

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

Partie II: Cleptosymbiotisme, cleptobiose, dulose & parasitisme social

Eric Lucas

On trouve dans nos bois certains insectes ayant tout à fait l'apparence de bourdons, par leur corps poilu à bandes de diverses couleurs, mais dont les pattes postérieures, étroites et non dilatées, sans épines, ni corbeille, ni broches, ne peuvent permettre la construction des nids ni la récolte du pollen. Ces *psithyres* ou *apathes* des entomologistes n'ont que des mâles et des femelles fécondes... Incapables de nourrir leurs larves, les psithyres pondent leurs oeufs au milieu de la pâte des bourdons, et ceux-ci confondant les enfants étrangers avec les leurs, les entourent de la même sollicitude... Les Psithyres sont de véritables parasites. Vêtus comme les légitimes propriétaires du nid, ils trompent sous cette analogie de livrée, les yeux vigilants des ouvrières... Il y a chez les insectes de nombreuses espèces pareilles aux coucous qui portent leurs oeufs dans les nids de fauvelles, et dont les petits, avides et gloutons, prennent toute la nourriture apportée par les pauvres parents, dont ils jettent souvent au dehors la malheureuse postérité.

Maurice Girard, entomologiste, 1884

3- Les espèces solitaires pillant des espèces sociales: CLEPTOSYMBIOTISME

3.1- L'enjeu:

Dans le monde des insectes, les nids des espèces sociales constituent une concentration de réserves alimentaires très importante. Les guêpes (zoophages) concentrent des ressources sous forme animale (proies), les abeilles (nectariphages) et les termites (xylophages & mycophages) concentrent des ressources sous forme végétale et les fourmis (régime variable) des ressources sous différentes formes. Pour des espèces solitaires, il s'avère donc très profitable de vivre à l'intérieur ou à proximité du nid de ces espèces, car elles bénéficient ainsi d'une part des ressources de l'espèce hôte et d'autre part de la protection du nid contre le milieu physique et contre les prédateurs du monde extérieur. Les nids des insectes sociaux, ainsi que les alentours, constituent de ce fait, un véritable écosystème et abritent une multitude d'organismes parasites, en association plus ou moins étroite avec l'hôte. Ces organismes sont appelés des ectosymbiontes des insectes sociaux. Le mode de vie des ectosymbiontes au coeur d'un nid leur a demandé des adaptations souvent très subtiles, afin d'échapper à l'hôte lui-même.

Les ectosymbiontes ont été classés en différents groupes selon le type de rapport qu'ils entretiennent avec leur hôte (Wasmann, 1894 dans Hölldobler & Wilson, 1990). Dans notre cas, nous ne nous intéressons qu'aux organismes qui dérobent leurs ressources à leur hôte. Nous les nommerons cleptosymbiontes (terme inventé pour l'occasion).

3.2- Les cleptosymbiontes:

Un vaste éventail de groupes manifeste des comportements cleptosymbiotiques au cours de leur cycle vital

(Tableau 1). Le fait que les cleptosymbiontes utilisent fréquemment d'autres stratégies complémentaires (prédation, saprophagie,...) pour s'alimenter rend difficile l'inventaire et la quantification des différents groupes. Ajoutons qu'il est difficile d'étudier l'intérieur des nids des espèces sociales, et de ce fait on connaît assez mal le mode de vie d'une grande partie des organismes parasites qui s'y trouvent.

Il est intéressant de noter que les fourmis et les termites possèdent une quantité de parasites considérablement plus élevée que les abeilles ou les guêpes (Wheeler, 1928 ; Wilson, 1971). Selon Wilson (1971), cette différence tient à plusieurs facteurs: premièrement, les nids des abeilles et des guêpes sont généralement placés dans les arbres et il existe peu d'arthropodes adaptés à la fois à une vie arboricole, et à une vie à l'obscurité dans un milieu étroit, peu humide et chaud; deuxièmement, les nids sont compacts, avec une ouverture étroite, gardée et souvent entourée de substances répulsives ou collantes; enfin troisièmement, les nids sont souvent nettoyés des cadavres et autres débris. Crowson (1981) explique cette différence par le fait que la vie sociale est beaucoup plus ancienne chez les fourmis et les termites (100 à 75 millions d'années) que chez les abeilles et les guêpes (50 à 30 millions d'années). Outre leur nombre plus restreint, les ectosymbiontes des guêpes et abeilles montrent de plus es adaptations à la vie symbiotique beaucoup moins prononcées que les espèces termitophiles et myrmécophiles (Wilson, 1971).

