

Vol & Pillage chez les arthropodes: Du cleptoparasitisme au parasitisme social

Partie I: Cleptoparasitisme

Eric Lucas

Sur le comportement du scarabée sacré, *Scarabaeus sacer* L., lors du pétrissage d'une boule d'excréments.

"Le soupçon est fondé. Le rapt, l'exécration du plus fort, n'est pas l'apanage exclusif de la brute humaine; la bête aussi le pratique, et le scarabé particulièrement en abuse. Le travail s'effectuant à découvert, chacun sait ou peut savoir ce que font les collègues. On se jalouse mutuellement les pilules, et des rixes éclatent entre le nanti, qui voudrait bien s'en aller, et le pillard, qui trouve plus commode de détrousser un camarade que de se pétrir lui-même un pain rond dans le tas. Le propriétaire, en vedette au sommet de sa boule, fait face à l'assaillant qui tente l'escalade; d'un coup de levier de ses brassards, il le repousse au large, culbuté sur le dos. L'autre gigote, se relève, revient. La lutte recommence. Le dénouement n'est pas toujours en faveur du droit. Alors le voleur décampe avec sa prise, et le volé revient au tas s'amasser une autre pilule...Le Scarabée est donc un ardent pillard."

Jean-Henry Fabre, 1925

1- Diverses stratégies pour voler son prochain:

Depuis que l'homme est homme, depuis les premières civilisations humaines voilà plus de 8000 ans, la société humaine est confrontée au vol et au pillage. Du simple vol à l'étalage jusqu'au pillage d'un peuple par un autre, les exemples sont innombrables, et les siècles n'y ont rien changé. Mais, de même qu'il n'a pas inventé la guerre, l'élevage ou encore l'agriculture, l'homme n'a pas inventé le vol. La pratique du vol et du pillage dans l'évolution est bien antérieure à la venue de l'espèce humaine, elle était déjà pratiquée couramment et avec une richesse inégalée ailleurs, par des organismes bien plus anciens, les insectes.

Il est étonnant de constater que l'herbivorie, la prédation, le parasitisme ou encore le parasitoïdisme sont des modes de vie relativement bien connus chez les insectes, alors que les comportements associés au vol et au pillage bien qu'ils concernent un grand nombre d'espèces le sont beaucoup moins; peut-être parce que leur impact sur les organismes d'importance économique est rarement majeur.

Les comportements de vol et de pillage ont pourtant été mis en évidence très tôt, comme l'atteste le témoignage de Jean-Henry Fabre en 1897 (voir en-tête). Les espèces pratiquant le vol et le pillage appartiennent à des groupes taxonomiquement très variés, et ont développé des stratégies de vol très diversifiées ainsi que des adaptations multiples à leurs hôtes et à la ressource convoitée. De ce fait, il n'existe pas d'étude portant sur ces organismes dans leur ensemble. Chaque catégorie de ces organismes a été étudiée indépendamment des autres, par des chercheurs différents utilisant un vocabulaire souvent spécifique à leur groupe.

Il importe donc en premier lieu de présenter les grandes stratégies adoptées par les organismes pratiquant le vol et le pillage. Le premier groupe de ces organismes comprend les

arthropodes solitaires s'attaquant aux ressources d'autres arthropodes solitaires. On parle dans ce cas de **cleptoparasitisme** du grec "kleptes" qui veut dire voleur. Un cleptoparasite est un organisme qui utilise les réserves alimentaires amassées par un autre organisme (hôte) pour nourrir sa descendance (Borror et al, 1989). Afin d'avoir des réserves alimentaires suffisantes, plusieurs cleptoparasites ont de plus développé des comportements de destruction des oeufs ou des larves de l'espèce hôte. La source primordiale de nourriture des cleptoparasites provient néanmoins des réserves accumulées par l'hôte pour sa descendance et non pas du corps des larves de l'hôte. On distingue le cleptoparasitisme primaire et secondaire. Les cleptoparasites primaires s'attaquent à des groupes taxonomiquement très proches (même famille, même genre). Leur objectif premier est de s'approprier le nid et les réserves de l'hôte, et non pas de tuer la larve de l'hôte (Gauld & Bolton, 1988). Les cleptoparasites secondaires s'attaquent à des espèces très différentes taxonomiquement. L'élimination de la larve de l'hôte est primordiale et constitue un caractère ancestral, par opposition avec le vol des provisions de l'hôte (Gauld & Bolton, 1988). On parle également d'espèce cleptoparasitoïde qui désigne un organisme se développant aux dépens d'un autre organisme unique (appelé hôte) en lui dérobant ses réserves alimentaires, et provoquant par le fait même la mort de l'hôte (de manière directe ou indirecte) (Eggleton & Belshaw, 1992).

Le second groupe d'insectes pilleurs comprend les espèces solitaires qui convoitent les ressources alimentaires des insectes sociaux (termites, fourmis, guêpes et abeilles). Ces espèces ainsi que tous les organismes solitaires vivant une partie au moins de leur cycle au contact des espèces sociales sont des ectosymbiontes (Hölldobler & Wilson, 1990). Dans notre cas, nous ne prendrons en compte que les ectosymbiontes

pratiquant le vol des ressources de l'hôte; nous les appellerons donc **cleptosymbiontes** (terme inventé pour l'occasion).

Les insectes sociaux pratiquent également le vol et le pillage. Il n'existe pas à ma connaissance d'insectes sociaux spécialisés dans le vol des ressources des insectes solitaires, probablement parce que la ressource est insuffisante pour justifier une spécialisation. Ils vont en revanche s'en prendre aux ressources d'autres espèces sociales. Le troisième groupe concerne donc les espèces pratiquant le pillage des nids d'autres espèces sociales appartenant généralement à des groupes voisins. On désigne ce mode de vie par **cleptobiose**. Les espèces cleptobiotiques se nourrissent soit en mangeant la nourriture refusée par les premiers, soit en dérobant leur nourriture aux travailleurs de l'espèce hôte rentrant au nid (Gauld & Bolton, 1988).

