

Université de Liège
Faculté des sciences

Rôle et utilisation de la substance
défensive de *Crematogaster montezumia*
(Hymenoptera : Formicidae)

Mémoire présenté par Christophe Clark
en vue de l'obtention du D.E.S. pour les pays de développement
(orientation Biologie animale-zoologie)

Septembre 2001

Promoteurs : J.C. de Biseau (U.L.B.)

M. Leponce (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique)

Remerciements

En tout premier lieu, je tiens à remercier chaleureusement Jean-Christophe de Biseau et Maurice Leponce, mes directeurs de mémoire, pour m'avoir encadré, conseillé et instruit tout au long de ce travail. Grâce à leur savoir, leur sympathie et leur enthousiasme, ma passion pour la myrmécologie s'est confortée.

Je souhaite également remercier les personnes qui m'ont encouragé, critiqué et qui ont relu ce travail avec bienveillance ; je pense surtout à Cécilia Bouillet, et Franck Tourniaire.

Mes pensées vont pareillement à Marie-Paule et Michel Bouillet sans qui mon séjour en Belgique aurait été bien plus contraignant.

Je voudrais, de même, dire un grand merci aux personnes qui ont contribué indirectement à la réalisation de ce travail : Jean-François Marlier et Yves Laurent pour leurs conseils, Isabelle Bachy pour son aide technique, Laurence Theunis et René-Marie Lafontaine pour leur bonne humeur, Serge Aron et Grégory Sempo pour m'avoir prêté et permis de torturer leurs fourmis, Julien Cillis pour son maniement du microscope électronique et bien sur Messieurs Edward O. Wilson et Bert Hölldobler, sans qui, cette branche de la zoologie me serait restée inconnue.

Enfin, je louange les fourmis, infatigables collègues de travail, qui ont parfois pimenté mes manipulations mais qui m'ont toujours émerveillé...

Je dédie ce mémoire à mes parents.

Table des matières

(La table des matières est celle du « format papier », celle du format informatique n'ayant pas été mise à jour).

1. Introduction générale.....	1
1.1 Défense chez les Formicidae.....	2
1.1.1. Diversité des mécanismes défensifs.....	2
1.1.1.1 Défense passive.....	2
a. Adaptations morphologiques.....	2
b. Camouflage.....	3
c. Couleurs aposématiqués.....	4
d. Mimétisme.....	4
e. Gigantisme.....	4
1.1.1.2. Défense active.....	4
a. Armes mécaniques.....	4
b. Armes mécano-chimiques.....	5
c. Armes chimiques.....	6
1.1.2. Diversité des comportements défensifs.....	7
1.1.2.1. Interférences.....	7
1.1.2.2. Fourmis kamikazes.....	7
1.1.2.3. Recrutement défensif.....	7
1.1.2.4. Rituels et postures de menace.....	8
1.1.2.5. Bonds.....	8
1.1.2.6. Fuite et immobilité.....	8
1.2. Caractéristiques du genre <i>Crematogaster</i>	9
1.2.1. Biologie générale.....	9
1.2.2. Morphologie et système de défense.....	10
1.3. Présentation de <i>Crematogaster montezumia</i>	11
1.3.1. Biologie générale.....	11
1.3.2. Système défensif.....	12
2. Objectifs du travail.....	13
3. Matériel et méthodes générales.....	14
3.1. Présentation des espèces utilisées.....	14
3.1.1. <i>Lasius niger</i> (L., 1758).....	14
3.1.2. <i>Myrmica rubra</i> (L., 1758).....	14
3.1.3. <i>Pheidole pallidula</i> (Nylander, 1849).....	15
3.1.4. <i>Linepithema humile</i>	15
3.2. Conditions d'élevage.....	16
3.3. Enregistrements vidéo et matériel photographique.....	16
3.4. Tests statistiques.....	17

4. Comportement individuel de défense.....	18
4.1. Introduction.....	18
4.2. Matériel et méthodes.....	19
4.3. Résultats.....	20
4.3.1. Ethogramme.....	20
4.3.2. Evolution de l'agressivité au cours des rencontres.....	22
4.3.3. Comportements observés lors des rencontres avec les fourmis étrangères.....	22
4.3.4. Localisation du lieu de dépôt de la substance défensive.....	25
4.3.5. Evaluation de la taille des gouttes émises par <i>C. montezumia</i>	25
4.4. Discussion.....	26
5. Toxicité de la substance défensive.....	29
5.1. Introduction.....	29
5.2. Matériel et méthodes.....	30
5.3. Résultats.....	31
5.4. Discussion.....	31
6. Propriétés répulsive et collante de la substance défensive.....	33
6.1. Introduction.....	33
6.2. Propriétés répulsives de la substance défensive.....	34
6.2.1. Matériel et méthodes.....	34
6.2.2. Résultats.....	35
6.2.2.1. Comportements observés lors des expériences.....	35
6.2.2.2. Temps passé sur le leurre.....	36
6.3. Effet collant de la substance défensive.....	37
6.3.1. Matériel et méthodes.....	37
6.3.2. Résultats.....	38
6.3.2.1. Application de la substance collante sur les pattes d'une fourmi cible.....	38
6.3.2.2. Application de la substance collante sur les mandibules d'une fourmi cible.....	38
6.4. Discussion.....	39
7. Discussion générale.....	41
8. Conclusions et perspectives.....	45

Bibliographie

Résumé

Chez les Formicidae, les armes chimiques sont particulièrement fréquentes et constituent une solution efficace pour se protéger des divers prédateurs et compétiteurs, vertébrés ou arthropodes (notamment les fourmis elles-mêmes).

Crematogaster montezumia possède un aiguillon réduit, spatulé qui permet d'accumuler une substance défensive, de nature collante, produite par la glande de Dufour. La nature chimique des composés défensifs est en cours d'analyse. Lors de rencontres agonistiques, cette sécrétion est déposée sur l'ennemi par un mouvement particulier de l'abdomen (flexion par dessus le corps ou latérale).

L'étude des fonctions de la substance défensive de cette fourmi sud-américaine a fait l'objet du présent travail.

Nos expériences montrent que la substance défensive de *C. montezumia* possède une toxicité variable, mais toujours significative, sur les fourmis testées. *Linepithema humile*, originaire d'Argentine, et probablement compétitrice de *C. montezumia* est très sensible à la substance défensive de cette dernière. Par contre, *Lasius niger*, une des fourmis les plus commune d'Europe, paraît plus résistante. *C. montezumia* ne semble pas immunisée contre sa propre substance de défense.

La sécrétion défensive de *C. montezumia* possède également une propriété répulsive manifeste envers *L. humile*, mais pas envers *M. rubra*.

Durant les rencontres interspécifiques, les comportements de *C. montezumia*, varient en fonction de l'espèce rencontrée. En effet, elle utilisera plus fréquemment sa substance défensive envers *L. humile* ou envers des conspécifiques hétérocoloniales. En fait, *C. montezumia* semble moduler l'utilisation de sa substance défensive en fonction de l'agressivité de l'ennemi. Cette modulation peut s'expliquer soit par un mécanisme réflexe (un stimulus agressif d'intensité croissante aboutit à une réponse agressive d'ampleur croissante), soit par une reconnaissance spécifique de l'adversaire.

La nature collante et handicapante de la substance de *C. montezumia* a également été mise en évidence sur *L. humile*.

Mots-clés : Fourmis, *Crematogaster montezumia*, comportement défensif, toxicité, répulsion, colle.

1. Introduction générale

Le concept de défense est difficile à définir précisément, du fait de la multiplicité de ses formes et de ses variantes comportementales ainsi que de l'intégration de différentes notions telles que la territorialité, l'alarme, l'attaque ou l'interférence (Cf. point 1.1.2.1.). D'un point de vue global, la défense est une réponse à une attaque quelconque, impliquant une ou plusieurs séquences comportementales particulières à l'individu agressé. Dans le cas des sociétés animales en général et des insectes eusociaux en particulier, la riposte défensive se caractérise à deux niveaux :

- à l'échelle individuelle, chaque animal doit posséder un arsenal défensif et une réponse comportementale adaptés à un stimulus agressif donné pour se protéger d'un prédateur ou d'un compétiteur
- à l'échelle de la colonie (dans le cas d'une société de fourmis par exemple), le superorganisme (Wheeler, 1928) que constitue la communauté, doit pouvoir préserver l'intégrité du nid et défendre une source de nourriture (recrutement, contre-attaque de masse, stratégies complexes) afin de pourvoir aux besoins vitaux de la colonie toute entière.

Les stratégies et mécanismes sélectionnés au cours de l'évolution par chaque espèce sont d'une variabilité considérable et d'une grande ingéniosité : adaptations morphologiques et physiologiques, comportement élaborés, constructions sophistiquées, ces facteurs pouvant fonctionner en synergie dans un système défensif.

Un comportement défensif peut être défini comme « tout dispositif comportemental offrant une protection ou une protection potentielle à l'individu ou à sa colonie » (Hermann & Blum, 1981). Selon ces mêmes auteurs, trois séquences comportementales peuvent se présenter :

- la protection de l'individu
- l'évitement de l'attaque
- l'attaque.

La protection peut être catégorisée comme suit : une réponse à un stimulus belliqueux ou comminatoire peut être non agressive (fuite, immobilité camouflage) ou agressive (combat, utilisation d'armes mécaniques et/ou chimiques). L'attitude consistant à éviter une attaque est une forme subtile d'agression comme les postures de menace, l'utilisation de substances répulsives, la présence de couleurs aposématiques. La réponse agressive à un stimulus agressif est, quant à elle, souvent observée à proximité du nid de la colonie dans le cas des insectes

sociaux. La défense d'un territoire est interprétée comme « un moyen d'augmenter les chances de survie en fragmentant les ressources et en évitant une compétition trop grande » (Dajoz, 2000). C'est dans ce territoire que s'observent les différents comportements défensifs, garants de l'intégrité et de l'exclusivité des ressources.

1.1. Défense chez les Formicidae

En 1993, on recensait 9538 espèces dans la famille des Formicidae, toutes eusociales (Bolton, 1995). D'autres estimations font état de 15000 à 20000 espèces existantes. Leur diversité et leur nombre, au moins dix millions de milliards (Hölldobler & Wilson, 1996), permet aux fourmis d'occuper une place majeure dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres, jouant un rôle de prédateur et de régulateur de la microfaune non négligeable. Les fourmis comptent un grand nombre d'ennemis (araignées, Ichneumonidae, vertébrés), d'où la diversité de leur arsenal défensif acquise au cours des 100 millions d'années d'existence et d'adaptations sur la terre. Mais les principaux compétiteurs des fourmis en ce qui concerne les sources de nourriture, les sites de nidification et la protection d'un territoire sont les autres fourmis (Buschinger & Maschwitz, 1984).

1.1.1. Diversité des mécanismes défensifs

La variabilité des moyens préventifs ou répressifs acquise par les Formicidae, leur a assuré une protection efficace vis-à-vis de tous les rivaux et prédateurs susceptibles de mettre en péril la stabilité et la pérennité de leur capital génétique, avec toutes les particularités éthologiques, morphologiques, physiologiques et écologiques sous-jacentes.

Quelques exemples vont nous permettre d'illustrer cette diversité des systèmes de défense, engendrés par la pression sélective qu'exercent les compétiteurs et les prédateurs.

1.1.1.1. Défense passive

a. Adaptations morphologiques

- L'épaisseur de la cuticule varie selon la sous-famille considérée : chez les Myrmicinae, elle est épaisse et protège plus efficacement des piqûres et morsures d'autres fourmis. Les

Formicinae et les Dolichoderinae ont, quant à elles, un exosquelette plus délicat, permettant une agilité et une précision accrue lors de combats.

- La présence de proéminences épineuses sur la tête, le thorax et le pétiole chez les genres *Acromyrmex*, *Pristomyrmex*, *Crematogaster*, *Atta* (Myrmicinae), *Polyrhachis* (Formicinae), *Hypoclinea* (Dolichoderinae) peuvent jouer un rôle protecteur et dissuasif au moment de l'affrontement. De même, certains vertébrés peuvent subir les désagréments de cette adaptation lors d'une tentative d'ingestion.

- La spécialisation d'une caste d'ouvrières soldats, chez certaines espèces, permet d'augmenter la force de frappe lors des raids et la défense de la colonie (protection du nid, des colonnes migratoires chez les fourmis légionnaires *Eciton*, *Dorylus*, des sources de nourriture). Cette caste est morphologiquement différente du reste des ouvrières : leur tête est hypertrophiée et soutient des mandibules massives actionnées par de puissants muscles. La seule espèce dimorphique d'Europe, *Pheidole pallidula*, est un exemple de spécialisation présentant de petites ouvrières et de robustes soldats.

- Une caste peut parfois être morphologiquement spécialisée dans la garde de l'entrée du nid : leur tête phragmotique, en forme de bouchon, obture parfaitement l'entrée et empêche tout intrus d'accéder à l'intérieur du nid. Ce phénomène de phragmosis s'observe chez *Colobopsis truncatus* (Forel, 1874), *Colobopsis etiolatus* (Wheeler, 1910), *Colobopsis fraxinicola* (Wilson, 1974), *Zacryptocerus texanus*, *Zacryptocerus varians* (Wilson, 1976a), *Camponotus ephippium* et certaines espèces de *Crematogaster* (sous-genre *Colobocrema*). Un phragmosis abdominal peut être observé chez *Proceratium melinum* (Ponerinae) (Poldi, 1963), et une *Pheidole* (Brown, 1967) avec toujours la même fonction.

b. Camouflage

Ce mode de défense passive est d'une grande efficacité et les fourmis qui l'utilisent sont devenues maîtres dans l'art de passer inaperçu. Leur camouflage est quasi parfait. Le genre *Basiceros* (*B. manni* notamment), est celui qui illustre le mieux cette technique élaborée : ce camouflage est dû à la terre et aux poussières accumulées par deux sortes de poils situés sur la partie postérieure du corps et des pattes. Ce fait est remarquable quand on sait que les fourmis sont d'une extrême propreté. Cette stratégie, rendue encore plus efficace par la lenteur et l'apathie des fourmis, permet aux *Basiceros* d'éviter les prédateurs. Ce phénomène se retrouve dans d'autres genres tels que *Eurhopalotrhix*, *Octostruma*, *Protalaridis*, *Stegomyrmex* (Hölldobler & Wilson, 1986). Lors d'une perturbation dans le nid, il arrive souvent que les

ouvrières, toutes ensemble, se figent totalement durant plusieurs minutes, tenant même les antennes rigide­ment en place (Hölldobler & Wilson, 1996).

c. Couleurs aposémat­iques

A l'opposé du camou­flage, la démonstration de couleurs aposémat­iques est tout aussi originale. Le but est d'afficher des couleurs vives ou métalliques, très visibles, et rap­peler aux éventuels prédateurs le caractère répulsif, toxique ou les attributs offensifs et défensifs (épines, mâchoire, aiguillon) de la fourmi visée. La plupart de ces fourmis chassent à découvert et possèdent un aiguillon puissant. Quelques espèces de *Macromischa* (dont *M. wheeleri*), *Myrmecia*, *Pseudomyrmex*, *Polyrhachis*, sont brillamment colorées ou dorées.

d. Mimétisme

Certaines fourmis du genre *Pheidole* (*P. nasutoides*) ont adopté la technique de mimétisme (Hölldobler & Wilson, 1996). En effet, les ouvrières de cette espèce ressemblent étonnamment aux termites du genre *Nasutitermes*. Les soldats (nasutés) de ces insectes possèdent une longue excroissance au niveau de la tête, projetant un liquide collant répulsif. L'adoption de cette ressemblance fournirait aux fourmis un avantage dissuasif envers certains prédateurs.

e. Gigantisme

Quelques genres sont qualifiés de géants (ordre de grandeur : 2 à 3 cm) et présentent l'atout d'intimidation (Hölldobler & Wilson, 1996) : *Dinoponera*, *Megaponera*, *Paraponera* (Ponerinae).

1.1.1.2. Défense active

a. Armes mécaniques

Chez les fourmis, les armes mécaniques par excellence sont les mandibules. Leur fonction offensive ou défensive n'est plus à démontrer. Elles sont généralement utilisées pour maintenir l'adversaire immobile ou le découper. La forme type des mandibules est triangulaire avec le côté

interne denté. Il existe cependant de nombreuses variantes et adaptations : les mandibules des soldats des fourmis légionnaires *Eciton* ou *Dorylus* sont courbes et peuvent facilement percer les cuticules des ennemis. D'autres mandibules en forme de sabre ou de hache sont fréquents chez les genres *Harpagoxenus*, *Polyergus*, *Strongylognathus*.

