

L'esclavagisme chez les fourmis est un phénomène connu depuis deux siècles. Elles sont ainsi près de 50 espèces à asservir leurs congénères issues de nids différents. Si les chercheurs pensaient que ces dernières s'intégraient totalement dans la nouvelle colonie, un cas inédit de rébellion vient toutefois d'être mis au jour. Un étonnant comportement d'adaptation qui apporte un éclairage différent sur les processus de coévolution.

L'incroyable révolte des fourmis esclaves

Par Boris Bellanger

Le combat était déloyal. L'issue inévitable. Lorsque, dans l'intimité de la pouponnière, une dizaine d'ouvrières se ruèrent sur la nymphe dont elles avaient pourtant la garde, rien n'aurait pu empêcher la malheureuse sans défense d'être mise en pièces et dévorée... Vulgaire acte de cannibalisme de la part de fourmis tiraillées par la faim?

DÉROBER ŒUFS ET LARVES

Bien plus que cela, suggèrent Alexandra Achenbach et Susanne Foitzik, myrmécologues de l'université Ludwig-Maximilians à Munich. Car ce comportement qui vient tout juste d'être observé est, selon les scientifiques, totalement inédit et, d'une certaine manière, réjouissant,

puisque'il s'agirait de la révolte de fourmis esclaves contre leurs maîtres!

Que les fourmis, insectes sociaux par excellence, pratiquent l'esclavagisme n'émeut plus guère les éthologues. Ce penchant pour l'asservissement de congénères est connu depuis les travaux de l'entomologiste suisse Pierre Huber en 1810, et concerne plusieurs dizaines d'espèces de fourmis, qui sont incapables comportementalement d'élever leur progéniture – voire de se nourrir – sans avoir recours à une horde de serviteurs zélés. Pour se procurer cette main-d'œuvre indispensable, les fourmis se font donc esclavagistes en réalisant la seule chose pour laquelle elles sont vraiment adaptées: des raids contre les colonies d'autres espèces →



T. LONGISPINOSUS, L'INSOUMISE

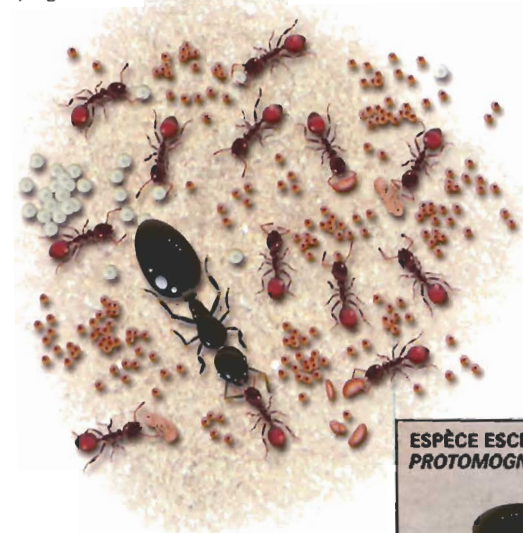
Sur 12 000 espèces de fourmis recensées, 50 en réduisent d'autres en esclavage. Loin d'être docile, comme *Formica fusca* (ci-contre), l'esclave *T. longispinosus* se rebelle contre son maître, *P. americanus* (ci-dessus, à gauche).



De l'asservissement à la rébellion

1 La prise de contrôle de la fourmilière

Une reine de l'espèce esclavagiste *P. americanus* s'introduit dans le nid de *T. longispinosus*. Elle tue toutes les fourmis adultes et commence à pondre. Plus tard, la descendance épargnée de la fourmi hôte assurera l'entretien de la colonie.



ESPÈCE ESCLAVAGISTE:
PROTOMOGNATHUS



Reine

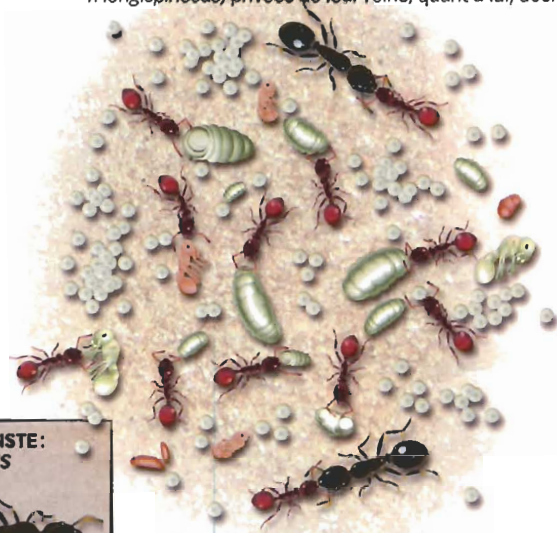
Ouvrière

Œuf,
larve,
nymph

→ de fourmis afin de leur dérober œufs, larves et nymphes. Dès lors, la progéniture volée poursuivra sa maturation dans le nid du parasite; une fois adultes, les ouvrières esclaves assureront jusqu'à leur mort le fonctionnement de la colonie esclavagiste. Et ce, sans que leurs maîtres aient à donner le moindre coup de fouet! "Classiquement, les ouvrières esclaves se comportent dans le nid du parasite comme elles le feraient dans leur propre nid, explique Luc Passera, de l'université Paul-Sabatier à

