Préface de
Stéphane Deligeorges

Luc Passera
Photographies
d'Alex Wild

FORMIDABLES FOURMIS !



éditions Quæ

Luc Passera
photographies d'Alex Wild

Préface de
Stéphane Deligeorges

FORMIDABLES FOURMIS !

Éditions Quæ

En photo de couverture :

Les fourmis tisserandes oecophylles protègent avec vigilance leurs nids constitués par des feuilles assemblées et maintenues en place par un fil de soie produit par les larves. Ces ouvrières gardiennes, prêtes à mordre, adoptent une posture caractéristique.

Légendes des pages de garde :

Des ouvrières de la fourmi champignonniste *Acromyrmex coronatus* découpent une feuille qui sera incorporée au jardin à champignon. La découpe des feuilles selon un tracé semi-circulaire est très caractéristique. Cette photo est faite en réalité à partir de deux clichés pris à quelques secondes d'intervalle, puis juxtaposés. Elle montre une ouvrière de la fourmi légionnaire *Eciton vagans* participant à un raid de chasse au milieu d'une cohorte de compagnes non visibles ici. On peut voir une mouche parasite phoride, aptère, qui attend le moment favorable pour déposer un œuf sur une ouvrière légionnaire. L'asticot se développera aux dépens de la fourmi.

Éditions Quæ
RD 10
78026 Versailles cedex
www.quae.com

© Éditions Quæ, 2016
ISBN 978-7592-2513-2

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction même partielle du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6e.

SOMMAIRE

Préface de Stéphane Deligeorges 7
Les raisons d'une *success story* 9

Vivre entre filles 19
Castes et matriarcat 19
L'amour donne des ailes 20
Diasporas et fondation de nouveaux États 24
Variations sur le thème de la fondation 26
Fille ou garçon ? 28
Les caprices de la sexualité 29
Les mâles se rebiffent 31
Reine ou ouvrière ? 34

Une organisation rationnelle du travail 37
Travailler selon son aptitude physique 37
Travailler selon son âge 42
Travailler selon son expérience 44
Travailler selon ses gènes 44
D'étranges spécialisations 46
Et s'il existait des fourmis paresseuses ? 47

Les fourmis sont de grandes communicantes 53
Majesté, êtes-vous en état de régner ? 54
Le fil d'Ariane 55
À qui ai-je l'honneur ? 59
Quand les faussaires piratent les codes 61

Guerre et paix 69
L'arsenal guerrier des fourmis 69
La guerre ouverte 74
Un contrepoison portatif 77
Du bon usage de l'affrontement 77
Recruter des mercenaires 78
Le salut est dans la fuite 80
Sacrifier sa vie pour sauver sa communauté 82

Quand tout le monde y gagne : les fourmis mutualistes 85
Les ententes occasionnelles 85
Les accords donnant-donnant 87
Les arbres à fourmis 88

Les jardins du diable 94
Éloigner les gros herbivores 94
Fourmis et champignons, une très vieille histoire 96

Des fourmis soucieuses de leur santé 99
Les fourmis et la variolisation 100
Se laver les mains, c'est naturel et hygiénique 101
Rester propre sur soi, la toilette à l'acide 103
Ne pas laisser traîner la nourriture 104
Le « petit coin » ou la gestion des déchets intestinaux 105
Mourir loin du nid pour le protéger 106
Les cimetières des fourmis 108
La fourmi qui prenait médecine 109

S'adapter pour mieux vivre 113
Plan d'urbanisme 113
Le chaud et le froid 114
Des fourmis insubmersibles 118

La mondialisation au service des fourmis 123
L'ère des Grandes Conquêtes 123
La fourmi d'Argentine et les atouts des fourmis envahissantes 125
Solenopsis invicta, la fourmi de feu 127
Wasmannia auropunctata, petite mais piquante 129
Monomorium pharaonis en quête de chaleur 131
Lasius neglectus, la toute dernière 132
Au fil du changement climatique 133
Un combat perdu d'avance 133

Qu'attendre de bon des fourmis ? 137
Des ingénieurs des écosystèmes 138
Des disséminatrices de graines 140
Des actrices du contrôle biologique 142
De parfaites éboueuses 146
Les fourmis, ça se mange aussi 147
Les fourmis, la santé et le bien-être humain 147
Les fourmis et la robotique 148

