

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 45-55 (1985)

RECHERCHES SUR L'EVOLUTION DES FOURMIS
MOISSONNEUSES (Hymenoptera, Formicidae)

par
Francis BERNARD

Professeur honoraire,
35 av. Ratti, F-06000 NICE

Résumé : Des mesures de proportions biométriques sur le corps la tête et les antennes ont contribué à préciser la systématique et l'évolution de 44 Messor sur les 72 espèces connues, et de 2 Cratomyrmex sur les 5 espèces décrites, toutes africaines. Les Messor proviennent des steppes à l'Ouest de l'Himalaya et 8 espèces de cette région, données par le Professeur ARNOLDI, à Moscou, furent mesurées. Après elles, ce sont les Messor du Moyen-Orient et du Sahara qui se montrent les plus primitifs. Les formes les plus évoluées se trouvent dans l'Atlas maghrébin, chaîne dont proviennent les 4 espèces les plus banales en Europe occidentale. La plupart des Messor sont silicicoles, mais le seul originaire d'Europe (Alpes calcaires) est M. rufitarsis, qui a son optimum dans les argiles et les tufs, souvent en forêts. Il est curieux que ses graines ne germent pas dans ces terrains, pouvant retenir beaucoup d'eau.

Summary : Biometrical proportions of head, body and antennae have contributed to systematics and evolution of 44 species of Messor and 2 of Cratomyrmex. The Messor proceeds from central Asia (western steppes of Himalaya) and 8 species of that region, given by Professor ARNOLDI of Moscow, have been measured. After them, the forms of Middle-Orient and Sahara are the most primitive. The most evolved are in the maghrebin Atlas, from which come the Messor common in western Europe.

The majority of Messor are silicicolous, but the only species originating from Europe (M. rufitarsis), probably born in calcareous Alps has its optimum in clays and tufts : it is curious that its seeds do not germinate in such grounds, retaining often much water.

1°) Introduction, matériel étudié

Les Messor, fourmis de la fable, peuvent en régions sèches accumuler des hectolitres de graines dans leurs terriers. Une enquête du gouvernement de l'Algérie (1936) prouve que près du tiers des Céréales et Légumineuses des cultures passent dans leurs nids, au moins sur les Hauts Plateaux.

La systématique des Messor reste délicate, car les espèces sont nombreuses (72 déjà décrites), très voisines les unes des autres, et leurs sexués sont rares dans les collections : femelles connues seulement pour le tiers des espèces, et mâles pour le cinquième. Cela tient à ce que les graines ne sont abondantes qu'à la fin de l'été, pour nourrir les grosses larves de sexués, et ceux-ci essaient surtout en Octobre, mois où peu d'entomologistes récoltent.

Notre étude sera limitée à l'Ancien monde, car les Messor n'existent pas en Amérique, où les trois genres moissonneurs en sont assez distincts.

Les types les plus primitifs étant d'Asie centrale, ce travail n'aurait pu être achevé sans l'aide des myrmécologues soviétiques, dont nous avons bénéficié lors de deux Congrès à Moscou (1966 et 1968). Là, le Professeur K.V. ARNOLDI m'a montré sa vaste collection de Fourmis, puis en échange d'espèces sahariennes, m'a donné 8 espèces asiatiques, notamment le petit M. lamellicornis, jaune d'or, rareté du désert de Karakorum, qui semble, de loin, la forme la plus primitive dans mes mesures.

De Pologne, B. PISARSKI m'a envoyé deux autres Messor d'Asie Centrale, mais n'a pu me donner le très archaïque M. aphaeno-

gasteroïdes, trouvé par lui en Afghanistan (Jardins de Pagmen). Son ouvrière pourrait être un Aphaenogaster, mais la grosse reine est un Messor, car les Aphaenogaster ont tous des femelles grêles et maigres. Rappelons à ce propos que les Aphaenogaster récoltent parfois des fleurs : habitude constante pour A. gemel-la Roger, accumulant des fleurs variées, et occasionnelle pour A. senilis, de Catalogne, qui amasse souvent des pétales de Cistes. Ces coutumes florivores ont sans doute passé à la récolte des graines, en tous cas les Messor faisaient autrefois partie du genre Aphaenogaster, où FINZI les plaçait encore en 1930.

Après les steppes asiatiques, c'est l'Atlas nord-africain qui est le plus riche en Messor. 11 espèces ont été mesurées, dont 3 décrites par nous.

Le Moyen-Orient possède 3 formes spéciales, dont M. sultanus, commun à Chypre et au Liban et M. rufotestaceus, le plus petit des Messor, rareté de Syrie et du Sahara, un des plus primitifs à divers égards.