3.2.1- Les cleptosymbiontes myrmécophiles:

Concernant les ectosymbiontes myrmécophiles, plus l'espèce hôte a des colonies de grande taille, et plus les colonies sont durables dans le temps, plus l'abondance et la diversité des espèces ectosymbiotiques (et par le fait même des espèces cleptosymbiotiques) devraient être élevées (Hölldobler & Wilson, 1990). Au sein des espèces myrmécophiles en général, les

Tableau 1. Cleptosymbiontes des insectes sociaux: (d'après Wilson, 1971; Hölldobler & Wilson, 1990; Roubik, 1989; Spradbery, 1973; Evans & Eberhard, 1970; Paulian, 1988; Crowson, 1981; Wheeler, 1928; Grassé, 1986b ...)

CLEPTOSYMBIONTE		HÔTE	RESSOURCE*
Ordre & Famille	Taxon inférieur		
ISOPODA			
Porcellionidae	<i>Metaponorthrus</i>	fourmis: <i>Messor</i>	Grain entreposé
ACARINA			
Antennophoridae	<i>Antennophorus</i>	fourmis: pls espèces	Sollicitation
Gamasidae	<i>Urozercon</i>	termites: pls espèces	Vol de nourriture
THYSANURA			
Nicoletiidae	<i>Atelura</i> <i>Grassiella</i> , <i>Trichatelura</i> <i>Natiruleda</i> , <i>Pseudatelerura</i> , <i>Eluratinda</i>	fourmis: pls espèces fourmis: pls espèces termites: pls espèces	Régurgitation Vol de proies Régurgitation
COLLEMBOLA			
Entomobryidae	<i>Calobatinus</i>	termites	Vol de nourriture
ORTHOPTERA			
Gryllidae	<i>Myrmecophilia</i>	fourmis: pls espèces	Sollicitation, vol de proies
COLEOPTERA			
Brenthidae	<i>Amorphocephalus</i>	fourmis: <i>Camponotus</i>	Sollicitation (**)
Chrysomelidae	<i>Clytra</i> , <i>Hockingia</i> , <i>Saxinis</i>	fourmis: pls genres	Matériel végétal dans le nid
Clavigeridae	toutes les espèces	fourmis: pls espèces	Sollicitation
Histeridae	plusieurs genres	fourmis: pls genres	Sollicitation, vol de proies
Melandryidae	<i>Troctontus</i>	termites: <i>Microcerotermes</i>	Elevage des larves
Nitidulidae	<i>Amphotis</i>	fourmis: pls genres	Sollicitation
Pselaphidae	plusieurs genres	fourmis: pls espèces	Sollicitation
Ptinidae	plusieurs espèces	fourmis: pls genres	Nourris par les fourmis (#)
Staphylinidae	plusieurs espèces plusieurs espèces <i>Termitodiscini</i>	fourmis: pls espèces termites termites	Sollicitation Vol de proies Culture de champignons
LEPIDOPTERA			
Pyrilidae	<i>Galleria</i> , <i>Achroia</i> , <i>Aphomia</i> , <i>Anagasta</i> , <i>Viutula</i> , <i>Plodia</i>	abeilles	Cire dans le nid
Lycaenidae	plusieurs espèces	fourmis: pls espèces	Sollicitation
Tineidae	<i>Atticonviva</i> <i>Melissoblaptus</i> <i>Plastopolypus</i> , <i>Paraelystus</i>	fourmis: <i>Acromyrmex</i> , <i>Atta</i> guêpes: <i>Vespa</i> termites	Matériel végétal dans le nid Matériel du nid Elevage des larves
DIPTERA			
Anthomyiidae	<i>Episthetosoma</i>	termites	Elevage des larves
Calliphoridae	<i>Bengalia</i> <i>Termitopia</i>	fourmis: pls genres termites: <i>Amitermes</i>	Vol de proies Elevage des larves
Culicidae	<i>Malaya</i>	fourmis: <i>Crematogaster</i>	Sollicitation
Milichiidae	<i>Milichia</i>	<i>Crematogaster</i> , <i>Lasius</i>	Sollicitation
Phoridae	<i>Metopina</i> <i>Tubicera</i>	fourmis: <i>Solenopsis</i> fourmis: <i>Plagiolepis</i>	Sollicitation Elevage des larves
Syrphidae	<i>Xanthogramma</i>	fourmis: <i>Lasius</i>	Elevage des larves
HYMENOPTERA			
Braconidae	<i>Paralipsis</i>	fourmis: <i>Lasius</i>	Sollicitation
Diapriidae	plusieurs genres	fourmis: pls genres	Sollicitation

- * - Régurgitation: le symbionte dérobe la nourriture lors de la régurgitation de l'hôte.
 - Sollicitation: le symbionte sollicite la régurgitation par la fourmi hôte.
 - Matériel végétal: le symbionte se nourrit de matériel végétal apporté par les fourmis.
 - Elevage des larves: les larves du symbionte sont élevées par les fourmis.
 - Grain entreposé: le symbionte se nourrit du grain entreposé.
 - Vol de proies: le symbionte vole les proies transportées par les fourmis.