Une particularité est l'utilisation de « mandibules-pièges » (Brown & Wilson, 1959 ; Moffett, 1985b) : cette arme redoutable, permettant de chasser et de se défendre efficacement, est constituée de deux mandibules pourvues de poils sensitifs, pouvant s'ouvrir selon un angle de 180 degrés voire plus. La force et la vitesse de fermeture de ces mandibules sont impressionnantes et laissent peu de chance à l'adversaire ou à la proie.

Chez *Orectognathus versicolor*, une fourmi australienne, les soldats peuvent ouvrir leurs mandibules selon un angle de 120 degrés. Lorsqu'un individu étranger est à portée de mandibules, celles-ci se referment brutalement et pincent avec une telle force l'ennemi, qu'il est propulsé à plus de 10 centimètres dans les airs. Seuls les soldats pourvus de mandibules reliées à de puissants muscles adducteurs sont adaptés à ce type de défense.

Citons quelques exemples de ce type : *Anochetus*, *Odontomachus* (Ponerinae), *Daceton*, *Strumigenys* (Myrmicinae), *Myrmoteras* (Formicinae).

b. Armes mécano-chimiques

L'aiguillon venimeux est également une arme terrible pour les opposants des fourmis. Il permet une piqûre et une injection de venin. L'action venimeuse du poison se déroule en général dans le corps de l'adversaire d'où la nécessité d'inoculer le poison.

L'aiguillon, caractéristique des Hyménoptères Aculéates, a perdu au cours de l'évolution sa fonction d'ovipositeur et est devenu un organe de défense et de combat. Cet organe de défense est associé à deux glandes : glande à poison et glande de Dufour. Cet aiguillon est présent chez les groupes anatomiquement primitifs : Sphecomyrminae, Nothomyrmecinae, Myrmeciinae, presque toutes les Ponerinae, Pseudomyrmecinae, Ecitoninae, Dorylinae, Aneuretinae, la majorité des Myrmicinae. L'aiguillon est par contre absent ou vestigial chez les Dolichoderinae et Formicinae. Les ancêtres des fourmis l'utilisaient pour chasser (Maschwitz & Kloft, 1971) et se défendre contre les prédateurs vertébrés (Schmidt, 1990). Cependant, cet aiguillon a perdu sa fonction d'origine chez la moitié des espèces actuelles, toutes sous-famille confondues (Maschwitz, 1975). D'autres armes ont été sélectionnées au cours de l'évolution : c'est notamment le cas des armes chimiques.

c. Armes chimiques

Certains groupes ont privilégié un système de défense chimique. La réduction de l'aiguillon permet l'application topique d'une substance défensive sur l'ennemi. C'est le cas chez *Monomorium* (Adams & Traniello, 1981), *Tetraponera* (Braekman & al., 1987), *Meranoplus* (Hölldobler, 1988), *Zacryptocerus* (Coyle, 1966), *Myrmicaria* (Quilico et al., 1961 ; Brand et al., 1974) et *Crematogaster* (Buren, 1958).

Les fonctions des sécrétions défensives produites par les fourmis peuvent être de plusieurs ordres et agir de manière concertée : une substance chimique peut être toxique, répulsive et/ou déclencher une alarme.

- La toxicité des substances excrétées varie selon la molécule utilisée et la sensibilité de l'individu agressé.

- La répulsivité des composés sécrétés est un atout majeur dans la défense chimique des insectes en général et des Formicidae en particulier. Une espèce du genre *Calomyrmex* possède une sécrétion répulsive vis-à-vis des autres fourmis servant également d'alarme pour les conspécifiques (Brough, 1978). Chez *Crematogaster difformis*, une perturbation provoque la libération d'une sécrétion aux effets répulsif et insecticide par l'intermédiaire de la glande métapleurale, hypertrophiée chez cette espèce. Cette substance avait initialement un rôle antiseptique (Attygale & al., 1989).

- L'alarme est, dans bien des cas, un moyen efficace pour répondre rapidement et collectivement aux stimuli agressifs reconnus par les membres de la colonie attaquée. Ce message chimique permet aux membres de la société d'être informés suffisamment tôt et d'envisager une riposte ou une défense rapide et efficiente. C'est un des facteurs qui permet d'expliquer le succès écologique des fourmis (Van der Meer & Alonso, 1998). Chez *Crematogaster scutellaris*, l'acide acétique joue un rôle d'alarme (Pasteels & al., 1989). Cependant, une autre glande, chez cette espèce, est impliquée dans l'émission de phéromones d'alarme, il s'agit des glandes mandibulaires (Leuthold & Schlunegger, 1973).

L'utilisation des phéromones d'alarme est fréquente chez les Formicidae, avec une grande variabilité des composés (Hölldobler & Wilson, 1990), mais des signaux de nature sonore peuvent également être utilisés (stridulation) comme vecteur d'alarme (Buschinger & Maschwitz, 1984 ; Hölldobler & Wilson, 1990). Les Dolichoderinae et les Formicinae utilisent leur substance vénéneuse sous forme de spray, d'où la nécessité d'avoir le pétiole mobile et une fine cuticule.

1.1.2. Diversité des comportements défensifs

1.1.2.1. Interférences

La défense d'une source de nourriture est un des facteurs essentiels au bon fonctionnement d'une colonie de fourmis. Toute action visant à empêcher les ouvrières d'une colonie rivale d'exploiter un site nourricier est appelé « interférence » (Miller, 1967 cité par Adams & Traniello, 1981).

Un exemple caractéristique et original de l'interférence est utilisé par *Conomyrma bicolor*. Cette fourmi américaine encercle le nid des fourmis à miel (*Myrmecocystus mimicus*) et laisse tomber de petites pierres, préalablement récoltées à l'aide de leurs mandibules, pour empêcher la sortie des fourmis à miel dont l'entrée du nid est située dans le fond d'un petit cratère (Adams & Traniello, 1981). Les ouvrières de *Conomyrma bicolor* sont alors libres de monopoliser la nourriture convoitée. Cette stratégie est un des rares exemples d'emploi d'un outil dans le règne animal.

Un autre exemple d'interférence est donné par la petite fourmi du désert de l'Arizona, *Forelius pruinosus*, qui se sert de substances toxiques pour intimider les fourmis à miel et leur dérober leur pitance (Hölldobler, 1982c).

1.1.2.2. Fourmis kamikazes

Un des actes considéré parmi les plus altruistes du règne animal est l'attaque suicide dans le but de tuer l'adversaire pour défendre la colonie. Ce phénomène est décrit chez *Camponotus saundersi* en Malaisie. Les adaptations physiologiques et comportementales font de ces fourmis de vraies bombes ambulantes (Hölldobler & Wilson, 1996). Leur corps est traversé sur toute sa longueur par deux énormes glandes contenant des sécrétions toxiques. Lors de la moindre difficulté dans un affrontement, elles n'hésitent pas à tendre leurs muscles abdominaux et se font exploser au contact de l'adversaire, le recouvrant de substance toxique.

1.1.2.3. Recrutement défensif

Le recrutement est un comportement employé par de nombreuses fourmis. Il est défini comme étant une communication amenant les conspécifiques à un point précis de l'espace pour y

exercer une tâche particulière (Hölldobler & Wilson, 1990). Dans ce cas, le recrutement se traduit par le besoin de renfort sur le lieu où se trouve l'ennemi ou la source perturbatrice. Ce phénomène a été observé chez *Myrmica rubra* au moment où un compétiteur est présent sur une source de nourriture (Cammaert-Tricot, 1974). Ce recrutement est utilisé par des espèces telles que *Leptothorax ambiguus*, *Leptothorax curvispinosus* et *Leptothorax longispinosus* (Hölldobler & Wilson, 1990).

1.1.2.4. Rituels et postures de menace

Les fourmis du genre *Myrmecocystus* et *Iridomyrmex purpureus* pratiquent des tournois dans lesquels les combats sont ritualisés et la mort rarement provoquée (Ettershank & Ettershank, 1982). Ce mode d'affrontements est intraspécifique et permet de se mesurer à l'opposant sans causer ni subir de dégâts. Un tel comportement est également noté chez *Camponotus americanus* (Carlin & Hölldobler, 1983). L'intimidation résulte d'une posture caractéristique (Cf.figure 1.9.).

1.1.2.5. Bonds

Ce mode de défense est fréquent chez *Odontomachus*. La fermeture des mandibules, ouvertes préalablement à 180 degrés, est d'une force et d'une vitesse insoupçonnée. Leur mouvement est le plus rapide jamais mesuré sur une structure anatomique animale (Hölldobler & Wilson, 1996) : entre un tiers de milliseconde et une milliseconde. Mais la frappe des mandibules possède une autre fonction : en mordant une surface dure, les fourmis réussissent à se projeter elles-mêmes dans les airs (jusqu'à 40 centimètres), ce qui constitue un formidable moyen de transport pour atteindre rapidement l'ennemi et le piquer.

1.1.2.6. Fuite et immobilité

Le cas de l'immobilité et du camouflage des *Basiceros* a été présenté au point 1.1.1.1. Le comportement de fuite est un moyen de défense non agressif utilisé lorsque l'ennemi est redoutable ou par exemple en cas d'inondation. Une rapide évacuation est alors organisée. Ce type de défense se retrouve chez les membres des genres *Aphaenogaster*, *Formica*, *Meranoplus*, *Oecophylla*, *Pheidole*, *Pogonomyrmex*, *Solenopsis* (Forel, 1874 ; Maidl, 1934 ; Hölldobler, 1976 ; Wilson, 1986c).

1.2. Caractéristiques du genre *Crematogaster*

1.2.1. Biologie générale

Dans la famille des Formicidae, le genre *Crematogaster* renferme 427 espèces décrites (Bolton, 1995) et constitue le quatrième genre (après *Camponotus*, *Pheidole* et *Polyrhachis*) parmi les 292 genres recensés jusqu'en 1990. Bolton (1995), dénombre 16 sous-genres dans le genre *Crematogaster* et suggère des modifications importantes de la classification.



Ces fourmis vivent essentiellement en région tropicale mais montrent une répartition géographique mondiale. Elles comptent parmi les insectes les plus abondants en région tropicale. Cette abondance, liée à une forte diversité, peut en partie s'expliquer par le système original de défense qu'elles utilisent. Certaines espèces sont terricoles (*Crematogaster auberti*) en région méditerranéenne mais la plupart des espèces sont arboricoles. Il apparaît que les *Crematogaster* sont souvent dominantes dans leur milieu : en Nouvelle-Guinée, une espèce vivant dans la canopée (*Crematogaster major*), représente 56 à 99 % des fourmis collectées sur les arbres (Leponce & Missa, 1998). *Crematogaster irritabilis* peut occuper, quant à elle, plus de 99 % des arbres sur un quadra d'un hectare en Nouvelle-Guinée (Leponce, Pasteels & Roisin, 1999).

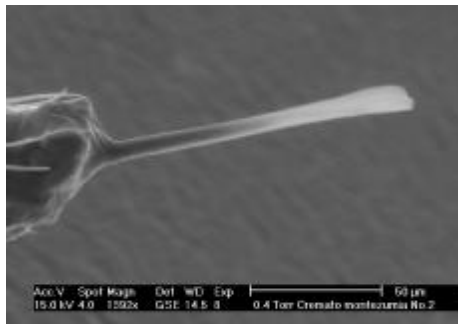
L'espèce *Crematogaster parabiatica* domine de façon écrasante la forêt amazonienne péruvienne. Cette espèce apparaît être une des plus abondantes de la canopée (Wilson, 1987a ; Davidson, 1988).

Le système de dépôt des phéromones de piste est remarquable. Celles-ci sont produites par des glandes situées dans les tibias des pattes postérieures (Leuthold, 1968) et dont le canal aboutit entre les griffes (Pasteels & al., 1970).

Des associations avec des plantes-hôtes peuvent se produire dans le genre *Crematogaster*. Les fourmis obtiennent habitat et source de nourriture (nectar, miellat de pucerons) et protègent la plante contre toute attaque d'animaux herbivores (Fiala & Maschwitz, 1990 ; Stapley, 1998). Un exemple d'association est donné avec une plante du genre *Macaranga* (Euphorbiaceae) (Beattie, 1985 modifying by Hölldobler & Wilson, 1990).

1.2.2. Morphologie et système de défense

L'original système défensif des *Crematogaster* est lié à leur morphologie singulière. Le post-pétiole est articulé sur la partie dorsale du premier segment du gastre, ce dernier ayant un aspect cordiforme. Le propodeum possède souvent deux épines et, l'aiguillon atrophié, présente une extrémité spatulée permettant de recueillir la substance défensive avant application (Buren, 1958).



Cette application résulte d'un mouvement particulier du gastre consistant en une flexion verticale. Un tel mouvement a été également observé chez *Monomorium pharaonis* et certaines espèces de Dolichoderinae et Formicinae (Hölldobler & Wilson, 1977). Il faut rappeler que deux glandes sont associées à l'aiguillon : la glande à poison et la glande de Dufour.

Chez les *Crematogaster*, la glande de Dufour est hypertrophiée et contient des substances défensives de nature chimique très variable. Chez *C. scutellaris*, la production du venin est assurée par l'action combinée de deux glandes spécialisées reliées à l'aiguillon : la glande de Dufour produit des longues chaînes d'acétates polyinsaturés, précurseurs peu toxiques, tandis que la glande à poison contient deux enzymes, une acétate estérase et une alcool oxydase. Lorsque l'ouvrière est attaquée, elle émet le contenu des deux glandes qui peuvent alors se mélanger sur l'aiguillon. La première enzyme induit la transformation des acétates en alcool et la deuxième permet la production d'aldéhydes hautement toxiques (Pasteels et al., 1989). L'efficacité du système est renforcée par le fait que la transformation des acétates en alcools libère de l'acide

acétique qui joue le rôle de substance d'alarme, repérée à distance par les autres congénères de la colonie. Les mécanismes de production des substances défensives sont, de manière générale, encore peu étudiés (étude uniquement sur *Crematogaster scutellaris*, *Crematogaster sordidula* et *Crematogaster auberti*, espèces méditerranéennes : Daloze & al., 1987 ; Pasteels et al., 1989 ; Daloze et al., 1991).

Quelques *Crematogaster* présentent des glandes métapleurales hypertrophiées (Cf. figure 1.13) et produisent une substance répulsive (Attygale et al., 1989) ou collante (Buschinger & Maschwitz, 1984). Les glandes mandibulaires, quant à elles, produisent des phéromones d'alarme (Crewe et al., 1972).

1.3. Présentation de *Crematogaster montezumia*

1.3.1. Biologie générale

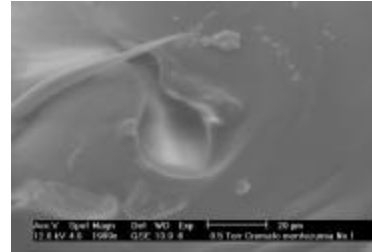
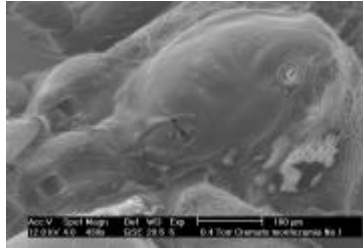


A ce jour, les connaissances sur la biologie de *Crematogaster montezumia* sont très limitées et aucun article scientifique la concernant n'a été publié.

Crematogaster montezumia (Smith, 1858) est une petite fourmi arboricole bâtissant des nids en carton et qui répand une odeur toute semblable à celle de *Tapinoma erraticum* (Forel, 1912).



Forel la classe dans le sous-genre *Physocrema* en raison de l'hypertrophie de ses glandes métapleurales, fait rare chez les fourmis (Hölldobler & Wilson, 1990).



(hypertrophie des glandes métapleurales ; zoom et orifice)

Les classifications plus modernes (Kempf, 1972 et Bolton, 1995) la place plutôt dans le sous-genre *Neocrema*, le sous-genre *Physocrema* étant localisé dans la région Orientale.

Voici la première description faite par Smith (1858) :

"*Worker. Length 1 ^{1/3} line. Obscure brown-black, opaque ; the abdomen shining black. Head, seen above, rotundate, eyes rather prominent. Thorax deeply strangulated between the meso- and metathorax, the latter widely and deeply excavated, with a short acute spine on each side. The first node of the peduncle, viewed in front, is oblong ; the second subglobose, with a deeply impressed line above : the insect is thickly sprinkled with long glittering white hairs*".