Enfin, les Messor ne sont pas les seules fourmis moissonneuses occidentales : ils appartiennent à la tribu des Pheidolini, mais celle des Myrmicini contient les 5 Cratomyrmex, de toute l'Afrique. C. arenarius (Fab.) est commun en Algérie steppique, où ses nids peuvent atteindre 50 mètres de long. J'ai constaté dans les oasis que cette grosse Fourmi accumule des noyaux de dattes coupés en deux, ce qui est à l'éloge de ses vigoureuses mandibules !.

Grâce au Professeur GHABBOUR, du Caire, j'ai reçu 150 ouvrières du Cratomyrmex niloticus (Sant.), récoltées par des étudiants près d'Alexandrie. Biométriquement, il diffère très peu de C. arenarius.

Donc, sur 2 Cratomyrmex et 44 Messor, nous avons mesuré le corps, la tête et les antennes. La massue antennaire de 4 articles varie pas mal selon les espèces, et est toujours plus longue chez les formes d'Asie Centrale. On va étudier d'abord

l'évolution biométrique chez les reines et les femelles, puis l'évolution écologique, en fonction des terrains et des végétaux.

2°) Evolution céphalique et biogéographique (fig. 1).

Nous avons calculé le volume céphalique, qui peut atteindre 72 mm^3 pour les deux Cratomyrmex et seulement 3 à 4 mm^3 pour les plus petits Messor. On a calculé aussi la surface d'une mandibule, assez triangulaire, en la rapportant au volume de la tête. Ce dernier étant proportionnel au volume des muscles masticateurs, ce rapport donne une idée de la force exercée sur les mandibules. Il varie de 25 à 37 en Asie Centrale, atteignant au Maghreb plus de 40 chez Cratomyrmex arenarius : rien d'étonnant dès lors à ce qu'il puisse couper des noyaux de dattes...

Les géants des moissonneuses sont les Messor de l'ancien "groupe céphalotes" d'Emery. Ils mesurent 15 à 23 mm, tandis qu'aucun autre Messor ne dépasse 13 mm et surtout leur tête est sphérique, et non carrée, avec yeux et antennes très grands. Je propose de créer pour eux un autre genre : Sphaeromessor, localisé avec deux espèces (céphalotes Em. et plinii Sant.) dans le Rift d'Afrique orientale, où je les ai en vain cherchés durant un voyage au Kenya.

La figure 1 donne les moyennes (taille et surface céphalique dorsale) pour les principales régions habitées. Elle met aussi en place Aphaenogaster gibbosa, voisin des asiatiques évolués, pour montrer que sa surface céphalique est aussi grande que celle de certains Messor de même taille. On voit combien les deux espèces du Moyen-Orient et les trois du Sahara s'écartent des autres par leur tête bien plus petite. 4 espèces de France viennent d'Afrique du Nord, mais leurs têtes sont moins dilatées que celles des 5 autres formes de l'Atlas.

M. semirufus André est le principal Messor de Corse, où barbara est rare. Il a dû être amené autrefois depuis la Grèce, où