Les fourmis, un modèle de comportement collectif 153

Quelques textes récents sur les fourmis 159

Préface

Le monde « myrméconien », cet univers profus des fourmis que Luc Passera et Alex Wild nous invitent à visiter, constitue un des plus grands groupes d'insectes vivant sur notre planète. Un véritable continent composé de millions de milliards d'individus. Les fourmis sont partout. Sauf au septentrion et dans l'austral. Alors, qui n'a pas été, un jour ou l'autre, fasciné par ces êtres à six pattes, curieux de ces vivants aux colonnes actives qui, parfois, semblent erratiques, mais finissent toujours en files organisées et orientées ? Qui n'a pas, les observant, essayé de contrarier un instant leur mouvement processionnaire pour comprendre comment ces populations immenses, à l'incessante activité, reforment l'ordre caché de leurs conduites ? Car les fourmis vivent en société. Des sociétés *auto-organisées*. Leur unité démographique est la colonie et leur rassemblement en fait des êtres eusociaux. En d'autres termes, anthropocentrés, chacune des fourmis est l'élément d'une république. République aux individus hiérarchisés, spécialisés, mais sans maître. Pourquoi ne pas dire « Sans Dieu ni Maître » ? Ce qui est une autre manière de définir leur capacité d'auto-organisation.

Pour ouvrir cette visite à laquelle nous convient nos deux myrmécologues, je retiendrai parmi les mille et un talents vitaux, celui que ces insectes maîtrisent au plus haut point : leur qualité de bâtisseuses hors pair. Elles construisent des établissements coloniaux que l'on nomme leur nid. Mais ce sont des architectures sans aucun architecte. Aucun concepteur unique ne dirige leurs œuvres. D'où cette question : comment les fourmis d'une colonie s'organisent-elles pour construire leurs nids ? Certains d'entre eux étant d'une très grande complexité. Ils peuvent comprendre une partie souterraine, constituée par un réseau de galeries. Le tout couronné par un dôme en terre, constitué, lui, par un grand nombre de chambres en forme de bulles. Bulles toutes imbriquées, étroitement, les unes aux autres. Cette capacité constructive repose sur une propriété inédite, singulière, que l'on désigne, comme l'on sait, par le terme d'*émergence*. C'est le cas à chaque fois que surgit dans la nature une propriété singulière qui dépasse la simple somme des constituants d'un ensemble. Ces insectes sociaux pratiquent une réalisation particulière de cette propriété d'émergence : *l'auto-construction*. Dans leur construction se développe une activité silencieuse, opérée par une myriade d'individus, coordonnée par

auto-organisation. Ce qui est une deuxième propriété d'émergence. Alors surgit le plan d'organisation d'un artéfact animal qui ne se résume pas au rassemblement arithmétique de millions d'individus. Ainsi on peut dire que la coordination des tâches, la régulation des constructions ne dépendent pas directement des insectes constructeurs, mais des constructions elles-mêmes. L'ouvrier ne dirige pas son travail, il est guidé par lui. C'est à cette stimulation d'un type particulier que l'on donne le nom de *stigmergie* (de *stigma*, piqûre, et de *ergon*, travail, œuvre = œuvre stimulante). La stigmergie, un mode de communication indirect, est un néologisme créé par Pierre-Paul Grassé en 1959, à l'occasion d'une étude sur la construction du nid chez le termite.
Dans leur comportement bâtisseur, les fourmis ne communiquent pas directement entre elles. Ce qu'à l'ordinaire elles pratiquent beaucoup. Les



Ectatomma ruidum est fréquente en Amérique tropicale et subtropicale. Cette ouvrière est occupée à récolter la production sucrée d'un nectaire d'un arbuste, le pois-doux (*Inga*).

échanges d'informations passent par une modification de l'environnement. Dans ce cas, par des concentrations locales de phéromones. Ces dernières sont le médium constructeur chimique. Ces concentrations déposées sur les tas de terre forment trace. Cette dernière attire les individus qui la renforcent, invitant de plus en plus de compagnes à la suivre.

