

QUELS SONT LES CARACTERES ETHO-PHYSIOLOGIQUES DES "FOURMIS VAGABONDES"?

Luc PASSERA

Centre de Recherche en Biologie du Comportement (URA CNRS 664)
Université Paul-Sabatier, F-31062, Toulouse Cedex (France).

Résumé: Parmi les fourmis présentant un danger pour l'économie humaine, les "fourmis vagabondes" se distinguent par la possession de 9 caractères communs. En se basant principalement sur les connaissances acquises chez *Iridomyrmex humilis*, *Monomorium pharaonis* et *Wasmannia auropunctata*, l'auteur montre qu'un seul caractère leur est propre: la dispersion par les activités humaines. C'est avec les espèces de fourmis polydomiques que les "fourmis vagabondes" présentent le plus de similitudes: unicolonialité, polygynie, fondation des colonies par bouturage, propension à l'accouplement intranidal, sont trouvées dans les deux groupes mais avec une fréquence plus forte chez les "fourmis vagabondes".

Mots-clés: "fourmis vagabondes, accouplement intranidal, bouturage, dispersion, polygynie, unicolonialité, agressivité, longévité des reines, stérilité des ouvrières, espèces polydomiques.

Abstract: What are the etho-physiological characteristics of the "tramp species"?

Among ants exhibiting economic importance, "tramp species" are distinguished by 9 characteristics. Based principally on knowledge of *Iridomyrmex humilis*, *Monomorium pharaonis* and *Wasmannia auropunctata*, the author shows that only one of these characteristics is specific: dispersal by human activities. It is with polydomous species that the similarities are strongest: unicoloniality, polygyny, colony foundation by budding, tendency to mate in the nest are found in both groups, but it is in the "tramp species" that these characteristics are the most expressed.

Key words: "tramp species", intranidal mating, budding, dispersal, polygyny, unicoloniality, aggression, lifespan of queens, worker sterility, polydomous species.

Il existe de nombreuses espèces de fourmis présentant un intérêt économique, les plus dangereuses pour l'économie humaine étant assurément les fourmis de feu et les fourmis champignonnistes toutes limitées au continent américain. En raison des dégâts qu'elles occasionnent à l'environnement, aux récoltes et même à la santé humaine, ces fourmis méritent largement le terme de "pest-ants". Parmi ces pest-ants l'attention s'est portée depuis quelques années sur plusieurs espèces présentant un ensemble de caractères communs et généralement appelées "fourmis vagabondes" ("tramp species") que l'on ne doit pas confondre avec les fourmis "nomades" (army ants ou legionary ants). Selon HÖLLDOBLER et WILSON (1990) les "tramp species" sont des espèces polygynes, unicoloniales, se reproduisant par bouturage, largement distribuées dans le monde par le commerce humain et vivant en association étroite avec l'Homme. Nous nous proposons dans cette revue d'affiner cette définition à la lumière des travaux récents concernant essentiellement trois espèces: la fourmi du Pharaon *Monomorium pharaonis*, la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* et la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata*. D'autres espèces moins connues nous aiderons plus ponctuellement à mieux cerner les stratégies retenues par ces fourmis.

1. Environnement humain. *Iridomyrmex humilis*: depuis sa description des environs de Buenos-Aires en 1868, cette Dolichoderine s'est répandue dans le monde entier touchant tous les continents: sud des USA vers 1891, l'Afrique du Sud en 1908, l'Europe vers 1904-1905, l'Australie en 1939 sans épargner des îles comme Madère ou Hawaï. A chaque fois le commerce humain est en cause; en France elle a été vraisemblablement introduite avec des plantes tropicales (orchidées et fougères) importées d'Amérique du Sud vers les serres de la Côte d'Azur; en Afrique du Sud on soupçonne le commerce du fourrage avec l'Argentine pendant la guerre des Boers d'être à l'origine de l'invasion. En Polynésie elle a suivi les mouvements des troupes pendant la deuxième guerre mondiale. Partout où elle est installée cette fourmi est toujours très proche des habitations. Par exemple en France dans le Languedoc-Roussillon elle se trouve dans les stations balnéaires du littoral (Port-Leucate, La Grande-Motte) mais manque totalement sur les plages qui séparent ces stations. Elle affectionne les endroits modifiés ou perturbés par les activités humaines: plantations, espaces verts, dépôts d'ordures, gravats, habitations.