Le dernier groupe concerne les espèces sociales qui parasitent les colonies d'une autre espèce sociale, et font élever leur progéniture par l'hôte. Dans ce cas, l'espèce voleuse s'approprie non seulement les ressources alimentaires de son hôte, mais également la force de travail de ses ouvriers qui vont prendre soin de sa descendance. On parle alors de **parasitisme social**. La femelle du parasite attend que la reine de l'espèce hôte ait construit son nid et élevé un certain nombre de travailleurs. Elle pénètre alors dans le nid, usurpe la position reproductive et empêche la production des descendants par l'hôte. Elle pond ensuite sa propre progéniture, que les travailleurs de l'hôte élèvent comme les leurs. La colonie devient alors une colonie de parasites sociaux (Gauld & Bolton, 1988). Il existe des parasites sociaux facultatifs, obligatoires, temporaires ou permanents. L'inquilinisme ou parasitisme social permanent concerne les cas où l'espèce parasite a perdu sa caste ouvrière. Les oeufs des espèces inquilines ne donnent que des mâles et des reines, jamais d'ouvrières (Gauld & Bolton, 1988).

Dans cette étude, nous ne traiterons pas des cleptoparasites sociaux occasionnels, ni des espèces opportunistes. Ces espèces comme le scarabée sacré n'ont pas un mode de vie proprement cleptoparasite, mais adoptent un comportement de pillage ou de vol lorsque l'occasion se présente. Nous allons présenter chacun des quatre groupes, et au sein de chacun d'eux les familles et les espèces les plus intéressantes ainsi que leurs adaptations à leur mode de vie.

2- Les espèces solitaires pillant des espèces solitaires:

CLEPTOPARASITISME

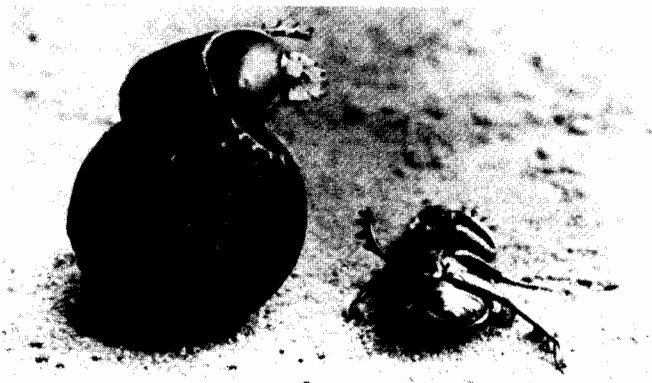
Les cleptoparasites appartiennent pour la plupart aux coléoptères, diptères ou hyménoptères (Tableau 1). Les hôtes sont obligatoirement des organismes accumulant des ressources alimentaires pour leur progéniture. Les pilules d'excréments des bousiers, les galles végétales, les champignons des scolytes, les proies amassées par les guêpes solitaires, et le miel et le pollen des abeilles solitaires constituent les principales sources convoitées. Il est difficile d'évaluer l'importance des cleptoparasites dans les écosystèmes, cependant

¹ Boules d'excréments pétries dans laquelle sont enfouies les oeufs.

le tableau 2 nous montre que le taux de cleptoparasitisme peut être très élevé. On constate qu'un cleptoparasite peut s'attaquer à plusieurs hôtes, on constate également qu'une même espèce hôte peut être la victime de plusieurs espèces de cleptoparasites. Le cleptoparasitisme peut être le fait d'une famille complète comme les méloïdes, ou encore d'une seule espèce ou d'un petit groupe d'espèces. Ajoutons que, selon Eggleton & Belshaw (1992), les espèces cleptoparasitoides (qui provoquent la mort de leur hôte) constituent à elles seules près de 10 000 espèces.

2.1- Coléoptères:

1- Les bousiers (Scarabeidae): Si les scarabées sacrés (vus précédemment) ne constituent pas de véritables cleptoparasites, en revanche, ils sont confrontés à d'autres scarabées voleurs, les onthophages (genres *Aphodius*, *Onthophagus*,...) (Eggleton & Belshaw, 1992 ; Halfpiter & Matthews, 1966). Les Onthophages sont des scarabées bousiers de petite taille



Le scarabée sacré - La dispute (tiré de Fabre 1925, vol. 5, Planche 1)

qui pondent leurs oeufs dans les boules ou pilules¹ confectionnées par les espèces plus grandes (Crowson, 1981 ; Hammond, 1976). Lorsque les espèces de grande taille confectionnent leurs boules, les onthophages se glissent à l'intérieur, ou encore suivent le scarabée jusqu'à son site d'enfouissement pour pondre dans la pilule. Avant de confectionner leur pilule, certaines espèces de scarabées éventrent et éparpillent complètement leur boule, ce qui pourrait constituer un comportement de protection contre les inclusions des cleptoparasites (Fabre, 1897). Les onthophages provoquent généralement la mort de l'espèce hôte soit directement en détruisant les oeufs ou les larves de l'espèce hôte, soit indirectement par dégradation de la qualité de la nourriture avant éclosion de la larve de l'hôte qui meurt par la suite de faim. Les espèces de scarabées fouisseuses sont dominantes dans les milieux arides, en raison de la bonne protection contre la dessiccation que leur confère l'enfouissement (jusqu'à huit pieds sous le sol) (Hammond, 1976). La pilule des scarabées enfouie dans le sol procure aux larves cleptoparasites non seulement la nourriture nécessaire à leur développement mais aussi les protège contre la dessiccation. Les cleptoparasites obtiennent de plus un site idéal