Le langage savant appelle cela une *boucle de rétroaction positive*. Pour ce qui concerne la partie en dôme, les fourmis forment, en premier, des petits amas. Ils délimitent les chambres. Les individus suivants déposent leur boulette de matériau, de la terre, sur les premiers amas constitués. Ils sont guidés par une phéromone que chaque insecte rajoute au tas. Les concentrations incitent alors les suivants à poursuivre la construction au même endroit. Puis les bâtisseuses élèvent des piliers. Ils ont une hauteur correspondant à la longueur d'un individu. C'est leur jauge. Enfin, au sommet des piliers, mais latéralement cette fois, les fourmis commencent à élaborer des chapiteaux. Cela afin de constituer le plafond de chaque chambre par ces chapiteaux qui vont être fusionnés. Comment ne pas être stupéfié par une telle malice que nous exhibe le monde animal ? Surtout si l'on découvre, ensuite, que dans ces architectures, certaines espèces myrmécologiques se font cultivatrices de champignon. Ainsi les *Atta* nous montrent que la fourmi est architecte et, également, agricultrice.

Dans leur travail, Luc Passera et Alex Wild nous apprennent l'immense avancée de notre compréhension du monde des fourmis. L'entomologie continue, dans toutes ses sous-parties, à pousser l'élucidation des énigmes naturelles, celles que l'on observe dans la vie de ces extraordinaires insectes sociaux. Mais il y a plus. Nos auteurs le montrent à la fin de leur ouvrage. La connaissance intime des fourmis sert d'inspirateur pour des sciences qui deviennent connexes à cette partie de l'histoire naturelle. En effet, l'activité constructrice, l'organisation de coordination sociale, sont source d'inspiration majeure pour le biomimétisme. Cette discipline trouve ses modèles dans certaines propriétés qu'exhibent ces vivants si particuliers. Ainsi, ces insectes deviennent autant de paradigmes pour l'intelligence artificielle, pour la robotique. Alors, à suivre Luc Passera et Alex Wild, on finit par se convaincre que la fourmi devient comme muse pour certaines sciences d'aujourd'hui.

Stéphane Deligeorges



Les raisons d'une *success story*

Depuis longtemps, leurs six pattes sur cinq continents

Quoi de plus banal qu'une fourmi ? Elles sont partout. Des forêts finlandaises qui s'étendent au-delà du cercle polaire arctique jusqu'à Ushuaia dans l'Antarctique chilien, des quantités invraisemblables de fourmis trottinent sur leurs six pattes. À part les Inuits du Groenland, tous les peuples de la Terre les ont croisées sur leur chemin. Et les populations d'Amazonie ou de l'Afrique tropicale plus que d'autres, car comme tous les êtres vivants, les fourmis obéissent à un gradient de biodiversité latitudinal : plus on se déplace vers l'équateur, plus le monde du vivant foisonne.

Ainsi, s'il en existe à peu près 200 espèces en France, cela serait à comparer avec les 43 que peut abriter un seul arbre de la forêt amazonienne au Pérou ou avec les 668 qui se partagent 4 hectares du parc national du Kinabalu en Malaisie.

Sur le site spécialisé www.antbase.com qui tient une statistique des espèces décrites, on apprend qu'en juillet 2015, il existait 13 881 espèces décrites et l'on estimait qu'au moins autant attendaient d'être découvertes. Certes, cela reste bien peu comparé aux 400 000 espèces de coléoptères ou aux 350 000 espèces de lépidoptères. Mais les fourmis sont des insectes sociaux et c'est le nombre d'individus dans chaque colonie qui prime sur celui des espèces.





Ci-dessus
Les ouvrières des mini-sociétés de *Thaumatomyrmex atrox* se repaissent de myriapodes aux soies toxiques qu'elles épilent à l'aide de mandibules en forme de peigne.

Ci-contre
Dorylus helvolus. Les fourmis légionnaires d'Amérique ou d'Afrique forment des nids pouvant compter jusqu'à 20 millions d'individus comme cette espèce de magnan africaine.

Page de gauche
Linepithema humilis, la fourmi d'Argentine. Cette fourmi envahissante forme d'immenses super-colonies dont les nids, tous apparentés, regroupent des centaines de milliers d'ouvrières.



Cette fourmi géante, longue de 3 m, semble sortir de couches géologiques profondes. Œuvre du ferronnier d'art Jean-Pierre Maurice, elle trône à l'entrée de la ville de Bédarieux dans l'Hérault.



Un fossile vivant : *Nothomyrmecia macrops*, la fourmi dinosaure. Ses gros yeux révèlent les mœurs nocturnes de cette espèce ancestrale australienne.

