excluent même, celles-ci, dominées, devront alors peut-être accomplir les activités de fourragement si elles ne dominent aucune autre femelle. Une gamergate avec des ovaires sans ovocytes mats qui paraissaient en voie de dégénérescence, était la fourrageuse du nid (nid *T. contumax* N43). Arrivée à la fin de sa période fertile, il ne lui reste peut-être plus que cette activité pour maximiser le développement du nid.



Le nid *T. contumax* N62 contient deux gamergates qui ont les ovaires développés avec des ovocytes mats et des corps jaunes, indiquant qu'elles ont une reproduction active. Leur comportement est très similaire, elles ne fourragent pas et même si l'une domine l'autre, les deux doivent se reproduire, pourtant ce nid n'a pas beaucoup de couvain (tableau 6-1) contrairement à d'autres qui contenaient au moins deux gamergates (voir chapitre 5). Généralement, lorsqu'une hiérarchie de dominance est présente chez une espèce de fourmis à gamergates, elle régule la reproduction et une seule gamergate monopolise la reproduction (Ito & Higashi 1991 ; Ito 1993a ; Monnin & Peeters 1999). Dans certains cas cependant, la gamergate ne participe pas aux interactions agonistiques (Peixoto et al. 2008 - *Dinoponera lucida* Emery) ou plusieurs gamergates font partie d'une hiérarchie de dominance et certaines assurent la reproduction de la colonie (Ito 1993b - *Amblyopone* sp.), comme cela semble être le cas chez *T. contumax*. Dans un nid avec une gamergate et une jeune femelle, il n'y a pas de contrôle de l'accouplement par la gamergate puisque la jeune femelle peut sortir du nid faire un appel sexuel pour s'accoupler. Et dans un nid contenant plusieurs femelles, l'une d'elles a aussi été vue faisant un appel sexuel. La ou les gamergates ne semblent pas réguler les accouplements des autres femelles, mais si une femelle de la colonie s'accouple, sa reproduction active au sein de celui-ci dépendra sans doute de sa place dans la hiérarchie, chez *Amblyopone* sp., les gamergates de bas rang sont expulsées du nid, sans doute afin de maximiser la force de travail et le succès reproducteur des gamergates dominantes (Ito 1993b). Les jeunes femelles qui ne se sont pas encore fait féconder, rentrent donc en compétition sans doute afin d'avoir la meilleure position dans la hiérarchie pour pouvoir avoir un jour la possibilité de se reproduire dans leur nid natal après avoir été fécondées, plutôt que de fonder leur propre nid, ce qui pourrait être une entreprise plus risquée. Cependant, un certain nombre de nids ne contenaient qu'une seule femelle et la fondation d'un nid par une gamergate seule est sans doute le mode de fondation privilégié (voir chapitre 5). La femelle qui vient de se faire féconder dispose toujours de cette option, notamment si la gamergate dominante déjà en place ne l'accepte pas, ce que semble indiquer le fait que le nombre de nids avec plus d'une gamergate est bien inférieur à celui des nids avec une seule (voir chapitre 5). Les femelles qui sont déjà gamergates font en effet aussi partie de la hiérarchie, elles sont presque toujours les femelles dominantes, sans doute afin de ne pas être évincées de la reproduction du nid. L'accouplement d'une femelle dépend évidemment de la présence de mâles dans le milieu, mais aussi de son état physiologique, toutes les femelles ne sont pas réceptives aux mâles et ceux-ci ne s'accouplent qu'avec les femelles faisant un appel sexuel.



La femelle a certainement une période de réceptivité à l'accouplement. Si elle ne réussit pas à s'accoupler, elle devrait rester dans son nid natal s'occuper de la progéniture de femelles apparentées pour maximiser sa valeur sélective, indirectement. Les femelles fourrageuses qui sont dans le bas de la hiérarchie ne sont pas fécondées, leurs ovaires ne sont pas dégénérés et peuvent se développer. Elles ont peut-être encore la capacité de se faire féconder et il ne semble pas y avoir d'inhibition du développement ovarien chez cette espèce puisque même en présence d'une gamergate, des femelles ont leurs ovaires en développement. Il n'est pas exclu toutefois que la réceptivité d'une femelle et son attraction par les mâles dépendent aussi de son statut hiérarchique. Chez plusieurs espèces qui se reproduisent exclusivement par gamergates et dont la régulation de la reproduction est régie par une hiérarchie linéaire de dominance, les mâles ne sont attirés que par les femelles dominantes et vice-versa (Ito & Higashi 1991 ; Monnin & Peeters 1998 ; Ito 1999)

4.2.2. *Thaumatomyrmex* sp.1

Chez *Thaumatomyrmex* sp.1, la régulation de la reproduction et de la division du travail est plus difficile à analyser, puisque les interactions sociales sont peu nombreuses, notamment les interactions agonistiques telle la boxe antennaire, et aucune hiérarchie de dominance n'a été observée. Les allo-toilettes ne permettent pas de déterminer un ensemble de relations privilégiés entre femelles, elles peuvent être ou non unidirectionnelles suivant la colonie et ce comportement est peu fréquent. Elles ont toutefois été plus observées chez cette espèce que chez *T. contumax*. Dans des nids avec une ou plusieurs gamergates, les femelles non fécondées peuvent avoir des ovaires en développement, il ne semble pas y avoir d'inhibition du développement ovarien chez cette espèce. Quant à la division du travail, les femelles ont généralement un profil comportemental très similaire, elles accomplissent sensiblement les mêmes tâches. Les états ou actes dans l'aire de fourragement ont été moins observés que chez *T. contumax* alors qu'ils correspondent chez cette espèce à la division du travail.

Chez *Streblognathus aethiopicus* Smith (Ponerinae, Ponerini), Ware et al. (1990) relate aussi qu'il y a peu d'interactions entre les membres de la colonie et aucune hiérarchie de dominance n'a été mise en évidence contrairement à ce qui se passe chez *Streblognathus peetersi* Robertson, Cuvillier-Hot et al. (2004) dans les colonies de laquelle il y a formation d'une hiérarchie basée sur des interactions agonistiques. Cuvillier-Hot et al. (2004) suggère que Ware et al. (1990) ont observé des colonies dont la gamergate était établie depuis longtemps. Chez *S. peetersi*, il y aurait deux phases dans le cycle de la colonie : une phase stable qui est caractérisée par le faible nombre d'interactions agressives et la bonne fécondité



de l'unique gamergate ; alors que lorsqu'une nouvelle gamergate doit remplacer l'ancienne, la nouvelle femelle dominante dont les ovaires ne sont pas encore bien développés utilise les agressions pour renforcer sa position (Cuvillier-Hot et al. 2004). La hiérarchie de dominance est donc formée par les interactions agressives, mais celles-ci ne sont pas impliquées dans le maintien du biais reproducteur (Cuvillier-Hot et al. 2004). La gamergate se caractérise par la « courbure gastrale » qui est un comportement de dominance agressive ritualisé dirigé contre une femelle subordonnée cible et qui consiste à lui mordre la base des antennes, puis à courber son gstre sous son thorax, exposant ainsi les membranes inter-segmentaires des derniers tergites abdominaux, tout en la boxant avec ses antennes (Cuvillier-Hot et al. 2004). Lors de ce comportement la gamergate émettrait un signal chimique à destination de l'autre femelle, il indiquerait ainsi aux autres femelles sa fertilité et serait suffisant pour maintenir la stabilité du système de régulation de la division du travail de reproduction (Cuvillier-Hot et al. 2004). La courbure gastrale ou tout autre comportement ritualisé chez la gamergate de *Thaumatomyrmex* sp.1 n'ont pas été observés. Cependant, le faible nombre d'interactions agressives entre les femelles laisse à penser qu'un signal de fertilité doit aussi exister chez *Thaumatomyrmex* sp.1 et permet de réguler le travail reproducteur. Les nids étudiés seraient alors dans leur phase de stabilité. Ce qui est assez étonnant tout de même puisqu'ils contiennent tous au moins une jeune femelle (FC) qui auraient dû perturber la hiérarchie en place. Celle-ci se met donc sans doute rapidement en place. Cependant, est-il possible qu'un tel système, basé sur un signal chimique reliant dominance et fertilité, existe chez une espèce dont certains nids contiennent plus d'une gamergate ? Si toutes deux se reproduisent, ce qui semble être le cas chez *Thaumatomyrmex* sp.1, elles devraient avoir un profil chimique similaire, sauf si le signal de dominance est différent du signal de fertilité seul. Si le système « *S. peetersi* » n'est pas le bon chez *Thaumatomyrmex* sp.1 c'est peut-être qu'il n'y a pas de régulation de la reproduction par les gamergates. Chez *Dinoponera lucida*, la gamergate ne participe pas aux interactions agonistiques et ce sont en particulier les jeunes femelles qui établissent une hiérarchie entre elles, mais celle-ci n'a pas pu être définie clairement (Peixoto et al. 2008). Les femelles qui peuvent être fécondées, doivent être les seules à participer à la hiérarchie. Chez *Thaumatomyrmex* sp.1 on peut avoir le même phénomène. Mais alors pourquoi les trois jeunes femelles du nid T. sp.1 N72 n'ont pas été observées interagissant de manière agonistique ? Il n'y a peut-être simplement pas de régulation sociale de la reproduction chez *Thaumatomyrmex* sp.1, mais alors pourquoi de la boxe antennaire est-elle quand même observée ?



Aucune division du travail n'a été mise en évidence, même en ce qui concerne les activités de fourragement sans doute parce qu'elles ont été peu observées. Les femelles restent immobiles la plupart du temps. Toutes ont pratiqué un type de soin au couvain. Pour le fourragement, il semble toutefois que comme pour *T. contumax*, seulement une ou deux femelles par nid va fourrager. Le fourragement est donc peut-être aussi l'unique comportement qui rentre dans le cadre d'une division du travail chez *Thaumatomyrmex* sp.1.

Dans certains nids, une différence est constatée entre les femelles suivant leur position par rapport au couvain dans le nid : certaines restent la plupart du temps immobiles près de celui-ci, d'autres, même si elles sont fréquemment immobiles près du couvain, elles se positionnent aussi assez souvent dans cet état dans un endroit du nid éloigné de ce dernier. Cela peut signifier qu'il y a une certaine forme de hiérarchie établie entre les femelles, celle-ci se traduirait par la distance de la femelle par rapport au couvain. La gamergate fait généralement partie des femelles qui restent le plus souvent immobiles près du couvain.

5. Conclusion

Nous avons étudié l'organisation sociale dans les micro-nids de deux espèces de *Thaumatomyrmex* qui se reproduisent exclusivement par gamergates et qui appartiennent à deux des trois groupes du genre. Chez *Thaumatomyrmex contumax*, une espèce du groupe *mutilatus*, une hiérarchie linéaire de dominance régule la reproduction mais aussi le polyéthisme lié au fourragement. Les accouplements ne semblent pas régulés et la place dans la hiérarchie paraît plus déterminer si une femelle qui vient d'être fécondée pourra ou non rester dans son nid natal pour se reproduire, au lieu de devoir fonder seule son propre nid. Lors d'une étude préliminaire de l'organisation sociale de l'autre espèce de ce groupe, *Thaumatomyrmex mutilatus*, les résultats semblent similaires à ceux de *T. contumax*, mais cette étude n'a pas pu aboutir parce que tous les individus de la colonie n'ont pas pu être disséqués, pour être morts durant la période des observations. Chez *T. mutilatus*, le comportement de soumission est encore plus net, la femelle dominée se penche bien vers l'avant, tête rentrée et antennes écartées comme *T. contumax*, mais elle fait ce comportement de manière saccadée, d'avant en arrière en direction de la femelle dominante. Les femelles qui viennent tout juste d'émerger sont quant à elles mordues principalement par la femelle dominante pendant plusieurs jours⁶⁵. Quelques jours après leur émergence, elles participent

⁶⁵ Ces données, et les suivantes, proviennent de l'observations des nids de *T. mutilatus* de RioClaro-SP.



aux boxes antennaires que la femelle dominante donne aux femelles subordonnées, c'est-à-dire que lorsque celle-ci boxe une autre femelle, la jeune femelle boxe celle-ci en même temps que la dominante, sans que cette dernière n'intervienne pour qu'elle arrête ce comportement. La jeune femelle devrait donc rentrer dans le haut de la hiérarchie. Un comportement de « police », par lequel les femelles subordonnées agressent une femelle qui entre en conflit avec la femelle dominante reproductrice pour prendre sa place, bien connu chez les fourmis se reproduisant exclusivement par gamergates (voir Monnin & Ratnieks 2001), a semble-t-il aussi été détecté dans un nid, ce qui indique que chez cette espèce on ne retrouvera peut-être pas plusieurs gamergates dans le même nid. L'hémolymphe larvaire a aussi été observée chez cette espèce.

Chez *Thaumatomyrmex* sp.1, une espèce du groupe *ferox*, il n'est pas possible de vraiment conclure ni sur la division du travail et ni sur la régulation de la reproduction. La mise en situation instable du nid en retirant la ou les gamergates, pourra, par exemple, permettre de vérifier l'hypothèse d'une régulation du travail reproducteur basée sur le modèle *S. peetersi*, l'analyse du profil d'hydrocarbures cuticulaires sera aussi nécessaire.

Que ce soit pour *T. contumax* ou pour *Thaumatomyrmex* sp.1, aucune inhibition de la reproduction n'a vraiment été observée, alors peut-on vraiment parler de division de la reproduction si le nid est constitué de gamergates et de femelles non fécondées mais qui peuvent l'être et qui pourront donc devenir gamergates à leur tour ? La mise en place d'une telle division du rôle reproducteur est une étape essentielle de l'évolution de l'eusocialité et la présence dans le même nid de femelles reproductrices et d'autres qui ne se reproduiront jamais, en constitue l'une des propriétés fondamentales (Wilson 1971). La détermination de la division du rôle reproducteur est cruciale pour déterminer le statut social d'une espèce. Le nid est toutefois constitué de femelles reproductrices et non-reproductrices, même si ces dernières pourront devenir des reproductrices plus tard dans leur vie, le soin au couvain est partagé entre les femelles, même s'il est peu fréquent, et il y a certainement le chevauchement de deux générations, *T. contumax* et *Thaumatomyrmex* sp.1 sont donc eusociales.

Le genre *Thaumatomyrmex* est composé taxinomiquement de trois groupes différents. Les deux seules espèces décrites du groupe *mutilatus* ont visiblement la même régulation de la reproduction et de la division du travail, qui est différente de celle rencontrée chez l'espèce du groupe *ferox* étudiée. Il serait donc intéressant d'étudier l'organisation sociale d'espèce du groupe *cochlearis*, le troisième groupe, ainsi que d'autres espèces du groupe *ferox*. Cela pourra permettre d'associer des traits comportementaux caractéristiques à certains groupes



d'espèces. Ces traits pourront même être utilisés comme caractères comportementaux, s'ils sont caractérisés et caractéristiques, en supplément ou complémentarité des caractères morphologiques, afin de construire la phylogénie du genre. Le lien entre un type d'organisation sociale et l'écologie sera aussi intéressant à déterminer pour mieux comprendre l'histoire évolutive des espèces et des groupes d'espèces. L'organisation sociale chez les espèces du genre *Thaumatomyrmex* qui se reproduisent exclusivement par des gamergates devra aussi être comparée à celle des espèces qui possèdent encore des femelles de morphotype gyne.

Afin d'avoir une meilleure compréhension de l'organisation sociale chez les espèces du genre *Thaumatomyrmex*, la connaissance de l'histoire de chaque femelle est nécessaire. Lors de cette étude nous ne connaissions pas ce paramètre et les résultats obtenus n'ont pas pu être analysés finement et il a fallu émettre de nombreuses hypothèses. Lors de futures études sur l'organisation sociale dans le genre *Thaumatomyrmex*, la première étape pourra être de placer en élevage une gamergate seule et d'étudier le développement de son nid et le comportement des individus qui le composeront au fur et à mesure de l'émergence des imagos. Lorsqu'une femelle émerge dans un nid, on pourra lui offrir ou non l'opportunité de s'accoupler, si elle devient réceptive, et d'avoir un nid vacant à disposition. Que devient une femelle qui a pu être fécondée ? Que devient une femelle qui ne s'est pas fait féconder ? La connaissance des liens de parenté entre les femelles d'un nid (structure génétique) sera aussi nécessaire afin de mieux comprendre l'organisation sociale dans ces nids et les choix faits par les femelles au cours de leur vie. Notamment savoir pourquoi et comment deux gamergates peuvent se retrouver dans un même nid, ce qui sera sans doute crucial pour mieux comprendre la régulation de la reproduction.

De petites colonies composées de femelles morphologiquement identiques et toutes capables de se reproduire est sans doute la forme ancestrale d'organisation sociale chez les Formicidae. L'étude des *Thaumatomyrmex* et, en général, des autres espèces qui se reproduisent exclusivement par gamergates, dont l'organisation sociale est similaire en certains points à celle de l'état ancestral, donnera certainement des informations importantes sur l'évolution de la socialité chez cette famille d'Hymenoptera.



DISCUSSION GÉNÉRALE



Avant-propos

Extraits de la Leçon inaugurale d'Armand de Ricqlès au Collège de France, Chaire de Biologie historique et évolutionnisme, Lundi 6 mai 1996

« (...) Quelle distinction utile et pertinente doit-on encore proposer aujourd'hui entre Histoire naturelle et Biologie ?

Il existe sans doute depuis l'Antiquité classique, actuellement au sein de la communauté scientifique, deux tendances d'esprit bien distinctes qui répondent chacune à une vision assez différente du projet scientifique concernant la nature animée. Confondues aujourd'hui institutionnellement – et financièrement – sous le terme de Biologie au sens large, ces deux tendances, également légitimes, sont incarnées par ce que j'appellerai respectivement, pour la commodité des choses, le Biologiste et le Naturaliste.

Le Biologiste est tourné vers la synthèse et vers le fonctionnel. Il recherche, derrière la diversité des vivants, la compréhension de la profonde unité des mécanismes fondamentaux de la vie. Sa démarche est volontiers réductionniste et fondée sur l'expérimentation. Son objet d'étude constitue un modèle pour résoudre une question générale.

Le Naturaliste, lui, est davantage tourné vers l'analyse et vers le structural. La connaissance de la diversité du vivant, dans l'espace et dans le temps, constitue l'objet de son enquête. Sa démarche est volontiers compositionniste et fondée sur la comparaison. Son objet d'étude a son intérêt intrinsèque, découlant de ses attributs distinctifs et particuliers.

Ces deux complexions mentales ont nourri, au travers de l'histoire des sciences, un dialogue souvent paradoxal, voire orageux, spécialement dans notre pays, alors que leur complémentarité apparaît à l'évidence.

Les sensibilités différentes entre le naturaliste et le biologiste correspondent à l'opposition, classique en Biologie évolutive, entre étude des structures ou « *patterns* », et étude des mécanismes ou « *process* ». De façon générale, les Sciences de l'évolution et tout ce que l'on peut appeler la Biologie comparée, ou comparative, recouvrent en effet deux approches complémentaires qu'il demeure tout à fait utile de distinguer.