2 Les fourmis envahies élèvent les œufs des esclavagistes

Une première génération d'ouvrières *P. americanus* apparaît, qui seront nourries par les esclaves. Le nombre de *T. longispinosus*, privées de leur reine, quant à lui, décroît.



ESPÈCE ESCLAVE:
TEMNOTHORAX

Ouvrière

Œuf, larve,
nymph

Toulouse. Car le comportement d'appartenance à une colonie relève d'un phénomène d'empreinte, un processus précoce et bref d'imprégnation qui marque la fourmi pour la vie."

Mais si les fourmis enlevées au berceau se plient d'ordinaire à leur condition d'esclaves, les razzias à répétition réduisent fortement l'espérance de vie des colonies pillées. Les interrogations foisonnent donc sur la coévolution de ces couples parasites-hôtes: quelles stratégies les esclavagistes ont-elles développées pour parvenir à d'aussi efficaces

enlèvements de bébés d'autres espèces? Jusqu'à quel point ces espèces parasitées peuvent-elles faire face à la perte d'une partie de leur descendance et de leur force de travail? Quelles adaptations ont émergé chez les espèces esclaves sous la pression exercée par les esclavagistes?

QUEL MOYEN DE DÉFENSE ?

Sur ce point, divers comportements de défense ont été observés dans les colonies subissant les raids: reconnaissance de l'ennemi, élimination de la fourmi esclavagiste envoyée en éclaireur avant qu'elle ne prévienne le gros des troupes, ou encore fuite organisée en emportant la descendance. "Une première ligne de défense est donc souvent mise en place pour limiter la prédation, constate Susanne Foitzik. Mais la question qui nous taraudait était de savoir, une fois

"Il y avait un consensus sur le fait que les esclaves ne pouvaient se rebeller..."

SUSANNE FOITZIK, DE L'UNIVERSITÉ
LUDWIG-MAXIMILIANS, MUNICH



3 Les *P. americanus* partent capturer des fourmis esclaves

Quand le nombre d'esclaves devient insuffisant, les *P. americanus* partent chercher des œufs, larves et nymphes dans les nids de *T. longispinosus* alentour. Les fourmis esclaves les élèvent également et leur population est ainsi renouvelée.



4 Les fourmis esclaves se rebellent

Les fourmis esclaves prennent soin des œufs et larves sans faire de distinction. En revanche, une fois que la progéniture parvient au stade de nymphe, elles se mettent à les attaquer et en tuent une grande partie, sans que les ouvrières esclavagistes réagissent.



cette défense franchie, le couvain volé et la fourmi réduite en esclavage, si celle-ci avait encore un moyen de se défendre contre la fourmi esclavagiste." Il a longtemps été admis que toute rébellion était vaine. Par exemple, la désertion et le retour de l'esclave dans sa colonie d'origine sont très improbables. Pour une bonne raison : enlevée alors qu'elle était encore immature, la fourmi ne sait littéralement pas d'où elle vient. Et quand bien même elle tomberait sur son nid d'origine par hasard, la fourmi esclave serait attaquée par ses sœurs car elle porte désormais l'odeur de la colonie esclavagiste. De même, refuser de travailler pour l'esclavagiste pourrait forcer celle-ci à conduire de nouveaux raids pour compenser la perte. Ce qui au final augmenterait la pression sur la colonie de la fourmi hôte. Il semble donc que, quoi qu'elle fasse, la fourmi enrôlée ne peut améliorer ni son sort ni celui de ses sœurs. Et, pour couronner le tout, l'ouvrière esclave ne se reproduit pas et ne peut donc transmettre

son patrimoine génétique. "Jusqu'à présent, il y avait un consensus sur le fait que les esclaves étaient dans une impasse évolutive, aucun comportement ne leur permettant d'obtenir un avantage direct ou indirect, résume Susanne Foitzik. Mais, de notre côté, nous pensions qu'une stratégie de rébellion n'avait pas été envisagée : les esclaves tuant la descendance des esclavagistes afin de réduire la pression des raids sur leur colonie d'origine."