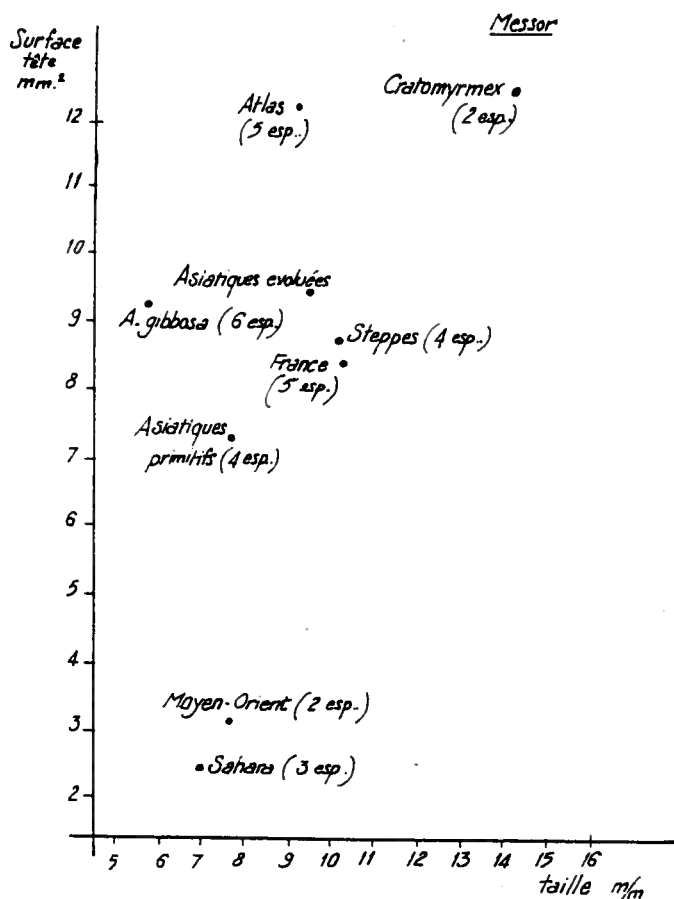


Figure 1 : Schéma biométrique des moyennes de Messor en 6 régions. Les asiatiques primitifs (4 espèces mesurées), et les asiatiques évolués (6) sont tous des steppes à l'Ouest de l'Himalaya, sauf *M. himalayanus*, de cette montagne même. Les nombres d'espèces mesurées sont indiqués pour chaque région. Remarquer la forte évolution des Messor de l'Atlas maghrébin.

il abonde. PISARSKI et moi l'ont pris dans deux nids volumineux en face du Parthénon.

Une section spéciale devrait être créée pour le curieux M. postpetiolatus Sant. des côtes atlantiques chaudes, connu de Mogador (Maroc sud) et du Sénégal. La seule espèce largement tropicale africaine est M. galla Em. très voisin de barbara par ses proportions, et comme ce dernier, commun dans les cultures.

3°) Evolution des femelles

17 espèces ont pu être mesurées, dont 14 étaient ailées et 3 étaient des reines fécondes. Il semble n'y avoir généralement qu'une reine par nid, au plus deux ou trois, tandis que la plupart des Myrmicinae ont des reines nombreuses (5 à 20 par société).

Le volume du gastre a été calculé. Il varie de 55 mm^3 (M. structor) à 306 chez la reine de M. aegyptiaca Em., commun en Tunisie et dans les oasis algériennes. Les Messor les plus communs (aussi sans doute les plus féconds) n'ont pas en général de gastre femelle plus gros :

Son volume moyen pour 4 espèces très banales : 196 mm^3 ;

Son volume moyen pour 7 formes assez communes : 176 mm^3 ;

Son volume moyen pour 6 espèces plutôt rares (comme M. bernardi de l'Atlas, M. semoni des régions côtières algériennes, M. denticulatus d'Asie) : 182 mm^3 .

Donc pratiquement, pas de relation entre le gastre femelle et le succès de l'espèce dans la concurrence vitale, qui doit être surtout dû à l'adaptativité au milieu, facteur écologique. Les milieux optima vont être indiqués plus loin.

4°) Evolution des organes sensoriels (fig. 2)

Le graphique porte, en abscisse, le nombre de facettes de l'oeil chez une ♀ major, en ordonnée, pour l'antenne, le rapport de surface massue/funicule grêle. L'importance de la massue (publications citées dans la bibliographie) doit être capitale dans la concurrence, les Messor très communs ayant des