D'une part, il s'agit de documenter le fait évolutif par l'identification de la biodiversité présente et passée. Ce gigantesque travail de découverte et d'inventaire ne se résume pas à une simple accumulation de données. L'observation comparative constitue – en soi – un puissant mode de traitement de ces données. Cette connaissance des structures doit être envisagée désormais dans son acception la plus large, à tous les niveaux d'intégration, depuis les structures moléculaires et cellulaires jusqu'aux structures de l'apparemment phylogénétique. Elle correspond à la découverte de l'aspect phénoménologique de l'évolution et répond au projet du Naturaliste.

D'autre part, le projet scientifique ne pourrait se satisfaire de la seule connaissance des phénomènes empiriques, mais doit compléter et éclairer celle-ci par la compréhension des processus. Ainsi se trouve proposée une explication des phénomènes, en même temps que s'ouvre la voie des applications rationnelles. Cette compréhension des fonctions, des processus biologiques, et d'abord des processus évolutifs, correspond à l'aspect normatif de l'évolution et répond bien au projet du Biologiste.

Ainsi, dans les sciences de l'évolution, on peut affirmer que le projet de l'Histoire naturelle demeure distinct, légitime, et qu'il répond à la connaissance des structures ou « *patterns* » évolutifs tandis que le projet biologique proprement dit répond à la compréhension des mécanismes ou « *process* » évolutifs.

Finalement, l'opposition au sein du couple infernal « Histoire naturelle/Biologie » ne trouve-t-elle pas son ultime expression synthétique dans la locution en apparence si simple « d'être vivant », dont les deux termes véhiculent respectivement la composante structurale et fonctionnelle ? (...) »



Discussion générale

A. Synopsis des caractéristiques systématiques, biogéographiques, écologiques et comportementales du genre *Thaumatomyrmex* mises en évidence dans les précédents chapitres

1. Le genre *Thaumatomyrmex* Mayr (Ponerinae, Thaumatomyrmecini) est un petit genre contenant douze espèces décrites réparties en trois groupes (*cochlearis*, *ferox* et *mutilatus*), cependant sa diversité réelle est probablement supérieure, et devrait atteindre une trentaine d'espèces. C'est un genre exclusivement néotropical, rencontré du Mexique jusqu'au sud du Brésil, avec des espèces dans les Grandes Antilles. Cinq cas de sympatrie sont connus, chacun avec deux espèces seulement qui diffèrent suivant la taille du corps, la largeur de la tête et la longueur des mandibules, selon un ratio constant. (chapitre 1)

2. Morphologiquement, les *Thaumatomyrmex* se distinguent des autres Ponerinae par leurs mandibules longues, fines et arquées qui portent trois ou quatre dents effilées et pointues. (chapitre 1)

3. Les espèces du genre *Thaumatomyrmex* se rencontrent dans tous les biomes néotropicaux, sauf la Pampa, du niveau de la mer jusqu'à plus de 2 000 m d'altitude. Elles possèdent une grande capacité d'adaptation et les habitats naturels qu'elles occupent sont très variés : des milieux humides des forêts tropicales humides et semi-décidues ; aux milieux plus secs comme la caatinga, le cerrado, la restinga et la « mata de cipó » au Brésil, les pâturages denses du Costa Rica ou les forêts sèches décidues de Cuba. Des espèces sont rencontrées dans des biomes variés, alors que d'autres ont une distribution beaucoup plus restreinte. Certaines espèces ont aussi réussi à coloniser des milieux anthropisés, notamment des espaces verts. (chapitre 3)

4. Les *Thaumatomyrmex*⁶⁶ vivent principalement au niveau de la litière, mais un mode de vie plus terricole pour certaines espèces ou arboricole pour d'autres n'est pas à exclure. Leurs mandibules ne sont pas adaptées à l'excavation de la terre ou du bois, elles exploitent au mieux les diverses structures creuses ou les cavités préconstruites disponibles dans chaque écosystème. Certaines nidifient ainsi principalement dans les coquilles d'escargot, d'autres dans les monticules épigés de termitières, dans l'endocarpe ligneux de fruits, ou encore, dans des branchettes. Ces structures sont de nature minérale et/ou organique, elles ont des formes et une architecture interne diverses, mais elles présentent pour la plupart une structure

⁶⁶ Se référer au texte des chapitres pour savoir à partir de quelles espèces chaque conclusion est tirée.



résistante à l'épreuve du temps et/ou sont placées à l'abri des intempéries. La nidification dans les coquilles d'escargot est particulière parce que celles-ci sont peu exploitées par les autres fourmis. Les femelles de *Thaumatomyrmex* occupent des structures creuses ou des cavités préconstruites, elles n'ont donc pas besoin d'être nombreuses pour le construire ou l'aménager, la force d'un groupe n'est pas nécessaire pour ce mode de nidification. (chapitre 3)

5. Les *Thaumatomyrmex* sont spécialisées dans la prédation des Diplopoda Penicillata (Myriapoda), cependant elles doivent sans doute aussi chasser occasionnellement d'autres invertébrés à corps mou, la plus petite espèce capture notamment des Collembola Entomobryomorpha. La prédation des Penicillata est peu commune et chez les fourmis elle est seulement connue chez des espèces du genre *Probolomyrmex* Mayr (Proceratiinae). Les Penicillata sont des Diplopoda au corps mou recouvert de trichomes. Ceux des familles Polyxenidae et Lophoproctidae possèdent des trichomes dentelés sur les faces latérales et dorsales ainsi que des trichomes dentelés et crochus regroupés en pinceaux au niveau du telson. Ces derniers constituent la défense physique du Penicillata. (chapitre 4)

6. Un Penicillata capturé par une *Thaumatomyrmex* est ramené paralysé au nid. La fourmi l'y dépèle avec les tarse de ses pattes prothoraciques, ses mandibules ne lui servent qu'à le maintenir. La séquence d'épilation est bien définie : les trichomes crochus caudaux sont laissés sous forme de touffes à l'entrée et sur les parois du nid alors que les trichomes dentelés latéraux et dorsaux tapissent le sol. Les *Thaumatomyrmex* forment des tapis dans leur nid, principalement constitués de trichomes latéraux et dorsaux, et des barrières et des murs avec les trichomes caudaux, ces deux dernières structures représentent une barrière dissuasive au moins contre les autres fourmis et invertébrés de taille équivalente. C'est une défense passive dissuasive qui fait le lien entre la fonction prédatrice et la fonction défensive du nid. C'est le premier cas d'utilisation comportementale de la défense physique de sa proie par un prédateur afin d'acquiescer une défense dissuasive. (chapitre 4)

7. Certaines espèces de *Thaumatomyrmex* possèdent les morphotypes femelles gyne et ouvrière, alors que d'autres n'ont que le deuxième morphotype et la reproduction est assurée par des gamergates (femelles de morphotype ouvrière qui sont fécondées et pondent). Ces femelles, pour se faire féconder, peuvent faire une posture d'appel sexuel à l'extérieur du nid. Les mâles de certaines espèces sont produits toute l'année. (chapitre 5)

8. Les femelles de *Thaumatomyrmex* pondent les plus gros œufs, en relation à leur taille, des Formicidae. Leur fécondité s'en trouve réduite. La diminution de la fécondité est une stratégie



en principe observée chez les insectes au cours du passage de l'état solitaire à celui de subsocial. (chapitre 5)

9. Les femelles et les mâles de *Thaumatomyrmex* peuvent émerger de leur cocon sans aide, ils possèdent déjà la couleur des imagos plus vieux et la cuticule est presque complètement sclérotinisée. Les femelles ont une maturité comportementale précoce. (chapitre 5)

10. Les *Thaumatomyrmex* ont la capacité de reconnaître les femelles du même nid et de discriminer les étrangères. Pour les espèces à gamergates, il n'y en a généralement qu'une par colonie, mais des nids en ont parfois jusqu'à trois. Chaque nid constitue une unité indépendante des autres. (chapitre 5)

11. Les populations des nids des espèces du genre *Thaumatomyrmex* sont les plus petites connues à ce jour pour la famille des Formicidae, avec moins de trois ou quatre femelles en moyenne par nid. (chapitre 5)

12. Chez certaines espèces, une hiérarchie linéaire de dominance, basée sur de la boxe antennaire, régule la reproduction mais aussi le polyéthisme lié au fourragement, dans un nid avec plus de deux femelles, la ou les gamergates sont généralement les femelles dominantes et elles ne vont plus fourrager, contrairement à un nid dans lequel la gamergate est seule avec une femelle qui vient juste d'émerger. Les accouplements ne semblent pas régulés et la place dans la hiérarchie paraît déterminante pour qu'une femelle qui vient d'être fécondée puisse ou non rester dans son nid natal pour se reproduire. Chez d'autres espèces, il n'est pas possible de vraiment conclure ni sur la division du travail et ni sur la régulation de la reproduction. (chapitre 6)

13. La prédation spécialisée sur les Penicillata constitue un avantage sélectif indéniable, elle permet notamment de limiter la compétition presque aux seules espèces du même genre et d'acquérir une défense passive dissuasive efficace à moindre coût qui permet aux fourmis à leur tour d'utiliser des structures creuses ou des cavités peu exploitées par les autres animaux, telles les coquilles d'escargot, mais aussi de vivre en solitaire ou en petite unité de population. (chapitre 3, 4 et 5)

14. L'évolution de la taille des nids chez les espèces de *Thaumatomyrmex* semble liée principalement au régime alimentaire basé presque exclusivement de Penicillata qui leur a permis de vivre en petits groupes grâce à l'absence de compétiteurs pour cette ressource et parce que grâce à celui-ci, ces fourmis élaborent une défense passive dissuasive efficace. La physiologie et le comportement des *Thaumatomyrmex* ont sans doute évolué en réponse à l'acquisition de cette capacité à chasser les Penicillata. Elles utilisent de plus des structures



creuses abondantes dans le milieu, chez certaines espèces les mâles sont produits toute l'année et il ne semble pas y avoir de régulation de la reproduction dans les petits nids (une gamergate et sa fille). Ce qui indique que les femelles de *Thaumatomyrmex*, qui sont théoriquement toutes capables de se reproduire, peuvent toutes se faire féconder et trouver un site de nidification vacant afin de fonder un nouveau nid. La fondation indépendante par une gamergate est possible parce qu'elles sont aussi totipotentes du point de vue comportemental. Une femelle qui émerge dans un nid peut choisir entre différentes options de stratégies de reproduction en fonction de son phénotype ou génotype, des conditions environnementales et notamment de l'environnement social dans son nid natal. (chapitre 3, 4, 5 et 6)

15. La production d'immatures par femelle est supérieure ou égale pour les nids avec une et deux femelles par rapport à ceux qui ont un nombre supérieur de femelles. La productivité différentielle en fonction du nombre de femelles dans le nid entraîne la diminution de la taille de la colonie et la pression des prédateurs et des parasites entraîne son augmentation car le comportement social améliore la capacité de défense. La diminution de la pression des prédateurs et des parasites est supposée avoir pour conséquence une diminution de la taille de la colonie, voire la suppression entière du comportement social. Les *Thaumatomyrmex* confirment cette prédiction : leur défense passive et dissuasive est efficace et diminue la pression des prédateurs, des compétiteurs et sans doute aussi des parasites ; il existe une productivité différentielle entre les nids en fonction du nombre de femelles ; et celles-ci forment des nids avec très peu de femelles. C'est la première fois que cette prédiction est vérifiée. (chapitre 5)

Cinq caractéristiques originales pour la famille des Formicidae ressortent : la prédation spécialisée sur les Penicillata qui sont paralysés ; la défense passive et dissuasive du nid et des immatures basée sur l'utilisation comportementale de la défense physique de sa proie ; des nids dans des structures creuses ou des cavités peu exploitées par les autres fourmis ; des nids avec moins de quatre femelles en moyenne et de nombreux nids avec une seule femelle ; une diminution de la fécondité due à la production d'énormes œufs. La prédation spécialisée sur les Penicillata est au centre du mode de vie des *Thaumatomyrmex*. Les changements dans l'histoire évolutive du genre doivent suivre sa spécialisation alimentaire sur les Penicillata.



B. Histoire évolutive du genre *Thaumatomyrmex*

Il est probable que l'ancêtre des *Thaumatomyrmex*, se nourrissait d'arthropodes au corps mou mais n'était pas, ou seulement facultativement prédateur de Penicillata. Il possédait les morphotypes gyne et ouvrière, et formait déjà de petits nids d'une dizaine de femelles. Il devait sans doute être à l'image de *Belonopelta deletrix* Mann (Ponerinae, Ponerini) qui se nourrit principalement de Diplura (Hexapoda) (Wilson 1955), qui forme de petites colonies avec une gyne et qui possède des mandibules assez similaires à celles des *Thaumatomyrmex*, même si celles des premières sont plus épaisses. Suivant la taille de l'ancêtre des *Thaumatomyrmex*, celui-ci pouvait déjà se nourrir de Collembola et c'est à partir de la prédation de cet Hexapoda qu'elles auraient pu développer le comportement d'épilation. La prédation sur les Penicillata aurait pu ensuite devenir plus fréquente notamment grâce à des modifications morphologiques comme des mandibules devenues plus fines avec des dents aussi plus fines et longues, ou les soies plus éparsees sur le corps, ainsi que des adaptations comportementales comme la toilette spécifique pour retirer les trichomes. Le comportement d'épilation partielle a sans doute existé dès le début de la prédation facultative sur les Penicillata puisque c'est un comportement commun chez les prédateurs de ce type de proies (e.g. : Iwata 1941 ; O'Neil 2001). Il se serait ensuite complètement développé lors de l'acquisition de la spécialisation sur ces Diplopoda. L'épilation devient alors totale et les différents types de trichomes ne sont plus épilés au même endroit, permettant peu à peu le développement et l'acquisition comportemental d'une défense passive dissuasive efficace. Cette défense aurait, elle, permis aux *Thaumatomyrmex* de former des nids avec peu de femelles et à l'une d'elles de fonder seul son propre nid, mais aussi d'occuper des structures creuses et des cavités difficilement défendables et peu exploitées normalement par les autres fourmis, comme les coquilles d'escargot. Ceci a pu être déterminant puisque leurs mandibules inadaptées à l'excavation de la terre ou du bois devaient restreindre les sites de nidification aux cavités déjà bien exploitées par les autres fourmis. L'utilisation de structures creuses et de cavités préconstruites a sans doute aussi favorisé la formation de nids avec peu de femelles. Dans un cadre évolutif, vivre en petites sociétés a sans doute entraîné la réapparition de traits primitifs comme la capacité des imagos à sortir seuls de leur cocon et leur maturité physiologique et comportementale précoce.

La taille des nids chez les espèces de *Thaumatomyrmex* est un cas extrême chez les fourmis, même chez les Ponerinae et si divers facteurs dont la défense ont une certaine influence (voir chapitre 5), l'un d'eux attire l'attention : la diminution de la fécondité, atteinte



ici par la fabrication de très gros œufs, alors que c'est un trait caractéristique des insectes subsociaux. Avec la récolte d'un certain nombre de nid ne contenant qu'une seule femelle, les autres avec moins de quatre femelles en moyenne, toutes totipotentes comportementalement et toutes capables de se reproduire, et la présence d'une stratégie de diminution de la fécondité calquée sur les insectes subsociaux, on peut se demander ce qu'il en est réellement de la socialité chez les *Thaumatomyrmex*.

Tableau DG-1. Catégories des comportements de nidification chez les Hymenoptera Aculeata (d'après Cowan 1991).

Solitaire : les femelles nidifient seules et provisionnent leurs nids en masse. Elles n'ont pas d'interactions avec leur progéniture.

Présocial : les femelles présente un comportement social au-delà des interactions sociales mais qui ne remplissent pas toutes les conditions de l'eusocialité.

Subsocial : les femelles nidifient seules mais interagissent avec leurs larves en développement notamment en les nourrissant progressivement. Les femelles qui vivent assez longtemps peuvent être rencontrées dans le nid avec leurs filles adultes.

Parasocial : femelles de la même génération interagissent dans le même nid. Le nourrissage progressif est le plus souvent pratiqué.

Communal : chaque femelle construit, pond et provisionne ses propres cellules contenant sa progéniture.

Quasisocial : toutes les femelles coopèrent dans la construction, l'approvisionnement des cellules à couvain et toutes pondent.

Semisocial : certaines femelles (les reproductrices) pondent la plupart des œufs. Les autres femelles (ouvrières) avec des opportunités de pontes limitées sont reléguées aux tâches de fourragement, construction du nid et soins aux immatures.

Eusocial : plusieurs femelles (1) coopèrent pour la nidification, (2) présentes une division du travail reproducteur (comme les espèces semisociales), mais il y a aussi un chevauchement des générations, de telle sorte que les individus de la progéniture devenus adultes aident leurs parents.

Primitivement eusocial : les colonies sont relativement petites et de courte durée de vie, et les différences morphologiques entre les femelles reproductrices et les non-reproductrices sont minimales ou n'existent pas.

Hautement eusocial : les colonies sont relativement peuplées et complexes et ont souvent une longue durée de vie. La caste des femelles reproductrices est très souvent morphologiquement distincte de celle des non-reproductrices.



C. Quel est le stade social des *Thaumatomyrmex* ?

C.1. Les formes d'organisation sociales chez les Hymenoptera

La plupart des hyménoptères mènent une vie solitaire, les individus ont généralement peu de contacts les uns avec les autres, hormis durant les périodes d'accouplements ou lors de l'exploitation d'une même ressource alimentaire. Cependant plusieurs groupes d'espèces ont atteint un certain stade de socialité. On peut distinguer les hyménoptères présociaux des eusociaux suivant les interactions entre la femelle et sa progéniture, celles entre femelles de même génération ou non et suivant la division du travail reproducteur (tableau DG-1). L'eusocialité est apparue au moins huit fois chez les Hymenoptera Aculeata (Wilson & Hölldobler 2005 ; Schwarz et al. 2007 ; Hines et al. 2007). Les Formicidae forment un groupe d'Hymenoptera Aculeata monophylétique (Moreau et al. 2006) dont toutes les espèces sont considérées comme eusociales (Wilson & Hölldobler 2005). Toutefois, dans certains groupes d'hyménoptères sociaux, des espèces ont subi une réversion⁶⁷ de l'eusocialité vers le stade subsocial.