** nourrit également son hôte par régurgitation

probable selon les auteurs

acariens représenteraient possiblement le premier groupe en importance, suivis par les Staphylinidae qui comptent pas moins de 28 000 espèces myrmécophiles et enfin des mouches de la famille des Phoridae qui peuvent représenter en nombre d'individus un groupe très important (Hölldobler & Wilson, 1990). Néanmoins, la plupart de ces espèces ne sont pas des cleptosymbiontes.

Les espèces cleptosymbiotiques myrmécophiles ont développé des stratégies très variées pour dérober les ressources de leur hôte:

1- Vol des ressources entreposées dans le nid: grain, matériel végétal,... Cette stratégie est utilisée par un grand nombre d'espèces appartenant à différents groupes (voir Tableau 1).

2- Vol des ressources échangées: Les fourmis s'échangent fréquemment de la nourriture par voie orale, les ouvrières nouvellement revenues au nid régurgitent la nourriture liquide aux ouvrières restant au nid. Le staphylin *Dinarda* se tient dans les chambres périphériques du nid, aux endroits où ont principalement lieu les échanges de nourriture. Lorsque deux ouvrières se passent cette nourriture liquide, le petit staphylin se glisse entre elles et dérobe la gouttelette de la gueule du donneur. Un autre exemple est constitué par le genre *Atelura* sp. (Thysanura: Nicoletiidae).

3- Sollicitation: De nombreux organismes voleurs, plutôt que d'attendre un échange entre deux fourmis, sollicitent directement à une ouvrière une régurgitation en leur faveur. On appelle ce type d'échange alimentaire la trophallaxie (Hölldobler & Wilson, 1990). De jour, la nitidule *Amphotis marginata* se dissimule dans des abris le long des voies empruntées par la fourmi *Lasius fuliginosus*, la nuit elle arpeute les voies, stoppe les fourmis retournant au nid et effectue la sollicitation en tapotant le labium de l'hôte avec ses antennes et en tambourinant rapidement sur sa tête. La fourmi régurgite à ce moment et le voleur s'en nourrit (Hölldobler & Wilson, 1990). L'acarien *Antennophorus* qui vit sur le corps de son hôte se nourrit de la nourriture que les ouvriers se passent de l'un à l'autre ou encore sollicitent l'ouvrier en imitant à l'aide de ses pattes antérieures le code tactile des fourmis (Hölldobler & Wilson, 1990).

4- Élevage des larves: Les stades larvaires de plusieurs staphylins (*Atemeles*, *Lomechusa*) sont élevés par les fourmis avec les larves des fourmis. L'adoption de larves étrangères est déterminée par des signaux chimiques, et il est probable que les larves secrètent une substance similaire à la phéromone des larves de l'hôte. Les adultes de ce groupe possèdent des glandes d'adoption qu'ils utilisent pour se faire "adopter des ouvrières" et transporter à l'intérieur du nid (Hölldobler & Wilson, 1990). Il est intéressant de noter que certaines espèces peuvent utiliser plusieurs espèces hôtes. *Atemeles pubicollis* (Coleoptera: Staphylinidae), espèce cleptosymbiotique, cannibale et prédatrice, vit la période estivale dans les nids de *Formica polyctena* et la période automnale et hivernale dans les nids de *Myrmica* (Crowson, 1981). Les larves des syrphes du genre *Microdon* sont également élevées par les fourmis.

Ces larves possèdent une forme de limace qui serait un mimétisme du cocon de l'hôte.

Pour tromper leurs hôtes et survivre à d'éventuelles agressions, les cleptosymbiontes myrmécophiles ont mis au point de nombreux mécanismes tant physiques (carapace protectrice, mimétisme morphologique du type des larves de syrphes), comportementaux (thanatose ou technique de "feindre la mort", mimétisme tactile) que chimiques (allomone apaisante qui calme immédiatement l'hôte, allomone d'adoption qui signifie à l'hôte que le symbionte fait partie de la colonie, allomone défensive qui repoussent l'hôte ou les prédateurs). Il est néanmoins impossible de rentrer ici dans les détails de ces comportements très variés et souvent très élaborés.