Tableau 1. Arthropodes cleptoparasites: (d'après Roubik, 1989; Packer, 1986; Kurczewski & Spofford, 1986, 1987; Hammond, 1976; Evans, 1987; Eggleton & Belshaw, 1992; Crowson, 1981; Paulian, 1988, Johnson, 1986...)

| CLEPTOPARASITE | | | HÔTE |
|----------------|--|---|--|
| ORDRE | FAMILLE | TAXON INFÉRIEUR | |
| ACARINA | - Acaridae | <i>Lackerbaueria krombeini</i> | Guêpes |
| COLEOPTERA | - Scarabeidae (+10spp) | <i>Aphodius, Onthophagus, Pedaria, Cleptocaccobius</i> | Scarabeidae et Geotrupidae |
| | - Cleridae (25 spp) - Meloidae (1000 spp) - Curculionidae (3spp) - Colydiidae | <i>Hypophloeus, Aulonium, Lasconotus</i> | Apidae nichant au sol Abeilles (Apoidea) Curculionidae larvaires |
| DIPTERA | - Sarcophagidae (Miltogramminae (500 spp) | <i>Senotainia</i> (mouches satellites) <i>Metopia, Phrosinella</i> (chercheuses de nids) <i>Hilarella, Taxigramma</i> (chasseresses à l'affût) | Aculéates nichant dans le sol |
| | - Bombyliidae (>2spp) - Anthomyiidae (39 spp) | <i>Lepidophora</i> <i>Eustalomyia, Leucophora</i> | guêpes fousseuses Sphecidae et Andrenidae |
| HYMENOPTERA | | | |
| # Guêpes | - Ichneumonidae - Chrysidae (guêpe-coucou) - Pompilidae - Sphecidae | <i>Campoplex cursitans</i> ex: <i>Argochrysis</i> <i>Evagetes, Ceropales</i> <i>Ammophila</i> <i>Passaloecus</i> <i>Stizoides</i> <i>Nysson</i> | Tortricidae (Lépidoptères) abeilles et guêpes Pompilidae (sps voisines) même espèce genre de la même famille <i>Prionyx</i> (Sphecidae) <i>Gorytes</i> (Sphecidae) |
| # Abeilles | - Sapygidae - Anthophoridae - Megachilidae - Halictidae | <i>Epeolus</i> <i>Melecta</i> <i>Mesoplia</i> <i>Nomada</i> (abeilles-coucous) (300 spp) <i>Stelis, Dioxys, Coelioxys</i> <i>Halictus</i> <i>Halictus ligatus</i> <i>Sphecodes</i> | abeilles Colletidae Anthophoridae Andrenidae, Anthophoridae, Halictidae et Melittidae Megachilidae cleptop. intraspécifique Andrenidae et Halictidae |

d'hivernation ou d'estivation, et peuvent effectuer leur croissance larvaire en absence de prédateurs ou de compétiteurs.

2- Les Meloidae: Les Méloïdes s'attaquent aux ressources des abeilles (Apoidea) (Crowson, 1981) et représentent possiblement le groupe de parasites d'abeilles le plus diversifié et le plus étendu. Les larves se nourrissent en général de nectar et de pollen. Les oeufs et les larves possèdent une substance toxique, la cantharidine. Les Meloidae s'attaquent à plus de 100 espèces d'abeilles dans les familles suivantes: Anthophoridae, Megachilidae, Melittidae, Halictidae, Colletidae, Apidae, Andrenidae, Stenotridae (Roubik, 1989). Malgré leur succès face aux abeilles solitaires ou grégaires, les méloïdes ne sont pas parvenus à parasiter les espèces eusociales (Crowson, 1981). Pendant son cycle,

l'adulte libre repère un essaim d'abeilles et dépose ses oeufs à proximité. Les méloïdes présentent une hypermétamorphose larvaire, caractérisée par un premier stade très actif appelé "triangulin", suivi de stades vermiformes passifs et peu mobiles. Les triangulins sont dit phorétiques ou non-phorétiques selon qu'ils doivent ou no rechercher activement leur ressource. Les triangulins non-phorétiques éclosent dans le nid de leur hôte, tandis que les phorétiques éclosent sur la végétation, grimpent jusque dans une fleur, et s'accrochent à une abeille-hôte qui va les emporter jusqu'à son nid. La ressemblance entre la larve des Méloïdes et les larves d'abeilles explique qu'elles sont parfois nourries par les abeilles travailleuses dans le nid. Les larves consomment de nombreuses cellules d'abeilles ainsi que leurs provisions.

Tableau 2. Importance du cleptoparasitisme: (d'après Torchio & Bosch, 1992 ; Wcislo, 1984 ; Riddick, 1993 ; Spofford et al., 1986 ; Winson et al., 1987 ; Roubik, 1990 ; Rozen & Buchmann, 1990 ; Spofford & Kurczewski, 1990)