C.2. Réversion sociale et point de non retour

Le comportement social peut être perdu et certaines espèces ont pu devenir secondairement subsociales (*e.g.* : Wcislo & Danforth 1997). Les Formicidae et les Vespidae (Hymenoptera, Vespoidea), les abeilles Meliponini et Apini (Apoidea, Apidae Apinae) et les Isoptera, constituent les principales lignées d'insectes eusociaux, ils ont une origine ancienne (≥ 65 MA) (voir Brady et al. 2006) et aucune de leurs espèces n'est connue pour présenter une réversion vers un comportement solitaire. Chez ces insectes sociaux un « point de non retour » semble exister parce qu'ils ont sans doute perdu des éléments de leur comportement qu'il pourrait être difficile d'acquérir de nouveau (voir Wilson 1971 p. 338). Ce point de non retour est atteint dès qu'une caste d'ouvrières anatomiquement distincte apparaît et le retour à un mode de vie solitaire n'est plus possible ou alors peu probable (Hölldobler & Wilson 2005). Tous les cas connus de réversion sociale ne concernent en effet que les espèces primitivement eusociales qui n'ont pas atteint le stade hautement eusocial, telles les abeilles Halictidae (Apoidea) et les allodapines (Apoidea, Apidae, Xylocopinae) (Wcislo & Danforth 1997 ; Danforth 2002 ; Schwarz et al. 2007 ; Danforth et al. 2003). La réversion sociale est donc possible, notamment au cours des premières étapes de l'évolution de la socialité mais une irréversibilité semble se mettre en place par la suite. Chez les hyménoptères hautement

⁶⁷ C'est-à-dire la capacité d'exprimer un trait.



eusociaux, cette réversion sociale est possible mais ne peut se faire que graduellement. Trois étapes intermédiaires peuvent être envisagées : i) les ouvrières se révoltent contre l'hégémonie de la reine et contestent son statut de reproductrice unique; ii) les ouvrières ne se différencient plus des reines et une ou plusieurs se chargent de la reproduction ; iii) l'évolution sociale s'inverse complètement de telle sorte qu'une espèce eusociale devient solitaire, au moins facultativement (Gadagkar 1997). Chez les Formicidae, certaines espèces en sont à l'étape (ii), elles sont passées du stade hautement eusocial à celui de primitivement eusocial (Gadagkar 1997). Le morphotype gyne⁶⁸ n'existe plus chez ces espèces et la reproduction de la colonie est assurée par des femelles de morphotypes ouvrières, les gamergates⁶⁸ (Peeters 1993). Aucune espèce de fourmis n'est connue pour avoir atteint le stade (iii). Les contraintes pour atteindre ce stade peuvent être d'ordre génétique : le phénotype des femelles de morphotype ouvrière ne serait plus totipotent du point de vue du comportement, ces femelles ayant perdu le répertoire comportemental complet qui permet aux reines⁶⁸ de pouvoir fonder seule leur nid. Les contraintes peuvent aussi correspondre aux avantages même du comportement social : nécessité d'une meilleure défense, d'une meilleure homéostasie (régulation de la température et de l'humidité) et d'une meilleure division du travail (voir Wilson 1971 p. 338). Le premier facteur, la protection contre les ennemis naturels, joue notamment un rôle clé à tous les stades de l'évolution sociale et solitaire (Wilson (1971 p. 338 ; Lin & Michener 1972 ; Evans 1977).

C.3. Le cas des espèces à gamergates du genre *Thaumatomyrmex* : des espèces eusociales ?

Le genre *Thaumatomyrmex* est dérivé suivant sa position phylogénétique (Brady et al. 2006). Certaines espèces de ce genre ont des femelles de morphotype gyne et de morphotype ouvrière, elles sont donc hautement eusociales. Cependant, plusieurs espèces se reproduisent exclusivement par gamergates. Celles-ci peuvent être considérées comme primitivement eusociales puisque dans leur nid certaines femelles se reproduisent et d'autres pas (elles pourront toutefois le faire plus tard), le soin au couvain est partagé entre les femelles, même s'il est peu fréquent, et il y a certainement chevauchement de générations. Il y a eu réversion du stade hautement eusocial au stade primitivement eusocial. Elles remplissent donc tous les critères de l'eusocialité. Cependant, certains traits de l'histoire de vie du genre sont partagés

⁶⁸ Ces différents morphotypes femelles connus chez les fourmis ont été caractérisés dans l'introduction du chapitre 5.



avec les insectes subsociaux et d'autres entraînent ces espèces vers une possible réversion sociale complète.

Les *Thaumatomyrmex* présentent une stratégie de diminution de la fertilité, qui est une caractéristique des insectes qui sont passés du mode de vie solitaire à celui de subsocial. Chez les *Thaumatomyrmex*, c'est le signe d'une sélection vers le retour à ce dernier mode de vie. La paralysie des proies est aussi un trait important retrouvé chez les Hymenoptera Aculeata solitaire et subsociaux. Elle permet à la femelle de remplir une cavité avec des proies qui seront consommées au fur et à mesure par la larve.

Dans un cadre évolutif, vivre en petites sociétés a sans doute entraîné la réapparition de traits primitifs comme la capacité des imagos à sortir seuls de leur cocon et leur maturité physiologique et comportementale précoce observées chez les *Thaumatomyrmex*. Ces capacités ne sont peut-être pas si difficiles à récupérer contrairement à ce qu'on pouvait penser (voir Wilson 1971 p. 338).

Elles forment des micro-nids de femelles totipotentes ; la production d'immatures par femelle est supérieure ou égale pour les nids avec une et deux femelles par rapport à ceux qui ont un nombre supérieur de femelles ; elles diminuent la pression exercée par leurs ennemis naturels en chassant principalement les Penicillata dont elles réutilisent les trichomes pour la défense passive et dissuasive de leur propre nid, deux traits qui entraînent une diminution de la taille des nids, voire la suppression entière du comportement social (Wilson 1971 p. 338). Leur défense leur permet aussi d'utiliser des structures creuses et des cavités préconstruites, qui ne nécessitent alors pas de la force et de l'organisation d'un groupe. Ce système de défense pourrait aussi réguler dans une certaine mesure la température et l'humidité dans les nids grâce aux murs de trichomes la constituant. Quant à l'approvisionnement du nid en Penicillata, ceux-ci sont assez fréquents et les *Thaumatomyrmex* ont sans doute peu de compétiteurs pour ce type de ressource. Les *Thaumatomyrmex* n'ont donc pas besoin d'améliorer leur défense, l'homéostasie du nid et/ou la division du travail en développant un comportement social adapté (voir Wilson 1971 p. 338). Pour elles, la vie en groupe n'est pas une condition nécessaire à leur survie.

Malgré toutes ces caractéristiques qui pourraient permettre au *Thaumatomyrmex* d'avoir un mode de vie subsocial ou solitaire, la composition du nid et les relations entre les femelles varient avec le développement du nid. Les nids semblent fondés de manière solitaire, par une gamergate seule. Suivant la classification des comportements de nidification (tableau 7-1), la femelle fondant toute seule son nid peut être subsociale jusqu'à ce que sa première fille



devienne adulte. Si cette dernière commence à l'aider dans l'élevage du couvain avant de commencer sa propre reproduction, le nid devient eusocial. Si la mère meurt ou migre et que toutes ses filles deviennent des reproductrices, le nid devient quasisocial. Mais si ses filles présentent un biais reproducteur, le nid devient semisocial. Les *Thaumatomyrmex* ne peuvent pas être considérées comme complètement subsociales et encore moins comme solitaires. Elles ne sont qu'à un stade intermédiaire de la réversion sociale. Certains facteurs les empêchent peut-être de devenir vraiment subsociales ou solitaires.

C.3.1. Quelques facteurs limitant la réversion des *Thaumatomyrmex* vers un état subsocial ou solitaire

Plusieurs facteurs comme les contraintes écologiques, comportementales, génétiques et morphologiques peuvent maintenir ou dissoudre la socialité. Un facteur limitant le retour vers un état subsocial pourrait être le nombre de mâles et leur constance dans le milieu pour féconder les femelles qui sont dans leur période fertile. Si la femelle se fait féconder elle pourra quitter le nid, sinon elle ne pourra probablement pas se reproduire et devrait rester dans son nid natal comme aide, tant que c'est une stratégie qui lui permet de maximiser sa valeur sélective, cela correspond à « l'hypothèse de la limitation de l'accouplement » de Yanega (1997). Si le nombre de mâles est suffisant, toutes les femelles fertiles pourront être fécondées et le facteur limitant pourrait devenir le nombre de structures creuses ou de cavités disponibles pour nidifier (Strassmann & Queller 1989).

Quant aux facteurs limitant le retour vers un état solitaire, ce pourrait être la dépendance des immatures, notamment les œufs et les larves, vis-à-vis des adultes (Wilson 1971 p. 338). Chez les *Thaumatomyrmex*, cette dépendance est-elle réelle ? N'est-elle pas le résultat d'un nid qui ne leur permet pas d'être indépendantes ? Si on place les larves de *Thaumatomyrmex* dans le même contexte que les larves des Hymenoptera Aculeata solitaires, il est fort possible qu'elles arrivent à se développer sans l'aide des adultes. Il leur faudrait une cavité étroite dans laquelle elles n'ont pas besoin de se déplacer pour atteindre la nourriture, leur cou flexible et mobile leur suffit amplement pour qu'elles s'approprient une proie qui est près d'elles ; et les parois de cette cavité devront être assez proches pour que les larves puissent accrocher leurs fils de soie afin de tisser leur cocon. La présence dans ce nid de substances ou d'objets anti-pathogènes, antifongiques et limitant l'action de l'humidité excessive, tels les trichomes de *Penicillata* éparpillés sur les parois, permettrait notamment aux œufs et aux larves de mieux survivre. Une dizaine d'anciens nids de *Thaumatomyrmex* ont été trouvés dans les cocons rigides abandonnés de Lepidoptera Limacodidae, (voir chapitre 3). Ces cocons étaient



remplis, souvent aux trois-quarts, de trichomes et ils contenaient des cocons vides de *Thaumatomyrmex*. Le fait que les cocons de Lepidoptera étaient tous vides intrigue. La cavité laissée libre entre les murs de trichomes pourrait être idéale pour qu'une larve seule avec la quantité de Penicillata paralysés nécessaire à son développement puisse se développer comme beaucoup de larves d'Aculeata solitaires. Cette hypothèse est osée, mais ne demande qu'à être vérifiée.

Les *Thaumatomyrmex* avec leurs petits nids aux confins de la subsocialité représentent un modèle intéressant pour étudier la réversion sociale et comment des individus égoïstes peuvent ré-émerger dans un groupe d'individus altruistes⁶⁹. La sélection de parentèle développée par Hamilton (1964a, 1964b, 1972) est la plus communément admise pour expliquer l'évolution de la coopération, notamment parce qu'elle explique l'apparition de femelles stériles chez les espèces hautement eusociales (Griffin & West 2002 ; Foster et al. 2006a, b ; Boomsma 2007 ; West et al. 2007). Mais elle peut aussi offrir un cadre théorique pour explorer la réversion sociale (Gadagkar 1997).

C.3.2. La réversion sociale chez les hyménoptères et l'organisation sociale des espèces de *Thaumatomyrmex* à gamergates à la lumière de la théorie de sélection de parentèle ou théorie d'Hamilton

La théorie de sélection de parentèle prédit qu'un trait altruiste héréditaire peut se répandre dans la population si $B \cdot r > C$ (1), où B est l'augmentation en unité de rejetons produits par le receveur du comportement altruiste ; r est le coefficient de parenté génétique entre l'individu altruiste et le receveur (portion de gènes que l'altruiste partage avec le receveur) par descendance commune ; et C est le coût pour l'altruiste, aussi mesuré en unité de couvain (Hamilton 1964a, 1964b). Un individu peut ainsi renoncer à sa propre reproduction s'il aide un individu apparenté et que la productivité résultant de cette association est supérieure à la somme des productivités que ces individus auraient eu en se reproduisant seuls. L'évolution de l'altruisme dépend donc de la parenté entre l'individu altruiste et l'individu receveur de l'acte altruiste, mais aussi des facteurs écologiques, des contraintes phylogénétiques, des traits d'histoire de vie, et de la performance du groupe qui peuvent affecter les coûts et les bénéfices.

Gadagkar (1997) a réécrit la formule d'Hamilton, toujours pour déterminer les facteurs promouvant le comportement altruiste, afin de l'adapter à l'étude des guêpes Polistinae

⁶⁹ L'altruisme est défini comme tout acte qui augmente la valeur sélective du receveur de l'acte altruiste et décroît la valeur sélective du donneur (nombre de descendants directs).



(Hymenoptera, Vespidae) dont les femelles ont, comme celles de *Thaumatomyrmex*, plusieurs choix à l'émergence, entre partir du nid natal pour fonder leur propre nid (stratégie femelle fondatrice) ou rester dans le nid natal, ne pas se reproduire et travailler pour élever la progéniture de leur mère (stratégie femelle ouvrière). Il obtient l'équation suivante : $\beta \rho \sigma > b r s$ (2)⁷⁰ ; où β est la reproductivité intrinsèque de la femelle ouvrière, définie comme la quantité d'individus qu'elle peut élever jusqu'à l'âge adulte à condition qu'elle survive durant leur entière période de développement ; ρ est le coefficient de parenté génétique de la femelle ouvrière par rapport au couvain qu'elle élève ; σ est le facteur démographique de correction pour une femelle ouvrière, défini comme le facteur par lequel la productivité intrinsèque de la femelle ouvrière peut être dévaluée à cause de la probabilité de sa mort avant que le couvain qu'elle soigne complète son développement. Les paramètres correspondants pour une femelle fondatrice sont b , r et s . Au moins trois classes de facteurs illustrées par β , ρ , et σ ou b , r , et s , peuvent contribuer à l'inégalité de l'équation (2) : facteurs écologiques ou physiologiques $\beta > b$; facteurs génétiques $\rho > r$; facteurs démographiques $\sigma > s$. Les facteurs écologiques, physiologiques et démographiques ont tendance à faire pencher la balance en faveur du comportement « ouvrière » alors que les termes de parenté génétique favorisent plutôt le comportement de nidification solitaire (Gadagkar 1997). Inversement, si une espèce d'insecte social subit une réversion sociale et devient éventuellement solitaire, on peut dire que le comportement solitaire (égoïste) sera favorisé par rapport à l'altruisme lorsque : $\beta \rho \sigma < b r s$ (3). Suivant la valeur des paramètres, le modèle du succès reproducteur global d'une femelle (« inclusive fitness ») développé pour comprendre l'évolution de l'altruisme est symétrique en ce qui concerne la direction et peut favoriser l'évolution de l'altruisme ou de l'égoïsme (Gadagkar 1997). Dans le cas des *Thaumatomyrmex*, leur défense passive efficace aurait tendance à favoriser le comportement égoïste, alors que les deux autres paramètres (génétique et démographique) font pencher la balance vers l'altruisme et c'est sans doute pour cela que les *Thaumatomyrmex* n'ont pas pleinement atteint le stade subsocial.

C.3.3. En quoi les *Thaumatomyrmex* peuvent-elles aider à mieux comprendre l'origine de la socialité chez les Hymenoptera ?

Comprendre les processus impliqués dans l'évolution du comportement social est devenu l'un des défis les plus stimulants de la biologie moderne dans le cadre des théories de l'évolution. Contrairement à certaines abeilles et guêpes, les fourmis ne présentent pas de variations importantes des formes d'organisation sociale, de solitaire à eusociale. Elles ne sont

⁷⁰ Cette formule est basée sur Queller (1990).



donc pas considérées comme utiles pour étudier l'évolution sociale. Cependant, dans certaines espèces, les femelles sont totipotentes et les rôles sociaux sont flexibles : les femelles ont le potentiel pour se comporter de manière altruiste ou de se reproduire directement. C'est le cas pour les espèces à gamergates du genre *Thaumatomyrmex* dont les autres particularités offrent de nouvelles perspectives et en font un modèle pour les études sur les conditions qui peuvent conduire à la suppression du comportement social. Celui-ci peut donc aider à mieux comprendre les facteurs qui ont amené à l'apparition et à la maintenance de l'eusocialité, notamment chez les Formicidae. Les réversions sociales aident à mieux comprendre ce qui est nécessaire et/ou suffisant pour maintenir la socialité ou au contraire la dissoudre.

Les premiers résultats déjà obtenus confirment pour la première fois une prédiction avancée par Wilson (1971 p. 338) sur l'importance de la pression des prédateurs et des parasites. L'absence de ce type de pression, combinée à une productivité différentielle suivant le nombre de femelles dans le nid, peut conduire à la diminution ou la suppression du comportement social. Les réversions sociales (diminution de la socialité) chez les autres Hymenoptera est, elle, le plus souvent basée sur les conditions environnementales qui empêchent notamment le chevauchement des générations (*e.g.* : Tierney et al. 2008 ; voir Wilson 2008). L'évolution sociale chez les *Thaumatomyrmex* en direction d'une réversion à un état subsocial, est donc basée sur des facteurs différents de ceux connus chez les espèces d'hyménoptères qui ne sont plus eusociales. L'ancêtre des *Thaumatomyrmex* est surtout hautement eusocial, ce serait l'unique cas connu d'une réversion du stade hautement eusocial vers le stade subsocial.

S'il s'avère effectivement que les espèces à gamergates du genre *Thaumatomyrmex* représentent un bon modèle pour l'étude de l'évolution sociale, la présence de deux gamergates dans certains nids met potentiellement en doute le concept de la monogynie (une seule femelle reproductrice par nid) comme étant l'état ancestral chez les fourmis (voir Hughes et al. 2008), surtout que les nids avec plusieurs gamergates ont une productivité supérieure à ceux qui n'ont qu'une gamergate.

Les espèces à gamergates du genre *Thaumatomyrmex* se posent en modèle alternatif de l'évolution, vers une réversion, de la socialité chez les Hymenoptera. La contrainte écologique liée à la pression de prédation et de parasitisme a pu être étudiée et nous avons montré son rôle essentiel dans l'histoire de vie de ces espèces comme son influence sur d'autres contraintes écologiques, telles celle liée aux sites de nidification. Les autres types de



contraintes : morphologiques, comportementales et notamment génétiques, qui n'ont pas été étudiées ici, ont aussi leur importance et pourront constituer les futurs axes de recherches.