3.2.2- Les cleptosymbiontes termitophiles:

Les espèces termitophiles utilisent des techniques similaires aux espèces myrmécophiles pour obtenir leur nourriture. Les larves de *Termitopia skaipei* (Diptera: Calliphoridae) reçoivent la becquée des ouvrières d'*Amitermes atlanticus*. Il en va de même pour les asticots de *Episthetosoma* (Diptera: Anthomyiidae), ainsi que pour les chenilles de *Plastopolypus divisus* et de *Paraelystus integer* (Lepidoptera: Tineidae) (Grassé, 1986b). Les larves du Melandryidae *Troctontus* (Coleoptera) sollicitent directement leur becquée de *Microcotermes fuscotibialis*. Toute une gamme d'espèces de groupes divers sollicitent directement les ouvrières qui leur régurgitent les aliments, c'est le cas de certains Thysanoures (*Natiruleda*, *Pseudatelerura*, *Eluratinga*), et de certains staphylins du genre *Termitella*. Les staphylins, chez les termites comme chez les fourmis constituent un des groupes les mieux représentés, et certaines espèces manifestent, pour obtenir leur nourriture des ouvrières, des comportements très élaborés impliquant parfois des échanges complexes tant tactiles que chimiques (Grassé, 1986b). D'autres cleptosymbiontes ont des stratégies plus primitives, plus opportunistes. Les acariens africains de plusieurs espèces d'*Urozercon* (Gamasidae) volent simplement la nourriture de plusieurs espèces de termites, tandis que les collemboles de *Calobatinus grossei* vivent juchés sur la tête de leur hôte d'où ils déroberaient directement la nourriture. La sous-famille des *Termitodiscini* (Coleoptera: Staphylinidae) exploite, quant à elle, les cultures de champignons de certaines espèces de termites hôtes.

Le mode de vie termitophile se traduit chez les différents taxons par des niveaux d'adaptation extrêmement variables, notamment en ce qui concerne les modifications morphologiques, depuis les espèces indiscernables des espèces de leur groupe taxonomique vivant librement, jusqu'aux espèces tellement modifiées qu'il est très difficile de retrouver avec certitude leur position taxonomique. La réduction du système oculaire ainsi qu'une baisse de pigmentation sont souvent liées à la vie dans les termitières. De nombreuses espèces sont physogastres, ce qui signifie qu'elle arborent une hypertrophie de la partie abdominale avec réduction de la sclérotinisation (Crowson, 1981). La physogastrie, bien que son rôle ne soit

pas connu avec certitude, constitue un haut degré d'adaptation du symbionte à la vie parmi les termites (Grassé, 1986b). Pour échapper à leurs hôtes, les cleptosymbiontes ont recours à différentes stratégies, soit leur forme limuloïde (carapace protectrice de forme similaire à celle des limules) qui es protège des attaques des termites, soit leur grande agilité et leur faible taille, qui leur évite tout contact avec leurs hôtes (Paulian, 1988). Certaines espèces utilisent des glandes tégumentaires aux fonctions diverses, et le comportement de l'hôte et du termitophile dépend des odeurs et saveurs des sécrétions tégumentaires des uns et des autres (Grassé, 1986b). Certaines espèces enfin, emploient un mimétisme chimique doublé d'un mimétisme comportemental.

3.2.3- Les cleptosymbiontes mellittophiles (des abeilles):

Chez les abeilles, le groupe des papillons de la cire ("Wax moth") (Lepidoptera: Pyralidae) consomme la cire ou les provisions amassées dans les nids, ainsi qu'à l'occasion les hôtes immatures. Les groupes sont cosmopolites, en raison de la dissémination des abeilles domestiques de par le monde. Certains genres consomment de grandes quantités de cire (Roubik, 1989 ; Wheeler, 1928).

3.2.4- Les cleptosymbiontes sphécophiles (des guêpes):

Comparativement aux termites et fourmis, il existe un nombre relativement restreint d'espèces ectosymbiontes chez les guêpes sociales (Akre, 1982 ; Wilson, 1971). Parmi ces espèces, rares sont celles dont l'écologie est connue et qui peuvent être considérées comme cleptosymbiotiques. Les staphylins des genres *Quedius* et *Velleius* se nourrissent des détritiques des nids de guêpes des genres *Vespa* et *Vespula*. Les larves de *Melissoblyptus* (Lepidoptera: Tineidae) se nourrissent des matériaux de construction des nids de *Vespa* (Wilson, 1971).

