



HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES

Mémoire présenté devant

L'UNIVERSITE PAUL SABATIER DE TOULOUSE (SCIENCES)

Par

Martin KENNE

(Chargé de Cours ; Faculté des Sciences de l'Université de Douala – Cameroun)
68^{ème} section du C.N.U.

Évaluation des possibilités d'utilisation d'une espèce de fourmi terricole dominante comme auxiliaire de lutte contre les insectes phytophages

Soutenu le 13 Octobre 2006 devant le jury composé de MM. :

Alain LENOIR	Professeur Emérite (Université de Tours ; France)	Rapporteur
Dominique FRESNEAU	Professeur 1 ^{ère} classe (Université Paris 13; France)	Rapporteur
Corinne ROULAND-LEFÈVRE	Directeur de Recherche CNRS (IRD d'Ile de France)	Rapporteur
Alain DEJEAN	Professeur 1 ^{ère} classe (UPS Toulouse ; France)	Directeur des travaux
Régis CEREGHINO	Professeur 1 ^{ère} classe (UPS Toulouse ; France)	Examineur
Guy BEUGNON	Directeur de Recherche CNRS (UPS Toulouse; France)	Examineur
Jacques DELABIE	HDR ; Chercheur (CEPEC – CEPLAC ; Brésil)	Examineur

Laboratoire Évolution & Diversité Biologique (U.M.R. 5174 UPS-CNRS)
Université Paul Sabatier, Toulouse III

Octobre 2006

RESUME

Dans le cadre de la recherche de stratégies respectueuses de l'environnement et permettant de limiter la prolifération d'insectes phytophages, la myrmécofaune des zones cultivées du Sud Cameroun est étudiée afin de comparer l'impact des fourmis dominantes sur les plantations. La faible hauteur des arbres dans les plantations permet la présence d'ouvrières d'espèces à nidification terricoles dans le feuillage de ces arbres et donc de participer à la formation de mosaïques de fourmis dominantes. Ces résultats sont comparés à ceux obtenus dans les vieilles jachères et les forêts secondaires.

Dans ces écosystèmes, la biologie de *Myrmicaria opaciventris* Emery, myrmicine terricole, est étudiée en détail car elle a des colonies de très grande taille dont l'impact peut s'étaler sur plusieurs hectares. En effet, *M. opaciventris* présente plusieurs caractères communs aux "fourmis vagabondes" (espèces qui, une fois transportées et introduites accidentellement par l'homme, s'installent et prolifèrent en des endroits nouveaux, souvent des îles) mais elle n'a jamais été signalée en dehors de sa région d'origine.

Nous voulions savoir si cette espèce peut être utilisée comme auxiliaire de lutte biologique ou non. Elle semble efficace contre les termites qui ravagent les plantations de maïs et de canne à sucre en les attaquant depuis la base et développant leur activité dans le canal médullaire et contre les sauterelles Tettigoniidae qui endommagent les feuilles des plantes maraîchères. Son efficacité est due à la grande taille des colonies se développant rapidement dans des plantations, à leur régime alimentaire généraliste avec une forte tendance vers l'entomophagie liée à un comportement prédateur très efficace vis-à-vis des termites, des chenilles et des larves de Tettigoniidae.

Toutefois, l'utilisation de cette fourmi comme auxiliaire de lutte biologique dans les vergers présente des inconvénients car les ouvrières élèvent de nombreux Hémiptères, certaines espèces étant des vecteurs de maladies des plantes. Cela entraîne la nécessité d'un usage raisonné des insecticides dans les vergers colonisés par *M. opaciventris*. Les insecticides utilisés contre des ravageurs phytophages vont également éliminer les fourmis à nidification arboricole, en particulier les espèces dominantes, et donc leur action bénéfique car ce sont d'excellents prédateurs présentant l'avantage dans de nombreux cas de ne pas élever d'Hémiptères posant des problèmes aux arbres cultivés. De plus, par le jeu d'interactions agonistiques, elles empêchent les espèces terricoles de monter dans les arbres et donc évitent l'action néfaste des Hémiptères vecteurs de maladies que ces dernières élèvent.

L'arrêt de l'application des insecticides dans les plantations est suivi par une succession d'espèces de fourmis. Aux espèces terricoles écologiquement dominantes qui fourragent dans le feuillage (cas de *M. opaciventris*), favorisées par le traitement insecticide, suivent des espèces arboricoles. Ces dernières seront à leur tour remplacées par d'autres espèces arboricoles en une succession où certaines espèces sont de meilleurs protecteurs des arbres que d'autres. Nous souhaitons trouver comment favoriser l'installation des espèces les plus efficaces au détriment des autres.

L'importance de fourmis introduites (originaires d'Amérique tropicale) est également étudiée dans les écosystèmes anthropisés du Littoral et du Sud du Cameroun. *Solenopsis geminata* a envahi le Littoral tandis que *Wasmannia auropunctata* a envahi progressivement le Sud du pays. Les travaux sur leur front d'invasion produiront des données qui devront être comparées à celles déjà obtenues dans d'autres régions du monde. Par ailleurs la forte diversité de fourmis dans la forêt Camerounaise, très importante (contrairement aux îles par exemple), est un frein à l'installation d'espèces étrangères. Le succès de certaines d'entre elles montre que des opportunités existent, mais pour le moment elles sont cantonnées dans les milieux anthropisés, ce qui suggère que les espèces natives exercent une pression de compétition importante. Nous vérifions actuellement comment réagissent les fourmis africaines à sociétés géantes (*M. opaciventris*, *Pa. longicornis* et *Ph. megacephala*) face aux invasions par les espèces exotiques.

Mots clés : *Myrmicaria opaciventris*, espèce envahissante, lutte biologique, écologie

Sommaire

	<u>Pages</u>
A- CURRICULUM VITAE	5
I. État civil	5
II. Cursus universitaire	5
III. Carrière	6
IV. Responsabilités administratives	6
V. Activités d'enseignement	7
VI. Activités de recherche : problématique et objectif général	8
VI.1. Thématique	8
VI.2. Publications	10
VI.2.1. Liste des publications	10
VI.3. Liste des communications dans des congrès scientifiques	13
VI.4. Encadrement de mémoires d'étudiants	15
VII. Stages et formation	17
VIII. Activités associatives	18
IX. Collaborations scientifiques	19
 B- TRAVAUX SCIENTIFIQUES	 21
Présentation des travaux	21
 <u>Chapitre 1. Caractéristiques biologiques de <i>Myrmicaria opaciventris</i> Emery</u>	 23
1. Morphologie des adultes de <i>Myrmicaria opaciventris</i> Emery	23
2. Distribution spatiale, taille et densité des nids	25
3. Structure et taille des colonies	30
4. La fondation de nouvelles colonies	35
4.1. L'essaimage de sexués	35
4.2. Les fondations en haplométrie ou en pléométrie	38
4.3. La polygynie	41
5. Polymorphisme de la caste ouvrière	42
5.1. Ontogénèse du polymorphisme de la caste ouvrière	46

6. Relation entre le polymorphisme et le polyéthisme	50
--	----

Chapitre 2. Les activités d’approvisionnement chez *Myrmicaria opaciventris* Emery..... 54

1. Rythme d’activité	54
1.1. Trafic d’ouvrières dans les tranchées	54
1.2. Rythme de l’activité de chasse	54
1.3. Rythme de fréquentation des Hémiptères	55
2. Le régime alimentaire	59
3. Aptitudes prédatrices de <i>Myrmicaria opaciventris</i> Emery	61
3.1. Introduction	61
3.2. Impact de <i>Myrmicaria opaciventris</i> Emery sur une prolifération de chenilles	64
3.3. Comportement de capture des individus de termites	65
3.4. Capture des proies de grande taille	71
3.5. L’aptitudes à détecter les proies	74
3.6. Les stratégies de capture adoptées	75
4. Conclusion	81

Chapitre 3. Gestion de la mosaïque de fourmis en milieux anthropisés 82

1. Introduction	82
2. Structure de la communauté de fourmis des sites d’étude	83
3. La relation entre les fourmis et les Hémiptères	86
4. Conclusion.....	89

C- CONCLUSION GÉNÉRALE90

D- PROJET DE RECHERCHES ET PERSPECTIVES 91

1. Projet de recherches.....	91
2. Perspectives	92

E- RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 93

F- ANNEXES : CINQ PUBLICATIONS ESSENTIELLES105

A- CURRICULUM VITAE

I. État civil

NOM : **KENNE** Prénom : **Martin**

Né le **28 décembre 1968** à **Kumba, Cameroun.**

Marié et père de trois enfants

Nationalité, Camerounaise.

Chargé de Cours (enseignant-chercheur titulaire) à la Faculté des Sciences de l'Université de Douala (Cameroun).

Adresse professionnelle :

Département de Biologie des Organismes Animaux
Faculté des Sciences de l'Université de Douala
BP : 24157 Douala (Cameroun)
Tel./Fax : (237) 340.75.69

Adresse personnelle :

s/c LYPAPICO ; BP 18143 Douala
Tél. : (237) 769.47.31 / (237) 987.59.38
Fax : (237) 342.86.29
E-mail : **medoum68@yahoo.fr**

II. Cursus universitaire

1985. Baccalauréat série D (Mathématiques et Sciences de la nature), obtenu au Cameroun.

1985-1989. Licence de Biologie et Physiologie Animales (option : Zoologie), Université de Yaoundé, Cameroun. **Mention Assez-Bien.**

1989-1990. Maîtrise de Biologie et Physiologie Animales, Université de Yaoundé, Cameroun. **Mention Assez-Bien.**

1990-1991. Première année de Doctorat, Université de Yaoundé (Cameroun) correspondant à une année d'initiation à la recherche. **Mention Assez-Bien.**

1991-1993. Doctorat 3^{ème} cycle en Biologie et Physiologie Animales : "Contribution à l'étude de la biologie d'une fourmi terricole des zones de forêt et de savanes tropicales : *Myrmicaria opaciventris* (Emery) (Formicidae ; Myrmicinae)". Thèse soutenue le 01 Juillet 1993 à l'Université de Yaoundé (Cameroun).

Mention Très Bien (meilleure mention au Cameroun). Directeur de thèse : Dr Alain Dejean (Assistant Technique de Coopération Française auprès de l'Université de Yaoundé).

1993-1994. Diplôme d'Etudes Approfondies (D.E.A.) en Sciences du Comportement et Neurosciences Cognitives de l'Université Paul Sabatier, Toulouse III (France)

1997-1999. Doctorat français nouveau régime en biologie des populations (68^{ème} section du C.N.U.).

Titre du rapport : "Biologie d'une fourmi terricole d'importance économique : *Myrmicaria opaciventris* Emery (Formicidae, Myrmicinae)". Thèse soutenue le 30 septembre 1999 à l'Université Paul-Sabatier, Toulouse III (France). **Mention très honorable avec les félicitations du jury.**

Directeur de thèse : Professeur Alain Dejean (Laboratoire d'Ecologie Terrestre, Université Paul Sabatier, Toulouse III, France).

Cette thèse a été publiée sous le numéro 99/TOU3/0103 (ANRT-Grenoble 85211).

III. Carrière

- **14 mai 1996** : recrutement au grade d'Assistant de 1^{er} échelon ;
- **14 mai 1998** : Assistant de 2^{ème} échelon ;
- **30 juillet 1999** : Intégration / Chargé de Cours 2^{ème} classe, 1^{er} échelon ;
- **30 juillet 2000** : Chargé de Cours de 2^{ème} classe, 2^{ème} échelon ;
- **30 juillet 2001** : Chargé de Cours de 2^{ème} classe, 3^{ème} échelon ;
- **30 juillet 2003** : Chargé de Cours de 2^{ème} classe, 4^{ème} échelon ;
- **30 juillet 2005** : Chargé de Cours de 2^{ème} classe, 5^{ème} échelon.

IV. Responsabilités administratives

1994. Du 21 au 27 Août. Membre du Comité d'organisation du 12^{ème} Congrès Mondial de l'Union Internationale pour l'Etude des *Insectes Sociaux*, Paris/La Sorbonne (France).

2001. Membre du Comité d'organisation de la première assemblée générale de la Société des Entomologistes du Cameroun (SEC), Yaoundé (Cameroun).

2002. Membre du Comité d'organisation de la première assemblée de la section camerounaise du réseau WAFRINET (West African Network of Taxonomists), Yaoundé (Cameroun).

De 2001 à 2005. Expert scientifique du CCIU (conseil scientifique consultatif interuniversitaire) du Ministère Camerounais de l'Enseignement supérieur. J'ai contribué à l'analyse scientifique des candidatures pour le passage au grade de Chargé de Cours.

Du 6 au 9 Décembre 2005. Membre du Comité d'organisation du 1^{er} Symposium International sur la protection intégrée des cultures dans la zone CEMAC, Dschang (Cameroun).

D'octobre 1998 à octobre 2005. Responsable par intérim de l'animation pédagogique du Département de Biologie des Organismes Animaux de la Faculté des Sciences de l'Université de Douala (Cameroun).

De 2003 à 2006. Responsable Sud du projet de recherche CORUS n° 02 412 062, intitulé "**Influence des fourmis sur les environnements naturels et anthropisés d'Afrique équatoriale**". CORUS (Coopération pour la Recherche Universitaire et Scientifique) est un programme du Ministère français des Affaires Etrangères dont le secrétariat exécutif est assuré par l'IRD. Le Professeur Alain Dejean du Laboratoire EDB/UMR CNRS 5174 de l'Université Paul Sabatier de Toulouse III (France) est le coordinateur Nord de ce projet.

Expertise scientifique d'articles soumis pour publication dans les 4 revues suivantes : (1) *Insectes Sociaux* ; (2) *Cameroun Journal of Experimental Biology* "CaJEB" de l'Université de Dschang ; (3) "*Sciences, Technologie et Développement*" de l'Université de Douala ; (4) Journal de la Société des Entomologistes du Cameroun "SEC".

V. Activités d'enseignement

Les enseignements dispensés sont répartis en unités de valeur (UV). Chaque UV est représentée par un code et une dénomination. Les unités de valeur comprennent les cours magistraux (CM), les travaux dirigés (TD) et éventuellement les travaux pratiques (TP). Les UV qui regroupent CM, TD et TP sont dites mixtes, par opposition aux UV théoriques (faites de CM et TD) et aux UV de pratique (TP uniquement).

De 1996 à octobre 1998

* BA202 : Arthropodes et vertébrés (2^{ème} année de Licence) ;

* BA307 : Les Arthropodes (3^{ème} année de Licence) ;

* BA308 : Les Vertébrés : Anatomie Comparée (3^{ème} année de Licence).

Bilan annuel. 180 heures pour 3 unités de valeur (CM : 84 h ; TD : 21 h ; TP : 75 h).

Depuis octobre 1998

- * BA308 : Les Vertébrés : Anatomie Comparée (3^{ème} année de Licence) ;
- * BS401 : Biostatistiques I (niveau Maîtrise) ;
- * BA420 : Le comportement animal (niveau Maîtrise) ;
- * BA407 : Ecologie Animale (niveau Maîtrise) ;
- * BA421 : Cognition et traitement de l'information chez les animaux (niveau Maîtrise) ;
- * BA422 : L'informatique : modèle symbolique et intelligence artificielle (niveau Maîtrise);
- * PS2 : Psycho-physiologie (2^{ème} année de Licence Philosophie et Psychologie) ;
- * GEN : Génétique et endocrinologie (3^{ème} année de Psychologie).

Bilan annuel. En Faculté des Sciences : 240 heures pour 4 unités de valeur (3^{ème} année de Licence : 1 UV ; Maîtrise : 3 UV) (CM : 112 h ; TD : 61 h ; TP : 67 h).

En Psychologie et Philosophie à la Faculté des lettres et Sciences Humaines : 120 heures de cours pour 2 unités de valeur du cycle de Licence (CM : 56 h ; et TD : 64 h).

VI. Activités de recherche : problématique et objectif général

VI.1. Thématique

Les fourmis jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes. Certaines espèces prédatrices peuvent être de bons agents de lutte biologique contre des insectes phytophages, tandis que d'autres peuvent rendre un milieu inhospitalier pour la faune locale ou avoir un effet néfaste en agronomie en exploitant des Hémiptères (cochenilles, pucerons, fulgoromorphes etc.) nuisibles pour les plantes cultivées. Les espèces "envahissantes" sont fréquemment transportées par l'homme et introduites dans des écosystèmes éloignés où elles prolifèrent à l'abri de leurs ennemis naturels. Dans la plupart des cas elles mènent une activité nuisible pour les plantes cultivées et contribuent à la modification de la faune locale et ont donc un impact sur la diversité faunistique et floristique (certaines plantes meurent sous la pression des Hémiptères).

Certaines espèces sont qualifiées de "fourmis vagabondes", c'est-à-dire des espèces qui, une fois transportées accidentellement par l'homme et introduites dans des environnements nouveaux, s'y installent et peuvent proliférer et devenir envahissantes. Certaines ont envahi plusieurs régions du globe terrestre et posent de sérieux problèmes, en particulier dans les milieux anthropisés qui peuvent devenir absolument inexploitable. Les îles sont particulièrement sensibles à leur action. Ces fourmis vagabondes envahissantes présentent généralement un double problème : elles interfèrent avec les activités humaines (qui favorisent le plus souvent leur extension) et elles éliminent des fourmis autochtones puis modifient des équilibres naturels

avec une répercussion sur la diversité de la faune et de la flore. Les espèces envahissantes ont plusieurs origines. Elles peuvent être originaires d'Amérique du Sud comme la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) qui a envahi les côtes de la Californie et de la Méditerranée (Wild, 2004), la fourmi de feu (*Solenopsis invicta*) qui occupe tout le sud des USA et qui s'étend actuellement en Australie (Storz & Tschinkel, 2004), la fourmi gingembre *Solenopsis geminata* qui envahi de nos jours les écosystèmes en Floride (Wetterer & O'Hara, 2002) et la petite fourmi de feu (*Wasmannia auropunctata*) qui, du fait de piqure douloureuse des ouvrières, pose d'énormes problèmes de nuisance aux agriculteurs aux Galapagos, en Nouvelle Calédonie et plus récemment au Gabon et au Cameroun (Wetterer et al., 1999a ; 2003). Trois espèces africaines sont dans le même cas : (1) *Paratrechina longicornis*, l'une des "crazy ants", se trouve partout sous les tropiques même dans les maisons (Wetterer et al., 1999b) ; (2) *Pheidole megacephala*, également pan tropicale, pose des problèmes agronomiques via les Hémiptères qu'elle élève (Hoffman et al., 1999) et (3) *Anoplolepis gracilipes* (origine africaine ou asiatique) est la seule espèce du genre *Anoplolepis* qui a été introduite dans plusieurs écosystèmes hors de l'Afrique et où elle se comporte comme une espèce envahissante (Samways & Tate, 1984). Ces espèces de fourmis envahissantes peuvent former des colonies géantes (très populeuses), avec de nombreuses reines (polygynie), un niveau d'agressivité intraspécifique relativement faible (notion d'unicolonialité). Par contre, la forte agressivité interspécifique rend les ouvrières très compétitives vis-à-vis des espèces compétitrices.

L'objectif de mes travaux se situe dans un cadre de recherche des stratégies de gestion durable des écosystèmes naturels et anthropisés du Cameroun. Mes travaux se trouvent donc à l'interface entre l'entomologie appliquée et les études plus fondamentales qui concernent la diversité des insectes, surtout les fourmis et leurs alliés Hémiptères. J'ai tout d'abord travaillé sur *Myrmicaria opaciventris*, une myrmicine native d'Afrique tropicale forestière qui a toutes les caractéristiques des "fourmis vagabondes", mais qui n'a jamais été signalée ailleurs que dans sa région d'origine où justement elle pourrait être utilisée contre des espèces importées.

L'échantillonnage, l'identification et les études sur les composantes de la myrmécofaune sont nécessaires pour évaluer l'action de l'homme sur les écosystèmes naturels du Cameroun en utilisant les fourmis comme indicateurs biologiques. Nous avons donc commencé à évaluer la diversité des espèces en prenant en compte leur comportement alimentaire, particulièrement leurs relations avec les Hémiptères. Suivra l'étude de la structure des colonies, en particulier des espèces dites "unicoloniales", c'est-à-dire ayant des colonies qui peuvent s'étendre sur plusieurs dizaines d'hectares mais aussi à plusieurs centaines de kilomètres carrés. L'étape suivante consistera à vérifier comment les fourmis africaines à sociétés géantes (*Pheidole megacephala*, *Paratrechina longicornis* et *Myrmicaria opaciventris*) réagissent face aux espèces

"étrangères" comme *Solenopsis geminata* et *Wasmannia auropunctata* qui posent des problèmes dans certaines régions du Cameroun.

VI.2. Publications

Mes travaux de recherche ont été valorisés par 13 publications scientifiques de niveau international reconnu (P1 à P13) dont un article dans un ouvrage collectif (P1) et 12 dans des revues avec comité de lecture sélectif (facteur d'impact supérieur à 0,5) (Tableau 1). Neuf autres travaux ont été publiés dans des revues moins cotées internationalement (Pi1 à Pi9). Une publication a été cosignée par un étudiant (P12).

Tableau 1. Présentation synthétique des travaux publiés dans des revues scientifiques à facteur d'impact supérieur à 0,5.

Revues scientifiques	Facteur d'Impact			Nombre de publications
	2003	2004	2005	
<i>Annals of Nutrition and Metabolism</i>	1,810	1,067	1,564	1
<i>Comptes Rendus Biologies</i>	0,481	0,875	1,199	1
<i>Entomologia Experimentalis et Applicata</i>	0,850	0,925	1,248	1
<i>Insectes Sociaux</i>	1,573	1,535	1,618	2
<i>Journal of Economic Entomology</i>	1,311	1,283	1,205	1
<i>Sociobiology</i>	0,590	0,578	0,662	6
Total :				12

VI.2.1. Liste des publications

Chapitre de livre

P1. Suzzoni, J.-P., **M. Kenne** & A. Dejean, **1994**. The ecology and distribution of *Myrmicaria opaciventris*. In : *Exotic Ants: Biology, Impact and Control of Introduced Species*. Williams D.F. (ed.), Westview Press, Boulder, Colorado, USA, p. 133-150.

Revues internationales avec comité de lecture sélectif (facteur d'impact > 0,5)

P2. **Kenne, M.** & A. Dejean, **1997**. Caste polyethism and honeydew collection activity in foraging workers of *Myrmicaria opaciventris* Emery (Formicidae: Myrmicinae). *Sociobiology*. 30: 147-155.

- P3. **Kenne, M.** & A. Dejean, **1998**. Nuptial flight of *Myrmicaria opaciventris* (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae). *Sociobiology*, 31: 41-50.
- P4. **Kenne, M.** & A. Dejean, **1999**. Diet and foraging activity in *Myrmicaria opaciventris* Emery (Hymenoptera: Formicidae : Myrmicinae). *Sociobiology*, 33: 171-184.
- P5. **Kenne, M.** & A. Dejean, **1999**. Spatial distribution, size and density of nests of *Myrmicaria opaciventris* Emery (Formicidae, Myrmicinae). *Insectes Sociaux*, 46: 179-185.
- P6. Dejean, A., B. Schatz, & **M. Kenne**, **1999**. How a group foraging myrmicine ant overwhelms large prey items (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 34: 407-418.
- P7. **Kenne, M.**, A. Dejean, R. Fénéron, & J.L. Durand, **2000**. Changes in worker polymorphism in *Myrmicaria opaciventris* Emery (Formicidae, Myrmicinae). *Insectes Sociaux*, 47: 50-55.
- P8. **Kenne, M.**, B. Schatz & A. Dejean, **2000**. Hunting strategy of a generalist ant species proposed as a biological control agent against termite. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94: 31-40.
- P9. **Kenne, M.**, B. Schatz, R. Fénéron & A. Dejean, **2001**. Hunting efficacy of workers from incipient colonies in the Myrmicine ant *Myrmicaria opaciventris* (Formicidae: Myrmicinae). *Sociobiology*, 38: 1-14.
- P10. Mony, R., **M. Kenne**, J. Orivel & A. Dejean, **2002**. Biology and Ecology of pest ants of the genus *Melissotarsus* (Formicidae: Myrmicinae), with special reference to tropical fruit tree attacks. *Sociobiology*, 40: 1-10.
- P11. **Kenne, M.**, C. Djiéto-Lordon, J. Orivel, R. Mony, A. Fabre & A. Dejean, **2003**. Influence of Insecticide treatments on ant-hemiptera associations in tropical plantations. *Journal of Economic Entomology*, 96: 251-258.
- P12. **Kenne, M.**, R. Mony, M. Tindo, L.C. Kamaha Njaleu, J. Orivel & A. Dejean, **2005**. The predatory behaviour of a tramp ant species in its native range. *Comptes Rendus Biologies*, 328: 1025-1030.
- P13. Gouado, I., R. A. Ejoh, **M. Kenne**, F. Ndifor & F. T. Mbiapo, **2005**. Serum concentration of vitamins A and E and lipid in a rural population of North Cameroon. *Annals of Nutrition and Metabolism*, 49: 26–32.

Publications soumises

Mony R., **M. Kenne**, J. Orivel, M. Tindo & A. Dejean. An original form of social organization in ants of the genus *Melissotarsus*.

Kenne M., R. Mony, M. Tindo, L.C. Kamaha Njaleu, R.J. Priso, J. Le Breton & A. Dejean. Ant community structure in anthropized areas of the Cameroonian littoral: importance of the introduced species *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae).

Publications parues dans des revues de moindre importance

Pi1. **Kenne M.**, B. Corbara & A. Dejean, **1999**. Impact des fourmis sur les plantes cultivées en milieu tropical. *L'Année Biologique* 38: 195-212.

Pi2. Ndomou, M., J. Ngogang, & **M. Kenne**, **1999**. Concentration des lipides et apolipoprotéines sériques dans une population urbaine saine du Nord-Cameroun : variation selon l'âge et le sexe. *Cahiers Santé*, 9: 169-172.

Pi3. **Kenne M.**, B. Schatz, & A. Dejean, **2000**. Stratégie de chasse d'une espèce de fourmi généraliste proposée comme auxiliaire de lutte biologique. *Actes Colloque Insectes Sociaux*, 13: 77-81.

Pi4. Priso, R.J., V. Taffouo, **M. Kenne**, A. Amougou & J.R. De Sloover, **2000**. A propos de l'utilisation de *Commelinaceae* comme indicateurs de la qualité des milieux aquatiques. *Sciences, Technologie et Développement*, 7: 4-11.

Pi5. Mony, R., **M. Kenne** & A. Dejean, **2002**. Caste polyethism and ovarian polymorphism in *Melissotarsus beccarii* Emery and *M. weissi* Santschi (Hymenoptera : Formicidae : Myrmicinae). *Sciences, Technologie et Développement*, 9: 9-16.

Pi6. Ndifor, F., Ebelle Etame, P. Gadeu, **M. Kenne** & H. Fotso Kuaté, **2002**. Prévalence des infections aux nématodes intestinaux dans la ville de Douala (Cameroun). *Sciences, Technologie et Développement*, 9: 15-19.

Pi7. Din, N., J.R. Priso, **M. Kenne**, F. Blasco & A. Amougou, **2002**. The first state of natural regeneration in *Avicennia germinans* (L.) Stearn in the Wouri estuary mangroves (Douala - Cameroon). *Wetlands Ecology and Management*, 10: 461-472.

Pi8. Taffouo, V.D., **M. Kenne**, R. Fokam Tasse, O. Fotso Wamba, T. Fonkou, Z. Mvondo & A. Amougou, **2004**. Variation de la réponse au stress salin chez cinq espèces de Légumineuses. *Agronomie Africaine*, 16: 33-44.

Pi9. Taffouo, V.D., T. Fonkou, **M. Kenne**, O.W. Fotsop, & A. Amougou, **2005**. Effects of salinity on growth, water content and distribution of Na⁺ and K⁺ in the organs of *Avicennia germinans* L. seedlings. *Cameroon Journal of Experimental Biology*, 1: 21-25.

VI.3. Liste des communications dans des congrès scientifiques

Les noms des présentateurs sont en gras et les noms d'étudiants sont soulignés. Chaque présentation (orale ou affichée) a été choisie par un comité de sélection.

Communications affichées

- C1. Suzzoni, J.P., **M. Kenne**, A. Grimal and A. Dejean, **1994**. Polymorphism, polyethism and diet behaviour in the ant, *Myrmicaria opaciventris* Emery (Formicidae ; Myrmicinae). 12th congress of the International Union for the Study of Social Insects (IUSSI), 21-27 Août ; Sorbonne (Paris - France). p. 527.
- C2. **Kenne, M.**, A. Dejean, R. Fénéron and J.L. Durand, **1998**. Ontogenesis of the worker caste polymorphism in *Myrmicaria opaciventris* Emery (Formicidae ; Myrmicinae). IVth International Conference of Entomology ; 5 – 9 juillet ; Saint-Malo, France.
- C3. Kenne, M., A. Dejean, and **R. Fénéron**, **1998**. Variation du polymorphisme des ouvrières chez la fourmi myrmicine, *Myrmicaria opaciventris*. Colloque annuel de la section française UIEIS ; 2-4 Septembre ; Albi, France.
- C4. **Kenne, M.**, B. Schatz & A. Dejean, **1999**. Stratégie de chasse d'une espèce de fourmi généraliste proposée comme auxiliaire de lutte biologique. Colloque annuel de la section française UIEIS ; 1-3 Septembre ; Tours, France.
- C5. **Gouado I.**, M.N.J. Pankoui, K.H. Fotso & M. Kenne, **2002**. Level of serum phosphate, Calcium and Magnesium of malaria patients in Cameroon. SAJCN Supplement S45 Book of Abstract. ITANA, 21-25 July ; Nairobi, Kenya.
- C6. **Gouado I.**, N.M. Djuidje, K.H. Fotso & M. Kenne, **2003**. Iron status of malaria patients in Douala town. Symposium of International Nutritional Anaemia Consultative (INACG). 3-6 February ; Marrakech – Morocco.
- C7. **Fotso Kuate A.**, Tindo M., Hanna R., Kenne M. & Goergen G., **2005**. Field abundance and nest structure of the ant *Anoplolepis tenella* associated with the African root and tuber scale in the Congo Basin. 1^{er} Symposium International sur la Protection Intégrée des Cultures en Zone CEMAC ; APHYCEM-SEC ; 6-9 Décembre ; Dschang, Cameroun.
- C8. Mony R., **Kenne M.**, Orivel J., Tindo M. & Dejean A., **2005**. Une organisation sociale originale chez les fourmis du genre *Melissotarsus*. 1^{er} Symposium International sur la Protection Intégrée des Cultures en Zone CEMAC ; APHYCEM-SEC ; 6-9 Décembre ; Dschang, Cameroun.

- C9. Fotso Kuate A., **Tindo M.**, Hanna R., Kenne M. & Goergen G., **2006**. Abondance, structure et composition des nids de la fourmi *Anoplolepis tenella* associée à la cochenille africaine des racines et tubercules dans le bassin du Congo. Colloque annuel de la section française UIEIS ; 24-27 Avril ; Avignon, France.
- C10. **Kenne M.**, Mony R., Tindo M., Kamaha Njaleu L.C., Priso R.J. & Dejean A., **2006**. Dominance de *Solenopsis geminata* Fabricius (Formicidae, Myrmicinae) dans les milieux anthropisés du littoral Cameroun. Colloque annuel de la section française UIEIS ; 24-27 Avril ; Avignon, France.

Communications orales

- C11. **Kenne M.**, Mony R., Tindo M., Kamaha Njaleu L.C., Orivel J. & Dejean A., **2005**. Le comportement prédateur d'une fourmi vagabonde dans son aire de distribution d'origine. 1^{er} Symposium International sur la Protection Intégrée des Cultures en Zone CEMAC ; APHYCEM-SEC ; 6-9 Décembre ; Dschang, Cameroun.
- C12. **Kenne M.**, Mony R., Tindo M., Kamaha Njaleu L.C., Priso R.J. et Dejean A., **2005**. Impact of the introduced ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera : Formicidae) in anthropized area of the littoral-Cameroon. 1^{er} Symposium International sur la Protection Intégrée des Cultures en Zone CEMAC ; APHYCEM-SEC ; 6-9 Décembre ; Dschang, Cameroun.
- C13. Tindo M., Mbenoun P.S., Kenne M., Mony R. & **Orivel J.**, **2005**. Side effects of the introduction of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata* as biological control agent against cocoa mirids in Cameroon. 1^{er} Symposium International sur la Protection Intégrée des Cultures en Zone CEMAC ; APHYCEM-SEC ; 6-9 Décembre ; Dschang, Cameroun.
- C14. **Tindo M.**, P.S. Mbenoun, M. Kenne, J. Orivel & A. Dejean, **2006**. La petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* (Roger) au Cameroun : distribution et structure de la colonie. Colloque annuel de la section française UIEIS ; 24-27 Avril ; Avignon, France.
- C15. Mbenoun P. S., **M. Tindo**, M. Kenne, J. Orivel & A. Dejean, **2006**. La distribution actuelle et structure de colonie de la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* (Roger) au Cameroun. Colloque International Francophone d'Entomologie (CIFE), 2-6 Juillet ; Rabat, Maroc.

VI.4. Encadrement de mémoires d'étudiants

Mémoires de Maîtrise

- M1. **Sadau Louokdom Nicéphore**, Maîtrise d'Ecologie, Université de Douala. Titre : "Etude du choix de la plante support chez *Crematogaster* sp. Et *Tetramorium aculeatum* (Formicidae, Myrmicinae) dans quatre milieux écologiques du Littoral Cameroun", 47 pages (**stage de 1 an : 2000-2001**).
- M2. **Kabaizi Mboneko**, Maîtrise d'Ecologie, Université de Douala. Titre : "Diversité spécifique de la myrmécofaune des milieux anthropisés : cas des polycultures vivrières et des monocultures de caféiers", 34 pages (**stage de 1 an : 2002-2003**).
- M3. **Fotso Kuaté Appolin**, Maîtrise d'Ecologie, Université de Douala, co-encadré par Dr. Tindo Maurice (Université de Douala) et Dr. Rachid Hanna (IITA station de Cotonou-Bénin). Titre : "Eléments de biologie de *Anoplolepis tenella* Santschi (Formicidae, Formicinae) associée à la cochenille africaine des racines et des tubercules *Stictococcus vayssierei* (Homoptera, Stictococcidae)", 36 pages (**stage de 3 mois : 2003-2004**).
- M4. **Doumtsop Fotio Armand Rodrigue**, Maîtrise d'Ecologie, Université de Douala, co-encadré par Dr. Tindo Maurice (Université de Douala) et le Dr. Rachid Hanna (IITA station de Cotonou-Bénin). Titre : "Contribution à l'étude morphologique de la cochenille Africaine des racines et tubercules *Stictococcus vayssierei* (Hemiptera, Coccoidea, Stictococcidae)", 41 pages (**stage de 3 mois ; 2003-2004**).
- M5. **Kamaha Njaleu Lydie Carole**, Maîtrise d'Ecologie, Université de Douala, co-encadrée par Drs. Tindo Maurice et Ruth Mony (Université de Douala). Titre : "Importance de *Paratrechina longicornis* (Formicidae, Formicinae) dans la myrmécofaune du Campus II de l'Université de Douala", 38 pages (**stage de 1 an : 2003-2004**).
- M6. **Mbenoun Massé Paul Serge**, Maîtrise d'Ecologie, Université de Douala, co-encadré par Drs. Tindo Maurice et Ruth Mony (Université de Douala). Titre : "Quelques aspects de la biologie de *Wasmannia auropunctata* (Formicidae, Myrmicinae)", 32 pages (**stage de 1 an : 2003-2004**).
- M7. **Tingmi Jacob**, Maîtrise d'Ecologie, Université de Douala, co-encadré par Dr. Folack Jean (Maître de Recherche à l'IRAD de Kribi). Titre : "Impact de la pêche artisanale sur la dynamique de la population du Scianidae *Pseudotolythus senegalensis* et du Polynemidae *Galeoides decadactylus* dans la région de Limbé (Cameroun)", 34 pages (**stage de 1 an : 2003-2004**).

- M8. **Fomekong Janvier**, Maîtrise de Physiologie Animale, Université de Douala, co-encadré par Ngo Ndjou Marie (Assistante à la Faculté des Sciences). Titre : "Facteur génétique dans un élevage porcin au Cameroun : la répétabilité", 37 pages (**stage de 1 mois : 2003-2004**).
- M9. **Tchagam Alain François**, Maîtrise de Physiologie Animale, Université de Douala, co-encadré par Ngo Ndjou Marie (Assistante à la Faculté des Sciences). Titre : "Croisement de porcs au Cameroun : l'hétérosis", 41 pages (**stage de 1 mois : 2003-2004**).
- M10. **Eke Demateke Jacques**, Maîtrise d'Ecologie, Université de Douala. Titre : "Revue bibliographique sur l'impact des fourmis envahissantes sur la myrmecofaune locale", 23 pages (**stage de 3 mois : 2004-2005**).
- M11. **Mala Tankam Carine Marcelle**, Maîtrise d'Ecologie, Université de Douala. Titre : "Revue de la littérature sur les stratégies de recrutement des congénères chez les fourmis", 42 pages (**stage de 3 mois : 2004-2005**).
- M12. **Evina Abessolo Guy Patrick**, Maîtrise d'Ecologie, Université de Douala, co-encadré par Dr. Dongmo Alain (Chargé de Cours à la Faculté des Sciences). Titre : "Revue de la littérature sur la toxicité du venin des fourmis et les allergies dues à la piqûre des insectes", 45 pages (**stage de 3 mois : 2004-2005**).
- M13. **Dimodi Henriette Thérèse**, Maîtrise Ecologie de l'Université de Douala. Titre : "Revue de la littérature sur l'éco-éthologie des espèces de fourmis arboricoles et leur impact sur les plantes en zone tropicale", 38 pages (**stage de 3 mois : 2004-2005**).
- M14. **Foguieng Saha Armand Didier**, Maîtrise d'Ecologie, Université de Douala. Titre : "Revue de la littérature sur l'occupation de l'espace et la gestion du territoire trophique chez les fourmis à nidification terriole", 36 pages (**stage de 3 mois : 2004-2005**).
- M15. **Begga Nicolas Roger**, Maîtrise d'Ecologie, Université de Douala. Titre : "Revue de la littérature sur la biologie des fourmis charpentières", 28 pages (**stage de 3 mois : 2004-2005**).
- M16. **Yonkwa Maurice**, Maîtrise d'Ecologie, Université de Douala. Titre : "Revue de la littérature sur la structure de la colonie chez les fourmis envahissantes", 19 pages (**stage de 3 mois : 2005-2006**).
- M17. **Saounde Tanguete William Carlos Parfais**, Maîtrise d'Ecologie, Université de Douala. Titre : "Contribution à l'étude du phénomène d'unicolonialité chez *Paratrechina longicornis* (Formicidae, Formicinae)", (**en cours ; 2005-2006**).
- M18. **Nlend Alain Pascal**, Maîtrise d'Ecologie, Université de Douala. Titre : "Contribution à l'étude du phénomène d'unicolonialité chez *Solenopsis geminata* (Formicidae, Myrmicinae)", (**en cours : 2005-2006**).