Références bibliographiques :

1. Adams, D. C. & Collyer, M. L. 2007. Analysis of character divergence along environmental gradients and other covariates. *Evolution*, 61, 510-515.
2. Agosti, D., & Johnson N. F. 2005. Antbase. World Wide Web electronic publication. antbase.org, version (05/2005).
3. Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior*, 49, 221-267.
4. Angeluci, C. H. G. 2003. Relação entre a fauna de Invertebrados e ninhos de Térmitas (Isoptera, Termitidae) em duas áreas de Cerrado do Pescan-Go. VI Congresso de Ecologia do Brasil, Fortaleza, 2003. pp. 410-411.
5. Armbrrecht, I. & Perfecto, I. 2003. Litter-twig dwelling ant species richness and predation potential within a forest fragment and neighboring coffee plantations of contrasting habitat quality in Mexico. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 97, 107-115.
6. Armbrrecht, I., Perfecto, I. & Silverman, E. 2006. Limitation of nesting resources for ants in Colombian forests and coffee plantations. *Ecological Entomology*, 31, 403-410.
7. Armbrrecht, I., Perfecto, I. & Vandermeer, J. 2004. Enigmatic biodiversity correlations: Ant diversity responds to diverse resources. *Science*, 304, 284-286.
8. Auler, A. S., Wang, X., Edwards, R. L., Cheng, H., Cristalli, P. S., Smart, P. L. & Richards, D. A. 2004. Palaeoenvironments in semi-arid northeastern Brazil inferred from high precision mass spectrometric speleothem and travertine ages and the dynamics of South American rainforests 2 (2) (SG N°6).
9. Ayasse, M. & Paxton, R. 2002. Brood protection in social insects. p. 117-148. In Hilker, M. and T. Meiners (eds.). *Chemoecology of insect eggs and egg deposition*. Blackwell, Berlin, Germany.
10. Ayres, J. M. C. 1986. Uakaris and Amazonian flooded forest. Cambridge: University of Cambridge. Thèse de doctorat. (dans Haffer 2008).
11. Ayres, J. M. C. & Clutton-Brock, T. H. 1992. River boundaries and species range size in Amazonian primates. *Amer. Natural.*, 140, 531-537. (dans Haffer 2008).
12. Bacci, M., Solomon, S. E., Mueller, U. G., Martins, V. G., Carvalho, A. O. R., Vieira, L. G. E. & Silva-Pinhati, A. C. O. 2009. Phylogeny of leafcutter ants in the genus *Atta fabricius* (Formicidae: Attini) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51, 427-437.
13. Barbault, R. 1991. Systématique et écologie : vers un renouveau de l'histoire naturelle - Le point de vue d'un écologiste. *Biosystema*, 6, 1-51.
14. Baroni Urbani, C. 1989. Phylogeny and behavioural evolution in ants, with a discussion of the role of behaviour in evolutionary processes. *Ethol. Ecol. Evol.*, 1, 137-168.
15. Baroni Urbani, C. & De Andrade, M. L. 2003. The ant genus *Thaumatomyrmex* in Cuba (Hymenoptera: Formicidae) with description of two new species. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, 76, 263-277.
16. Battirola, L. D. 2007. Estratificação vertical e distribuição temporal da comunidade de artrópodes terrestres em uma floresta monodominante, sazonalmente inundável, na região



- norte do Pantanal de Mato Grosso, Brasil. Thèse de doctorat, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, Brésil. 565 p.
17. Beissinger, S. R. 1990. Alternative Foods of a Diet Specialist, the Snail Kite. *Auk*, 107, 327-333.
18. Bellmann, H. 1999. Guide des abeilles, bourdons, guêpes et fourmis d'Europe : L'identification, le comportement, l'habitat. Delachaux and Niestlé SA, Lausanne, Suisse. 336pp.
19. Berger, A. & Loutre, M.F. 2004. Théorie astronomique des paléoclimats. *C. R. Geoscience*, 336, 701-709.
20. Bernstein R.A. & Gobbel M. (1979) Partitioning of space in communities of ants. *J. Anim. Ecol.*, 48, 931-942.
21. Bestelmeyer, B. T., Agosti, D., Alonso, L. E., Brandão, C. R. F., Brown Jr., W. L., Delabie, J. H. C. & Silvestre, R. 2000a. Field techniques for the study of ground-living ants: an overview, description, and evaluation. In: Agosti, D., Majer, J. D., Tennant de Alonso, L., Schultz, T. (eds) *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution, Washington USA, pp 122–144
22. Bestelmeyer, B. T., Alonso L. & Snelling, R. R. 2000b. The ants (Hymenoptera: Formicidae) of Laguna del Tigre National Park, Petén, Guatemala. Pp. 84-94 dans *A Biological Assessment of Laguna del Tigre National Park, Petén, Guatemala*. RAP Bulletin of Biological Assessment 16 (B. Bestelmeyer and L. Alonso, eds). Conservation International, Washington, DC.
23. Bigarella, J. J., Andrade-Lima, D. & Riehs, P. J. 1975. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 47, 411-464.
24. Bihn, J. H., Verhaagh, M., Brandle, M. & Brandl, R. 2008. Do secondary forests act as refuges for old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. *Biological Conservation*, 141, 733-743.
25. Black, R. W. II 1987. The biology of leaf nesting ants in a tropical wet forest. *Biotropica*, 19, 319-325.
26. Blüthgen, N., Verhaagh, M., Goitía, W., Jaffé, K., Morawetz, W. & Barthlott, W. 2000. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia*, 125, 229-240.
27. Boecklen W. J. & NeSmith C. (1985) Hutchinsonian ratios and log- normal distributions. *Evolution*, 39, 695-698.
28. Bolton B. (1990) The higher classification of the ant subfamily Leptanillinae. *Systematic Entomology*, 15, 267-282.
29. Bolton, B. 1994. Identification guide to the ant genera of the world. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
30. Bolton, B. 1995. A new general catalogue of the ants of the world. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
31. Bolton, B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. *Mem. Am. Entomol. Inst.*, 71, 1-370.



32. Bolton, B., Alpert, G., Ward, P. S. & Naskrecki, P. 2006. Bolton's catalogue of ants of the world: 1758-2005, CD-ROM. Cambridge, MA: Harvard University Press.
33. Bortolus, A. 2008. Error cascades in the biological sciences: The unwanted consequences of using bad taxonomy in ecology. *Ambio*, 37, 114-118.
34. Bonaccorso, E., Koch, I. & Peterson, A. T. 2006. Pleistocene fragmentation of Amazon species' ranges. *Diversity and Distributions*, 12, 157-164.
35. Boomsma, J. J. (2007) Kin selection versus sexual selection: why the ends do not meet. *Curr. Biol.*, 17, R673-R683.
36. Bourke, A. F. G. & Franks, N. R. 1995. Social evolution in ants. Princeton University Press, Princeton, EUA.
37. Brady, S. G., Schultz, T. R., Fisher, B. L. & Ward, P. S. 2006. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 18172-18177.
38. Brady, S.G., Sipes, S., Pearson, A. & Danforth, B.N. 2006. Recent and simultaneous origins of eusociality in halictid bees, *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 273, 1643-1649.
39. Brandão, C. R. F., Diniz, J. L. M. & Tomotake, E. M. 1991. *Thaumatomyrmex* strips millipedes for prey: a novel predatory behaviour in ants, and the first case of sympatry in the genus (Hymenoptera: Formicidae). *Insect. Soc.*, 38, 335-344.
40. Brandão, C. R. F., Diniz, J. L. M., Agosti, D. & Delabie, J. H. 1999. Revision of the Neotropical ant subfamily Leptanilloidinae. *Systematic Entomology*, 24, 17-36.
41. Brodie, E. D. & Brodie, E. D. 1999. Predator-prey arms races. *Bioscience*, 49, 557-568.
42. Brooks, W. K. 1913. Relation of ecology to biology. p. xii dans *Guide to the Study of Animal Ecology* de C.C. Adams. 1913. The Macmillan Company. New York, EUA. 183pp.
43. Brown, W. L., Jr. 1960. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera). *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 122, 143-230.
44. Brown, W. L., Jr. 1975. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachyini, *Cylindromyrmecini*, *Acanthostichini*, and *Aenictogitini*. *Search Agric.*, 5, 1-115.
45. Brown, W. L. 1976. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe *Odontomachiti*. Section A. Introduction, subtribal characters. Genus *Odontomachus*. *Studia Entomologica*, 19, 67-171.
46. Brown, W. L. 1978. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, Tribe Ponerini, Subtribe *Odontomachiti*. Section B. Genus *Anochetus* and Bibliography. *Studia Entomologica*, 20, 549-638.
47. Brown. W. L. 1992. Two new species of *Gnamptogenys* and an account of millipede predation by one of them.pdf
48. Brown, W. L., Jr. & Wilson, E. O. 1959. The evolution of the dacetine ants. *Q. Rev. Biol.*, 34, 278-294.
49. Bueno-Villegas, J., Sierwald, P. & Bond, J. 2004. Diplopoda. In: Bousquets, J. L., J. J. Morrone, O.Y. Ordóñez & I.V. Fernández (eds), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México*, IV, 569-599.



50. Bull, C. M. 1991. Ecology of parapatric distributions. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 22, 19-36.
51. Bull, C. M. & Possingham H. (1995) A model to explain ecological parapatry. *American Naturalist*, 145, 935-947.
52. Bush, M. B. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *Journal of Biogeography*, 21, 5-17.
53. Byrne, M. M. 1994. Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. *Biotropica*, 26, 61-72.
54. Caetano, S., Prado, D., Pennington, R. T., Beck, S., Oliveira-Filho, A., Spichiger, R. & Naciri, Y. 2008. The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology*, 17(13), 3147-3159.
55. Capparella, A. 1988. Genetic variation in Neotropical birds: implications for the speciation process. *Congress International Ornithology*, 19. Acta, vol. 2, p. 1658-1664. (dans Haffer 2008).
56. Capparella, A. 1991. Neotropical avian diversity and riverine barriers. *Congress International Ornithology*, 20. Acta, vol. 1, p. 307-316. (dans Haffer 2008).
57. Carnaval, A. C. & Moritz, C. 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 35(7), 1187-1201.
58. Carvalho, K. S. & Vasconcelos, H. L. 1999. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biol. Conserv.*, 91, 151-157.
59. Carvalho, K. S. & Vasconcelos, H. L. 2002. Comunidade de formigas que nidifica em pequenos galhos da serrapilheira em floresta da Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 46(2), 115-121.
60. Carvalho, M. R. de, Bockmann, F. A., Amorim, D. S. & Brandão, C. R. F. 2008. Systematics must embrace comparative biology and evolution, not speed and automation. *Evolutionary Biology*, 35, 1-8.
61. Cassill, D.L., Vo, K. & Becker, B. (2008) Young fire ants feign death and survive aggressive neighbors. *Naturwissenschaften*, 95, 617-624.
62. Chacón de Ulloa, P., Armbrrecht, I. & Lozano-Zambrano, F. H. 2008. Aspectos de la ecología de hormigas cazadoras en bosques secos colombianos. pp. 515-529 dans *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*, Jiménez, E., Fernández, F., Arias, T. M. & Lozano-Zambrano, F.H. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombie. 609 p.
63. Choe, D. -H., Millar, J. G. & Rust, M. K. 2009. Chemical signals associated with life inhibit necrophoresis in Argentine ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106, 8251-8255.
64. Christe, P., Oppliger, A., Bancalà, F., Castella, G. & Chapuisat, M. 2003. Evidence for collective medication in ants. *Ecol. Lett.*, 6, 19-22.
65. Coleman, R. M. & Fischer, R. U. 1991. Measuring parental investment in nonspherical eggs. *Copeia*, 1092-1098.



66. Colinvaux, P. A. 1993. Pleistocene biogeography and diversity in tropical forests of South America. pp. 473-499 dans *Biological Relationships between Africa and South America*, Goldblatt, P. Yale University, New Haven, EUA. (dans Haffer 2008).
67. Collett S. F. (1977) Sizes of snails eaten by Limpkins and Snail Kites in a Costa Rican marsh. *The Auk*, 94, 365-367.
68. Combes, C., Renaud, F. & Le Brun, N. 1991. Systématique et écologie : le point de vue d'un parasitologiste. *Biosystema*, 6, 55-68.
69. Condé, B. 1971. Diplopodes Pénicillates des nids Brésiliens de *Camponotus rufipes*. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 8, 631-634.
70. Conceição, E. S., Costa, A. N., Andrade, F., Nascimento, I. C., Martins, L. C. B., Brito, B.N., Mendes, L.F. & Delabie, J.H.C. 2006. Assembléias de Formicidae da serapilheira como bioindicadores da conservação de remanescentes de Mata Atlântica no extremo sul do estado da Bahia.. *Sitientibus Série Ciências Biológicas*, 6, 296-305.
71. Covert, G. A. 2005. The ants of Ohio (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the Ohio Biological Survey New Series*, 15(2), 1-196.
72. Coronel, J. M. & Laffont, E. R. 1999. Fauna de invertebrados asociados a montículos de *Termes saltans* (Isoptera: Termitidae, Termitinae). *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas 1999 UNNE. Corrientes, Octubre de 1999. Libro de Resúmenes TomoVI Ciencias Biológicas: 57-60.*
73. Corrêa, M., M., Bieber, A. G. D, Wirth R. & Leal I. R. (2005) Occurrence of *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in Alagoas, Northeastern Brazil. *Neotropical Entomology*, 34, 695-698.
74. Costa L. P. (2003) The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, 30, 71-86.
75. Costa D. A., Carvalho R. A., Lima Filho G. F. & Brandão D. (2009) Inquilines and invertebrate fauna associated with termite nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) in the Emas National Park, Mineiros, Goiás, Brazil. *Sociobiology*, 53, 443-453.
76. Cowan, D. P. 1991. The solitary and presocial Vespidae. pp. 33-73 dans *The social biology of wasps*, Ross, K.G. & Matthews, R.W. Cornell Univ., Cornell, EUA.
77. Creighton, W. S. 1928. A new species of *Thaumatomyrmex* from Cuba. *Psyche*, 35, 162-166.
78. Croizat, L. 1976. Biogeografía analítica y sintética ("Panbiogeografía") de las Américas. v. 15., t.1-2. Caracas: Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales.
79. Crosland, M. W. J., Crozier, R. H. & Jefferson, E. 1988. Aspects of the biology of the primitive ant genus *Myrmecia* F. (Hymenoptera: Formicidae). *J. Aust. Entomol. Soc.*, 27, 305-309.
80. Crother B. I. & Guyer C. (1996) Caribbean historical biogeography: was the dispersal-vicariance debate eliminated by an extraterrestrial bolide? *Herpetologica*, 52, 440-465.
81. Cowan, D. P. 1991. The solitary and presocial Vespidae. pp. 33-73 dans *The Social Biology of Wasps*, Ross, K. G. & Matthews, R. W. Cornell University Press, Ithaca, NY, EUA.



82. Cunha, H. F. & Brandão, D. 2000. Invertebrates associated with the Neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae). *Sociobiology*, 37, 593-599.
83. Cuvillier-Hot, V., Lenoir, A. & Peeters, C. 2004. Reproductive monopoly enforced by sterile police workers in a queenless ant. *Behav. Ecol.*, 15, 970-975.
84. Crawley, W. C. 1916. Ants from British Guiana. *Annals and Magazine of Natural History*, 8(17), 366-378.
85. D'Ettorre, P. 2008. Multiple Levels of Recognition in Ants: A Feature of Complex Societies. *Biological Theory* 3:2, 108-113.
86. D'Ettorre, P., Kellner, K., Delabie, J. H. C. & Heinze, J. 2005. Number of queens in founding associations of the ponerine ant *Pachycondyla villosa*. *Insect. Soc.*, 52, 327-332.
87. Dahbi, A. & Jaisson, P. 1995. An analysis of polyethism in the queenless ant *Diacamma* sp. (Formicidae: Ponerinae). *Sociobiology*, 26, 69-81.
88. Danforth, B. 2002. Evolution of sociality in a primitively eusocial lineage of bees. *PNAS*, 99, 286-290.
89. Danforth, B.N., Conway, L. & Ji, S. 2003. Phylogeny of eusocial *Lasioglossum* reveals multiple losses of eusociality within a primitively eusocial clade of bees (Hymenoptera: Halictidae). *Syst. Biol.*, 52(1), 23-36.
90. Dantas De Araujo, C. Z. & Jaisson, P. 1994. Modes de fondation des colonies chez la fourmi sans reine *Dinoponera quadriceps* Santschi (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Insect. Soc.*, 9, 79-88.
91. Dantas de Araujo, C. Z., Fresneau, D. & Lachaud, J. P. 1990. Données biologiques sur la fondation des colonies de *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insect. Soc.*, 6, 281-286.
92. Davidson D. W., Arias J. A. & Mann J. (2006) An experimental study of bamboo ants in western Amazonia. *Insects Sociaux*, 53, 108-114.
93. Davies, S. J., Villet, M. H., Blomefield, T. M. & Crewe, R. M. 1994. Reproduction and division of labour in *Leptogenys schwabi* Forel (Hymenoptera Formicidae), a polygynous, queenless ponerine ant. *Ethol. Ecol. Evol.*, 6, 507-517.
94. Dejean, A., 1982. Quelques aspects de la prédation chez des fourmis de la tribu des Dacetini (Formicidae - Myrmicinae). Thèse Doct. d'Etat. Université Paul-Sabatier, Toulouse, p. 263.
95. Dejean, A. & Evraerts, C. 1997. Predatory behavior in the genus *Leptogenys*: a comparative study. *J. Insect Behav.*, 10, 177-191.
96. Dejean, A. & Lachaud, J. P. 1994. Ecology and behavior of the seed eating ponerine ant *Brachyponera senaarensis* (Mayr). *Insect. Soc.*, 41, 191-210.
97. Dejean, A. & Suzzoni, J. P. 1997. Surface tension strengths in the service of a ponerine ant: a new kind of nectar transport. *Naturwissenschaften*, 84, 76-79.
98. Dejean, A., Grimal, A., Malherbe, M. C. & Suzzoni, J. P. 1999. From specialization in spider egg predation to an original nesting mode in a "primitive" ant: A new kind of lestopiosis. *Naturwissenschaften*, 86, 133-137.



99. Delabie, J. H. C. 1995. Inquilinismo simultaneo de duas especies de *Centromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae) em cupinzeiros de *Syntermes* sp. (Isoptera, Termitidae, Nasutermitinae). Rev. Bras. Ent., 39, 605-609.
100. Delabie, J.H.C. & Fowler, H.G. (1995) Soil and litter cryptic ant assemblages of Bahian cocoa plantations. Pedobiologia, 39, 423-433.
101. Delabie, J. H. C., Nascimento, I. C., Fonseca, E. C., Sgrillo, R. B., Soares, P. A. O., Casimiro, A. B. & Furst, M. 1997a. Biogeografia das formigas cortadeiras (Hymenoptera; Formicidae; Myrmicinae; Attini) de importância econômica no leste da Bahia e nas regiões periféricas dos Estados vizinhos. Agrotrópica, 9(2), 49–58.
102. Delabie, J. H. C., Lacau, S., Nascimento, I. C., Cassimiro, A. B. & Carzola, I. M. 1997b. Communauté des fourmis de souches d'arbres morts dans trois réserves de la forêt atlantique brésilienne (Hymenoptera, Formicidae). Ecología Austral, 7, 95-103
103. Delabie, J. H. C., Fresneau, D. & Pezon, A. (2000a) Notes on the ecology of *Thaumatomyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) in Southeast Bahia, Brazil. Sociobiology, 36(3), 571-584.
104. Delabie, J. H. C., Fisher, B. L., Majer, J. D. & Wright, I. W. 2000b. Sampling effort and choice of methods. pp 145–154 dans Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity, Agosti, D., Majer, J. D., Alonso, L. & Schultz, T. Smithsonian Institution, Washington, EUA.
105. Delabie, J. H. C., Vasconcelos, H. L., Vilhena, J. M. S. & Agosti, D. 2001. First record of the ant genus *Probolomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) in Brazil. Rev. Biol. Trop., 49, 397-398.
106. Delabie, J. H. C., Jahyny B., Nascimento, I. C., Mariano, C. S. F., Lacau, S., Campiolo, S., Philpott, S. M. & Leponce, M. (2007a) Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic Forest fauna of southern Bahia, Brazil. Biodiversity Conservation, 16, 2359-2384.
107. Delabie, J. H. C., Alves, H. S. R., França, V. C., Martins, P. T. A. & Nascimento, I.C. 2007b. Biogeografia das formigas predadoras do gênero *Ectatomma* (Hymenoptera: Formicidae) no leste da Bahia e regiões vizinhas. Agrotrópica, 19, 13-20.
108. Delabie, J. H. C., Ramos, L. S., Santos, J. R. M., Campiolo, S. & Sanches, C. L. J. 2007c. Mirmecofauna (Hymenoptera; Formicidae) da serapilheira de um cacauzal inundável do agrossistema do rio Mucuri, Bahia: considerações sobre conservação da fauna e controle biológico de pragas. Agrotrópica, 19.
109. Dillenburg, S. R. & Hesp, P. A. 2009. Geology and Geomorphology of Holocene Coastal Barriers of Brazil. Lecture Notes in Earth Sciences 107. 380p.
110. Diehl, E., Junqueira, L. K. & Berti-Filho, E. 2005. Ant and termite mound coinhabitants in the wetlands of Santo Antonio da Patrulha, Rio Grande do Sul, Brazil. Brazilian Journal of Biology, 65(3), 431-437.
111. Diesel, R. 1992. Managing The Offspring Environment - Brood Care In The Bromeliad Crab, *Metopaulias-Depressus*. Behavioral Ecology And Sociobiology, 30, 125-134.
112. Diesel, R. 1997. Maternal control of calcium concentration in the larval nursery of the bromeliad crab, *Metopaulias depressus* (Grapsidae). Proceedings Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences, 264, 1403-1406.