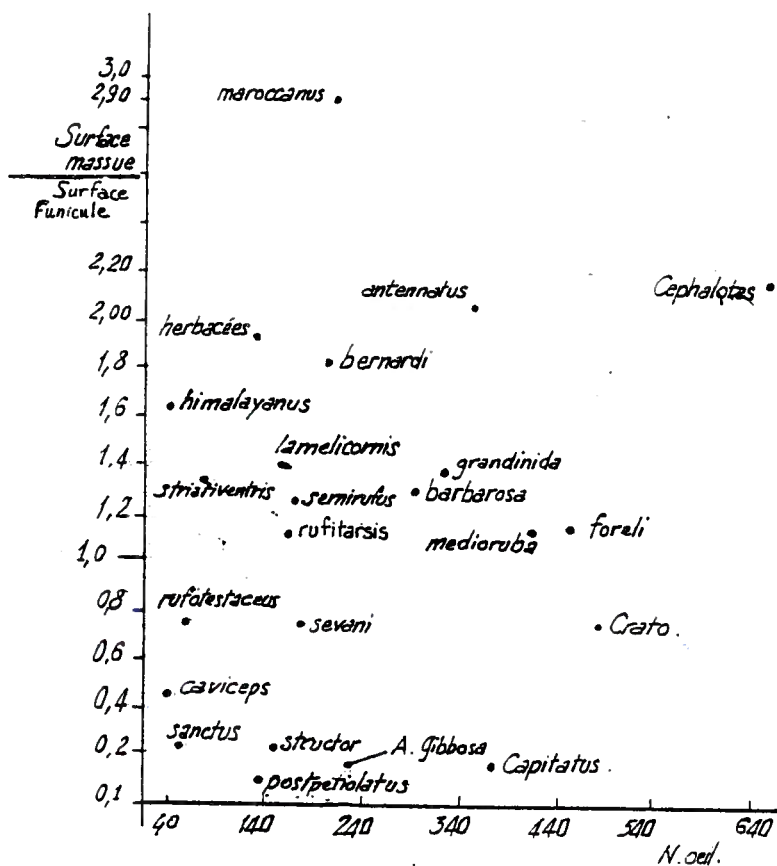


Figure 2 : Dimensions des organes sensoriels chez 2 *Cratomyrma* (*C. arenarius*, à cet égard, est très voisin de *C. niloticus*), 18 *Messor*, et *Aphaenogaster gibbosa*. En abscisse : nombre moyen de facettes de l'œil chez les ♂ major. En ordonnée : surface de la massue antennaire, rapportée à celle de la partie grêle du funicule. Ce rapport est de loin le plus élevé chez *M. maroccana* (Em.), fourmi commune au NW du Maroc, et le plus bas chez quelques espèces de France et du Sahara.

massues relativement grandes, et toutes les formes rares ou localisées de petites massues.

Pour l'antenne, M. maroccana (Em.) se place le plus haut. Or, c'est une fourmi dominante, mais localisée, très commune dans son domaine, qui est la zone côtière du Maroc, surtout près de Rabat et de Kenitra. M. antennatus, Insecte jaune d'or du haut Atlas, est peut être aussi dominant dans sa région. Mais il y a exception à la règle des massues pour M. barbara, très commun, et surtout M. capitatus qui ne domine nulle part mais est très répandu. M. himalayanus est peut-être dominant dans les monts Altaï mais on n'en sait rien.

Quant à l'oeil, il ne dépasse nettement 500 facettes que dans le "groupe" cephalotes, mais ce sont aussi les géants du genre. Il est relativement petit (40 à 230 facettes) chez les formes de haute montagne, comme himalayanus, berbericus et bernardi, mais avec exception pour M. antennatus de l'Atlas marocain. Notons qu'en haute altitude l'intensité solaire est 3 ou 4 fois plus grande qu'en plaine : un oeil plus petit peut suffire. Mais l'oeil est moins intéressant que l'antenne : les Fourmis s'en servent bien moins, et il varie beaucoup selon les races géographiques.

5°) Evolution écologique (Tableau I)

Nous avons compté les plantes dans des carrés de 100 m² et déterminé les roches, cela dans 1100 stations du Sud de la France, 220 du Maghreb arrosé et 105 au Sahara. Voici les résultats les plus nets : Le seul Messor certainement halophile est M. grandinida (Santschi), qui, en Algérie, n'existe que sur terrains salés : sur le "Rocher de Sel" de Djelfa, qui est un bloc de gypse, et surtout à Berrouaghia (100 km au sud d'Alger), et près du barrage du Chéelif (sud oranais), où le sol contient beaucoup de chlorures et sulfates. Là, il a de vastes et nombreuses fourmilières. Cette écologie est inattendue, car après les pluies, les sels retiennent de l'eau et le terrain

reste longtemps humide, chose nuisible à la conservation des graines. M. grandinida est le seul des 23 Messor nord-africains avantaagé par les terrains salés. La Fourmi la plus halophile au Sahara est Acantholepis frauenfeldi Mayr., que nous avons trouvée abondante sous les épaisses couches de sels triasiques (sulfates et carbonates) du Fezzân (sud libyen) lors de la mission française de 1944.

Grâce à 270 stations sur calcaires et 410 sur roches siliceuses, on peut établir un rapport "Ca/Si" qui varie de 0,1 (Messor barbara) à 23,5 (le calcicole extrême Aphaenogaster gibbosa). Les calcicoles moyens, comme M. rufitarsis ont Ca/Si entre 2 et 7. Mais rufitarsis abonde aussi dans argiles et tufs, terrains retenant de l'eau : on se demande comment les graines de ce Messor ne germent pas dans des milieux aussi humides. Cependant, rappelons ici les belles observations du zoologiste Franz DOFLEIN, faites en 1917, quand il était mobilisé en Macédoine. .

Avant d'y introduire des graines, les Messor tapissent leur terrier d'une sécrétion anale blanchâtre, très imperméable. Elle ne résiste toutefois pas à des pluies torrentielles : à Fréjus, j'ai vu les M. barbara sortir leurs provisions puis les faire sécher au soleil. Leurs graines étaient déjà dépecées, et c'est une poussière brunâtre qui séchait.