Mémoires de DEA.

Ils sont obligatoirement supervisés par un Maître de conférences (grade équivalent à Professeur de deuxième classe en France). Dans notre spécialité il s'agit du Dr Fomena Abraham, Maître de Conférences à l'Université de Yaoundé 1.

- D1. **Fotso Kuaté Appolin**, DEA de Zoologie Approfondie et Appliquée, Université de Yaoundé I, co-encadré par Dr. Tindo Maurice (Chargé de Cours à l'Université de Douala). Titre : "Contribution à l'étude de la structure des colonies chez *Anoplolepis tenella* Santschi (Formicidae, Formicinae)", 33 pages (stage de 3 mois : 2004-2005).
- D2. **Kamaha Njaleu Lydie Carole**, DEA de Zoologie Approfondie et Appliquée, Université de Yaoundé I. Titre : "Contribution à l'étude de la diversité de la faune de fourmis qui peuplent les habitations dans les cités de la région Littorale du Cameroun", (en cours : 2005-2006).
- D3. **Foguieng Saha Armand Didier**, DEA de Zoologie Approfondie et Appliquée, Université de Yaoundé I. Titre : "Distribution géographique et impact de la myrmicine introduite *Solenopsis geminata* sur la myrmecofaune de la région forestière du Cameroun", (en cours : 2005-2006).
- D4. **Mala Tankam Carine Marcelle**, DEA de Zoologie Approfondie et Appliquée, Université de Yaoundé I. Titre : "Contribution à l'étude des interactions entre les ouvrières de *Myrmecaria opaciventris* et les espèces de fourmis compétitrices", (en cours : 2005-2006).

VII. Stages et formation

- Du 01 Février au 14 Mars 1992 (2 mois).** Initiation à l'étude des techniques classiques d'histologie et utilisation du Microscope Électronique à Balayage (MEB). **Lieu** : Laboratoire d'Entomologie de l'Université Toulouse III (France). **Directeur** : Dr. Jean-Pierre Suzzoni.
- Du 15 Mars au 15 Mai 1992 (2 mois)** : Initiation à la technique de Chromatographie en Phase Gazeuse (CPG) et application à l'étude du profil d'hydrocarbures cuticulaires des insectes. **Lieu** : Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée (LEEC), Université Paris 13 (France). **Directeur** : Professeur Alain Lenoir.
- Du 05 Octobre 1993 au 10 Octobre 1994 (12 mois).** Initiation aux techniques de recherche en neurosciences comportementales. **Lieu** : laboratoire de Neurobiologie et Comportement de l'Université Paul Sabatier, Toulouse III (France). **Directeur** : Dr. Jean-Pierre Suzzoni.

Dans le cadre d'une "Bourse en alternance" du ministère français des Affaires Etrangères plusieurs stages ont été effectués au LEEC (Paris 13) et à Toulouse sous la direction du Pr. Alain Dejean. (1) du 11 Avril au 11 Août 1997 : Manipulation de l'appareil de chromatographie en phase gazeuse "CPG" et utilisation de l'outil informatique dans le traitement statistique des données expérimentales. **(2) Du 10 Avril au 12 Août 1998 :** Initiation à l'utilisation de l'outil informatique, apprentissage des méthodes d'analyse statistique des données expérimentales et publication des résultats de recherche déjà obtenus. **Lieu :** LEEC, Université Paris 13 (Villetaneuse ; France). **(3) Du 12 Avril au 12 Octobre 1999 (avec soutenance de la thèse).** Utilisation de l'outil informatique, maîtrise des différentes méthodes d'analyse statistique des données expérimentales et publication des résultats de recherche déjà obtenus. **Lieu :** Laboratoire d'Écologie Terrestre (LET), Université Toulouse III (France).

Du 28 Janvier au 04 Février 2002. Séminaire de formation intitulé "Developing and maintaining reference collections of arthropods", organisé par WAFRINET (West African Network for Taxonomy), une branche de BioNET-INTERNATIONAL. Museum d'Insectes de IITA (International Institute of Tropical Agriculture), station de Cotonou (Republic of Benin).

2005-2007. Bourse d'excellence UREF pour préparer une HDR. Premier stage à l'Université Toulouse III (du 1^{er} avril au 30 juin 2005), laboratoire d'Evolution et Diversité Biologique.

***Note :** La formation et les stages effectués de 1997 à 1999 m'ont permis de maîtriser plusieurs logiciels pour ordinateurs PC et Macintosh.*

VIII. Activités associatives

- Membre de la section française de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux "UIEIS" ;
- Membre du réseau Ouest Africain des Taxinomistes (West African Network for Taxonomy" "WAFRINET") ;
- Membre de la Société Entomologique du Cameroun "SEC" ;
- Membre de la société Camerounaise de Biosciences.

IX. Collaborations scientifiques

Collaborations nationales

Dr. Tindo Maurice (Chargé de Cours ; Entomologiste ; Université de Douala) – "Influence des fourmis natives ou étrangères sur l'entomofaune locale".

Dr. Mony Ruth (Chargé de Cours ; Myrmécologue ; Université de Douala) – "Activité et impact des fourmis charpentières sur les plantes cultivées".

Dr. Dongmo Alain (Chargé de Cours ; Pharmacologiste ; Université de Douala) – "Etude pharmacologique d'extraits de plantes utilisées dans le traitement de la douleur induite par le venin de fourmis".

Dr. Priso Richard Jules (Chargé de Cours ; Botaniste ; Université de Douala) – "Biodiversité des plantes myrmecophiles en zone littorale du Cameroun".

Dr. Dongo Din (Chargé de Cours ; Botaniste ; Université de Douala) – "Biodiversité et écologie des écosystèmes de mangrove".

Dr. Taffouo Victor Désiré (Chargé de Cours ; Physiologie végétale ; Université de Douala) – "Réponse physiologique des plantes suite aux attaques par les insectes phytophages".

Dr. Gouado Inocent (Chargé de Cours ; Biochimiste ; Université de Douala) – "Impact biochimique du venin de fourmis chez les paysans de la région forestière du Cameroun".

Dr. Djiéto-Lordon Champlain (Chargé de Cours ; Entomologiste ; Université de Yaoundé 1) – "Les relations plantes-fourmis en milieux naturels et anthropisés".

Collaborations internationales

Professeur Alain Dejean (Biologiste), CNRS-Guyane ; Résidence "Le Relais" – 16, avenue André Aron 97300 Cayenne, Unité Propre de Service n° 2561.

Egalement : Université Paul Sabatier, Toulouse III, Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR 5174. - Directeur de mes travaux de HDR.

Professeur Jacques Hubert Delabie (Biologiste). Chercheur ; Laboratório de Mirmecologia - Seção de Entomologia, Centro de Pesquisa do Cacau (CEPEC) - Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira (CEPLAC), Itabuna, Bahia, Brésil. - "Identification des échantillons de fourmis et étude de la biodiversité des écosystèmes naturels et anthropisés du Cameroun".

Dr. Renée Fénéron (Maître de Conférences ; Ethologiste). Université Paris 13, Villetaneuse – France, Laboratoire d’Ethologie Expérimentale et Comparée. - "Ecologie et éthologie des fourmis des écosystèmes forestiers d’Afrique tropicale".

Dr. Marc Gibernau (Chercheur CNRS ; Biologiste). Université Paul Sabatier, Toulouse III, Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR 5174 - "Déterminisme des communications chimiques chez les Aracées en milieux naturels et anthropisés du Cameroun".

Dr. Jérôme Orivel (Chercheur CNRS ; Biologiste). Université Paul Sabatier, Toulouse III, Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR 5174 - "Biodiversité de l’entomofaune des écosystèmes forestiers du Cameroun et déterminisme des communications chimiques chez les fourmis en milieux naturels et anthropisés".

B- TRAVAUX SCIENTIFIQUES

Évaluation des possibilités d'utilisation d'une espèce de fourmi terricole dominante comme auxiliaire de lutte contre les insectes phytophages

Présentation des travaux

Depuis des années, les travaux de recherche effectués dans différents écosystèmes terrestres ont permis de constater que les espèces de ravageurs peuvent varier d'une région à l'autre du globe et l'ampleur des dégâts qu'elles causent aux plantes dépend de l'espèce végétale. Généralement les espèces de plantes exotiques sont plus vulnérables que celles autochtones aux attaques des ravageurs. Les échecs des programmes de lutte chimique contre les ravageurs ont conduit les chercheurs à proposer la lutte intégrée qui consiste en l'utilisation des biocides autonomes animaux (auxiliaires biologiques) exotiques ou locaux (biopesticides) et de procéder à une utilisation (raisonnée) des insecticides chimiques lors des périodes de fortes pullulations des ravageurs. L'utilisation des biocides autonomes animaux (entomophages) exotiques (lutte biologique classique) nécessite des techniques très coûteuses pour leur élevage en masse en vue de les relâcher dans la nature (Herren & Neuenschwander, 1991). En zone tropicale, la réussite de cette méthode est souvent limitée par les difficultés d'établissement, d'acclimatation et de résistance de l'espèce exotique face à ses ennemis autochtones. Face à ces difficultés, l'exploitation des potentialités des agents locaux de contrôle biologique est souhaitable (lutte biologique conservative).

Dans le cadre de la recherche des stratégies respectueuses de l'environnement et permettant de limiter la prolifération des insectes phytophages, j'ai travaillé sur la myrmécofaune des zones cultivées du Cameroun, sachant que la faible hauteur des arbres des plantations peut permettre à certaines espèces de fourmis qui nichent au sol, de fourrager dans les feuillages et de participer aux mosaïques. Ces observations ont été comparées à celles obtenues durant les investigations ponctuelles menées dans les vieilles jachères et les zones de forêts secondaires. Dans ces écosystèmes anthropisés, j'ai particulièrement étudié la biologie d'une fourmi terricole *Myrmecaria opaciventris* Emery (une myrmicine très fréquente dans les zones anthropisées) afin de savoir si elle peut être utilisée en lutte biologique ou non, en particulier contre les termites qui ravagent les plantations de maïs et de canne à sucre ou contre les sauterelles Tettigoniidae qui endommagent les feuilles des plantes maraîchères. J'ai par la suite évalué l'importance d'espèces de fourmis introduites, dans les écosystèmes de la région littorale du pays.

Mes travaux de recherche ont été valorisés par 14 publications (dont un chapitre de livre "P1", un article cosigné par une étudiante (nom souligné ; "P13") et un article de synthèse (Pi1). Mes articles se répartissent selon 3 axes de recherche principaux :

- (1) Caractéristiques biologiques de *Myrmicaria opaciventris* Emery (P1 à P5 et P7) ;
- (2) Activité d'approvisionnement de *M. opaciventris* Emery (P6 ; P8 à P10 et P12) ;
- (3) Gestion de la mosaïque de fourmis en milieux anthropisés (P11).

Chapitre I

Caractéristiques biologiques de *Myrmicaria opaciventris* Emery (cf. articles P1 à P5 et P7)

1. Morphologie des adultes de *Myrmicaria opaciventris* Emery

Un dimorphisme sexuel poussé caractérise les fourmis du genre *Myrmicaria*. Les mâles sont plus élancés et plus effilés que les femelles ailées. Ces mâles présentent des mandibules rudimentaires. Leur taille varie de 15,3 à 17,4 mm (moyenne $\pm$ écart type : $14,4 \pm 0,4$ mm ; $n = 30$). La capsule céphalique des mâles est de petite taille par rapport à celle des femelles ailées tandis que le contraire est vérifié lorsqu'on observe la taille du thorax et du gastre de ces deux formes ailées (Fig. 1). Le gastre du mâle est cordiforme, concave à la face ventrale et convexe sur le dos et les bordures des segments abdominaux sont échancrées au niveau de la face ventrale.

Il existe également un dimorphisme entre la caste royale et la caste ouvrière. La longueur totale des reines est le double de celle d'une ouvrière issue d'une colonie mature ($6,25 \pm 0,086$ mm ; $n = 90$). Cette différence entre les castes est confirmée par les mesures de la largeur des capsules céphaliques : $2,65 \pm 0,10$ mm pour les reines ($n = 30$) et $1,61 \pm 0,19$ mm pour les ouvrières ($n = 4010$).

L'observation au microscope électronique à balayage des échantillons d'ouvrières a montré deux caractéristiques importantes.

(1) L'extrémité du prétarse de chaque patte présente un arolium bien développé situé entre de puissantes griffes courbées (Fig. 2A). Ces structures permettent aux ouvrières de mieux s'accrocher et d'adhérer au substrat afin de se déplacer facilement sur les surfaces lisses.

(2) La partie proximale de l'aiguillon est cannelée et l'extrémité spatulée présente 2 lobes en forme de palette (Fig. 2B).

Des aiguillons modérément spatulés ont été décrits chez plusieurs Myrmicinae, y compris *M. eumenoides* (Kugler, 1979, 1986 ; Kaib & Dittebrand, 1990). La particularité chez *M. opaciventris* est l'aspect spatulé très prononcé par rapport à la situation chez d'autres espèces de fourmi, si bien que l'on peut affirmer sans se tromper que cet aiguillon a pour rôle d'étaler le venin sur la cuticule de la proie. Ce venin est d'ailleurs riche en monoterpènes hydrocarbonés, en nitriles hexanoïques, en alcaloïdes et en stéroïdes (Dittebrand & Kaib, 1987 ; Schröder et al., 1996). Ces substances sont connues pour leur effet très toxique sur les insectes même lorsqu'elles sont topiquement appliquées sur la cuticule.

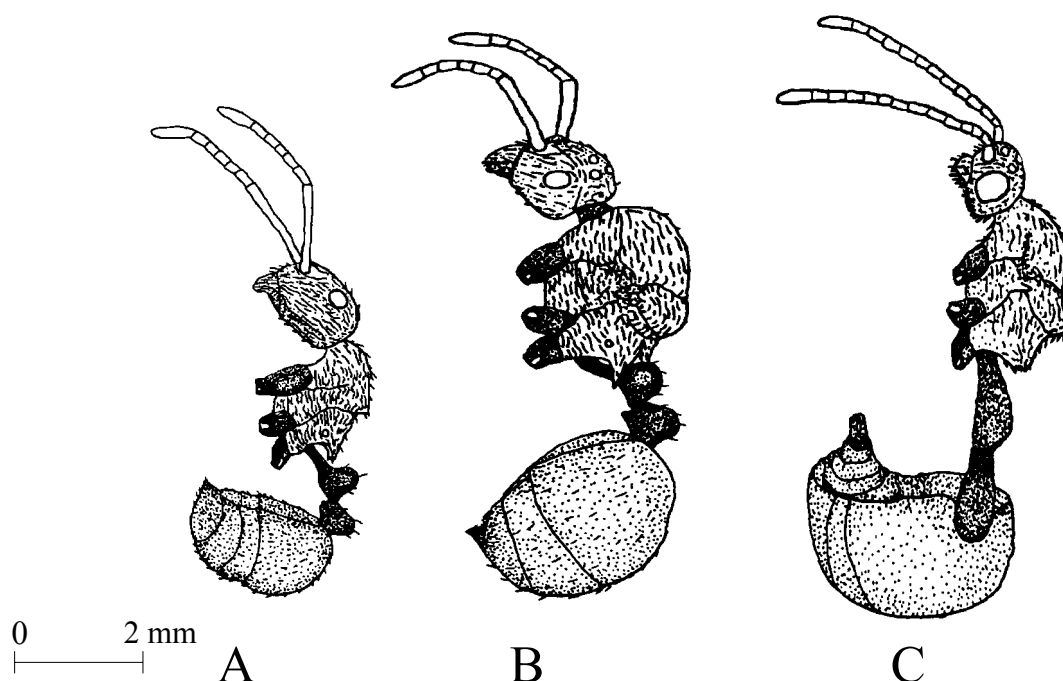


Figure 1. Morphologie des adultes de *Myrmicaria opaciventris*. Dessins montrant le détail d'une ouvrière major (A), d'une reine désailée (B), et d'un mâle désailé (C). On peut noter chez le mâle la longueur importante du pétiole et la forme spéciale du gastre (convexe sur le dos et concave en face ventrale) par rapport à la situation chez l'ouvrière et la reine. Les pattes de ces adultes ont été détachées pour faciliter les observations.

Le grand développement des arolia et des griffes déjà connu chez *Oecophylla longinoda* (Wojtusiak et al., 1995 ; Freeland et al., 1982) joue un rôle important durant l'écartèlement des proies de grande taille. *O. longinoda* écartèle même les petites proies et n'utilise jamais le venin durant la capture de ses proies (Dejean, 1990 ; Hölldobler & Wilson, 1990), si bien que les proies sont tuées uniquement sous l'action des étirements. Chez *M. opaciventris*, les ouvrières utilisent leur venin. Les proies ainsi tuées sont découpées sur place à l'aide des mandibules (Fig. 2C) et les morceaux sont transportés jusqu'au nid.

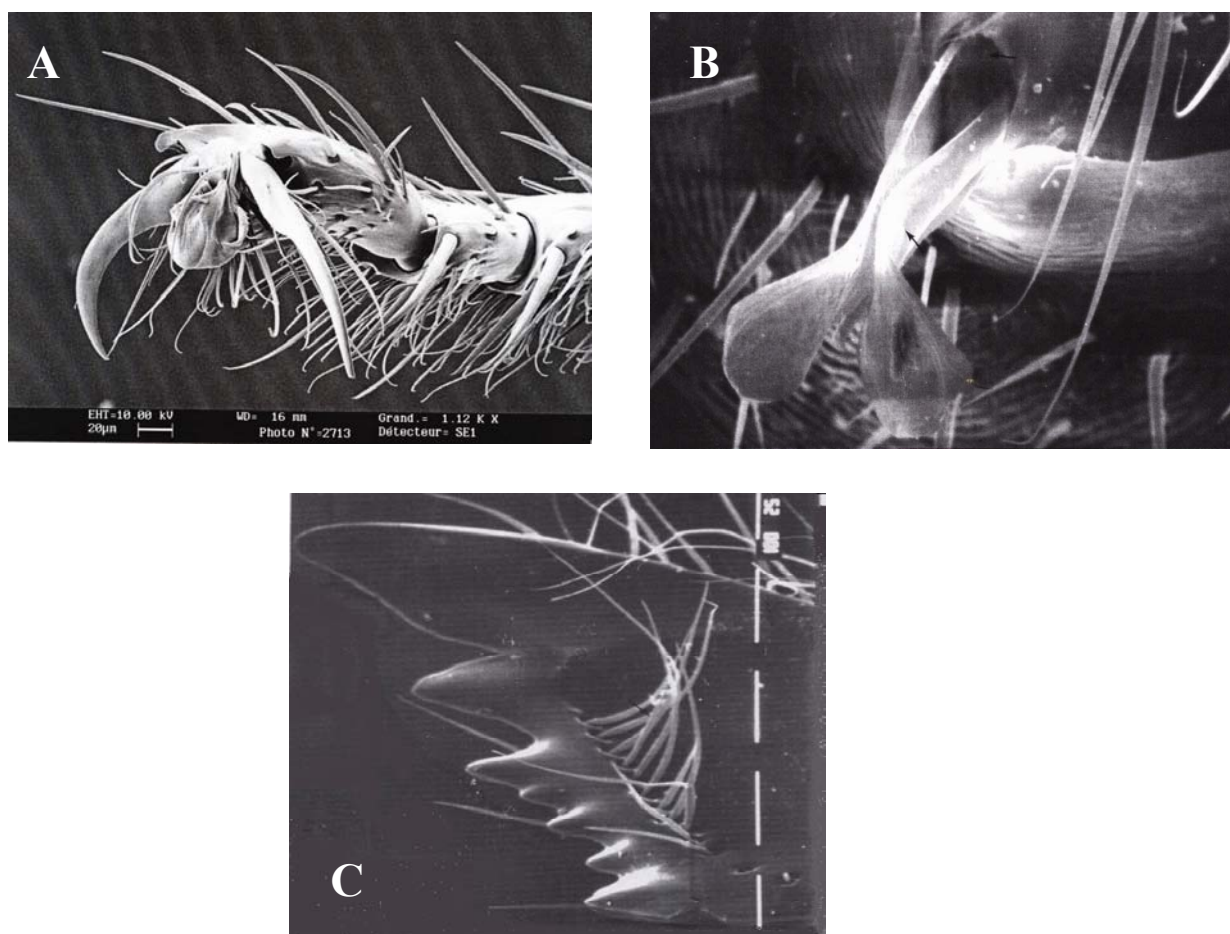


Figure 2. Photographies obtenues avec un microscope électronique à balayage. A = détail de l'extrémité du tarse d'une patte montrant bien l'arolium développé situé entre les deux griffes recourbées ; B = aspect spatulé de l'aiguillon d'une ouvrière (x300) ; C = face ventrale de la marge masticatrice de la mandibule d'ouvrière de *Myrmicaria opaciventris* montrant une dent apicale pointue (x150).

2. Distribution spatiale, taille et densité des nids

Chez les fourmis terricoles, en dehors des espèces dites légionnaires dont les colonies contiennent plus de 22 millions d'individus (cas des *Dorylus* d'Afrique), il existe des espèces dont les colonies couvrent de larges territoires. Ces espèces sont qualifiées de polydomiques (plusieurs nids appartenant à une même colonie). Elles sont souvent polygynes (plusieurs reines reproductrices par colonie) et dans la plupart des cas leurs territoires chevauchent ceux d'autres espèces de fourmis (Rosengren et al., 1985 ; Hölldobler & Wilson, 1990). Dans ce contexte, j'ai étudié pendant un an, l'évolution du système de nidification, de la structure des colonies, de la taille et de la densité des nids de *M. opaciventris* dans 5 sites différents situés dans les

environs de Yaoundé (Cameroun), cela afin de mettre en évidence l'existence ou non de la structure polydomique des sociétés. Les sites d'étude sont en réalité des zones de réserves forestières (vieilles forêts secondaires présentant une faible densité humaine et très peu de parcelles cultivées) et les zones de forêt secondaire âgées de moins d'un siècle (régions à forte densité humaine, renfermant plusieurs parcelles cultivées). Les parcelles cultivées sont des monocultures d'arbres fruitiers (goyaviers, citronniers, manguiers et cacaoyers) et des parcelles de polycultures vivrières. Contrairement à d'autres monocultures et aux polycultures, les plantations de cacaoyers présentent des cimes d'arbres jointives et un sous bois très peu ensoleillé.

L'ensemble de mes observations de terrain et les rares citations relevées dans la littérature montrent que *M. opaciventris* est une espèce strictement terricole (Stitz, 1910 ; Wheeler, 1922 ; Santschi, 1925 ; Bolton, 1994, 1995). Les nids sont en forme de cratère, construits dans la partie supérieure du sol riche en litière. Dans la région forestière du Cameroun, la taille des nids varie de 10 à 350 cm de diamètre extérieur et leur distribution spatiale est en général de type aléatoire (Tableau 2). En milieux de forêt humide, les nids sont en majorité retrouvés au niveau des bordures des routes d'exploitation forestières et des agglomérations et jamais en pleine forêt.

En zones cultivées, la densité des nids de *M. opaciventris* est élevée dans les plantations où les cimes des arbres sont non jointives et la surface du sol parfaitement ensoleillée (cas des cultures maraîchères, des plantations de caféiers, des plantations d'agrumes et des polycultures vivrières). Dans les plantations de cacaoyers où les cimes des plantes sont jointives et le sous-bois sombre, la densité des nids est faible et les nids retrouvés sont situés en bordure des parcelles. Par ailleurs, quel que soit le type d'habitat, la densité des nids est faible en saison sèche (6,2 nids/ha dans une plantation de goyaviers à 26,4 nids/ha dans une première parcelle de citronniers) et élevée en saison des pluies (12,1 nids/ha dans un champ de manguiers à 50 nids/ha dans une seconde parcelle de citronniers) (Tableau 2).

Dans les surfaces cultivées, la distribution spatiale des nids de *M. opaciventris* est de type aléatoire et la distance qui sépare les nids voisins les plus proches varie de 1 à 70,7 m pour une densité globale de 30,6 nids/ha (Tableau 3). Cette forme de distribution spatiale des nids témoigne l'existence chez cette fourmi d'une faible agressivité intraspécifique comme c'est le cas chez plusieurs espèces de fourmis terricoles (cf. Sudd & Franks, 1987). Par ailleurs, la distance qui sépare les nids voisins les plus proches (1 à 70,7 m pour une densité globale de 30,6 nids/ha) est supérieure à celle enregistrée chez l'espèce voisine *M. eumenoides* (2,7 à 29 m pour une densité globale de 30 nids/ha ; Léviéux, 1983).

Tableau 2. Variation saisonnière des densités des nids (nids/ha) et de la taille des colonies (nids/colonie). Comparaison globale des données issues de la saison sèche à celles issues de la saison des pluies (test apparié de Student : $t = 4,138$; $P < 0,001$).

Champs	Surface (ha)	Saison sèche			Saison des pluies		
		Densité des nids	Nombre de colonies	Nombre de nids/colonie (Moyenne $\pm$ écart type)	Densité des nids	Nombre de colonies	Nombre de nids/colonie (Moyenne $\pm$ écart type)
Polycultures	2,2	9,1	5	4,0 $\pm$ 1,9	13,6	5	6,0 $\pm$ 3,8
Goyaviers	2,1	6,2	2	6,5 $\pm$ 4,9	15,7	2	16,5 $\pm$ 2,1
Citronniers 1	1,4	26,4	4	9,2 $\pm$ 4,6	50,0	4	17,5 $\pm$ 6,8
Citronniers 2	2,2	12,3	5	5,4 $\pm$ 3,2	24,5	5	10,8 $\pm$ 7,6
Manguiers	3,8	8,2	4	7,7 $\pm$ 1,0	12,1	4	11,5 $\pm$ 2,9
Total/Moyenne	11,7	62,2	20	6,6 $\pm$ 3,1	115,9	20	12,5 $\pm$ 4,6

Tableau 3. Variation des distances par rapport aux voisins les plus proches et analyse de la dispersion des nids. L'indice R est le rapport entre la distance moyenne observée " r_0 " et la distance théorique en situation de distribution aléatoire $r_t = 0,5 * (\sqrt{\text{densité}})^{-1/2}$. La valeur de $R = r_0/r_t$ permet de traduire une distribution agrégée ($R < 1$) ou aléatoire ($R \approx 1$) ou totalement dispersée ($R > 1$) (Clark & Evans, 1954).

Champs	Nombre de nids	Distance par rapport au voisin le plus proche (m)			r _i (m)	R
		Minimum	Maximum	r ₀ ± écart type		
A. Saison sèche (n = 127 nids)						
Polycultures	20	2,0	70,7	21,5 ± 14,3	16,6	1,29
Goyaviers	13	15,0	58,0	22,2 ± 12,6	20,4	1,09
Citronniers 1	37	1,0	53,0	11,2 ± 9,4	10,0	1,12
Citronniers 2	27	8,0	33,0	12,3 ± 6,4	14,3	0,86
Manguiers	30	1,5	40,0	16,1 ± 9,3	17,5	0,92
Total/Moyenne	-	-	-	16,7 ± 10,4	15,8	1,09
B. Saison des pluies (n = 233 nids)						
Polycultures	30	1,0	33,0	16,0 ± 7,7	13,5	1,18
Goyaviers	33	3,0	33,5	15,1 ± 6,7	12,8	1,18
Citronniers 1	70	1,5	21,0	9,6 ± 4,1	7,2	1,33
Citronniers 2	54	2,0	32,0	11,9 ± 6,4	10,1	1,18
Manguiers	46	1,0	53,0	13,7 ± 12,5	14,4	0,95
Total/Moyenne	-	-	-	13,2 ± 7,5	11,6	1,16

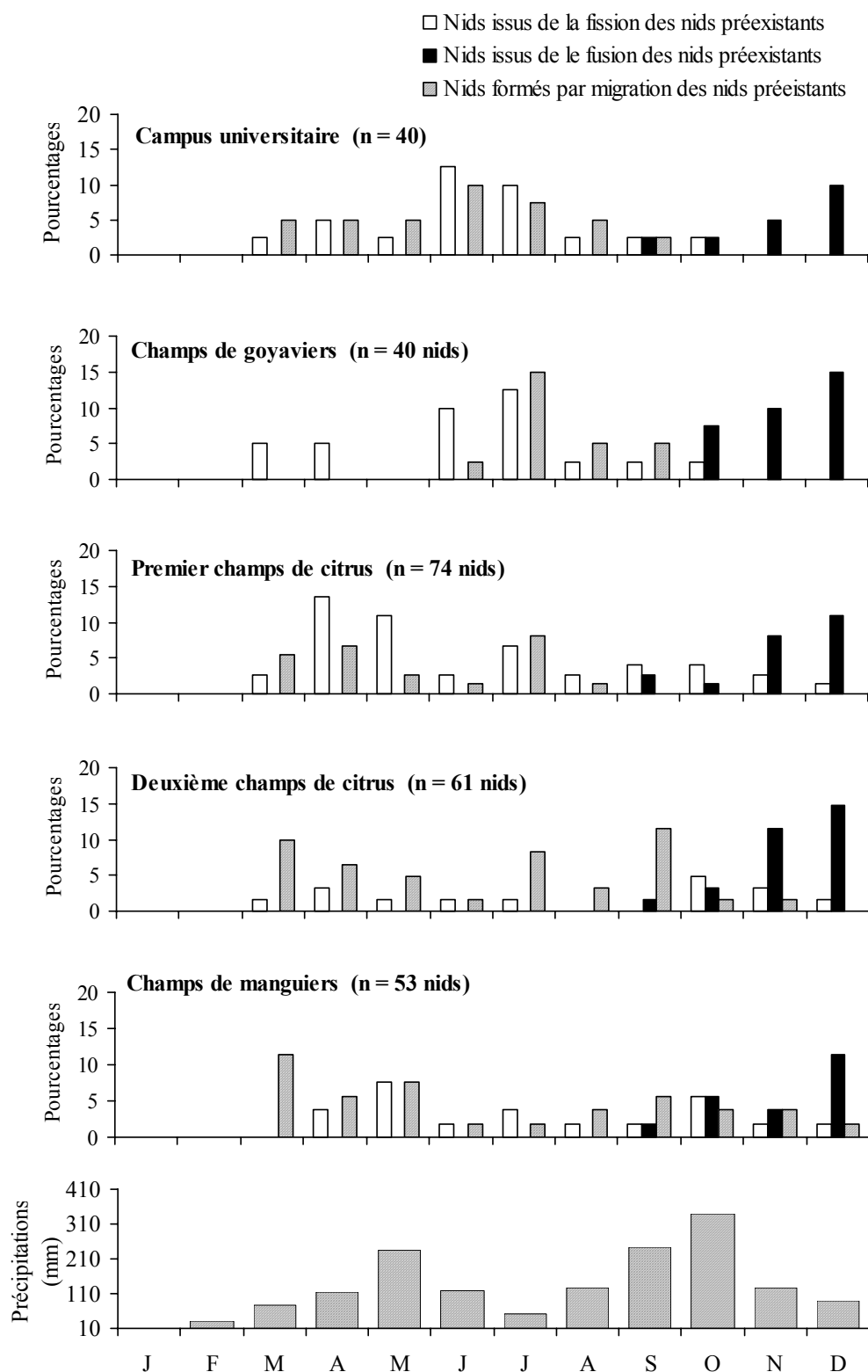


Figure 3. Fréquence des mouvements de fissions, de fusion et de migration des nids de *Myrmicaria opaciventris* au cours de l'année.

J'ai donc constaté que le nombre et l'emplacement des nids de *M. opaciventris* varient au cours de l'année. Au début de la saison des pluies, de nouveaux nids apparaissent issus de la fission des nids préexistants. En pleine saison des pluies, les nids initiaux peuvent être abandonnés ou persister jusqu'à la saison sèche (nids permanents) tandis que les nids nouvellement formés et exposés au soleil (nids temporaires) disparaissent soit à la fin de la saison des pluies (50,6% des cas ; $n = 233$) soit au début de la saison sèche (39,1% des cas ; $n = 128$). Ainsi, les nids retrouvés durant ces périodes de l'année sont essentiellement formés par fusion des nids préexistants (Fig. 3). La taille des nids issus de la fission coloniale (moyenne $\pm$ déviation standard : $29,5 \pm 15,8$ cm ; $n = 268$) est inférieure à celle des nids initiaux ($84,7 \pm 48,0$ cm ; $n = 47$; test de Mann-Whitney : $U = 13098$; $P < 0,001$). Par ailleurs, la distance qui sépare les nouveaux nids et les nids initiaux peut atteindre 13 m ($6,8 \pm 3,7$ m ; $n = 268$).

En général chez les fourmis la taille des aires de fourragement peut s'agrandir en fonction de la taille des colonies car de nouveaux nids apparaissent et les nids préexistants augmentent de volume. Cette situation s'accompagne très souvent de la variation saisonnière et spatio-temporelle des nids. En effet, en fin de saison des pluies et en début de la saison sèche, les nids de petite taille disparaissent tandis que les nids de taille importante situés à l'ombre subsistent. Dès les premières pluies plusieurs nouveaux nids apparaissent. Au départ de petite taille, les nouveaux nids créés se développent même à des endroits situés à découvert. La fluctuation saisonnière d'emplacement des nids est particulièrement décrite chez les fourmis polydomiques des forêts européennes avec une expansion des colonies (par les mouvements de migrations et de fissions des nids) pendant l'été et la contraction de ces colonies pendant l'hiver (Branschbach et al., 1997 ; Partridge et al., 1997). Cette polydomie saisonnière chez les espèces européennes est interprétée comme étant un mécanisme de thermorégulation, permettant de placer le couvain de la colonie dans des endroits les plus réchauffés de l'environnement afin de favoriser le meilleur développement des larves. Au cours de l'année, *M. opaciventris* présente les caractéristiques extrêmes c'est à dire l'existence des nids permanents et la formation en saison des pluies des nids temporaires par fission des nids préexistants.

Dans les champs de cacaoyers, les nids sont fréquemment retrouvés au niveau des bordures bien ensoleillées et rarement dans le sous-bois. Ainsi, les nids de *M. opaciventris* sont fréquemment retrouvés dans les zones d'intense activité humaine dont la surface du sol est parfaitement ensoleillée. Par ailleurs les nids sont rares dans les zones de réserves forestières que dans les zones de forêts secondaires âgées de moins d'un siècle. Mes constations permettent de déduire que l'extension des colonies de cette fourmi dépendrait de la disponibilité des zones nettoyées par l'homme. L'extension de la forêt secondaire ou des plantations de cacaoyers serait un facteur limitant pour l'extension des

colonies de *M. opaciventris*. Bien que l'origine géographique exacte de cette fourmi soit mal connue, mes observations me permettent de penser que la forêt équatoriale n'est certainement pas son milieu naturel. Suivant les données sur la stratégie de nidification et de colonisation du milieu forestier, *M. opaciventris* serait une espèce pionnière des régions forestières. En effet, sa stratégie d'occupation du terrain est comparable à celle de *M. eumenoides* qui colonise les milieux de savanes guinéennes en Côte d'Ivoire (Lévieux, 1983). Il y a donc de fortes chances que *M. opaciventris* soit originaire de zones de savane et qu'elle se soit progressivement étendue dans les milieux de savane préforestière puis dans les milieux de forêt secondaire suite à l'extension et à la multiplication des surfaces cultivées.

3. Structure et taille des colonies

Dans les sites d'étude le marquage à de la peinture aérosol, des ouvrières d'un grand nid à moitié ouvert, et le contrôle pendant plusieurs semaines de la présence d'individus marqués dans les nids voisins a permis de constater que *M. opaciventris* développe des colonies polydomiques (la plus grosse colonie retrouvée dans un champ de citronniers est constituée de 27 nids).

Le dénombrement de la population permet de constater que les colonies sont polygynes (plus de 10 reines reproductrices par nid) et très populeuses. L'effectif d'ouvrières est corrélé à celui des reines du nid ($r = 0,870$; $n = 75$; $t = 15,101$; $P < 0,001$). Le nid le plus populeux de 30 cm de diamètre extérieur a présenté 7313 individus parmi lesquels 4160 étaient des ouvrières et le plus populeux nid de 60 cm de diamètre extérieur contenait 23123 individus avec 13984 ouvrières. L'effectif total des individus de la plus grosse colonie (27 nids parmi lesquels 8 mesurent 10 cm de diamètre extérieur ; 2 mesurent 20 cm de diamètre, 9 nids mesurent 30 cm de diamètre et 8 nids restants mesurent plus de 50 cm) est évalué à 216575 ± 24750 individus parmi lesquels nous avons dénombré 147230 ± 15336 ouvrières et 2600 ± 245 reines. L'excavation de 72 nids larges de 10 à 30 cm de diamètre extérieur a permis de confirmer qu'ils présentent parfois jusqu'à 6 reines fonctionnelles (Fig. 4). Au cours de l'année, le nombre d'ouvrières par hectare est estimé à 49732 ± 6683 individus en saison sèche dans le champ de goyaviers où la densité des nids est la plus faible (6,2 nids/ha) et 401062 ± 458334 individus en saison des pluies dans la première parcelle de citronniers où une forte densité des nids a été notée (50,0 nids/ha). Par ailleurs les effectifs d'individus sont fortement corrélés à la taille des nids (Fig. 5). L'analyse des données par la méthode de régression multiple a permis de montrer que la taille du nid et le nombre de larves, sont les deux meilleurs paramètres pouvant permettre de prédire efficacement l'effectif des reines du nid : $\text{Reines} = -20,5 - 0,70 * (\text{taille}) + 0,10 * (\text{larves})$; $n = 75$ nids ; $r^2 = 0,943$; $F_{(2, 72)} = 594,5$; $P_{\text{regression}} < 0,001$; $P_{\text{constante}} < 0,001$; $P_{\text{taille}} = 0,007$ et $P_{\text{larves}} < 0,001$.