113. Dietemann, V., Peeters, C. & Hölldobler, B. 2004. Gamergates in the Australian ant subfamily Myrmeciinae. *Naturwissenschaften*, 91, 432-435.
114. Dietz, B. H. & Brandão, C. R. F. 1993. Comportamento de Caça e Dieta de *Acanthognathus rudis* Brown & Kempf, Com Comentários Sobre A Evolução da Predação Em Dacetini (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 37(4), 683-692.
115. Diniz, J. L. M. & Brandão, C R. F. 1989. Feeding behavior of *Thaumatomyrmex*. *Notes from Underground*, 2, 13.
116. Diniz, J. L. M., Brandão, C. R. F. & Yamamoto, C. I. 1998. Biology of *Blepharidatta* ants, the sister group of the attini: a possible origin of fungus- ants symbiosis. *Naturwissenschaften*, 85, 270-274.
117. Diniz-Filho, E. M., Pereira, M. P. S., Vargas, A. B., Queiroz, J. M. 2007. Resposta de formigas a introdução de galhos padronizados sobre a serapilheira em ambiente de floresta nativa e plantio de eucalipto. p. 520 dans XVIII Simpósio de Mirmecologia, São Paulo, SP, Brésil. *O Biológico (Suplemento)*, 69.
118. Domingos, D. J. 1983. O ninho de *Armitermes euamignathus* (Isoptera, Termitidae) características gerais, crescimento e associações. *Ciê. Cult.*, 35(6), 783-789.
119. Donoso, D. A., Vieira, J. M. & Wild, A. L. (2006) Three new species of Leptanilloides Mann from Andean Ecuador (Formicidae: Leptanilloidinae). *Zootaxa*, 1201, 47–62.
120. Dreier S., van Zweden J.S. & D'Ettorre P. 2007. Long-term memory of individual identity in ant queens, *Biol. Lett.*, 3, 459–462.
121. Dubois, A. 1991. Systématique et écologie : le point de vue d'un systématicien. *Biosystema* 6: 71-106.
122. Duangphakdee, O., Koeniger, N., Deowanish, S., Hepburn, H. R. & Wongsiri, S. 2009. Ant repellent resins of honeybees and stingless bees. *Insectes Sociaux*, 56, 333-339.
123. Dubois A. (2003) The relationships between taxonomy and conservation biology in the century of extinctions. *Comptes Rendus Biologies*, 326, S9-S21.
124. Duffey, S. S. 1980. Sequestration Of Plant Natural-Products By Insects. *Annual Review Of Entomology*, 25, 447-477.
125. Dutra C. C. & Galbiati C. 2009. Comportamento de formigas (Hymenoptera: Formicidae) inquilinas de cupins (Isoptera: Termitidae) em pastagem. *EntomoBrasilis*, 2, 37-41.
126. Edwards, R. L. & Edwards, A. D. 2006. Life history and ecology of the armored spider *Monoblemma muchmorei* (Araneae, Tetrablemmidae). *Journal Of Arachnology*, 34, 599-609.
127. Eisner, T. & Silberglied, R. E. (1988) A chrysopid larva that cloaks itself in mealybug wax. *Psyche*, 95, 15–20.
128. Eisner, T., Hicks, K., Eisner, M. & Robson, D. S. 1978. Wolf-In-Sheeps-Clothing Strategy Of A Predaceous Insect Larva. *Science*, 199, 790-794.
129. Eisner, T., Eisner, M. & Deyrup, M. 1996. Defense mechanisms of arthropods. 142. Millipede defense: Use of detachable bristles to entangle ants. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America*, 93, 10848-10851.
130. Emery, C. 1895a. Note sur les fourmis du Chili, avec descriptions de deux espèces nouvelles. *Actes de la Société Scientifique du Chili*, 4, 213-216.



131. Emery, C. 1895b. Deuxième note sur les fourmis du Chili. Actes de la Société Scientifique du Chili, 5, 10-18.
132. Emery, C. 1901. Notes sur les sous-familles des dorylines et ponérines (famille des Formicidae). Annales de la Société Entomologique de Belgique, 45, 32-54.
133. Emery, C. 1911. Hymenoptera, Fam. Formicidae, Subfam. Ponerinae. dans Genera Insectorum, Wytsman, P. Fasc. 118. Bruxelles, Belgique. 125p.
134. Emsley, M.G. 1965. Speciation in *Heliconius* (Lep., Nymphalidae): Morphology and geographic distribution. Zoologica, 50, 191-254. (dans Haffer 2008).
135. Endler, J. 1982. Pleistocene forest refuges: fact or fancy? pp. 641-657 Biological Diversification in the Tropics Prance, G. T. Columbia University Press, New York, EUA. (dans Haffer 2008).
136. Espadaler, X. & Lopez-Soria, L. 1991. Rareness of certain Mediterranean ant species: Fact or artifact? Insectes Sociaux, 38, 365-77.
137. Esri .2002. ArcView GIS version 3.3 2002. Environmental Systems Research Institution Inc.
138. Evans, H. E. 1977. Commentary: Extrinsic versus Intrinsic Factors in the Evolution of Insect Sociality. BioScience, 27(9), 613-617.
139. Feitosa, R. M., Brandão, C.R.F. & Diniz, J. L. M. (2008) Revisionary studies on the enigmatic Neotropical ant genus *Stegomyrmex* Emery, 1912 (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae), with the description of two new species. Journal of Hymenoptera Research, 17(1), 64-82.
140. Felsenstein, J. (1985) Phylogenies and the comparative method. Am. Natur., 125, 1-15.
141. Fénéron, R., Durand, J.-L. & Jaisson P. 1996. Relation between behaviour and physiological maturation in a Ponerine ant. Behaviour, 133, 791–806.
142. Fernández, F. 2004. Adelomyrmecini new tribe and *Cryptomyrmex* new genus of myrmicine ants (Hymenoptera: Formicidae). Sociobiology, 44(2), 325-335.
143. Fisher, B. L. 1998. Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Reserve Special d'Ajanaharibe Sud and on the western Masoala Peninsula, Madagascar. Fieldiana Zoology, 90, 39-67.
144. Fisher, B. L. & Smith, M. A. 2008. A Revision of Malagasy Species of *Anochetus* Mayr and *Odontomachus* Latreille (Hymenoptera: Formicidae). PLoS ONE, 3(5), e1787.
145. Foitzik, S. & Heinze, J. 1999. Non-random size differences between sympatric *Leptothorax* ants. Entomologia Generalis, 24, 65-74.
146. Fonseca, C. R. 1993. Nesting space limits colony size of the plant-ant *Pseudomyrmex concolor*. Oikos, 67, 473-482.
147. Fontenla, J. L. 1995. Nueva especie de *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) de Cuba. Avacient, 13, 20-24.
148. Forel, A. 1874. Les fourmis de la Suisse. Systématique. Notices anatomiques et physiologiques. Architecture. Distribution géographique. Nouvelles expériences et observations de mœurs. Neue Denkschriften der Allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften, 26, 1-452.



149. Forel, A. 1893. Formicides de l'Antille St. Vincent, récoltées par Mons. H. H. Smith. Transactions of the Entomological Society of London, 1893, 333-418.
150. Forel, A. 1896. Ants' nests. Annual Report of the Smithsonian Institution, 1894, 479-505.
151. Forel, A. 1901. Fourmis termitophages, lestobiose, *Atta tardigrada*, sous-genres d'Euponera. Ann. Soc. Entomol. Belg., 45, 389-398.
152. Forel, A. 1903. Faune myrmécologique des noyers dans le canton de Vaud. Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles, 39, 83-94.
153. Forel, A. 1920. Les fourmis de la Suisse. Notice anatomiques et physiologique, architecture, distribution géographique, nouvelles expérience et observations de mœurs. Seconde édition revue et corrigée. Imprimerie Coopérative, La Chaux-de-Fonds, La Chaux-de-Fonds, Suisse. 333 pp.
154. Foster K. R., Wenseleers T. & Ratnieks F. L. W. (2006a) Kin selection is the key to altruism. Trends Ecol. Evol., 21, 57-60.
155. Foster K. R., Wenseleers T., Ratnieks F. L. W. & Queller D. C. (2006b) There is nothing wrong with inclusive fitness. Trends Ecol. Evol., 21, 599-600.
156. Fox, C. W. & Czesak, M. E. 2000. Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. Ann. Rev. Entomol., 45, 341-369.
157. Fowler, H. G. 1993. Use of fallen cocoa pods by ants (Hymenoptera: Formicidae) in Southeastern Brazil. Journal of the Kansas Entomological Society, 66(4), 444-446.
158. Fowler, H. G., Forti, L. C., Brandão, C. R. F., Delabie, J. H. C. & Vasconcelos, H. L. d. 1991. Ecologia nutricional de formigas. pp. 141-233 dans Ecologia nutricional de insetos e suas implicacoes no manejo de pragas, Panizzi, A. R. & Parra, J. R. P.). Editora Manole & CNPq, São Paulo, Brésil. 359p.
159. Frederickson, M. E. 2006. The reproductive phenology of an Amazonian ant species reflects the seasonal availability of its nest sites. Oecologia, 149, 418-427.
160. Gadagkar, R. 1997. Social evolution-has nature ever rewound the tape? Curr. Sci., 72, 950-956.
161. García, J. A., Barois, I., Negrete-Yankelevich, S. & Santos, M. 2007. Diversity of the Soil Macrofauna in Santa Marta Los Tuxtlas, Veracruz Mexico. sans référence. 61 pp.
162. García Cárdenas, R., Zabala, G. A. & Botero, J. E. 2008. Hormigas cazadoras (Formicidae: grupos Poneroides y Ectatomminoides) en paisajes cafeteros de Colombia. pp. 461-478 dans Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia, Jiménez, E., Fernández, F., Arias T. M. & Lozano-Zambrano, F.H. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombie. 609 p.
163. Givnish, T. J. & Sytsma, K. J. 1997. Molecular evolution and adaptive radiation. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
164. Goetsch, W. & Menozzi, C. 1935. Die Ameisen Chiles. Konowia, 14, 94-102.
165. Goldberg, E. E & Lande, R. 2007. Species' borders and dispersal barriers. The American Naturalist, 170, 297-304.
166. Gotwald, W.H. 1969. Comparative morphological studies of the ants, with particular reference to the mouthparts. Cornell University Agricultural Experiment Station Memoir, 408, 1-50.



167. Griffin A. S. & West S. A. 2002. Kin selection: fact and fiction. *Trends Ecol. Evol.*, 17, 15-21.
168. Groc, S., Orivel, J., Dejean, A., Jean-Michel, M., Etienne, M.-P., Corbara, B. & Delabie, J. H. C. 2009. Baseline study of the leaf-litter ant fauna in a French Guianese forest. *Insect Conservation and Diversity* 2(3): 183-193.
169. Gröning J. & Hochkirch A. 2008. Reproductive interference between animal species. *The Quarterly Review of Biology*, 83, 257-282.
170. Guerrieri, F. J., Nehring, V., Jorgensen C. G., Nielsen, J., Galizia, C. G. & d'Ettorre P. 2009. Ants recognize foes and not friends. *Proc R Soc B*, 276(1666):2461-2468.
171. Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165,131-137.
172. Haffer, J. 1970. Art-Entstehung bei einigen Waldvögeln Amazoniens. *J. Ornithol.*, 111, 285-331. (dans Haffer 2008).
173. Haffer, J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation*, 6, 451-476.
174. Haffer, J. 2008. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Braz. J. Biol.*, 68(4, Suppl.), 917-947.
175. Haffer, J. & Prance, G.T. (2001) Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana*, 16, 579-607.
176. Hall, J. P. W., Robbins R.K. & Harvey D.J. (2004) Extinction and biogeography in the Caribbean: new evidence from a fossil riodinid butterfly in Dominican amber. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271(1541), 797-801.
177. Halpin, Z. T. 1980. Individual odors and individual recognition: review and commentary. *Biol. Behav.*, 5, 233-248.
178. Hamilton, W. D. (1964a). The Genetical Evolution of Social Behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 1-16.
179. Hamilton, W. D. (1964b). The Genetical Evolution of Social Behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 17-52.
180. Hamilton, W. D. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 3, 193-232.
181. Hansell, M. H. 1987. Nest building as a facilitating and limiting factor in the evolution of eusociality in the Hymenoptera. *Oxford Surv. Evol. Biol.*, 4, 155-181.
182. Hansell, M. H. 2005. *Animal architecture*. Oxford University Press, Oxford pp 321.
183. Haskins, C. P. 1970. Researches in the biology and social behavior of primitive ants. pp. 355-388 dans *Development and evolution of behavior* Aronson, L. R., Tobach, E., Lehrman, D. S. & Rosenblatt, J. S., W. H. Freeman, San Francisco, EUA. 656p.
184. Haydar, D. Y., Rodríguez, F. L. & Moreno, G. L. C. 2008. Composición y distribución espacio-temporal de las hormigas cazadoras (Formicidae: grupos Poneroides y Ectatomminoides) en tres fragmentos de bosque seco tropical del departamento del Atlántico, Colombia. pp. 497-511 dans *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*, Jiménez, E., Fernández, F., Arias T. M. & Lozano-Zambrano, F.H. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. 609 p.



185. Hays, J. D., Imbrie, J. & Shackleton, N. J. 1976. Variations in the Earth's orbit: pacemaker of the ice ages. *Science*, 194, 1121-1132.
186. Hedges, S. B. 1996. Historical biogeography of West Indian vertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 27, 163-196.
187. Hedges, S. B. 2001. Caribbean biogeography: an overview. Pp 15-33 In C. A. Woods and F. E. Sergile (eds.), *Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
188. Hedges S.B. 2006. Paleogeography of the Antilles and origin of West Indian terrestrial vertebrates. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93, 231-244.
189. Hedges, S. B., Hass, C. A. & Maxson, L. R. 1992. Caribbean biogeography: Molecular evidence for dispersal in West Indian terrestrial vertebrates. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 89, 1909-1913.
190. Hefetz, A. 2007. The evolution of hydrocarbon pheromone parsimony in ants (Hymenoptera: Formiciade) – interplay of colony odor uniformity and odor idiosyncrasy. A review. *Myrmecol. News*, 10, 59 -68.
191. Heinze, J. 2008a. The demise of the standard ant (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 11, 9-20.
192. Heinze, J. 2008b. Social plasticity: ecology, genetics, and the structure of ant societies. pp 129–150 dans Korb, J., Heinze, J. *The ecology of social evolution*. Springer, Heidelberg, Allemagne.
193. Heinze, J. & Tsuji, K. (1995) Ant reproductive strategies. *Res Popul. Ecol* 37:135-149
194. Heinze, J., Hölldobler, B. & Alpert, G. 1999. Reproductive conflict and division of labor in *Eutetramorium mocquersyi*, a myrmicine ant without morphologically distinct female reproductives. *Ethology*, 105, 701-717.
195. Henderson, G., Hoffman, G. D. & Jeanne, R. L., Predation *on* cercopids and material use of the spittle in aphid-tent construction by prairie ants. *Psyche* 97: 43-54.
196. Hermann, H. R. & Blum, M. S. 1981. Defensive mechanisms in the social Hymenoptera. pp. 77-197 dans *Social insects*. Volume 2, Hermann, H. R. Academic Press, New York, EUA. 491p.
197. Hershkovitz, P. 1977. *Living New World monkeys (Platyrrhini)*. Chicago: University of Chicago Press. (dans Haffer 2008).
198. Herzog, T. R. R., Fernandes, W. D., Santos, H. R. & Novelino, J. O. 2004. Artrópodes co-habitanes em termiteiros de *Cornitermes cumulans* (Kollar, 1832), no município de Dourados-MS. Dans : *FertBio2004*, 2004, Lages-MS. CD do evento: PDF\Bg 41.pdf. Viçosa-MG : Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2004.
199. Hines, H. M., Hunt, J. H., O'Connor, T. K., Gillespie, J.J. & Cameron, S. A. 2007. Multigene phylogeny reveals eusociality evolved twice in vespid wasps. *PNAS*, 104, 3295–3299.
200. Hölldobler, B. 1982. Communication, raiding behavior and prey storage in *Cerapachys* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 89, 3-23.
201. Hölldobler, B. 1995. The chemistry of social regulation: multicomponent signals in ant societies. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 92, 19-22.



202. Hölldobler, B. & Bartz, S. H. 1985. Sociobiology of reproduction in ants. pp. 237-257 dans *Experimental behavioral ecology and sociobiology: in memoriam Karl von Frisch, 1886-1982*, Hölldobler, B. & Lindauer, M. Sinauer Associates, Sunderland, Mass EUA.
203. Hölldobler, B. & Haskins, C. P. 1977. Sexual calling behavior in primitive ants. *Science*, 195, 793-794.
204. Hölldobler B. & Wilson E. O. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, EUA. 732pp.
205. Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 2009. *The Superorganism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies*. W.W. Norton, London., Angleterre. 522 p.
206. Hölldobler, B., Liebig, J. & Alpert, G. D. 2002. Gamergates in the myrmicine genus *Metapone* (Hymenoptera: Formicidae). *Naturwissenschaften*, 89, 305-307.
207. Honma, A., Oku, S. & Nishida, T. (2006) *Adaptive significance of death feigning posture as a specialized inducible defense against gape-limited predators*. *Proc. R. Soc. B*, 273, 1631-1636
208. Huber, J. T. 2009. Biodiversity of Hymenoptera. pp. 303-324. Chapitre 12 dans : *Insect Biodiversity: Science and Society*, Footitt, R. G. & Adler, P.H. Chichester, West Sussex, RU. 654p.
209. Hughes, D. P., Moya-Roygoza, G. & Kathirithamby, J. 2003. The first record among Dolichoderinae (Formicidae) of parasitism by Strepsiptera. *Insect. Soc.*, 50, 148-150.
210. Hughes, W. O. H, Oldroyd, B. P., Beekman, M. & Ratneiks, F. L. W. 2008. Ancestral Monogamy Shows Kin Selection is Key to the Evolution of Eusociality. *Science*, 320, 1213-1216.
211. Hutchinson G. E. 1959 *Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?* *American Naturalist*, 93, 145-159.
212. Issa, S. & Jaffé, K. 1996. Aspectos ecológicos de *Nasutitermes corniger* (Termitidae:Nasutitermitinae) en Barlovento, Edo. Miranda. *Boletín de Entomología Venezolana*, 11(1), 33-38.
213. Ishii, K. 1997. Comparative biological study of the penicillate diplopods in Japan (Diplopoda, Penicillata). *Entomologica Scandinavica*, 257-262.
214. Ito, F. 1991. Preliminary report on queenless reproduction in a primitive ponerine ant *Amblyopone* sp. (*reclinata* group) in West Java, Indonesia. *Psyche*, 98, 319-322.
215. Ito, F. 1994. Colony composition of two Malaysian ponerine ants, *Platythyrea tricuspidata* and *P. quadridenta*: sexual reproduction by workers and production of queens (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 101, 209-218.
216. Ito, F. 1993. Functional monogyny and dominance hierarchy in the queenless ponerine ant *Pachycondyla* (= *Bothroponera*) sp. in West Java, Indonesia (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, 95, 126-140.
217. Ito, F. 1993. Social organization in a primitive ponerine ant- queenless reproduction, dominance hierarchy and functional polygyny in *Amblyopone* sp. (*reclinata* group) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *J. Nat. Hist.*, 27, 1315-1324.
218. Ito, F. 1997. Colony composition and morphological caste differentiation between ergatoid queens and workers in the ponerine ant genus *Leptogenys* in the oriental tropics. *Ethol. Ecol. Evol.*, 9, 335-343.