| CLEPTOPARASITE | HÔTE | % CLEPTO. |
|---|---|-----------|
| COLEOPTERA | | |
| <i>Tricrania stansburyi</i> (Meloidae) | <i>Osmia lignaria propinqua</i> (HYM: Megachilidae) | <1,00 % |
| | <i>Osmia lignaria propinqua</i> (HYM: Megachilidae) | 14,00 % |
| | <i>Osmia lignaria propinqua</i> (HYM: Megachilidae) | 33,00 % |
| | <i>Anthophora</i> sp. (HYM: Anthophoridae) | 11,00 % |
| <i>Aphodius porcus</i> (Scarabeidae) | <i>Geotrupes stercorearius</i> (COL: Scarabeidae) | 48,00 % |
| DIPTERA | | |
| <i>Phrosinella aurifacies</i> (Sarcophagidae) | <i>Oxybelus uniglumis</i> (HYM: Sphecidae) | 33,30 % |
| | <i>Lindeniis columbianus</i> (HYM: Sphecidae) | 10,00 % |
| <i>Senotainia trilineata</i> (Sarcophagidae) | <i>Philanthus gibbosus</i> (HYM: Sphecidae) | 71,43 % |
| | <i>Crabro monticola</i> (HYM: Sphecidae) | 3,57 % |
| | <i>Episyron quinquenotatus</i> (HYM: Pompilidae) | 7,69 % |
| | <i>Tachysphex terminatus</i> (HYM: Sphecidae) | 42,55 % |
| | <i>Tachytes parvus</i> (HYM: Sphecidae) | 10,52 % |
| | <i>Aphilanthops frigidus</i> (HYM: Sphecidae) | 66,70 % |
| <i>Senotainia vigilans</i> (Sarcophagidae) | <i>Tachysphex tarsatus</i> (HYM: Sphecidae) | 24,20 % |
| | <i>Microbembex monodonta</i> (HYM: Sphecidae) | 16,66 % |
| Toutes espèces (3sp.) (Sarcophagidae) | <i>Tachysphex terminatus</i> (HYM: Sphecidae) | 57,90 % |
| | <i>Tachysphex terminatus</i> (HYM: Sphecidae) | 30,60 % |
| <i>Metopia campestris</i> (Sarcophagidae) | <i>Crabro cribrellifer</i> (HYM: Sphecidae) | 25,10 % |
| Toutes espèces (9sp.) (Sarcophagidae) | HYM: Pompilidae & Sphecidae | 27,00 % |
| HYMENOPTERA | | |
| <i>Mesoplia</i> sp. (Anthophoridae) | <i>Centris flavofasciata</i> (HYM: Anthophoridae) | 59,00 % |
| <i>Ericrocis lata</i> (Anthophoridae) | <i>Centris caesalpiniae</i> (HYM: Anthophoridae) | 0,30 % |
| <i>Nomada annulata</i> (Anthophoridae) | <i>Andrena macra</i> (HYM: Andrenidae) | 3,37 % |

À titre d'exemple, *Tricrania stansburyi*, une espèce phorétique s'attaque à des mégachiles grégaires (Torchio & Bosch, 1992). Quarante-huit heures après l'éclosion, le triangulin phorétique parvient au nid; y pénètre, recherche les oeufs de l'hôte, en perce un et se nourrit du fluide de l'oeuf. Lors de la recherche des oeufs, le triangulin est très mobile et très agressif; s'il rencontre un second triangulin, il l'attaque ce qui provoque la mort d'un des participants. En un ou deux jours, la larve augmente considérablement de volume puis mue. Les cinq premiers stades se nourrissent des réserves de la cellule, puis les sixième et septième sont immobiles et ne se nourrissent pas; ils se développent sous les exuvies des cinquième et sixième stades. Puis survient la pupe, et l'adulte une à deux semaines plus tard. Une femelle peut ainsi pondre plus de 900 oeufs (Torchio & Bosch, 1992).

3- Les Colydiidae sont des fongivores, et plusieurs espèces se retrouvent en associations avec certains scolytes. Ces scolytes creusent des galeries sous l'écorce des arbres et y font pousser un champignon nutritif. Les adultes de certaines espèces de Colydiidae pénètrent dans les galeries des scolytes, y pondent et la larve se nourrit des champignons et tue fréquemment les larves de scolytes présentes (Crowson, 1981; Eggleton & Belshaw, 1992). La famille des Colydiidae contient à la fois des espèces mycétophages strictes et des espèces cleptoparasitiques, et constitue de ce fait un chaînon

permettant de retracer l'évolution de la mycétophagie vers le cleptoparasitisme.

4- Les Cleridae (genre *Trichodes*, 25 sp.) sont parfois cleptoparasites des abeilles fouisseuses (fam: Apidae) (Eggleton & Belshaw, 1992).

5- Les Curculionidae sont à l'occasion cleptoparasites d'autres charançons larvaires dans des galles. Les adultes cleptoparasites percent la galle de leur hôte avec leur rostre puis y placent leurs oeufs (Eggleton & Belshaw, 1992).

2.2- Diptères:

1- Les Bombyles: *Lepidophora lepidocera* est un bombyle cleptoparasite des Sphecidae (Hymenoptera). La larve extrêmement vorace, se nourrit d'abord du contenu de sa cellule dans le nid de la guêpe, puis se fraie un chemin vers une autre cellule qu'elle consomme également (Evans & Eberhard, 1970).

2- Les Anthomyiies: Ils s'attaquent aux provisions des Sphecidae et des Andrenidae (environ 39 sp.) (Eggleton & Belshaw, 1992).

3- Les Sphaeroceridae: (=Borboridae). Les larves de cette famille vivent dans le fumier ou dans d'autres matières en décomposition. Les espèces du genre *Ceroptera* sont des cleptoparasites des scarabées bousiers (Halffter & Matthews, 1966). Les femelles pondent leurs oeufs dans la boule d'excrément de l'hôte au moment où celui-ci l'enfouit dans le sol. La

femelle peut, selon les espèces, soit être transportée sur le dos du scarabée roulant sa boule, soit encore le suivre au vol (Halffter & Matthews, 1966).

4- Les Sarcophagides: La famille des Sarcophagidae constitue un des principaux groupes de cleptoparasites (+ de 500 sp.), et un des plus intéressants (Eggleton & Belshaw, 1992). Ces cleptoparasites appartiennent principalement à la sous-famille des Miltogramminae, tribu des Miltogrammini. Leurs espèces hôtes sont des aculéates fouisseurs qui nichent dans le sol (Wcislo, 1986).