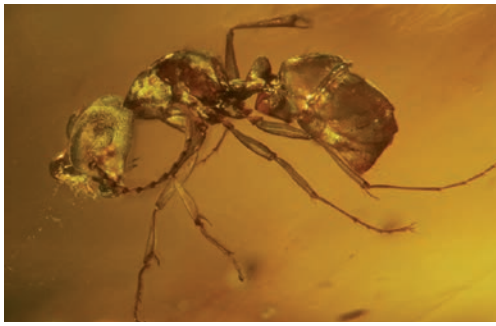
Si les ouvrières des étranges *Thaumatomyrmex* d'Amérique du Sud, avec leurs mandibules en forme de fourche dessinées spécialement pour épiler des myriapodes à la fourrure toxique, ne sont jamais plus de dix par société, que dire des magnans africaines dont les colonnes militaires projettent jusqu'à 20 millions d'individus sur le terrain. Et combien de fourmis dans la super-colonie de la fourmi d'Argentine, s'étirant sur 6 000 km, entre le golfe de Gênes et la côte Cantabrique au nord-ouest de l'Espagne ? Au total, on estime qu'entre un et dix millions de milliards de fourmis déambulent à chaque instant sur notre planète. Pour mieux comprendre l'énormité de ce chiffre, mettons toutes ces fourmis à la queue-leu-leu ; elles dessineraient alors une file qui accomplirait 165 fois le trajet Terre-Soleil qui, rappelons-le, est d'environ 150 millions de kilomètres. Malgré un poids individuel qui varie selon les espèces de 1 à 10 mg, soit environ dix millions de fois moins qu'un être humain, le poids de toutes les fourmis du globe représente entre 15 et 20 % de toute la biomasse animale terrestre et il dépasse celui de l'humanité.

Cela fait des milliers d'années que leur va-et-vient intrigue nos ancêtres. En Amérique, les Mayas du Guatemala ou les Nazcas au Pérou, en Afrique les Dogons, et plus près de nous géographiquement mais tout aussi éloignées dans le temps, la Grèce antique de Plutarque ou l'Italie romaine de Pline l'Ancien nous ont laissé des géoglyphes, des écrits ou des légendes où le merveilleux entraîne l'imagination loin des vérités des chercheurs. Aujourd'hui encore, la fourmi inspire l'esprit créatif d'artistes contemporains.

Les fourmis fossiles les plus anciennes au monde ont été trouvées dans l'Albien supérieur de la Charente-Maritime, un étage géologique vieux d'environ 100 millions d'années, mais on estime que les premières espèces pourraient être apparues il y a environ 120 millions d'années, au Crétacé inférieur. Ces fourmis appartiennent à des sous-familles primitives dont certaines ont disparu alors que d'autres se sont maintenues en conservant des caractères archaïques. Ce qui nous donne la possibilité d'observer de vénérables espèces fossiles comme*Nothomyrmecia macrops* (*Prionomyrmex macrops*), une espèce australienne nocturne et arboricole, justement surnommée la fourmi dinosaure. Et que dire de *Martialis eureka* dont rien que le nom révèle la stupéfaction de ses découvreurs dans la litière d'une forêt brésilienne ? À partir de la seule ouvrière récoltée, aveugle, dépigmentée, portant de longues mandibules molles et pourvue de pattes avant qui pourraient être des pattes ravisseuses, on a pu créer la nouvelle sous-famille des Martialinae dont on ignore encore totalement la biologie et le comportement.

Une approche récente utilisant la phylogénétique moléculaire dénombre seize sous-familles actuelles, auxquelles il faut ajouter quatre sous-familles connues seulement par des fossiles. En simplifiant à l'extrême et en laissant de côté







En haut
Ce morceau d'ambre de la Baltique vieux de 45 millions d'années (Éocène) contient une ouvrière d'*Electromyrmex klebsi*.

Au centre
Cette ouvrière de *Zigrasimecia ferox* est emprisonnée dans de l'ambre de Birmanie vieux de 99 millions d'années (Crétacé). La sous-famille à laquelle elle appartient (Sphecomyrminae) a disparu.