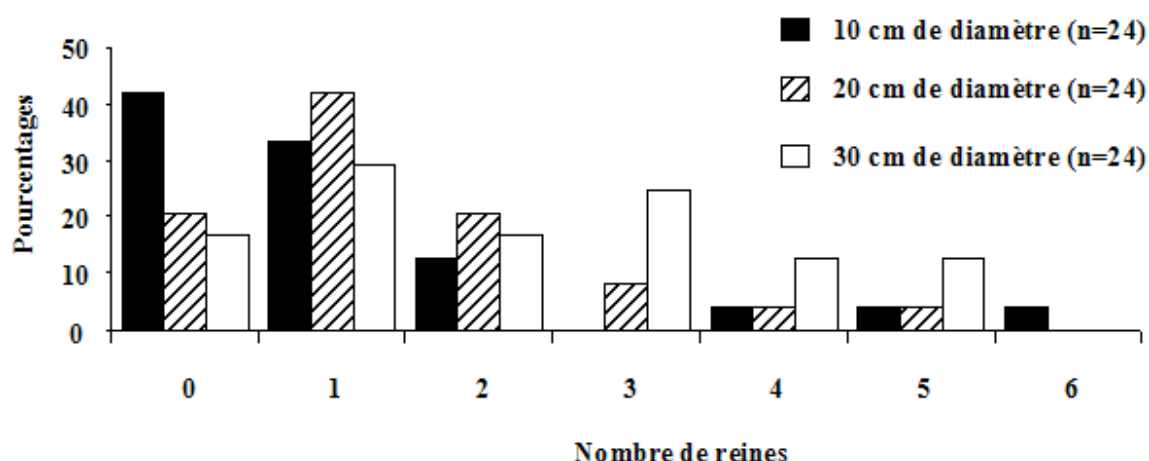


Figure 4. Variation du nombre de reines dans 72 nids excavés

Selon Forel (1874), la notion de "polycalisme" désigne un arrangement des colonies en ensembles formés de plusieurs nids renfermant tous nécessairement une population plus ou moins propre constituée du couvain, des ouvrières et d'une ou de plusieurs femelles reproductrices, sans quoi ces nids ne seraient que des stations d'une colonie polydomique, c'est à dire des nids satellites ou nids secondaires qui servent au stockage du couvain. De nos jours, plusieurs auteurs confondent cette notion de polycalisme et celle de polydomie car il existe entre ces deux extrêmes, plusieurs formes intermédiaires complexes (Hölldobler & Wilson, 1990). Chez la Ponérine monogyne *Pachycondyla goeldii* une forme de polydomie intermédiaire (liée aux déménagements) est développée en réponse aux contraintes de l'environnement : les colonies assurent leur survie en évacuant les nids perturbés ou soumis aux mauvaises conditions microclimatiques et en développant de nouveaux jardins qui sont de futurs nids de repli (Denis et al., 2006). Le système de nidification complexe dans lequel les colonies présentent à la fois des nids avec reines et des nids sans reines (cas des *Myrmicaria*, *Formica* et *Lasius* ; Lévieux, 1976a, 1983 ; Kenne & Dejean, 1999a ; Cherix, 1980 ; Rosengren & Pamilo, 1883 ; Rosengren et al., 1985 ; Traniello & Levings, 1986) permet non seulement d'exploiter rationnellement les ressources alimentaires et physiques en diminuant les coûts énergétiques, mais également d'éviter l'action des prédateurs et des compétiteurs (cf. Dejean et al., 1993a, 1993b). La polydomie au sens de Forel (1874) serait bien illustrée par les fourmis arboricoles dominantes du genre *Oecophylla* où chaque colonie est formée de plusieurs nids sur plusieurs arbres voisins (un seul nid renferme la reine reproductrice), l'arbre qui supporte le nid avec reine étant connecté aux arbres voisins par un abondant réseau de pistes (Peng et al., 1998a, 1998b). La polydomie au sens de Forel est également illustrée chez la myrmicine terricole *Temnothorax tuberointerruptus* en Angleterre où chaque colonie (strictement

monogyne) est répartie en plusieurs nids satellites dont le nombre (pouvant atteindre 484 nids par colonie) et les emplacements varient très souvent suivant les saisons de l'année (Partridge et al., 1997).

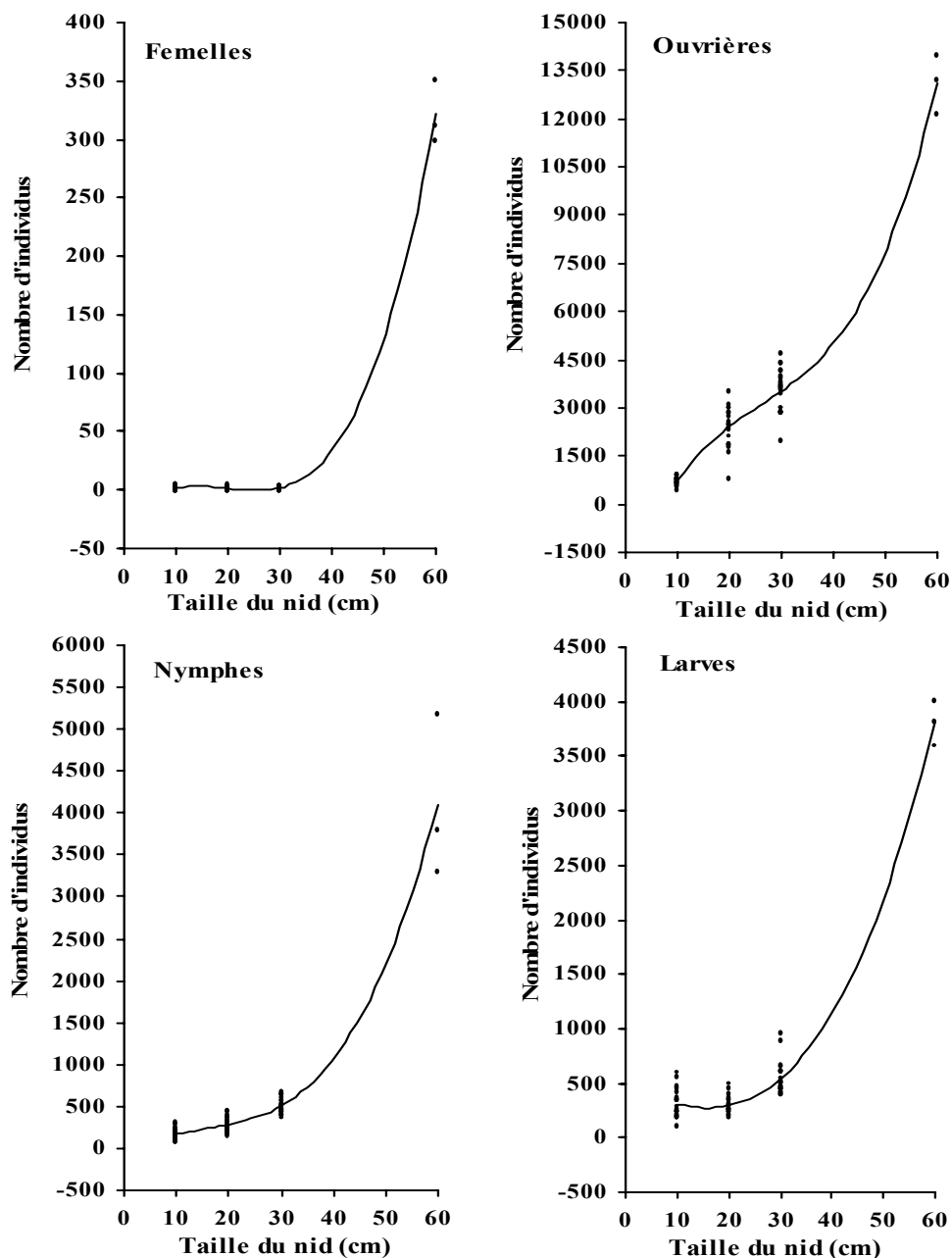


Figure 5. Variation des effectifs d'adultes en fonction du diamètre extérieur du nid (n = 75 nids). La liaison entre l'effectif d'adultes et la taille du nid est évaluée à l'aide du coefficient de corrélation de Pearson. Reines : $r = 0,701$; $t = 8,397$; $P < 0,001$; ouvrières : $r = 0,928$; $t = 21,302$; $P < 0,001$; nymphes : $r = 0,795$; $t = 11,192$; $P < 0,001$; larves : $r = 0,775$; $t = 10,496$; $P < 0,001$. Des équations de régression permettent de prédire à partir de la taille du nid l'effectif théorique d'individus. Reines : $y = 0,005x^3 - 0,32x^2 + 5,82x - 30,70$; ouvrières : $y = 0,16x^3 - 12,76x^2 + 436,63x - 2521,2$; nymphes : $y = 0,04x^3 - 1,70x^2 + 35,95x - 57,23$; larves : $y = 0,02x^3 + 0,26x^2 - 20,93x + 472,05$

Chez *M. opaciventris* les colonies polydomiques présentent des nids interconnectés par un réseau de pistes qui évoluent dans le temps en tranchées et en tunnels. Cette évolution est particulièrement observée durant la saison des pluies. En effet, dès le début de la saison des pluies les nids nouvellement formés présentent des pistes superficielles par lesquelles les ouvrières visitent les sites de fourragement éloignés. Ces pistes se transforment progressivement en tranchées et finalement en tunnels. Les pistes superficielles sont utilisées par les ouvrières pendant $2 \text{ à } 21$ jours (moyenne $\pm$ écart type : $6,2 \pm 2,8$ jours ; $n = 22$) avant la formation des tranchées. Ces tranchées sont formées par excavation, les particules de terre étant disposées sur les deux bords de la piste. Au bout de $20 \text{ à } 96$ jours ($43,0 \pm 10,9$ jours ; $n = 22$) la profondeur des tranchées varie de $2,0 \text{ à } 3,5$ cm ($2,5 \pm 0,2$ cm ; $n = 22$) et la longueur varie de $5 \text{ à } 360$ m ($75,5 \pm 8,6$ m ; $n = 22$). Les bordures supérieures des tranchées se referment progressivement et au bout de $40 \text{ à } 152$ jours ($90,0 \pm 15,0$ jours ; $n = 22$) elles se transforment en tunnels (Fig. 6). Des ouvertures permettent aux ouvrières de se disperser dans la nature. Après 168 jours d'observation, les zones proches des nids présentent des tunnels de longueur variant de $11 \text{ à } 29$ m ($17,5 \pm 2,7$ m ; $n = 22$) tandis que les zones éloignées des nids présentent des tranchées et des pistes superficielles. L'ensemble formé des 3 éléments (tunnel, tranchée et piste superficielle) mesure $30 \text{ à } 450$ m ($159,8 \pm 51,2$ m ; $n = 22$). Au bout de 2 mois ces trois structures étaient complètement transformées en tunnels, la plus longue structure mesurant 450 m.

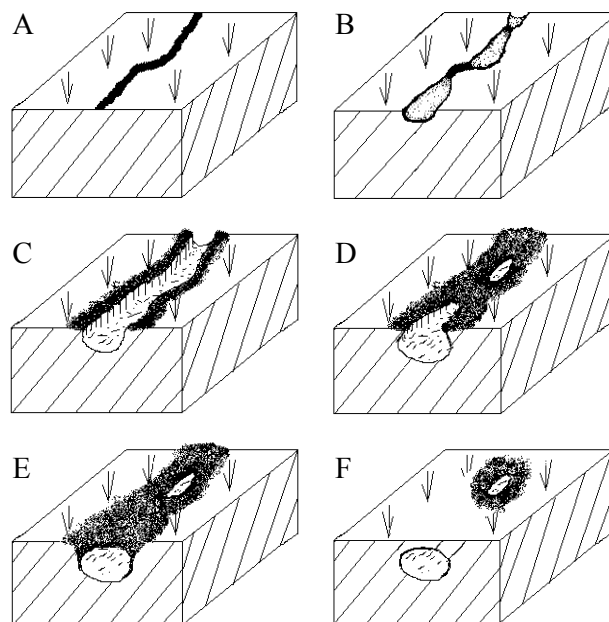


Figure 6. Illustration des étapes de la transformation des pistes superficielles en tranchées et enfin en tunnels. A = piste superficielle ; B = début de la formation des tranchées ; C = tranchée ; D = début de la formation du tunnel ; E = tunnel en formation ; F = tunnel présentant une ouverture pour la dispersion des ouvrières.

Ces voies de communication permettent aux ouvrières d'accéder aux autres nids de la colonie ou aux aires de fourragement éloignées du nid, en étant à l'abri des prédateurs et des intempéries. Cette stratégie de nidification observée chez *M. opaciventris* est semblable à celle de *M. eumenoides* Gerstaecker décrite en savane préforestière de Côte d'Ivoire où plusieurs dômes de cette dernière sont rassemblés en groupements élémentaires sur une surface assez restreinte (Lévieux, 1983). Cette stratégie de nidification des *Myrmecaria* se rapproche du système multicolonial décrit chez les fourmis du genre *Formica* dans les régions tempérées où la plupart des dômes d'une colonie contiennent plusieurs reines (Cherix, 1980 ; Rosengren & Pamilo, 1983).

Chez les fourmis, la présence de plusieurs reines par nid (polygynie) a une forte influence sur la taille des colonies et sur la stratégie d'occupation de l'espace. Hölldobler et Wilson (1990) distinguent trois différentes stratégies d'occupation de l'espace.

(1) **La stratégie de type 1** est décrite chez les espèces qui nidifient au niveau des endroits instables et/ou fréquemment perturbés. Ce sont des espèces qualifiées d'opportunistes pour l'habitat car elles présentent une habilité à déménager à chaque perturbation de l'environnement. Elles occupent généralement des sites très étroits, incapables de supporter de larges colonies. C'est le cas de *Tapinoma melanocephalum*, *T. sessile*, *Paratrechina bourbonica* et *P. longicornis* qui occupent très souvent des empilements d'herbes mortes, les cavités libres retrouvées au niveau des troncs d'arbres, les cavités temporaires retrouvées au niveau des empilements de déchets de cuisine, bref tous les sites instables pouvant exister jusque quelques jours ou quelques semaines.

(2) **La stratégie de type 2** est décrite chez les espèces qui préfèrent les habitats stables et rares où les reines forment des associations permanentes et durables. C'est le cas de la petite myrmicine Nord américaine *Leptothorax longispinosus* qui occupe de préférence les rares cavités préformées au niveau des chênes et du sol (Herbers, 1986a, 1986b).

(3) **La stratégie de type 3** est décrite chez les espèces qui préfèrent les sites stables, aléatoirement distribués et suffisamment larges pour supporter des populations d'assez grande taille. C'est le cas des fourmis du genre *Formica* qui présentent de colonies géantes pouvant occuper de vastes territoires (Higashi & Yamauchi, 1979 ; Cherix, 1980 ; Higashi, 1983). Cette stratégie caractérise également les espèces de "fourmis vagabondes" ou "tramp species" comme *Monomorium pharaonis*, *Pheidole megacephala*, *Linepithema humile* et *Wasmannia auropunctata*.

La stratégie de nidification observée chez *M. opaciventris* correspond au mélange des types 1 et 3 de la classification de Oster et Wilson (1978) et de Hölldobler et Wilson (1990). Chez les espèces de fourmis qui présentent une stratégie de nidification correspondant à ces deux types, les nids d'une même colonie sont toujours interconnectés par un réseau de pistes et/ou de tranchées. La particularité de *M.*

opaciventris est que les pistes se transforment dans le temps en tranchées et enfin en tunnels enfouis dans le sol, pour résister au poids des grands mammifères lors de leur passage. La stratégie d'occupation de l'espace que présente *M. opaciventris* permet l'exploitation d'un vaste territoire. Cette stratégie réduit les pertes en énergie pouvant être enregistrées durant l'activité de fourragement ainsi que les risques liés à la présence des prédateurs. L'usage des tunnels par *M. opaciventris* rappelle les courts tunnels décrits chez les Ponerinae *Pachycondyla senaarensis* et *P. tarsata* (Braun et al., 1994 ; Dejean & Lachaud, 1994).

4. La fondation de nouvelles colonies

4.1. L'essaimage des sexués

Chez les fourmis, l'insémination des femelles est une condition nécessaire pour le succès de la colonie ou de toute fondation de nouvelle colonie. Chez *M. opaciventris*, les essaimages se déroulent le lendemain matin des premières fortes pluies de la saison. Les jours de l'essaimage, les ouvrières des nids matures nettoient et élargissent les entrées de leur nid vers 7 heures du matin. La première phase qui prépare la sortie des sexués est caractérisée par une sortie massive des ouvrières. Ces ouvrières très excitées et agressives colonisent les herbes qui recouvrent le nid. Cette phase peut durer 15 minutes à une heure (moyenne : $34,7 \pm 8,5$ minutes ; $n = 25$ cas) avant la sortie des premiers sexués. Les mâles sortent les premiers, se déplacent timidement et remontent sur les végétaux qui se trouvent sur le nid. Ils semblent être pourchassés par les ouvrières qui les incitent à l'envol, en les poussant les mandibules fermées. En se déplaçant, les mâles font vibrer leurs ailes à plusieurs reprises avant de s'envoler. L'essaimage des mâles s'arrête entre 10h00 et 10h40mn. Cette phase est suivie par la sortie des femelles ailées (à ce moment, quelques copulations sont observées au dessus du nid). La sortie des femelles s'achève entre 11h00 et 13h00. Lors de l'accouplement, le mâle saisit à l'aide de ses mandibules le thorax de la femelle ailée, se positionne sur le dos de cette dernière, oriente ses "genitalia" vers ceux de la femelle et le gastre du mâle immobilise celui de la femelle pendant 10 à 40 secondes (durée moyenne : $20,6 \pm 10,4$ secondes ; $n = 42$) (Fig. 7). Cette posture d'accouplement diffère de celle décrite chez plusieurs myrmicines où les mâles positionnent leur corps vers l'arrière de la femelle (Buschinger, 1971 ; Hölldobler & Haskins, 1977 ; Robertson & Villet, 1989 ; Hölldobler & Wilson, 1990 ; Franks et al., 1991). Cette posture de *M. opaciventris* est favorisée par la grande taille des mâles (chez d'autres espèces de fourmis, ils sont généralement plus petits que les femelles) et par la forme spéciale du gastre. Un cas similaire d'ajustement morphologique du gastre entre les mâles et les

femelles a été décrit chez les espèces du genre *Acanthoponera* (Brown, 1958). Il est probable que cette adaptation morphologique du gastre des mâles de *M. opaciventris* est corrélée à un meilleur transfert des spermatozoïdes.

Suivant la littérature, durant les essaimages de fourmis, les accouplements peuvent se dérouler soit entièrement pendant le vol nuptial (cas de *Solenopsis invicta*), soit entièrement au niveau de la surface du sol (cas de *Pogonomyrmex* sp.), soit les deux à la fois (cas de *Meranoplus peringueyi* et *Crematogaster* sp.) (cf. Markin et al., 1971 ; Hölldobler, 1976 ; Robertson & Villet, 1989). Dans le cas de *M. opaciventris*, les femelles peuvent s'accoupler à deux endroits différents.

- (1) Au-dessus du nid d'origine plusieurs sexuées sont inséminées par des mâles de la même colonie ;
- (2) Pendant le vol nuptial les femelles sont inséminées par des mâles issus de la même colonie ou des colonies différentes.

En considérant la structure polydomique des larges colonies de *M. opaciventris* (pouvant occuper de larges superficies de plusieurs centaines de mètres de rayon, il est possible que dans la plus part des cas, les accouplements observés durant les essaimages soient l'œuvre des mâles de la même colonie.

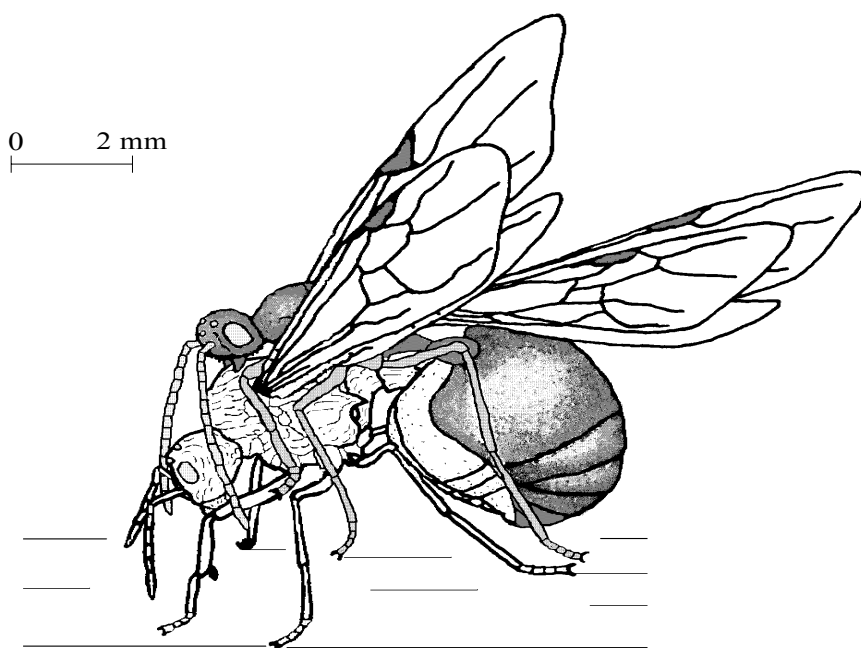


Figure 7. Dessin illustrant la posture d'accouplement chez les sexués de *Myrmecaria opaciventris*. Le gastre du mâle moule la surface dorsale du gastre de la femelle et se resserre sur les bordures pour immobiliser le gastre de la femelle.

Chez les fourmis, l'accouplement est généralement précédé par l'émission d'une phéromone produite soit par les mâles ("male-aggregation syndrome") ou par les femelles ("female-calling syndrome") (Hölldobler & Bartz, 1985 ; Bourke & Franks, 1995 ; Heinze et al., 1995). Chez *M. opaciventris*, les observations réalisées durant toute l'année nous ont permis de constater que les essaimages sont diurnes et se déroulent à des moments ensoleillés de la journée comme c'est le cas chez *Meranoplus peringueyi* et *Leptothorax acervorum* (Robertson & Villet, 1989 ; Franks et al., 1991). Ces auteurs ont montré que chez la première espèce les essaimages se déroulent dans la matinée (entre 7h00 et 9h00) de novembre, tandis que la seconde espèce essaime vers 9h00 du matin de juillet, suivant une forte pluie. Chez ces dernières espèces, les femelles semblent ne pas être attirées par des sites particuliers de l'écosystème pour la fondation de leurs colonies.

Pendant la période d'essaimage de *M. opaciventris*, certains nids matures ont libéré des sexués mâles et femelles (90,7% des cas ; n = 43 nids contrôlés) tandis que d'autres nids n'ont libéré que des mâles. Quelques femelles ailées peuvent s'envoler sans s'accoupler (6,8% ; n = 147). Mais dans la majorité des cas, les femelles s'accouplent au minimum une fois (20,4% ; n = 147) et au maximum 11 fois (72,8% ; n = 147) avec plusieurs mâles de la même colonie. L'observation du contenu de la spermathèque des sexuées prélevées à différentes phases de l'essaimage montre que les gynes sont inséminées avant la sortie du nid (6% ; n = 50), pendant l'excitation au dessus du nid avant l'envol (90% ; n = 50) et pendant le vol nuptial (100% ; n = 50). C'est donc un cas de forte polyandrie et d'insémination intranidal. Cette possibilité d'insémination intranidal rapproche *M. opaciventris* aux "tramp species" pouvant devenir envahissantes (c'est à dire des espèces qui sont largement distribuées à travers le monde par les activités de l'homme ; qui vivent dans les environnements occupés par l'homme ; sont typiquement polygynes avec des populations unicoloniales à cause de l'absence d'agressivité entre les ouvrières issues des nids différents d'un même site et permettant les échanges d'individus entre les nids ; les ouvrières sont de petite taille et stériles) (cf. Wilson, 1971 ; Hölldobler & Wilson, 1990 ; Passera, 1994).

Durant la période d'essaimage, les mâles de *M. opaciventris* forment un essaim au niveau des clairières ou des zones labourées, à la hauteur des arbustes et des Graminées (environ 2,5 m de hauteur) où ils s'accouplent avec les femelles ailées qui arrivent à travers leur essaim. Cette stratégie d'essaimage confère aux femelles quelques avantages :

(1) Les femelles peuvent sans doute repérer très facilement les sites propices pour l'atterrissage, qui se fait de préférence sur des zones défrichées ou labourées (bordures des routes ou des agglomérations). En effet, l'activité humaine modifie la nature physique du sol (degré de dureté) et la

nature de la végétation, regroupant ainsi les conditions favorables au bon développement des fondations et des colonies chez cette espèce.

(2) Les femelles peuvent creuser leur logette de fondation, avant la tombée de la nuit (le sol étant convenablement humide, est facile à creuser) pour échapper aux ouvrières chasseuses de *M. opaciventris*, de *Pheidole megacephala*, de *Tetramorium* spp. et d'*Oecophylla longinoda*. L'association de plusieurs fondatrices au cours de cette activité est bénéfique, car elle augmente la vitesse de réalisation de la tâche.

Puisque les colonies de *M. opaciventris* sont assez larges, polydomiques, populeuses et polygynes, chaque reine doit produire un nombre élevé d'œufs fécondés. Ces reines doivent certainement stocker dans leur spermathèque une quantité élevée de spermatozoïdes après les accouplements multiples (Cole, 1983). Il reste à déterminer si ces accouplements multiples sont tous suivis d'un transfert de spermatozoïdes. Les dissections des sexuées montrent qu'elles présentent des ovaires très développés et plusieurs ovarioles. La recherche de la présence des spermatozoïdes dans la spermathèque nous a permis de remarquer que le pourcentage des femelles inséminées est de 6%, 80% et 90% respectivement au niveau des sorties du nid, pendant la phase d'excitation précédant l'envol, et au moment de l'envol. Les femelles qui atterrissent après le vol nuptial sont toutes inséminées.

Les sexuées issues des nids différents peuvent atterrir en même temps et au même endroit. La distance qui sépare les nids matures et les sites d'atterrissage des essaims varie de 50 à 475 m (moyenne : $288,0 \pm 139,6$ m ; $n = 63$) et les nids matures voisins des sites d'atterrissage des essaims sont situés à une distance qui varie de 5 à 60 m ($22,2 \pm 16,3$ m ; $n = 63$).

4.2. Les fondations en haplométrie ou en pléométrie

La fondation de nouvelles colonies peut se faire par une seule reine (haplométrie) ou par un groupe de plusieurs reines (pléométrie) (Rissing et al., 1989 ; Nonacs, 1990). Le nombre d'ouvrières produites en situation de pléométrie est toujours plus élevé qu'en situation d'haplométrie. Par contre, le nombre d'ouvrières produites par reine est moins élevé dans les fondations en pléométrie que dans les fondations en haplométrie (Hölldobler & Wilson, 1990). Chez *Myrmecaria opacivenris* le cycle biologique commence par des fondations en claustration totale en haplométrie ou en pléométrie. L'éclosion du premier œuf s'observe 30 jours après le vol nuptial, l'émergence de la première ouvrière au bout de 75 jours. Le nombre total d'ouvrières produites 10 jours après l'émergence de la première ouvrière est plus élevé dans les fondations en pléométrie ($43,0 \pm 22,2$

ouvrières ; $n = 60$) que dans les fondations en haplomérose ($7,7 \pm 3,4$ ouvrières ; $n = 37$). Contrairement aux autres espèces de fourmis, la taille moyenne d'ouvrières produites par reine est plus élevée dans les fondations en pléomérose que dans celles en haplomérose (cf. Tableau 4) et l'effectif de ces ouvrières "minimes" est positivement corrélé au nombre de fondatrices associées ($r = 0,92$; $p < 0,01$; $n = 97$; Fig. 8). Chez les espèces de fourmis qui présentent un type de fondation colonial entièrement claustral, les premières ouvrières sont élevées et nourries uniquement à partir des réserves des reines (Keller & Passera, 1989 ; Hölldobler & Wilson, 1990 ; Martinez & Wheeler, 1994 ; Wheeler & Martinez, 1995 ; Wheeler & Buck, 1995, 1996). Dans ce système énergétiquement clos, la taille des ouvrières est sacrifiée en faveur de l'effectif des individus, si bien que ces premières ouvrières sont naines et monomorphes (d'où le nom de minimes ou de "micrergates"). Au fur et à mesure que la colonie se développe, la taille des ouvrières augmente graduellement. Le polymorphisme typique de la caste ouvrière se met alors en place progressivement (Wood & Tschinkel, 1981 ; Wilson, 1983 ; Tschinkel, 1988, 1993).

Ainsi en situation de pléomérose, les reines en association claustrale perdent chacune peu de réserves durant la production du premier couvain et elles produisent ensemble un abondant couvain donnant plusieurs ouvrières dans un délai assez court, contrairement aux reines isolées des fondations en haplomérose (cf. Yamauchi et al., 1982 ; Tschinkel & Howard, 1983 ; Porter & Tschinkel, 1985 ; Rissing & Pollock, 1988, 1991 ; Tschinkel, 1993 ; Adams & Tschinkel, 1995 ; Deslippe & Savolainen, 1995 ; Sommer & Hölldobler, 1995). Chez *M. opaciventris*, le nombre d'ouvrières produites par reine augmente en fonction du nombre de reines, ce qui est contraire à la situation généralement observée chez les reines d'autres espèces de fourmis en situation de pléomérose (Waloff, 1957 ; Bartz & Hölldobler, 1982 ; Tschinkel & Howard, 1983 ; Trunzer et al., 1998). Chez ces espèces, la compétition entre les multiples reines en association est supposée réduire la fécondité individuelle des reines, probablement par des phéromones (Vargo, 1992). Chez *M. opaciventris* la liaison positive notée entre le nombre de reines et l'effectif des ouvrières produites ($r = 0,92$; $n = 97$; $P < 0,01$) témoigne de l'absence de compétition entre les reines associées, au moins pendant la phase de fondation. Cela permet de faire face à la compétition intercoloniale dans la mesure où le pillage du couvain se produit très souvent entre les jeunes colonies. L'avantage de l'association de plusieurs reines fondatrices est donc la production d'une importante force ouvrière en vue d'augmenter les chances de réussite du démarrage de la nouvelle colonie (Mintzer, 1987 ; Rissing & Pollock, 1987, 1991 ; Sommer & Hölldobler, 1995).

Tableau 4. Variation de l'effectif d'ouvrières produites par reine dans les fondations en haplomérose et les fondations en pléomérose.

Fondations	Nombre de reines	Nombre d'essais	Nombre d'ouvrières par reine			Haplo- <i>versus</i> pléomérose	
			Minimum	Maximum	Moyenne $\pm$ écartype	Test de Student	P
Haplomérose	1	37	2,0	18,0	7,7 $\pm$ 3,4	-	-
Pléomérose	2	20	5,0	18,0	11,7 $\pm$ 3,1	4,32	< 0,001
	3	10	8,3	17,0	13,1 $\pm$ 3,2	4,44	< 0,001
	4	10	7,2	11,3	9,0 $\pm$ 1,4	1,18	0,243
	5	10	7,8	18,0	11,6 $\pm$ 3,4	3,15	< 0,001
	6	10	10,3	16,3	13,6 $\pm$ 2,1	4,69	< 0,001
Total pléomérose	-	60	-	-	11,7 $\pm$ 2,8	6,13	< 0,001

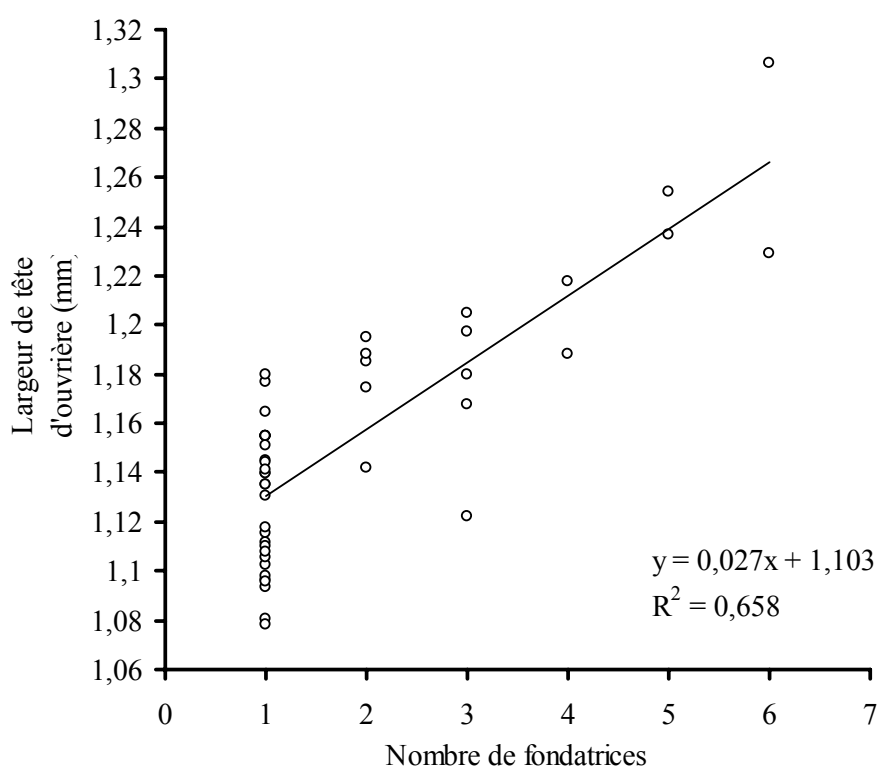


Figure 8. Relation entre le nombre des fondatrices et la taille moyenne des minimes, calculée pour chaque essai ($n = 46$ fondations). L'équation de régression et le coefficient de détermination sont déterminés.

4.3. La polygynie

Chez les fourmis, le nombre de reines par colonie peut avoir une forte influence sur la taille, l'extension du territoire et la distribution spatiale de la colonie. Hölldobler & Wilson (1977, 1990) distinguent 2 types de polygynie chez les fourmis :

- (1) **la polygynie primaire** où les sociétés polygynes se développent à partir des groupes de jeunes reines associées (association des fondatrices ou pléomérose) ;
- (2) **la polygynie secondaire** où les colonies matures admettent par adoption, plusieurs reines non apparentées.

Contrairement à la polygynie primaire, l'aptitude à se reproduire notée chez toutes les reines est conservée en situation de polygynie secondaire. Néanmoins chez les espèces à caste ouvrière polymorphe, la fécondité des reines de la colonie varie souvent d'une reine à l'autre (Ross, 1988 ; Stille et al., 1991 ; Bourke & Franks, 1995 ; Ito et al., 1996). Dans des cas extrêmes, l'activité de ponte des œufs est assurée par une seule femelle inséminée (cas de monogynie fonctionnelle)

tandis que les autres femelles de l'association restent stériles (Heinze & Smith, 1990 ; Ito, 1993). Suivant les études éco-éthologiques, les espèces de fourmis caractérisées par la polygynie secondaire peuvent être réparties en 2 groupes.

- (1) **Les espèces multicoloniales** occupent les habitats très stables. Le nombre de reines par colonie est très souvent faible. Ces espèces présentent des colonies clairement définies, des liens de parenté intracoloniales assez élevés et par conséquent elles sont peu compétitives et résistent peu aux espèces envahissantes (Stille et al., 1991 ; Seppä, 1994).
- (2) **Les espèces unicoloniales** colonisent des zones perturbées et présentent un nombre assez élevé de reines par colonie, ce qui entraîne une diminution du degré de parenté entre les individus de la colonie. Les frontières coloniales sont peu précises et ces espèces présentent une habileté à déplacer d'autres espèces déjà établies (Kaufmann et al., 1992 ; Ross, 1993 ; Jahn & Beardsley, 1994 ; McIver et al., 1997).

Chez les espèces unicoloniales et nuisibles aux cultures, la forte polygynie est souvent due à l'adoption de nouvelles reines non apparentées. Chez *M. opaciventris*, en dépit de l'existence des associations de fondatrices et de la polygynie primaire, l'adoption de jeunes fondatrices par les colonies déjà établies semble impossible car les ouvrières de colonies établies capturent ces dernières comme des proies. Une observation similaire a été faite chez la Dolichoderinae *Iridomyrmex purpureus*, mais d'après Hölldobler et Carlin (1985) quelques reines peuvent arriver à construire leur logette dans les voisinages d'une société mature et parfois sont protégées et aidées par quelques ouvrières.

5. Polymorphisme de la caste ouvrière

Chez les Insectes sociaux, il est souvent avantageux pour la société de présenter une variation morphologique des ouvrières pour répondre efficacement aux variabilités ou aux caprices de l'environnement. C'est ainsi que chez les fourmis quelques espèces ont développé une importante variation de taille de la caste ouvrière, ce phénomène étant appelé polymorphisme. Plusieurs études ont démontré que ce polymorphisme des ouvrières est en général basé sur trois caractéristiques : (1) une importante dispersion des tailles des adultes de chaque colonie ; (2) la croissance allométrique matérialisée par la forme de la courbe de corrélation de taille de deux éléments sclérifiés ; et (3) la tendance vers la multimodalité de la courbe de fréquence des tailles (Wilson, 1953, 1971 ; Oster & Wilson, 1978 ; Busher et al., 1985

; Hölldobler & Wilson, 1990 ; Wheeler, 1991). Ces critères ont permis de distinguer deux grands types de distribution des tailles des ouvrières de fourmis.

(1) Le monomorphisme est caractérisé par une courbe de fréquence unimodale des tailles, les ouvrières étant morphologiquement semblables les unes aux autres et la dispersion des tailles est peu importante.