4- Les espèces sociales pillant des espèces sociales: CLEPTOBIOSE & modes de vie associés

La cleptobiose concerne les espèces sociales qui s'attaquent à d'autres espèces sociales pour leur dérober leurs ressources. Ce comportement tient plus du pillage que du vol. Certaines espèces sociales se sont ainsi spécialisées et tirent leur subsistance uniquement des ressources alimentaires amassées par d'autres espèces. Le terme cleptobiose est employé ici, bien que la classification des comportements s'avère parfois difficilement applicable, et que les différentes appellations ne sont toujours utilisées par les auteurs pour désigner la même chose. Les habitudes cleptobiotique et associées se retrouvent chez les termites, les fourmis et les abeilles mais prennent différentes formes selon le groupe qui la pratique (Tableau 2). Pour bien discerner les espèces cleptobiotiques des espèces parasites sociales, précisons qu'il y a toujours séparation physique entre le couvain de l'espèce cleptobiotique et celui de son hôte, ce qui n'est pas le cas chez les espèces parasites sociales.

4.1- Les fourmis

Chez les fourmis les comportements associés au vol et au pillage sont d'une richesse étonnante, et les exemples décrits ne constituent qu'un pâle aperçu de la question. Une terminologie a été développée pour décrire les différents modes de vie de ces espèces. Ces comportements suivent un patron évolutif depuis la cleptobiose jusqu'au parasitisme social permanent. Nous les avons librement réparti selon qu'ils se rapprochaient le plus de la cleptobiose, ou du parasitisme social proprement dit.

- **Cleptobiose:** Plusieurs espèces de fourmis pratiquent la cleptobiose. Habituellement, les fourmis cleptobiotiques nichent près du nid d'une espèce de plus grande taille qui leur sert "d'hôte" (Gauld & Bolton, 1988). Les fourmis de *Camponotus rufoglaucus* se tiennent en embuscade près de l'entrée de la fourmilière de *Camponotus sericeus* et se jettent littéralement sur l'ouvrière revenant au nid qui réagit en se mettant en boule et en lâchant sa proie dont la fourmi voleuse s'empare (Sudd & Franks, 1987). Dans le désert du sud-ouest américain, une fourmi moissonneuse du genre *Pogonomyrmex* qui récolte les graines et les déchets végétaux ramasse à l'occasion les insectes morts et est susceptible de se joindre à d'autres espèces lors de la prédation des termites. Les fourmis du genre *Myrmecocystus* détritiphages et prédatrices stoppent les fourmis *Pogonomyrmex* qui reviennent avec les corps des termites. Les voleurs inspectent la fourmi *Pogonomyrmex* et la laissent aller si elle ne transporte rien; par contre si elle transporte une proie, deux ou même trois fourmis voleuses l'attaquent féroceement, lui dérobant sa proie tout en évitant sans difficulté les ripostes. Selon certaines études, de 5 à 39% des nids de *Pogonomyrmex* sont ainsi affectés par *Myrmecocystus* (Hölldobler & Wilson, 1990). En Inde, une considérable proportion de la population d'une espèce de *Crematogaster* se cache et attend ("lie and wait") les ouvriers de *Holcomyrmex* revenant au nid avec de la nourriture. Ils les délestent ensuite de leur récolte (Hölldobler & Wilson, 1990). De même, *Atopomyrmex mocqueresyi* vole les termites morts transportés par *Megaponera*, fourmi pourtant de taille supérieure (Grassé, 1986b).

- **Lestobiose:** Certaines espèces de fourmis la plupart appartenant au genre *Solenopsis*, habitent dans les murs des nids construits par d'autres espèces de fourmis ou de termites, et pénètrent dans les chambres du nid de l'hôte pour y dérober la nourriture et pour attaquer les habitants (Gauld & Bolton, 1988). La fourmi *Solenopsis fugax* constitue un cas de voleur spécialiste. Les éclaireurs de la fourmi voleuse construisent un système complexe de galeries souterraines jusque dans la chambre d'élevage du couvain de son hôte. Les éclaireurs libèrent alors une sécrétion de recrutement le long des voies qui provoquent une invasion du nid de l'hôte. Les voleurs libèrent une substance alkaloïde qui repousse les défenseurs du nid et les empêche de protéger leur couvain. La fourmi voleuse dérobe alors le couvain dont elle se nourrit (Sudd & Franks, 1987; Hölldobler & Wilson, 1990).

- **Xénobiose:** Une espèce vit à l'intérieur du nid d'une autre espèce et se déplace librement parmi ses hôtes obtenant la

Tableau 2. Insectes sociaux cleptobiotiques: (d'après Wilson, 1971; Hölldobler & Wilson, 1990; Portugal-Araujo, 1958; Wille, 1983; Michener, 1974; Wheeler, 1910; Grassé, 1986a...)