Monomorium pharaonis: cette espèce cosmopolite se rencontre dans toutes les zones tropicales. Elle a colonisé les régions tempérées du monde entier, vivant alors presque toujours à l'intérieur des maisons. En Europe, par exemple, on la rencontre surtout dans les pays septentrionaux (Grande-Bretagne, Danemark, Belgique, Suisse, Allemagne, Tchécoslovaquie etc) ou dans un pays méridional mais dont l'altitude est supérieure à 1000 m (Principauté d'Andorre). Curieusement elle semble plus rare en Europe méridionale puisque en 1976 elle n'était pas formellement connue de Grèce et d'Espagne. Peut-être craint-elle les demi-saisons où l'on coupe traditionnellement assez tôt le chauffage des locaux alors que la saison de chauffe est plus étendue dans le nord de l'Europe et dans les pays à climat rude comme l'Andorre. Elle vit en effet exclusivement dans les habitations les mieux chauffées: hôpitaux, maisons d'enfants, maisons de retraite etc. Comme la fourmi d'Argentine il ne fait pas de doute qu'elle est véhiculée par le commerce humain: nous l'avons trouvée à Toulouse dans la caisse d'emballage d'un microscope électronique en provenance du Japon.

Les données concernant les autres "fourmis vagabondes" (*Monomorium floricola*, *M. destructor*, *Wasmannia auropunctata*, *Cardiocondyla wroughtonii*, *C. emeryi*, *C. nuda*, *Paratrechina longicornis*, *P. bourbonica*, *Anoplolepis longipes*, *Tapinoma melanocephalum*, *Pheidole megacephala*, *Lasius neglectus*) font toujours état de leur propension à s'établir dans les habitations, les jardins et les cultures.

2. Migrations. L'attraction des "fourmis vagabondes" pour les milieux instables et perturbés liés à l'environnement humain explique leur très grande facilité à déménager. A la moindre perturbation (choc, vibration, manipulation du nid, éclairage, etc.) on peut voir les ouvrières de *I. humilis*, par exemple, s'emparer des larves et tenter de fuir. Dans un site naturel, les sociétés de la fourmi d'Argentine se déplacent au gré des variations climatologiques et/ou des modifications apportées par l'Homme. A l'entrée de l'hiver les diverses sociétés fusionnent pour former de grosses concentrations qui recherchent une exposition sud aux pieds des murs, racines d'arbres et bordures de trottoir. Au printemps les sociétés se divisent et choisissent des lieux plus ombragés et plus humides. Les sociétés de printemps et d'été sont extrêmement mobiles et réagissent immédiatement à une perturbation physique (enlèvement d'ordures, travail de jardinage du sol, etc.), à des variations climatiques (baisse ou augmentation trop importante de l'humidité) ou à des modifications trophiques (épuisement ou découverte d'une source alimentaire).

Les autres "tramp species" nichent souvent dans des milieux à durée de vie limitée, parfois insolites: *Wasmannia auropunctata* dans les feuilles de la litière, *Cardiocondyla wroughtonii* dans les figes, *Tapinoma melanocephalum* dans les tiges des plantes, les touffes d'herbe sèche, *Paratrechina longicornis* dans les boîtes de bières écrasées.

3. Unicolonialité. Selon Wilson les espèces unicoloniales sont caractérisées par l'absence d'un comportement agressif entre les individus appartenant à des unités cohabitant au sein d'un même territoire. C'est cette absence d'agressivité qui est responsable des échanges d'individus entre les diverses colonies. Ces sociétés sont dites "ouvertes" au sens de Le Masne par opposition aux sociétés "fermées" telles que se présentent habituellement les espèces multicoloniales.