Ces guêpes fouisseuses appartiennent à différentes familles (Sphecidae, Pompilidae,...) et sont généralement solitaires, la femelle creuse un terrier qu'elle aménage. Elle pond ses oeufs dans le nid, et effectue ensuite un ou plusieurs voyages pendant lesquels elle s'attaque à une proie, la paralyse ou la tue, et la ramène vers son nid en la transportant en vol. Elle obstrue ensuite la cellule où se trouve sa progéniture; elle peut fabriquer une ou plusieurs cellules, puis rebouche parfois le terrier. A l'éclosion, la larve de l'hôte se développe en temps normal en dévorant les proies dans la cellule.

Les sarcophages cleptoparasites possèdent un avantage physiologique sur leurs proies en ce sens que les femelles pondent non pas des oeufs mais des larves complètement formées ("larviposition") (Townsend, 1911 ; Wcislo, 1986). L'oeuf se développe dans dans une large poche proche de l'utérus jusqu'à l'éclosion. Plusieurs asticots sont fréquemment pondus par cellule du terrier. La larve de l'hôte meurt généralement, soit tuée par la larve du cleptoparasite, soit de faim. La larve du cleptoparasite forme généralement un cocon dans la cellule de l'hôte. La spécialisation des Sarcophagidae varie beaucoup d'une espèce à l'autre.

On distingue généralement deux groupes selon leur stratégie de cleptoparasitisme (Wcislo, 1986). En premier lieu, les mouches satellites ("satellite fly") qui recherchent et poursuivent en vol les espèces hôtes lorsque ces dernières transportent une proie pour approvisionner le nid (Spofford & Kurczewski, 1990). Elles effectuent leur "larviposition" soit directement sur la proie transportée pendant le vol, soit dans le tunnel de l'hôte. Plusieurs espèces suivent ainsi l'hôte dans son terrier pour y pondre très rapidement. Une des clés du succès de certaines espèces est le fait qu'elles peuvent "larvipositer" à répétition, c'est à dire rapidement sur des proies en vol. Les mouches satellites ont de grands yeux et un court flagellum (flagelle des antennes, rôle olfactif), ce qui suggère que la localisation de l'hôte se fait principalement de manière visuelle.

En second lieu, les chercheuses de nids ("hole-searchers") qui recherchent les nids des espèces hôtes dans le sol et pondent dans les tunnels (Spofford & Kurczewski, 1990). Certaines espèces pénètrent dans le terrier entre deux visites de l'hôte et en profitent pour pondre; d'autres espèces s'attaquent à des terriers bouchés de façon provisoire ou définitive par l'hôte; dans ce cas le cleptoparasite creuse au niveau de l'entrée et pond sa larve à l'intérieur. Ce groupe de cleptoparasites est caractérisé par de petits yeux et un flagel-

lum élargi, il localise probablement les nids grâce à une combinaison de clés olfactives et visuelles. Il est à noter que certaines espèces sont attirées par des nids fermés provisoirement, et d'autres par des nids fermés définitivement.

Un troisième groupe plus rare est considéré par certains auteurs (Spofford *et al.*, 1986 ; Spofford & Kurczewski, 1990). Les chasseurs à l'affût qui recherchent les hôtes construisant ou approvisionnant leurs nids, se perchent à proximité du nid et effectuent leur larviposition dans le terrier (Spofford & Kurczewski, 1990). Ces derniers sont caractérisés par un comportement de dissimulation, et ne présentent pas de caractéristique morphologique distincte. Cette stratégie semble peu répandue. Les chasseurs à l'affût restent à bonne distance de l'hôte et cachés, ce qui les distingue des deux groupes précédents qui ne cherchent pas à dissimuler leur présence. Elles ne deviennent agressives que lorsque l'hôte tire une proie à l'intérieur, et ensuite pondent à l'intérieur, ou encore attendent que l'hôte ait bouché son nid.

En réponse à ces comportements cleptoparasitiques complexes, les hôtes ont développé diverses **stratégies défensives**.

1. Agrégation des nids. L'agrégation des nids est assez commune chez les guêpes et abeilles solitaires; on considère qu'elle constitue un premier pas évolutif vers la "socialité" (Wilson, 1971). Une hypothèse pour expliquer l'agrégation était la limite des habitats disponibles pour les insectes pour construire leurs nids (particulièrement chez les hyménoptères nichant dans le sol). Cependant on a vérifié récemment que premièrement, les facteurs édaphiques n'influençaient pas significativement la distribution des nids d'abeilles fouisseuses et que deuxièmement, le taux de cellules cleptoparasitées par les sarcophages est inversement corrélé avec la densité de nids de l'hôte. L'agrégation serait donc un moyen de défense contre le cleptoparasitisme (Wcislo, 1984).

2. Vol atypique. Certains sphecidae poursuivis par des sarcophages en vol, au lieu de se poser près du nid et d'y entrer, tournent abruptement en vol et partent au loin pour ne revenir qu'après quelques minutes. Le vol, au lieu d'être lent et sinueux devient un vol rapide et puissant. Cette stratégie permet fréquemment aux sphex de semer leurs poursuivants. On assiste parfois également à une alternance de types de vols (rapides, lents, stationnaires, sinueux, droits,...) (Kurczewski & Spofford, 1986).

3. Chocs & attaques: Certains hôtes ayant pris conscience qu'ils sont suivis par des cleptoparasites, reviennent en arrière et heurtent leurs poursuivants, les projetant au sol. Certains sphex les attaquent et les piquent, les immobilisant pour une à deux minutes (Kurczewski & Spofford, 1986).