Cette espèce se distingue par une grande variabilité morphologique au niveau de différents caractères tels que la couleur, la taille, la sculpture, l'élévation du mesonotum, la dimension des épines. Plusieurs sous-espèces et variétés ont donc été décrites : *sulcata*, *ramulinida*, *functa*, *crisulata*, *proletaria* (Bolton, 1995). La longueur du thorax varie de 0.65 à 0.8 millimètres.

Sa répartition géographique s'étend du Mexique jusqu'au sud-est brésilien et au nord-est argentin (Mexique, Costa Rica, Colombie, Equateur, Brésil, Argentine) (Kempf, 1968 ; Kempf, 1972).

Les reines de cette espèce sont de taille légèrement supérieure au reste des ouvrières ce qui laisse supposer un mode de fonctionnement polygyne, les reines des colonies monogynes étant généralement de taille nettement plus élevée que les ouvrières (de Biseau, comm. Pers.).

1.3.2. Système défensif

La défense chez *C. montezumia* n'a jamais été décrite mais les quelques observations préliminaires ci-dessous (de Biseau, comm. pers.) suggèrent un système original :

1. Lorsque les fourmis sont dérangées ou se sentent agressées, elles se mettent à courir en tous sens, relevant leur gastre à la verticale et le faisant vibrer à grande vitesse (la sécrétion défensive est généralement produite au cours de ce comportement). Ce phénomène, qualifié de "gaster flagging" par Obin et Vander Meer (1985) a été décrit uniquement chez la fourmi de feu, *Solenopsis invicta*. Chez cette espèce, le flagging semble avoir une fonction défensive hors du nid (projection de micro-gouttes répulsives) et antibiotique à proximité du couvain (protection vis-à-vis des micro-organismes). Le flagging ne s'observe pas chez *C. scutellaris*.
2. La sécrétion abdominale de *C. montezumia* est de couleur blanche, de texture mousseuse et possède des propriétés adhésives remarquables (Cf. point 6.3.). La production de sécrétion collante est tout à fait atypique chez les fourmis et a été décrit chez *Crematogaster inflata* où elle est produite par les glandes métapleurales hypertrophiées (Buschinger & Maschwitz, 1984).

2. Objectifs du travail

Comme nous l'avons signalé dans l'introduction, la biologie des fourmis du genre *Crematogaster* est largement méconnue malgré leur abondance, particulièrement en région tropicale. En outre, leur système de défense original a essentiellement fait l'objet d'études au niveau chimique. Toutefois, Marlier (1999) et de Marneffe (1999) ont étudié le comportement défensif de fourmis du genre *Crematogaster* (respectivement méditerranéenne : *Crematogaster scutellaris* et brésiliennes : *Crematogaster brevispinosa rochai* et *Crematogaster distans*).

Ce travail a pour but d'appréhender, de façon pratique, le comportement défensif, le mode d'utilisation et la fonction de la substance défensive de *Crematogaster montezumia*.

Les éventuels rôles de cette substance envisagés dans ce travail sont :

- sa toxicité vis-à-vis d'autres espèces de fourmis et vis-à-vis de conspécifiques hétérocoloniales
- ses propriétés répulsives à l'égard d'autres fourmis
- ses propriétés collantes

La défense sera envisagée, au niveau individuel, par l'étude du comportement d'ouvrières de *C. montezumia* lors de confrontations par paire avec des fourmis étrangères homo- ou hétérosécifiques.

Nous tenterons de répondre en particulier aux questions suivantes :

- existe-t-il des différences comportementales selon les espèces auxquelles *C. montezumia* est confrontée ?
- quelle est la fréquence d'utilisation de la substance défensive ?
- la méthode d'application de la substance est-elle efficace ?

3. Matériel et méthodes générales

3.1. Présentation des espèces utilisées

Crematogaster montezumia a été décrite dans l'introduction. Lors des expériences réalisées en laboratoire, deux colonies de *Crematogaster montezumia* furent utilisées appartenant probablement à deux sous-espèces différentes. La première provient de la région d'Iguazu (Brésil) et a été ramenée en Belgique durant l'été 2000. La deuxième colonie a été récoltée le 19 Octobre 1999 à la "Reserva estricta colonia Benitez" (Argentine), située à 19 kilomètres de Resistencia. Les séquences comportementales et les mécanismes défensifs sont supposés être identiques pour les deux colonies.

Pour les différentes expériences de toxicité, répulsion, effet collant, confrontations individuelles, plusieurs autres espèces de fourmis ont été utilisées. Voici quelques informations sur ces différentes espèces (en majorité issues de Bernard (1968)).

3.1.1. *Lasius niger* (L., 1758)



L. niger appartient à la sous-famille des Formicinae. Les ouvrières mesurent entre 2 et 4 mm, sont de couleur brun-noir. L'espèce a une distribution circumboréale et océanique. C'est la fourmi la plus commune d'Europe. *L. niger* se rencontre aussi bien dans les forêts que dans les milieux herbacés. Elle niche le plus souvent sous les pierres ou dans le sol (Gaspar, 1971). Un seul nid fut utilisé, récolté en Janvier 2001 par Maurice Leponce (Institut Royal des Sciences Naturelles) à Bruxelles.

3.1.2. Myrmica rubra (L., 1758)



M. rubra appartient à la sous-famille des Myrmicinae. Sa couleur est rousse et l'ouvrière mesure environ 5 mm. Le genre se trouve partout en Europe mais préfère les régions froides ou très humides (De Vroey, 1975). Un nid (prêté par Serge Aron, U.L.B.) fut utilisé. Les *Myrmica*, sauf trois espèces parasites, sont fécondes, parfois polygynes, principalement carnivores et/ou s'abreuvent de miellat d'Homoptères.

3.1.3. Pheidole pallidula (Nylander, 1849)



P. pallidula est une Myrmicinae. C'est une espèce dimorphique. Les ouvrières minores (uniquement utilisées pour les tests de confrontations), mesurent entre 1.6 et 2.6 mm ; les majors, mesurent entre 3.3 et 4.9 mm. La couleur varie du jaune doré au brun foncé. Les colonies sont de taille très variable (une centaine à quelques milliers d'individus). Elle est très abondante en région méditerranéenne. Elle niche dans le sol et peut creuser profondément (jusqu'à 2 mètres). Les chambres superficielles sont souvent juste en dessous d'une pierre (Bonpart, 1964 cité par Detrain, 1989). Elle aime les endroits plutôt secs et ensoleillés. Un seul nid, prêté par Grégory Sempo (U.L.B.), fut utilisé.

3.1.4. *Linepithema humile*



L. humile est une fourmi originaire d'Argentine et qui a été introduite par l'homme, surtout depuis 1915, dans différentes régions tempérées chaudes (notamment la région méditerranéenne). Cette espèce est considérée comme nuisible dans ces dernières zones. Elle mesure entre 2.1 et 2.6 mm. Sa couleur varie du jaune foncé au brun. *L. humile* s'éloigne peu des côtes car elle a besoin d'une quantité suffisante d'humidité pour survivre. Elle est couramment appelée « fourmi d'Argentine ». Cette espèce est omnivore mais exploite beaucoup les homoptères sur les plantes. Ses nids comportent de nombreuses reines. Là où elle s'établit, peu d'autres espèces de fourmi subsiste (Leponce, comm. pers.). Deux colonies européennes furent utilisées, prêtées par Serge Aron (U.L.B.).

Dans ce travail, *L. niger*, *P. pallidula*, *L. humile*, *M. rubra* et *C. montezumia* seront notées respectivement L.n, Ph, L.h, M.r et C.m. dans certains tableaux.

3.2. Conditions d'élevage

Toutes les espèces sont maintenues à $\pm 23^{\circ}\text{C}$ avec une photopériode naturelle. Les nids artificiels utilisés varient selon les espèces :

- *L. niger* fut maintenue dans un bac en PVC de 42 x 36 cm (8 cm de hauteur). Le nid est constitué de terre.
- *M. rubra* a été élevée dans des nids-tubes (éprouvette en verre contenant un compartiment d'eau fermé par de l'ouate), déposés dans un bacs en PVC de 28 x 18 cm (5 cm de hauteur).
- *L. humile* fut gardée dans un bac en PVC de 28 x 28 cm (9 cm de hauteur). Le nid était constitué d'un pot de fleur en plastique retourné sous lequel une boîte en plastique constituait la chambre où le couvain est élevé.
- *P. pallidula* a été élevée dans des nids-tubes déposés dans un bac en PVC 36 x 25 cm (5 cm de hauteur).
- Le nid de *C. montezumia* est fait de carton. Les deux colonies ont été maintenues dans des boîtes en PVC de 24 x 15 cm (7 cm de hauteur).

Toutes les parois des bacs contenant les fourmis étaient recouvertes de fluon (solution colloïdale de téflon) pour parer à toute évasion.

Toutes les espèces avaient en permanence, une source d'eau pure et une source d'eau sucrée contenue chacune dans un tube à essai, bouché par du coton. Les colonies recevaient régulièrement des blattes mortes en guise de source protéique.

3.3. Enregistrements vidéo et matériel photographique

L'analyse quantitative des comportements nécessite le plus souvent l'enregistrement vidéo des séquences comportementales.

Les informations précises concernant le matériel vidéo utilisé dans ce travail sont données dans les parties « matériel et méthodes » des chapitres correspondants.

Les photographies au microscope électronique à balayage ont été réalisées à l'aide d'un appareil Philips E.S.E.M. XL 30. Différentes photos ont également été prises avec un appareil numérique Sony DKC-CM30 monté sur une loupe binoculaire Leica MZ 12.

3.4. Tests statistiques

Les tests utilisés dans le traitement des données sont tous des tests non paramétriques. Le risque de première espèce (α) fut fixé à 5 % pour tous les tests.

Les tests utilisés sont les suivants :

- Test χ^2 (table de contingence)
- Test des rangs signés de Wilcoxon
- Test de Krustal-Wallis
- Test exact de Fisher

Ils ont été effectués avec l'aide du manuel de Zar (1996) et du logiciel GraphPad InStat 3.05.

4. Comportement individuel de défense

4.1. Introduction

Un comportement agonistique est un comportement agressif observé lors de confrontations inter ou intraspécifiques. Ce type de réponse comportementale s'inscrit dans le cadre d'activités élaborées comme la défense du nid, d'une source de nourriture ou l'attaque d'une colonie voisine ou d'une proie.

Mis à part les travaux de Marlier (1999) et de Marneffe (1999), les comportements agonistiques des *Crematogaster* n'ont fait l'objet d'aucune étude quantitative.

L'utilisation de la substance défensive est synonyme de perte énergétique pour l'ouvrière. En effet, celle-ci ne peut récupérer la sécrétion émise et non appliquée sur l'adversaire, à l'inverse de certains autres insectes (par exemple des Chrysomelidae : Pasteels, comm. pers.). Elle est donc dans l'obligation de fabriquer les molécules à chaque utilisation et de dépenser de l'énergie en vue de cette synthèse.

L'obtention de données quantitatives sur la fréquence d'utilisation de la sécrétion défensive lors de confrontations inter et intraspécifiques, peut s'avérer intéressante pour élargir notre connaissance des aspects énergétiques liés à la défense chimique de *C. montezumia*.

Dans la littérature scientifique, peu de publications font état d'expériences concernant les comportements individuels interspécifiques basés sur le mode défensif des fourmis. En effet, la plupart des travaux concernent les compétitions intraspécifiques, celles-ci étant généralement plus intenses et nombreuses.

Les expériences réalisées dans cette étude ne mettent en jeu que deux individus comme Fresneau (1994) l'a fait pour *Pachycondyla apicalis*. Les aspects plus particulièrement analysés sont :

- les fréquences des comportements observés ;
- la localisation du dépôt de la substance défensive sur l'adversaire ;
- la taille des gouttes émises ;
- l'efficacité de l'application de la sécrétion sur l'ennemi ;
- l'influence de la nature de l'ennemi sur la réponse défensive.

Cette série d'expériences vise à définir quantitativement le comportement d'une ouvrière de *C. montezumia* en situation agonistique.

4.2. Matériel et méthodes

Le choix de travailler dans la situation où *C. montezumia* évolue sur un terrain connu tandis que l'ouvrière étrangère s'aventure en terrain inconnu, fut délibéré.

Une boîte de Pétri easy Grip™ aux bords enduits de fluon, d'un diamètre de 55 mm et d'une hauteur de 1 cm a été utilisée comme aire de rencontre. Un papier filtre Whatman, ayant séjourné au préalable plusieurs heures (entre 24 et 72 heures) dans le nid des *C. montezumia*, fut disposé dans le fond de la boîte de Pétri. Ce papier fut changé entre chaque répétition. L'expérience se déroula comme suit : la boîte fut placée sur un porte caméra (Kaiser RS1). Deux caméras furent utilisées : la première filma la boîte de Pétri à la verticale (caméra de surveillance couleur JVC TK-1280E) avec un objectif Nikon de 105 mm (gros plan). La seconde caméra filma avec un angle aigu par rapport à la verticale (Caméscope Canovision EX1 Hi8), avec un objectif Hama de 55mm (plan plus large), et était soutenue par un trépied Manfrotto 350B/DH31.

Pour obtenir une bonne qualité d'image, il importait d'éclairer suffisamment la boîte de Pétri. Pour cela, des sources de lumière froide furent utilisées, éclairant la boîte de manière homogène : GAF 501 automatic macrolight plus, et projecteur de diapositives Kodak Carousel S-AV). Les caméras furent reliées à deux moniteurs couleurs Sony trinitron (KX-14CP1 et KX-1410QH), et à deux magnétoscopes JVC super VHS (HR-S6800EH et HRS9200EH).



L'ouvrière de *C. montezumia* fut introduite dans la boîte de Pétri en la laissant grimper sur une pince souple, puis en la déposant délicatement dans la boîte. Une boîte de négatif photo d'une hauteur de 5 cm et d'un diamètre de 3 cm, préalablement amputée de ses extrémités, fut placée autour de la fourmi. Une fois l'ouvrière de *C. montezumia* isolée, la fourmi étrangère fut introduite à son tour dans la boîte de Pétri. Après quelques minutes d'« acclimatation », la boîte de négatif fut enlevée et les caméras enclenchées. Chaque répétition fut filmée 10 minutes.

20 répétitions ont été réalisées pour chaque espèce de fourmi étrangère (séries). Ces dernières, les ouvrières de *C. montezumia*, et les papiers filtre furent changés à chaque répétition.

Les confrontations ont été faites entre une ouvrière de *C. montezumia* et :

- une ouvrière de *M. rubra* ;
- une ouvrière de *P. pallidula* ;
- une ouvrière de *L. humile* ;
- une ouvrière d'une deuxième colonie de *C. montezumia* (appelée C.m) : dans ce dernier cas, la fourmi étrangère a été marquée préalablement d'une tache de couleur argentée provenant d'un feutre Pentel Paint Pen 0.5 supersilver MFP5.

Le dépouillement des enregistrements vidéo a permis la réalisation d'un éthogramme. La surface des gouttes de substance défensive a été mesurée, à partir des enregistrements vidéos, grâce au matériel suivant : logiciel Jandel Sigmascan, règle, micromètre objet, feutre et papier transparent. Les dimensions des gouttes calculées furent des surfaces, car aucun moyen technique ne permit de calculer le volume exact de substance émise par les ouvrières de *C. montezumia*. A titre comparatif, les gouttes de sécrétion défensive de *C. scutellaris* peuvent être assimilées à des sphères étant donné leur forme assez régulière (Marlier, 1999). Au contraire, les gouttes de substance défensive de *C. montezumia* sont géométriquement très variables, polymérisent rapidement à l'air et ne peuvent donc en aucun cas être assimilées à des sphères. Les mesures réalisées reflètent donc la réalité de façon approximative. Pour convertir les tailles théoriques (valeurs sur l'écran) en tailles réelles, il a fallu procéder à des calibrages. Deux relations furent prises en considération étant donné que le grossissement de l'objectif lors des enregistrements vidéo a été modifié : dans le premier cas, 1 mm réel correspondait à 9.7 cm sur l'écran et dans le second cas, 1 mm réel correspondait à 7 cm sur l'écran.