C'est bien de manière délibérée qu'elles exterminent la descendance des maîtres

Dans l'espoir de mettre au jour cette stratégie inédite, la chercheuse s'est penchée sur *Protomognathus americanus*. Native de l'ouest des Etats-Unis, cette fourmi esclavagiste forme de petites colonies – une reine et deux à cinq ouvrières esclavagistes, entretenues par une dizaine d'ouvrières esclaves de l'espèce *Temnothorax longispinosus*. Ces colonies esclavagistes étonnent les

scientifiques car, malgré une ponte importante, très peu d'adultes émergent. Au point de se demander si l'esclave ne serait pas inapte à s'occuper de la progéniture. En comparant, sur plusieurs dizaines de colonies élevées en laboratoire, la mortalité des nymphes dans les nids esclavagistes avec celle des nids des hôtes, Susanne Foitzik a montré que, si *Temnothorax* prend soin efficacement de sa propre progéniture, les pertes sont très élevées lorsqu'elle

élève celle de *Protomognathus*. Et l'explication de cette disparité n'a pas échappé à la chercheuse : les ouvrières esclaves en charge des nymphes de l'esclavagiste les exterminent en fait de manière délibérée ! Soit en les mettant en morceaux, soit en les sortant de la pouponnière et en les abandonnant à leur sort. Étonnamment, les esclaves s'occupent très bien des œufs et →

→ des larves de l'esclavagiste: elles ne commencent à s'en débarrasser qu'une fois atteint le stade de nymphe. Autre surprise: les nourrices meurtrières ciblent spécifiquement les femelles! En effet, 67 % des nymphes d'ouvrières, et jusqu'à 83 % des nymphes de reines, sont éliminées, contre seulement 3 % des nymphes mâles.

UN INFANTICIDE DE MASSE

Une telle attitude soulève de nombreuses questions: pourquoi l'esclave passe-t-elle subitement d'un comportement maternel à un infanticide de masse? Comment et pourquoi distingue-t-elle les mâles des femelles? "Comme c'est souvent le cas chez les fourmis, nous pensons qu'elles se basent sur des informations chimiques, indique Susanne Foitzik. Les larves n'ont pas de profils chimiques, elles sont 'neutres'. Alors que les nymphes des esclavagistes présentent sur leur cuticule (squelette externe) une signature chimique distincte de celle des nymphes des esclaves. De même, les profils chimiques sont différents selon les castes." Autre piste: la morphologie des nymphes pourrait aussi servir à l'esclave lors de son tri entre mâle et femelle.

Détection chimique? Morphologique? Trop tôt pour le dire. En tout cas,

Au bout de cette révolte, il y a l'idée d'augmenter la survie de son espèce

ce comportement infanticide apparaît comme une seconde ligne de défense jamais observée contre des esclavagistes. Reste à savoir si cette stratégie est efficace du point de vue de l'évolution. "Ce comportement de rébellion n'a de sens que s'il peut procurer un bénéfice direct ou indirect dans la reproduction de l'espèce hôte", prévient Serge Aron, directeur de l'unité d'éco-éthologie évolutive de l'Université libre de Bruxelles. Pour Susanne Foitzik, tel est bien le cas: "En tuant la progéniture de l'espèce esclavagiste, les esclaves réduisent le

> Pour comprendre pourquoi la fourmi esclavagiste

P. americanus a de si petites colonies, Susanne Foitzik a observé sur des nids reconstitués en laboratoire la façon dont son esclave, *T. longispinosus*, élève sa descendance. Après avoir vérifié que cette dernière était une bonne nourrice dans son propre nid (à droite), les chercheurs ont eu la surprise de constater qu'elle mettait en pièces les nymphes de sa maîtresse (ci-dessous).



les colonies proches géographiquement le sont aussi génétiquement, explique Serge Aron. En diminuant la force de frappe des esclavagistes, la fourmi rebelle protège les nids hôtes, et donc les copies de ses propres gènes chez ses sœurs, ses cousines..." D'autant plus que les liens de parenté au sein d'une fourmière sont très particuliers. "Une ouvrière est génétiquement plus proche de sa sœur qu'elle ne le serait de sa fille, rappelle Luc Passera. En épargnant ses sœurs, une esclave obtient donc un succès reproductif indirect supérieur à celui qu'elle aurait en ayant elle-même des filles."