219. Ito, F. 1998. Colony composition and specialized predation on millipedes in the enigmatic ponerine ant genus *Probolomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae). *Insect. Soc.*, 45, 79-83.
220. Ito, F. 1999. Male behavior and regulation of worker mating in a ponerine ant, *Pachycondyla (Bothroponera)* sp. (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.*, 12, 193-198.
221. Ito, F. 2001. Specialized predation on arthropod eggs in a myrmicine ant, *Calyptomymex* sp. (Hymenoptera, Formicidae), in the Oriental tropics. *Tropics* 10: 405-407.
222. Ito, F. & Gobin B. 2008. Colony composition and behaviour of a queen and workers in the Oriental ectatommine ant *Gnamptogenys cribrata* (Emery) 1900 in West Java, Indonesia. *Asian Myrmecology*, 2, 103-107.
223. Ito, F. & Higashi, S. 1991. A linear dominance hierarchy regulating reproduction and polyethism of the queenless ant *Pachycondyla sublaevis*. *Naturwissenschaften*, 78, 80-82.
224. Iturralde-Vinent, M. A. 2005. La paleogeografía del Caribe y sus implicaciones para la biogeografía histórica. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 25-26, 49-78.
225. Iturralde-Vinent, M. A. 2007. Meso-Cenozoic Caribbean Paleogeography: Implications for the Historical Biogeography of the Region. *International Geology Review*, 48(9), 791-827.
226. Iturralde-Vinent, M. & MacPhee, R. D. E. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: Implications for Cenozoic biogeography. *Amer. Mus. Nat. Hist. Bull.*, 238, 1-95.
227. Iwata, K. 1941. Natural ennemy to *Anthrenus verbaci* Linnaeus. *Japanese journal of entomology*, 15(1), 50-51.
228. Iwata, K. 1955. The comparative anatomy of the ovary in Hymenoptera. Part I. Aculeata. *Mushi* 29:17-34.
229. Iwata, K. 1959a. The comparative anatomy of the ovary in. Hymenoptera. Part 3. Braconidae (including Aphidiidae), with descriptions of ovarian eggs. *Kontyu*, 27, 231-236.
230. Iwata, K. 1959b. The comparative anatomy of the ovary in Hymenoptera. Part IV. Proctotrupeoidea and Agriotypidae (Ichneumonidae) with description of ovarian eggs. *Kontyu*, 27, 18-20.
231. Iwata, K. 1964. Egg giantism in subsocial Hymenoptera, with ethological discussion on tropical bamboo carpenter bees. *Nature Life Southeast Asia*, 3, 399-435.
232. Iwata, K. & Sakagami, S. F. 1966. Gigantism and dwarfism in bee eggs in relation to the mode of life, with notes on the number of ovarioles. *Japanese Journal of Ecology*, 16, 4-16.
233. Jaffe, K., Ramos, C. & Issa, S. (1995) Trophic interactions between ants and termites that share common nests. *Ann. Am. Entomol. Soc.*, 24(3), 328-333.
234. Jahyny B., Lacau S., Delabie J.H.C. & Fresnau D. 2008. Le genre *Thaumatomyrmex* Mayr 1887, cryptique et prédateur spécialiste de Diplopoda Penicillata. pp. 329-346 dans dans *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*, Jiménez, E., Fernández, F., Arias T. M. & Lozano-Zambrano, F.H. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombie. 609 p.
235. Jaisson, P., Fresneau, D. & Lachaud, J. P. 1988. Individual traits of social behavior in ants. pp. 1-51 dans *Interindividual behavioral variability in social insects*, Jeanne, R. L. Westview Press, Boulder, EUA.
236. Jaisson, P., Fresneau, D., Taylor, R. W. & Lenoir, A. 1992. Social organization in some primitive Australian ants. I. *Nothomyrmecia macrops* Clark. *Insect. Soc.*, 39, 425-438.



237. Jeanne, R. L. 1975. Adaptiveness Of Social Wasp Nest Architecture. *Quarterly Review Of Biology*, 50, 267-287.
238. Jessen, K. & Maschwitz, U. 1986. Orientation and recruitment behavior in the ponerine ant *Pachycondyla tessierinoda* (Emery): laying of individual-specific trails during tandem running. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 19, 151-155.
239. Johnson K. 1991. Cladistics and the biogeography of two trans-caribbean hairstreak butterfly genera: *Neosiostrymon* and *Terra Am. Mus. Novit.*, 3011, 1-43
240. Kaspari, M. 1993. Removal of seeds from Neotropical frugivore droppings: ant responses to seed number. *Oecologia*, 95, 81-88.
241. Kaspari, M. 1996a. Litter Ant Patchiness at the 1-m² scale: disturbance dynamics in three Neotropical forests. *Oecologia*, 107, 265-273.
242. Kaspari, M. 1996b. Testing Resource-Based Models of Patchiness in Four Neotropical Litter Ant Assemblages. *Oikos*, 76(3), 443-454.
243. Kaspari, M. & Vargo E. L. 1995. Colony size as a buffer against seasonality: Bergmann's rule in social insects. *American Naturalist*, 145, 610-632.
244. Kaspari, M., Pickering, J. & Windsor, D. 2001. The reproductive flight phenology of a Neotropical ant assemblage. *Ecol. Entomol.*, 26, 245-257.
245. Kempf, W. 1954. A descoberta do primeiro macho do género *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera, Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 1, 47-52.
246. Kempf, W. W. 1959. *Insecta Amapaensia*. - Hymenoptera: Formicidae. *Studia Entomologica*, 2, 209-218.
247. Kempf, W. W. 1960. *Insecta Amapaensia*. - Hymenoptera: Formicidae (segunda contribuição). *Studia Entomologica*, 3, 385-400.
248. Kempf, W. W. 1970. *Catalogo das formigas do Chile*. *Papeis Avulsos de Zoologia*, 23, 17-43.
249. Kempf, W. 1975. A revision of the Neotropical ponerine ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica*, 18, 95-126.
250. Key, K. H. L. 1981. Species, parapatry, and the morabine grasshoppers. *Systematic Zoology*, 30(4), 425-458.
251. Kikuchi, T. & Tsuji, K. 2005. Unique social structure of *Probolomyrmex longinodus*. *Entomol. Sci.*, 8, 1-3.
252. Kikuchi T, Tsuji K, Ohnishi H, Le Bleton J (2007) Caste-biased acceptance of non-nestmates in a polygynous ponerine ant. *Anim. Behav* 73:559–565
253. Kirby, M. X., Jones, D. S. & MacFadden, B.J. 2008. Lower Miocene Stratigraphy along the Panama Canal and Its Bearing on the Central American Peninsula. *PLoS ONE*, 3(7), e2791.
254. Köppen, W. 1936. *Das geographische System der Klimate* (Handbuch der Klimatologie, Bd. 1, Teil C).
255. Kusnezov, N. 1963. *Zoogeografia de las hormigas en Sudamerica*. *Acta Zoologica Lilloana*, 19, 25-186.



256. Lacau, S. 2005. Morphologie et systématique phylogénétique du genre *Typhlomyrmex* Mayr, 1862 (Formicidae : Ectatomminae). Thèse de Doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, France. 243 p.
257. Lacau, S., Villemant, C., Jahyny, B., Ramos Lacau, L.S., Delabie, J. H. C. & Bueno, O. C. 2007. O Larval Hemolymph Feeding : um comportamento alimentar original das formigas (Hymenoptera: Formicidae). *O Biológico*, 69, 121-128.
258. Lacau, S., Villemant, C., Jahyny, B. & Delabie J. H. C. 2008. *Typhlomyrmex* Mayr, 1862 : un genre meconnu de petites fourmis cryptiques et predatrices (Ectatomminae : Typhlomyrmecini). pp. 241-283 dans dans *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*, Jiménez, E., Fernández, F., Arias, T. M. & Lozano-Zambrano, F.H. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombie. 609 p.
259. LaPolla, J. S., Suman, T., Sosa-Calvo, J. & Schultz T. R. 2007. Leaf litter ant diversity in Guyana. *Biodiversity and Conservation*, 16, 491-510.
260. Lattke, J. E. 1990. Revision del genero *Gnamptogenys* en Venezuela
261. Lattke, J. E. 2003. Biogeografía de las hormigas neotropicales. Pp 65-85 dans: *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Fernández, F. (eds.). Instituto de Investigación de Recurso Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
262. Lattke, J. E. 2007. Retos biogeográficos de las hormigas del trópico Americano. *Biológico*, 69(suplemento 2), 213-216.
263. Le Masne, G. 1953. Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 15, 1-56.
264. Liebherr, J. K. 1988. General Patterns in West Indian Insects, and Graphical Biogeographic Analysis of Some Circum-Caribbean Platynus Beetles (Carabidae). *Systematic zoology* 37(4) : 385-409
265. Liebherr, J. K. & Godwin W. B. 2004. Giant Platynus beetle from Panama (Coleoptera: Carabidae) overturns circum-Caribbean vicariance hypothesis. *Carib. J. Sci.*, 40, 41-51.
266. Liebig, J., Hölldobler, B. & Peeters, C. 1998. Are ant workers capable of colony foundation? *Naturwissenschaften*, 85, 133-135.
267. Lin, N. & Michener, C. D. 1972. Evolution of sociality in insects. *Q. Rev. Biol.*, 47, 131-159.
268. Longino, J. 1988. Notes on the taxonomy of the Neotropical ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). pp. 35-42. dans *Advances in Myrmecology*, Trager, J.C.. Brill E.J., Leiden, New York, NY, EUA. 551p.
269. Longino, J. 2005a. The Genus *Thaumatomyrmex* in Costa Rica. URL: <http://www.evergreen.edu/ants/genera/thaumatomyrmex/specieslist.html>. [Date d'accès à la page: 15/07/2009].
270. Longino, J. T. 2005b. Complex nesting behavior by two Neotropical species of the ant genus *Stenamma* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica*, 37, 670-675.
271. Longino, J. T. 2006. New species and nomenclatural changes for the Costa Rican ant fauna (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecologische Nachrichten*, 8, 131-143.
272. Longino, J. T., Coddington J. & Colwell R. K. 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology*, 83, 689-702



273. Losos, J. B., Naeem, S. & Colwell, R.K. 1989. Hutchinsonian ratios and statistical power. *Evolution*, 43, 1820-1826.
274. Mac Nally, R. C. 1988. On the statistical significance of the Hutchinsonian size-ratio parameter. *Ecology*, 69, 1974-1982.
275. Machado, G. & Raimundo, R. L. G. 2001. Parental investment and the evolution of subsocial behaviour in harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Ethology Ecology & Evolution* 13:133–150.
276. MacKay W. P. 1993. A review of the New World ants of the genus *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 22, 1-148.
277. Mackay, W., Mackay, E. 2004. Genus *Thaumatomyrmex*. URL: <http://www.utep.edu/leb/ants/Thaumatomyrmex.doc>. [Date d'accès à la page: 20050128]. Date d'actualisation 200405.
278. Mackay, W. & Mackay, E. 2008. Revision of the ants of the genus *Simopelta* Mann. In: *Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadores de Colombia*. Jiménez, E., Fernández, F., Arias, T. & Lozano, F. eds., 609 pp. Institución de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, pages 285-328.
279. MacPhee, R.D.E. & Iturralde-Vinent, M. 2005. The Interpretation of Caribbean Paleogeography: Reply to Hedges. pp. 175-184 dans *Proceedings of the International Symposium "Insular Vertebrate Evolution: the Palaeontological Approach"*. Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears, 12, Alcover, J. A. & Bover, P.
280. Majer J. D. & Delabie J. H. C. 1994. Comparison of the ant communities of annually inundated and terra firme forests at Trombetas in the Brazilian Amazon. *Insectes Sociaux*, 41, 343-359.
281. Makhan, D. 2007. *Thaumatomyrmex soesilae* sp. nov. from Suriname (Hymenoptera: Formicidae). *Calodema Supplementary Paper*, 58, 1-3.
282. Mann, W. M. 1920. Additions to the ant fauna of the West Indies and Central America. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 42, 403-439.
283. Mann, W. M. 1922. Ants from Honduras and Guatemala. *Proceedings of the U.S. National Museum*, 61, 1-54.
284. Mariano, C. D. F., Pompolo, S. D., Barros, L. A. C., Mariano-Neto, E., Campiolo, S. & Delabie, J. H. C. 2008. A biogeographical study of the threatened ant *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) using a cytogenetic approach. *Insect Conservation and Diversity*, 1, 161-168.
285. Marinho, C. G. S., Zanetti, R., Delabie, J. H. C., Schlindwein, M. N. & Ramos L. S. 2002. Diversidade de formigas (Hymenoptera: Formicidae) da serapilheira em Eucaliptais (Myrtaceae) e área de Cerrado de Minas Gerais. *Neotropical Entomology*, 31(2), 187-195.
286. Marques Silva, S., Matiello, C. P. G., Delabie, J. H. C., Mariano, C. d. S. F., Zanuncio, J. C. & Serrão, J. E. 2006. Sensilla and secretory glands in the antennae of a primitive ant: *Dinoponera lucida* (Formicidae: Ponerinae). *Microsc. Res. Tech.*, 69, 885-890.
287. Marroig, G. & Cerqueira, R. 1997. Plio-Pleistocene South American history and the Amazon Lagoon hypothesis: a piece in the puzzle of Amazonian diversification. *J. Comp. Biol.*, 2(2), 103-119. (dans Haffer 2008).



288. Martins, L. C. B., Santos, J. M., Nascimento, I., Lopes, N. S & Delabie, J. H. C. 2006. Assembléias de Formicidae epigéas no entorno do Parque Nacional da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Sitientibus Série Ciências Biológicas*, 6, 306-316.
289. Martius, C. 1994. Termite nests as structural elements of the Amazon floodplain forest. *Andrias*, 13, 137-150.
290. Martius, C., Höfer, H., Verhaagh, M., Adis, J. & Mahnert, V. 1994. Terrestrial arthropods colonizing an abandoned termite nest in an floodplain forest of the Amazon river during the flood. *Andrias*, 13, 17-22.
291. Masuko, K. 1986. Larval hemolymph feeding: a nondestructive parental cannibalism in the primitive ant *Amblyopone silvestrii* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 19, 249-255.
292. Masuko, K. 1987. Ecology and sociobiology of the primitive ant *Amblyopone silvestrii* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). Thèse de Doctorat, Tokyo Metropolitan University, Tokyo, Japon. 200p.
293. Masuko, K. 1994. Specialized predation on oribatid mites by two species of the ant genus *Myrmecina* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 101, 159-174.
294. Masuko, K. 2003. Analysis of brood development in the ant *Amblyopone silvestrii*, with special reference to colony bionomics. *Entomol. Sci.*, 6, 237-245.
295. Masuko, K. 2009. Studies on the Predatory Biology of Oriental Dacetine Ants III. Predation on Gamasid Mites by *Pyramica mazu* with a Supplementary Note on *P. hexamerus*.pdf
296. Mayer, V. E. & Voglmayr H. 2009. Mycelial carton galleries of *Azteca brevis* (Formicidae) as a multi-species network. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 276(1671), 3265-3273.
297. Mayle, F. E. 2004. Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. *J. Quat. Sci.*, 19, 713-720.
298. Mayle, F. E. 2006. The late quaternary biogeographical history of South American seasonally dry tropical forests: Insights from Palaeo-ecological data. *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*, 395-416.
299. Mayle F.E., Burbridge R. & Killeen T.J. 2000 Millennial-scale dynamics of southern Amazonian rain forests. *Science*, 290, 2291-2294.
300. McDade, L. A., Bawa, K. S., Hespeneheide, H. A. & Hartshorn, G. S. 1994. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Univ. Chicago Press, Chicago, Illinois, EUA. 493 p.
301. McGlynn T. P. 2006. Ants on the move: Resource limitation of a litter-nesting ant community in Costa Rica. *Biotropica*, 38, 419-427.
302. McGlynn, T. P. 2007. Serial monodomy in ants: an antipredator strategy? *Ecological Entomology*, 32, 621-626.
303. McMahan, E. A. 1982. Bait-And-Capture Strategy Of A Termite-Eating Assassin Bug. *Insectes Sociaux*, 29, 346-351.
304. Mill, A. E. 1984. Termitarium cohabitation in Amazonia. pp. 129-137 dans *Tropical Rain forest: The Leeds Symposium*, Chadwick, A.C. & Sutton, S.L. 335p.



305. Moffett, M. W. 1985. Revision of the genus *Myrmoteras* (Hymenoptera: Formicidae). *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 151, 1-53.
306. Moffett, M. W. 1986. Mandibles that snap: notes on the ant *Mystridium camillae* Emery. *Biotropica*, 18, 361-362.
307. Moffett, M. W. 1986. Revision of the myrmicine genus *Acanthomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 151, 55-89.
308. Molet M., Van Baalen M. & Peeters C. 2008 Shift in colonial reproductive strategy associated with a tropical-temperate gradient in *Rhytidoponera* ants. *American Naturalist*, 172, 75-87.
309. Monnin, T. 2006. Chemical recognition of reproductive status in social insects. *Annales Zoologici Fennici*, 43, 515-530.
310. Monnin T. & Peeters C. 1998. Monogyny and the regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Animal Behaviour*, 55, 299-306.
311. Monnin, T. & Peeters, C. 1999. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behav. Ecol.*, 10, 323-332.
312. Monnin, T. & Peeters, C. 2008. How many gamergates is an ant queen worth? *Naturwissenschaften*, 95, 109-116.
313. Monnin, T. & Ratnieks, F. L. W. 2001. Policing in queenless ponerine ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 50, 97-108.
314. Moreau, C. S., Bell, C. D., Vila, R., Archibald, S. B. & Pierce, N. E. 2006. Phylogeny of the Ants: Diversification in the Age of Angiosperms. *Science*, 312, 101-104.
315. Moreau, C. S. 2009. Inferring ant evolution in the age of molecular data (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 12, 201-210.
316. Mori, S. A. 1989. Eastern Extra-Amazonian Brazil. Dans: *Floristic Inventory of Tropical Countries: The Status of Plant Systematics*. The New York Botanical Garden, New York, EUA.
317. Morini, M. S. d. C., Yashima, M., Zene, F. Y., Rosa da Silva, R. & Jahyny, B. 2004. Observations on the *Acanthostichus quadratus* (Hymenoptera: Formicidae: Cerapachyinae) visiting underground bait and fruits of the *Syagrus romanzoffiana*, in an area of the Atlantic Forest, Brazil. *Sociobiology*, 43, 573-578.
318. Moritz, C., J. L. Patton, C. J. Schneider & Smith, T. B. 2000. Diversification of rainforest faunas: An integrated molecular approach. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 31:533-563.
319. Morrison L.W. 1998. A review of Bahamian ant (Hymenoptera: Formicidae) biogeography. *Journal of Biogeography*, 25, 561-571
320. Morrone, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Manuales y Tesis SEA 3, Zaragoza, España. 148 pp.
321. Morrone J. J. 2006 Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands, based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annu. Rev. Entomol.*, 51, 467-494.
322. Murphy, R. C. 1955. Feeding habits of the everglade kite (*Rostrhamus sociabilis*). *The Auk*, 72, 204-205.