4.3. Résultats

4.3.1. Ethogramme

L'éthogramme suivant représente les différents comportements observés lors des expériences de comportement individuel. Il est à noter que seuls les comportements correspondants à une rencontre (contact entre deux fourmis) ont été recensés :

1. Immobilité (Imm) : la fourmi applique son corps contre le sol et ne bouge plus.
2. Evitement (Ev) : après contact, la fourmi fait quelques pas de côté et contourne « l'obstacle » sans modification de vitesse de déplacement.
3. Fuite (F) : après contact, la fourmi fuit le plus souvent à l'opposé de l'autre protagoniste, la vitesse de déplacement augmentant significativement.
4. Self-grooming (Groo) : la fourmi se nettoie la tête avec ses pattes prothoraciques après se les être léchées. La durée de ce comportement peut varier de quelques secondes à quelques minutes.
5. Indifférence (Ind) : après contact ou antennation, la fourmi continue son chemin sans se soucier de la présence de l'autre fourmi et sans modifier sa vitesse de déplacement.
6. Antennation (Ant) : ce comportement est un contact prolongé de plus d'une seconde. Les deux belligérantes se touchent mutuellement les antennes, la tête et le corps plusieurs fois. Il a été observé uniquement entre deux ouvrières de *C. montezumia*.
7. Petite flexion de gastre (pfg) : la fourmi bouge peu et remue son gastre très discrètement. Ce comportement n'a pas été considéré comme agressif.
8. « Roulé-boulé » (Rb) : les deux fourmis s'agrippent l'une à l'autre et roulent sur le substrat. Ce comportement aboutit fréquemment à des mutilations, voire à la mort d'une ou des deux protagonistes.
9. Demi-tour (dt) : après contact, *C. montezumia* réalise un demi-tour ou un quart de tour et présente l'extrémité de son gastre à l'autre fourmi. Il est à noter qu'une goutte de substance était parfois présente à l'extrémité de l'aiguillon mais pas systématiquement.
10. Flexion de gastre (fg) : *C. montezumia* projette son gastre au dessus de sa tête (ou latéralement) en vue d'appliquer la substance défensive sur l'adversaire. Ce mouvement peut être très rapide comme il peut être lent. Ce comportement est fréquemment suivi d'une émission de goutte défensive.
11. Emission de goutte (Eg) : une goutte de substance défensive est émise au bout de l'aiguillon. Celle-ci sera déposée sur l'ennemi, sur le papier filtre, accumulée sur l'aiguillon ou non déposée.
12. Dépôt (Dp) : *C. montezumia* réussit à déposer une goutte de substance défensive sur l'adversaire par une flexion de gastre.
13. Coup de mandibules (Md) : la fourmi saisit une partie du corps de l'ennemi entre ses mandibules ou tente de mordre l'adversaire. La durée de ce comportement est variable.

14. Remue le gastre (Rg) : La fourmi remue son gastre dans le plan vertical, assez lentement et avec une amplitude faible. *C. montezumia* semble prévenir l'adversaire d'une attaque imminente.

Les dépôts de substance défensive sur le papier filtre (DpF) ont également été comptabilisés. Dans un souci de simplification, les comportements Imm, Groo et pfg ont été regroupés en une catégorie de comportement (« autres »).

Au cours d'une répétition (10 minutes), les deux fourmis peuvent se rencontrer plusieurs fois. Les comportements 1 à 7 notés dans l'éthogramme sont considérés comme non-agressifs. Les comportements 8 à 14 notés dans l'éthogramme sont considérés comme agressifs.

4.3.2. Evolution de l'agressivité au cours des rencontres

Afin de vérifier si nous pouvons assimiler les rencontres successives d'une répétition à des rencontres indépendantes, nous avons testé l'évolution de l'agressivité au cours de ces rencontres. Quelle que soit la nature de l'ennemi, l'agressivité de *C. montezumia* ne semble pas se modifier au cours des rencontres successives (Tableaux 4.1. à 4.4.).

Tableau 4.1. : Evolution de l'agressivité lors des rencontres entre *C. montezumia* et *M. rubra*

Rencontres	Agressives	Non agressives	Nombre total de répétitions
1	13	7	20
2	10	10	20
3	12	8	20
4	14	6	20
5	15	5	20
6	12	7	19
7	14	5	19
8	15	4	19
9	12	7	19
10	13	5	18
11	12	4	16
12	11	5	16
13	11	4	15
14	10	3	13
15	9	4	13
16	5	6	11
17	6	5	11
18	7	4	11
19	10	0	10
20	6	3	9
21	5	2	7
22	7	0	7
23	3	3	6
24	3	2	5
25	2	2	4
26	1	2	3
27	0	3	3
28	2	1	3
29	3	0	3
30	2	0	2
31	1	0	1
32	0	1	0
33	0	1	1
34	0	1	1
35	0	1	1
		c²	38.92
		P	0.26

Tableau 4.2.: Evolution de l'agressivité lors des rencontres entre <i>C. montezumia</i> et <i>P. pallidula</i>			
Rencontres	Agressives	Non agressives	Nombre total de répétitions
1	15	5	20
2	14	4	18
3	12	5	17
4	10	7	17
5	5	12	17
6	7	9	16
7	8	7	15
8	5	10	15
9	6	9	15
10	5	8	13
11	7	6	13
12	7	5	12
13	5	6	11
14	6	2	8
15	5	2	7
16	2	3	5
17	4	1	5
18	1	4	5
19	2	3	5
20	0	4	4
21	1	3	4
22	2	2	4
23	4	0	4
24	2	2	4
25	1	2	3
26	1	2	3
27	0	1	1
28	1	0	1
29	1	0	1
30	0	1	1
31	0	1	1
32	0	1	1
33	0	1	1
		c²	44.2
		P	0.07

Tableau 4.3. : Evolution de l'agressivité lors des rencontres entre *C. montezumia* et *L. humile*

Rencontres	Agressives	Non agressives	Nombre total de répétitions
1	9	11	20
2	12	7	19
3	11	8	19
4	13	6	19
5	13	5	18
6	13	4	17
7	8	8	16
8	9	6	15
9	8	4	12
10	6	5	11
11	7	3	10
12	7	1	8
13	7	1	8
14	5	3	8
15	6	1	7
16	3	3	6
17	2	3	5
18	1	3	4
19	1	3	4
20	1	2	3
21	1	1	2
22	0	1	1
23	1	0	1
24	0	1	1
		c²	23.93
		P	0.41

Tableau 4.4. : Evolution de l'agressivité lors des rencontres intraspécifiques entre <i>C. montezumia</i>			
Rencontres	Agressives	Non agressives	Nombre total de répétitions
1	9	11	20
2	6	14	20
3	10	9	19
4	12	7	19
5	10	9	19
6	6	12	18
7	7	9	16
8	6	9	15
9	8	5	13
10	7	4	11
11	7	4	11
12	3	5	8
13	1	4	5
14	0	3	3
15	0	2	2
		c²	16.26
		P	0.30

4.3.3. Comportements observés lors des rencontres avec les fourmis étrangères

Le nombre de rencontres agressives, pacifiques et total pour les 20 répétitions effectuées, est donné dans le tableau 4.5.

Tableau 4.5. : Comparaison* de l'agressivité de <i>C. montezumia</i> vis-à-vis de fourmis étrangères			
	Nombre de rencontres		Nombre total de rencontres
	agressives	non agressives	
M.r _a	247	116	363
Ph _b	136	131	267
L.h _a	144	90	234
C.m _b	93	106	199
Total	603	460	1063
		c²	32.1
		P	<0.0001***

* Les abréviations partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes ($\alpha=0.05$).

Le rapport faisant correspondre le nombre de rencontres agressives avec le nombre de rencontres total, représente l'agressivité de *C. montezumia* envers ses diverses opposantes. On observe une différence très hautement significative entre les espèces (Tableau 4.5.). En proportion, il y a plus de rencontres agressives avec des fourmis telles que *M. rubra* et *L. humile* (respectivement 68 % et 61 %) qu'avec *P. pallidula* et *C. montezumia* (respectivement 50.9 % et 46.7 %).

Afin de détecter d'éventuelles différences de comportement de *C. montezumia* vis-à-vis des fourmis étrangères, nous avons comparé les proportions de rencontres dans lesquelles un comportement donné a été observé. Le tableau 4.6. montre que la fréquence de la plupart des comportements répertoriés varie en fonction de la nature de l'ennemi. Seule, la proportion de rencontres caractérisées par une fuite de *C. montezumia* est similaire. A titre indicatif, nous avons déterminé pour tous les tests, les groupes montrant une différence significative ($\alpha<0.05$). Pour ce faire, nous avons subdivisé les tableaux de contingence selon la méthode décrite dans Zar (1996). Signalons toutefois que cette méthode ne permet que de formuler des hypothèses qui, en principe, devraient faire l'objet de nouvelles expériences.

Tableau 4.6. : Nombre* (et proportions) de rencontres dans lesquelles les comportements ont été observés, pour les différentes espèces utilisées

	Dp	Eg	dt	F	Ind	Ev	fg	Rb	Rg	Ant	Md	Autres
M.r	27 _a (0.07)	92 _b (0.25)	30 _a (0.08)	19 (0.05)	18 _a (0.05)	35 _b (0.1)	221 _b (0.61)	1 _b (0.003)	2 _b (0.005)	0 _b (0)	1 _b (0.003)	54
Ph	24 _{a,c} (0.09)	55 _b (0.20)	25 _{a,d} (0.09)	15 (0.06)	60 _b (0.22)	27 _b (0.1)	117 _a (0.44)	5 _b (0.02)	5 _b (0.02)	0 _b (0)	1 _b (0.004)	35
L.h	39 _b (0.17)	72 _a (0.31)	36 _{b,d} (0.15)	8 (0.03)	33 _c (0.14)	31 _b (0.13)	111 _a (0.47)	13 _a (0.06)	0 _b (0)	0 _b (0)	0 _b (0)	27
C.m	29 _{b,c} (0.15)	36 _b (0.18)	6 _c (0.03)	3 (0.01)	9 _a (0.04)	47 _a (0.24)	63 _c (0.32)	3 _b (0.01)	22 _a (0.11)	89 _a (0.45)	25 _a (0.13)	7
Total	119	255	97	45	120	140	512	22	29	89	27	123
c ²	15.79	11.74	20.36	6.19	58.81	25.13	47.3	20.16	65.78	421.72	99.43	
P	0.001	0.008	0.0001	0.103	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0002	<0.0001	<0.0001	<0.0001	

* Pour chaque comportement, les valeurs partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes ($\alpha=0.05$).

L'analyse du tableau 4.6. met en évidence les points suivants :

- le test relatif à la fuite (F), dévoile que la fréquence des rencontres avec fuite, ne varie pas en fonction de l'espèce étrangère rencontrée par *C. montezumia*. Celle-ci ne fuit donc pas plus ou moins fréquemment lorsqu'elle rencontre telle ou telle espèce.
- la fréquence des rencontres avec dépôt de substance défensive (Dp) varie de manière significative entre chaque groupe de fourmis. De plus, on observe une différence très hautement significative entre *M. rubra* - *P. pallidula* d'une part, et *L. humile* - *C. montezumia* d'autre part (P=0.0002***).
- *C. montezumia* émet plus souvent une à plusieurs gouttes de substance de défense (Eg) lorsqu'elle rencontre une ouvrière de *L. humile*.
- la fréquence des rencontres avec présence de demi-tour (dt), varie significativement en fonction des espèces rencontrées. En outre, on note une différence hautement significative entre *M. rubra* - *C. montezumia* d'une part et *P. pallidula* - *L. humile* d'autre part (P=0.0016**).

- concernant le comportement d'indifférence (Ind), on note une différence très hautement significative entre *M. rubra* – *C. montezumia* d'une part, et *P. pallidula* – *L. humile* d'autre part ($P < 0.0001^{***}$). Cela montre que *C. montezumia* est plus indifférente envers *P. pallidula* et *L. humile* qu'envers *M. rubra* et des ouvrières de même espèce mais de colonie différente.
- *C. montezumia* évite plus de se mesurer à des conspécifiques de colonie différente, qu'aux autres.
- *C. montezumia* relève plus son abdomen (fg) lorsqu'elle rencontre *M. rubra* et moins quand elle est confrontée à des conspécifiques hétérocoloniales.
- *C. montezumia* combat plus au corps à corps (Rb) avec des ouvrières de *L. humile*.
- c'est lors des rencontres intraspécifiques que l'on observe le plus, de la part de *C. montezumia*, le comportement « remue le gastre » (Rg).
- *C. montezumia* utilise l'antennation uniquement durant les rencontres intraspécifiques.
- *C. montezumia* mord ou tente de mordre (Md) plus fréquemment, des ouvrières conspécifiques hétérocoloniales.

Le tableau 4.7. représente quelques rapports de comportements intéressants qui ont été comparés entre les quatre espèces. Rappelons que le comportement DpF, correspond à un dépôt de substance défensive sur le filtre recouvrant la boîte de Pétri.

Tableau 4.7. : Fréquences* de quelques rapports de comportements de <i>C. montezumia</i> lors des confrontations avec les différentes espèces			
	Dp/(Dp+DpF) (fréquences)	Eg/fg (fréquences)	Nb.r.Eg/Nb.r.agress. (rencontres)
M.r	0.47 _a (35/74)	0.41 _a (94/230)	0.38 (92/247)
Ph	0.54 _a (28/52)	0.51 _{a,c} (64/126)	0.47 (55/136)
L.h	0.61 _{a,c} (43/70)	0.61 _{b,c} (81/132)	0.56 (72/144)
C.m	0.76 _{b,c} (29/38)	0.52 _{a,c} (41/79)	0.44 (36/93)
χ^2	9.39	14.55	6.47
P	0.02*	0.002**	0.09

* Pour chaque rapport, les valeurs partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes ($\alpha=0.05$).

* Pour chaque rapport, les valeurs partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes ($\alpha=0.05$).

Pour réaliser les tests χ^2 , nous avons choisi de considérer les fréquences de comportement pour les rapports $Dp/Dp+DpF$ et Eg/fg , et les fréquences de rencontres, pour le rapport $Nb.r.Eg/Nb.r.agress.$. Dans ce dernier cas, $Nb.r.Eg$ représente le nombre de rencontres où au moins une émission de goutte a eu lieu et $Nb.r.agress.$ correspond au nombre de rencontres agressives.

Le tableau 4.8. correspond aux fréquences des comportements, utilisées pour effectuer les tests concernant les deux premiers rapports. Ces valeurs représentent donc le nombre de comportements observés au cours des 20 répétitions, pour chaque espèce testée. Les valeurs du tableau 4.6. correspondent, elles, au nombre de rencontres dans lesquelles les comportements ont été observés pour les différentes espèces utilisées.

Tableau 4.8. : Fréquences des comportements lors des confrontations avec les différentes espèces				
	Dp	DpF	Eg	fg
M.r	35	39	94	230
Ph	28	24	64	126
L.h	43	27	81	132
C.m	29	9	41	79

Dans le but de déceler d'éventuelles différences statistiques concernant ces rapports, nous avons fait des comparaisons à l'aide du test χ^2 . Le tableau 4.7. montre que les rapports $Dp/Dp+DpF$ et Eg/fg varient en fonction de la nature de l'espèce ennemie considérée (respectivement $P=0.02$ et $P=0.002$). Seul le rapport $Nb.r.Eg/Nb.r.agress.$ est semblable pour les quatre espèces ($P=0.09$). Comme pour les comportements, nous avons déterminé, pour chaque rapport, les groupes montrant une différence significative ($\alpha < 0.05$). Cette méthode est également celle décrite par Zar (1996). Les mêmes précautions doivent être prises quant à la vérification des hypothèses par de nouvelles expériences.

Une analyse du tableau 4.7. révèle les points suivants :

- Le rapport $Dp/(Dp+DpF)$ exprime en quelque sorte l'efficacité du dépôt de la substance. Il représente le nombre de rencontres où il y a eu au moins un dépôt sur l'adversaire sur le nombre total de rencontres où il y a eu dépôt (y compris les dépôts sur le filtre). D'après les résultats, on s'aperçoit que 76 % des dépôts se font avec succès sur *C. montezumia*, 61 % d'entre eux sont déposés avec succès sur *L. humile*, que 47 % des dépôts effectués par *C. montezumia* sont réussis sur *M. rubra* et 54 % le sont, sur *P. pallidula*. L'efficacité du dépôt est donc plus grande avec *C. montezumia* qu'avec *M. rubra* et *P. pallidula* comme espèce étrangère, mais n'est pas statistiquement différente de celle correspondant à *L. humile*.
- La proportion Eg/fg reflète l'intensité de l'agressivité de *C. montezumia*. L'intensité des réponses comportementales défensives de *C. montezumia* vis-à-vis de *M. rubra*, est moins forte que pour les autres espèces ($Eg/fg=0.69$). Par contre, en théorie, c'est avec *L. humile* que l'on obtient le plus d'agressivité de la part de *C. montezumia* ($Eg/fg=1.59$).
- Lorsque *C. montezumia* est agressive, elle n'utilise pas préférentiellement sa substance de défense envers telle espèce.