4. Hygiène: Dans certains cas, l'hôte prenant conscience de la présence des sarcophages inspecte minutieusement sa proie avant l'entrée dans le tunnel, et la débarrasse des larves étrangères (avec ses mandibules). Une étude a montré que l'on avait une larve de cleptoparasite subsistant pour 35 proies inspectées, alors que l'on obtenait 15 larves de cleptoparasites pour 35 proies non inspectées. Ce comportement s'avère néanmoins peu efficace contre les mouches à l'affût car l'hôte

ne prends pas conscience de la présence du sarcophage (discret dans ce cas) et ne nettoie donc pas sa proie (Kurczewski & Spofford, 1986 ; Spofford *et al.*, 1986).

5. Architecture du nid: Les nids placés en profondeur semblent être mieux protégés que ceux placés près de la surface (peut-être en raison du temps nécessaire au cleptoparasite pour aller parasiter). Il en est de même pour les nids tortueux et ramifiés (Kurczewski & Spofford, 1986).

6. Hivernation sous forme adulte: L'espèce passant l'hiver sous forme adulte ne permet pas au cleptoparasite de passer l'hiver dans les cellules des nids. Au printemps, la première génération émerge et niche alors que le nombre de cleptoparasites est au plus bas (Kurczewski & Spofford, 1987).

7. Abandon de la proie: Après prise de conscience de la présence de mouches satellites, la femelle hôte abandonne sa proie (rare) (Kurczewski & Spofford, 1986; Spofford *et al.*, 1986).

8. Fermeture temporaire du nid: Cette technique efficace contre certains cleptoparasites, facilite la tâche des mouches à l'affût qui peuvent pondre sur la proie laissée provisoirement sans surveillance au moment où la femelle hôte rouvre son terrier (Spofford *et al.*, 1986).

2.3- Hyménoptères: Les guêpes

1- Pompilidae: Le cleptoparasitisme est très répandu chez les pompiles, mais à des degrés variables. Certaines espèces creusent dans les nids d'autres espèces de la même famille, détruisent les oeufs de leurs congénères et déposent les leurs (Cleptoparasitisme intraspécifique). Les espèces du genre *Evagetes* ne chassent pas mais recherchent les nids approvisionnés des autres pompiles d'autres genres très proches. Les femelles patrouillent dans les zones de nidification, jusqu'à localisation d'un hôte nichant. Elles se cachent alors, ou s'immobilisent jusqu'à ce que l'hôte termine l'approvisionnement du nid. Le cleptoparasite se rue alors à l'intérieur, détruit les oeufs de l'hôte et dépose les siens. Il referme alors le nid avant de s'en aller (Evans & Eberhard, 1970).

Les espèces du genre *Ceropales* s'attaquent également à



Une femelle *Ceropales maculatus* (gauche) suit de près une femelle *Pompilus plumbeus* avec sa proie (droite). Dans un moment, *Ceropales* va rapidement tenter d'insérer son oeuf dans un orifice respiratoire de l'araignée.

(Günter Olberg, 1959, tiré de Evans & Eberhard, 1970)

d'autres guêpes de la famille des Pompilidae (Evans, 1987), mais apparaissent plus évoluées que le genre précédent. La femelle dans ce cas prospecte dans les zones de nidification, mais elle recherche cette fois non pas les nids, mais plutôt les araignées (proies) qui sont transportées au nid par l'hôte (Evans & Eberhard, 1970). Au moment opportun le cleptoparasite monte sur l'araignée et rapidement insère un oeuf dans les orifices respiratoires de l'araignée. Dans ce cas l'hôte essaie fréquemment de chasser le cleptoparasite montrant qu'il y a eu ici coévolution, mais ne note pas la présence des oeufs du cleptoparasite. L'hôte enterre l'araignée et y dépose ses oeufs, mais les oeufs du cleptoparasite éclosent plus rapidement et la larve dévore les larves de l'hôte ensuite.

2- Sphecidae: Plusieurs espèces de cette famille pratiquent le "brigandage" (Evans & Eberhard, 1970). Certaines espèces déterrent les chenilles des nids d'autres individus de la même espèce. Les espèces du genre *Stizoides* s'attaquent aux espèces du genre *Prionyx*, de la même façon que pour les espèces du genre *Evagetes*. Dans le genre *Nysson* le cleptoparasitisme influe sur les stades immatures (éclosion plus rapide que chez l'hôte) et l'oviposition a lieu dans le nid de l'hôte. Les espèces de ce genre possèdent un tégument très développé qui leur sert à éviter les morsures et piqûres de l'hôte.

3- Chrysidae: Les Chrysidae ou guêpes-coucous possèdent des adaptations reliées au cleptoparasitisme (Evans & Eberhard, 1970): tégument renforcé, capacité de se rouler en boule pour offrir un minimum de prises à son hôte. Les guêpes-coucous ont également perdu la capacité de piquer, le dard étant remplacé par un tube télescopique utilisé lors de l'oviposition. Les Chrysidae s'attaquent à une grande variété de guêpes et d'abeilles nichant au sol ou dans les brindilles. La femelle pond lorsque les nids de l'hôte sont approvisionnés, les larves nouvellement écloses possèdent une tête large avec des mandibules acérées et pointues. Une fois écloses, la larve détruit les larves de l'hôte puis se transforme par la suite en une larve de type vermiforme. La larve est capable comme celle de son hôte de s'orienter correctement vers la sortie.

2.4- Hyménoptères: Les abeilles-coucous

Il y a de par le monde environ 5000 espèces d'abeilles cleptoparasites (Duffield *et al.*, 1990). Le cleptoparasitisme constitue de ce fait le mode de parasitisme le plus répandu chez les abeilles (Alexander, 1991). Les larves du cleptoparasite sont nourries grâce à la nourriture placée par l'hôte pour nourrir sa propre progéniture. Les abeilles parasitent d'autres abeilles. Les abeilles sont phytophages et se nourrissent de nectar, de pollen, et de miel qui représentent la ressource convoitée.