Ce phénomène est bien connu chez *Iridomyrmex humilis*. Dans un biotope lourdement infesté, il n'est plus possible de différencier des colonies, toutes apparaissant comme faisant partie d'une seule et énorme communauté. Par exemple le site de Port-Leucate constitue une immense société longue d'environ 700 mètres et large de 300. Il est même tout à fait possible de mélanger des individus provenant de sites éloignés de plusieurs centaines de kilomètres. Ceci ne veut pas dire qu'il y a absence de reconnaissance coloniale. Les comportements exploratoires des ouvrières sont plus marqués lorsque les ouvrières confrontées appartiennent à des sociétés très éloignées. L'absence d'agressivité concerne également les reines fécondées. Par contre les mâles sont agressés et tués lorsqu'ils sont introduits dans une société non orpheline alors qu'ils sont parfaitement acceptés par une société dépourvue de reines ce qui indique que l'ouverture des sociétés unicoloniales présente des limites.

Le caractère unicolonial a été vérifié chez *M. pharaonis*, *W. auropunctata*, *P. longicornis* ou encore *T. melanocephalum*.

4. Agressivité interspécifique. L'absence d'agressivité intraspécifique semble aller de pair avec une agressivité interspécifique très forte. Les "tramp species" étant le plus souvent importées, elles se heurtent aux espèces indigènes qu'elles doivent repousser. Cela se vérifie chez *Pheidole megacephala*, mais l'exemple le mieux connu est sans doute celui de la fourmi d'Argentine. En France, sur le littoral Languedoc-Roussillon, la fourmi d'Argentine a éliminé toutes les espèces locales et en particulier des *Tetramorium* et *Tapinoma erraticum* qui sont dominants dans ce milieu. Seules quelques rares sociétés de *Plagiolepis pygmaea* et de *Diplorhoptum fugax* subsistent. En Californie, la fourmi d'Argentine se montre plus agressive envers les espèces épigées qu'hypogées; des espèces extrêmement discrètes comme *Stenamma diecki* qui fourragent dans le sol et dans la litière résistent bien. Parmi les épigées, celles qui fourragent à des heures différentes peuvent espérer survivre.

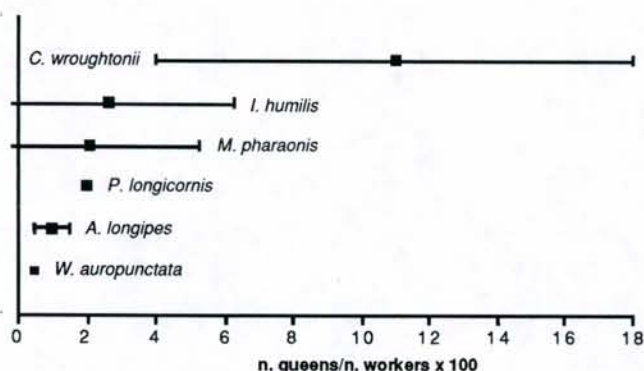


Figure 1. Nombre moyen de reines pour 100 ouvrières pour quelques espèces de "fourmis vagabondes". Lorsqu'elles sont disponibles ou visibles, les valeurs extrêmes sont représentées par une ligne. Données tirées de la littérature et de travaux personnels (cf. Passera, 1993)

Average number of queens per 100 workers for several "tramp species". When available or visible, the extreme values are represented by a bar. Data are from personal observations and from studies listed in the references (cf. Passera, 1993)

La compétition interspécifique très vive peut parfois opposer deux espèces vagabondes. Cette situation a été très bien étudiée aux Bermudes. A son arrivée sur l'île vers 1953, *I. humilis* s'est heurtée à *P. megacephala*. La lutte a semblé tour à tour

favorable aux deux espèces mais les dernières observations amènent à penser que l'on s'achemine plutôt vers une situation d'équilibre.