Une donnée qui manquait à Darwin pour expliquer l'altruisme des fourmis, comportement qui constituait de son propre aveu une faille dans sa théorie de l'évolution... Cette particularité génétique qui expliquerait aussi comment la capacité de rébellion a pu être sélectionnée, alors même que les ouvrières esclaves ne se reproduisent pas! Malgré son élégance, cette interprétation ne fait pas l'unanimité dans la communauté des myrmécologues. "Je ne suis pas absolument convaincu, car cette étude n'apporte pas la preuve que le comportement de cannibalisme ou d'abandon du couvain par les esclaves



soit spécifiquement dirigé contre l'espèce parasite", fait ainsi valoir Pierre Jaisson, du laboratoire d'éthologie expérimentale et comparée de l'université Paris-XIII.

VERS UNE CONTRE-RÉVOLTE ?

Pour en être sûr, il aurait fallu que les chercheurs fassent artificiellement adopter la descendance de l'espèce esclave par une autre espèce de fourmis, non esclavagiste cette fois. Et observer la réaction des ouvrières adoptées une fois adultes. "Si elles s'étaient mises à tuer le couvain de leur famille adoptive, cela aurait montré que ce comportement infanticide peut être seulement dû au fait d'être adopté et non pas au fait d'être esclaves de leur parasite, poursuit le chercheur, qui n'hésite pas à proposer au passage une tout autre interprétation. On peut se demander si cette espèce esclavagiste n'est pas sur la voie de l'inquinisme [voir encadré], qui est caractérisé par la disparition de la caste ouvrière. Dans ce cas, la reine manipulerait les esclaves pour qu'elles détruisent le plus possible d'ouvrières de son espèce." La complexité de l'organisation des sociétés de fourmis permet ainsi de multiples interprétations, sans qu'il soit toujours possible de trancher.

UN INSECTE EXPERT EN PARASITISME DE TOUTE SORTE

Asservir d'autres fourmis n'est qu'une des quatre formes de parasitisme pratiquées par ces insectes. La plus simple, la xénobiose, caractérise les fourmis qui ne savent pas se nourrir seules et s'invitent dans des nids hôtes pour solliciter une régurgitation. Le stade suivant, le parasitisme social temporaire, s'applique lorsque la reine est incapable de fonder une colonie seule. Après l'accouplement,

elle pénètre dans un nid hôte, en tue la reine et dispose des ouvrières, qui élèveront sa descendance. Avec le temps, la proportion d'ouvrières parasites s'accroît, et les ouvrières hôtes disparaissent. L'espèce parasite s'assume ensuite seule. L'esclavagisme proprement dit, qui concerne près de 50 espèces, constitue le troisième stade du parasitisme. Il est dit "facultatif" si les ouvrières parasites assurent toutes les

tâches de la colonie, les esclaves n'étant là que pour en augmenter la productivité. Si, au contraire, les ouvrières parasites ne sont capables que de faire des raids, les esclaves se chargeant de l'ensemble des tâches, l'esclavagisme est dit "obligatoire". Le dernier stade, l'inquinisme, est décrit chez environ 80 espèces. La caste ouvrière y est réduite, voire absente. La reine parasite infiltre un nid hôte, mais n'en tue pas la reine, seule à même de produire des ouvrières. Chez certaines espèces, la reine parasite passe même une grande partie de sa vie sur le dos de la reine hôte, dont elle dépend entièrement.



< **Myrmecocystus mimicus** pratique un esclavagisme facultatif sur sa propre espèce.

Pour sa part, Susanne Foitzik entend étayer sa théorie en tentant de calculer le bénéfice pour les colonies hôtes dans les environs. Pour cela, elle va déterminer le degré de parenté entre les esclaves et les colonies alentour, et évaluer en quoi ce comportement rebelle accroît spécifiquement la santé de la colonie dont elle est génétiquement la plus proche. Si son interprétation se révèle pertinente, ce comportement sera donc bien une première. "Entre les parasites et les hôtes, c'est une véritable course aux armements qui s'engage, explique Serge Aron. Alors qu'on pensait que les esclavagistes avaient toujours un coup d'avance, il semble que ces ouvrières aient adopté une stratégie leur permettant de résister au parasite. Résister seulement, car elles sont toujours esclaves au final..."

Et si cette résistance devenait trop forte, si les esclaves éliminaient l'intégralité de la descendance de l'esclavagiste, c'est sa survie qui serait menacée. "Pour autant, il n'y a pas de raisons d'imaginer que les combinaisons génétiques chez les esclavagistes ne conduiront pas un jour à la sélection d'individus dont le couvain aurait une odeur que les esclaves ne reconnaîtraient pas, par exemple, ou alors que ces parasites ne se rabattront pas sur d'autres espèces hôtes", estime Serge Aron. La contre-révolte est donc probablement déjà en marche.



> EN SAVOIR PLUS

Les Fourmis, L. Passera et S. Aron, Presses scientifiques du CNRS, 2005.