4.3.4. Localisation du lieu de dépôt de la substance défensive

Tableau 4.9. : Fréquences* (et proportions) des localisations de dépôt de *C. montezumia* sur les différentes espèces rencontrées lors des confrontations

	Tête	Thorax	Pattes	Abdomen	Auto dépôt	Total
M.r	4 _a (0.2)	0	17 _a (2.43)	3	0	24
Ph	16 _b (1.07)	2	8 _b (0.35)	3	2	31
L.h	19 _b (0.79)	5	13 _b (0.43)	5	1	43
C.m	17 _b (1.42)	4	3 _b (0.11)	5	0	29
Total	56	11	41	16	3	127
c^2	10.52	3.91	23.38	0.84	3.53	
P	0.015*	0.27	0.001***	0.84	0.32	

* Pour chaque lieu de dépôt, les valeurs partageant une même lettre ne sont pas significativement différentes ($\alpha=0.05$).

Le tableau 4.9. nous donne la localisation des dépôts de substance sur l'ennemi lors des confrontations par paires, en fonction de l'espèce cible.

Les résultats qu'il présente traduisent que les différences statistiques entre espèces se trouvent au niveau de la tête et du thorax (respectivement significative et très hautement significative). Pour les autres localisations de dépôt (thorax, abdomen et auto-dépôt), on n'observe pas de différences significatives. L'auto-dépôt est un dépôt de substance défensive, produit par l'ouvrière de *C. montezumia*, sur son propre corps.

Le méthode présentée par Zar (1996) peut également s'appliquer et permet d'émettre les hypothèses suivantes : *C. montezumia* semble déposer sa substance préférentiellement sur les pattes de *M. rubra*.

4 3.5. Evaluation de la taille des gouttes émises par *C. montezumia*

La taille des gouttes émises par les ouvrières de *C. montezumia* durant les confrontations, pour les quatre séries d'espèces étrangères utilisées, est présentée dans le tableau 4.10..

Tableau 4.10. : Quantité maximale de substance produite par <i>C. montezumia</i> lors d'une répétition avec les différentes espèces (en mm ²) et Test de Krustal-Wallis (H)				
Répétitions avec émission de gouttes	M.r	P.h	L.h	C.m
1	0.14	0.14	0.45	0.18
2	1.05	0.21	0.08	0.08
3	0.08	0.27	0.07	0.40
4	0.68	0.10	0.39	0.32
5	0.38	0.08	0.12	0.03
6	0.26	0.07	0.70	0.04
7	0.25	0.36	0.23	0.20
8	0.31	0.03	0.11	0.08
9	0.40	0.03	0.18	0.31
10	0.15	0.04	0.36	0.41
11	0.32	0.19	0.60	0.04
12	0.07	0.10	0.18	0.72
13	0.37	0.03	0.44	
14	0.37	0.05	0.04	
15	0.10	0.12	1.09	
16	0.26	0.17	0.20	
17	0.11	0.15	0.77	
18		0.25	0.06	
19		0.02	0.52	
20			0.97	
Moyenne	0.32	0.13	0.38	0.21
		H	12.1	
		P	0.007**	

Il y a donc une différence hautement significative concernant la taille des gouttes (surface en mm²) en fonction des quatre espèces concernées.

Pour savoir où se trouve la différence statistique au sein des espèces considérées, la méthode de Dunn (comparaisons multiples) a été utilisée (Tableau 4.11.).

Tableau 4.11. : Comparaisons multiples (méthode de Dunn) des surfaces de gouttes émises par <i>C. montezumia</i>	
Comparaisons	P
L.h / Ph	oui (P<0.01**)
L.h / C.m	non (P>0.05)
L.h / M.r	non (P>0.05)
M.r / Ph	oui (P<0.05*)
M.r / C.m	non (P>0.05)
C.m / Ph	non (P>0.05)

Les différences significatives de surface des gouttes concernent *L. humile* et *P. pallidula* d'une part, et *M. rubra* et *P. pallidula* d'autre part.

C. montezumia émet des gouttes de taille différente lorsqu'elle rencontre *L. humile* et *P. pallidula*. De même, la taille des gouttes de substance défensive est différente lorsque *C. montezumia* rencontre *M. rubra* et *P. pallidula*.

C. montezumia paraît émettre des gouttes de plus petite dimension lors des confrontations avec *P. pallidula* (moyenne de 0.13 mm²). Les plus grosses gouttes de sécrétion défensive semblent être émises lors des combats impliquant *C. montezumia* et *M. rubra* ou *L. humile* (respectivement 0.32 mm² et 0.38 mm² de moyenne).

4.4. Discussion

Une approche éthologique d'un phénomène complexe (comportement et aspect organisationnel de la vie en société chez les Formicidae par exemple), doit débiter par une étude des comportements en situation simplifiée. Il convient de rappeler que les situations expérimentales envisagées dans ce travail tentent de se rapprocher des conditions naturelles dans lesquelles s'effectuent les rencontres agonistiques, mais qu'elles restent cependant assez artificielles.

Dans cette expérience, les *C. montezumia* évoluaient sur leur territoire. En effet, d'après Headley (1941), cité par Wallis (1962b), les comportements des fourmis peuvent varier selon qu'elles se trouvent sur leur territoire ou non.

Globalement, il semble que *C. montezumia* et *L. humile* montrent des comportements agressifs plus violents entre elles qu'avec les autres espèces de fourmis utilisées dans ce travail.

Plusieurs éléments nous permettent de le confirmer :

- Le nombre de rencontres agressives par rapport au nombre total de rencontres est élevé lors des confrontations avec *L. humile* (mais inférieur à celui correspondant aux confrontations entre *C. montezumia* et *M. rubra*) (Tableau 4.5.).
- La taille moyenne des gouttes émises lors des combats avec *L. humile* est la plus grande parmi les quatre espèces étudiées (Tableau 4.10.).
- Les 20 répétitions opposant *C. montezumia* à *L. humile* contenaient, au moins une fois, le comportement d'émission de gouttes (Cf. tableau 4.10.).
- L'efficacité du dépôt, estimée grâce au rapport $Dp/Dp+DpF$, paraît bonne vis-à-vis de *L. humile* bien qu'inférieure à celle correspondant aux rencontres intraspécifiques (Tableau 4.7.).
- L'intensité de l'agressivité, mesurée par le rapport Eg/fg , est plus importante avec *L. humile* (Tableau 4.7.).
- Certains comportements agressifs sont plus fréquents (ou plutôt les rencontres comprenant au moins un de ces comportements). En terme de fréquence de rencontres, c'est lors des confrontations avec *L. humile* que *C. montezumia* dépose le plus sa substance (Tableau 4.6.).
- De même, les comportements « émission de goutte » (Eg), « demi-tour » (dt) et « roulé-boulé » (Rb) sont prépondérants lors des rencontres entre *C. montezumia* et *L. humile* ce qui traduit bien l'aspect agressif des duels. Par exemple, un grand nombre de rencontres comprenant des comportements de « roulé-boulé » sont recensés par rapport aux trois autres espèces (13 pour *L. humile*, 1 pour *M. rubra*, 5 pour *P. pallidula* et 3 pour *C. montezumia*) (Tableau 4.6.). Le comportement de demi-tour est présent dans les quatre séries de confrontations alors que chez *C. scutellaris*, Marlier (1999) recense ce trait comportemental dans seulement 5 % des cas vis-à-vis de *Camponotus lateralis*. Lors de ce comportement, l'ouvrière présente son gaster à la fourmi ennemie au lieu de lui faire

face. Ceci lui laisse sans doute une chance de se débarrasser rapidement de la fourmi étrangère (à condition qu'il y ait une goutte de substance défensive) sans s'engager dans un combat qui pourrait la blesser voire la tuer. Un tel type de comportement suggère donc un effet répulsif de la sécrétion de *C. montezumia* (Cf. point 6.2.).

Des différences notables peuvent aussi s'observer dans les comportements entre des ouvrières de la même espèce mais de colonies différentes. Lors de ces combats, certains traits comportementaux peuvent se singulariser ou devenir dominants par rapport aux autres espèces : les comportements « coup de mandibules » (Md), « antennation » (Ant), « évitement » (Ev), « dépôt » (Dp) et « remue le gastre » (Rg), sont les plus remarquables (Cf. Tableau 4.6.) .

L'antennation, les coups de mandibules et l'utilisation de l'arsenal défensif sont des comportements que l'on observe classiquement dans les confrontations intraspécifiques chez d'autres espèces : *M. rubra* (De Vroey, 1975 ; De Vroey et Pasteels, 1978), *Formica fusca* (Wallis, 1962a) et *Pachycondyla apicalis* (Fresneau, 1994).

Le comportement « coup de mandibules » (Md), suppose que les rencontres intraspécifiques sont violentes et qu'elles impliquent également les armes mécaniques.

L'efficacité du dépôt (Dp/Dp+DpF) est importante lors des rencontres intraspécifiques, ce qui confirme l'agressivité des ces combats (Tableau 4.7.).

En ce qui concerne le comportement de demi-tour (dt), les résultats obtenus (Tableau 4.6.) suggèrent que *C. montezumia* utilise fréquemment ce comportement lorsqu'elle se mesure à *L. humile*, mais l'emploie significativement moins envers des conspécifiques hétérocoloniales par rapport aux autres espèces de fourmis testées.

Les comportements de *C. montezumia*, et en particulier ceux liés à l'utilisation de la substance défensive, varient donc en fonction de l'espèce rencontrée.

Concernant le lieu de dépôt de la sécrétion défensive de *C. montezumia*, aucune interprétation n'a pu être faite avec les résultats que nous avons obtenus (Tableau 4.9.).

5. Toxicité de la substance défensive

5.1. Introduction

Précédemment, nous avons vu qu'il existait une grande diversité dans l'arsenal défensif, notamment chimique, chez les fourmis. Des substances peuvent jouer le rôle d'alarme ou de répulsif. Mais une des solutions pour se débarrasser à long terme d'un adversaire, est de le tuer.

Comme le précise Schmidt (1990), l'appareil à venin des Hyménoptères est surtout efficace vis-à-vis des vertébrés. Cependant, on note de nombreux exemples concernant l'efficacité de celui-ci envers les fourmis. Les venins sont, en général, de nature protéique et peuvent être dangereux pour l'homme, comme ceux des familles des Ponerinae (*Dinoponera*, *Paraponera clavata*) et des Myrmeciinae (Maschwitz & Kloft, 1971 ; Buschinger & Maschwitz, 1984) provoquant parfois des douleurs, associées à des paralysies (Maschwitz & Kloft, 1971 ; Hermann & Blum, 1978). D'autres venins sont constitués d'alcaloïdes (chez certains genres de *Solenopsis* et chez les *Monomorium*), très efficaces contre les insectes (Escoubas & al., 1987 ; Schmidt, 1986, Schmidt, 1990). Chez les *Monomorium*, les alcaloïdes contenus dans le venin présentent une activité insecticide supérieure aux insecticides commerciaux (Escoubas & al., 1987). Les composés des glandes de Janet des Dolichoderinae (*Iridomyrmex*, *Tapinoma*, *Linepithema*, *Dolichoderus*, *Azteca*, *Conomyrma*) sont également connues pour leurs effets insecticides (Buschinger et Maschwitz, 1984 ; Cornelius & al., 1995). Pavan, en 1951, a étudié l'iridomirmicine, antibiotique extrait par lui de *L. humile*, très toxique pour les autres fourmis (Bernard, 1968).

Il existe une grande variabilité dans la toxicité des substances chimiques fabriquées par les fourmis. Braekman & al. (1987) ont montré que la substance défensive d'une *Tetraponera* est toxique sur *M. rubra* mais cette toxicité n'égale pas celle du DDT. En 1989, Attygalle & al. montrèrent que la substance défensive émise par les glandes métapleurales de *Crematogaster difformis* a une faible toxicité (6 *Oecophylla smaragdina* mortes sur 30 au bout de 20 heures, après application sur le gastre), mais présente, par contre, un fort pouvoir répulsif.

Enfin, il faut noter le cas du genre *Calomyrmex* (Brough, 1978) dont les glandes mandibulaires sécrètent une substance rouge, ayant une double fonction d'alarme et de répulsion, mais qui ne montre aucune toxicité vis-à-vis d'autres insectes.

Ces quelques exemples illustrent bien la grande variabilité dans la toxicité des composés employés par les Formicidae.

Le présent chapitre sera consacré à l'étude comparative de la toxicité de la substance défensive de *C. montezumia* vis-à-vis de plusieurs espèces de fourmis.

5.2. Matériel et méthodes

Dans cette série d'expériences, trois espèces cibles furent utilisées pour apprécier la toxicité de la sécrétion de *C. montezumia* vis-à-vis d'autres fourmis. Il s'agit de *L. niger* (L.n), *L. humile* (L.h) et *C. montezumia* elle-même (C.m).

25 répétitions ont été réalisées pour chaque espèce cible (à raison de 25 fourmis-contrôles et 25 fourmis-tests). La mortalité fut relevée toutes les 24 heures jusqu'à 96 heures.

Les manipulations se sont déroulées sous une binoculaire Leica MZ 12, éclairée par une source de lumière froide à fibre optique (Leica CLS 150X).

Les fourmis utilisées lors des contrôles et des tests ne sont pas les mêmes, tous les individus d'une même espèce étant supposés identiquement sensibles ou insensibles à la substance et aux manipulations.

L'application d'une goutte de sécrétion défensive « de taille moyenne » fut réalisée de la manière suivante : dans la main gauche, la fourmi cible est tenue dans une pince souple au niveau du pétiole. Dans la main droite, une ouvrière de *C. montezumia* est prise, également à l'aide d'une pince souple, au niveau du post-pétiole. Celle-ci est stimulée physiquement par frottement du gastre sur l'arête de l'autre pince souple jusqu'à émission d'une goutte de substance défensive « de taille moyenne ». Cette goutte est appliquée sur l'abdomen de la fourmi cible. L'opération est effectuée sous binoculaire à un grossissement G : x 20 et répétée 25 fois par espèce cible. Les contrôles (témoins) consistaient à tenir la fourmi cible dans une pince souple pendant un temps correspondant à l'application de la substance pendant le test. Toutes les fourmis des contrôles et des tests furent, au fur et à mesure, isolées dans de petits tubes à essai (5cm de hauteur, 1 cm de diamètre) contenant de l'eau sucrée, à raison d'un individu par tube.

La standardisation de la méthode par une approche quantitative (dilution dans un solvant et application d'une quantité déterminée) est difficile car la substance de *C. montezumia* polymérise rapidement à l'air.

5.3. Résultats

Les résultats bruts des tests de toxicité sont recensés, en fonction des espèces cibles, dans le tableau 5.1. Les chiffres correspondent au nombre de morts après application d'une goutte de la substance de *C. montezumia*, de « taille moyenne », sur le gastre et au bout d'un temps déterminé.

Tableau 5.1 : Mortalité après application d'une goutte de substance de <i>C. montezumia</i> sur différentes espèces de fourmis cibles									
	Ctrl L.n	Test L.n	P	Ctrl L.h	Test L.h	P	Ctrl C.m	Test C.m	P
24h	0	7	0.0096**	0	22	<0.0001***	3	13	0.0054**
48h	0	2	0.0016**	1	1	<0.0001***	5	9	0.0001***
72h	1	2	0.0019**	2	2	<0.0001***	0	1	<0.0001***
96h	0	2	0.0003***	1	0	<0.0001***	3	1	0.0001***
total	1	13		4	25		11	24	

L'ensemble des résultats montre que :

1. la mortalité est significativement plus élevée dans les tests que dans les contrôles pour les trois espèces utilisées, et ce, dès 24 heures.
2. *L. humile* est plus sensible que *L. niger* (Test de Fisher après 24 heures : $P < 0.0001$) et que *C. montezumia* (Test de Fisher après 24 heures : $P = 0.012$).
3. la mortalité après 24 heures, n'est pas différente entre *L. niger* et *C. montezumia* (Test de Fisher : $P = 0.148$)
4. *C. montezumia* semble sensible à sa propre sécrétion. Ce résultat est toutefois à prendre avec prudence vu le taux de mortalité élevé dans le contrôle.

5.4. Discussion

Dans la littérature, l'interprétation des résultats concernant la toxicité d'une substance est souvent différente selon les auteurs.

Nos résultats montrent que les trois espèces testées sont sensibles à la substance de défense de *C. montezumia*.

Les données du tableau 5.1. indiquent que 100 % des *L. humile* et 96 % des *C. montezumia* sont mortes au bout de 96 heures après application de la sécrétion, contre seulement 52 % des

L. niger. Ceci peut, en partie, être expliqué par le poids et la taille d'une ouvrière de *L. niger*, supérieurs à ceux d'une ouvrière de *L. humile* ou de *C. montezumia*. Ceci pourrait aussi traduire une moins grande sensibilité des *L. niger* aux agents toxiques contenus dans la substance abdominale de *C. montezumia*.