ESPÈCE CLEPTOBIOTIQUE		Type*	HÔTE
ISOPTERA			
- Termitidae			
sf Amitermitinae	<i>Ahamitermes</i> , <i>Incolitermes</i>	L?	<i>Coptotermes</i>
sf Termitinae	<i>Termes</i>	?	<i>Constrictotermes</i> , <i>Amitermes</i> ,
<i>Coptotermes</i>	<i>Inquilinitermes</i>	L	<i>Constrictotermes</i>
HYMENOPTERA			
# Fourmis			
- Formicidae			
sf Myrmicinae	<i>Crematogaster</i>	C	<i>Holcomyrmex</i>
	<i>Formicoxenus</i>	X	<i>Formica</i> , <i>Myrmica</i> , <i>Manica</i>
	<i>Monomorium</i>	X	<i>Monomorium</i>
	<i>Megalomyrmex</i>	X	<i>Sericomyrmex</i> , <i>Cyphomyrmex</i>
	<i>Solenopsis</i>	L	espèces plus grandes
sf Dolichoderinae	<i>Conomyrma</i>	C	<i>Pogonomyrma</i>
# Abeilles			
- Apidae			
sf Meliponinae (abeilles sans dard)	<i>Lestremellita</i>	C	genre voisin: <i>Trigona</i> , <i>Melipona</i>
	<i>Cleptotrigona</i>	C	genre voisin: <i>Trigona</i>

*type de parasitisme: C: Cleptobiose L: Lestobiose X: Xénobiose

nourriture généralement en sollicitant la régurgitation des hôtes. Les larves sont maintenues séparées (Gauld & Bolton, 1988). C'est le cas de *Formicoxenus nitidulus* qui possèdent des colonies de moins de 100 individus qui vivent au sein des colonies de leur hôtes. Le nid de *Formicoxenus* est isolé à l'intérieur du nid de son hôte, et la fourmi voleuse obtient sa nourriture, soit par sollicitation directe des ouvrières-hôtes, soit en la dérobant lors d'un transfert entre hôtes (Sudd & Franks, 1987).

- Exploitation des pistes: Un autre comportement apparenté au vol peut constituer l'utilisation de traces chimiques d'une espèce de fourmi par une seconde qui exploite les mêmes ressources. C'est le cas de *Camponotus beebi* qui utilise le jour les pistes de la fourmi *Azteca chartifex* active uniquement de nuit (Sudd & Franks, 1987).

4.2- Les termites:

Les habitudes cleptobiotiques sont beaucoup moins développées et diversifiées chez les termites que chez les fourmis, cependant, trois genres peuvent être considérés comme cleptobiotiques. Ceux-ci (voir tableau 2), construisent leur nid dans les parois du nid de l'hôte et se nourrissent du matériel de construction de la paroi. L'hôte est également un termite

(Wilson, 1971). Les termites du genre *Inquilinitermes* habitent les nids des termites du genre *Constrictotermes*. L'espèce voleuse mine les cloisons du nid de l'hôte, pénètre dans les chambres de l'hôte et dévore les aliments entreposés par ce dernier (Grassé, 1986a). Les espèces des genres *Incolitermes* et *Ahamitermes* dévorent pour leur part, les cloisons des nids de leur hôte (Grassé, 1986a).

4.3- Les abeilles voleuses:

Les abeilles de la sous-famille des Meliponinae sont appelées abeilles sans dard (stingless bees). Les espèces du genre *Lestremellita* s'attaquent aux espèces du genre voisin *Trigona* (Michener, 1974 ; Wille, 1983). Les abeilles du genre *Lestremellita* sont des espèces eusociales avec une reine et des travailleurs. Les travailleurs ne possèdent pas de structure pour récupérer le pollen et le transporter et ne fréquentent jamais les fleurs. Ne pouvant pas s'approvisionner par pollinisation, ils dérobent leur nourriture à d'autres espèces sociales. La nourriture volée est ramené au nid sous forme liquéfiée (pollen et miel mélangés). Les attaques contre les espèces "hôtes" sont souvent répétées à intervalles variables. A titre d'exemple, citons le cas de *Cleptotrigona cubiceps* (Portugal-Araujo, 1958 ; Michener, 1974). Après localisation du nid-