(2) Le polymorphisme est défini par une variation des tailles importante au sein de la caste ouvrière. Trois situations se présentent.

(a) La courbe de fréquence des tailles est unimodale et la dispersion des tailles est importante.

La courbe de corrélation de tailles de deux éléments sclérifiés montre un segment de droite unique de pente différente de l'unité. Cette situation appelée **allométrie monophasique**, caractérise un stade élémentaire du polymorphisme (polymorphisme monophasique). Ce type de polymorphisme décrit chez *Solenopsis invicta* montre une abondance des tailles intermédiaires (médias) par rapport aux tailles extrêmes (minors et majors) (Porter & Schinkel, 1985).

(b) La courbe de fréquence des tailles montre une tendance vers la bimodalité. Les formes de taille intermédiaire (médias) sont moins nombreuses que dans le cas précédent. La courbe de corrélation de tailles de deux éléments sclérifiés présente deux ou trois segments de pentes différentes. C'est l'**allométrie di- ou triphasique**. Le type de polymorphisme décrit chez *Atta texana* et *Camponotus sericeiventris* illustre bien une allométrie diphasique (Wilson, 1953 ; Busher et al., 1985) tandis que le type observé chez *Oecophylla smaragdina* (Wilson, 1983) illustre une allométrie triphasique.

(c) **Dans le dimorphisme complet**, les médias disparaissent complètement. La courbe de fréquence des tailles présente deux modes isolés qui illustrent les minors et les majors (Wheeler, 1991). C'est le cas des espèces fortement polymorphes telles que les *Carebara* et les *Pheidole* (Hölldobler & Wilson, 1990).

Chez *M. opaciventris* l'aspect monomorphe de la caste ouvrière est limité aux fondations (les "micrergates" présentent une faible variation des tailles et la courbe de corrélation entre les tailles de deux éléments sclérifiés matérialise une isométrie). Par contre dans les colonies matures, la caste ouvrière présente une distribution des tailles unimodale étalée où trois catégories d'ouvrières sont parfaitement reconnues (cf. Fig. 9A).

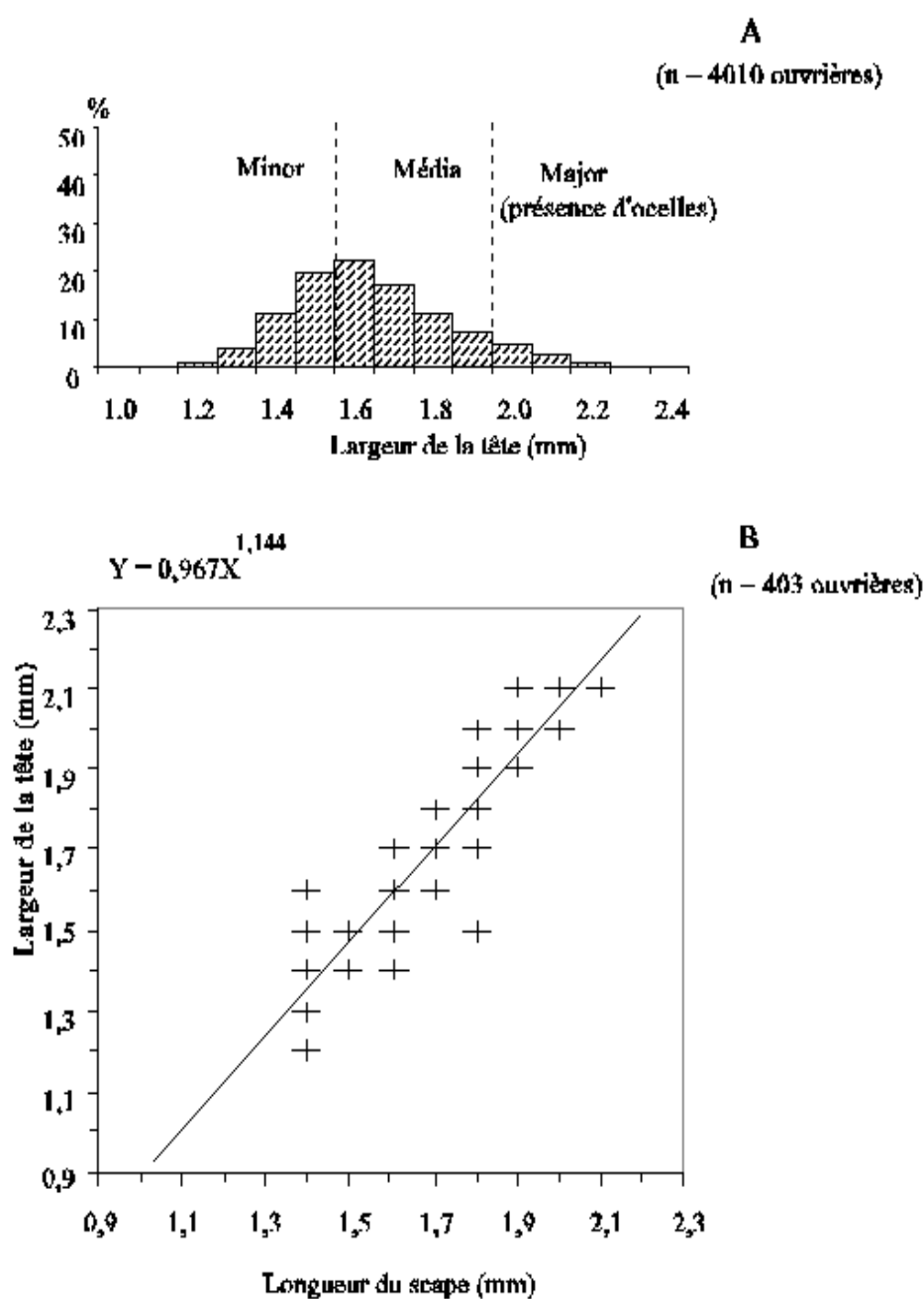


Figure 9. Distribution des fréquences de la largeur des têtes d'ouvrières issues d'une colonie mature de *Myrmica opaciventris* (A) et allométrie monophasique indiquée par la courbe de corrélation de tailles de deux éléments sclérifiés (longueur du scape et largeur de la tête). Coefficient de corrélation de Pearson : $r = 0,700$; $P < 0,001$.

Parmi les ouvrières dépourvues d'ocelles (largeur de la tête variant de 1,2 à 1,9 mm) nous avons arbitrairement distingué :

* **les minors** représentent 34,9% de l'effectif total d'ouvrières collectées (largeur de la tête variant de 1,2 à 1,5 mm ; $1,4 \pm 0,1$ mm ; $n = 4010$). Les minimas (plus petites que les minors ; cf. Fig. 10A) se retrouvent uniquement dans les colonies en fondation.

* **les médias** (cf. Fig. 10B) représentent 57,0% du nombre total d'ouvrières collectées (largeur de la tête variant de 1,6 à 1,9 mm ; $1,7 \pm 0,1$ mm ; $n = 4010$) ;

(1) **Les majors** (cf. Fig. 10C) qui représentent 8,1% du nombre total d'ouvrières récoltées (largeur de la tête variant de 2 à 2,3 mm ; moyenne $\pm$ écart type : $2,0 \pm 0,1$ mm ; $n = 4010$) sont reconnus par la présence de 3 ocelles au dessus de la capsule céphalique.

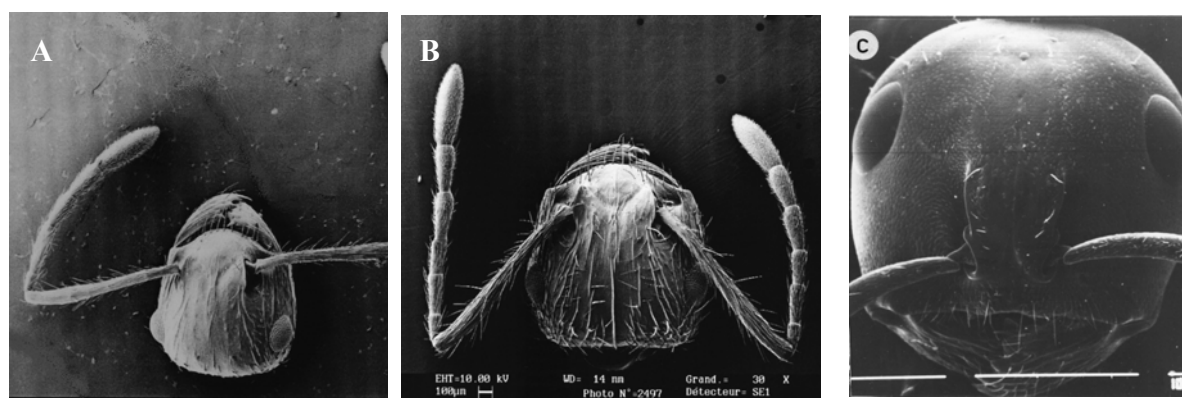


Figure 10. Photographies obtenues en microscopie électronique à balayage, montrant le détail morphologique de la capsule céphalique des ouvrières de catégories différentes. A = tête d'une ouvrière minime ou "micrergate" ; B = tête d'une ouvrière minor ; C = une tête d'ouvrière major (x25) (contrairement aux autres catégories d'ouvrières la tête du major est peu ridée et présente 3 ocelles).

Dans les colonies matures, les médias sont plus nombreux que les minors et majors. La courbe de corrélation de tailles de deux éléments sclérifiés (largeur de la tête et longueur du scape) permet de déceler une allométrie monophasique positive (voir Fig. 9B), ce qui témoigne l'existence au niveau des colonies déjà établies d'un polymorphisme de stade élémentaire (Wilson, 1953, 1971 ; Oster & Wilson, 1978 ; Hölldobler & Wilson, 1990). Par ailleurs, le coefficient de variation des tailles de ces ouvrières est de 12%. Cette valeur est proche de celle enregistrée chez les espèces à caste ouvrière faiblement polymorphe telles que *Cataglyphis cursor* et *C. iberica* (Cagniant, 1983 ; Cerdá & Retana, 1991). Ce coefficient est d'ailleurs très

élevé chez les espèces à caste ouvrière fortement polymorphe (34,4% chez *Messor capitatus* ; Retana & Cerdá, 1994).

5.1. Ontogenèse du polymorphisme de la caste ouvrière

Chez *M. opaciventris*, la distribution des fréquences de tailles est unimodale quel que soit le type de colonie (Fig. 11). La taille moyenne des ouvrières issues des fondations est statistiquement inférieure à celle d'ouvrières issues des colonies déjà établies. Les minimales qui sont les ouvrières de très petite taille et dont la largeur de la capsule céphalique varie de 0,99 à 1,12 mm (moyenne : $1,09 \pm 0,03$ mm ; $n = 191$) se retrouvent uniquement dans les fondations coloniales. Ces minimales sont plus nombreux en haplométrie qu'en pléométrie (test exact de Fisher : $P < 0,001$). Les majors (taille variant de 2,0 à 2,3 mm ; moyenne : $2,02 \pm 0,07$ mm ; $n = 323$) caractérisés par la présence des ocelles, se retrouvent uniquement dans les colonies matures où ils représentent 8% du nombre total d'ouvrières. Par ailleurs, le coefficient de variation des tailles d'ouvrières de *M. opaciventris* est de 6% et 7% respectivement dans les fondations en haplométrie et celles en pléométrie. Ainsi, les ouvrières sont plus petites de taille dans les fondations en haplométrie que dans celles en pléométrie et la taille moyenne d'ouvrières de *M. opaciventris* augmente progressivement lorsque la colonie s'accroît. Ce phénomène a été largement décrit chez des espèces de fourmis à caste ouvrière polymorphes (voir Wilson, 1983, 1985 ; Fowler, 1986 ; Tschinkel, 1988, 1993) et même monomorphe (cf. Dejean & Lachaud, 1992). De la même façon, les ouvrières major n'apparaissent que dans les colonies matures (cf. Hölldober & Wilson, 1990). Ce phénomène peut d'ailleurs être illustré chez *Solenopsis invicta* où le poids sec moyen des minimales augmente en fonction du nombre de reines en association (Tschinkel, 1993). En effet, les larves de fourmis issues des œufs fécondés subissent plusieurs mues produisant plusieurs stades larvaires successifs lors de leur développement. Au terme de ce développement, ces larves donnent soit des ouvrières soit des futures reines, le devenir royal étant déterminé très tôt durant la vie larvaire. Dans le cas de la caste ouvrière, la taille à laquelle la larve se métamorphose (taille critique) est déterminante, la qualité et la quantité des aliments disponibles jouent un rôle essentiel. Dans les fondations claustrales, la réduction de la taille critique de tous les stades larvaires en réponse à la réduction de la quantité de nourriture disponible expliquerait la production des ouvrières minimales (cf. Wheeler, 1991). En effet, dans cette situation où la taille de chaque stade larvaire dépend de la taille du stade précédent, une

petite modification pendant le plus jeune stade larvaire peut être amplifiée dans les stades de développement suivants, entraînant une importante modification de la taille critique finale. Ceci expliquerait le fait que chez *M. opaciventris* la taille moyenne de ouvrières des colonies en fondation est positivement corrélée au nombre de reines en association ($r = 0,81$; $n = 46$; $P < 0,001$). Néanmoins l'influence de phéromones est possible.

Chez *M. opaciventris* la courbe allométrique ou courbe de corrélation de tailles de deux éléments sclérifiés (longueur du scape et largeur de la tête d'ouvrières) change en fonction de l'âge de la colonie. La courbe allométrique matérialise dans tous les cas, une droite de pente différente de l'unité dans la colonie mature (pente = $1,196 \pm 0,002$; ddl = 401 ; $t = 10,28$; $P < 0,001$), et la jeune colonie (pente = $1,089 \pm 0,002$; ddl = 688 ; $t = 5,57$; $P < 0,001$) (Fig. 12). Ce qui confirme que la caste ouvrière est polymorphe et présente une allométrie monophasique. C'est un cas d'allométrie positive (pente > 1) entre la largeur de la tête et la longueur du scape. Dans les fondations en pléomérose, la courbe allométrique montre l'existence d'une isométrie (pente = $0,975 \pm 0,002$; ddl = 181 ; $t = 0,88$; $P > 0,05$). Par contre dans les fondations en haplomérose, l'allométrie monophasique est une fois de plus enregistrée (pente = $0,783 \pm 0,002$; ddl = 422 ; $t = 6,97$; $P < 0,001$) mais la divergence des tailles de deux éléments sclérifiés est contraire à celle notée dans la colonie mature. Ainsi, les ouvrières issues des colonies en fondation ont des appendices proportionnellement plus longs que les ouvrières issues des colonies âgées. Les minimas ne seraient donc pas les équivalents en "miniature" des ouvrières issues des colonies matures, et leur polymorphisme se met en place progressivement. Les ouvrières issues des fondations en pléomérose sont de taille intermédiaire entre celles issues des fondations en haplomérose et celles issues de jeunes colonies (produites à partir des larves nourries et soignées par des ouvrières). Ainsi, la valeur sélective des fondations en pléomérose serait directement liée à l'habileté à produire une importante force ouvrière initiale, indispensable pour la réussite du démarrage de la nouvelle colonie.

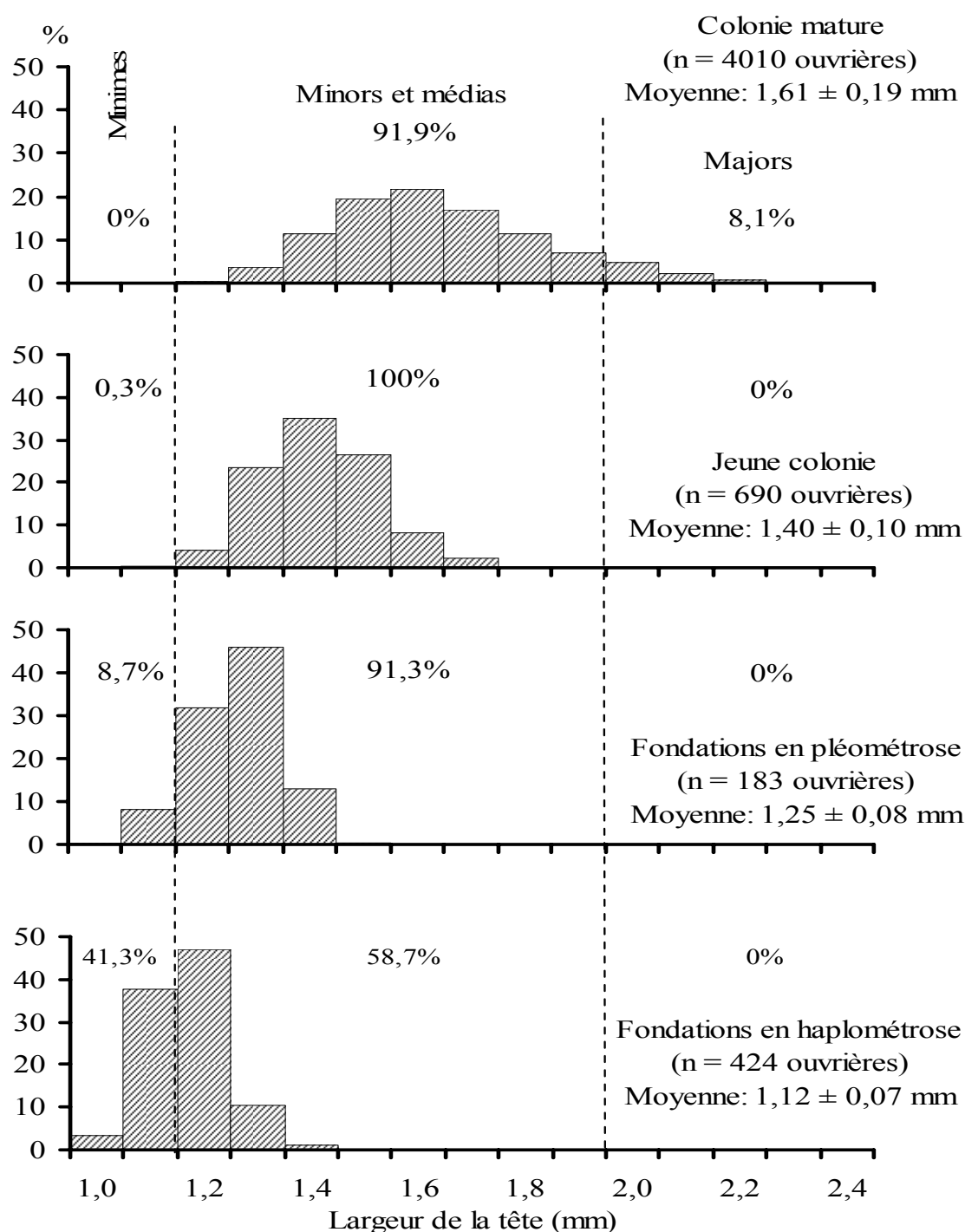


Figure 11. Distribution des fréquences de largeurs de la tête d'ouvrières issues des fondations en haplométrese, des fondations en pléométrese, des jeunes colonies et des colonies matures (n = nombre d'observations). Les fondations sont âgées de 10 jours à compter de la date d'émergence de la première minime. Les tailles moyennes des ouvrières diffèrent entre les 4 types de colonies ($F_{(3, 5306)} = 1290$; $P < 0,0001$) et entre chaque paire de types de colonies (test de Student-Newman-Keuls, $P < 0,05$).

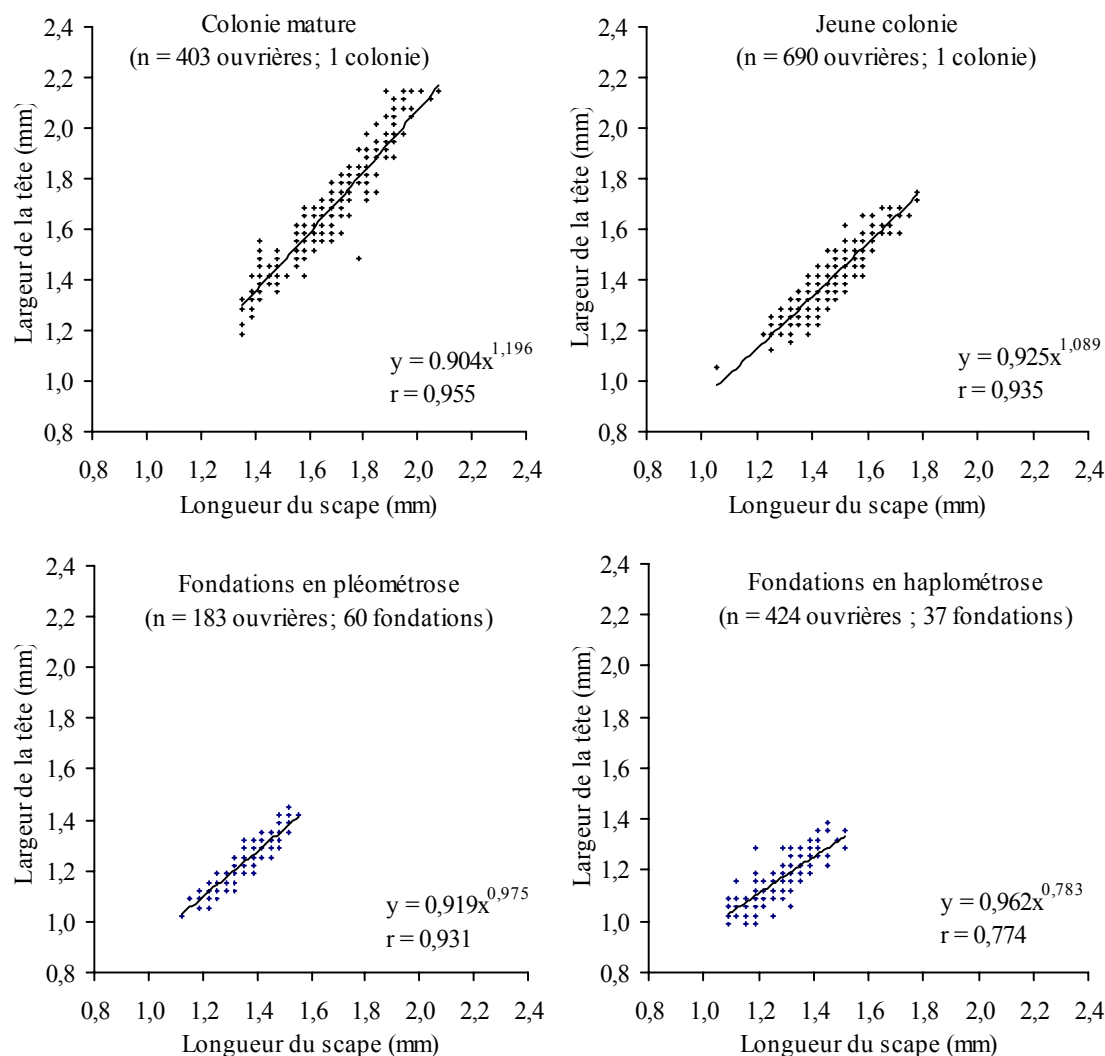


Figure 12. Allométrie monophasique indiquée par les courbes de corrélation de tailles de deux éléments sclérifiés (longueur du scape et largeur de la tête) d'ouvrières issues de 4 types de colonies. Les équations allométriques et les coefficients de corrélation de Pearson sont déterminés. Tous les coefficients de corrélation sont significatifs ($P < 0,001$) et les pentes de régression diffèrent les unes des autres (colonie mature *contre* jeune colonie : $t = 5,08$; ddl = 1089 ; $P < 0,001$; Jeunes colonies *contre* fondations en pléométrese : $t = 4,64$; ddl = 869 ; $P < 0,001$; Fondations en pléométrese *contre* fondations en haplométrese : $t = 4,66$; ddl = 603 ; $P < 0,001$).

6. Relation entre le polymorphisme et le polyéthisme

Plusieurs auteurs ont montré l'existence d'une correspondance entre les tâches effectuées et les castes morphologiques bien définies (polyéthisme de caste) chez les fourmis à caste ouvrière polymorphe (Wilson, 1953, 1971 ; Oster & Wilson, 1978 ; Busher et al., 1985 ; Hölldobler & Wilson, 1990 ; Wheeler, 1991). Chez *M. opaciventris* le polyéthisme de caste n'est pas facile à démontrer. Toutefois, nous avons constaté que les ouvrières du "service externe" au nid (c'est à dire les chasseuses et celles impliquées dans la récolte du miellat d'Hémiptères) et les premières ouvrières recrutées pendant l'activité de chasse sont en majorité de la catégorie des minors. Les médias sont les plus fréquents chez les ouvrières résidentes, les excavatrices et les gardiennes (y compris les défenseuses de la colonie et les protectrices des essaimages) (Fig. 13 ; Tableau 5).

Chez les espèces polymorphes, la défense de colonie est connue comme étant la tâche réservée aux ouvrières majors (Hölldobler & Wilson, 1990). La forme de répartition des tâches au sein de la caste ouvrière telle qu'observée chez *M. opaciventris* rappelle la situation décrite chez les fourmis à caste ouvrière faiblement polymorphe. A titre d'exemple, chez *Formica yessensis* la variation de taille des ouvrières est corrélée à la répartition des tâches, les individus de grande taille restant fréquemment dans le nid tandis que les ouvrières de taille modeste fourragent (Higashi, 1974). Par ailleurs, quelques espèces comme *Oecophylla longinoda* et *Myrmecia brevinoda* présentent une autre forme de polyéthisme : les majors fourragent tandis que les minors restent à l'intérieur ou autour des nids (Wilson, 1971 ; Higashi & Peeters, 1990 ; Hölldobler & Wilson, 1990).

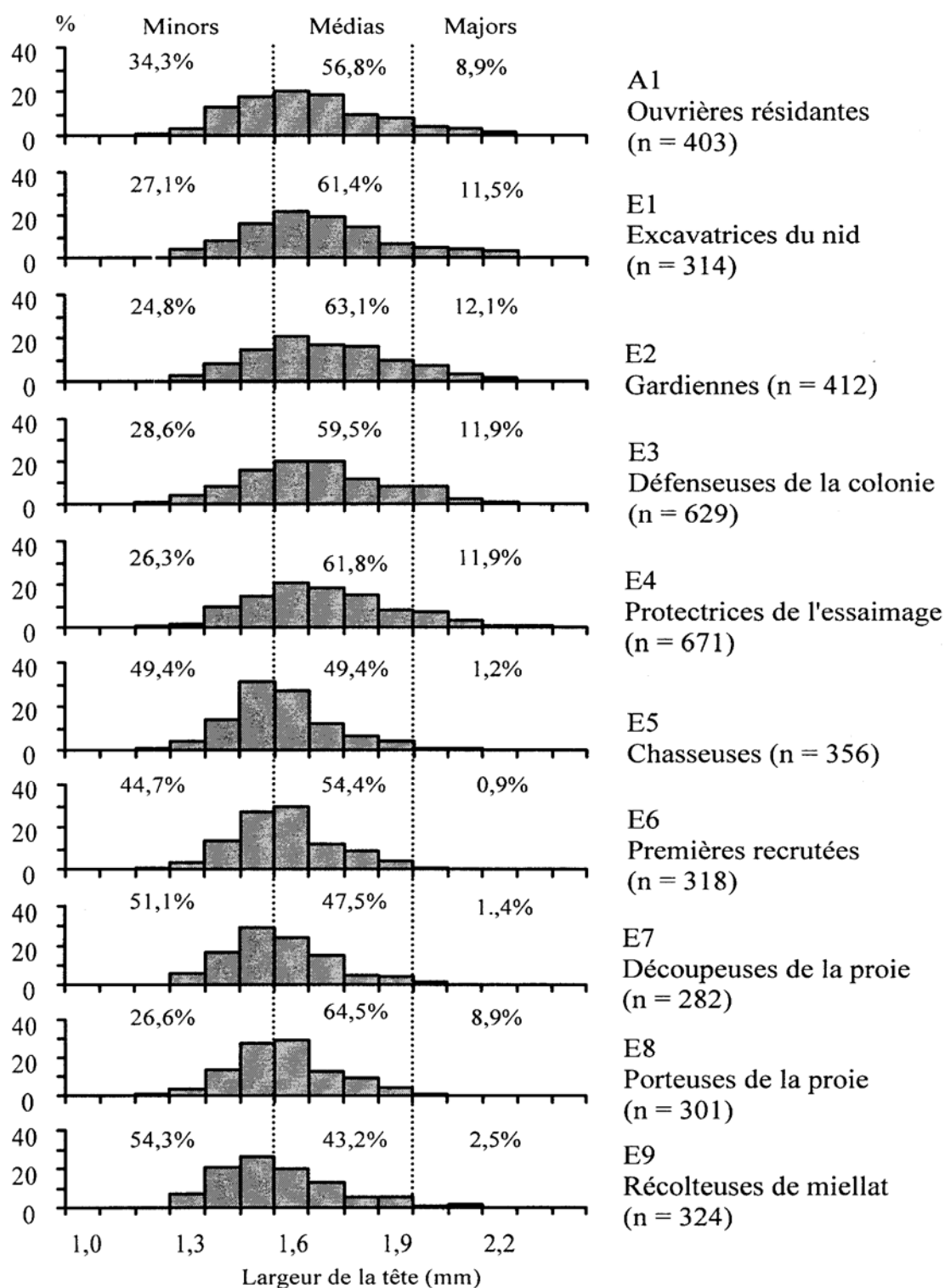


Figure 13. Distribution des fréquences de tailles d'ouvrières engagées dans 9 tâches de la société de *Myrmica opaciventris*

Chapitre 2

Les activités d’approvisionnement chez *Myrmicaria opaciventris* (cf. articles P6, P8 à P10 et P12)

1. Rythme d’activité

1.1. Trafic d’ouvrières dans les tranchées

Durant la saison sèche le trafic global d’ouvrière dans les tranchées (nombre total d’ouvrières qui partent du nid et d’individus qui retournent au nid) est plus intense pendant la nuit que le jour (Fig. 14A ; Tableau 6A). Une corrélation positive mais non significative est notée entre le trafic d’ouvrières dans les tranchées et les paramètres atmosphériques (humidité de l’air : $r = 0,21$; ddl = 22 ; $t = 1,01$; $P = 0,322$; température : $r = -0,18$; ddl = 22 ; $t = 0,88$; $P = 0,387$). La différence entre le rythme d’activité diurne et celui nocturne est non significative. Toutefois en saison des pluies ce rythme est plus intense dans la journée que dans la nuit (Fig. 14B ; Tableau 6A). Pendant la saison des pluies, le trafic d’ouvrières dans les tranchées est significativement corrélée aux variations climatiques (humidité de l’air : $r = -0,56$; ddl = 22 ; $t = 3,21$; $P = 0,004$; température : $r = 0,54$; ddl = 22 ; $t = 2,99$; $P = 0,007$).

1.2. Rythme de l’activité de chasse

Durant la saison sèche, l’activité de chasse est diurne chez *M. opaciventris* (Fig. 14C ; Tableau 6B). Cette activité est négativement corrélée à l’humidité et positivement corrélée à la température (humidité : $r = -0,57$; ddl = 22 ; $t = 3,27$; $P = 0,003$; température : $r = 0,56$; ddl = 22 ; $P = 0,004$). Pendant la saison des pluies, les ouvrières chassent en permanence durant le cycle nyctéméral. Toutefois, 2 pics d’activité sont notés (celui le plus élevé est noté à 9h00 tandis 2 autres pics de moindre amplitude sont enregistrés à 16h00 et 3h00 (Fig. 14D ; Tableau 6B). Malgré qu’une corrélation semblable soit notée en saison des pluies avec l’humidité et la température, les résultats sont non significatifs (humidité : $r = -0,18$; ddl = 22 ; $t = 0,86$; $P = 0,396$; température : $r = 0,22$; ddl = 22 ; $t = 1,06$; $P = 0,30$). L’influence de la saison est donc limitée à l’activité de chasse qui est de préférence diurne durant la saison sèche. Par contre quelle

que soit la saison, l'activité de récolte des liquides sucrés (miellat d'Hémiptères) se déroule durant tout le cycle nycthéral. L'influence du climat sur l'activité des ouvrières telle que décrite chez *M. eumenoides*, les espèces granivores et les fourmis coupeuses des feuilles (Hölldobler & Wilson, 1990), est négligeable chez *M. opaciventris*.

1.3. Rythme de fréquentation des Hémiptères

En saison sèche, nous avons noté 2 périodes d'intense activité (de 3h00 à 9h00 et de 16h00 à 24h00). Les périodes de faible activité sont de 11h00 à 15h00 et vers 1h00 (Fig. 14E ; Tableau 6C ; liste des espèces en Tableau 7). La différence entre les rythmes d'activités diurnes et nocturnes n'est pas statistiquement significative. Le rythme de collecte du miellat d'Hémiptères est positivement corrélée à l'humidité de l'air et négativement corrélée à la température ambiante (humidité : $r = 0,59$; $ddl = 22$; $t = 3,41$; $P = 0,002$; température : $r = -0,58$; $ddl = 22$; $t = 3,37$; $P = 0,003$).

En saison des pluies, l'activité de récolte des liquides sucrés se déroule en permanence durant le cycle nycthéral et les corrélations à l'humidité et à la température sont proches de celles notées durant la saison sèche (humidité : $r = 0,60$; $ddl = 22$; $t = 3,51$; $P = 0,002$; température : $r = -0,59$; $ddl = 22$; $t = 3,47$; $P = 0,007$) (Fig. 14F ; Tableau 6C).

En somme, le rythme d'activité circadien présenté par les espèces de fourmis est d'une importance écologique indéniable car il permet l'étude de la distribution spatio-temporelle des espèces sympatriques et les possibilités d'adaptation des ouvrières à toute variation de l'environnement (Lévieux, 1978 ; Hölldobler & Wilson, 1990). En effet, certaines espèces de fourmis ajustent la période principale de leur activité de fourragement en réponse aux contraintes climatiques, à la présence de la nourriture et à la disponibilité des ouvrières fourrageuses (Hölldobler & Wilson, 1990). D'autres espèces sont capables de déplacer dans le temps leurs périodes de fourragement en réponse à l'invasion par des ouvrières d'espèces compétitrices (Feener, 1988). Dans les habitats de la zone tropicale, les changements diurnes et saisonniers des activités de fourragement des fourmis sont liés aux variations de température (Torres, 1984) et d'humidité (Levings & Windsor, 1984). Chez *M. opaciventris* l'activité des ouvrières est permanente dans la nature, mais les variations d'amplitude suggèrent une aptitude à modifier le rythme d'activité en réponse aux contraintes de l'environnement.

Tableau 6. Trafic d'ouvrières dans les tranchées, rythme de chasse et de collecte du miellat d'Hémiptères chez *M. opaciventris*. Les effectifs moyens sont comparés les uns aux autres à l'aide du test de Mann-Whitney. N = nombre de séries de comptage durant le cycle nycthéral ; n = nombre total d'ouvrières enregistrées durant différentes séries de comptage. * = différence statistiquement significative.