Peu d'informations concernant la toxicité des substances défensives abdominales des *Crematogaster* sont connues. Blum & Hermann (1978) évoquent, de manière qualitative, la forte toxicité de la sécrétion de *Crematogaster lineolata* sur des ouvriers termites (*Reticulitermes virginicus*). Un test de toxicité a été réalisé avec la substance défensive de *Crematogaster brevispinosa rochai* sur *Myrmica sabuleti* : 30 µg de substance défensive suffisent à tuer 100 % des ouvrières après 72 heures (Leclercq & al., 2000). D'un point de vue quantitatif, des tests ont été effectués par Pasteels *et al.* (1989), puis par Marlier (1999) sur *C. scutellaris* et ont montré une toxicité variable selon l'espèce sur laquelle est appliquée la sécrétion défensive : avec *L. niger*, trois gouttes suffisent pour obtenir une mortalité significative après 48 heures et lorsque la dose appliquée est supérieure ou égale à 6 gouttes, 80 % des fourmis meurent après 24 heures (Marlier, 1999). Or, seulement 28 % des *C. montezumia* dans nos expériences sont mortes après 24 heures (la taille des gouttes émises lors des tests de toxicité dans ce travail n'a pas été mesurée). Nous pourrions donc conclure que la substance défensive de *C. montezumia* est moins efficace sur *L. niger* que celle produite par *C. scutellaris*. Il faut noter que *L. niger* et *C. scutellaris* sont sympatriques dans de nombreux biotopes de la région méditerranéenne, l'efficacité de la sécrétion pouvant s'expliquer de cette manière.

La comparaison est toutefois très risquée. En effet, dans les deux études, une approche semi-quantitative a été réalisée. Pour obtenir des résultats comparables, une méthode quantitative devrait donc être développée. Comme nous l'avons déjà signalé, celle-ci sera difficilement applicable dans le cas de *C. montezumia* vu la polymérisation rapide de la substance défensive.

Contrairement à *C. scutellaris* (aucune mortalité significative dans le test après application de 90 gouttes de substance défensive sur le gastre) (Marlier, 1999), *C. montezumia* ne semble pas résistante à sa propre sécrétion. Deux espèces de *Crematogaster* brésiliennes, *Crematogaster brevispinosa rochai* et *Crematogaster distans*, sont également sensibles à leur propre sécrétion (de Marneffe, 1999). Les espèces de *Crematogaster* présenteraient donc, outre une variabilité dans les composés toxiques utilisés, des degrés d'adaptation différents à leurs propres substances défensives. Le taux de mortalité dans le contrôle de *C. montezumia* pourrait être dû à la modification d'un des paramètres des conditions d'élevage.

Il serait également intéressant de faire des relevés de mortalité sur des intervalles de temps plus courts pour apprécier plus finement la sensibilité des fourmis.

6. Propriétés collante et répulsive de la substance défensive

6.1. Introduction

Une substance répulsive est un composé qui provoque, chez l'individu l'ayant touché, goûté ou inhalé, une vive aversion. Cette dernière se traduit le plus souvent par des comportements de fuite, d'évitement ou d'un vif désir de se débarrasser de la substance répulsive. Les effets répulsifs (au goût, au toucher ou à l'odeur) peuvent être couplés ou non à des effets toxiques.

Le principal rôle de ces substances est de repousser le prédateur ou l'ennemi le plus rapidement possible mais aussi d'induire un apprentissage chez ces derniers qui associeront par la suite un mauvais goût ou une mauvaise « odeur » à l'animal, évitant ainsi une attaque ultérieure (Schmidt, 1986). Pour cette raison, les arthropodes utilisant des substances répulsives ou toxiques, présentent souvent des couleurs aposématiques.

Certaines espèces du genre *Meranoplus* (Hölldobler, 1988) et *Monomorium minimum* (Adams & Traniello, 1981), émettent une goutte de substance répulsive à l'extrémité de leur aiguillon lorsqu'elles sont sur une proie et sont dérangées par des espèces compétitrices. De même, *Solenopsis xyloni* défend les sources de nourriture en présentant son aiguillon et en libérant un venin répulsif dans l'air (Hölldobler, 1986).

Forelius foetidus emploie un spray répulsif mais non toxique lorsqu'elle est attaquée puis s'enfuit (Scheffrahn & al., 1984). Attygale & al. (1985) décrit que *Crematogaster difformis* émet une substance répulsive au niveau de ses glandes métapleurales lorsqu'elle est saisie par le pétiole. Une espèce du genre *Calomyrmex* possède une substance répulsive de couleur rouge dans ses glandes mandibulaires. Elle provoque un nettoyage vigoureux des pièces buccales chez *Iridomyrmex purpureus* (Brough, 1978). Peu d'études ont été réalisées sur le caractère répulsif des substances de défense chez les *Crematogaster*.

Précédemment, nous avons signalé que la substance défensive de *C. montezumia* présentait des propriétés collantes dues à la polymérisation des composés défensifs dans les secondes qui suivent leur émission.

Très commune chez les termites (de Biseau, comm. pers.), l'utilisation de substance collante a été exceptionnellement signalé chez les fourmis. Le seul exemple connu est celui de

Crematogaster inflata qui, lorsqu'elle est saisie dans une pince, produit une sécrétion collante provenant de ses glandes métapleurales hypertrophiées (Buschinger & Maschwitz, 1984). Aucun cas d'émission de substance collante issue d'une glande abdominale, n'a été décrite à ce jour chez les Formicidae.

Dans ce chapitre, nous étudierons les effets répulsifs et les propriétés collantes de la substance défensive de *C. montezumia*.

6.2. Propriétés répulsives de la substance de défense

6.2.1 Matériel et méthodes

Cette expérience a été effectuée dans un bécher fluoné de 4 cm de diamètre et de 2.5 cm de hauteur, dont le fond était recouvert d'un papier filtre. Elle s'est déroulée comme suit : un petit carré de papier filtre de 5 mm de côté fut déposé dans le bécher et servit de « leurre ». Les tests consistaient à apposer sur ce leurre, une goutte de « taille moyenne » de la sécrétion de *C. montezumia*. La substance fut recueillie de la même manière que lors des expériences de toxicité : chaque fourmi est tenue dans une pince souple et stimulée physiquement. Une fois la substance défensive émise, elle fut appliquée sur le leurre pour les tests. Les contrôles consistaient à déposer un leurre de 5 mm de côté, non souillé par la substance de *C. montezumia*.

5 répétitions furent réalisées avec à chaque fois 10 fourmis. Les fourmis et les papiers filtres furent changés à chaque répétition. Les fourmis utilisées lors des tests et des contrôles sont les mêmes. Chaque répétition fut filmée durant 10 minutes (5 minutes pour les contrôles et 5 minutes pour les tests) avec le caméscope Canovision EX1 Hi8 et un objectif Nikon de 105 mm. Deux espèces ont été utilisées pour ces expériences : *M. rubra* et *L. humile*.

Le dépouillement du film vidéo consistait à relever les comportements observés dans les contrôles et les tests chez *M. rubra* et *L. humile* ainsi que les temps passés sur le leurre. Ces derniers correspondent à la durée de contact physique avec le leurre.

6.2.2. Résultats

6.2.2.1. Comportements observés lors des expériences

Les comportements observés lors de l'expérience sont les suivantes :

1. Indifférence (Ind) : après contact ou antennation, la fourmi continue son chemin sans se soucier de la présence du leurre et sans modifier sa vitesse de déplacement.
2. Antennation (Ant) : la fourmi explore le leurre en le touchant de ses antennes. Ce comportement peut durer de quelques secondes à quelques minutes.
3. Evitement (Ev) : après contact, la fourmi fait quelques pas de côté et contourne « l'obstacle » sans modifier sa vitesse de déplacement.
4. Recul (Rec) : dès le contact, l'ouvrière recule brusquement.
5. Coup de mandibules (Md) : la fourmi saisit le leurre entre ses mandibules ou tente de mordre ce dernier.
6. Grooming (Groo) : après contact, la fourmi se nettoie les antennes avec les pattes prothoraciques après se les être léchées. La durée de ce comportement est variable.
7. Fuite (F) : après contact, la fourmi fuit le plus souvent à l'opposé du leurre, la vitesse de déplacement augmentant significativement.

Deux questions doivent alors être soulevées :

- quels comportements sont répulsifs ?
- y a-t-il une différence globale entre les comportements répulsifs et les comportements non répulsifs d'un point de vue statistique ?

Les comportements Ev, Rec, Groo et F sont supposés être des comportements de nature répulsive. Au contraire, les comportements Ind, Ant et Md sont jugés comme étant des comportements non répulsifs.

Le tableau 6.1. montre qu'il y a une différence très hautement significative entre les tests et les contrôles pour *L. humile*, concernant l'existence ou non de comportements répulsifs lors de l'expérience. Par contre, aucune différence n'est signalée par le test chez *M. rubra*. Il existe donc bien des comportements répulsifs chez *L. humile* vis-à-vis de la substance défensive de *C. montezumia*. Au contraire, le test montre qu'il n'y a pas de comportements répulsifs chez *M. rubra*.

Tableau 6.1. : Sommes des fréquences des comportements répulsifs et non répulsifs et Tests exact de Fisher					
		Comportements jugés <u>non</u> répulsifs	Comportements jugés <u>répulsifs</u>	Total	P
L.h	Ctrl	77	12	89	<0.0001
	Test	73	68	141	
	Total	150	80	230	
M.r	Ctrl	126	6	132	0.29
	Test	258	21	279	
	Total	384	27	411	

Le tableau 6.2. fait état des fréquences de comportement observés lors des expériences de répulsion et indique que les fréquences des comportements Md ne sont pas significativement différentes entre les tests et les contrôles pour les deux espèces. Cependant, il faut noter la présence de 5 comportements de « coup de mandibules » chez *L. humile* et 4 chez *M. rubra* lors des tests effectués. Par contre, aucune manifestation de ce comportement ne se fit lors des contrôles. Ceci permet de suggérer que la substance de *C. montezumia* provoque des attitudes agonistiques chez les deux espèces concernées par l'expérience. Un plus grand nombre de répétitions doivent être réalisées pour confirmer ou infirmer cette hypothèse.

Tableau 6.2. : Test exact de Fisher et sommes des fréquences des comportements avant et après application de la substance sur le papier filtre chez <i>L. humile</i> et <i>M. rubra</i>						
<i>L. humile</i>				<i>M. rubra</i>		
	Contrôle	Test	P	Contrôle	Test	P
Ind	71	41	<0.0001***	109	183	0.0017**
Ant	6	32	<0.0001***	17	75	0.0006***
Ev	7	25	0.006**	1	4	1
Rec	0	13	0.0006***	0	1	1
Md	0	5	0.067	0	4	0.307
Groo	1	8	0.045*	5	12	1
F	4	17	0.018*	0	0	/
Total	89	141		132	279	

Aucun comportement de fuite (F) ne se rencontra chez *M. rubra*. Les seules fréquences de comportement révélant une différence significative, entre les contrôles et les tests, sont l'indifférence et l'antennation. Ceci suggère que la substance défensive de *C. montezumia* est bien détectée par *M. rubra*, mais qu'elle ne provoque pas de comportements d'aversion sur cette fourmi. La sécrétion ne semble donc pas répulsive vis-à-vis de *M. rubra*.

Chez *L. humile*, on observe une différence significative (F,Groo), hautement significative (Ev) ou très hautement significative (Ind, Ant, Rec). Ces dernières données montrent qu'effectivement, la substance défensive de *C. montezumia* est bien détectée (Ant) et provoque un effet répulsif (Ev, Rec, F, Ind, Groo).

6.2.2.2. Temps passé sur le leurre

Le dépouillement d'une minute d'enregistrement vidéo de l'expérience avec *M. rubra* donna 39 temps pour les contrôles et 78 temps pour les tests. Le dépouillement de deux minutes d'enregistrement vidéo de l'expérience avec *L. humile* révéla 53 temps pour les contrôles et 59 temps pour les tests.

Le tableau 6.3. recense les sommes des temps de contact avec le papier filtre lors de l'expérience réalisée ainsi que les résultats du test statistique utilisé.

Tableau 6.3. : Somme des temps de contact avec le papier filtre avant et après application de la substance sur celui-ci chez <i>L. humile</i> et <i>M. rubra</i> (en seconde)											
	Ctrl ₁	Test ₁	Ctrl ₂	Test ₂	Ctrl ₃	Test ₃	Ctrl ₄	Test ₄	Ctrl ₅	Test ₅	Test de Wilcoxon
L.h	18	33	8	78	23	30	17	26	3	2	P=0.12 T+=1
M.r	33	42	8	25	17	50	7	30	9	118	P=0.06 T+=0

Il n'y a pas de différence significative, concernant les temps de contact sur le papier filtre, entre les tests et les contrôles pour les deux espèces.

Le nombre de répétitions aurait dû être plus élevé dans cette expérience.

6.3. Effet collant de la substance défensive

6.3.1. Matériel et méthodes

Deux expériences furent réalisées : la première vise à évaluer l'effet handicapant (difficultés de déplacement) de la substance collante appliquée sur les appendices locomoteurs (pattes) d'un ennemi ; la seconde cherche à étudier l'effet gênant de cette sécrétion vis-à-vis des appendices buccaux (mandibules) de l'ennemi.

La méthode d'application de la substance collante est la même que celle décrite pour l'étude de la toxicité (Cf. point 5.2.) Toutefois, dans la première expérience, la substance collante est appliquée sur trois pattes de la fourmi cible, à savoir une ouvrière de *L. humile*. Chaque fourmi (traitée ou non) fut isolée, en vue de l'enregistrement vidéo, dans une boîte de Pétri fluonée, de 55 mm de diamètre, contenant comme fond un papier filtre Whatman vierge.

10 répétitions de 2 minutes furent réalisées (10 tests et 10 contrôles) et filmées (1 minute de test et 1 minute de contrôle), à l'aide d'un caméscope Canovision muni d'un objectif Nikon 55 mm. Les mêmes fourmis ont été utilisées dans les tests et les contrôles, et changées à chaque répétition.

La vitesse de déplacement des fourmis (traitées et non traitées) fut calculée par le procédé suivant : lors du dépouillement des enregistrements, le trajet des fourmis fut dessiné sur une feuille transparente, placée sur l'écran vidéo. Un calibrage préalable permit de déterminer la relation entre la distance à l'écran et la distance réelle correspondante : 1 cm de trajet correspond à 4.7 cm sur l'écran. La distance parcourue sur l'écran fut mesurée grâce à un curvimètre.

Dans la deuxième expérience, une goutte « de taille moyenne » d'une ouvrière de *C. montezumia* fut apposée sur les mandibules d'une fourmi-cible (*L. humile*). A nouveau, les fourmis utilisées dans les tests et les contrôles furent les mêmes.

8 répétitions de 6 minutes chacune (3 minutes de test et 3 minutes de contrôle) ont été réalisées. Les durées des comportements observés furent relevées à partir des enregistrements vidéo.

6.3.2. Résultats

6.3.2.1. Application de la substance collante sur les pattes d'une fourmi cible

Les résultats (Tableau 6.4.) montrent que, lorsque la substance défensive de *C. montezumia* est appliquée sur les pattes de *L. humile*, cette dernière se déplace nettement moins vite (Test apparié de Wilcoxon, $T+=0$ et $P=0.002$) et sur des distances sensiblement inférieures (Test apparié de Wilcoxon, $T+= 55$ et $P= 0.002$).

Tableau 6.4. : Distance réelle parcourue et vitesse de déplacement de *L. humile* avant et après application de la substance collante sur les pattes.

	C ₁	T ₁	C ₂	T ₂	C ₃	T ₃	C ₄	T ₄	C ₅	T ₅	C ₆	T ₆	C ₇	T ₇	C ₈	T ₈	C ₉	T ₉	C ₁₀	T ₁₀
Distance réelle parcourue (cm)	25.5	4.2	61.1	0.2	26.2	5.3	37.9	18.7	24.5	7.4	77.9	16.4	41.7	2.5	36.4	14.9	78.9	8.9	73.2	15.3
Vitesse de déplacement moyenne (cm/s)	0.425	0.07	1.02	0.003	0.44	0.088	0.63	0.31	0.41	0.12	1.3	0.27	0.69	0.04	0.61	0.25	1.31	0.15	1.22	0.25

6.3.2.2. Application de la substance collante sur les mandibules d'une fourmi cible

Lors de cette expérience, quatre comportements furent observés :

1. Déplacement (Dep) : la fourmi se déplace normalement sur le papier filtre.
2. Statisme (Stat) : l'ouvrière agite ses antennes et ses pattes mais ne se déplace pas (la fourmi peut tourner sur elle-même mais ne s'avance ni ne recule dans aucune direction).
3. Grooming des antennes (Groo) : la fourmi se nettoie les antennes avec les pattes prothoraciques après les avoir léchées. L'abdomen peut aussi être nettoyé durant ce comportement.
4. Grooming des mandibules (GrooMd) : la fourmi tente de se nettoyer les mandibules en les frottant sur le papier filtre dans un mouvement saccadé (une fois la mandibule droite, une fois la mandibule gauche).