1- Anthophoridae (Nomada): La femelle cleptoparasite pénètre dans le nid de l'hôte, dépose ses oeufs dans des cellules incomplètes ou complètes de l'hôte (dans les parois). Les oeufs du parasite éclosent semble-t-il avant ceux de l'hôte. La jeune larve tue ensuite les larves ou les oeufs de l'hôte et mange les provisions (pollen, nectar). Ces espèces ne s'attaquent pas aux espèces sociales. Après la ponte, la fe-

melle cleptoparasite quitte le nid de l'hôte sans qu'il y ait trace de son passage, ce qui constitue un comportement évolué. Plusieurs espèces hôtes bouchent leurs nids après en avoir complété l'approvisionnement. Dans ce cas, le cleptoparasite recherche le monticule de sable caractéristique, s'y pose et commence à retourner le sable en formant une dépression concave; et ce jusqu'à localisation de l'entrée du nid (plus ou moins efficace) (Winson *et al.*, 1987). Certaines espèces d'anthophorides hivernent à l'état adulte dans les nids de leurs hôtes (Riddick, 1993), ce qui leur confère plusieurs avantages. La couche de cire des cellules les protège des infections microbiennes, et à l'émergence les partenaires sexuels se retrouvent aisément ayant hiberné à proximité (dans des agrégations de nids de l'hôte) (Riddick, 1993).

En réponse aux comportements très évolués des abeilles-coucous, les hôtes ont développé plusieurs types de défense:

1. La charge: les espèces hôtes chargent fréquemment les cleptoparasites devant leur nid (Winson *et al.*, 1987).

2. La projection au sol: dans certains cas, l'hôte attaque le cleptoparasite et le projette au sol, puis le frappe à nouveau une fois au sol (Winson *et al.*, 1987).

3. La rotation des sites de nidification: chaque année, le site des agrégations de nids de l'espèce hôte se déplace de plusieurs centaines de mètres, possiblement pour réduire l'incidence du parasitisme (Winson *et al.*, 1987).

4. Les tunnels postiches: la construction de terriers accessoires ne servant pas à la nidification et n'étant pas rebouché, serait une manière de désorienter les cleptoparasites (Winson *et al.*, 1987).

5. Le bouchage de tunnels: les tunnels sont obstrués par du sable afin de les dissimuler aux yeux des cleptoparasites.

6. La destruction des oeufs, lorsqu'ils ont été détectés par l'hôte (dans le nid).

7. Le remplissage de la cellule avec du sable ou de la terre. Bien qu'en partie approvisionnée, la cellule est complètement remplie par la femelle hôte qui a découvert la présence de cleptoparasites (Rozen & Snelling, 1986).

8. Le voltinisme: dans certains cas, le cleptoparasite est univoltin alors que l'hôte possède une seconde génération (une partie des individus). Ceci permet à l'hôte de reformer sa population même face à un cleptoparasite très efficace (Rozen & Snelling, 1986).

9. Le contrôle du sexe-ratio: chez *Anthophora urbana urbana* qui est parasité par *Xeromelecta californica*, Torchio et Trostle (1986) ont remarqué que le cleptoparasitisme se faisait essentiellement aux dépens des mâles de l'hôte; or l'hôte produit un sex-ratio débalancé en faveur des mâles, ce qui lui permet de supporter un taux élevé de parasitisme.

2- Halictidae (Sphecodes): L'abeille parasite, ouvre la cellule de l'hôte, détruit les oeufs, les remplace par les siens et referme la cellule (Michener, 1974). Ces abeilles s'attaquent aussi bien aux abeilles solitaires que sociales. Certaines espèces de *Sphecodes* s'attaquent à plus d'un hôte. La femelle cleptoparasite pénètre généralement dans le nid par la force tuant parfois la femelle hôte. La destruction de la larve par la

femelle cleptoparasite est un comportement qui évite à la larve de chercher la larve de l'hôte, et qui représente selon certains auteurs un comportement nouveau. Chez une autre espèce d'Halictidae, un cleptoparasite intraspécifique a été mis en évidence. Dans ce cas les individus cleptoparasites étaient plus gros que les individus standards (non cleptoparasites) (Packer, 1986).

Remarque: Chez certaines abeilles cleptoparasites qui s'attaquent à plusieurs hôtes, il y a un décalage entre la durée de la période d'hivernation des deux espèces. Dans certains cas l'émergence du cleptoparasite est plus tardive de plus de 15 jours. Les terriers des abeilles fouisseuses contiennent fréquemment plusieurs cellules placées linéairement du fond du terrier vers la sortie. Le cleptoparasite ayant lieu toujours dans les cellules les plus proches de l'entrée du nid, s'il y a une cellule non parasitée plus loin, l'adulte hôte à l'émergence va éventrer les cellules entre la sienne et la sortie et risquer ainsi de tuer le cleptoparasite (Johnson, 1986).

2.5- Les acariens:

Certains acariens sont également cleptoparasites. L'acarien immature, *Lackerbaueria krombeini* (0.5mm), s'attaque à plusieurs espèces de guêpes prédatrices des pucerons qui nichent dans le bois. Il pénètre dans le nid de son hôte en s'attachant au corps d'une guêpe adulte (Evans & Eberhard, 1970). Il se laisse tomber dans le nid, perce l'oeuf de la guêpe et se nourrit par la suite des pucerons apportés par l'hôte. L'adulte pour quitter le nid attend qu'une guêpe émerge d'une cellule voisine et le libère en faisant son chemin, pour s'y accrocher. Il est à noter que de nombreuses espèces d'acariens ont un mode de vie peu ou pas connu et sont possiblement des cleptoparasites.

Pour terminer, précisons que d'autres groupes, comme les araignées, pratiquent également le cleptoparasitisme (Buskirk, 1981).