Les Messor amassent toutes sortes de graines, même de plantes toxiques pour nous : Ombellifères et Aristoloches. Quand ils ont le choix, ils préfèrent les Légumineuses. Au Sahara, M. foreli ne récolte guère que sur ces plantes, et peut grimper sur les arbres (chose rare dans les Messor) pour cueillir des graines ou des gousses d'Acacias épineux. A Saint Raphaël et à Rabat (1970), M. barbara a été vu trainant des épais épis entiers de Trifolium stellatum, trèfle où il est difficile de prendre les graines une à une, à cause de ses calices épineux. Finalement, les Messor sont, en majorité, moins spécialisés écologiquement que les autres Fourmis : beaucoup habitent des

terrains variés, tandis que, par exemple, les Cataglyphis et les Aphaenogaster ont des préférences strictes.

Tableau I : Ecologie de 13 moissonneuses communes

Ca/Si est le rapport entre la moyenne de l'espèce (% des nids) sur calcaires, et sa moyenne sur roches silicieuses. n/b : rapport entre la moyenne en lieux sans arbres et la moyenne en forêts. L: nombre optimum de plantes ligneuses basses (Genêts, Cistes, Bruyères etc ...) sur 100 m² dans les stations de l'espèce. H : optimum d'herbacées sur 100 m². % nu : % du terrain, sur 100 m², dépourvu de plantes, dans les meilleures stations de l'espèce.

	Ca/Si	n/b	L.	H.	% nu.
<i>Cratomyrmex arenarius</i> (Fab.)	0,1	0,4	98	280	40 %
<i>Messor berbericus</i> Bernard	3,5	0,1	29	1130	5 %
<i>Messor striativentris</i> André	0,9	4,0	200	700	20 %
<i>Messor structor</i> Latreille	0,6	12,0	150	900	15 %
<i>Messor rufitarsis</i> (Fab.)	5,7	0,28	220	165	30 %
<i>Messor barbara</i> Latreille	0,1	7,5	40	760	5 %
<i>Messor capitatus</i> (Fab.)	0,6	4,8	187	500	40 %
<i>Messor minor</i> (Latreille)	0,75	1,3	47	1000	30 %
<i>Messor sanctus</i> Forel	0,2	30,0	22	260	50 %
<i>Messor grandinida</i> (Sant.)	0,5 lieux salés	40,0	75	250	60 %
<i>Messor maroccana</i> (Emery)	0,2	0,5	0	500	12 %
<i>Messor mediorubra</i> Forel	0,6	5,0	7	600	30 %
<i>Messor foreli</i> (Sant.)	1,08	15,0	100	65	55 %

Bibliographie

- BARONI-URBANI C., 1971 - Catalogo delle specie di Formicidae d'Italia. Mem. Soc. entom. ital., 50, 1-287.
- BERNARD F., 1954 - Fourmis moissonneuses nouvelles ou peu connues des montagnes d'Algérie. Bull. Soc. Hist. nat. Afr. du Nord, 45, 354-365.
- 1968 - Faune de l'Europe et du bassin méditerranéen. 3. Les fourmis d'Europe occidentale et septentrionale. Paris, Masson, 411 p., 435 fig.
- 1971 - Comportement de la Fourmi Messor barbara pour la récolte des graines de Trifolium stellatum. Bull. Soc. Hist. nat. Afr. du Nord, 62, 15-20.
- 1983 - Les Fourmis et leur milieu en France Méditerranéenne. Ed. Lechevalier, Paris, 149 p., 40 fig., 17 tableaux.
- FINZI B., 1930 - Contributo alla studie degli Aphaenogaster paleartici. Boll. Soc. Entom. ital., 62, 151-166.
- GHILAROV M.S. et ARNOLDI K.V., 1969 - Steppe elements in the soil Arthropod Fauna of NW Causasus mountains. Mem. Soc. entom. ital., 48, 103-112.
- KUSNETZOV-UGAMSKIJ H.H., 1927 - Nouvelles formes de Messor (en russe). Trav. Asie centrale, série VIII, Zoologie, 1-28.
- PISARSKI B., 1967 - Fourmis d'Afghanistan. Ann. Zoologici, Polska Akademia Nauk, 24, 325-425.
- PICKLES W., 1944 - Territories and inter-relations of two Ants of the genus Messor in Algeria. Journ. of Animal Ecology, 13, 128-129.
- RUZSKY M.V., 1905 (en russe) - Fourmis de Russie. Trudy Obs. Esl. Kazan Universiti, 38, p. 1-800, 176 fig.
- SANTSCHI F., 1920 - Formicides africains et américains nouveaux. Ann. Soc. Ent. Fr., 88, 341-390.
- 1923 - Messor et autres fourmis paléartiques. Rev. suisse de Zool., 30, 317-336.