Trafic	Journée (N = 13)		Nuit (N = 11)		Test de Mann-Whitney	
	n	Moyenne ± écart type	n	Moyenne ± écart type	U	P
A. Trafic d'ouvrières dans les tranchées						
Saison sèche						
Départs	705	54,2 ± 8,3	661	60,1 ± 5,3	39,50	0,064
Retours	608	46,8 ± 6,1	615	55,9 ± 7,3	22,00	0,004 *
Total	1313	101,0 ± 12,0	1276	116,0 ± 8,8	22,00	0,004 *
Saison des pluies						
Départs	883	67,9 ± 17,1	514	46,7 ± 13,2	29,50	0,015 *
Retours	989	76,1 ± 14,1	596	54,2 ± 15,0	18,50	0,002 *
Total	1872	144,0 ± 23,6	1110	100,9 ± 26,7	17,50	0,002 *
B. Activité de chasse						
Saison sèche						
Départs	91	7,0 ± 2,2	13	1,2 ± 2,0	6,50	< 0,001 *
Retours	482	37,1 ± 28,4	98	8,9 ± 6,7	14,00	< 0,001 *
Total	573	44,1 ± 29,1	111	10,1 ± 6,5	5,00	< 0,001 *
C. Collecte des liquides sucrés						
Saison sèche						
Départs	301	23,2 ± 10,5	339	30,8 ± 12,5	46,00	0,139
Retours	284	21,8 ± 14,6	266	24,2 ± 9,6	62,00	0,582
Total	585	45,0 ± 21,3	605	55,2 ± 15,2	53,00	0,284
Saison des pluies						
Départs	332	25,5 ± 6,7	364	33,1 ± 11,6	39,50	0,064
Retours	354	27,2 ± 9,8	390	35,4 ± 10,7	37,00	0,046
Total	686	52,7 ± 12,6	750	68,5 ± 19,8	37,00	0,046

Comparaison : saison sèche *contre* saison des pluies

Dans les tranchées

Journée : Départs : U = 45,5 ; P = 0,0045 *
Retours : U = 3,0 ; P < 0,001 *

Nuit : Départs : U = 14,5 ; P = 0,002 *
Retours : U = 51,0 ; p = 0,533

Activité de chasse

Journée : U = 4,5 ; P < 0,001 *
Nuit : U = 8,0 ; P < 0,001 *

Collecte du miellat d'Hémiptères

Journée : Arrivées : U = 70,0 ; P = 0,457
Retours : U = 59,0 ; P = 0,191

Nuit : Arrivées : U = 55,5 ; P = 0,743
Retours : U = 28,0 ; p = 0,033 *

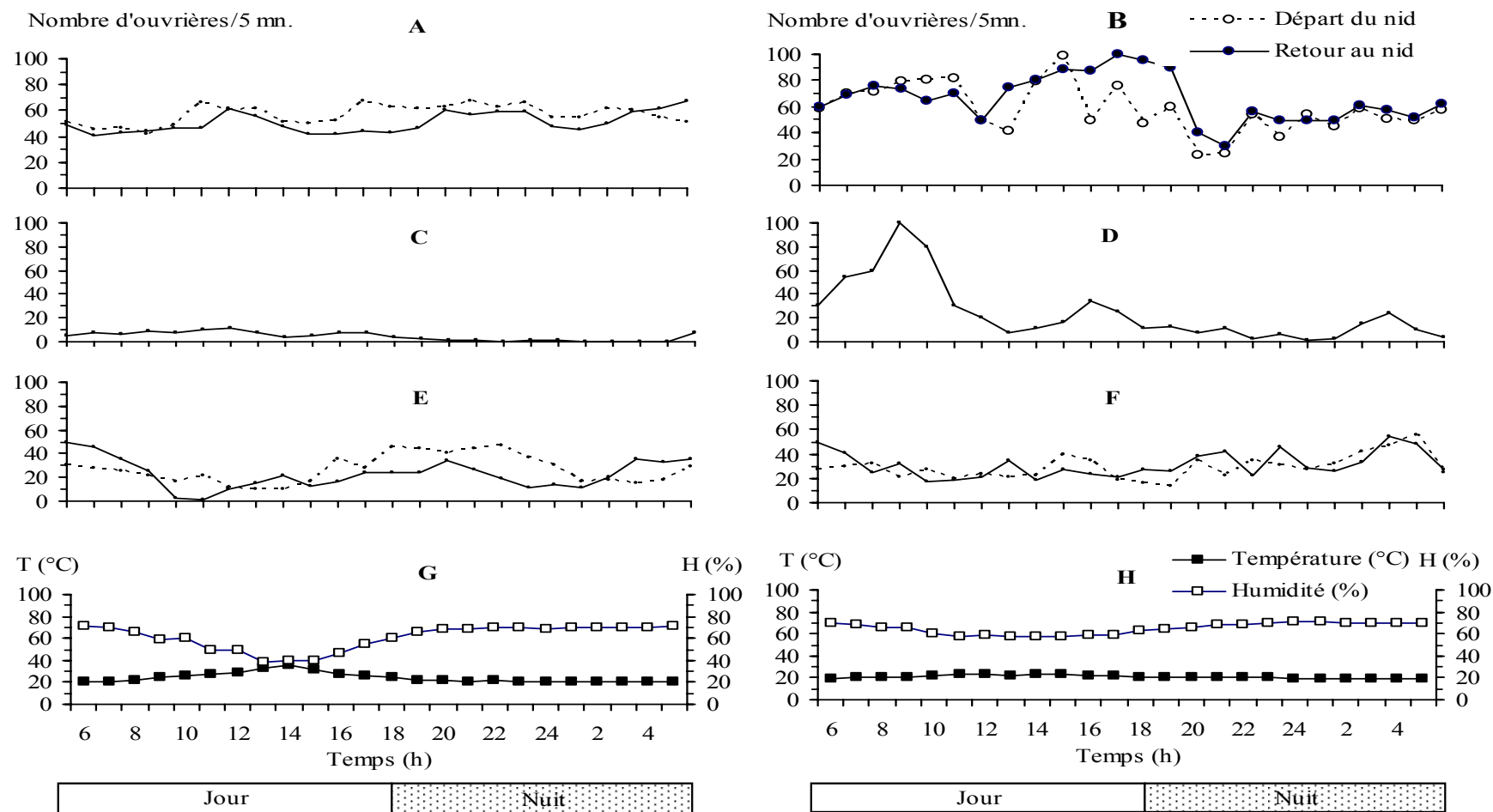


Figure 14. Rythme d'activité des ouvrières fourrageuses de *Myrmica opaciventris*. Les ouvrières qui partent du nid ou retournent au nid ont été comptées à chaque heure pendant 5 minutes. A = trafic d'ouvrières dans les tranchées en saison sèche ; B = trafic d'ouvrières dans les tranchées en saison des pluies ; C = activité de chasse en saison sèche ; D = activité de chasse en saison des pluies ; E = activité de collecte du miellat d'Hémiptères en saison sèche ; F = collecte du miellat en saison des pluies. Les paramètres atmosphériques durant la journée sont enregistrés en saison sèche (G) et en saison des pluies (H).

Tableau 7. Liste des Hémiptères exploités par les ouvrières de *Myrmicaria opaciventris*. * = plantes cultivées.

Groupes	Hémiptère		Plante support	
	Familles	Espèces	Famille	Espèce
Heteroptera				
Gymnocerata	Plataspidae	<i>Libyaspis wahlbergi</i> <i>Caternaultiella rugosa</i>	Cesalpiniaceae Euphorbiaceae	<i>Cassia</i> sp. <i>Bridelia micranta</i>
Homoptera				
Auchenorrhyncha	Delphacidae Membracidae	<i>Peregrinus maidis</i> <i>Leptocentrus paganus</i> <i>Monocentrus</i> sp.	Gramineae Cesalpiniaceae Euphorbiaceae Mimosaceae Moraceae Tiliaceae Solanaceae	<i>Zea mays</i> * <i>Macaranga</i> sp. <i>Alchornea cordifolia</i> <i>Albizia</i> sp. <i>Ficus</i> sp. <i>Triumphetta</i> sp. <i>Solanum torvum</i>
Sternorrhyncha	Tettigometridae Aleurodidae	<i>Euphyonartex phyllostoma</i> Indéterminé	Euphorbiaceae Burseraceae Compositae Gramineae Myrtaceae Solanaceae Asteraceae Asteraceae Araceae Musaceae Zingiberaceae Palmaceae Sterculiaceae	<i>Bridelia micranta</i> <i>Dacryodes edulis</i> * <i>Vernonia amygdalina</i> * <i>Pennisetum purpureum</i> <i>Psidium guajava</i> * <i>Capsicum frutescens</i> * <i>Chromolaena odorata</i> <i>Ageratum conyzoides</i> <i>Xanthosoma sagittifolium</i> * <i>Musa</i> sp. * <i>Costus</i> sp. <i>Cocos nucifera</i> *
	Aphididae	<i>Aphis spiraecola</i> <i>Aphis gossypii</i> <i>Pentalonia nigronervosa</i>	Asteraceae Asteraceae Araceae Musaceae Zingiberaceae Palmaceae Sterculiaceae	<i>Ageratum conyzoides</i> <i>Xanthosoma sagittifolium</i> * <i>Musa</i> sp. * <i>Costus</i> sp. <i>Cocos nucifera</i> * <i>Theobroma cacao</i> *
	Coccidae	<i>Cerataphis variabilis</i> <i>Toxoptera aurantii</i> <i>Ceroplaste</i> sp. <i>Coccus celatus</i> <i>Inglisia conchiformis</i>	Euphorbiaceae Euphorbiaceae Cecropiaceae Euphorbiaceae Myrtaceae Gramineae Myrtaceae Solanaceae Compositae Myrtaceae Palmaceae Solanaceae Rutaceae	<i>Alchornea cordifolia</i> <i>Alchornea cordifolia</i> <i>Myrianthus arboreus</i> <i>Manihot esculenta</i> * <i>Psidium guajava</i> * <i>Saccharum officinarum</i> * <i>Psidium guajava</i> * <i>Capsicum frutescens</i> * <i>Vernonia amygdalina</i> * <i>Psidium guajava</i> * <i>Cocos nucifera</i> * <i>Solanum torvum</i> <i>Citrus</i> sp. *
	Diaspididae	<i>Hemiberlesia lottoi</i> <i>Hemiberlesia tectonae</i>	Euphorbiaceae Cecropiaceae Euphorbiaceae	<i>Bridelia micranta</i> <i>Myrianthus arboreus</i> <i>Alchornea cordifolia</i> <i>Manihot esculenta</i> *
	Margarodidae	<i>Pinnaspis strachani</i> <i>Gigantococcus maximum</i>	Euphorbiaceae Cecropiaceae Euphorbiaceae	<i>Bridelia micranta</i> <i>Myrianthus arboreus</i> <i>Alchornea cordifolia</i> <i>Manihot esculenta</i> *
	Orthezidae	<i>Orthezia</i> sp.	Compositae Solanaceae	<i>Vernonia amygdalina</i> * <i>Capsicum frutescens</i> *
	Pseudococcidae	<i>Metanaphis saccharis</i> <i>Saccharicoccus saccharis</i>	Anacardiaceae Gramineae	<i>Solanum torvum</i> <i>Mangifera</i> sp. *
	Psyllidae	<i>Mesohomotoma tessmanni</i>	Sterculiaceae	<i>Saccharum officinarum</i> *
	Stictococcidae	<i>Stictococcus formicarius</i>	Anacardiaceae Burseraceae Myrtaceae Rutaceae Zingiberaceae	<i>Theobroma cacao</i> * <i>Mangifera</i> sp. * <i>Dacryodes edulis</i> * <i>Psidium guajava</i> * <i>Citrus</i> sp. * <i>Costus</i> sp.

2. Le régime alimentaire

Chez *M. opaciventris*, les particules solides apportées au nid par les ouvrières sont d'origine variée. Entre les 2 saisons de l'année, la différence entre les pourcentages d'insectes capturés n'est pas significative (50% en saison sèche contre 45,2% en saison des pluies ; $P = 0,574$). Notons que les ouvrières issues des nids situés près des dépotoirs et des déchets de cuisine fourragent en permanence pour la collecte des cadavres de nombreux animaux, des larves d'insectes et des restes de produits organiques. Toutefois, les Arthropodes et particulièrement les insectes (termites et Hyménoptères) sont très représentés (Tableau 8).

Tableau 8. Liste des items rapportés au nid par les ouvrières de *Myrmicaria opaciventris*.

Spectre des produits consommés		Saison sèche		Saison des pluies	
		n	%	N	%
Annélides	Oligochètes	37	20,3	40	12,7
Arthropodes	Araignées	1	0,5	7	2,2
	Isopodes	1	0,5	10	3,2
	Myriapodes	3	1,6	21	6,7
	Termites	48	26,4	54	17,1
	Hémiptères	18	9,9	10	3,2
	Hyménoptères (sexués et larves)	14	7,7	50	15,9
	Lépidoptères (larves)	11	6,0	28	8,9
Matière végétale	-	17	9,3	25	7,9
Produits indéterminés	-	32	17,6	70	22,2
Total	-	182	100,0	301	100,0

Au niveau des déchets de cuisine, grâce à un système de recrutement efficace un cadavre de poisson bouilli de 20 cm de long a été complètement dépiauté en une heure, les morceaux transportés au nid. De même, environ 250 g de riz bouilli ont été totalement emportés au nid en moins d'une heure.

En saison sèche, l'efficacité des ouvrières (10,4%) est significativement faible par rapport à celle notée en la saison des pluies (20,5%) (142 ouvrières sur 1366 retournent au nid en saison sèche avec une particule solide entre les mandibules ou avec le gastre distendu par du liquide sucré récolté contre 287 ouvrières sur 1398 en saison des pluies ; $P < 0,001$).

Chez les fourmis, deux types de régimes alimentaires sont habituellement définis.

(1) **Le régime alimentaire spécialiste** dont le spectre de produits consommés est étroit.

(2) **Le régime alimentaire généraliste** (avec un large spectre de produits consommés) est représenté chez la majorité des espèces de fourmis (Lévieux, 1978 ; Oster & Wilson, 1978 ; Herbers, 1981 ; Hölldobler & Wilson, 1990).

Le régime spécialiste est illustré chez 3 groupes de fourmis :

- (a) **les fourmis prédatrices**, y compris les espèces spécialisées à un seul type de proie comme les œufs d'araignées, mille-pattes, isopodes, collemboles, termites et les œufs d'autres Arthropodes (Brandão & Paiva, 1991 ; Pratt, 1994 ; Ito, 1998) ;
- (b) **les fourmis coupeuses des feuilles** des genres *Atta* et *Acromyrmex* qui sont des herbivores indirectes des régions Néotropicales (Hölldobler & Wilson, 2005) ;
- (c) **les fourmis moissonneuses ou granivores** des genres *Messor* et *Pogonomyrmex* (Wilson & Hölldobler, 1990).

L'importance de la polyphagie des espèces de fourmis tropicales a été largement démontrée par Torres (1989). Cet auteur a dressé une liste des produits alimentaires récoltés par 25 espèces de fourmis appartenant aux sous-familles des Ponerinae, Formicinae, Dolichoderinae et Myrmicinae, dans 3 types d'habitats différents (les prairies, les surfaces cultivées et zones forestières). Ces produits alimentaires ont été classés en 17 catégories constituées en majorité des substances d'origine animale et végétale. Dans le même ordre d'idée, Lévieux (1983) montre que le régime alimentaire de *Myrmicaria eumenoides* est constitué de 95% d'arthropodes parmi lesquels 60 à 80% sont des insectes. La proportion restante des items alimentaires de *M. eumenoides* était représentée par des produits d'origine végétale et du miellat sécrété par des Hémiptères. Le régime alimentaire de *M. opaciventris* est donc du type généraliste avec une tendance vers l'entomophagie.

Les contrôles écologiques réalisés dans des localités occupées par *M. opaciventris* ont permis de constater que les ouvrières de cette espèce exploitent le miellat produit par 13 familles d'Hémiptères (voir Tableau 7 présentée plus haut). On peut noter que les Hétéroptères Plataspidae sont autant exploités que les Auchenorrhynches et les Sternorrhynches. Sur le terrain, nous avons observé les ouvrières de *M. opaciventris* construire des abris en particules de terre pour protéger des individus de *Metanaphis saccharis* (Pseudococcidae), de *Leptocentrus paganus* (Membracidae) et *Pentalonia nigronervosa* (Aphididae) sur la partie inférieure de la tige d'un Sapindaceae non identifié, de *Macaranga* sp. (Euphorbiaceae), *Musa* sp. (Musaceae) et *Xanthosoma sagittifolium* (Araceae). En plus du miellat d'Hémiptères, les ouvrières de *M.*

opaciventris récoltent du nectar produit par plusieurs espèces végétales : *Albizia* sp. (Mimosaceae), *Cordia aurentus* (Borraginaceae), *Centrosema pubescens* (Fabaceae), *Vernonia amygdalina* (Compositae), *Costus* sp. (Zingiberaceae), *Pennisetum purpureum*, *Saccharum officinarum* et *Zea mays* (Graminea). Les ouvrières de *M. opaciventris* attaquent très souvent les jeunes branches et bourgeons de *Vernonia amygdalina*, de canne à sucre et de maïs pour récolter de la sève et des jeunes tissus.

En fonction des cas, les fourmis qui récoltent du miellat d'Hémiptère peuvent soit secondairement poser des problèmes de nuisance aux plantes hôtes, soit les protéger indirectement contre des insectes phyllophages. Le rôle de protection joué par les fourmis se révèle à travers leurs activités prédatrices (Beattie, 1985 ; Beccerra & Venable, 1989 ; Del-Claro & Oliviera, 1993). Dans les plantations des régions tropicales et dans les champs de maïs, le rôle protecteur des fourmis associées aux Hémiptères a été noté (Leston, 1973 ; Majer, 1976a, 1976b, 1976c ; Huang & Yang, 1987 ; Perfecto, 1990 ; Dejean et al., 1991 ; Löhr, 1992). Néanmoins dans plusieurs cas, l'association fourmi-hémiptère a pour conséquence la prolifération de ces derniers et l'augmentation rapide des dommages causés aux plantes, particulièrement lorsque les Hémiptères protégés sont les vecteurs de maladies des plantes (Way & Khoo, 1992). C'est le cas dans la région de Yaoundé de *M. opaciventris* qui protège *Peregrinus maidis* sur du maïs. *P. maidis* est connu comme étant le vecteur de nombreuses maladies virales spécifiques et non spécifiques du maïs, capables de se développer sur de la canne à sucre (Dejean et al., 1996, 1997a).

3. Aptitudes prédatrices de *Myrmicaria opaciventris* Emery

3.1. Introduction

Depuis de longues années de coexistence il s'est développé entre les fourmis et les termites des interactions d'ordre trophique dans lesquelles les fourmis jouent le rôle de prédateurs tandis que les termites résistent en développant des stratégies appropriées (Hölldobler & Wilson, 1990). Les termites sont connus comme étant particulièrement nuisibles pour plusieurs plantes cultivées en milieux tropicaux. C'est le cas en Afrique Centrale où *Microtermes subhyalinus* (Isoptera : Termitidae) cause d'importants dégâts dans les plantations de maïs, d'arachide et de canne à sucre en attaquant les tiges à partir de la base (Wood et al., 1980 ; Mora et al., 1996 ;

Umeh & Ivbijaro, 1997 ; Umeh et al., 1999). J'ai donc étudié le comportement de chasse des ouvrières de *Myrmicaria opaciventris* dans le but de déterminer si l'on peut les utiliser comme auxiliaire de contrôle biologique contre ces termites. En effet, compte tenu des qualités biologiques développées au chapitre précédant, l'impact des ouvrières de cette fourmi dans la nature peu être considérable (voir Suzzoni et al., 1994 ; Kenne & Dejean, 1997, 1998, 1999a, 1999b).

J'ai émis l'hypothèse suivant laquelle c'est certainement suite à une flexibilité comportementale élevée que les ouvrières de cette espèce de fourmi capturent dans la nature une variété importante de proies (cf. Kenne & Dejean, 1999b). Le phénomène fréquemment noté chez les fourmis prédatrices de termites est l'élimination des soldats avant l'attaque et la capture des ouvriers (Hölldobler & Wilson, 1990). Ces paramètres sont très importants car chez les fourmis prédatrices, le coût énergétique lié à la maîtrise et au transport des proies est généralement un paramètre important qui détermine la stratégie de chasse adoptée (la stratégie en solitaire *contre* la stratégie coopérative) (Hölldobler & Wilson, 1990 ; Schatz et al., 1997). J'ai donc étudié sur le terrain les stratégies adoptées par les ouvrières chasseuses expérimentées issues de 5 colonies de *M. opaciventris*. Des termites de taille et d'agressivité différente ont été utilisés comme proies :

- (1) des ouvriers de *Microcerotermes fuscotibialis* Sjoestedt (3 à 4 mm de long) et de *Macrotermes bellicosus* Smeathman (4 à 6 mm) ;
- (2) des petits soldats de *Ma. bellicosus* (6 à 8 mm), et des grands soldats (12 mm).

Etant donné que les ouvrières de *M. opaciventris* qui mesurent environ 5 à 8 mm de long sont capables de capturer des insectes de grande taille (jusqu'à 6 cm de long) (Kenne & Dejean, 1999b), j'ai émis l'hypothèse selon laquelle elles présentent une stratégie de chasse en groupe. Parmi les espèces de fourmis prédatrices à régime alimentaire généraliste, la stratégie de chasse en groupe est connue chez les fourmis légionnaires qui forment des fronts de chasse, et chez les fourmis arboricoles du genre *Oecophylla* (Hölldobler & Wilson, 1978). Dans les deux cas, les colonies sont de grande taille. Chez les fourmis légionnaires, les ouvrières fourragent en groupe juste durant les raids effectués dans la nature tandis que les ouvrières d'*Oecophylla* effectuent une chasse à l'affût dans leur territoire (Dejean, 1990 ; Hölldobler & Wilson, 1990 ; Gotwald, 1995). Dans les 2 cas ces espèces ont développé un système de recrutement local ou à courte portée pour inviter plusieurs congénères à la capture d'une proie de grande taille. La conséquence est une attaque conjointe qui aboutit à la formation d'une pelote d'ouvrières qui écartèlent et découpe la proie en morceaux. Or *M. opaciventris* présente de larges colonies et une stratégie de

nidification (cf. Chapitre précédant) comparables aux fourmis légionnaires ou arboricoles. J'ai donc mené des expériences dans le but de déterminer dans quelle mesure son comportement prédateur (c'est-à-dire la chasse en groupe, le recrutement local, et l'écartèlement des proies) pourrait être rapproché à la situation décrite chez les fourmis légionnaires et les fourmis arboricoles dominantes. J'ai également contrôlé si les ouvrières ont tendance à fourrager très souvent au niveau des emplacements où elles ont déjà obtenu une récompense en termes de proie de grande taille. Durant les séances d'observation, les individus de sauterelles (Tettigoniidae *Homorocoryphus* sp. ; 10 à 20 mm et 40 à 50 mm de long) ont été utilisés comme des proies. Les tibias des sauterelles sont détachés pour les empêcher de sauter. En effet cette situation expérimentale simule ce qui se passe en réalité dans la nature durant la phase finale de capture. Si les adultes de sauterelles pourvus d'ailes s'échappent fréquemment lors d'attaques de fourmis en s'envolant, les larves même de grande taille perdent généralement une patte postérieure durant le combat. Même si elles échappent en sautant elles atterrissent une fois de plus sur l'aire de chasse de *M. opaciventris* où elles sont attaquées par d'autres ouvrières. Elles perdent alors très souvent la seconde patte postérieure et sont maîtrisées. Une pelote d'ouvrières se forme sur la proie, l'immobilisant puis l'écartelant avant de la découper en morceaux facilement transportables.

La fondation représente le stade de développement le plus vulnérable dans la vie de la colonie de fourmis (Oster & Wilson, 1978 ; Hölldobler & Wilson, 1990 ; Herbers, 1993). Dans le cas des fondations claustrales les réserves des reines s'épuisent rapidement car elles sont utilisées pour nourrir le premier couvain. Ainsi, le devenir de la jeune société dépend très vite de l'efficacité des premières ouvrières à collecter dans la nature des substances nutritives d'origine animale (proies) et/ou végétales. Le comportement prédateur des ouvrières de fourmis est largement documenté (Dejean et al., 1990, 1999a, 1999b ; Schatz et al., 1997, 1999a, 1999b ; Corbara & Dejean, 2000 ; Kenne et al., 2000a ; Orivel et al., 2000). Mais, l'ontogenèse de ce comportement est resté très peu connue si l'on excepte les observations de Dejean & Lachaud (1991, 1992). Ces auteurs ont montré que chez la Ponerine *Ectatomma tuberculatum*, les ouvrières issues des fondations présentent des stratégies de prédation différentes de celles observées chez les ouvrières issues des colonies déjà établies. Néanmoins l'efficacité prédatrice des premières ouvrières issues des fondations reste inconnue, surtout lorsqu'elles se livrent pour la première fois à l'activité de chasse. Cette aptitude garantirait un approvisionnement suffisant de la jeune colonie en produits alimentaires protéiques. Pour cette raison, nous avons vérifié si les jeunes ouvrières issues des fondations de *M. opaciventris* recherchent dans la nature juste des

liquides sucrés et des cadavres d'insectes ou si elles sont capables de capturer des proies dès la première sortie du nid. L'efficacité prédatrice des ouvrières de *M. opaciventris* issues d'un nid mature large de 350 cm de diamètre extérieur a été étudiée dans la nature (expérience A) en suivant le protocole décrit par Kenne et al. (2000a). Les observations ont été répétées sur des jeunes ouvrières issues des élevages au laboratoire de fractions de 5 colonies (température : 23 à 25°C ; humidité relative de l'air : 74 à 82%) et placées en situation de régulation sociale (les fourrageuses expérimentées ont été extraites des élevages dès que les jeunes ouvrières ont émergé) (expérience B). Les observations ont enfin été réalisées sur les jeunes ouvrières issues des fondations en pléomérose et en haplomérose (expérience C). Etant donné que les ouvrières chasseuses de la situation A sont très expérimentées (Dejean et al., 1999a ; Kenne et al., 2000a), j'ai considéré leur comportement comme référence durant les études sur les jeunes individus (situations B et C).

3.2 Impact de *Myrmicaria opaciventris* Emery sur une prolifération de chenilles

Nous avons observé sur le terrain (en forêt secondaire et en bordure des champs de cacaoyers) durant la période de prolifération des larves d'*Acchea catocaloides* (Lepidoptera, Noctuidae) qu'après avoir défolié les plantes, chaque larve de ce papillon produit un fil de soie qu'elle utilise comme parachute pour atterrir au niveau du sol. Suivant la zone d'atterrissage, deux situations se sont présentées.

(1) Parmi les larves qui ont atterri dans le territoire de *M. opaciventris*, 88,2% ont été attaquées et tuées comme des proies (n = 152), 8,5% ont échappé aux fourmis, 2,7% ont été capturées par *Oecophylla longinoda* et 0,6% par *Camponotus acvapimensis*.

(2) Parmi les larves qui ont atterri hors du territoire de *M. opaciventris* (n = 173) 35,3% ont été capturées par les ouvrières d'autres espèces de fourmis (5,2% par *M. opaciventris* ; 15,6% par *O. longinoda* ; 9,9% par *Camponotus acvapimensis* ; 4,6% par *C. melacnecnemis*) tandis que 64,7% ont échappé à la prédation par les fourmis.

La différence entre les deux situations est significative ($P < 0,001$). Les larves de papillon non capturées se déplacent sur le sol à la recherche de nourriture ou d'une logette pour se cacher. Plusieurs d'entre elles ont été ensuite capturées par les ouvrières de fourmis, particulièrement celles qui ont traversé les territoires de *M. opaciventris*. Nous avons noté qu'au niveau d'une

parcelle de culture d'arachide proche du territoire de *M. opaciventris* les plantes sont peu ou pas attaquées tandis que les parcelles situées plus loin ont présenté des plantes fortement défoliées.

3.3. Comportement de capture des individus de termites

J'ai constaté que dans la nature, les ouvrières de *M. opaciventris* fourragent en groupe, chaque individu étant en permanence entouré de 4 à 10 congénères situés dans un rayon de 20 cm. Ces ouvrières se déplacent suivant un parcours sinueux, les apex d'antennes largement écartés. Face aux individus de termites ou de sauterelles, les ouvrières de *M. opaciventris* présentent des séquences de plusieurs actes de comportement dont la finalité est de permettre la capture (cf. Fig. 15, 16, 17 et 18).

Détection des proies. Les ouvriers de *Microcerotermes fuscotibialis* isolés sont détectés au contact ($P = 0,024$) alors que ceux de *Macrotermes bellicosus* sont détectés indifféremment au contact ou à une distance pouvant aller jusqu'à 4 mm ($P = 0,49$). Les soldats de *Ma. bellicosus* et les groupes de termites sont eux détectés à distance (petit soldats : $P = 0,006$; grands soldats : $P < 0,001$; termites groupés : $P < 0,001$). Les groupes de *Mi. fuscotibialis* sont détectés à distance (les comparaisons aux autres types de proies montrent des différences significatives ; Tableau 9). Les proies détectées à distance sont de plus grande taille que celles détectées au contact (taille médiane : 12 mm ; $n = 110$ versus 4,3 mm ; $n = 59$; test de Mann-Whitney : $U = 980$; $P < 0,001$).

Saisie des proies. Après la détection, les phases d'approche et de palpation antennaire sont courtes (moyenne $\pm$ écart type : $2,3 \pm 0,6$ secondes et $1,7 \pm 0,8$ secondes respectivement ; $n = 141$). Les ouvriers de *Mi. fuscotibialis* et les petits soldats de *Ma. bellicosus* sont saisis indifféremment par la tête, les appendices ou l'abdomen ($P = 0,176$ et $P = 0,167$ respectivement). Par contre, les ouvriers de *Ma. bellicosus* sont saisis de préférence par l'abdomen ($P = 0,002$) tandis que les grands soldats le sont au niveau des appendices ($P = 0,022$) (Fig. 15).

Utilisation du venin. Après la saisie, les proies de grande taille sont tirées en arrière ou soulevées, et l'ouvrière répand le venin sur la cuticule. La fréquence d'utilisation du venin augmente en fonction de la taille de la proie (ouvrier de *Mi. fuscotibialis* vs. *Ma. bellicosus* : $P =$

0,049 ; ouvriers de *Ma. bellicosus* vs. petits soldats : $P = 0,008$; pas de différence entre les petits et les grands soldats de *Ma. bellicosus* : $P = 0,49$).

Stratégie de recrutement. Les ouvrières de *M. opaciventris* utilisent deux stratégies de chasse : la chasse en solitaire pour la capture des petites proies (voir Fig. 16) et la stratégie coopérative qui nécessite le recrutement de congénères pour la capture des grosses proies (voir Fig. 17). Dans ce dernier cas, l'ouvrière lâche momentanément la proie, s'excite autour d'elle et réalise plusieurs séquences de "nouvelle saisie – traction arrière – relâchement de la proie". Ce comportement attire les congénères situées à 10 ou 15 cm du site de combat. Ce comportement est amplifié par la première recrutée qui se comporte comme la recruteuse, attirant 7 à 25 ouvrières sur place en quelques secondes. Le venin attire également les congénères : des essais avec des sauterelles ont montré que les individus du lot de contrôle (confrontés à des sauterelles non imprégnées du venin de *M. opaciventris*) arrivent significativement plus tard que ceux du lot expérimental (confrontés à des sauterelles qui ont été attaquées et imprégnées de venin) (moyenne $\pm$ écart type : $58,8 \pm 6,5$ secondes *versus* $42,1 \pm 2,3$ secondes ; test de Wilcoxon : $W = -50,0$; $T+ = 8,0$; $T- = -58,0$; $P = 0,024$). Ces sauterelles étaient écartelées par quelques ouvrières une minute après leur introduction sur l'aire de chasse ($2,3 \pm 0,7$ ouvrières *versus* $4,7 \pm 0,4$; $W = 57,0$; $T+ = 61,5$; $T- = -4,5$; $P = 0,007$).

Tableau 9. Comparaisons statistiques des cas de détection à distance en fonction des types de proie (les pourcentages des données comparées et les nombres des cas sont présentés dans les figures 15 et 16). 1 = ouvriers de *Microcerotermes fuscotibialis* ; 2 = ouvriers de *Macrotermes bellicosus* ; 3 = petits soldats de *Ma. bellicosus* ; 4 = grands soldats de *Ma. bellicosus* ; 5 = groupes de 15 ouvriers de *Microcerotermes*. α' = seuil de signification corrigé en utilisant la procédure séquentielle de Bonferroni (Rice, 1989). * = différence significative

Comparaisons	Seuil corrigé α'	Probabilité de risque
1 vs. 2	0,025	0,465
1 vs. 3	0,013	0,012 *
1 vs. 4	0,007	0,001 *
1 vs. 5	0,005	<0,001 *
2 vs. 3	0,017	0,056
2 vs. 4	0,010	0,007 *
2 vs. 5	0,006	0,002 *
3 vs. 4	0,025	0,057
3 vs. 5	0,006	<0,001 *
4 vs. 5	0,009	0,003 *

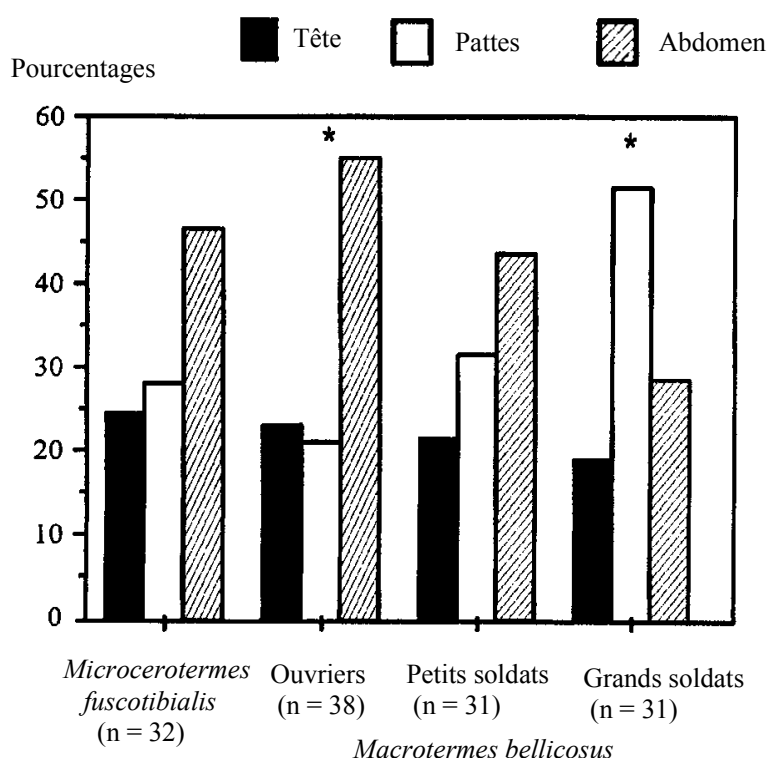


Figure 15. Partie du corps de la proie saisie par l'ouvrière de *Myrmica opaciventris*. La comparaison statistique des 4 catégories de proie n'a pas montré de différence significative (test de contingence 3x3 : probabilité exact de Fisher : $P = 0,23$). * = différence significative

L'efficacité du recrutement à courte portée suggère l'implication dans le phénomène des signaux chimiques odorantes (phéromones), de la vision et des signaux acoustiques comme c'est le cas chez *Myrmica brunea*, *M. eumenoides* et *Ectatomma ruidum* (Kaib & Dittebrand, 1990 ; Baumann & Kaib, 1994 ; Rastogi et al., 1997 ; Schatz et al., 1997). Chez *M. opaciventris* le recrutement local (c'est-à-dire à courte portée) ne peut pas être expliqué par la perception visuelle des battements des proies comme c'est le cas chez certaines espèces de fourmis comme *Pheidole pallidula*, *Ectatomma ruidum* et *Oecophylla longinoda* (voir Dejean, 1990 ; Detrain & Deneubourg, 1997 ; Schatz et al., 1997). Les ouvrières recrutées forment une pelote sur la proie, un comportement bien connu chez les fourmis légionnaires et chez les *Oecophylla* (Dejean, 1990 ; Hölldobler & Wilson, 1990 ; Gotwald, 1995). Cette forme de recrutement confère aux ouvrières un avantage certain lors de la compétition interspécifique (voir de Biseau et al., 1997).

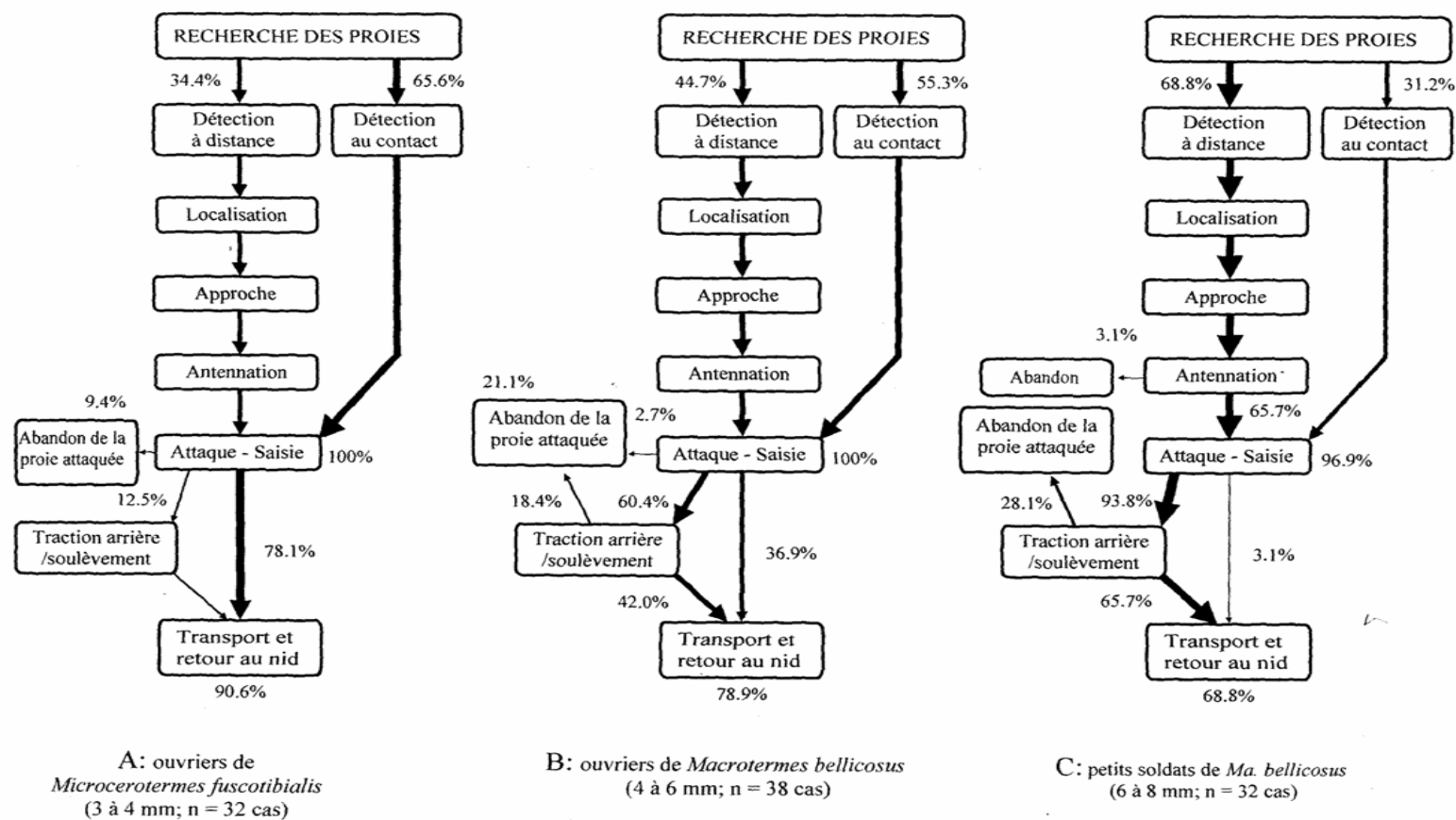
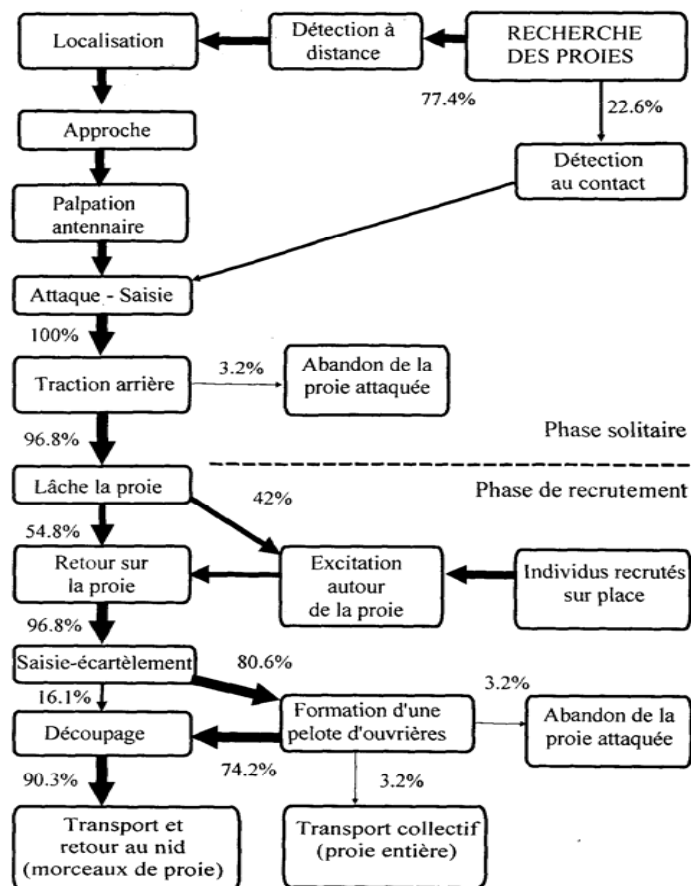
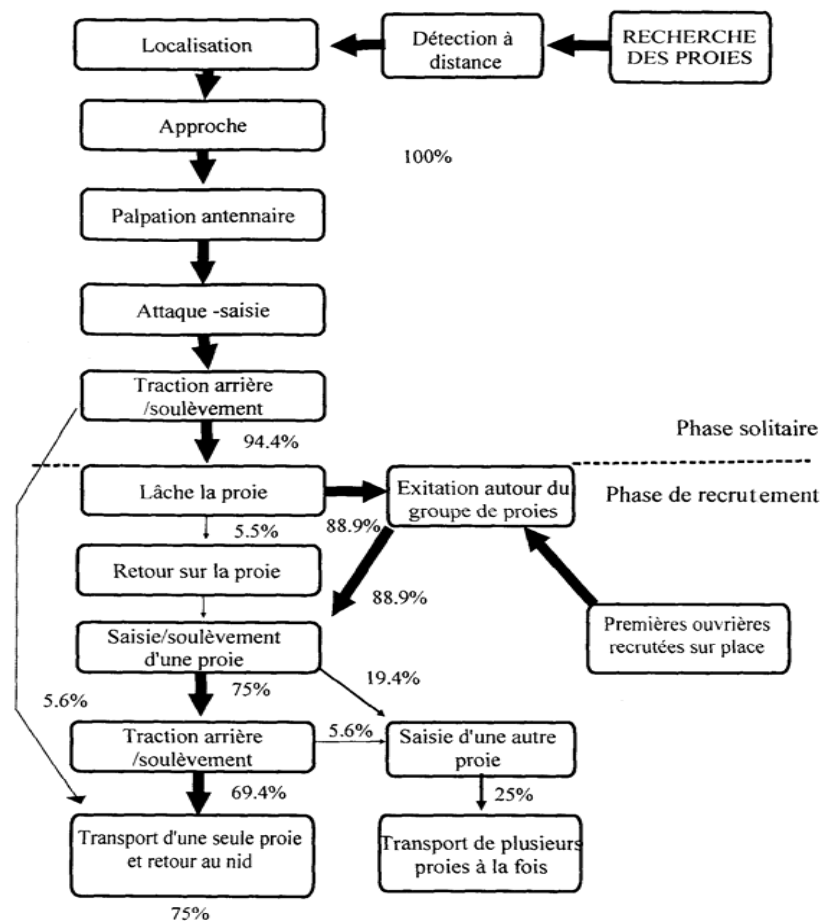


Figure 16. Diagrammes comportementaux de capture des individus de termite à l'aide d'une stratégie solitaire.