323. Nakata, K. 1995. Age polyethism, idiosyncrasy and behavioural flexibility in the queenless ponerine ant, *Diacamma* sp. *J. Ethol.*, 13, 113-123.
324. Nakata, K., Tsuji, K., Hölldobler, B. & Taki, A. 1998. Sexual calling by workers using the metatibial glands in the ant, *Diacamma* sp., from Japan (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.*, 11, 869-877.
325. Nguyen Duy-Jacquemin, M. 2006. *Condexenus*, a new genus of the millipede family Synxenidae (Diplopoda, Polyxenida) from Namibia. *Norwegian Journal of Entomology*, 53, 237-248.
326. Nguyen Duy-Jacquemin, M. & Geoffroy, J.-J.. 2003. A revised comprehensive checklist, relational database, and taxonomic system of reference for the bristly millipedes of the world (Diplopoda, Polyxenida). *African Invertebrates*, 44, 89-101.
327. Nguyen Duy-Jacquemin, M. & Azar, D. 2004. The oldest records of Polyxenida (Myriapoda, Diplopoda): New discoveries from the Cretaceous ambers of Lebanon and France. *Geodiversitas*, 26, 631-641.
328. Nyffeler, M. & Symondson, W. O. C. 2001. Spiders and harvestmen as gastropod predators. *Ecological Entomology*, 26, 617-628.
329. O'Keefe, S. T. & Agosti, D. 1998. A new species of *Probolomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Guanacaste, Costa Rica. *J. N. Y. Entomol. Soc.*, 105, 190-192.
330. O'Neil, K. M. 2001. *Solitary wasps: Behavior and natural history*. Ithaca, New York: Comstock Publishing Associates
331. Oliveira, M. A., Della Lucia, T. M. C., Araújo, M. S. & Cruz, A. P. da 1995. A fauna de formigas em povoamentos de eucalipto na mata nativa no estado do Amapá. *Acta Amazonica*, 25, 117-126.
332. Orivel, J. (2000) Thèse de doctorat, Université Paris XIII, Villetaneuse, France. 226p.
333. Osorio-perez, K., Barberena-Arias, M. F. & Aide, T. M. 2007. Changes in Ant Species Richness and Composition During Plant Secondary Succession in Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*, 43(2), 244-253.
334. Oster, G. F. & Wilson, E. O. 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton, University Press, Princeton, EUA.
335. Ostrorog & Del Claro. 2004. Interação entre formigas e *Lafoensia pacari* (Lythraceae) na região de cerrado: identificação e quantificação das formigas. <http://www.propp.ufu.br/revistaeletronica/edicao2004/biosaude/interacao.PDF>
336. Parr, C. L. & Chown, S. L. 2001. Inventory and bioindicator sampling: testing pitfall and Winkler methods with ants in a South African savanna. *Journal of Insect Conservation*, 5, 27-36.
337. Passera, L. & Aron, S. 2005. *Les fourmis: comportement, organisation sociale et évolution*. Les Presses scientifiques du CNRC, Ottawa, Canada.
338. Patton, J. L., Silva, M. N. F. da, Lara, M. C. & Mustrangi, M. A. 1997. Diversity, differentiation, and the historical biogeography of non-volant small mammals of the neotropical forests. In Lawrence, W. F. & Bierregaard, Jr. R. O. (eds.) *Tropical Forest Fragments: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press. (dans Haffer 2008).



339. Pearson, D. L. 1980. Patterns of limiting similarity in tropical forest tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). *Biotropica*, 12, 195-204.
340. Peeters, C. 1991. The occurrence of sexual reproduction among ant workers. *Biol. J. Linn. Soc.*, 44, 141-152.
341. Peeters, C. 1993. Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens. pp. 234-261 dans *Queen number and sociality in insects*, Keller, L. Oxford University Press Oxford, RU. 451p.
342. Peeters, C. & Crewe, R. 1984. Insemination controls the reproductive division of labour in a ponerine ant. *Naturwissenschaften*, 71, 50-51.
343. Peeters, C. & Ito, F. 2001. Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 46, 601-630.
344. Peeters, C. & Liebig, J. (2009) Fertility signaling as a general mechanism of regulating reproductive division of labor in ants. pp. 220-242 dans *Organization of insect societies: from genome to socio-complexity*, Gadau, J. & Fewell, J.. Harvard University Press, Cambridge, EUA.
345. Peeters, C., Higashi, S. & Ito, F. 1991. Reproduction in ponerine ants without queens: monogyny and exceptionally small colonies in the Australian *Pachycondyla sublaevis*. *Ethol. Ecol. Evol.*, 3, 145-152.
346. Peeters, C., Liebig, J. & Hölldobler, B. 2000. Sexual reproduction by both queens and workers in the ponerine ant *Harpegnathos salator*. *Insect. Soc.*, 47, 325-332.
347. Peixoto, A. V., Campiolo, S., Lemes, T. N., Delabie, J. H. C. & Hora, R. R. 2008. Comportamento e estrutura reprodutiva da formiga *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera, Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 52(1), 88-94, 2008
348. Pennington R.T., Prado D.A. & Pendry C. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Pleistocene vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27, 261-273.
349. Pennington RT, Lavin M, Prado DE, Pendry CA, Pell SK, Butterworth CA. 2004. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London B*, 359, 515–538.
350. Pereira, S. S., D'Ettorre, P., Delabie, J. H. C. & Hora, R. R. 2005. Estudo da fundação de colônias em duas espécies de *Pachycondyla* (Ponerinae). XVII Simpósio de Mirmecologia - Biodiversidade e Bioindicação. Campo Grande, MS, Brésil: 323-324.
351. Pereira, M. P. S.; Queiroz, J. M. ; Souza, G. O. ; Mayhe-Nunes, A. J. 2007a. Influência da heterogeneidade da serapilheira sobre as formigas que nidificam em galhos mortos em floresta nativa e plantio de eucalipto. *Neotropical Biology and Conservation*, 2, 161-164.
352. Pereira, M. P. S. ; Queiroz, J. M. ; Valcarcel, R., Mayhe-Nunes, A. J. 2007b. Fauna de Formigas no biomonitoramento de ambientes de áreas de empréstimo em reabilitação na Ilha da Madeira, RJ.. *Ciência Florestal*, 17, 197-204.
353. Perrichot, V., Lacau, S., Neraudeau, D. & Nel, A. 2008a. Fossil evidence for the early ant evolution. *Naturwissenschaften*, 95, 85-90.
354. Perrichot, V., Nel, A., Neraudeau, D., Lacau, S. & Guyot, T. 2008. New fossil ants in French Cretaceous Amber (Hymenoptera: Formicidae). *Naturwissenschaften*, 95, 91-97.



355. Pfennig, K. S. & Pfennig, D. W. 2009. Character displacement: Ecological and reproductive responses to a common evolutionary problem. *Quarterly Review of Biology*, 84, 253-276.
356. Pinheiro, S. F. 2008. Fauna de formigas (Hymenoptera: Formicidae) e outros invertebrados associada a ninhos de *Nasutitermes coxipoensis* (Höllder, 1910) (Isoptera: Termitidae). Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas). Universidade Estadual do Ceará, Fortaleza, Brasil. 48 pp.
357. Pinheiro S. F. ; Oliveira, F. M. P., Cprdeiro, H. T. L., Quinet, Y. (2007) Soil arthropod diversity in two moist montane forests of the Semi-Arid Brazilian. dans *Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil*, Caxambu, MG.
358. Plateaux-Quénu, C., L. Plateaux and L. Packer 1998. A test of the mating limitation hypothesis in *Evylaeus albipes*, a primitively eusocial halictine bee. *Journal of Insect Behavior*, 11, 119-128.
359. Portuondo F. E. & Fernández T. J. L. 2004. Biodiversidad del orden Hymenoptera en los macizos montañosos de Cuba Oriental. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 35, 121-136.
360. Powell, S. & Baker, B. 2008.. Os grandes predadores dos neotrópicos, Comportamento, dieta e impacto das formigas de correição (Ecitoninae). pp. 18-37 dans *Insetos Sociais: da Biologia à Aplicação*, Vilela, E. F., Santos, I. A.; Schoereder J. H., Serrão J. E., Campos L. A. O. & Lino Neto, J. 1 ed.: Editora da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil.
361. Prado D. E. & Gibbs P. E. 1993. Patterns of Species Distributions in the Dry Seasonal Forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 902-927.
362. Prance G. T. 1973 Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythydaceae. *Acta Amazonica*, 3, 5-28.
363. Pratt, S. C. 1994. Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae, Ponerinae). *Insect. Soc.*, 41, 255-262.
364. Prestes A.C. & Cunha H.F. (2009) Interação agonística entre cupins e formigas de acordo com seus mecanismos de defesa em uma área de pastagem de Anápolis-GO. *Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil*, 13 a 17 de Setembro de 2009, São Lourenço - MG.
365. Queller, D. C. 1990. The evolution of eusociality: Reproductive head starts of workers. *PNAS*, 86(9), 3224-3226.
366. Quéroutil S. (2001) Intérêts et limites de l'approche moléculaire pour aborder la biogéographie et la spéciation : l'exemple de quelques Mammifères d'Afrique tropicale. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, Rennes, France. 310 p.
367. Quijada-Mascareñas J. A., Ferguson J. E., Pook C. E., Salomão M. G., Thorpe R. S. & Wüster W. 2007. Phylogeographic patterns of trans-Amazonian vicariants and Amazonian biogeography: the Neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus* complex) as an example. *Journal of Biogeography*, 34, 1296-1312.
368. Quinet Y.P., Tavares A.A. 2005. Formigas (Hymenoptera: Formicidae) da área Reserva Serra das Almas, Ceará. Capítulo 8.1 pp. 329-350. Dans Araújo F.S., Rodal M.J.N., Barbosa M.R.V. 2005. Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação. Ministério do Meio Ambiente, Secretario de Biodiversidade e Florestas, Brasília, DF, Brasil. 434 p.



369. Rabeling C., Brown J. M. & Verhaagh M. 2008. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(39), 14913-14917.
370. Raignier, A. & Boven, J. K. A. v. 1955. Étude taxonomique, biologique et biométrique des *Dorylus* du sous-genre *Anomma* (Hymenoptera Formicidae). *Ann. Mus. R. Congo Belge Nouv. Ser. Quarto Sci. Zool.*, 2, 1-359.
371. Ramos-Lacau, L. S. 2006. Bioecologia comparada de duas espécies de *Cyphomyrmex* Mayr (Formicidae: Myrmicinae). Ramos thèse (meire). Thèse de doctorat, UNESP, Rio Claro, SP, Brésil. 295p.
372. Ravary, F. & Jaisson, P. 2002. The reproductive cycle of thelytokous colonies of *Cerapachys biroi* Forel (Formicidae, Cerapachyinae). *Insect. Soc.*, 49, 114-119.
373. Redford K. H. 1984. The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera: Termitidae) and their role *in* determining a potential keystone species. *Biotropica*, 16, 112-119.
374. Regier, J. C., Shultz, J. W. & Kambic, R. E. 2004. Phylogeny of basal hexapod lineages and estimates of divergence times. *Annals Of The Entomological Society Of America*, 97, 411-419.
375. Reznikova, Z. & Panteleeva, S. N. 2001. Interaction of the ant *Myrmica rubra* L. as a predator with springtails (Collembola) as a mass prey. *Dokl. Biol. Sci.*, 380, 475-477.
376. Ribeiro, J.F. & Walter, B. M. T. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. pp. 89-166 dans *Cerrado: ambiente e flora*. 1 ed., Sano, S. M. & Almeida, S. P. EMBRAPA - Centro de Pesquisa Agropecuária dos Cerrados, Planaltina, DF, Brésil.
377. Rickefs R. & Bermingham E. 2008. The West Indies as a laboratory of biogeography and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363, 2393-2413.
378. Robinson M. H. 1973. The Evolution of Cryptic Postures in Insects, with Special Reference to Some New Guinea Tettigoniids (Orthoptera). *Psyche*, 80, 159-165.
379. Robinson, G. E., Page, R. E. Jr & Huang, Z.-Y. 1994. Temporal polyethism in social insects is a developmental process. *Anim., Behav.*, 48, 467-469.
380. Rojas-Fernández P. 2009. El género *Thaumatomyrmex* Mayr 1887 en México (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zool. Mex (n. s.)*, 25(1), 61-70.
381. Romasenko J.G. 1984. Bees of the genus *Osmia* Panz. in the fauna of the Soviet Far East. *Entomological Review*, 63(3), 21-26.
382. Ron S. R. 2000 Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71, 379-402.
383. Rosen D.E. (1975) A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology*, 24, 431-64.
384. Rosen D. E. 1985. Geological hierarchies and biogeographical congruence in the Caribbean. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 72, 636-659.
385. Rosumek F. B., Ulyseia M. A., Lopes B. C., Steiner J. & Zillikens A. 2008. Formigas de solo e de bromélias em uma área de Mata Atlântica, Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil: levantamento de espécies e novos registros. *Biotemas (UFSC)*, 21, 81-89.



386. Roth, V. L. 1981. Constancy of size ratios of sympatric species. *American Naturalist*, 18, 394-404.
387. Rull V. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology* 17(1), 2722-2729.
388. Sanaiotti T. M., Martinelli L. A., Victoria R. L., Trumbore S. E. & Camargo P. B. 2002. Past vegetation changes in Amazon savannas determined using carbon isotopes of soil organic matter. *Biotropica*, 34, 2-16.
389. Santiago-Valentin, E. & Olmstead, R. G. 2004. Historical biogeography of Caribbean plants: introduction to current knowledge and possibilities from a phylogenetic perspective. *Taxon*, 53, 299-319.
390. Santos, C. M. D. & Amorim, D. S. 2007. On the need for phylogenies in biogeography. *Papéis Avulsos do Museu de Zoologia*, 47(4), 63-73.
391. Santos, A. M. M., Cavalcanti D.R., Silva, J.M.C. & Tabarelli, M. 2007a. Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography*, 34, 437-446.
392. Santos P. P., Vasconcellos A. & Delabie J. H. C. (2007b) Uso de ninhos de *Nasutitermes* spp. (Isoptera:Termitidae) por formigas (Hymenoptera:Formicidae) na Bahia. XVIII Simpósio de Mirmecologia, 2007, São Paulo. *Biológico* 69 : 365-367.
393. Santos A. J., Brescovit A. D., Dias S. C. & Santos P. P. 2008. The arachnid order Schizomida in the Brazilian Atlantic Forest: a new species of *Rowlandius* and new records of *Stenochrus portoricensis* (Schizomida: Hubbardiidae). *Zootaxa*, 1850, 53-60.
394. Schwarz, M. P., Richards, M. H. & Danforth, B. N. 2007. Changing Paradigms in Insect Social Evolution: Insights from Halictine and Allodapine Bees. *Annual Review of Entomology*, 52, 1, 127-150
395. Schluter, D. 2000 *The ecology of adaptive radiation*. Oxford, UK: Oxford University Press.
396. Schömann, K. (1956). Zur biologie von *Polyxenus lagurus* (L. 1758). *Zool. Jahrb. Syst.*, 84,195 -256.
397. Schultz, T. R. & McGlynn, T. P. 2000. The Interaction of Ants with Other Organisms. pp. 35-44 dans *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*, Agosti, D., Majer, J., Alonso, E. & Schultz, T. *Biological Diversity Handbook Series*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., EUA. 280p.
398. Schutte, M. S., Queiroz, J. M., Mayhe-Nunes, A. J. & Pereira, M. P. S. 2007. Inventário estruturado de formigas (Hymenoptera, Formicidae) em floresta ombrófila de encosta na ilha da Marambaia, RJ.. *Iheringia. Série Zoologia*, 97, 103-110.
399. Seifert, B. 2003. *Hypoponera punctatissima* (Roger) and *H. schauinslandi* (Emery) - Two morphologically and biologically distinct species (Hymenoptera: Formicidae). *Abh. Ber. Naturkundemus. Gorlitz*, 75(1), 61-81.
400. Serna F. & Vergara-Navarro E.V. (2008) Hormigas cazadoras de Porce (Antioquia, Colombia). pp. 553-572 dans : E. Jiménez, F. Fernández, T.M. Arias & F.H. Lozano-Zambrano (eds.). *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombie. 609 p.



401. Schlick-Steiner, B. C., Steiner, F. M., Konrad, H., Seifert, B., Christian, E., Moder, K., Stauffer, C. & Crozier, R. H. 2008. Specificity and transmission mosaic of ant nest-wall fungi. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America*, 105, 940-943.
402. Shine, R. 1978. Propagule size and parental care: The. "safe harbor" hypothesis. *J. Theor. Biol.* 75, 417-424.
403. Shine R. 1989. Alternative models for the evolution of offspring size. *Am. Nat.* 1989, 134, 311-317.
404. Sick H. 1967. Rios e enchentes na Amazonia como obstáculo para a avifauna. *Simpósio sobre a Biota Amazônica. Atas Zoologia*, 5, 495-520. (dans Haffer 2008).
405. Silva J. M. C. 1996. Distribution of Amazonian and Atlantic. birds in gallery forests of the Cerrado Region, South America. *Ornitología Neotropical*, 7, 1-18.
406. Silva J. M. C. & Bates J. M. (2002) Biogeographic patterns and conservation in the South America Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience*, 52, 225-233.
407. Simberloff, D. & Boecklen, W. (1981) Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution*, 35, 1206-1228.
408. Smith M. R. 1936. The ants of Puerto Rico. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico*, 20, 819-875.
409. Smith M.R. 1944. The ants of the genus *Thaumatomyrmex* Mayr with the description of a new Panamanian species (Hymenoptera: Formicidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 46, 97-99.
410. Smith, M.R. 1954. Ants of the Bimini Island Group, Bahamas, British West. Indies (Hymenoptera, Formicidae). *Am. Mus. Novit.*, 1671, 1-16.
411. Smith, C. R. & Tschinkel, W. R. 2005. Object depots in the genus *Pogonomyrmex*: Exploring the "who," what, when, and where. *J. Insect Behav.*, 18, 859-879.
412. Smith, C. R. & Tschinkel, W. R. 2007. The adaptive nature of non-food collection for the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Ecol. Entomol.*, 32, 105-112.
413. Snelling R. R. & Hunt J. H. (1975) The ants of Chile (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Chilena de Entomologia*, 9, 63-130.
414. Soares I.MF., Santos A.A., Gomes D., Delabie J.H.C. & Castro I.F. (2003) Comunidades de formigas (Hymenoptera: Formicidae) em uma "ilha" de floresta ombrófila serrana em região de caatinga (BA, Brasil). *Acta Biologica Leopoldensia*, 25(2), 197-204.
415. Solomon S. E., Bacci M. Jr., Martins J. Jr., Vinha G. G., Mueller U. G. (2008) Paleodistributions and Comparative Molecular Phylogeography of Leafcutter Ants (*Atta* spp.) Provide New Insight into the Origins of Amazonian Diversity. *PLoS ONE*, 3(7), e2738.
416. Sosa-Calvo & Longino 2008 (livre de Colombie > Subfamilia Proceratiinae)
417. Sousa, M. A. N., Langguth, A. & Gimenez, E. do A. 2004. Mamíferos dos Brejos de Altitude Paraíba e Pernambuco. cap. 16, pp. 229-254 dans *Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação*, Pôrto, O, K. C.; Cabral, J. J. P. & Tabarelli, M. (Coord.). *Biodiversidade 9*, UFPE, MMA, Brasília, DF, Brésil.
418. Stachowicz, J. J. & Hay, M. E. 1999. Reducing predation through chemically mediated camouflage: Indirect effects of plant defenses on herbivores. *Ecology*, 80, 495-509.