Wasmannia auropunctata présente elle aussi une agressivité remarquable. Plusieurs travaux suivent sa progression dans les îles Galapagos et son action néfaste sur la myrmécofaune locale.

5. Polygynie. Il s'agit d'une polygynie véritable, les reines ne marquant aucune hostilité les unes envers les autres qui pourrait traduire un phénomène de dominance. Le nombre de reines est considérable bien que difficilement quantifiable du fait de l'absence de frontières entre les sociétés. Dans la figure 1 nous avons converti les données disponibles en nombre de reines pour 100 ouvrières. Ce rapport est évidemment très variable allant de 0,1 à 11 mais il dépasse assez souvent l'unité. La plus grande proportion de femelles semble se rencontrer chez *C. wroughtonii* qui forme des sociétés contenant jusqu'à 18 reines pour quelques dizaines d'ouvrières. Chez des espèces comme *I. humilis* où le nombre des ouvrières est souvent énorme on parvient à un nombre de reines lui même démesuré. C'est ainsi qu'on a estimé à 1.307.222 reines et à 2 milliards d'ouvrières le nombre d'individus tués en un an dans un verger de 10 hectares en Californie (6,3 reines pour 100 ouvrières). Chez *M. pharaonis* un piégeage répété dans une pièce d'habitation pendant un an a permis de récupérer 1.360.000 ouvrières et 1.809 reines

ESSAIMAGE ET BOUTURAGE

	Les gynes sont ailées	Les gynes participent à un vol nuptial	Accouplement intranidal	Bouturage
<i>I. humilis</i>	oui	non	vérifié	vérifié
<i>M. pharaonis</i>	oui	non	vérifié	vérifié
<i>W. auropunctata</i>	oui	non	vérifié	vraisemblable
<i>P. longicornis</i>	oui	non	vérifié	vraisemblable
<i>P. bourbonica</i>	oui	oui	?	?
<i>C. wroughtonii</i>	oui	oui et non	vérifié	vérifié
<i>A. longipes</i>	oui	non	vraisemblable	vraisemblable
<i>T. melanocephalum</i>	oui	?	vraisemblable	vérifié
<i>P. megacephala</i>	oui	oui	?	vérifié
<i>L. neglectus</i>	oui	non	vérifié	vraisemblable
<i>M. floricola</i>	non	non	vérifié	vraisemblable

Tableau I. Essaimage, accouplement intranidal et bouturage chez quelques espèces de "fourmis vagabondes". Données tirées de la littérature et de travaux personnels (cf. Passera, 1993).

Nuptial flight, intranidal mating and budding for several "tramp species". Data are from personal studies and from studies listed in the references (cf. Passera, 1993).

6. Essaimage et bouturage. Il s'agit sans doute là du caractère le plus important puisqu'il est responsable de la dissémination particulière de ces espèces. De nombreuses "fourmis vagabondes" -dont les sexués sont normalement ailés- semblent avoir perdu la faculté d'effectuer un vol nuptial (tableau I); l'accouplement s'effectue à l'intérieur du nid,

la dissémination des sociétés étant due à des bouturages (budding) c'est-à-dire au départ par voie terrestre d'ouvrières et de reines fécondées qui vont établir un nouveau nid à quelques mètres du précédent. Il s'agit là d'une dissémination en tache d'huile qui autorise bien sûr les relations entre les divers nids mais qui ne permet pas la colonisation de territoires lointains. Cette colonisation à longue distance passe obligatoirement par des transports passifs qu'ils soient naturels (les nids de la fourmi d'Argentine sont transportés le long du Mississipi par l'intermédiaire des bois flottés) ou artificiels (commerce humain).

7. Taille et monomorphisme. Les "fourmis vagabondes" sont toujours de très petite taille; les plus petites semblent être *T. melanocephalum* (ouvrières inférieures à 1,5 mm) *W. auropunctata* et *M. floricola* (ouvrières inférieures à 2 mm). Toutes les autres espèces sont inférieures à 3,5 mm (fig. 2). Les reines sont bien sûr plus grandes mais n'atteignent ou ne dépassent que rarement 6 mm chez *L. neglectus* et *P. megacephala*. Toutes les espèces, à l'exception notable de *P. megacephala*, ont des ouvrières monomorphes.