A: Grands soldats de *Macrotermes bellicosus* (12 mm; n = 31 cas)



B: Groupes de 15 ouvriers de *Microcerotermes fuscotibialis* (12 mm; n = 31 cas)

Figure 17. Diagrammes comportementaux de capture des sauterelles isolées et des groupes d'ouvriers de termite par une stratégie coopérative.

Transport des proies. Durant l'attaque des grosses proies, le recrutement des congénères sur le site de combat s'arrête lorsqu'une ouvrière a saisi la proie par un appendice et a commencé à la tirer en arrière, déclenchant le même comportement chez les autres ouvrières, si bien que la proie est écartelée, rapidement immobilisée et découpée avant le transport au nid. Les morceaux de grands soldats de termite et les ouvriers de termites entiers sont transportés individuellement, tandis que les gros morceaux de proies et parfois des grosses proies entières sont transportés par des groupes d'ouvrières (grands soldats de *Ma. bellicosus* : 2 à 6 ouvrières : $4,4 \pm 1,0$; $n = 22$) jusqu'à la tranchée la plus proche où s'achève le découpage. Les grands soldats de *Ma. bellicosus* sont plus souvent capturés que les ouvriers et les petits soldats du même termite ($P = 0,022$). Notons que les grands soldats de *Ma. bellicosus* ont été abandonnés dans 3,2% des cas seulement. Le transport des proies par des groupes d'ouvrières est bien connu chez les fourmis légionnaires et chez les fourmis du genre *Oecophylla*. Ce comportement permet d'éviter assez vite l'intervention des compétiteurs. Tout comme les fourmis légionnaires, les ouvrières de *M. opaciventris* découpent les proies de grande taille sur le site de capture tandis que les *Oecophylla* emportent entièrement leurs proies même celles de petite taille (Hölldobler & Wilson, 1990 ; Gotwald, 1995 ; Wojtusiak et al., 1995).

En somme chez *M. opaciventris*, 4 facteurs essentiels permettent la capture des termites : (1) la morphologie des ouvrières ; (2) le comportement de chasse coopérative ; (3) le recrutement à courte portée ; et (4) les différents actes de comportement déjà décrits chez d'autres espèces de fourmis. Les ouvrières expérimentées de *M. opaciventris* issues des colonies matures présentent une forte flexibilité du comportement alimentaire et elles sont capables de capturer des proies variées dans la nature (Kenne & Dejean, 1999b). Les grands soldats de termite semblent être les premières cibles des ouvrières de *M. opaciventris*. Ces soldats sont détectés à distance et capturés pour faciliter l'accès aux ouvriers. *M. opaciventris* élimine ces soldats de termite de la même façon que les Dorylinae qui écartèlent leurs proies et forment une pelote d'individus sur cette dernière. Cette stratégie de capture diffère de celle des Ponerinae termitophages dont les ouvrières paralysent leurs proies en les piquant avec leur aiguillon vulnérant (Hölldobler & Wilson, 1990 ; Dejean et al., 1999c). Nos observations suggèrent que les ouvrières de *M. opaciventris* sont capables de percevoir un risque mortel associé à la capture des proies de grande taille, avant de la saisir. Les soldats de termite (proies de grande taille et très agressives) sont attaqués avec prudence, à la manière d'autres espèces de fourmis (voir Schatz et al., 1997).

Durée de capture des proies. Les différences entre les durées de capture des ouvriers de termite isolés et les durées de capture des petits soldats de termite ne sont pas significatives. Par contre, la durée de capture des grands soldats de termite est significativement supérieure à la durée de capture des ouvriers de termites isolés, et même supérieure à la durée de capture des groupes de 15 ouvriers de *Microcerotermes*. Ce qui suggère que la phase d'écartèlement dure assez longtemps (cf. Tableau 10).

Tableau 10. Comparaison des durées de capture notées en fonction du type de proie. Les analyses *à posteriori* ont montré des différences significatives entre les valeurs médianes des 5 groupes de traitement (test multiple de Kruskal-Wallis : $H = 123,6$; $ddl = 4$; $P < 0,001$). Les comparaisons 2 à 2 sont faites suivant la procédure de Dunn. Les effectifs sont présentés dans les figures 16 et 17.

Types de proies	Durée moyenne $\pm$ écart type (en seconde)	Durée médiane (en seconde)
1. Ouvriers de <i>Microcerotermes</i>	$37,0 \pm 25,2$	30,5
2. Ouvriers de <i>Macrotermes</i>	$35,9 \pm 23,0$	40,5
3. Petites soldats de <i>Macrotermes</i>	$15,6 \pm 5,3$	15,0
4. Grands soldats de <i>Macrotermes</i>	$576,8 \pm 234,3$	600,0
5. Groupes de 15 <i>Microcerotermes</i>	$143,6 \pm 85,1$	125,0

Test de Dunn

1 vs. 2 : $D = 2,159$; $Q = 0,184$

2 vs. 4 : $D = 91,616$; $Q = 7,726$ *

1 vs. 3 : $D = 28,641$; $Q = 2,341$

2 vs. 5 : $D = 55,334$; $Q = 4,862$ *

1 vs. 4 : $D = 89,457$; $Q = 7,255$ *

3 vs. 4 : $D = 118,098$; $Q = 9,577$ *

1 vs. 5 : $D = 53,175$; $Q = 4,473$ *

3 vs. 5 : $D = 81,816$; $Q = 6,882$ *

2 vs. 3 : $D = 26,482$; $Q = 2,256$

4 vs. 5 : $D = 36,282$; $Q = 3,026$ *

* = $P < 0,05$

3.4. Capture des proies de grande taille

Le diagramme de la figure 18 permet de constater que les sauterelles de 10 à 20 mm de long sont détectées soit à distance, soit au contact (différence non significative : $P = 0,24$) tandis que les 21 sauterelles testées de 40 à 50 mm de long ont toutes été détectées à distance (comparaison entre les deux gammes de tailles de sauterelles : $P = 0,0004$). Les phases d'approche et de palpation antennaire sont rapides même lorsque les proies sont détectées à distance. Les deux formes de sauterelles ont été saisies par une patte ($P = 0,005$ et $P = 0,03$ pour les sauterelles de 10 à 20 mm et de 40 à 50 mm respectivement) et tirées en arrière. Cette posture permet aux ouvrières de fléchir le gastre pour appliquer le venin sur la cuticule de la proie.

La différence principale est que les sauterelles de 10 à 20 mm de long ont été attaquées au départ par une seule ouvrière tandis que les sauterelles de 40 à 50 mm de long ont été simultanément attaquées par 2 à 7 ouvrières.

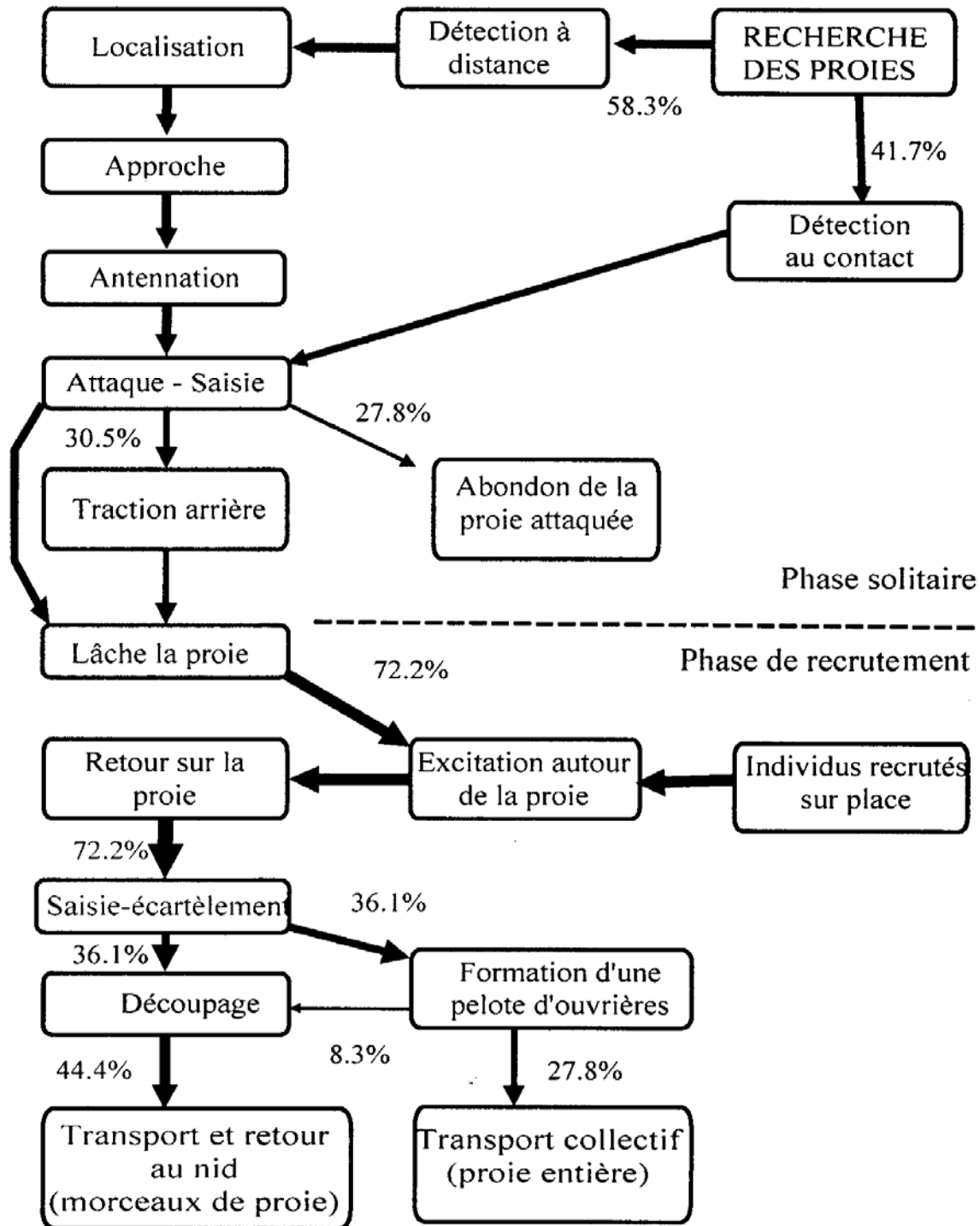


Figure 18. Diagramme d'actes de comportement durant la capture des larves de la sauterelle *Homorocoryphus* sp. (10 à 20 mm de long ; n = 36 cas)

J'ai constaté qu'avant l'application du venin 27,8% de sauterelles de 10 à 20 mm de long étaient abandonnées par les premières ouvrières découvreuses de la proie. Néanmoins quelques secondes après de nouveaux congénères redécouvrent cette proie et l'attaquent. Ainsi, toutes les proies testées ont été

capturées et transportées au nid. Puisque les sauterelles de 40 à 50 mm de long étaient attaquées simultanément par plusieurs ouvrières, elles n'ont jamais été complètement abandonnées. Quelques ouvrières pouvaient de temps en temps les relâcher et les ressaisir jusqu'au moment où l'immobilisation totale avait lieu suite à l'écartèlement par l'ensemble des ouvrières associées.

Pour les sauterelles de 10 à 20 mm de long, après application du venin, l'ouvrière lâche momentanément la proie et semble s'exciter dans la mesure où elle se déplace très rapidement et retourne sur la proie, en suivant un parcours très sinueux matérialisant des boucles. On note alors la répétition d'une séquence de comportement qui consiste à la saisie de la proie, la traction arrière, et la réalisation d'une autre boucle. Ce comportement attire les congénères qui fourragent à une distance de 10 à 15 cm. Un effet autocatalytique a été noté car les premières ouvrières recrutées se comportent de la même façon que les recruteuses. Ce qui entraîne le recrutement à courte portée et en quelques secondes de 4 à 18 congénères. Ce recrutement s'arrête lorsqu'une ouvrière saisie la proie par un appendice et la tire en arrière, déclenchant le même comportement chez les autres ouvrières. La proie est donc immédiatement immobilisée. Certaines ouvrières non engagées dans ce comportement d'écartèlement, montent sur la proie et enduisent la cuticule de cette dernière de leur venin. La proie immobilisée était donc découpée sur place et les morceaux emportés au nid. Le même comportement a été noté durant la capture des sauterelles de 40 à 50 mm de long par 12 à 49 ouvrières recrutées. Ces proies de grande taille étaient dans tous les cas écartelées par un nombre élevé d'ouvrières de fourmi si bien que tous les individus de proie testée étaient totalement découpés sur place avant le transport. A la fin de la séquence, les petits morceaux des proies de grande taille ont été transportés chacun par une seule ouvrière tandis que les morceaux de grande taille ou les sauterelles entières de 10 à 20 mm de long ont été transportés par 2 à 12 ouvrières (moyenne $\pm$ écart type : $7,0 \pm 3,8$ ouvrières ; $n = 20$).

La durée de capture des sauterelles de 40 à 50 mm de long est significativement plus longue que celle notée durant la capture des individus de 10 à 20 mm de long (moyenne $\pm$ écart type : $27,3 \pm 3,1$ mn ; $n = 15$ contre $16,3 \pm 1,1$ mn ; $n = 36$; test de Student : $t = -4,22$; ddl = 49 ; $P < 0,0001$).

J'ai également constaté que durant l'activité de fourragement, chaque ouvrière est entourée par 4 à 10 congénères ($6,87 \pm 0,25$ ouvrières ; $n = 60$) situées dans un rayon de 10 cm. Le nombre d'ouvrières qui se trouvent sur l'aire de chasse augmente significativement durant la phase d'écartèlement et de réalisation de la pelote d'individus sur la proie ($t = -6,31$; ddl = 14 ; $P < 0,0001$). Ce qui indique que le signal de recrutement local noté durant la capture des proies peut être perçu à une forte distance. Une heure après le transport de la proie, le nombre d'ouvrières qui fourragent sur l'aire de chasse est significativement supérieur à celui noté avant l'introduction de la proie ($t = -2,76$; ddl = 14 ; $P = 0,015$) (Fig. 19).

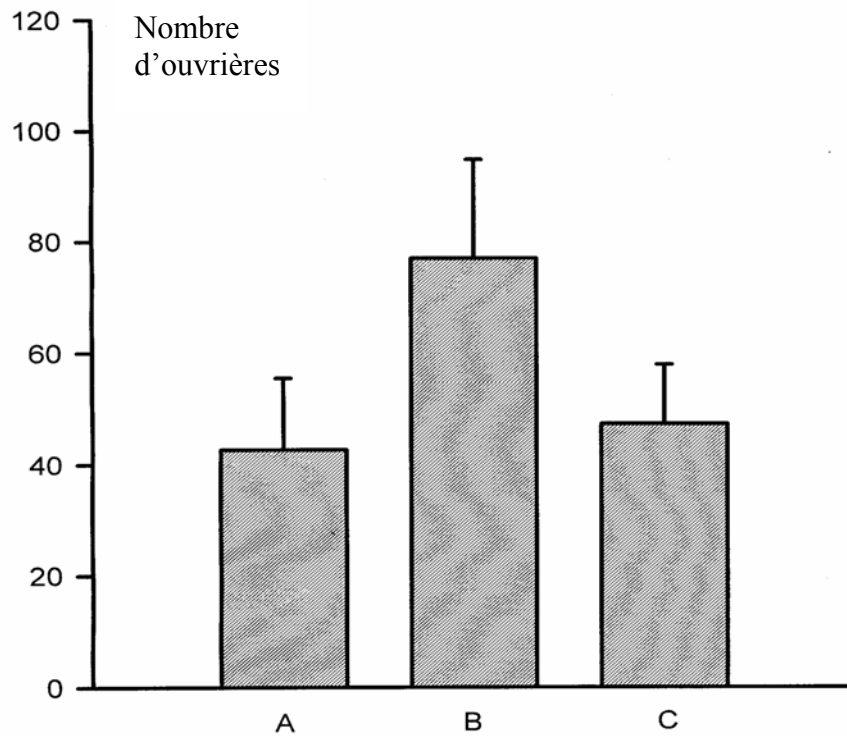


Figure 19. Nombre d'ouvrières fourrageuses retrouvées sur l'aire de chasse expérimentale de 30x50 cm. A = nombre déterminé 5 mn avant l'introduction de la sauterelle de 40 à 50 mm de long. B = nombre déterminé au moment où la proie est écartelée et immobile. C = nombre déterminé une heure après le transport de la proie. Comparaisons statistiques : A contre B : $t = -6,31$; ddl = 14 ; $P < 0,0001$; A contre C : $t = -2,76$; ddl = 14 ; $P = 0,015$; B contre C : $t = 5,45$; ddl = 14 ; $P < 0,0001$.

En utilisant simultanément 2 sauterelles de même taille comme proies, j'ai constaté que le nombre d'ouvrières recrutées est significativement plus faible durant la capture des proies de 10 à 20 mm que durant la capture des proies de 40 à 50 mm ($8,9 \pm 0,6$ ouvrières ; $n = 39$ contre $27,4 \pm 1,6$ individus ; $n = 40$; $t = -10,5$; ddl = 77 ; $P < 0,0001$). Une étude plus approfondie avec les sauterelles de 10 à 20 mm nous a permis de constater que durant la phase de recrutement local des congénères, le nombre d'individus recrutés est fortement corrélé à la taille des proies ($r = 0,651$; $P < 0,001$).

3.5 Aptitude à détecter les proies

La différence entre les 3 groupes d'ouvrières (lots A, B et C) concerne la détection de la proie, la stratégie utilisée (stratégie solitaire contre celle coopérative), et l'efficacité durant la capture des différentes proies testées. Quel que soit le groupe d'ouvrières, les proies ont été détectées au contact ou à une faible distance pouvant atteindre 4 mm. Le taux de détection à distance a varié en fonction de la taille des proies. Les ouvrières expérimentées (A) ont détectées les ouvriers des deux espèces de termites au contact tandis que les ouvrières issues des régulations sociales (B) et des fondations (C) ont détecté les proies à distance. Dès la première sortie du nid, nous avons noté des différences significatives entre les

ouvrières issues des situations A et C, pour la capture de *Macrotermes* (cf. Fig. 20 ; Tableau 11). Les sauterelles de grande taille sont détectées à distance par les ouvrières issues de toutes les situations coloniales.

Les comparaisons des taux de détection à distance (*contre* le taux de détection au contact) chez les ouvrières ayant 6 jours d'expérience et issus des situations B et C n'ont montré de différence significative que lorsque les ouvrières sont confrontées aux sauterelles ou aux *Macrotermes* (Fig. 20 ; Tableau 11).

Tableau 11. Analyses statistiques des données brutes présentées dans la figure 20. Les analyses ont été réalisées à l'aide du test exact de Fisher. Au seuil de signification $\alpha = 0,05$ les probabilités de risque ont été corrigées et ajustées en fonction du nombre de comparaisons simultanées, par la procédure séquentielle de Bonferroni (Rice, 1989). ns = différence non significative ; ** = différence très significative ; *** = différence hautement significative.

Analyse des données recueillies durant la première sortie du nid

Microcerotermes fuscotibialis (Chi carré de Pearson = 20,13 ; ddl = 2 ; $P < 0,001$ ***)

A vs. B : $\alpha' = 0,017$; $P < 0,001$ *** ; B vs. C : $\alpha' = 0,05$; $P = 0,38$ ns ;

A vs. C : $\alpha' = 0,025$; $P < 0,001$ *** ;

Macrotermes bellicosus (Chi carré de Pearson = 13,62 ; ddl = 2 ; $P < 0,001$ ***)

A vs. B : $\alpha' = 0,017$; $P < 0,001$ *** ; B vs. C : $\alpha' = 0,025$; $P = 0,006$ ** ;

A vs. C : $\alpha' = 0,05$; $P = 0,26$ ns ;

Sauterelles (Chi carré de Pearson = 0,41 ; ddl = 2 ; $P = 0,81$ ns)

3.6. Les stratégies de capture adoptées

Les ouvrières des colonies matures (A) capturent en solitaire les 3 types de proies tandis que les ouvrières en situation de régulation sociale (B) et celles issues des fondations (C) utilisent non seulement la stratégie en solitaire mais également la stratégie coopérative. Les ouvrières en situation B utilisent les deux stratégies pour capturer les sauterelles tandis que les ouvrières issues des fondations les utilisent pour capturer les ouvriers de *Macrotermes* et les sauterelles (Fig. 21). Dès leur première sortie du nid, certaines ouvrières en situation B et C étaient capables de réaliser une chasse en groupe. Dans chaque cas, l'ouvrière qui attaque semblait s'exciter. Elle saisie la proie, tente une traction arrière sur cette dernière, la relâche, se déplace très rapidement en suivant un parcours sinueux et retourne sur la proie. Cette séquence d'actes de comportement est observée plusieurs fois et l'ouvrière lâche finalement la proie pour retourner au nid où elle effectue une palpation antennaire rapide des congénères, causant ainsi une agitation au sein du groupe et la sortie de plusieurs ouvrières. Les ouvrières recrutées dont le nombre varie de 4 à 17 individus (effectif moyen $\pm$ écart type : $10,7 \pm 3,2$; $n = 31$ cas) s'éparpillent dans l'arène expérimentale. Certaines recrutées se déplacent progressivement vers la proie, s'arrêtent par moment pour palper le substrat à l'aide de leurs antennes. D'autres recrutées qui ne s'éloignent pas assez de l'ouverture du nid, retournent immédiatement au près du couvain.

La capture des ouvriers de termite par les ouvrières expérimentées (A) se fait en solitaire tandis que les ouvrières issues des situations B et C utilisent la stratégie coopérative pour capturer les sauterelles. Les proies emportées sont découpées en morceaux juste à côté du couvain.

Pour ce qui concerne les durées de capture des proies, nous n'avons pas noté de différences significatives entre les 3 lots de fourmis durant la capture des ouvriers de *Microcerotermes* (stratégie de capture en solitaire dans chaque cas ; Fig. 21). La capture des ouvriers de *Macrotermes* par une stratégie en solitaire est significativement plus courte pour les ouvrières expérimentées (A) que pour les ouvrières non expérimentées (B). De plus, la durée de capture des proies par les ouvrières issues des fondations (C) qui utilisent la stratégie coopérative est significativement élevée. Quant à la capture des sauterelles par la stratégie coopérative, la différence de durée de capture observée entre les ouvrières placées en situation de régulation sociale (B) et les ouvrières issues des fondations (C) n'est pas significative.

L'analyse des taux de réussite lors des captures des proies permet de constater que quel que soit le type de proie, les ouvrières chasseuses (A) sont plus efficaces que les individus non expérimentés issues des situations B et C observés le jour de leur première sortie du nid et six jours plus tard (Fig. 22 ; Tableau 12).

Ainsi dès la sortie du nid, les ouvrières minimales (produites dans les fondations) sont autant efficaces durant la capture des 2 espèces de termite que les jeunes ouvrières de grande taille produites dans les colonies matures. Ces minimales sont par contre très efficaces durant la capture des sauterelles. Au bout de 6 jours, l'efficacité des ouvrières placées en situation de régulation sociale (B) et des ouvrières issues des fondations (C) augmente mais quel que soit le type de proie les individus issus des fondations surpassent leurs homologues en situation de régulation sociale (Fig. 22 ; Tableau 12).

Tableau 12. Analyses statistiques des données brutes présentées dans la figure 22. Les analyses ont été réalisées à l'aide du test exact de Fisher. Au seuil de signification $\alpha = 0,05$ les probabilités de risque ont été corrigées et ajustées en fonction du nombre de comparaisons simultanées, par la procédure séquentielle de Bonferroni (Rice, 1989). ns = différence non significative ; *** = différence hautement significative.

Analyse des données recueillies durant la première sortie du nid

Microcerotermes fuscotibialis (Chi carré de Pearson = 82,4 ; ddl = 2 ; $P < 0,001$ ***)

A vs. B : $\alpha' = 0,017$; $P < 0,001$ *** ;

B vs. C : $\alpha' = 0,05$; $P = 0,223$ ns ;

A vs. C : $\alpha' = 0,025$; $P < 0,001$ *** ;

Macrotermes bellicosus (Chi carré de Pearson = 96,4 ; ddl = 2 ; $P < 0,001$ ***)

A vs. B : $\alpha' = 0,017$; $P < 0,001$ *** ;

B vs. C : $\alpha' = 0,05$; $P = 1,00$ ns ;

A vs. C : $\alpha' = 0,025$; $P < 0,001$ *** ;

Sauterelles (Chi carré de Pearson = 26,9 ; ddl = 2 ; $P < 0,001$ ***)

A vs. B : $\alpha' = 0,017$; $P < 0,001$ *** ;

B vs. C : $\alpha' = 0,05$; $P = 1,00$ ns ;

A vs. C : $\alpha' = 0,025$; $P < 0,001$ *** ;

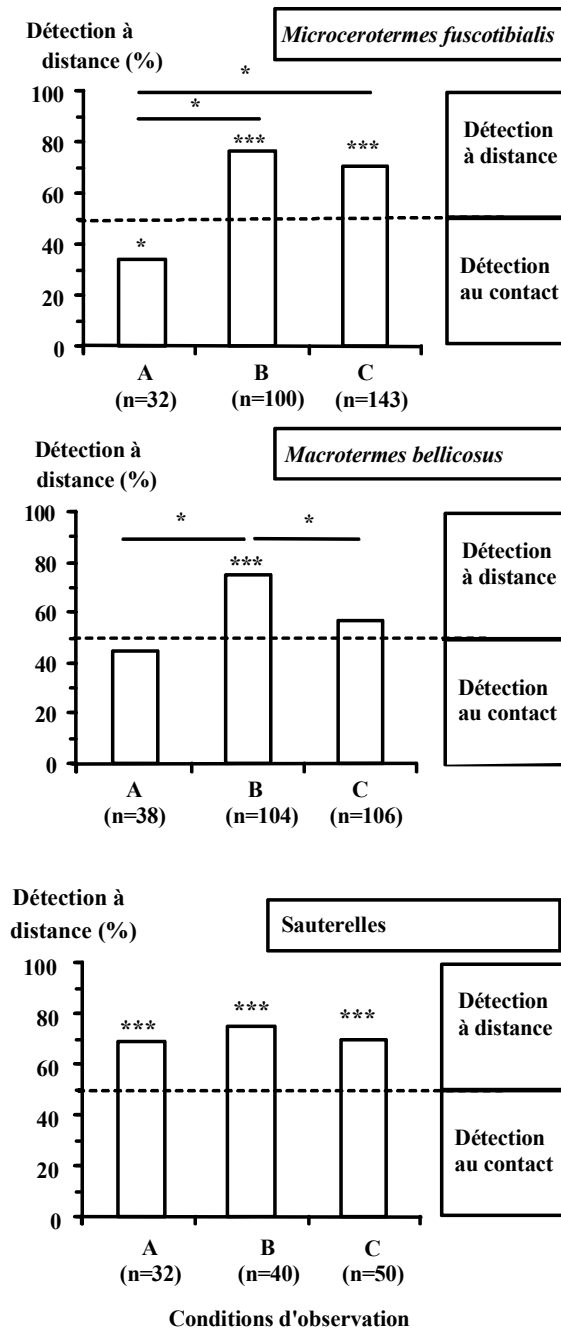


Figure 20. Taux de détection au contact et de détection à distance pour chaque situation de test. A = fourrageuses expérimentées ; B = ouvrières placées en situation de régulation sociale observées dès la première sortie ; C = ouvrières des fondations observées dès la première sortie du nid. Les analyses statistiques sont présentées dans le tableau 11.

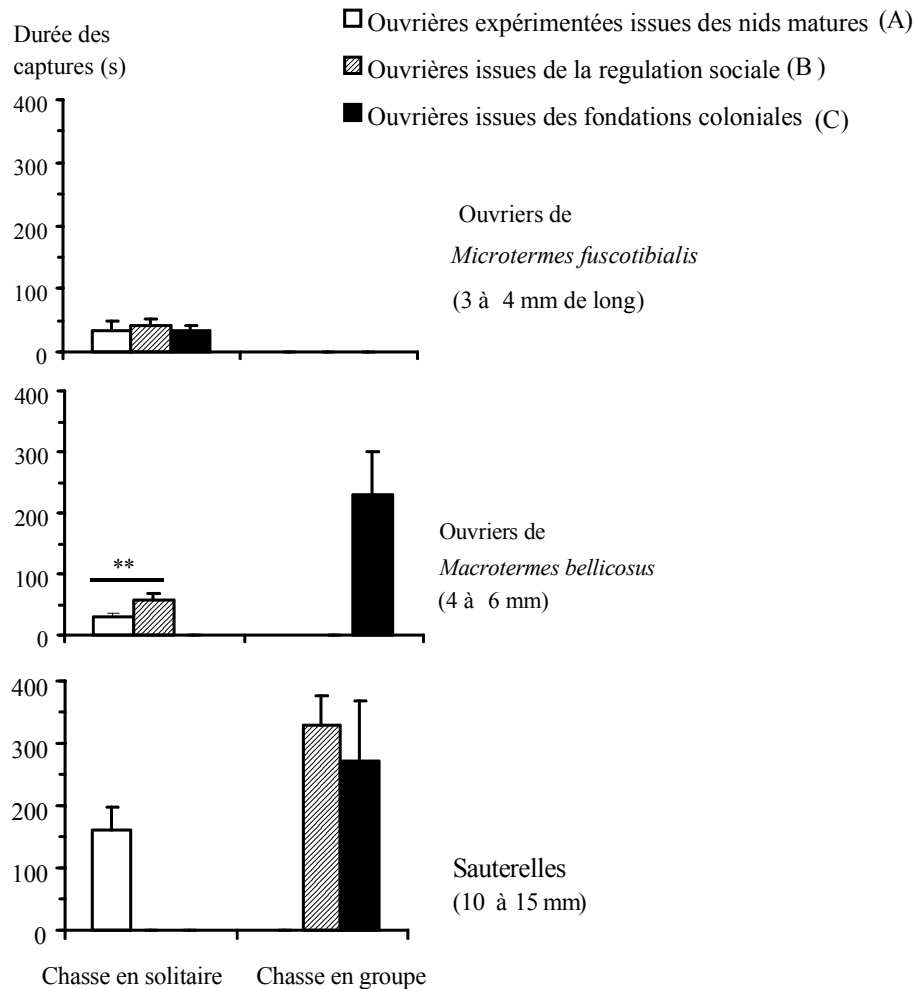


Figure 21. Variation de la durée de capture en fonction du type de proies et du groupe des ouvrières, pour la stratégie de capture en solitaire et la stratégie coopérative. Comparaisons statistiques : *Microcerotermes* : différences non significatives entre les ouvrières issues des 3 lots ($n = 29$; $n = 13$ et $n = 28$ respectivement pour les lots A, B et C) ; test d'ANOVA de Kruskal-Wallis : $H = 4,73$; ddl = 2 ; $P = 0,094$. *Macrotermes* : chasse en solitaire : lots A et B ($n = 30$ et $n = 10$ respectivement) ; test de Mann-Whitney : $U = 355,0$; $P < 0,001$. L'analyse multiple des données issues de la stratégie coopérative notées durant la capture des sauterelles et des *Macrotermes* a montré une différence non significative (sauterelles : $n = 4$ et $n = 17$ pour les lots B et C respectivement ; *Macrotermes* : $n = 10$ pour le lot C). Test d'ANOVA de Fisher : $F_{(2; 28)} = 2,06$; $P = 0,147$. Capture des sauterelles par la stratégie de groupe : lots B et C ($n = 4$ et $n = 17$ respectivement) ; test de Student : $t = 1,15$; ddl = 19 ; $P = 0,264$.

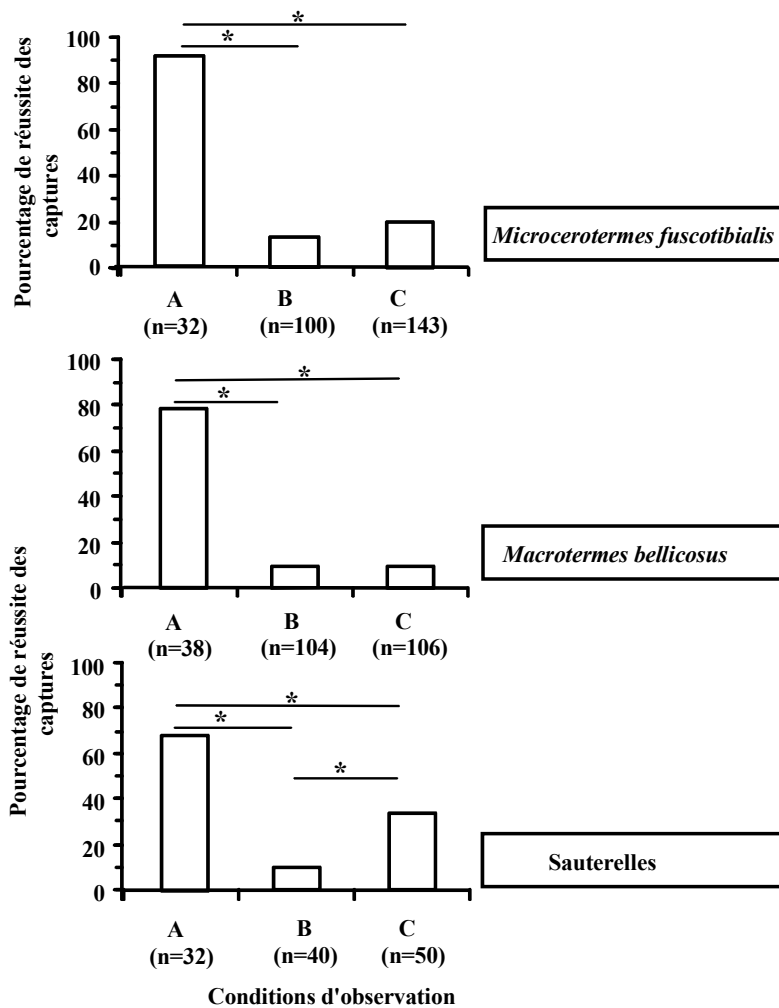


Figure 22. Efficacité du comportement de chasse des ouvrières chasseuses et des jeunes ouvrières placées dans différentes situations. A = chasseuses expérimentées observées dans la nature ; B = jeunes ouvrières issues des élevages placées en situation de régulation sociale ; C = fondations coloniales. Les pourcentages sont calculés par rapport au nombre total des cas et les comparaisons des données brutes ont été réalisées au test exact de Fisher. * = différence significative. Les analyses statistiques sont présentées dans le tableau 12.

Il a été démontré que *M. opaciventris* est une espèce de fourmi à régime alimentaire généraliste, les ouvrières étant d'importants prédateurs d'autres insectes (Kenne & Dejean, 1997, 1999a, 1999b ; Kenne et al., 2000a). Le comportement prédateur de cette fourmi est confirmé dans la mesure où dans les colonies en fondation, cette activité se révèle chez les ouvrières dès leur première sortie du nid. Or contrairement à l'activité d'exploitation des liquides sucrés ou de collecte des cadavres d'insectes, l'activité de chasse présente des risques et nécessite un répertoire comportemental assez diversifié. Cette activité est possible grâce à deux propriétés : (1) l'usage d'un venin à effet topique efficace ; et (2) les fondations en pléomérose qui permettent la production d'une masse ouvrière assez importante. Ces deux propriétés permettent aux fondations d'atteindre facilement la taille critique pour laquelle la perte d'un

individu est d'une influence mineure pour la colonie (cf. Schröder et al., 1996 ; Kenne et al., 2000a, 2000b).