Bibliographie

- Alexander, B. 1991. *Nomada* phylogeny reconsidered (Hymenoptera: Anthophoridae). *J. Nat. His.* 25: 315-330.
- Borror, D.J., C.A. Triplehorn & N.F. Johnson. 1989. An introduction to the study of insects. 6th ed. Harcourt Brace college Publishers. 875pp.
- Buskirk, R.E. 1981. Sociality in the Arachnida pp 282-369 in Hermann, H.R. (Ed), *Social Insects*, Vol. II. Academic Press. London.
- Crowson, R.A. 1981. *The biology of the Coleoptera*. Academic Press. London.
- Duffield, R.M., C. Simon-Jordan, E.W. Riddick & J.W. Wheeler. 1990. Exocrine secretions of bees. X. 3,7-Dimethyldeca-2,6-dien-1, 10-diol: A sex-specific compound from *Nomada annulata* (Hymenoptera: Anthophoridae). *J. Chem. Ecol.* 16: 1071-1075.
- Eggleton, P. & R. Belshaw. 1992. Insect parasitoids: an evolutionary overview. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 337:

(suite à la page 15)

- Evans, H.E. 1987. A new species of *Irenangelus* from Costa Rica (Hymenoptera: Pompilidae: Ceropalinae). Proc. Entomol. Soc. Wash. 89: 559-561.
- Evans, H.E. & M.J.W. Eberhard. 1970. The Wasps. University of Michigan Press.
- Fabre, J.H. 1925. Souvenirs entomologiques, vol. 5. 355p.
- Gauld, I. & B. Bolton. 1988. The Hymenoptera. British Museum (Natural History) Oxford University Press.
- Halfpeter, G. & E.G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabeinae (Coleoptera, Scarabeidae). Folia Entomol. Mexicana 12-14: 1-311.
- Hammond, P.M. 1976. Kleptoparasitic behavior of *Onthophagus suturalis* Perringuey (Coleoptera: Scarabeidae) and other dung-beetles. The Coleop. Bull. 30: 245-249.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1990. The Ants. Belknap Press and Harvard University Press. Cambridge. 732pp.
- Johnson, M.D. 1986. *Stelis (Microstelis) lateralis* reared from a nest of *Osmia (Nothosmia) pumila* (Hymenoptera: Megachilidae). J. Kansas Entomol. Soc. 59: 743-745.
- Kurczewski, F. & M.G. Spofford. 1986. Observations on the nesting behaviors of *Tachytes parvus* Fox and *T. obductus* Fox (Hymenoptera: Sphecidae)
- Kurczewski, F. & M.G. Spofford. 1987. Further observations on the nesting behavior of *Liris argentatus* (Hymenoptera: Sphecidae). Great Lakes Entomol. 20: 121-125.
- Michener, C.D. 1974. The social behavior of the bees. Harvard University Press. Cambridge. Massachusetts.
- Packer, L. 1986. The biology of a subtropical population of *Halictus ligatus* IV: a cuckoo-like caste. J. New-York Entomol. Soc. 94: 458-466.
- Paulian, R. 1988. Biologie des coléoptères. Editions Lechevalier. Paris. 719pp.
- Riddick, E.W. 1993. *Nomada annulata* Smith (Hymenoptera: Anthophoridae) a confirmed cleptoparasite of *Andrena macra* Mitchell (Hymenoptera: Andrenidae) and other *Nomada-Andrena* associations. Proc. Entomol. Soc. Wash. 95: 107-112.
- Roubik, D.W. 1989. Ecology and Natural History of Tropical Bees. Cambridge University Press. New-York. 514pp.
- Rozen, J.G. Jr. & R.R. Snelling. 1986. Ethology of the bee *Exomalopsis nitens* and its cleptoparasite (Hymenoptera: Anthophoridae). J. New York Entomol. Soc. 94: 480-488.
- Spofford, M.G. & F.E. Kurczewski. 1990. Comparative larvipositional behaviours and cleptoparasitic frequencies of nearctic species of Miltogrammini (Diptera: Sarcophagidae). J. Nat. Hist. 24: 731-755.
- Spofford, M.G., F.E. Kurczewski & D.J. Peckham. 1986. Cleptoparasitism of *Tachysphex terminatus* (Hymenoptera: Sphecidae) by three species of Miltogrammini (Diptera: Sarcophagidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 79: 350-358.
- Torchio, P.F. & J. Bosch. 1992. Biology of *Tricrania stansburyi*, a meloid beetle cleptoparasite of the bee *Osmia lignaria propinqua* (Hymenoptera: Megachilidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 85: 713-721.
- Torchio, P.F. & G.E. Trostle. 1986. Biological notes on *Anthophora urbana urbana* and its parasite, *Xeromelecta californica* (Hymenoptera: Anthophoridae), including descriptions of late embryogenesis and hatching. Ann. Entomol. Soc. Am. 79: 434-447.
- Townsend, C.H.T. 1911. Announcement of further results secured in the study of muscoid flies. Ann. Entomol. Soc. Am. 4: 127-152.
- Wcislo, W.T. 1984. Gregarious nesting of a digger wasp as a "selfish herd" response to a parasitic fly (Hymenoptera: Sphecidae ; Diptera: Sarcophagidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 15: 157-160.
- Wcislo, W.T. 1986. Host nest discrimination by a cleptoparasitic fly *Metopia campestris* Fallen (Diptera: Sarcophagidae: Miltogramminae). J. Kansas Entomol. Soc. 59: 82-88.
- Wilson, E.O. 1971. The insect societies. Belknap Press of Harvard University, Cambridge.
- Winson, S.B., G.W. Frankie & R.E. Coville. 1987. Nesting habits of *Centris flavofasciata* Friese (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae) in Costa Rica. J. Kansas Entomol. Soc. 60: 249-263.

Eric Lucas est étudiant au doctorat au Centre de recherche en horticulture du département de Phytologie de l'Université Laval.