En bas
Malgré son nom, *Martialis eureka* ne vient pas de la planète Mars mais de la forêt brésilienne ! C'est son allure étrange d'extra-terrestre qui lui a valu son nom.

quelques sous-familles à mœurs souterraines, on peut diviser les sous-familles actuelles en deux grands groupes : les ponéroïdes aux mœurs prédatrices et les formicoïdes. C'est chez les formicoïdes que se trouvent les trois sous-familles qui représentent la grande majorité des fourmis visibles sous nos climats tempérés : les Formicinae, les Myrmicinae et les Dolichoderinae. Les premières fourmis étaient toutes des prédatrices. Il faut attendre au cours de l'évolution, l'apparition des plantes à fleurs et leurs sécrétions sucrées pour qu'une diversification des régimes alimentaires stimule l'apparition des principales sous-familles qualifiées d'évoluées. C'est au milieu de l'Éocène (40 millions d'années) que les fourmis se lancent à l'assaut du monde terrestre dans toute sa diversité. Quant à leur ancêtre lointain, il est à rechercher du côté des guêpes.

Vivre en société, c'est coopérer

Au sein des hyménoptères, les fourmis partagent avec les abeilles, les guêpes et les bourdons, le privilège d'avoir évolué depuis un ancêtre solitaire vers une vie sociale. D'autres insectes ont aussi acquis une vie sociale sophistiquée : ce sont les termites. Bien que parfois appelés « fourmis blanches », ils sont très éloignés des hyménoptères. Il n'existe pas de fourmi vivant solitairement et de manière indépendante comme une mouche ou un papillon. Toutes vivent ensemble au sein d'une fourmilière. Le caractère commun à tous les êtres vivant en société, de la fourmi à l'homme, c'est l'existence d'une *coopération* entre les individus qui



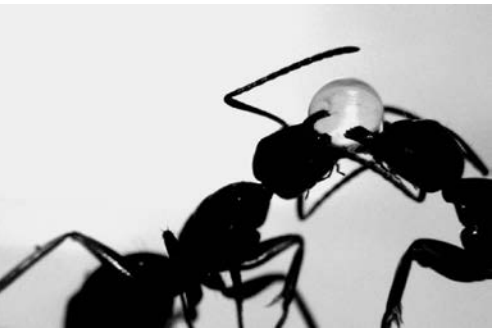
Un bel exemple de coopération chez cette fourmi australienne *Leptomyrmex rufipes* dont les ouvrières unissent leurs efforts pour ramener au nid la carcasse d'une sauterelle.



Ces ouvrières d'*Eciton burchelli* coopèrent étroitement pour former un pont en s'accrochant solidement par leurs pattes et leurs mandibules.

procure un bénéfice net à chacun des membres du groupe. Il n'est pas difficile d'observer la coopération chez les fourmis. Quel est l'enfant qui n'a pas scruté de longues minutes un groupe de fourmis ramenant au nid un ver de terre ou une carcasse d'insecte ? Alors que le comportement semble anarchique, chacun tirant de son côté, inéluctablement la proie finit par disparaître dans les profondeurs du logis. C'est l'union des forces individuelles qui a permis de tracter vers le nid une proie trop lourde pour un seul participant. Les fourmis légionnaires, comme les *Eciton* d'Amérique tropicale, forment des chaînes vivantes en s'arrimant solidement par leurs pattes et leurs mandibules pour réaliser des ponts permettant au gros de la troupe de franchir un obstacle. Cet acte coopératif nécessite des mouvements des appendices hautement coordonnés. Nul besoin d'un chef pour commander la manœuvre. Ce comportement relève de l'auto-organisation, un mécanisme que nous évoquerons plus tard.

La coopération doit être comprise dans le cadre de la sélection naturelle, un des moteurs de l'évolution biologique. Elle est un outil parmi d'autres qui permet à chaque société de fourmis de multiplier le nombre de ses unités. Et multiplier le nombre de colonies rejoint ce qui est le but ultime de tout être vivant : transmettre des copies de ses gènes dans les générations futures. Toutes les adaptations que nous allons rencontrer dans cet ouvrage ont été sélectionnées au cours de l'évolution. Elles ont pour but de favoriser le succès reproductif de l'espèce. Un peu comme un réseau bancaire invente sans cesse des stratégies nouvelles pour multiplier le nombre de ses agences.



Les échanges alimentaires ou trophallaxie sont une des caractéristiques des insectes sociaux. Le passage de la goutte alimentaire qui s'accompagne de frôlements antennaires cimente la cohésion sociale des ouvrières.