cible, deux ou trois individus de l'abeille cleptobiotique s'approchent de l'entrée de l'espèce attaquée, provoquant la sortie d'un grand nombre de défenseurs volant très près de l'entrée. Les voleurs, plus nombreux, commencent à détruire la base du tube d'entrée jusqu'à ce qu'il tombe. Pendant ce temps, du miel est apporté par les travailleurs de l'espèce attaquée de l'intérieur du nid jusqu'aux restes du tube d'entrée (blocage de l'entrée). Des combats ont lieu à l'extérieur, les défenseurs étant tués fréquemment par les voleurs. Le nombre des voleurs augmente jusqu'à 40 à 60. De nouveaux attaquants apportent du propolis visqueux qu'ils placent autour de l'entrée (en provenance de leur nid) (possiblement pour marquer l'entrée du nid). Le miel apporté par les défenseurs est recueilli par les voleurs et emporté. Après une période de un à trois jours, le miel s'arrête de couler. Les voleurs et d'autres espèces opportunistes lèchent tout le miel autour de l'entrée. Les attaquants pénètrent alors sans résistance dans le nid et commencent le pillage rapportant le miel, le cérumen et le propolis à leur nid. Un groupe de voleurs gardiens s'installe près de l'entrée. Il demeure néanmoins une bonne quantité de pollen et de miel dans le nid pillé, avec une population d'adultes réduite (d'après Portugal-Araujo, 1958 ; Michener, 1974).

5- Les espèces sociales esclavagistes des espèces sociales: DULOSE

Il est indispensable de mentionner les modes de vie esclavagistes adoptés par certaines espèces de fourmis, même s'il ne s'agit pas à proprement parler de comportements de vol (voir Tableau 3). Certaines espèces de fourmis sont devenues dépendantes des travailleurs d'autres espèces qu'ils mettent en esclavage. L'espèce dulotique effectue des raids dans les nids d'autres espèces voisines, pendant lesquels elle vole les pupes des victimes. Les ouvrières esclavagistes les ramènent à leur nid, où les pupes éclosent et les travailleurs deviennent les esclaves de la colonie (Gauld & Bolton, 1988). Les espèces dulotiques s'intéressent donc en premier lieu au couvain de l'espèce cible, et non pas à ses ressources alimentaires. Il existe des espèces dulotiques facultatives et d'autres espèces dulotiques obligatoires comme *Polyergus rufescens*, dont les ouvrières ne peuvent s'alimenter elles-mêmes (Gauld & Bolton, 1988). A titre d'exemple, *Polyergus breviceps* peut ramener en un seul raid contre une colonie cible jusqu'à 2000 pupes, et peut attaquer des colonies distantes de 75m de la leur (Topoff et al., 1984, in Sudd & Franks, 1987). Les fourmis esclavagistes, utilisent différentes techniques lors de leur raids pour contourner les défenses de leur hôte. Lorsque les *Polyergus* attaquent les *Formica*, c'est leur morphologie plus puissante, et notamment leurs mandibules acérées qui leur donnent l'avantage. Les fourmis esclavagistes de *Formica pergandei* produisent une substance analogue à la phéromone d'alarme de leur hôte. La quantité produite est telle qu'elle provoque une panique complète chez l'hôte (Sudd & Franks, 1987). Après les raids, les esclaves éclosent et apprendraient

à reconnaître l'odeur spécifique de la colonie esclavagiste, et ce dans les deux premières semaines de leur vie adulte.

6- Les espèces sociales parasitant des espèces sociales: PARASITISME SOCIAL

Dans le cas du parasitisme social, le parasite utilise son hôte comme une force de travail plus que comme une source de nourriture disponible. Dans le cas, du parasitisme social, le couvain de l'espèce parasite et de l'espèce hôte sont élevés ensemble (Gauld & Bolton, 1988). Le parasitisme social comprend des degrés plus ou moins élevés de parasitisme, et se retrouve chez les fourmis, guêpes et abeilles (Tableau 3).

6.1- Les fourmis:

Il existe différents types de parasitisme social chez les fourmis:

- Parasitisme social facultatif: Certaines espèces sont à l'occasion des parasites sociaux d'autres espèces, mais peuvent très bien vivre de manière autonome sans parasitisme.

- Parasitisme social temporaire: Certaines espèces de fourmis sont des parasites sociaux d'autres espèces de façon obligatoire, mais temporaire. Dans ce cas, la reine parasite pénètre dans le nid d'une autre espèce; la reine locale est assassinée. Le nid se peuple peu à peu d'ouvriers de l'espèce parasite tandis que les ouvriers de l'espèce locale meurent graduellement, pour finalement devenir un nid autonome complètement peuplé de parasites (Gauld & Bolton, 1988).