Les ouvrières expérimentées issues des colonies matures (lot A) diffèrent du point de vue comportement de chasse des jeunes ouvrières placées en situation de régulation sociale (lot B) et des ouvrières issues des fondations (lot C). Elles détectent les termites au contact tandis que les autres ouvrières les détectent à distance. La détection à distance par les ouvrières non expérimentées des lots B et C traduit un comportement de prudence, ce qui signifie que ces ouvrières sont capables de percevoir un risque associé à la proie avant de la saisir, comme il a été démontré chez d'autres espèces de fourmis (voir Nonacs & Dill, 1988 ; Dejean et al., 1990 ; Nonacs, 1990 ; Schatz et al., 1997). La notion de perception du risque est une fois de plus notée lorsque les ouvrières expérimentées capturent en solitaire les proies testées (les quelques cas de proies non capturées correspondent en réalité aux proies momentanément abandonnées, rapidement redécouvertes et emportées par les congénères). Les ouvrières issues des conditions B et C capturent les sauterelles (et les ouvriers de *Macrotermes*) par la stratégie coopérative après un recrutement des congénères. Notons que les ouvrières expérimentées présentent des attaques de groupes lorsque les proies sont de taille élevée (Dejean et al., 1999a ; Kenne et al., 2000a).

La durée de capture des proies dépend largement de la stratégie utilisée par les ouvrières (chasse en solitaire *versus* chasse en groupe). Notons que la petite taille des ouvrières issues des fondations n'est pas un handicap pour leur aptitude de chasse. Quant à l'efficacité globale des captures, les ouvrières chasseuses issues des colonies matures qui présentent à la fois la maturation et l'expérience (cf. Schneirla, 1958, 1965 ; Richard, 1974) sont les plus efficaces. Les jeunes ouvrières non expérimentées issues des nids matures et des colonies en fondation sont capables dès la première sortie du nid, de réaliser pour la première fois plusieurs tâches nécessaires pour la capture des proies, y compris le recrutement des congénères. Malgré leur petite taille, les ouvrières issues des fondations sont autant efficaces que les jeunes ouvrières des colonies matures placées en situation de régulation sociale, durant la capture des termites. Elles sont par ailleurs significativement plus efficaces durant la capture des sauterelles. Nous avons donc des arguments qui nous permettent de croire que les ouvrières issues des fondations ont des capacités d'apprentissage supérieures à celles des ouvrières issues des colonies matures.

La stratégie de chasse en groupe est plus évoluée que celle en solitaire car elle implique la coopération de plusieurs individus et permet l'exploitation rapide des proies de taille variée (Schatz et al., 1997). Cette stratégie est bien connue chez les fourmis arboricoles dominantes du genre *Oecophylla* qui ont l'habitude d'exclure de leur territoire, les espèces compétitrices. Les ouvrières gardent leur territoire jour et nuit, chacune étant entourée par des congénères susceptibles de percevoir facilement la phéromone du recrutement local.

4. Conclusion

Chez *M. opaciventris* le régime alimentaire est de type généraliste avec une tendance vers l'entomophagie, comme c'est le cas chez *M. eumenoides* et *M. striata* (Lévieux, 1982, 1983). Toutefois, le caractère opportuniste de *M. opaciventris* lui permet d'être en mesure de consommer tous les types de produits y compris les cadavres d'animaux. Ce régime a probablement contribué au succès de cette espèce dans les environnements anthropisés. De plus cette espèce est capable de réagir très rapidement à une prolifération d'insectes qu'elle capture comme des proies. C'est le cas observé durant les périodes d'essaimage des sexués de fourmis et de termites et même durant la prolifération des chenilles d'*Achea catocaloides* (Lepidoptera, Noctuidae).

M. opaciventris présente un comportement adapté à la capture des termites. Les grands soldats qui défendent les entrées, sont les premières cibles des ouvrières de *M. opaciventris*. Ils sont détectés à distance et sont fortement attaqués et écartelés dès la première sortie des jeunes ouvrières, ce qui permet l'accès facile aux ouvriers de termites bien plus vulnérables comme c'est le cas chez les fourmis légionnaires (Hölldobler & Wilson, 1990). Par ailleurs *M. opaciventris* est capable d'attaquer de nouveaux (petits) ouvriers de termites tout en conservant la première capturée entre les mandibules et de les emporter toutes à la fois comme c'est le cas chez *Pachycondyla tarsata* (Hölldobler & Wilson, 1990 ; Dejean et al., 1993a, 1993b). Son efficacité prédatrice et sa flexibilité comportementale permettent de la proposer comme auxiliaire de lutte biologique contre les termites. Mais son utilisation doit se faire avec précaution et se limiter à la surface du sol, car les ouvrières élèvent sur les plantes des Hémiptères qui sont souvent des vecteurs de maladies (cf. Kenne & Dejean, 1999b).

Les "micrergates" produits dans les fondations coloniales sont aussi efficaces et parfois plus efficaces que les jeunes ouvrières des colonies matures placées en situation de régulation sociale. Ces micrergates semblent donc pré-adaptés pour l'approvisionnement de la jeune colonie en fondation

Chapitre 3

Gestion de la mosaïque de fourmis en milieux anthropisés (cf. article P11)

1. Introduction

La canopée des forêts tropicales et les voûtes d'arbres fruitiers des plantations sont habituellement occupées par des espèces de fourmis dites "dominantes" caractérisées par des colonies très populeuses qui défendent leurs territoires spatiaux contre les compétiteurs intra- et interspécifiques. Elles tolèrent sur leurs territoires, des espèces de fourmis "non dominantes" dont les colonies sont peu agressives et de petite taille. Entre ces deux extrêmes, un statut intermédiaire appelé "sub-dominantes" est souvent reporté chez quelques espèces de fourmis (Majer, 1993). Chez les espèces de fourmis terricoles, Davidson (1998) reconnaît trois formes de dominance :

- (1) **"la dominance numérique"** est définie lorsque dans une communauté une espèce prédomine en terme d'effectif, de biomasse et/ou de fréquence d'occurrence ;
- (2) **"la dominance comportementale"** représente une situation où une espèce prend le dessus dans une compétition interspécifique à cause de ses fortes capacités lors des combats et/ou de son habileté à recruter facilement des congénères ;
- (3) **"la dominance écologique"** représente la combinaison des deux premières formes.

Compte tenu de la rareté des proies dans la canopée, l'activité de chasse ne peut permettre un approvisionnement régulier et suffisant des colonies de fourmis arboricoles. Ainsi, une grande partie de la matière nutritive est constituée de liquides sucrés tels que les exsudats des nectaires extrafloraux et du miellat sécrété par les Hémiptères. Pour compenser la perte de la sève les plantes sont protégées par les fourmis contre les insectes phytophages. Ces fourmis arboricoles organisent donc des chasses en groupe et à l'affût dans le feuillage de la plante (Djiéto-Lordon et al., 2001 ; Richard et al., 2001). C'est ainsi que dans les plantations pérennes des régions tropicales humides, les fourmis arboricoles dominantes sont considérées comme étant des meilleurs auxiliaires de contrôle biologique contre les insectes phytophages, à la condition que leurs hémiptères associés ne soient pas préjudiciables pour les plantes cultivées. En effet, certains hémiptères sont des vecteurs de nombreuses maladies des plantes et posent de sérieux problèmes en agriculture (Way & Khoo, 1992 ; Majer, 1993 ; Dejean et al., 1997b ; Peng et al., 1998a, 1998b).

Dans les plantations d'Afrique intertropicale, la petite taille des arbres fruitiers comparée à la taille élevée des arbres de forêt, permet aux ouvrières d'espèces de fourmis terricoles écologiquement dominantes de monter dans les arbres et d'entrer en compétition avec les espèces arboricoles dominantes.

Au Cameroun c'est souvent le cas des espèces terricoles comme *Crematogaster striatula*, *Myrmicaria opaciventris*, et *Camponotus acvapimensis*. Ces espèces sont très souvent associées à des hémiptères vecteurs de maladies des plantes, si bien que leur présence sur les plantes cultivées devrait être évitée (Majer, 1993 ; Kenne & Dejean, 1999b ; Dejean et al., 2000a, 2000b).

Dans les régions intertropicales d'Afrique, les agronomes ont fréquemment recommandé aux agriculteurs l'usage de plusieurs formes d'insecticides pour lutter contre les insectes nuisibles dans les plantations pérennes. Pour les agronomes, la pulvérisation d'insecticides dans les plantations à différents stades de développement des plantes et en suivant un calendrier strict garantirait un contrôle raisonnable du complexe d'insectes nuisibles (Alghali, 1995). Le résultat est l'extermination immédiate de tous les Arthropodes arboricoles, y compris les espèces de fourmis dominantes car leurs nids sont intensément pulvérisés d'insecticides. J'ai donc émis l'hypothèse selon laquelle les contrôles chimiques interfèrent avec le rôle positif que jouent les fourmis arboricoles dominantes et favorise les espèces de fourmis terricoles capables de fourrager dans les plantes et donc de perdre uniquement quelques ouvrières lors des pulvérisations d'insecticides. Par conséquent, ces espèces peuvent en quelques semaines après l'arrêt de ces pulvérisations, réinstaller leurs hémiptères associés dans ces plantes et/ou de favoriser une prolifération à partir de survivants. J'ai ainsi comparé dans les plantations de citronniers, de goyaviers et de manguiers de la région de Yaoundé, la distribution des espèces de fourmis observées dans la voûte des arbres de ces plantations avec et sans traitements aux insecticides, à celle des espèces de fourmis notée 2 ans après l'arrêt des traitements. Dans ce dernier cas qui favorise la présence simultanée des espèces terricoles et de celles arboricoles sur les plantes, j'ai testé si les espèces les plus abondantes se tolèrent mutuellement. Finalement j'ai vérifié l'influence de l'espèce végétale sur la distribution des hémiptères.

2. Structure de la communauté de fourmis des sites d'étude

Parmi les 11 espèces de fourmis suffisamment abondantes pour être prises en considération durant mes études j'ai noté la présence de 4 espèces terricoles susceptibles de fourrager dans les arbres (*M. opaciventris*, *Pheidole megacephala*, *C. acvapimensis*, et *Paratrechina longicornis*), 3 espèces arboricoles sub-dominantes (*Tetraponera anthracina*, *Cataulacus weissi*, et *Polyrhachis laboriosa*) et 5 espèces arboricoles dominantes (*Atopomyrmex mocquersyi*, *Crematogaster* sp.1, *Crematogaster* sp.2, *Tetramorium aculeatum* et *Oecophylla longinoda*). J'ai réuni les deux espèces de *Crematogaster* car elles étaient très semblables par leur morphologie et leur biologie. En dépit du fait que j'ai noté uniquement une espèce de fourmi par arbre dans la majorité des cas (65,9% des citronniers, 84,1% des goyaviers, et 83,7% des manguiers), les cohabitations jusqu'à 4 espèces de fourmis sur le même arbre ont été également enregistrées. Les traitements à l'aide des insecticides (cas des parcelles de manguiers et de citronniers) ont favorisé la présence des espèces à nidification terriole et qui fourragent dans les arbres,

ce phénomène étant bien perceptible 2 ans après l'arrêt des traitements insecticides (cas des parcelles de goyaviers et des manguiers). Ce qui montre que l'installation des espèces à nidification arboricoles se déroule lentement (cf. Fig. 23).

Dans tous les cas, nous avons noté la non tolérance entre les différentes espèces de fourmis, ce qui montre que durant la phase intermédiaire de 2 ans après arrêt des traitements aux insecticides, toutes les espèces de fourmis retenues durant cette étude étaient en compétition les unes contre les autres pour l'occupation et le fourragement au niveau de la voûte des arbres.

J'ai donc noté que les insecticides éliminent les fourmis arboricoles dominantes et favorisent la présence d'espèces à nidification terrioles capables de fourrager dans les arbres. Deux ans après l'arrêt des traitements aux insecticides ces espèces continuent à être numériquement abondantes dans les arbres, contrairement à ce qui se présente dans les parcelles témoins non traitées. Les espèces à nidification terriole et les espèces arboricoles en voie de réinstallation fourragent sur les mêmes arbres. Ces espèces terrioles "écologiquement dominantes" au sens de Davidson (1998), sont en réalité des espèces envahissantes. Bien que sur leur aire d'origine dans cette étude, *P. megacephala* et *P. longicornis* sont des "tramp species" ou "fourmis vagabondes" fréquemment disséminées à travers le monde par les activités de l'homme car elles nidifient de préférence dans les milieux anthropisés où elles développent de larges colonies (Passera, 1994).

Bien que l'aire de distribution de *M. opaciventris* soit limitée à l'Afrique, elle présente plusieurs caractéristiques communes aux fourmis vagabondes (Kenne & Dejean, 1999a, 1999b). Quant à *Camponotus acvapimensis* c'est une espèce abondante des milieux de savane qui entre très souvent en compétition avec les fourmis arboricoles dominantes dans les plantations de cacaoyers (Majer, 1976a, 1976b).

Récemment, la notion de compétition entre les espèces de fourmis pendant l'établissement et/ou la maintenance de la mosaïque a été remise en cause (voir Ribas & Schoereder, 2002). Néanmoins mes travaux confirment les résultats déjà reportés dans les plantations de cacaoyers par Majer (1976a, 1976b) et dans les plantations de palmiers à huile par Way et Bolton (1997). Le fait que les espèces arboricoles dominantes et celles non dominantes partagent un même arbre n'exclut pas qu'elles peuvent parfois entrer en compétition. Pour l'instant, *Polyrhachis laboriosa* sur les manguiers et toutes les espèces non dominantes sur les goyaviers sont fréquentes 2 ans après l'arrêt des traitements aux insecticides contrairement à la situation dans les parcelles de contrôles (cf. Fig. 23).

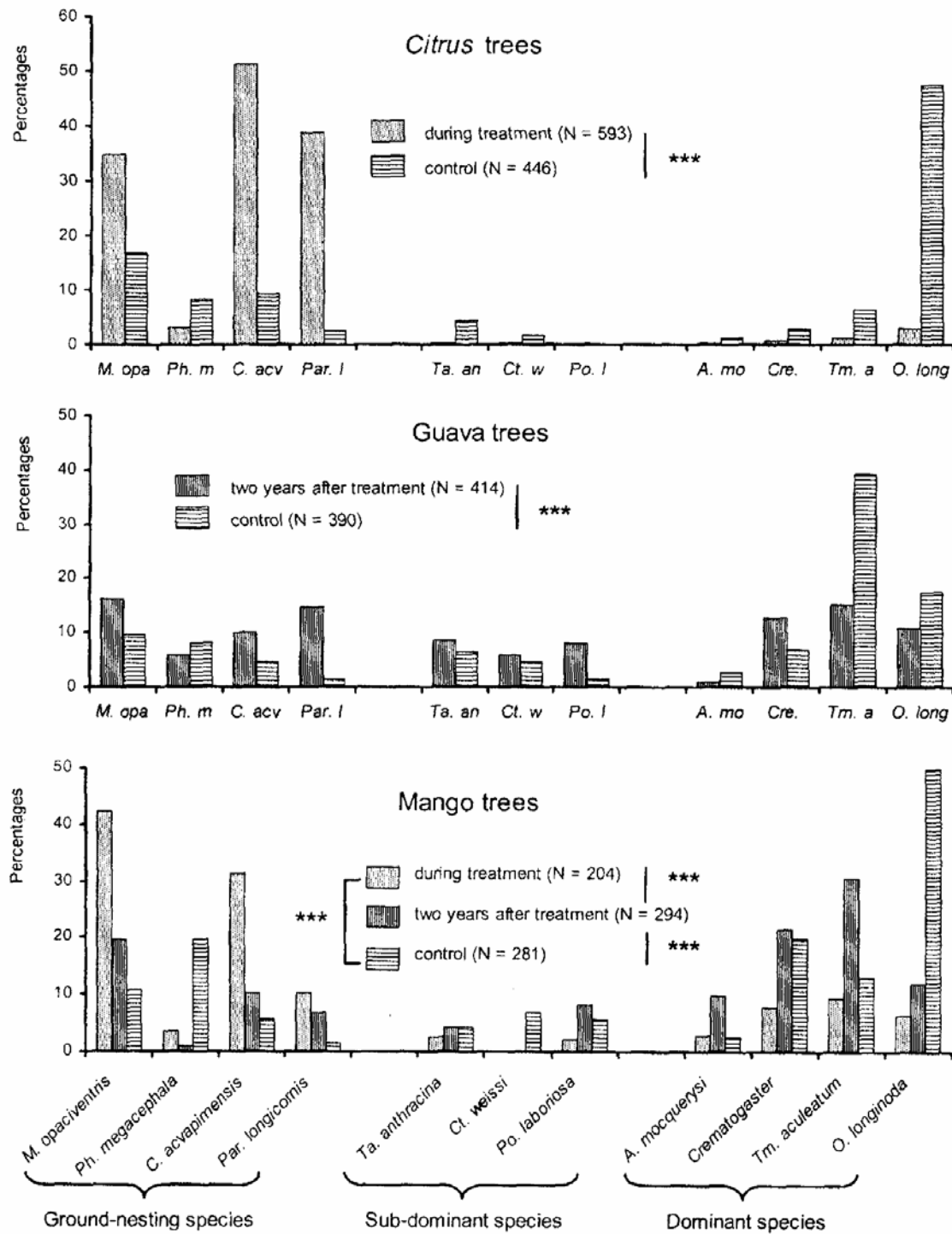


Figure 23. Pourcentages de plantes sur lesquelles les espèces de fourmi ont été retrouvées. Les pourcentages sont calculés par rapport au nombre total de plantes recensées dans les parcelles considérées. Puisque les ouvrières appartenant jusqu'à 4 espèces peuvent être retrouvées sur le même arbre, les pourcentages totaux sont au dessus de 100. Comparaisons statistiques (test chi carré de Pearson pour les citronniers et les goyaviers ; test chi-carré de Pearson et analyse suivant la procédure séquentielle de Bonferroni pour les manguiers) ; *** = $P < 0,001$.

Après l'arrêt des traitements insecticides les espèces arboricoles dominantes et non dominantes sont capables de s'installer dans les arbres encore occupés par les ouvrières d'espèces à nidification terrioles. Cela implique que leurs reines fondatrices et les premières ouvrières des jeunes colonies en fondation parviennent à éviter d'être capturées comme des proies par les fourrageuses d'espèces terrioles. Par la suite, elles réussissent à exclure de l'arbre les espèces terrioles. L'influence de l'espèce végétale a été notée sur la distribution des espèces de fourmis terrioles et des espèces arboricoles. Dans le cas des espèces terrioles, pendant les traitements aux insecticides, *Camponotus acvapimensis* et *Paratrechina longicornis* sont plus fréquentes sur les citronniers que sur les manguiers. Dans le cas des espèces arboricoles *Oecophylla longinoda* est fréquemment retrouvée sur les citronniers et les manguiers tandis que *Tetramorium aculeatum* est surtout notée sur les goyaviers, confirmant ainsi les résultats d'expériences éthologiques (Djiéto-Lordon & Dejean, 1999).

3. La relation entre les fourmis et les Hémiptères

Les espèces de fourmis arboricoles sont fréquemment associées aux Coccidae et Stictococcidae (Tableau 13 ; Fig. 24A, 24B et 24C). L'existence d'une influence de l'espèce végétale est illustrée par les associations limitées à ces deux familles d'hémiptères sur les goyaviers et les manguiers tandis que les associations de 4 autres familles sont notées sur les citronniers. Par contre les espèces terrioles sont associées à une diversité de familles d'hémiptères, y compris les auchenorrhynques et les hétéroptères. L'existence de l'influence de l'espèce végétale est une fois de plus illustrée par l'absence d'associations aux Aleyrodidae, Diaspididae et Margarodidae sur les manguiers, et aux Aleyrodidae sur les goyaviers. Sur les citronniers *Aphis spiraecola* est fréquent. Dans l'analyse multivariée (Fig. 24A', 24B' et 24C') l'axe 1 sépare dans chaque cas les fourmis terrioles des fourmis arboricoles dominantes, illustrant ainsi les différences d'associations de ces deux groupes de fourmis aux hémiptères. Parmi les fourmis arboricoles dominantes, l'axe 2 sépare la paire *Tetramorium aculeatum*, *O. longinoda* de *Crematogaster* spp. tandis qu'en fonction de l'espèce végétale, la fourmi *A. mocquerysi* est ou non, classée dans la même catégorie que *Crematogaster* spp. Parmi les espèces de fourmis terrioles, l'axe 2 sépare la paire *Camponotus acvapimensis*, *M. opaciventris* de la paire *Paratrechina longicornis*, *Pheidole megacephala*. L'influence de l'espèce végétale est clairement illustrée par le comportement de *M. opaciventris* dans les goyaviers.

Tableau 13. Associations fourmis-homoptères sur les trois espèces végétales étudiées.

	Importance agronomique	Familles d'Hémiptères	Citronniers								Goyaviers								Manguiers							
			Espèces terricoles				Espèces arboricoles				Espèces terricoles				Espèces arboricoles				Espèces terricoles				Espèces arboricoles			
			A	B	C	D	E	F	G	H	A	B	C	D	E	F	G	H	A	B	C	D	E	F	G	H
Ster.	Nuisible	Aleurodidae	2	0	1	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Nuisible	Aphididae	4	2	4	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
	Nuisible	Pseudococcidae	3	2	2	2	0	2	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0
	Variable	Coccidae	3	3	2	1	4	2	1	1	3	2	3	1	4	2	1	1	3	3	3	1	3	2	1	1
	Non nuisible	Stictococcidae	1	1	1	1	3	2	4	4	2	1	1	1	3	2	4	4	2	1	1	1	3	2	4	4
	Non nuisible	Diaspididae	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Nuisible	Margarodidae	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Auch.	Nuisible	Membracidae	2	0	3	1	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	2	0	2	1	0	0	0	0
	Nuisible	Jassidae	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	Nuisible	Tettigometridae	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Heter.	Nuisible	Plataspidae	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0

Les séries de lettres en majuscule correspondent aux espèces comparées [*Myrmecaria opaciventris* (A) ; *Pheidole megacephala* (B) ; *Paratrechina longicornis* (C) ; *Atopomyrmex mocquersyi* (E) ; *Crematogaster* spp. (F) ; *Tetramorium aculeatum* (G) ; et *Oecophylla longinoda* (H)]. Les nombres correspondent aux indices d'abondance obtenus sur le nombre total d'arbres de chaque plantation (1 = 100 à 500 individus de la famille d'hémiptère considérée observés dans quelques arbres de la plantation ; 2 = 100 à 500 individus notés dans 10% d'arbres de la plantation ; 3 = plus de 1000 individus par arbre et 10 à 40% d'arbres enregistrés dans la plantation ; 4 = plus de 1000 individus par arbre, et plus de 40% d'arbres enregistrés). Ster. = Sternorrhyncha ; Auch. = Auchenorrhyncha ; Heter. = Heteroptera. Nuisible = famille d'hémiptère fréquemment vecteurs de maladies des plantes cultivées. Variable : seulement dans le cas des Coccidae où plusieurs espèces sont non nuisibles tandis que quelques espèces peuvent proliférer dans les arbres. Non nuisible : familles d'hémiptères bien tolérées par les plantes et qui posent peu de problèmes aux arbres.

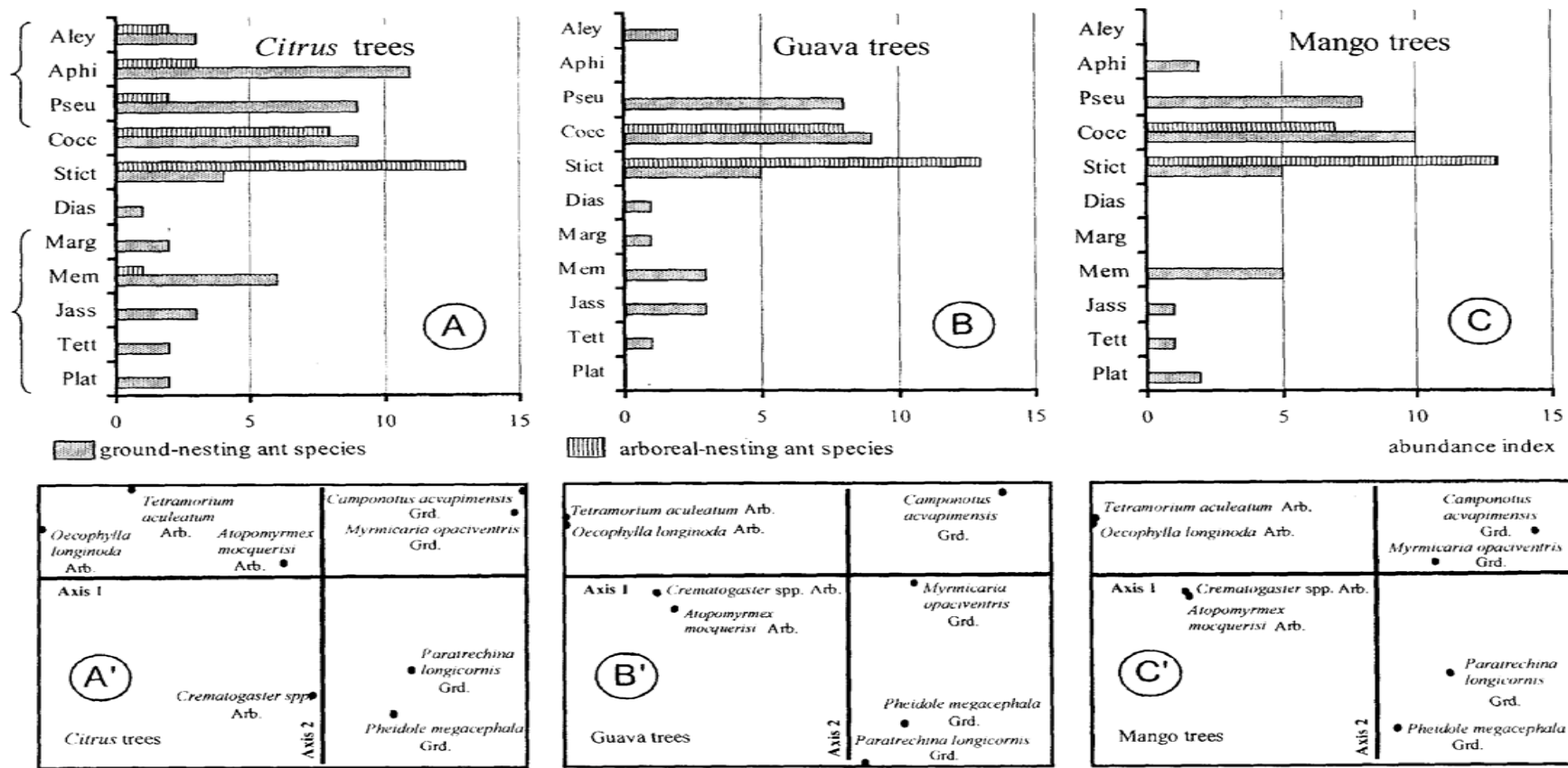


Figure 24. Comparaison des associations fourmis-hémiptères dans les trois types de plantation, à l'aide de 2 méthodes d'analyse des données. Dans les figures A, B et C, j'ai comparé les espèces de fourmis terricoles aux espèces arboricoles (données réunies) en fonction de leurs relations avec les différentes familles d'hémiptères. Les valeurs comparées correspondent à la somme des indices de chaque cas présenté au tableau 12. Les familles nuisibles sont groupées par des parenthèses (Ale = Aleyrodidae ; Aph = Aphididae ; Coc = Coccidae ; Pse = Pseudococcidae ; Sti = Stictococcidae ; Dia = Diaspididae ; Mar = Margarodidae ; Mem = Membracidae ; Jas = Jassidae ; Tet = Tettigometridae ; Pla = Plaspidae). Les figures A', B' et C' qui permettent aux différentes espèces de fourmi d'être comparées en fonction de leur association aux hémiptères, ont été obtenues à l'aide de la procédure d'analyse multivariée ADE-4 en utilisant les données du tableau 12. Dans les 2 situations l'effet de l'espèce végétale est déduit à partir de la comparaison des figures.

Plusieurs auteurs ont noté la diversité d'hémiptères protégés par les fourmis terrioles, la majorité étant nuisibles pour les plantes cultivées (Lévieux, 1967, 1976b ; Majer, 1993 ; Jahn & Beardsley, 1994 ; Kenne & Dejean, 1999b ; Dejean et al., 2000a, 2000b, 2000c ; Delabie, 2001). Par contre les fourmis arboricoles dominantes sont considérées comme étant d'excellents agents de contrôle biologique des plantes car elles sont fortement prédatrices et n'entretiennent pas d'hémiptères. Néanmoins quelques exceptions existent. A titre d'exemple, les ouvrières de *Crematogaster* spp. peuvent entretenir des Pseudococcidae vecteurs des maladies du cacaoyer (Majer, 1993 ; Campbell, 1994 ; Delabie, 2001).

Mes observations confirment l'existence d'associations entre les fourmis et les hémiptères. Elles montrent qu'à cause de l'usage des insecticides, les espèces de fourmis terrioles posent de sérieux problèmes aux plantes cultivées à travers leurs hémiptères associés. Par ailleurs, pour éliminer ces hémiptères de nouvelles applications d'insecticides sont nécessaires, ce qui place l'agriculteur dans un cercle vicieux. Mes études montrent également que l'arrêt des traitements aux insecticides se suit dans le temps par un déplacement lent et progressif de la distribution des espèces de fourmis et d'hémiptères.

Un effet de l'espèce végétale est noté dans le cas des citronniers qui supportent de fortes densités d'Aphididae et une importante diversité de familles d'hémiptères contrairement aux goyaviers et manguiers. Notons que les Aphididae absents sur les goyaviers ont déjà été observés sur cette espèce végétale, en association avec *M. opaciventris* (Kenne & Dejean, 1998). On comprend donc pourquoi en Asie du Sud-Est les cultivateurs utilisent depuis des millénaires *Oecophylla smaragdina* en lutte biologique, cette espèce, voisine de notre *Oecophylla longinoda*, n'élevant pratiquement que des Stictococcidae ou des Coccidae ne posant pas/peu de problèmes aux citronniers (Way & Khoo, 1992).

4. Conclusion

Les plantes et les fourmis influencent la distribution des familles d'Hémiptères. L'usage des insecticides dans les plantations favorise la présence des espèces de fourmis terrioles écologiquement dominantes qui apportent dans l'arbre leurs propres Hémiptères qui sont très souvent vecteurs de maladies des plantes. Par contre, l'action bénéfique des espèces de fourmis arboricoles dominantes se révèle par leur activité prédatrice et leur agressivité vis-à-vis des espèces terrioles compétitrices. Elles contribueraient ainsi à exclure des arbres ces espèces terrioles et leurs Hémiptères associés. Par ailleurs les espèces arboricoles protègent très souvent des Hémiptères peu ou pas nuisibles pour ces plantes. Néanmoins puisque nous avons noté des ouvrières de *Crematogaster* spp. et celles de la fourmi charpentière *Atopomyrmex mocquersyi* exploiter les Pseudococcidae, un contrôle périodique de ces plantations est nécessaire pour éviter leur prolifération anarchique.

C. CONCLUSION GENERALE

Mes activités de recherche se trouvent donc à l'interface entre l'entomologie appliquée et des études concernant la biodiversité. Elles ont permis de constater que *Myrmicaria opaciventris* présente plusieurs caractères communs aux "fourmis vagabondes" et posent de sérieux problèmes de nuisance dans les cimes des plantes cultivées au Sud Cameroun. Les "fourmis vagabondes" (traduction de l'anglais "tramp species") sont des espèces de fourmis qui, une fois transportées accidentellement par l'homme, s'installent et prolifèrent en des endroits nouveaux (souvent des îles). Il s'agit par exemple de fourmis d'origine d'Amérique du Sud comme la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* qui occupe de nos jours les côtes de la Californie et de la Méditerranée, de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* qui occupe tout le Sud des USA et qui s'est récemment installée en Australie, et de la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* qui pose d'énormes problèmes au Galapagos, en Nouvelle Calédonie et plus récemment au Gabon et au Cameroun. Ces "tramp species" envahissantes, caractérisées par une "unicolonialité" très forte (une seule colonie sur plusieurs milliers de km²), vont tout d'abord déplacer les espèces de fourmis natives, puis les autres insectes, et les vertébrés (reptiles, oiseaux, certains mammifères). Une exception concerne les Hémiptères, qu'ils soient natifs ou eux-mêmes importés, et comme il s'agit de fourmis à nidification essentiellement terricole les Hémiptères favorisés sont surtout ceux qui posent des problèmes à l'agriculture. Ces fourmis présentent donc un impact très fort sur la diversité biologique qu'il faut donc bien connaître pour pouvoir évaluer cet impact. Par ailleurs, avant d'occuper les formations naturelles, ces fourmis s'installent dans un premier temps autour des habitations et dans les plantations où elles provoquent souvent une gêne très forte empêchant même les cultivateurs de travailler (il s'agit surtout des fourmis de feu du genre *Solenopsis*, y compris la petite fourmi de feu *W. auropunctata* qui est maintenant installée au Cameroun et qui a entraîné l'abandon de très nombreuses plantations de caféiers en Nouvelle Calédonie (Le Breton, 2003). Par ailleurs, des espèces africaines comme *Paratrechina longicornis* et *Pheidole megacephala* présentent ce caractère invasif là où elles ont été transportées (Amérique du Sud, Ile de la Réunion, Iles du Pacifique) (Holway et al., 2002). *Paratrechina longicornis* a fait l'objet d'études au Cameroun (pays situé dans l'aire d'origine de cette fourmi) car c'est là que se trouvent leurs ennemis naturels (parasites et prédateurs) qui peuvent donner des informations permettant de limiter leur action là où ont été importées (voir Kenne et al., 2005). Néanmoins les ouvrières de *Myrmicaria opaciventris* sont de taille importante et la dispersion des colonies ne peut se faire de la même manière que chez les "fourmis vagabondes".

Les arguments favorables pour l'utilisation de *M. opaciventris* en lutte biologique (grandes colonies se développant dans des plantations, excellent prédateur de termites dont elles peuvent limiter les populations) sont contrebalancés par leurs relations avec les homoptères Auchenorrhynques qui sont souvent des vecteurs de nombreuses maladies des plantes cultivées.

Le suivi des plantations sur plusieurs années a permis de constater que l'utilisation d'insecticides de synthèse élimine les espèces de fourmis arboricoles dominantes et l'arrêt des traitements favorise la montée des espèces terrioles capables de fourrager dans les arbres où elles exploitent et protègent leurs hémiptères préférés généralement préjudiciables pour les plantes.

D. PROJET DE RECHERCHES ET PERSPECTIVES

1. Projet de recherches :

Projet CORUS intitulé "Influence des fourmis sur l'environnement naturel et anthropisé d'Afrique Equatoriale"

Dans le cadre du projet CORUS financé par le Ministère Français des Affaires Etrangères, ma recherche s'intéresse essentiellement au phénomène d'"unicolonialité" chez les fourmis envahissantes ou non, autochtones ou allogènes qui colonisent les écosystèmes naturels et/ou anthropisés du Sud Cameroun. Les travaux sur le front d'invasion des espèces introduites au Cameroun (*Wasmannia auropunctata* et *Solenopsis geminata*) sont privilégiés afin de produire des données qui devront être comparées à celles déjà obtenues dans d'autres régions du globe terrestre. En effet, les collègues Français mènent en parallèle dans le cadre d'autres projets des travaux sur cette thématique dans la zone d'origine de plusieurs fourmis envahissantes que l'on trouve importées au Cameroun, ainsi que dans diverses zones d'introduction dont la Nouvelle-Calédonie. En collaboration avec l'équipe Française, nous souhaitons obtenir une vision globale des raisons du succès de ces fourmis envahissantes et de leurs conséquences. Jusqu'ici très peu de travaux ont été menés sur ce problème en Afrique, bien que ce soit une des régions les plus intéressantes pour plusieurs raisons. Il s'agit tout d'abord de l'une des zones d'où sont originaires plusieurs espèces de fourmis envahissantes que l'on retrouve maintenant dans de nombreuses zones du globe. Il s'agit aussi d'une zone où la diversité de fourmis est très importante (contrairement aux îles par exemple) et où l'installation d'espèces introduites semble plus difficile. Cependant le succès de certaines d'entre elles suggère que des opportunités existent, mais leur cantonnement dans les zones anthropisées suggère que des espèces natives pourraient exercer une pression de compétition importante. Ainsi, je vérifie comment réagissent les fourmis africaines à sociétés géantes comme *Myrmicaria opaciventris*, *Pheidole megacephala* et *Paratrechina longicornis* face aux invasions par les espèces exotiques elles mêmes dans ce cas. On peut noter que les deux dernières espèces ont été transportées par des bateaux ailleurs où elles posent de nos jours de sérieux problèmes de nuisance.

La région littorale du Cameroun et ses alentours sont fortement envahis par *Solenopsis geminata* qui est une espèce originaire d'Amérique tropicale. Elle est présente dans l'ensemble des zones anthropisées (bordures des routes, plantations urbaines) et se retrouve également dans les maisons où elle est la cause de gênes importantes en raison de sa piquûre douloureuse. Avec le concours de 3 étudiants de DEA (2005-2006) de Zoologie Approfondie et Appliquée de l'Université de Yaoundé 1 (Carole Kamaha Njaleu ; Armand Didier Foguieng Saha ; et Carine Marcelle Mala Tankam) que je co-encadre avec le Prof. Abraham Fomena (Université de Yaoundé 1), j'ai entrepris un travail de recensement des zones où *S. geminata* est présente, ainsi que son impact sur la diversité des fourmis natives. Par ailleurs, les observations déjà réalisées dans la région de Douala et ses alentours montrent que le comportement de cette fourmi est très semblable à ce que l'on peut observer dans la zone d'origine, notamment en Guyane (Jérôme Orivel, pers. com.). Pour cette raison, des travaux comparatifs sont nécessaires. L'objectif sera ensuite de trouver parmi la myrmécofaune camerounaise d'éventuels compétiteurs efficaces vis-à-vis de *S. geminata* qui pourraient permettre de contrôler son expansion.