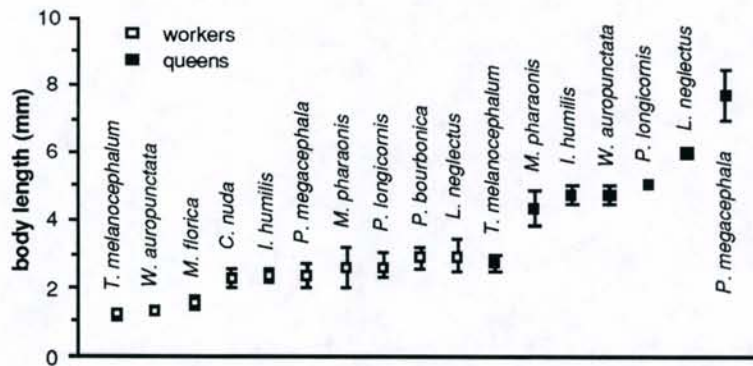


Figure 2. Longueur moyenne du corps des ouvrières et des reines de quelques espèces de "fourmis vagabondes". Lorsqu'elles sont disponibles ou visibles, les valeurs extrêmes sont représentées par une ligne. Données tirées de la littérature et de travaux personnels (cf. Passera, 1993)

Mean body length of workers and queens of some "tramp species". When available or visible the extreme values are represented by a bar. Data are from personal studies and from studies listed in the references (cf. Passera, 1993)

8. Longévité des reines. On sait que d'une manière générale, les reines des espèces polygynes ont une durée de vie plus courte que celle des reines des espèces monogynes. Dans le cas des "fourmis vagabondes" cette durée de vie peut être extrêmement brève. Le record pourrait appartenir à *T. melanocephalum* dont les reines ne vivent que quelques semaines. Pour 3 autres espèces, la fourmi du Pharaon, la fourmi d'Argentine et la petite fourmi de feu, la durée de vie des reines est inférieure ou à peine supérieure à un an. Les données manquent pour les autres espèces. Cette vie très courte pourrait paraître un inconvénient mais elle est compensée par une très grande facilité pour les "tramp species" à produire et élever de nouvelles reines. Chez la fourmi du Pharaon, l'obtention de jeunes reines est possible tout le long de l'année. La fourmi d'Argentine se révèle presque aussi plastique. Bien qu'elle soit plus sensible au rythme des saisons, et que dans la nature les sexués soient élevés annuellement au printemps, au laboratoire l'orphelinage de petites unités d'ouvrières avec un peu de couvain fournit presque toujours des jeunes sexués même en dehors de la saison naturelle d'élevage. Concernant *W. auropunctata* et *P. longicornis*, les données montrent que les sexués sont élevés toute l'année dans les

régions chaudes et une dizaine de mois par an sous des climats moins propices. On voit donc que les "tramp species" parviennent assez souvent à s'affranchir du rythme des saisons.

9. Stérilité des ouvrières. La stérilité des ouvrières pourrait peut-être être un caractère commun à plusieurs "fourmis vagabondes". Cela a été vérifié de façon certaine pour *I. humilis*, *M. pharaonis*, *W. auropunctata* ou *P. longicornis*.

Les données manquent pour les autres espèces. On peut faire l'hypothèse que les ouvrières de *P. megacephala* sont stériles car les ouvrières du genre sont réputées pour ne pas pondre. Il serait intéressant d'étudier la situation de *L. neglectus* qui appartient à un genre où la ponte ouvrière est largement représentée.