419. Steghaus-Kovac, S. & Maschwitz, U. 1993. Predation on earwigs: a novel diet specialization within the genus *Leptogenys* (Formicidae: Ponerinae). *Insect. Soc.*, 40, 337-340.
420. Strassmann, J. E. & Queller, D. C. 1989. Ecological determinants of social evolution. pp. 81-101 dans *The genetics of social evolution*, Breed, M. & Page, R.. Westview Press, Boulder, Colorado, EUA.
421. Tabarelli, M. & Santos, A. M. M. 2004. Uma breve descrição sobre a história natural dos Brejos nordestinos. In : K.C. Pôrto, J.J.P. Cabral J.J.P. & M. Tabarelli (Coord.) : Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba. História natural, ecologia e conservação. Ministério do Meio Ambiente e Univ. Federal do Pernambuco, Brasília, pp. 17-24.
422. Tallamy, D. W., & T. K. Wood. 1986. Convergence patterns in subsocial insects. *Annu. Rev. Ent.*, 3, 369-390.
423. Taylor, R. W. 1965. A monographic revision of the rare tropicopolitan ant genus *Probolomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Trans. R. Entomol. Soc. London*, 117, 345-365.
424. Taylor, R. W. 2007. Bloody funny wasps! Speculations on the evolution of eusociality in ants, pp. 580-609 dans *Advances In Ant Systematics (Hymenoptera: Formicidae): Homage To E. O. Wilson – 50 Years Of Contributions*, Snelling, R. R., Fisher, B. L. & Ward, P. S. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 80.
425. Tejos M R. 2002. Pastos Nativos de Sabanas Inundables. Caracterización y manejo. Megagraf, Barquisimeto, Venezuela. 108 p.
426. Terayama, M., Ito, F. & Gobin, B. 1998: Three New Species of the Genus *Acanthomyrmex* Emery (Hymenoptera : Formicidae) from Indonesia, with Notes on the Reproductive Caste and Colony Composition. *Entomological science*, 1(2), 257-264.
427. Tessler M. G. & Goya S. C. 2005. Processos Costeiros Condicionantes do Litoral Brasileiro. *Rev. do Departamento de Geogr.*, 17, 11-23.
428. Theunis L. (2008) Structure des assemblages de fourmis dans une forêt naturellement fragmentée du Chaco humide argentin. Thèse de doctorat, Bruxelles, Belgique. 162 p.
429. Thomas W.W. 2003. Natural vegetation types in southern Bahia. dans Prado P.I., Landau, E.C., Moura, R.T., Pinto L.P.S., Fonseca, G.A.B., Alger, K. (orgs.) *Corredor de Biodiversidade da Mata Atlântica do Sul da Bahia*. Publié en CD-ROM, Ilhéus (Brésil), IESB / CI / CABS / UFMG / UNICAMP.
430. Thompson, J. N. 1994. *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago. 376 p.
431. Tierney, S. M., Cronin, A.L., Loussert, N. & Schwarz, M. P. 2000. The biology of *Brevineura froggatti* and phylogenetic conservatism in Australian allodapine bees. *Insectes Sociaux*, 47, 96-97.
432. Tierney, S. M., Smith, J.A., Chenoweth, L. & Schwarz, M. P. 2008. Phylogenetics of allodapine bees: a review of social evolution, parasitism and biogeography. *Apidologie*, 38, 1-13.
433. Tietjen, W.J., Ayyagari, L.R. & Uetz, G.W. 1987. Symbiosis between social spiders and yeast: their role in prey attraction. *Psyche*, 94, 151-158.
434. Tonkyn D. W. & Cole B. J. 1986. The statistical analysis of size ratios. *American Naturalist*, 128, 66-81.



435. Topoff, H. & Miranda, J. 1978. Precocial behaviour of callow workers of the army ant *Neivamyrmex nigrescens*: importance of stimulation by adults during mass recruitment. *Anim. Behav.*, 26, 698-706.
436. Torres, J.A. & Snelling, R. R. (1997) Biogeography of Puerto Rican ants a non-equilibrium case? *Biodivers. Conserv.* 6: 1103-1121.
437. Torres, J. A., Snelling, R. R. & Jones, T. H. 2000. Distribution, ecology and behavior of *Anochetus kempfi* (Hymenoptera: Formicidae) and description of the sexual forms. *Sociobiology*, 36, 505-516.
438. Torres, W. M. P., Vilhena, J. M. & Barrett, T. V. 2002. Formigas (Hymenoptera: Formicidae) associadas a ninhos de aves na Amazônia Central. pp. 216-217 dans livre de resumos do 19 Congresso Brasileiro de Entomologia, Manaus, Brésil.
439. Traniello, J. F. A. 1978. Caste in a primitive ant: absence of age polyethism in *Amblyopone*. *Science*, 202, 770-772.
440. Tsuji, K. & Tsuji, N. 2005. Why is dominance hierarchy age-related *in* social insects? The relative longevity hypothesis. *Behav Ecol. Sociobiol*, 58, 517-526
441. Turillazzi, S. 1991. The Stenogastrinae. pp. dans 74-98, *The Social. Biology of Wasps*, Ross, K. G. & Matthews R. W. Cornell University Press, Ithaca, NY, EUA.
442. Underwood, E. C. & Fisher, B. L. 2006. The role of ants in conservation monitoring: If, when, and how. *Biological Conservation*, 132, 166-182.
443. Vanzolini, P. E. & Williams, E. E. 1970. South American anoles: Geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arq. Zool.*, 19, 1-298. (dans Haffer 2008).
444. Vasconcelos, L. H. 2008. Padrões de distribuição de formigas na varzea Amazônica. Cap.7, p. 153-171 dans : A.L. K. Mangabeira Albernaz. (Org.). *Conservação da várzea: identificação e caracterização de regiões biogeográficas*. Manaus: IBAMA / ProVárzea, 2008. 354pp.
445. Vasconcelos, H. L., Vilhena, J. M. S., Magnusson, W. E. & Albernaz A. L. K. M. 2006. Long-term effects of forest fragmentation on Amazonian and communities. *Journal of Biogeography*, 33, 1348-1356.
446. Vázquez, D. P. & Simberloff, D. 2002. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. *American Naturalist*, 159, 606-623.
447. Veiga-Ferreira, S., Mayhé-Nunes, A. J. & Queiroz, J. M. 2005. Formigas de Serapilheira na Reserva Biológica do Tinguá, Estado do Rio de Janeiro, Brasil (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Universidade Rural. Série Ciências da Vida*, 25, 49-54.
448. Villet, M. H. 1990a. Qualitative relations of egg size, egg production and colony size in some ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae). *J. Nat. Hist.*, 24, 1321-1331.
449. Villet, M. H. 1990b. Division of labour and reproduction in three African species of ponerine ants in the genus *Platythyrea* Roger. dans *Social Insects and the Environment*, Veeresh, G. K., Mallik, B. & Viraktamath, C. A. Proceedings of 11th International Congress of IUSSI, Bangalore, Inde.
450. Villet, M. H. 1991. Social differentiation and division of labour in the queenless ant *Platythyrea schultzei* Forel 1910 (Hymenoptera Formicidae). *Trop. Zool.*, 4, 13-29.



451. Villet, M. H. & Fénéron, R. 1998. Maternal investment in egg production in ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Afr. Entomol.*, 6, 151-156.
452. Vrba, E. S. 1992. Mammals as a key to evolutionary theory. *J. Mammal.*, 73, 1-28. (dans Haffer 2008).
453. Ware, A. B., Compton, S. G. & Robertson, H. G. 1990. Gamergate reproduction in the ant *Streblognathus aethiopicus* Smith (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Insect. Soc.*, 37, 189-199.
454. Watkins, J. F., II. 1968. The rearing of the army ant male, *Neivamyrmex harrisi* (Haldeman) from larvae collected from a nest of *N. wheeleri* (Emery). *Am. Midl. Nat.*, 80, 273-276.
455. Wcislo, W. T. & Danforth, B. N. 1997. Secondary solitary: the evolutionary loss of social behavior. *Trends Ecol. Evol.*, 12(12), 468-474.
456. Weber, N. A. 1939 New ants of rare genera and a new genus of ponerine ants. *Annals of the Entomological Society of America*, 32, 91-104.
457. Weber, N. A. 1941. The biology of the fungus-growing ants. Part VII. The Barro Colorado Island, Canal Zone, species. *Rev. Entomol. (Rio de Janeiro)*, 12, 93-130.
458. Weber, N. A. 1942. The genus *Thaumatomyrmex* Mayr with description of a Venezuelan species (Hym.: Formicidae). *Boletín de Entomología Venezolana*, 1, 65-71.
459. Weir, J. S. 1958. Polyethism in workers of the ant *Myrmica*, I. *Insect. Soc.*, 5, 97-128.
460. West, S. A., Griffin, A. S. & Gardner A. 2007. Evolutionary explanations for cooperation. *Curr. Biol.*, 17, R661-R672.
461. Wheeler, W. M. 1900. The habits of *Ponera* and *Stigmatomma*. *Biol. Bull.*, 2, 43-69.
462. Wheeler, W.M. 1908a. The ants of Jamaica. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 24, 159-163.
463. Wheeler, W.M. 1908b. The ants of Porto Rico and the Virgin Islands. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 24(6), 117-158.
464. Wheeler, W. M. 1908c. The polymorphism of ants. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1, 39-69.
465. Wheeler W.M. 1910 *Ants, their structure, development and behavior*. Columbia University Press, New York, EUA. 663p.
466. Wheeler, W. M. 1911. Additions to the Ant-fauna of Jamaica. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 30, 21-29.
467. Wheeler, W. M. 1913. Ants collected in the West Indies. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 32, 239-244.
468. Wheeler, W. M. 1916 Ants collected in British Guiana by the expedition of the American Museum of natural history during 1911. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 35, 1-14.
469. Wheeler, W. M. 1917 Jamaican ants collected by Prof. C. T. Brues. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 61, 457-471.
470. Wheeler, W. M. 1928. A new species of *Probolomyrmex* from Java. *Psyche*, 35, 7-9.
471. Wheeler, W. M. 1934. Some ants from the Bahama Islands. *Psyche*, 41, 230-232.
472. Wheeler, W. M. 1935. Ants of the genera *Belonopelta* Mayr and *Simopelta* Mann. *Rev. Entomol.*, 5, 8-19.



473. Wheeler, D. E. 1996. The role of nourishment in oogenesis. *Annual Review of Entomology*, 41, 345-369.
474. Wheeler, Q. D. 2004. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philos. Trans . R. Soc. Lond.*, B 359, 571-583.
475. Wheeler, W. M. & Gaige, F. M. 1920. *Euponera gilva* (Roger), a rare North American ant. *Psyche*, 27, 69-72.
476. Wheeler, W. M. & Mann, W. M. 1914. The ants of Haiti. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 33, 1-61.
477. Wheeler, Q. D. & Valdecasas, A.G. 2007. Taxonomía: Mitos y errores. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 64(2), 237-241.
478. Wheeler, G. C. & Wheeler, J. 1964. The ant larvae of the subfamily Ponerinae: supplement. *Annals of the Entomological Society of America*, 57, 443-462.
479. Wiens, J. A. 1982. On size ratios and sequence in ecological communities: are there no rules? *Annales Zoologici Fennici*, 19, 297-308.
480. Wild, A.L. (2009) Evolution of the Neotropical ant genus *Linepithema* (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, 34, 49-62.
481. Willey, R. B. & Brown, W. L. (1983) New species of the ant genus *Myopias*. *Psyche*, 90, 249-285.
482. Willink, A. 1988. Distributional patterns of neotropical insects with special reference to the aculeate Hymenoptera of southern South America. pp. 205-221 dans *Proceedings of the Workshop: Neotropical Distribution Patterns*.
483. Wilson, E. O. 1955. Ecology and behavior of the ant *Belonopelta deletrix* Mann (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 62, 82-87.
484. Wilson, E. O. 1958. Observations on the behavior of the cerapachyine ants. *Insect. Soc.*, 5, 129-140.
485. Wilson, E. O. 1959 Some Ecological Characteristics of Ants in New Guinean Rain Forest. *Ecology* 40: 437-447.
486. Wilson, E. O. 1962. Behavior of *Daceton armigerum* (Latreille), with a classification of self-grooming movements in ants. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 127, 403-421.
487. Wilson, E. O. 1971. *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, EUA. 548 pp.
488. Wilson, D. S. 1975. The adequacy of body size as a niche difference. *The American Naturalist*, 109, 769-784.
489. Wilson, E.O. 1987a Causes of Ecological Success: The Case of the Ants. *Journal of Animal Ecology* 56(1), 1-9.
490. Wilson, E. O. 1987b. The earliest known ants: an analysis of the Cretaceous species and an inference concerning their social organization. *Paleobiology*, 13, 44-53.
491. Wilson, E. O. 1988, The biogeography of West Indian ants (Hymenoptera: Formicidae), pp. 214-230 dans *Zoogeography of Caribbean insects*, Liebherr J. Cornell University Press, Ithaca, EUA. 285p.
492. Wilson, E.O. 2003. *Pheidole in the New World. A dominant, hyperdiverse ant genus*. Harvard University Press, Cambridge, MA, EUA. 794 pp.



493. Wilson, E. O. 2004. Taxonomy as a fundamental discipline. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 359, 739.
494. Wilson, E. O. 2005. Oribatid mite predation by small ants of the genus *Pheidole*. *Insectes Sociaux*, 52, 263–265.
495. Wilson, E. O. 2008. One giant leap: how insects achieved altruism and colonial life. *BioScience*, 58, 17–25.
496. Wilson, E. O. & Hölldobler B. 1986. Ecology and behavior of the Neotropical cryptobiotic ant *Basiceros manni* (Hymenoptera: Formicidae: Basicerotini). *Insectes Sociaux*, 33, 70-84.
497. Wilson, E. O. & Hölldobler B. 2005. Eusociality: origin and consequences. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 102(38), 13367-13371.
498. Winston, P. W. 1956. The acorn microsera, with special reference to arthropods. *Ecology*, 37, 120-132.
499. Wolcott G.N. (1948) The insects of Puerto Rico. Hymenoptera. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* 32: 749-975.
500. Wüster, W., Ferguson, J. E., Quijada-Mascareñas, A., Pook, C. E., Salomão, M. D. G. & Thorpe, R. S. (2005) Tracing an invasion: landbridges, refugia, and the phylogeography of the Neotropical Rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). *Molecular Ecology*, 14, 1095-1108.
501. Yamane, S., Bui, T.V. & Eguchi, K. 2008. *Opamyрма hungvuong*, a new genus and species of ant related to *Apomyрма* (Hymenoptera: Formicidae: Amblyoponinae). *Zootaxa*, 1767, 55-63.
502. Yanega, D. 1997. Demography and sociality in halictine bees (Hymenoptera: Halictidae). dans *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*, Crespi, B. J. & Choe, J.
503. Cambridge University Press, Cambridge (in press).
504. Zolessi, L. C., Abenante Y. P. & Philippi M. E. 1989. Catálogo sistemático de las especies de formícidos del Uruguay (Hymenoptera: Formicidae). Pp. [8] + 1-40 + i-ix. Montevideo.



RÉSUMÉ

Toutes les espèces de fourmis sont eusociales, cela implique notamment la division du travail reproducteur entre femelles reproductrices et d'autres plus ou moins stériles. Certaines espèces, telles plusieurs du genre *Thaumatomyrmex*, ont subi une réversion du stade hautement eusocial vers le stade primitivement eusocial où aucune différence morphologique n'existe entre les femelles qui se reproduisent et les autres. Chez ces espèces de *Thaumatomyrmex* qui se reproduisent exclusivement par gamergates (femelles de morphotype ouvrière fécondées et pondeuses), les femelles sont totipotentes comportementalement et reproductivement. Plusieurs gamergates peuvent cohabiter dans le même nid. La régulation de la reproduction et de la division du travail a été difficile à déterminer. Les *Thaumatomyrmex* occupent quasiment tous les biomes néotropicaux, vivent dans des milieux autant secs qu'humides, du niveau de la mer à 2000m d'altitude. Leur régime alimentaire peu commun est spécialisé sur les Penicillata dont elles réutilisent la défense physique basée sur les trichomes crochus, afin de construire une défense passive dissuasive. Ce comportement est unique. Cette défense leur permet d'utiliser au mieux les structures creuses dans le milieu et notamment des sites de nidification peu exploités par d'autres fourmis telles les coquilles d'escargot. Il leur permet surtout de diminuer la pression exercée par les prédateurs, compétiteurs et parasites. Cette défense combinée à une capacité de production de descendants par femelle qui favorise les petits nids, aurait pour conséquence une sélection orientée vers la diminution de la taille des sociétés, voire la suppression du comportement social. Cette prédiction est vérifiée pour la première fois grâce aux *Thaumatomyrmex* qui forment les plus petits nids connus chez les Formicidae avec moins de quatre femelles en moyenne. Toutes ces caractéristiques les amènent aux confins de la subsocialité, voire à la réversion vers le stade solitaire.

Natural History of the Neotropical ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr 1887 (Arthropoda, Insecta, Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae, Thaumatomyrmecini)

ABSTRACT

All ant species are eusocial and thus exhibit a reproductive division of labour between fertile and more or less sterile individuals. Some species, such as several of the genus *Thaumatomyrmex*, have reverted from being highly eusocial to a primitively eusocial state where no morphological differences exist between reproductive and non-reproductive females. In *Thaumatomyrmex* species where reproduction exclusively stems from gamergates (mated and laying worker-like females), all females are reproductively and behaviourally totipotent. Several gamergates can coexist in the same nest. The regulation of reproduction and division of labour was hard to determine. *Thaumatomyrmex* species occupy almost all neotropical biomes, living as much in humid as dry habitats, and from sea-level to 2000m. Their very unusual specialised diet consists of Penicillata, whose hooked trichomes are reused as a deterring passive defence: this behaviour is unique. This defence allows them to take better advantage of hollow structures present in the habitat and underused by other ant species, such as snail shells. It mostly greatly reduces pressures associated with predation, parasites and competition. This defence behaviour, combined with a per female fertility promoting small nests, seems to select for a reduction in the size of societies, or even to a suppression of social behaviour. This theoretical prediction is thus for the first time evidenced in *Thaumatomyrmex*, where the smallest nest size ever recorder in Formicidae (less than four females on average) can be found. All these characteristics bring them to the fringes of subsociality, or even to a unique reversion to become solitary.

DISCIPLINE : Éthologie

MOTS-CLÉS : *Thaumatomyrmex*, prédation spécialisée, Diplopoda Penicillata, défense passive dissuasive, coquille d'escargot, gamergate, primitivement eusocial, réversion sociale, diminution fertilité, subsocialité.

Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée (EA 4443)

Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisa do Cacau (CEPEC/CEPLAC)