2. Perspectives

Pour les deux années à venir, je compte orienter mes activités de recherche suivant deux axes principaux.

(1) Une étude approfondie des moyens comportementaux développés par les Arthropodes commensaux et/ou parasites pour se faire accepter par les colonies de fourmis (cas des larves de Syrphidés et des Lycénidés particulièrement fréquents dans les nids de *M. opaciventris* ; pers. obs.). Cela pourrait aboutir à des connaissances indispensables pour le contrôle biologique des populations de cette fourmi.

(2) Du fait de l'activité prédatrice et de l'agressivité face à des espèces terricoles compétitrices, l'action bénéfique des fourmis arboricoles dominantes est démontrée. En effet, les fourmis purement arboricoles (nid et lieu de fourragement) sont fréquemment associées à des Stictococcidae qui ne posent pas de grave problème aux plantes pérennes naturelles ou cultivées, tandis que les fourmis terricoles qui fourragent sur ces plantes sont associées aux familles d'Hémiptères qui posent des problèmes aux plantes hôtes (par la prise de la sève, mais surtout comme vecteur de maladies de plantes ; du plus gros au plus petit : champignons, protistes, bactéries, mycoplasmes et virus). L'usage des insecticides élimine les fourmis arboricoles dominantes et place la maintenance des plantations dans un cercle vicieux fort onéreux (les produits récoltés pouvant en outre perdre leur valeur commerciale si on applique des normes européennes vis-à-vis des traces d'insecticides). Après l'arrêt des insecticides plusieurs espèces de fourmis se succèdent. Certaines espèces terricoles écologiquement dominantes (piqueuses ou non ; les cultivateurs n'aimant pas être piqués) semblent plus favorables que d'autres. Je souhaiterais trouver comment favoriser l'installation d'une espèce au détriment d'une autre.

E. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adams, E.S. & W.R. Tschinkel, 1995.** Effects of foundress number on brood raids and queen survival in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **37**: 233-242.
- Alghali, A.M., 1995.** Efficacy of insecticidal applications based on calendar intervals and plant growth stages for control of insect pests on cowpea. *Insect Science and its Application*, **16**: 109-112.
- Bartz, S.H. & B. Hölldobler, 1982.** Colony founding in *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae) and the evolution of foundress associations. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **10**: 137-147.
- Baumann, H. & M. Kaib, 1994.** Interspecific function of the poison gland secretion in the ant *Myrmecaria eumenoides*. *Mitt. Deutsche Ges. Allg. Angew. Entomol.*, **9**: 347-350.
- Beattie, A.J., 1985.** *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge, Mass. 182 pp.
- Beccerra, J.X. & D.L. Venable, 1989.** Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualism. *Oikos*, **55**: 276-280.
- Bolton, B., 1994.** *Identification guide to the ant genera of the World*. Harvard University Press, Cambridge, 222 pp.
- Bolton, B., 1995.** *A new general catalogue of the ants of the World*. Harvard University Press, Cambridge, 504 pp.
- Bourke, A.F.G. & N.R. Franks, 1995.** *Social Evolution in Ants*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 509 pp.
- Brandão C.R.F. & V.S. Paiva, 1991.** The Galapagos ant fauna and the attributes of colonizing ant species. In: *Exotic Ants. Biology, Impact, and Control of Introduced Species*. Williams D.F. (ed.), Westview Press, Boulder, San Francisco, Oxford. pp. 1-10
- Branschbach, V.S., N. Levit & J.M. Herbers, 1997.** Nest temperatures and thermal preferences of a forest ant species: is seasonal polydomy a thermoregulatory mechanism? *Insectes Sociaux*, **44**: 109-122.
- Braun, U., C. Peeters & B. Hölldobler, 1994.** The giant nest of the African stink ant *Paltothyreus tarsatus* (Formicidae, Ponerinae). *Biotropica*, **26**: 308-311.
- Buschinger, A., 1971.** Weitere Untersuchungen zum Begattungsverhalten sozialparasitischer Ameisen (*Harpagoxenus sublaevis* Nyl. und *Doronomyrmex pacis* Kutter, Hym. Formicidae). *Zool. Anz.*, **187**: 184-198.

- Busher, C.E., P. Calabi & J.F.A. Traniello, 1985.** Polymorphism and division of labor in the neotropical ant *Camponotus sericeiventris* Guerin (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **78**: 221-228.
- Brown, W.L., 1958.** Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, **118**: 175-362.
- Cagniant, H., 1983.** La parthénogenèse thélytoque et arrhénotoque des ouvrières de la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae): étude biométrique des ouvrières et de leurs potentialités reproductrices. *Insectes Sociaux*, **30**: 241-254.
- Campbell, C.A.M., 1994.** Homoptera associated with the ants *Crematogaster clariventris*, *Pheidole megacephala* and *Tetramorium aculeatum* (Hymenoptera: Formicidae) on cocoa in Ghana. *Bulletin of Entomological Research*, **84**: 313-318.
- Cerdá, X. & J. Retana, 1991.** Sobre la fundación de la sociedad en la hormiga *Cataglyphis iberica* (Emery, 1906) (Hymenoptera, Formicidae). *Orsis*, **6**: 127-139.
- Cherix, D., 1980.** Note préliminaire sur la structure, laphénologie et le régime alimentaire d'une super-colonie de *Formica lugubris* Zett. *Insectes Sociaux*, **27**: 226-236.
- Clark, P.J. & F. Evans, 1954.** Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, **35**: 445-453.
- Cole, B.J., 1983.** Multiple mating and the evolution of social behavior in the hymenoptera. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **12**: 191-201.
- Corbara, B. & A. Dejean, 2000.** Adaptive behavioural flexibility of the ant *Pachycondyla analis* (= *Megaponera foetens*) (Formicidae: Ponerinae) during prey capture. *Sociobiology*, **36**: 465-483.
- Davidson, D.W., 1998.** Resource discovery *versus* resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology*, **23**: 484-490.
- de Biseau, J.C., Y. Quinet, L. Deffernez & J.M. Pasteels, 1997.** Explosive food recruitment as a competitive strategy in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera; Formicidae). *Insectes Sociaux*, **44**: 59-73.
- Dejean, A., 1990.** Prey capture strategy of the African weaver ant. In: *Applied Myrmecology: a World Perspective*. Vander Meer R.K., K. Jaffe & A. Cedeno (eds.), Westview Press, Boulder. pp. 472-481.
- Dejean, A., G. Beugnon & J.P. Lachaud, 1993a.** Spatial components of foraging behaviour in an African ponerine ant, *Paltothyreus tarsatus*. *Journal of Insect Behaviour*, **6**: 271-285.
- Dejean, A., T. Bourgoïn & J. Orivel, 2000c.** Ant defense of *Euphyonarthex phyllostoma* (Homoptera: Tettigometridae) during trophobiotic associations. *Biotropica*, **32**: 112-119.
- Dejean, A., B. Corbara & J. Oliva-Rivera, 1990.** Mise en évidence d'une forme d'apprentissage dans le comportement de capture des proies chez *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Formicidae, Ponerinae). *Behaviour*, **115**: 175-187.

- Dejean, A., C. Djéto-Lordon & J.L. Durand, 1997b.** Ant mosaic in oil palm plantation of the southwest province of Cameroon: impact of leaf miner beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, **90**: 1092-1096.
- Dejean, A. & R. Fénéron, 1996.** Polymorphism and oligogyny in the ponerine ant *Centromyrmex bequaerti*. *Insectes Sociaux*, **43**: 87-99.
- Dejean, A., M. Gibernau & T. Bourgoïn, 2000b.** A new case of trophobiosis between ants and heteroptera. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences, Paris*, **323**: 447-454.
- Dejean, A. & J.-P. Lachaud, 1991.** Polyethism in the ponerine ant *Odontomachus troglodytes*: interaction of age and interindividual variability. *Sociobiology*, **18**: 177-196.
- Dejean, A. & J.-P. Lachaud, 1992.** Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Insectes Sociaux*, **39**: 129-143.
- Dejean, A. & J.-P. Lachaud, 1994.** Ecology and behavior of the seed-eating ponerine ant *Brachyponera senaarensis* (Mayr). *Insectes Sociaux*, **41**: 191-210.
- Dejean, A., J.P. Lachaud & G. Beugnon, 1993b.** Efficiency in the exploitation of patchy environments by the ponerine ant *Paltothyreus tarsatus*. An ecological consequence of the flexibility of prey capture behaviour. *Journal of Ethology*, **11**: 43-53.
- Dejean, A., P.R. Ngnegueu & T. Bourgoïn, 1996.** Trophobiosis between ants and *Peregrinus maidis* (Hemiptera, Fulgoromorpha, Delphacidae). *Sociobiology*, **28**: 111-120.
- Dejean, A., B. Nkongmeneck, B. Corbara & C. Djéto-Lordon, 1991.** Impact des fourmis sur une prolifération d'*Achea catocaloides* (Lepidoptera, Noctuidae) dans une cacaoyère du Cameroun. *Acta Oecologia*, **12**: 471-488.
- Dejean, A., P.R. Ngnegueu, J.L. Durand & T. Bourgoïn, 1997a.** The influence of ants (Hymenoptera: Formicidae), particularly tramp species, on the proliferation of a maize pest. *Sociobiology*, **30**: 85-93.
- Dejean, A., J. Orivel, J.-L. Durand, P.R. Ngnegueu, T. Bourgoïn & M. Gibernau, 2000a.** Interference between ant species distribution in different habitats and the density of maize pest. *Sociobiology*, **35**: 175-189.
- Dejean, A., B. Schatz & M. Kenne, 1999a.** How a group foraging myrmicine ant overwhelms large prey items (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, **34**: 407-418.
- Dejean, A., B. Schatz, J. Orivel, & G. Beugnon, 1999c.** Prey capture behavior of *Psalidomyrmex procerus* (Formicidae: Ponerinae), a specialist predator of earthworms. *Sociobiology*, **34**: 545-554.
- Dejean, A., B. Schatz, J. Orivel, G. Beugnon, J.-P. Lachaud & B. Corbara, 1999b.** Feeding preferences in African ponerine ants: a cafeteria experiment. *Sociobiology*, **34**: 555-568.
- Delabie, J.H.C. 2001.** Trophobiosis Between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an Overview. *Neotropical Entomology*, **30**: 501-516.

- Del-Claro, K. & P. Oliviera, 1993.** Ant-Homoptera interaction: do alternative sugar sources distract tending ants? *Oikos*, **68**: 202-206.
- Deslippe, R.J. & R. Savolainen, 1995.** Colony foundation and polygyny in the ant *Formica podzolica*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **37**: 1-6.
- Denis, D., J. Orivel, R.R. Hora, S. Chameron & D. Fresneau, 2006.** First Record of Polydomy in a Monogynous Ponerine Ant: A means to allow emigration between *Pachycondyla goeldii* nests. *Journal of Insect Behavior*, **19**: 279-291.
- Detrain, C. & J.L. Deneubourg, 1997.** Scavenging by *Pheidole pallidula*: a key for understanding decision-making systems in ants. *Animal Behaviour*, **53**: 537-547.
- Dittebrand, H. & M. Kaib, 1987.** Food recruitment in the ant *Myrmicaria eumenoides*, influenced by the defense of *Schedorhinotermes lamanianus*. In: *Chemistry and Biology of Social Insects*. Eder J. & H. Rembold (eds.), Verlag J. Peperny, München. p. 414.
- Djiéto-Lordon, C. & A. Dejean, 1999.** Tropical arboreal ant mosaics: innate attraction and imprinting determining nest site selection in dominant ants. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **45**: 219-225.
- Djiéto-Lordon, C., F.J. Richard, C. Owona, J. Orivel & A. Dejean, 2001.** The predatory behaviour of the dominant ant species *Tetramorium aculeatum* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology*, **38**: 765-775.
- Feener, D.H., 1988.** Effects of parasites on foraging and defense behaviour of a termitophagous ant, *Pheidole titanus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **22**: 421-427.
- Forel, A., 1874.** *Les fourmis de la Suisse*. Société Helvétique des Sciences Naturelles et Académie Française des Sciences, Zurich. iv + 452 pp. [Revue et corrigé, Imprimerie Coopérative, La Chaux-de-Fonds (1920). xvi + 333 pp.]
- Fowler, H.G., 1986.** Polymorphism and colony ontogeny in North American carpenter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Camponotus pennsylvanicus* and *Camponotus ferrugineus*). *Zoological Journal of Physiology*, **90**: 297-316.
- Franks, N.R., A.B. Sendova-Franks, M. Sendova-Vassileva & L. Vassilev, 1991.** Nuptial flights and calling behaviour in the ant *Leptothorax acervorum* (Fabr.). *Insectes Sociaux*, **38**: 327-330.
- Freeland, J., R.H. Crozier & J. Marc, 1982.** On the occurrence of arolia in ant feet. *Journal of the Australian Entomological Society*, **21**: 257-262.
- Gotwald, W.H., Jr, 1995.** *Army ants: the biology of social predation*. Cornell University Press, Ithaca and London. 352 pp.
- Heinze, J., B. Hölldobler & S. Trenkle, 1995.** Reproductive behavior of the ant *Leptothorax* (*Dichothorax*) *pergandei*. *Insectes Sociaux*, **42**: 309-315.

- Heinze, J. & T.A. Smith, 1990.** Dominance and fertility in a functionally monogynous ant. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **27**: 1-10.
- Herbers, J.M., 1981.** Reliability theory and foraging by ants. *Journal of Theoretical Biology*, **89**: 175-189.
- Herbers, J.M., 1986a.** Effects of ecological parameters on queen number in *Leptothorax longispinosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **59**: 675-686.
- Herbers, J.M., 1986b.** Nest site limitation and facultative polygyny in the ant *Leptothorax longispinosus*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **19**: 115-122.
- Herbers, J.M., 1993.** Ecological determinants of queen number in ants. In: *Queen number and sociality in insects*. Keller L. (ed.), Oxford University Press, Oxford. pp. 262-293.
- Herren, H.R. & P. Neuenschwander, 1991.** Biological Control of Cassava Pest in Africa. *Annual Review of Entomology*, **36**: 257-283.
- Higashi, S., 1974.** Worker polymorphism related with body size in a polydomous red wood ant, *Formica (Formica) yessensis* Forel. *Journal of the Faculty of Science of Hokkaido*, **19**: 695-705.
- Higashi, S., 1983.** Polygyny and nuptial flight of *Formica (Formica) yessensis* Forel at Ishikari Coast, Hokkaido, Japan. *Insectes Sociaux*, **30**: 287-297.
- Higashi, S. & C. Peeters, 1990.** Worker polymorphism and nest structure in *Myrmica brevinoda* Forel (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Australian Entomological Society*, **29**: 327-331.
- Higashi, S. & K. Yamauchi, 1979.** Influence of the supercolonial ant *Formica (Formica) yessensis* Forel on the distribution of other ants in Ishikari Coast. *Japanese Journal of Ecology*, **29**: 257-264.
- Hoffman B.D., A.N. Andersen & G.J.E. Hill, 1999.** Impact of an introduced ant on native rain forest invertebrates: *Pheidole megacephala* in monsoonal Australia. *Oecologia*, **120**: 595-604.
- Hölldobler, B., 1976.** The behavioral ecology of mating in harvester ants (Hymenoptera, Formicidae: *Pogonomyrmex*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **1**: 405-423.
- Hölldobler, B. & S. H. Bartz, 1985.** Sociobiology of reproduction in ants. In: *Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology*. Hölldobler, B. & M., Lindauer (eds.). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Sunderland. pp. 237-257.
- Hölldobler, B. & N.F. Carlin, 1985.** Colony founding, queen dominance and oligogyny in the Australian meat ant, *Iridomyrmex purpureus*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **18**: 45-58.
- Hölldobler, B. & C.P. Haskins, 1977.** Sexual calling behaviour in primitive ants. *Science*, **195**: 793-794.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson, 1977.** The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, **64**: 8-15.
- Hölldobler, B. & E. O. Wilson, 1978.** The multiple recruitment systems of the African Weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **3**: 19-60.

- Hölldobler, B. & E.O. Wilson, 1990.** *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., 732 pp.
- Holway, D., L. Lach, A.V. Suarez, N.D. Tsutui & T.J. Case, 2002.** The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 181-233.
- Huang, C.H. & P. Yang, 1987.** The ancient cultured citrus ant. A tropical ant is used to control insect pests in southern China. *Biological Science*, **37**: 665-671.
- Ito, F., 1993.** Functional monogyny and dominance hierarchy in the queenless ponerine ant *Pachychondyla* sp. in West Java, Indonesia. *Ethology*, **98**: 126-140.
- Ito, F., 1998.** Colony composition and specialized predation on millipedes in the enigmatic ponerine ant genus *Probolomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, **45**: 79-83.
- Ito, F., N.R. Yusoff & A.H. Idris, 1996.** Colony composition and queen behaviour in polygynous colonies of the Oriental ponerine ant *Odontomachus rixosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, **43**: 77-86.
- Jahn, G.C. & J.W. Beardsley, 1994.** Big-Headed-Ants, *Pheidole megacephala*: Interference with the biological control of gray pineapple mealybugs. In: *Exotic Ants: Biology, Impact, and Control of Introduced Species*. Williams D.F. (ed.), Westview Press, Boulder, Colorado, Oxford. pp. 199-205.
- Kaib, M. & H. Dittebrand, 1990.** The poison gland of the ant *Myrmicaria eumenoides* and its role in recruitment communication. *Chemoecology*, **1**: 3-11.
- Kaufmann, B., J.J. Boomsma, L. Passera & K.N. Petersen, 1992.** Relatedness and inbreeding in a French population of the unicolonial ant *Iridomyrmex humile* (Mayr). *Insectes Sociaux*, **39**: 195-200;
- Keller, L. & L. Passera, 1989.** Size ant fat content of gynes in relation to the mode of colony founding in ants. *Oecologia*, **80**: 236-240.
- Kenne M. & A. Dejean, 1997.** Caste polyethism and honeydew collection activity in foraging workers of *Myrmicaria opaciventris* Emery (Formicidae: Myrmicinae). *Sociobiology*, **30**: 147-155.
- Kenne M. & A. Dejean, 1998.** Nuptial flight of *Myrmicaria opaciventris* (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae). *Sociobiology*, **31**: 41-50.
- Kenne M. & A. Dejean, 1999a.** Diet and foraging activity in *Myrmicaria opaciventris* Emery (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Sociobiology*, **33**: 171-184.
- Kenne M. & A. Dejean, 1999b.** Spatial distribution, size and density of nests of *Myrmicaria opaciventris* Emery (Formicidae, Myrmicinae). *Insectes Sociaux*, **46**: 179-185.
- Kenne, M., R. Fénéron & A. Dejean, 2000a.** Hunting strategy of a generalist ant proposed as a biological control agent. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **94**: 31-40.
- Kenne, M., R. Fénéron & A. Dejean, 2000b.** Changes in worker polymorphism in *Myrmicaria opaciventris* (Formicidae: Myrmicinae). *Insectes Sociaux*, **47**: 50-55.

- Kenne M., R. Mony, M. Tindo, L.C. Kamaha Njaleu, J. Orivel & A. Dejean, 2005.** The predatory behaviour of a tramp ant species in its native range. *Compte Rendu Biologie*, **328**: 1025-1030.
- Kugler, C., 1979.** Evolution of the sting apparatus in the myrmicine ants. *Evolution*, **33**: 117-130.
- Kugler, C., 1986.** Stings of the ants of the tribe Pheidologetini (Myrmicinae). *Insecta Mundi*, **1**: 221-230.
- Le Breton, J. 2003.** *Étude des interactions entre la fourmi Wasmannia auropunctata et la myrmécofaune. Comparaison d'une situation en zone d'introduction: la Nouvelle-Calédonie et d'une situation en zone d'origine: la Guyane Française.* Thèse de Doctotat de l'Université Paul Sabatier, 234 pp.
- Leston, D., 1973.** The ant mosaic-tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *PANS*, **19**: 311-341.
- Lévieux, J., 1967.** La place de *Camponotus acvapimensis* (Hymenoptère Formicidae) dans la chaîne alimentaire d'une savanne de Côte d'Ivoire. *Insectes Sociaux*, **14**: 313-322.
- Lévieux, J., 1976a.** Etude de la structure du nid de quelques espèces terricoles de fourmis tropicales. *Annales de l'Université d'Abidjan, série C*, **12**: 23-33.
- Lévieux, J., 1976b.** Densités et biomasses de *Camponotus acvapimensis* (Hym. Formicidae) dans une savane de Côte d'Ivoire. *Revue d'Ecologie Appliquée*, **30**: 264-275.
- Lévieux, J., 1978.** La nutrition des fourmis tropicales. V- Eléments de synthèse. Les méthodes d'exploration de la biocénose. *Insectes Sociaux*, **24**: 235-260.
- Lévieux, J., 1982.** Quelques observations sur l'activité de nutrition en saison sèche de la fourmi *Myrmicaria striata* Stitz (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) dans une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Revue d'Ecologie et de Biologie des Sol*, **19**: 439-444.
- Lévieux, J., 1983.** Mode d'exploitation des ressources alimentaires épigées de savanes africaines par la fourmi *Myrmicaria eumenoides* Gerstaecker. *Insectes Sociaux*, **30**: 165-176.
- Levings, S.C. & D.M. Windsor, 1984.** Litter moisture content as a determinant of litter arthropod distribution and abundance during the dry season on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, **16**: 125-131.
- Löhr, B., 1992.** The pugnacious ant, *Anoplolepis custodiens* (Hymenoptera: Formicidae), and its beneficial effect on coconut production in Tanzania. *Bulletin of Entomological Research*, **82**: 213-218.
- Majer, J.D., 1976a.** The ant mosaic in Ghana cocoa farms: further structural considerations. *Journal of Applied Ecology*, **13**: 145-155.
- Majer, J.D., 1976b.** The maintenance of the ant mosaic in Ghana cocoa farms. *Journal of Applied Ecology*, **13**: 123-144.
- Majer, J.D., 1976c.** The influence of ants mosaic and manipulation on the cocoa farm fauna. *Journal of Applied Ecology*, **13**: 157-175.

- Majer, J.D., 1993.** Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia – Its structure and influence on Arthropod diversity. In: *Hymenoptera and Biodiversity*. Lassalle J. & I.D. Gauld (eds.), CAB International, Willinford. pp. 115-141.
- Markin, G.P., J.H. Dillier, S.O. Hill, M.S. Blum & H.R. Hermann, 1971.** Nuptial flight and flight ranges of the imported fire ant, *Solenopsis saevissima* Richteri (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Georgia Entomological Society*, **6**: 145-156.
- Martinez, T. & D.E. Wheeler, 1994.** Storage proteins in adult ants: roles in colony founding by queens and in larval rearing by workers. *Journal of Insect Physiology*, **40**: 723-729.
- McIver, J.D., T.R. Torgersen & N.J. Cimon, 1997.** A supercolony of the thatch ant *Formica obscuripes* Forel (Hymenoptera: Formicidae) from the Blue Mountains of Oregon. *Northwest Science*, **71**: 18-29.
- Mintzer, A.C., 1987.** Primary polygyny in the ant *Atta texana*: number and weight of females and colony foundation success in the laboratory. *Insectes Sociaux*, **34**: 108-117.
- Mora, P., C. Rouland & J. Renoux, 1996.** Foraging, nesting and damage caused by *Microtermes subhyalinus* (Isoptera: Termitidae) in a sugarcane plantation in the Central African Republic. *Bulletin of Entomological Research*, **86**: 387-395.
- Nonacs, P., 1990.** Size and kinship affect success of co-founding *Lasius pallitarsis* queens. *Psyche*, **97**: 217-228.
- Nonacs, P. & L.M. Dill, 1988.** Foraging response of the ant *Lasius pallitarsis* to food sources with associated mortality risk. *Insectes Sociaux*, **35**: 293-303.
- Orivel, J., A. Souchal, P. Cerdan & A. Dejean, 2000.** Prey capture behavior of the arboreal ant *Pachycondyla goeldii* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, **35**: 131-140.
- Oster, G.F. & E.O. Wilson, 1978.** *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University press, Princeton, 352 pp.
- Partridge, L.W., K.A. Partridge & N.R. Franks, 1997.** Field survey of a monogynous leptothoracine ant (Hymenoptera, Formicidae) evidence of seasonal polydomy? *Insectes Sociaux*, **44**: 75-83.
- Passera L. 1994.** Characteristics of tramp species. In: *Exotic ants: Biology, Impact, and Control of Introduced Species*. Williams D.F., (ed.), Westview Press, Boulder, San Francisco, Oxford. pp. 23-43.
- Peng, R.K., K. Christian & K. Gibb, 1998a.** The effect of non-crop vegetation on the insect pests and their natural enemies in cashew (*Anacardium occidentale* L.) plantations. *Plant Protection Quarterly*, **13**: 16-20.
- Peng, R.K., K. Christian & K. Gibb, 1998b.** Locating queen ant nests in the green ant, *Oecophylla smaragdina* (Hymenoptera, Formicidae), *Insectes Sociaux*, **45**: 477-480.
- Perfecto, Y., 1990.** Indirect and direct effects in a tropical agroecosystem: the maize-pest-ant system in Nicaragua. *Ecology*, **71**: 2125-2134.

- Porter, S.D. & W.R. Tschinkel, 1985.** Fire ant polymorphism: the ergonomics of brood production. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **79**: 723-726.
- Pratt, S.C. 1994.** Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae: Ponerinae). *Insectes Sociaux*, **41**: 255-262.
- Rastogi, N., P. Nair, M. Kolatkar & R. Gadagkar, 1997.** Foraging strategies in the ant *Myrmicaria brunnea* and *Diacamma ceylonense* – Some preliminary observations. *Entomon*, **22**: 79-81.
- Retana, J. & X. Cerdá, 1994.** Worker size polymorphism conditioning size matching in two sympatric seed-harvesting ants. *Oikos*, **71**: 261-266.
- Ribas,, C.R. & J.H. Schoereder, 2002.** Are all ant mosaic caused by competition ? *Oecologia (Berl.)*, **131**: 606-611.
- Rice, W.R., 1989.** Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, **43**: 223-225.
- Richard, G., 1974.** Réflexions sur les sciences du comportement à propos des travaux de Schneirla et de ses continuateurs. *J. Psychol. Norm. Pathol.*, **1**: 135-148.
- Richard, F.J., A. Fabre & A. Dejean, 2001.** Predatory behavior in dominant arboreal ant species: the case of *Crematogaster* sp. (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behaviour*, **14**: 271-282.
- Rissing, S.W. & G.B. Pollock, 1987.** Queen aggression, pleometrotic advantage and brood raiding in the ant *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae). *Animal Behaviour*, **34**: 226-233.
- Rissing, S.W. & G.B. Pollock, 1988.** Pleometrosis and polygyny in ants. In: *Interindividual Behavioral Variability in Social Insects*. Jeanne, R.L. (ed.), Westview Press, Boulder, Colorado. pp. 179-222.
- Rissing, S.W. & G.B. Pollock, 1991.** An experimental analysis of pleometrotic advantage in the desert seed-harvester ant *Messor pergandei* (Hymenoptera; Formicidae). *Insectes Sociaux*, **38**: 205-211.
- Rissing, S.W., G.B. Pollock, M.R. Higgins, R.H. Hagen & D.R. Smith, 1989.** Foraging spatialization without relatedness or dominance among co-founding ant queens. *Nature*, **338**: 420-422.
- Robertson, H.G. & M. Villet, 1989.** Mating behaviour in three species of myrmicine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History*, **23**: 767-773.
- Rosengren, R., D. Cherix & P. Pamilo, 1985.** Insular ecology of the wood ant *Formica truncorum* Fabr. I. Polydomous nesting, population size and foraging. *Bulletin de la Société Entomologique Suisse*, **58**: 147-175.
- Rosengren, R. & P. Pamilo, 1883.** The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta Entomologica Fennica*, **42**: 65-77.
- Ross, K.G., 1988.** Differential reproduction in multiple-queen colonies of the fire ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **23**: 341-355.
- Ross, K.G., 1993.** The breeding system of the fire ant *Solenopsis invicta*: effects on colony genetic structure. *American Naturalist*, **141**: 554-576.

- Samways, M.J. & B.A. Tate, 1984.** Evaluation of several trunk barriers used to prevent the movement of the pugnacious ant (*Anoplolepis custodiens* (Smith)) into citrus trees. *Citrus and Subtropical Fruit Journal*, **608**: 8-26.
- Santschi, F., 1925.** Révision des *Myrmicaria* d'Afrique. *Annales des Sociétés Entomologiques de Belgique*, **64**: 133-176.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud & G. Beugnon, 1997.** Graded recruitment and hunting strategies linked to prey weight and size in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **40**: 337-349.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud, G. Beugnon & A. Dejean, 1999b.** Prey density and polyethism within hunters in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger. *Sociobiology*, **34**: 605-617.
- Schatz, B., J. Orivel, J.-P. Lachaud, G. Beugnon & A. Dejean, 1999a.** Sitemate recognition: the case of *Anochetus traegaordhi* (Hymenoptera; Formicidae) preying on *Nasutitermes*. *Sociobiology*, **34**: 569-580.
- Schneirla, T.C., 1958.** The behaviour and biology of certain nearctic army ants. Last part of the functional season, southeastern Arizona. *Insectes Sociaux*, **5**: 215-255.
- Schneirla, T.C., 1965.** Aspects of stimulation and organization in approach/withdrawal processes underlying vertebrate behavioural development. In: *Advances in the study of behaviour*. Lehrman, D.S., R.A. Hinde & E. Shaw (eds.), Academic Press, New York 320. pp. 1-74.
- Schröder, F., S. Franke, W. Franke, H. Baumann, M. Kaib, J.M. Pasteels & D. Daloze, 1996.** A new family of tricyclic alkaloids from *Myrmicaria* ants. *Tetrahedron*, **52**: 13539-13546.
- Seppä, P., 1994.** Sociogenetic organization of the ants *Myrmica ruginodis* and *Myrmica lobicornis*: number, relatedness and longevity of reproducing individuals. *Journal of Evolutionary Biology*, **7**: 71-95.
- Sommer, K. & B. Hölldobler, 1995.** Colony founding by queen association and determinations of reduction in queen number in the ant *Lasius niger*. *Animal Behaviour*, **50**: 287-294.
- Stille, M., B. Stille & P. Douwes, 1991.** Polygyny, relatedness and nest founding in the polygynous myrmicine ant *Leptothorax acervorum* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **28**: 91-96.
- Stitz, H., 1910.** West Africanische Ameisen. *I. Mitt. Zoll. Mus. Berlin*, **5**: 1-133.
- Storz, S.R. & W.R. Tschinkel, 2004.** Distribution, spread, and ecological associations of the introduced ant *Pheidole obscurithorax* in the southeastern United States. *Journal of Insect Science*, **4**: 1-11.
- Sudd, J.L. & N.R. Franks, 1987.** *The behavioural Ecology of Ants*. Blackie, Glasgow, 206 pp.
- Suzzoni, J.-P., M. Kenne & A. Dejean, 1994.** The ecology and distribution of *Myrmicaria opaciventris*. In: *Exotic ants: Biology, Impact and Control of Introduced Species*. Williams D.F. (ed.), Westview Press, Boulder, Colorado, USA, p. 133-150.

- Torres, J.A., 1989.** Niches and coexistence of ant communities in Puerto Rico: Repeated patterns. *Biotropica*, **16**: 284-295.
- Traniello, J.F.A. & S.C. Levings, 1986.** Intra- and intercolony patterns of nest dispersion in the ant *Lasius neoniger*: correlations with territoriality and foraging ecology. *Oecologia*, **69**: 413-419.
- Trunzer, B., J. Heinze & B. Hölldobler, 1998.** Cooperative colony founding and experimental primary polygyny in the ponerine ant *Pachycondyla villosa*. *Insectes Sociaux*, **45**: 267-276.
- Tschinkel, W.R., 1988.** Colony growth and the ontogeny of worker polymorphism in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **22**: 103-115.
- Tschinkel, W.R., 1993.** Resource allocation, brood production and cannibalism during colony founding in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **33**: 209-223.
- Tschinkel, W.R., & D.F. Howard, 1983.** Colony founding by pleometrosis in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **12**: 103-113.
- Umeh, V.C. & M.F. Ivbijaro, 1997.** Termite damage in traditional maize intercrops of Nigeria and some factors influencing their spread. *Insect Science and its Application*, **17**: 315-321.
- Umeh, V.C., F. Waliyar, S. Traoré & E. Egwurube, 1999.** Soil pests of groundnut in West Africa – Species diversity, damage and estimation of yield losses. *Insect Science and its Application*, **19**: 131-140.
- Vargo, E.L., 1992.** Mutual pheromonal inhibition among queens in polygyne colonies of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **31**: 205-210.
- Waloff, N., 1957.** The effect of the number of queens of the ant *Lasius flavus* (Fab.) (Hym., Formicidae) on their survival and on the rate of development of the first brood. *Insectes Sociaux*, **4**: 391-408.
- Way, M.J. & B. Bolton, 1997.** Competition between ants for coconut palm nesting sites. *Journal of Natural History*, **31**: 439-455.
- Way, M.J. & C. Khoo, 1992.** Role of ants in pest management. *Annual Review of Entomology*, **37**: 479-503.
- Wetterer J.K., S.E. Miller, D.E. Wheeler, C.A. Olson, D.A. Polhemus, M. Pitts, I.W. Ashton, A.G. Himler, M.M. Yospin, K.R. Helms, E.L. Harken, J. Gallaher, C.E. Dunning, M. Nelson, J. Litsinger, A. Southern, T.L. Burgess, 1999b.** Ecological dominance by *Paratrechina longicornis* (Hymenoptera: Formicidae), an invasive tramp ant. *Florida Entomologist*, **82**: 381–388.
- Wetterer J.K. & B.C. O'Hara, 2002.** Ants (Hymenoptera: Formicidae) of the dry tortugas, the outermost Florida keys. *Florida Entomologist*, **85**: 303-307
- Wetterer, J.K. & S.D. Porter, 2003.** The little fire ant, *Wasmannia auropunctata*: distribution, impact, and control. *Sociobiology*, **42**:1-41.
- Wetterer, J. K., Walsh. P. & White. L, 1999a.** *Wasmannia auropunctata*, une fourmi dangereuse pour la faune du Gabon. *Canopée*, **14**:10-12.

- Wheeler, D.E., 1991.** The developmental basis of worker caste polymorphism in ants. *American Naturalist*, **138**: 1218-1238.
- Wheeler, W.M., 1922.** Ants of the American Museum. Congo expedition. A contribution to the myrmecology of Africa. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **45**: 1139 pp.
- Wheeler, D.E. & N.A. Buck, 1995.** Storage proteins in ants during development and colony founding. *Journal of Insect Physiology*, **41**: 885-894.
- Wheeler, D.E. & N.A. Buck, 1996.** Depletion of reserves in ant queens during claustral colony founding. *Insectes Sociaux*, **43**: 297-302.
- Wheeler, D.E. & T. Martinez, 1995.** Storage proteins in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Comparative Biochemistry and Physiology*, **112B**: 15-19.
- Wild, A.L., 2004.** Taxonomy and Distribution of the Argentine Ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **97**: 1204-1215.
- Wilson, E.O., 1953.** The origin and evolution of polymorphism in ants. *Quarterly Review of Biology*, **28**: 136-156.
- Wilson, E.O. 1971.** *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., 548 pp.
- Wilson, E.O., 1983.** Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). IV. Colony ontogeny of *A. cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **14**: 55-60.
- Wilson, E.O. 1985.** Between-caste aversion as a basis for division of labor in the ant *Pheidole pubiventris* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **17**: 35-37.
- Wilson E.O. & B. Hölldobler, 2005.** The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation. *PANS*, **102**: 7411-7414.
- Wojtusiak, J., E.J. Godzinska & A. Dejean, 1995.** Capture and retrieval of large prey by workers of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda* (Latreille, 1802). *Tropical Zoology*, **8**: 309-318.
- Wood, T.G., R. Johnson & C.E. Ohiagu, 1980.** Termite damage and crop loss studies in Nigeria – a review of termite damage to maize and estimation of damage, loss of yield and *Microtermes* abundance at Mokwa. *Tropical Pest Management*, **26**: 241-253.
- Wood, L.A. & W.R. Tschinkel, 1981.** Quantification and modification of worker size variation in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Insectes Sociaux*, **28**: 117-128.
- Yamauchi, K., K. Kinomura & S. Miyake, 1982.** Sociobiological studies of the polygynic ant *Lasius sakagamii*. II. Production of colony members. *Insectes Sociaux*, **29**: 164-174.

F- ANNEXES:

CINQ PUBLICATIONS ESSENTIELLES

- P7. **Kenne, M.**, A. Dejean, R. Fénéron, & J.L. Durand, **2000**. Changes in worker polymorphism in *Myrmicaria opaciventris* Emery (Formicidae, Myrmicinae). *Insectes Sociaux*, 47: 50-55.
- P8. **Kenne, M.**, B. Schatz & A. Dejean, **2000**. Hunting strategy of a generalist ant species proposed as a biological control agent against termite. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94: 31-40.
- P9. **Kenne, M.**, B. Schatz, R. Fénéron & A. Dejean, **2001**. Hunting efficacy of workers from incipient colonies in the Myrmicine ant *Myrmicaria opaciventris* (Formicidae: Myrmicinae). *Sociobiology*, 38: 1-14.
- P11. **Kenne, M.**, C. Djiéto-Lordon, J. Orivel, R. Mony, A. Fabre & A. Dejean, **2003**. Influence of Insecticide treatments on ant-hemiptera associations in tropical plantations. *Journal of Economic Entomology*, 96: 251-258.
- P12. **Kenne, M.**, R. Mony, M. Tindo, L.C. Kamaha Njaleu, J._Orivel & A. Dejean, **2005**. The predatory behaviour of a tramp ant species in its native range. *Comptes Rendus Biologies*, 328: 1025-1030.