DISCUSSION

Des neuf caractères passés en revue, le plus exclusif pourrait être la forte relation nouée par les "tramp species" avec l'espèce humaine que ce soit pour leur transport à longue distance ou leur nidification. De nombreuses autres espèces de fourmis présentent une tendance à l'anthropisation mais seules les "tramp species" sont vraiment des espèces domestiques suivant l'Homme dans ses déplacements. Cette anthropisation s'accompagne d'une forte adaptation à de fréquents changements de nids générateurs de migrations. La migration n'est bien sûr pas l'apanage des "tramp species". Le nomadisme est bien connu par exemple chez les "army ants", où il est lié à la recherche des proies. Petite taille et monomorphisme (à l'exception de *P. megacephala*) sont des caractères que les "tramp species" partagent largement avec différentes espèces. Il en est de même pour la stérilité des ouvrières puisqu'on sait que cette caste est stérile dans des genres entiers comme *Tetramorium*, *Pheidole* ou *Solenopsis*.

Trois autres caractères qui nous semblent bien établis pour les "fourmis vagabondes" (unicolonialité, polygynie et reproduction des sociétés par bouturage) se retrouvent à des degrés divers chez d'autres espèces et en particulier chez les fourmis qualifiées de polydomiques dont la super-colonie est éclatée en plusieurs nids occupant parfois de grands territoires.

-) L'unicolonialité et sa conséquence l'échange d'individus et de couvain, a été vérifiée chez plusieurs espèces qui forment des sociétés polycaliques comme *Tapinoma sessile* ou des super-colonies comme divers *Formica*, *L. sakagami* et *Pseudomyrmex venefica*. Toutefois l'absence d'agression chez ces espèces polycaliques est limitée aux représentants de la super-colonie alors que chez les "tramp species" (au moins pour *I. humilis*) la tolérance semble déborder nettement les limites d'un seul biotope.

-) Le degré de polygynie est souvent très grand chez les "tramp species" mais il n'est pas obligatoirement plus fort que chez les espèces polydomiques: il peut y avoir plus de 200 reines désailées dans un nid de *F. yessensis* et 1.080.000 pour l'ensemble de la super-colonie.

-) La fondation par bouturage est une tendance générale des espèces polydomiques. Elle est facilitée par l'existence d'un accouplement intranidal qui peut coexister avec un vol nuptial comme chez *Tapinoma sessile*, *F. yessensis* ou *F. lugubris* ou qui peut l'avoir totalement supplanté comme chez *Lasius sakagami*.

Concernant la physiologie des reines, celle des "tramp species" semble présenter une caractéristique qui est leur faible longévité. Cette particularité pourrait être sans équivalent chez les fourmis polydomiques mais elle doit être confirmée par l'étude d'un plus grand nombre d'espèces. Il en est de même pour la grande facilité d'élevage de nouvelles reines chez les "tramp species". Chez les espèces polydomiques comme chez la plupart des autres fourmis, l'élevage est saisonnier et obéit à des règles strictes concernant les facteurs climatiques et sociaux.

Ainsi les "tramp species" sont très proches des fourmis polydomiques dont elles partagent les stratégies mais en réalisant toujours totalement ce qui n'est qu'une tendance

chez ces dernières (unicolonialité, dissémination par bouturage et très importante réduction du vol nuptial). A ces caractéristiques des espèces polydomiques, les "tramp species" ajoutent leurs relations privilégiées avec l'environnement humain ce qui leur assure un très grand succès écologique.

En conclusion on peut proposer la définition suivante: les "fourmis vagabondes" sont des espèces de petite taille, à ouvrières stériles, largement distribuées dans le monde par le commerce humain et vivant en association étroite avec l'Homme; elles sont polygynes, unicoloniales et présentent une absence ou une réduction du vol nuptial conduisant à une reproduction par bouturage.

REFERENCES

La liste des travaux consultés dépassant le cadre de cet exposé, le lecteur est invité à consulter les articles suivants qui en font une relation complète:

- HÖLLDOBLER, B. & E.O. WILSON, 1990. *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin, 732 pp.
PASSERA, L., 1993. Characteristics of "tramp species". In: *Exotic Ants: Biology, Impact and Control of Introduced Species* (D.F. Williams ed.) Westview Press, Boulder, (in press).