Les résultats bruts sont donnés dans le tableau 6.5..

Tableau 6.5. : Durée des comportements lors de l'application de la substance collante sur les mandibules (en seconde)									
	Contrôles					Tests			
	Dep	Groo	Stat	Groo Md		Dep	Groo	Stat	Groo Md
1	93	80	7	0	1	17	0	25	138
2	125	53	2	0	2	68	0	0	112
3	67	90	23	0	3	1	0	179	0
4	105	75	0	0	4	15	165	0	0
5	91	89	0	0	5	73	21	86	0
6	159	21	0	0	6	45	0	109	26
7	161	19	0	0	7	0	70	110	0
8	168	12	0	0	8	68	81	25	6
Total	969	439	32	0	Total	287	337	534	282

L'utilisation du test de Wilcoxon, dans le but de savoir s'il existe une différence statistique entre les contrôles et les tests, pour le comportement de déplacement (Dep), donne le résultat recensé dans le tableau 6.6.

Tableau 6.6. : Application de la substance collante sur les mandibules (Test de Wilcoxon)		
Comportements	P	T+
Dep	0.016*	0

Notons que seules sept valeurs ont été considérées pour effectuer le test. En effet, en l'absence de ce comportement lors d'une répétition, il n'est pas rigoureux d'utiliser le test statistique en considérant cette absence. Suite à ce test, on observe une différence statistique significative. Ceci témoigne d'un plus grand déplacement de la fourmi (elle passe plus de temps à se déplacer) lors des contrôles, où la sécrétion collante n'est pas apposée sur la fourmi.

Concernant le comportement de nettoyage des mandibules (GrooMd), un test exact de Fisher a été réalisé. Les fréquences utilisées, pour ce test, sont celles qui correspondent au nombre de répétitions où ce comportement a été observé. Le test statistique révèle une probabilité $P=0.077$. Ce comportement a été observé dans quatre des huit tests effectués. Il n'a, par contre, jamais été noté lors des contrôles. Un nombre plus important de répétitions aurait dû être réalisé. L'interprétation de ce résultat devra donc être nuancée.

6.4. Discussion

Les différents résultats décrits dans ce chapitre, nous permettent de penser que *L. humile* est nettement plus sensible à l'effet répulsif de la sécrétion de défense de *C. montezumia* que ne l'est *M. rubra*. A titre comparatif, la sécrétion de *C. scutellaris* s'avère également répulsive envers d'autres espèces de fourmis (Marlier, 1999) : une source de nourriture souillée par la sécrétion défensive de cette espèce, provoque de nombreux comportements de recul et de nettoyage de mandibules.

D'un point de vue statistique, l'analyse des temps de contact avec le leurre, évoque vis-à-vis de celui-ci, l'indifférence entre les contrôles et les tests pour les deux espèces de fourmis testées. Néanmoins, la somme totale des temps de contact, pour les deux espèces, sont nettement plus importantes dans les tests (169 secondes pour *L. humile* et 265 secondes pour *M. rubra*) que dans les contrôles (69 secondes pour *L. humile* et 74 secondes pour *M. rubra*). Ceci suggère que les deux espèces de fourmis ont tendance à passer plus de temps sur le leurre, lorsque ce dernier est imbibé de substance défensive de *C. montezumia*. Dans le cas de *M. rubra*, cette remarque est compréhensible si on rappelle que la substance de *C. montezumia* ne semble avoir aucun effet répulsif envers elle : *M. rubra* s'intéresse à la sécrétion, sans pour autant en être repoussé.

Lorsque la substance collante est appliquée sur les pattes, elle provoque un handicap certain chez la fourmi traitée, par rapport à une ouvrière non traitée (*L. humile*). Cet handicap, se manifeste par des difficultés à se déplacer (paralysie des membres). Sa vitesse de déplacement est donc diminuée lorsque la substance de *C. montezumia* a été appliquée et, a fortiori, la distance parcourue moins importante. Il serait utile de déterminer, en fonction de l'espèce traitée, combien de temps la substance collante de *C. montezumia* rend « invalide » la fourmi touchée. On peut également supposer que la colle utilisée par *C. montezumia* est plus efficace sur des fourmis de taille réduite. Il serait donc intéressant de tester la substance collante sur des fourmis de grandeur variable, dans le but d'établir une échelle de sensibilité en relation avec la dimension corporelle des individus.

Par ailleurs, l'action combinée de plusieurs ouvrières de *C. montezumia* sur un prédateur, une proie, ou un compétiteur pourrait provoquer un engluement beaucoup plus important, allant jusqu'à une immobilisation totale.

L. humile semble également être gênée lorsque la sécrétion de *C. montezumia* est appliquée sur ses mandibules : elles passent plus de temps à se déplacer lors des contrôles (pas de colle sur les mandibules). Cette colle aurait donc pour fonction principale, de rendre l'adversaire moins apte à se déplacer, réduisant ainsi son potentiel offensif et permettant aux ouvrières de *C. montezumia* une fuite plus aisée ou une attaque plus organisée.



Toutefois, les expériences-contrôles auraient vraisemblablement dû consister à appliquer une goutte d'eau sur les mandibules des fourmis cibles (et non pas l'absence de substance sur les mandibules). En effet, dans le cadre de ce travail, l'expérience n'a pas pu démontrer que la gêne, engendrée par l'application de la substance défensive sur les mandibules, était due uniquement aux molécules collantes de la sécrétion défensive de *C. montezumia*.

Dans ce travail, la répulsion éventuelle de la sécrétion de *C. montezumia* vis-à-vis de prédateurs n'a pas été envisagée. Cet aspect mériterait d'être étudié. Des expériences ont été menées par Edwards & al. (1974) avec une espèce d'araignée prédatrice de fourmis (*Stoidis aurata*). Parmi les fourmis présentées à l'araignée, *Crematogaster clara*, lorsqu'elle est saisie par le thorax, relève son gastre et applique sa substance défensive. Si la substance défensive est appliquée, le prédateur lâche immédiatement sa proie et refuse d'attaquer à nouveau *C. clara*. Dans ce cas, on peut parler d'apprentissage de la part de l'araignée.

7. Discussion générale

Ce travail a permis de mettre en évidence, la relative toxicité de la substance défensive de *C. montezumia* envers d'autres espèces de fourmis (en particulier *L. humile*), et envers des conspécifiques hétérocoloniales. Des propriétés répulsives ont également été décelées vis-à-vis de *L. humile*, espèce sympatrique de *C. montezumia* en Amérique du sud. La substance de défense collante, testée sur *L. humile*, permet à *C. montezumia* d'engluier l'ennemi et pourrait lui conférer un avantage en diminuant les capacités offensives de l'ennemi (prédominance des comportements de nettoyage chez la victime, diminution du potentiel de déplacement due à l'engluement). Ce phénomène, inhabituel chez les fourmis, mérite encore d'être étudié.

Il aurait été intéressant de relever et de décrire les comportements des espèces étrangères lors des combats, dans le but d'évaluer avec plus de précision, le potentiel « invalidant » et répulsif de cette substance.

Concernant la toxicité, pour pouvoir mener une étude comparative, il est nécessaire de réaliser d'autres tests, sur une gamme relativement large de fourmis. Le but de cette approche serait de comprendre les mécanismes d'adaptation (éventuelle résistance) de certaines espèces et de mieux cerner les interactions (compétition, prédation) entre les diverses entités biologiques qui composent le microcosme dans lequel vivent ces fourmis.

Les comportements observés lors des confrontations par paire, indiquent que c'est avec *L. humile* et des conspécifiques hétérocoloniales, que l'agressivité est la plus importante. En effet, les quatre comportements agressifs type (Dépôt, Emission de goutte, demi-tour et Roulé-boulé) sont observés avec des fréquences importantes lors des combats opposant *C. montezumia* à *L. humile*. Parmi eux, deux (Eg et Rb) sont statistiquement plus fréquents avec *L. humile* qu'avec les autres espèces utilisées, ce qui confirme l'agressivité des duels entre *C. montezumia* et *L. humile*.

L'intensité de l'agressivité, mesurée par le rapport Eg/fg, est significativement plus important lors des rencontres avec *L. humile*. Ceci pourrait être dû, comme signalé précédemment, au fait que *L. humile* est une espèce dont la distribution géographique chevauche celle de *C. montezumia* en Amérique du Sud. *C. montezumia* et *L. humile* étant par conséquent de possibles compétiteurs, leurs rencontres sont violentes et agressives. On estime que la réponse défensive à une attaque de nature quelconque est régie par des seuils (de Biseau, comm. pers.). En d'autres termes, plus l'intensité d'un comportement agonistique est important, plus la réponse

comportementale de l'adversaire serait vive. Les flexions de gastre ne sont pas toujours suivies d'émission de gouttes de substance défensive, ce qui laisse penser que les réponses comportementales varient d'une agression et d'une rencontre à l'autre. Si le rapport Eg/fg est grand, on peut admettre qu'il y a beaucoup d'émission de gouttes et que la réponse défensive de *C. montezumia* est intense. Si au contraire ce rapport est faible, cela signifie que le nombre d'émission de gouttes n'est pas important, et que la fourmi utilise peu sa sécrétion, et tente de l'économiser.

La fréquence d'utilisation de l'arsenal défensif de *C. montezumia*, varie donc en fonction de l'agressivité des ennemis rencontrés. Pour expliquer l'agressivité lors des combats entre *C. montezumia* et *L. humile*, deux hypothèses peuvent être émises :

- 1- *C. montezumia* adopte un comportement adapté à l'intensité de l'agression de la fourmi opposante. Si cette dernière est très agressive (c'est le cas de *L. humile*), *C. montezumia* aura tendance à émettre plus et plus souvent de substance défensive. Elle sera donc plus virulente dans sa réponse défensive. Dans le cas contraire, par exemple lors de confrontations avec *P. pallidula*, *C. montezumia* sera disposée à émettre moins de substance défensive et à être moins agressive.
- 2- *C. montezumia* reconnaît spécifiquement l'ennemi et module son agressivité en fonction de celui-ci. L'utilisation abusive de sa sécrétion défensive impliquerait un coût énergétique important. La reconnaissance de l'ennemi assurerait donc à *C. montezumia* une utilisation parcimonieuse et régulée, en fonction de l'adversaire. Cet aspect devrait être mis en relation avec une étude de la biosynthèse de la sécrétion.

Un tel exemple de reconnaissance nous est donné par *Pheidole dentata*, qui déclenche des recrutements défensifs plus importants lorsqu'elle est confrontée à *Solenopsis geminata*, espèce sympatrique très agressive (Carlin & Johnston, 1984). Le déterminisme de ce comportement semble génétique, car des colonies de *P. dentata* sont aussi agressives avec des colonies ennemies, préalablement rencontrées ou non. En outre, cette espèce est apte à apprendre à reconnaître un rival, jamais rencontré auparavant, et d'augmenter l'efficacité de ses recrutements défensifs (Carlin et Johnston, 1984).

Des expériences complémentaires devraient être réalisées pour tester ces hypothèses.

Pour comprendre une telle agressivité dans les confrontations entre *C. montezumia* et *L. humile*, nous pouvons formuler l'hypothèse suivante : cette dernière habite dans des régions identiques à celle de *C. montezumia*. En effet, *L. humile* est originaire d'Argentine (d'où le nom vernaculaire de « fourmi d'Argentine ») mais a été importée involontairement dans l'ancien monde au début du 20^{ème} siècle. Dans leur biotope d'origine, ces deux espèces sont dominantes (Leponce, comm. pers.). Il est possible que les moyens de défense d'une espèce de fourmi soient plus efficaces envers les espèces susceptibles de rentrer en compétition avec elle plutôt qu'avec d'autres espèces dont les répartitions géographiques sont forts différentes ou exclusives. Pour cette raison on peut penser que la sécrétion de *C. montezumia* est plus efficace envers *L. humile* en terme d'effet répulsif (Cf. point 6.2.2.), toxique (Cf. point 5.3.) et invalidant (Cf. point 6.3.2.).

Concernant les rencontres intraspécifiques, la sensibilité de *C. montezumia* à sa propre toxine a été révélée.

Une expérience similaire à celle effectuée sur *L. humile* et *M. rubra* pour étudier les effets répulsifs, devrait être réalisée sur des ouvrières de *C. montezumia*. Ceci pourrait éventuellement dévoiler une fonction phéromonale de la substance défensive (alarme par exemple).

En ce qui concerne les comportements observés lors des confrontations intraspécifiques par paire, il ressort que des comportements agressifs sont fréquents (Dp, Rg et Md) alors que certains ne le sont pas (Eg, dt, fg). Cette dernière remarque suppose que *C. montezumia* a tendance à moins utiliser ses armes chimiques en situation intraspécifique ; cependant lorsque l'arme chimique est utilisée, l'efficacité s'avère très bonne (environ trois dépôts sur quatre sont réussis). L'évitement est, quant à lui, peu fréquent lors des rencontres intraspécifiques. Cette dernière observation peut s'expliquer par la variabilité de l'agressivité entre individus. En effet, dans le règne animal en général et chez les fourmis en particulier, les combats intraspécifiques sont caractérisés par des comportements violents (avec des morsures par exemple, d'où le comportement Md) et sont donc dangereux.



Deux individus « dominants » (agressifs) tenteront de vaincre l'adversaire par la force, tandis qu'un individu « dominé » (moins agressif) préférera éviter le rival.

Au sujet du comportement de demi-tour, aucune interprétation concernant son importance lors des rencontres intraspécifiques, n'a pu être établie.

Quant au comportement « remue le gastre », on peut supposer que l'intimidation est sa fonction première. Des expériences à ce sujet devraient avoir lieu pour déterminer la fonction précise de ce comportement original et mystérieux.

Une autre particularité caractéristique de *C. montezumia*, également rare chez les Formicidae, est le « gaster flagging ». Ce comportement n'a été décrit, jusqu'alors, que chez la fourmi de feu *Solenopsis invicta* (Obin & Van der Meer, 1985). Chez cette espèce, le flagging semble avoir une fonction défensive hors du nid (projection de micro-gouttes répulsives) et antibiotiques à proximité du couvain (protection vis-à-vis des micro-organismes). Au vu de tests préliminaires réalisés, chez *C. montezumia*, le flagging ne semble pas être un comportement individuel. Il est par contre utilisé collectivement, de manière très caractéristique, lorsque la colonie est dérangée. Il apparaît que *C. montezumia* (comme *S. invicta*) produisent deux sortes de vibrations :

- rapides et plus ou moins amples (hypothétiquement, aidant à une dispersion de phéromones), le gastre étant relevé à la verticale (=flagging)
- extrêmement rapides et peu amples, dont la fonction est encore inconnue, l'abdomen restant en position horizontale

Le flagging n'a jamais été observé lors des confrontations par paires. Le rôle de celui-ci chez *C. montezumia* serait, de ce fait, particulièrement intéressant à déterminer.

L'hypertrophie des glandes métapleurales de *C. montezumia*, caractère inhabituel chez les fourmis, devrait également être étudiée car leur fonction est encore inconnue.

8. Conclusions et perspectives

Ce travail a permis de mettre en évidence :

- la relative toxicité du venin de *Crematogaster montezumia* sur différentes espèces de fourmis et en particulier la sensibilité de *C. montezumia* à sa propre sécrétion.
- l'utilisation modérée et régulée de cette substance défensive en situation de confrontation.
- le caractère répulsif de la substance vis-à-vis de certaines autres espèces de fourmis.
- le pouvoir collant de la substance de défense de *C. montezumia*.