Équipée pour une vie de fourmi

La vie sociale des fourmis est favorisée par quelques particularités anatomiques singulières. C'est ainsi que l'œsophage des ouvrières a un diamètre très réduit. Celui de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* ne mesure que 88 µm de large empêchant l'ingestion de tout morceau d'insecte. Les ouvrières, au moins celles appartenant à des sous-familles évoluées, ne peuvent s'alimenter que de jus. Elles sont donc amenées à lécher des liquides ou à sucer l'hémolymphe (le sang) des proies solides. Les résidus de cuticule qu'elles pourraient avaler sont stockés dans une poche infrabuccale qui est vidangée régulièrement sous forme de pelotes de régurgitation bien visibles sur le plancher du nid. Quant aux liquides absorbés, ils sont stockés dans un jabot intestinal appelé aussi *jabot social*. Revenue dans son nid, l'ouvrière va distribuer l'aliment liquide à ses congénères, à la reine et aux larves. Un système de valves permet à l'aliment de refluer et d'être offert sous la forme d'une goutte alimentaire à l'individu quémandeur. Il est ainsi commun d'observer deux ouvrières, mandibules ouvertes, échanger de la nourriture. C'est la *trophallaxie*, qui joue un grand rôle dans la cohésion sociale de la colonie car des informations chimiques sont échangées lors du flux et du reflux de l'aliment.

La possibilité de stocker des jus sucrés dans un jabot social peut manquer chez des espèces primitives. La goutte alimentaire est alors maintenue entre les mandibules puis offerte aux compagnes. Chez d'autres espèces primitives carnivores, l'alimentation des ouvrières devient extravagante : elles mordent leurs larves pour faire sourdre une goutte d'hémolymphe qui constitue leur aliment. Ce comportement leur a valu le surnom de fourmi Dracula. Les blessures laissent



Lors de l'échange alimentaire de ces deux ouvrières *Formica*, le jeu des pattes antérieures fait partie de la séquence trophallactique.







des cicatrices mais ne mettent pas en danger la survie de la larve qui continue son développement. À la différence du dieu de l'antiquité grecque Cronos, les fourmis ne dévorent leurs enfants qu'en cas de disette absolue.

La nidification dans la terre est certainement la première à avoir été pratiquée par les fourmis. Elle n'est pas sans danger. Les larves posées à même un sol humide sont menacées par la prolifération de divers pathogènes, bactéries ou champignons. Quant aux ouvrières, la vie sociale implique une promiscuité favorable elle aussi à des épidémies diverses. Les fourmis ont à faire face aux mêmes dangers qui guettent les modes de vie collectifs de l'espèce humaine. En cas d'épidémies, ce sont bien les structures d'accueil des enfants et des vieillards qui sont atteintes en premier. Pour s'en défendre, les fourmis sont porteuses de glandes thoraciques inconnues chez les autres hyménoptères sociaux, abeilles et guêpes, dont les larves encellulées sont mieux protégées. Ces *glandes métapleurales* (portées par le troisième segment thoracique) délivrent de l'acide phénylacétique et des substances antibiotiques qui contribuent à la propreté sanitaire du nid.

La vie sociale implique en outre la reconnaissance des individus de la société. Nous verrons plus loin l'importance des signaux chimiques dans le processus de reconnaissance. Des glandes, spécifiques aux fourmis et logées dans la tête, émettent des hydrocarbures qui sont autant de signaux de reconnaissance. Ces substances sont partagées dans la communauté par le biais des échanges trophallactiques et produites par les *glandes post-pharyngiennes*.

À gauche
Ectatomma tuberculatum ne peut stocker des aliments liquides dans son jabot. Elle transporte des gouttes sucrées entre ses mandibules avant de les offrir à ses compagnes.

En haut
Stigmatomma oregonensis ou fourmi Dracula se nourrit étrangement. Les ouvrières aspirent l'hémolymphe des larves qu'elles ont percées d'un coup de mandibules.

En bas
Les glandes métapleurales sont une innovation majeure des fourmis. Elles s'ouvrent à l'arrière du thorax au-dessus de la troisième paire de pattes. Elles délivrent des substance antibiotiques qui maintiennent le nid dans un état sanitaire parfait autorisant ainsi la vie sociale (photo en microscopie à balayage).