Plusieurs expériences mériteraient d'être poursuivies et de nouveaux aspects pourraient être étudiés :

- Les expériences de toxicité devraient être approfondies et menées sur de nouvelles espèces pour permettre une étude comparative et tester l'influence du poids et de l'épaisseur de la cuticule.
- Un moyen de standardiser la méthode de « récolte » de la substance devrait être trouvé en vue d'expériences quantitatives (toxicité, répulsion, effet collant...).
- Les expériences de comportement individuel pourraient se dérouler dans un milieu inconnu de *C. montezumia*. Il serait également intéressant de la confronter à de nouvelles espèces dont l'agressivité serait variable dans le but d'établir une relation entre les stimuli agressifs et l'intensité de la réponse comportementale de *C. montezumia*. Des confrontations avec des espèces compétitrices, sympatriques de *C. montezumia*, seraient également intéressantes.
- Des expériences de répulsion contre des prédateurs naturels (vertébrés et/ou arthropodes), devraient être entamées.
- Une étude des glandes métapleurales hypertrophiées, dont la fonction est inconnue, devrait être tentée.
- Des expériences concernant le rôle du comportement de « flagging », fait rare chez les fourmis et noté chez *C. montezumia*, pourraient être envisagées.
- La défense collective devrait être étudiée.

Bibliographie

Adams E.S. and Traniello J.F.A., 1981

Chemical interference competition by *Monomorium minimum* (Hymenoptera : Formicidae).
Oecologia, 51 : 265-270.

Attygalle A.B., Siegel B., Vostrowsky O., Bestmann H.J., and Maschwitz U., 1989

Chemical composition and function of metapleural gland secretion of the ant *Crematogaster deformis* Smith (Hymenoptera : Myrmicinae).
J. Chem. Ecol., vol. 15, n°1 : 317-328.

Beattie A. J., 1985

The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms.
Cambridge University Press, New-York, 182 pp.

Bernard F., 1968

Les fourmis (Hymenoptera : Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale.
Masson et Cie Editeurs – Paris.

Billen J.P.J., 1986b

Morphology and ultrastructure of the Dufour and venom gland in the ant, *Myrmica rubra* (L.) (Hymenoptera : Formicidae).
International journal of insect Morphology & Embryology, 15(1-2) : 13-25.

Blum M.S. and Hermann H.R., 1978

Venoms and venom apparatuses of the Formicidae : Myrmeciinae, Ponerinae, Dorylinae, Pseudomyrmecinae, Myrmicinae, and Formicinae.
In : Handbuch der experimentellen Pharmakologie, Vol. 48, Arthropod venoms (S. Bettini ed.).
Springer-Verlag, Berlin : pp 801-869.

Bolton B., 1994

Identification guide to the ant genera of the world.
Harvard University Press, Cambridge-London, 222pp.

Bolton B., 1995

A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera : Formicidae).
Journal of Natural History, 29 : 1037-1056.

Braekman J.C., Dalozé D., Pasteels J.M., van Hecke P., Declercq J.P., Sinnwell V. and Francke W., 1987

Tetraponerine-8, an alkaloidal Contact Poison in a Neoguinean Pseudomyrmecine ant, *Tetraponera* sp.
Z. Naturforsch., 42c : 627-630.

Brand J.M., Blum M.S., Lloyd H.A and Fletcher D.J.C., 1974

Monoterpene hydrocarbon in the poison gland secretion of ant *Myrmecaria natalensis* (Hym. Form.) Ann. Entomol. Soc. Am. 67 : 525-526.

Brough E., 1978

The multifunctional role of the mandibular gland secretion of an Australian desert ant, *Calomyrmex* (Hymenoptera : Formicidae).
Z. Tierpsychol., 46 : 279-297.

Brown W. L. Jr., 1967

A new *Pheidole* with reversed phragmosis (Hymenoptera : Formicidae).
Psyche, 74 : 331-339.

Brown W. L. Jr., and Wilson E.O., 1959

The evolution of the dacetine ants.
Quarterly Review of Biology, 34(4) : 278-294.

Buren W.F., 1958

A review of the species of *Crematogaster*, sensu stricto, in North America (Hymenoptera : Formicidae) Part I.
J. New York Entomol. Soc., 66 : 119-134.

Buschinger A., and Maschwitz U., 1984

4 : Defensive Behavior and Defensive Mechanisms in Ants.
In : Henry R. Hermann, Defensive Mechanisms in social insects, 95-150.
Praeger New York.

Cammaerts-Tricot M.C., 1974

Piste et phéromone attractive chez la fourmi *Myrmica rubra*.
J. Comp. Physiol., 88 : 373-382.

Carlin N. F., and Hölldobler B., 1983

Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants.
Science, 222 : 1027-29.

Carlin N. F., and Johnston A. B., 1984

Learned enemy specification in the defense recruitment system of an ant.
Naturwissenschaften, 71(3) : 156-157.

Cornelius M.L., Grace J.K., Ford P.W. and Davidson B.S., 1995

Toxicity and repellency of semiochemicals extracted from a Dolichoderine Ant (Hymenoptera : Formicidae) to the Formosan subterranean termite (Isoptera : Rhinotermitidae).

Environ. Entomol., 24(5) : 1263-1269.

Coyle F. A., 1966

Defensive behavior and associated morphological features in three species of the ant genus *Paracryptocerus*.

Insectes sociaux, vol. 13, n°2 : 93-104.

Crewe R.M., Blum M.S. and Collingwood C.A., 1972

Comparative analysis of alarm pheromones in the ant genus *Crematogaster*.

Comp. Biochem. Physiol., Vol.43b : 703-716.

Dajoz R., 2000

Précis d'écologie. 7ème édition. Editions Dunod. pp. 128.

Daloz D., Braekman J.C., Vanhecke P., Boevé J.L. and Pasteels J.M., 1987

Long chain electrophilic contact poison from the Dufour's gland of the ant *Crematogaster scutellaris* (Hymenoptera, Myrmicinae).

Can. J. Chem., 65 : 432-436.

Daloz D., Kaisin M., Detrain C. and Pasteels J.M., 1991

Chemical defense in the three European species of *Crematogaster* ants.

Experientia, 47 : 1082-1089.

Davidson D. W., 1988

Ecological studies of Neotropical ant gardens.

Ecology, 69(4) : 1138-52.

de Marneffe V., 1999

Etude comparative de l'utilisation de la sécrétion défensive de deux espèces de *Crematogaster* brésiliennes (Hymenoptera : Formicidae).

Mémoire de fin d'études, Université Libre de Bruxelles.

Detrain C., 1989

Polyphénisme de la caste neutre chez *Pheidole pallidula* (Hymenoptera, Formicidae) en relation avec la récolte de nourriture et la défense de la société.

Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles.

De Vroey C., 1975

Comportement agonistique de *Myrmica rubra* L. (Hyménoptère : Formicidae).

Mémoire de licence, Université Libre de Bruxelles.

De Vroey C. and Pasteels J.M., 1978.

Agonistic behaviour of *Myrmica rubra* L.
Insectes sociaux, vol. 25, n°3 : 247-265.

Edwards G.B., Carroll J.F. and Whitcomb W.H., 1974

Stoidis aurata (Araneae : Salticidae), a spider predator of ants.
The florida entomologist, 57 : 337-346.

Emery C., 1922

Hymenoptera, Fam. Formicidae, subfam. Myrmicinae.
Fasc. 174b : 95-206., Bruxelles.

Escoubas P., Lemaire M., Clément J.L., Lhommet G. and Celerier J.P., 1987

European *Monomorium* alkaloids : toxicity against preys and emitters.
In : Chemistry and Biology of social insects, Eder, Rembold Eds.
Verlag J. Peperny, München.

Ettershank G., and Ettershank J.A., 1982

Ritualised fighting in the meat ant *Iridomyrmex purpureus* (Smith) (Hymenoptera : Formicidae).
Journal of the Australian Entomological Society, 21(2) : 97-102.

Fiala B. and Maschwitz U., 1990

Studies on the south east asian ant-plant association *Crematogaster borneensis/Macaranga* : adaptations of the ant partner.
Insectes sociaux, 37, n°3 : 212-231.

Forel A., 1874

Les fourmis de la suisse.
Société Helvétique des sciences naturelles, Zurich, 452 pp.

Forel A., 1901

Formiciden des Naturhistorischen Museums zu Hamburg. Neue Cayptomymex, Dacryon, Podomyrma, und Echinopla. Arten, Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten., 18 : 45-82.

Forel A., 1912.

Formicides néotropiques.
Mémoires de la société entomologique de Belgique.
Part. 3. 3^{ème} sous-famille Myrmicinae (suite). Genres *Crematogaster* et *Pheidole*., 19 : 179-209.

Fresneau D., 1994

Biologie et comportement social d'une fourmi ponerine neotropicale (*Pachycondyla apicalis*).
Thèse de doctorat, Université Paris XIII.

Gaspar C., 1971

Les fourmis de la famenne, I. Une étude zoosociologique.
Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg., 47-51.

Gotwald W.H., 1984-85

Deatu on the march : army ants in action. Rotunda (Royal Ontario Museum, Toronto),
17(3) : 37-41.

Hermann H.R., and Blum M.S., 1981

2 : Defensive Mechanisms in the Social Hymenoptera.
In : Social Insects, Vol.2.
H.R. Hermann, ed., Academic Press, New York, pp.77-197.

Hölldobler B., 1976

Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants,
Pogonomyrmex.
Behav. Ecol. Sociobiol., 1 : 3-44.

Hölldobler B., 1982c

Interference strategy of *Iridomyrmex pruinosum* (Hymenoptera : Formicidae) during
foraging.
Oecologia, 52(2) : 208-213.

Hölldobler B., 1988

Chemical communication in *Meranoplus* (Hymenoptera : Formicidae).
Psyche, vol.95, n° 3-4 : 139-151.

Hölldobler B., and Wilson E.O., 1977

Colony-specific territorial pheromone in African weaver ant *Oecophylla longinoda*
(latreille).
Proc. Natl. Acad. Sci. USA 74 : 2072-2075.

Hölldobler B., and Wilson E.O., 1986c

Soil-binding pilosity and camouflage in ants of the tribes Basicerotini and
Stegomyrmecini (Hymenoptera : Formicidae).
Zoomorphology, 106(1) : 12-20.

Hölldobler B., and Wilson E.O., 1990

The Ants.
Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, 732pp.

Hölldobler B., and Wilson E.O., 1996

Voyage chez les fourmis.
Editions du seuil., 247 p.

Kempf W.W., 1968

Miscellaneous studies on neotropical ants.
4. Studia entomologica., 11 : 369-415.

Kempf W.W., 1972

Catalogo abreviado das formigas da Regiao neotropical (Hymenoptera : Formicidae).
Studia entomologica., 15 : 3-344.

Leclercq S., de Biseau J.C., Braekman J.C., Daloz D., Quinet Y., Luhmer M., Sundin A., Pasteels J.M., 2000

Furanocembranoid Diterpenes as Defensive Compounds in the Dufour Gland of the Ant *Crematogaster brevispinosa rochai*.
Tetrahedron, 56 : 2037-2042.

Leponce M., Roisin Y. and Pasteels J.M., 1999

Community interactions between ants and arboreal-nesting termites in New Guinea coconut plantations.
Insectes sociaux, 46 : 126-130.

Leponce M., Missa O., 1998

Structure of an ant assemblage in the canopy of a tropical rainforest in Papua New Guinea.
in : Social insects at the turn of the millennium. Proceedings of the XIII international congress of IUSI (Schwarz M.P. & Hogendoorn K.) : 319.

Leuthold R.H., 1968

A tibial gland scent-trail and trail-laying behavior in the ant *Crematogaster ashmeadi* Mayr.
Psyche, Vol. 75, n°3 : 233-248.

Leuthold R.H. and Schlunegger U., 1973

The alarm behaviour from the mandibular gland secretion in the ant *Crematogaster scutellaris*.
Insectes sociaux, Vol. 20, n°3 : 205-214.

Maidl F., 1934

Die Lebensgewohnheiten und Instinke der staatenbildenden Insekten.
Fritz Wagner, Vienna, 823 pp.

Marlier J.F., 1999

Rôle et utilisation de la substance défensive de *Crematogaster scutellaris* (Hymenoptera : Myrmicinae).
Mémoire de licence en sciences biologiques.

Maschwitz U., 1975

Old and new chemical weapons in ants.
Proc. Symposium of IUSSI, Dijon, 1975 : 41-45.

Maschwitz U. and Kloft W., 1971

44 : Morphology and function of the venom apparatus of insects – Bees, Wasps, Ants, and Caterpillars .
in : Venomous animals and their venoms vol.3, W. Bücherl, E. Buckley eds., Academic Press, New York-London, 1971 : 1-60.

Miller R.S., 1967

Pattern and process in competition.
Adv. Ecol. Res., 4 : 1-74.

Moffett M. W., 1985b

Behavioral notes on the Asiatic harvesting ants *Acanthomyrmex notabilis* and *A. ferox*.
Psyche, 92(2-3) : 165-179.

Möglich M., and Alpert G.D., 1979

Stone dropping by *Conomyrma bicolor* (Hymenoptera : Formicidae) : a new technique of interference competition.
Behavioral Ecology and sociobiology, 6(2) : 105-113.

Obin M.S. and Vander Meer R.K., 1985

Gaster flagging by fire ants (*Solenopsis* spp.) : functional significance of venom dispersal behavior.
Journal of Chemical Ecology, 11(12) : 1757-1768.

Pasteels J.M., Crewe R.M., Blum M.S., 1970

Etude histologique et examen au microscope électronique à balayage de la glande sécrétant la phéromone de piste chez deux *Crematogaster* nord-américains (Formicidae, Myrmicinae).
C. R. Acad. Sc. Paris, t. 271 : 835-838.

Pasteels J.M., Daloze D. and Boeve J.L., 1989

Aldehydic contact poison and alarm pheromone of the ant *Crematogaster scutellaris* (Hymenoptera : Myrmicinae), enzyme-mediated production from acetate precursors.
J. Chem. Ecol., Vol. 15, n°5 : 1501-1511.

Poldi B., 1963

Alcune osservazioni sul *Proceratium melinum* Rog. E sulla fusione della particolare struttura del gastro.
Atti dell' Accademia Nazionale Italiana di Entomologia Rendiconti, 11 : 221-229.

Quilico A., Grünanger P. and Pavan M., 1961

Sul componenti odoroso del Formicide *Myrmecaria natalensis* Fred.
Proc. 11th Int. Congr. Entomol. Vienna, 1960 : 66-68.

Scheffrahn R.H., Gaston L.K., Sims J.J. and Rust M.K., 1984

Defensive ecology of *Forelius foetidus* and its chemosystematic relationship to *F.* (= *Iridomyrmex*) *pruinus* (Hymenoptera : Formicidae : Dolichoderinae).
Environ. Entomol., 13 : 1502-1506.

Schmidt J.O., 1986

9 : Chemistry, Pharmacology, and Chemical Ecology of Ant venoms
in : venoms of the hymenoptera.
Academic press inc. (London) Ltd.

Schmidt J.O., 1990

14 : Hymenopteran venoms : striving toward the ultimate defense against vertebrates.
in : Insect defenses, adaptative mechanisms and strategies of prey and predators.
Evans D.L. and Schmidt O., editors.
State University of New York Press : 387-419.

Smith F., 1858

Catalogue of Hymenopterous insects in the collection of the british museum.
6 Formicidae : 216pp. London.

Stapley L., 1998

The interaction of thorns and symbiotic ants as an effective defence mechanism of swollen-thorn acacias.
Oecologia, 115 : 401-405.

Vander Meer R.K. and Alonso L.E., 1998

7 : Pheromone directed behavior in ants.
in : Pheromone communication in social insects : ants, wasps, bees, and termites
Vander Meer R.K., Breed M.D. and Winston M.L.
K.E. Espalia (eds.), Westview Press : 159-192.

Wallis D.I., 1962

- a) Behaviour patterns of the ant , *Formica fusca*.
Animal Behaviour, 10 : 105-111.
- b) Aggressive behaviour in the ant, *Formica fusca*.
Animal Behaviour, 10 : 267-274.

Wheeler W.M., 1910

Ants : their structure, development and behavior.
Columbia University Press, New-York. xxv. + 663 pp.

Wheeler W.M., 1928

The social insects : their origin and evolution.
Kegan Paul, Treanch, Trubner and co., London. xviii + 378 pp.

Wilson E.O., 1974

The soldier of ant *Camponotus (Colobopsis) fraxinicola* as a trophic caste.
Psyche, 81 : 182-188.

Wilson E.O., 1976a

A social ethogram of the Neotropical arboreal ant *Zacryptocerus varians*.
Animal behaviour, 24(2) : 354-363.

Wilson E.O., 1986c

The organization of flood evacuation in the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera :
Formicidae).
Insectes sociaux, 33(4) : 458-469.

Wilson E.O., 1987a

The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests : a first assessment.
Biotropica, 19(3) : 245-251.

Zar J.H., 1996

Biostatistical analysis.
Prentice Hall international editions, 662 pp.