- Inquilinisme (parasitisme social permanent): Dans ce cas, l'espèce parasite passe toute sa vie dans le nid de l'espèce hôte. Les travailleurs de l'espèce inquiline sont soit absents, soit sont rares et ont des comportements "atrophiés". La caste de travailleurs a souvent complètement disparu. La reine de l'hôte est parfois tolérée, parfois assassinée (Gauld & Bolton, 1988). A titre d'exemple, citons l'espèce *Teleutomyrmex schneideri* qui représente selon Wilson (1971) l'ultime stade du parasitisme social. L'inquiline est dans ce cas un parasite de l'espèce *Tetramorium caespitum* qui est l'espèce phylogénétiquement la plus proche du parasite. L'espèce ne se retrouve que dans le nid de l'hôte. Elle ne possède pas de caste ouvrière et la reine ne contribue en aucune façon à l'économie de la colonie hôte. L'espèce est de petite taille (2.5 mm) et chose unique chez les insectes sociaux, elle est ectoparasite de son hôte. Elle passe le plus clair de son temps sur le dos de l'hôte et est nourrie par les travailleurs de l'hôte (Wilson, 1971).

6.2- Les guêpes:

Chez les guêpes, 28 espèces sont considérées comme étant parasites sociaux permanents, et toutes au sein de la famille des Vespidae (Wilson, 1971). Ces espèces sont des parasites sociaux obligatoires ce qui signifie que les femelles sont incapables de fonder leur colonie sans une espèce hôte, et d'engendrer des travailleurs. Il existe également dans cette famille des parasites sociaux facultatifs capables d'élaborer

Tableau 3. Insectes parasites sociaux et esclavagistes (dulotiques): (d'après Wheeler, 1910, 1928; Wilson, 1971; Hölldobler & Wilson, 1990; Gauld & Bolton, 1988; Michener, 1974; Spradbery, 1973 ...)

PARASITE SOCIAL ou ESPÈCE DULOTIQUE	Type*	HÔTE
HYMENOPTERA		
#Fourmis		
- Formicidae		(fourmis ou termites)
sf Myrmeciinae		
<i>Myrmecia</i>	I	<i>Myrmecia</i>
sf Pseudomyrmecinae		
- <i>Tetraoponera</i>	T	<i>Tetraoponera</i>
- <i>Pseudomyrmex</i>	I	<i>Pseudomyrmex</i>
sf Myrmicinae		
- <i>Antichthonidris, Chalepoxenus, Epimyрма, Harpagoxenus, Myrmoxenus, Protomognathus, Strongylognathus,</i>	D	
- <i>Aphaenogaster, Myrmica</i>	T	
- <i>Anergates, Cardiocondyla, Chalepoxenus, Crematogaster, Kyidris, Doronomyrmex, Epimyрма, Leptothorax, Manica, Monomorium, Myrmica, Oxyepoecus, Parapheidole, Pheidole, Pseudoatta, Rhoptomymex, Serrastruma, Solenopsis, Strumigenys, Teleutomymex, Tetramorium</i>	I	
- <i>Myrmica</i>	F	
sf Dolichoderinae		
- <i>Bothriomyrmex</i>	T	plusieurs espèces
- <i>Conomyrma,</i>	T	<i>Conomyrma</i>
sf Formicinae		
<i>Anoplolepis, Camponotus, Plagiolepis, Paratrechina</i>	I	
- <i>Acanthomyops, Formica, Lasius,</i>	T	
- <i>Formica, Polyergus, Rossomyrmex</i>	D	
# Guêpes		
- Vespidae		
sf Vespinae		
<i>Vespula, Vespa</i>	I	Vespidae (espèces voisines)
sf Polistinae		
<i>Polistes, Mischocyttarus</i>	I	Vespidae (espèces voisines)
# Abeilles		
- Apidae		
sf Bombinae		
<i>Psithyrus, certains Bombus</i>	I	<i>Bombus</i>
- Xylocopidae		
<i>Allodape</i>	I	<i>Allodape</i>
<i>Allodapula</i>	I	<i>Allodapula</i>
<i>Macrogalea</i>	I	<i>Macrogalea</i>

* type de parasitisme social:

T: parasitisme social temporaire
I: inquilinisme

F: parasitisme social facultatif
D: dulose (esclavagisme)

seuls leur propre colonie. Le parasitisme social chez les guêpes se fait par l'usurpation des reines, le parasite social entrant dans la colonie hôte et prenant la place de la reine locale. Les parasites sociaux ressemblent beaucoup aux espèces hôtes et ont généralement un ancêtre commun avec l'hôte. Ils possèdent des téguments plus sclérotinisés (durs) que leur hôte, une tête et des mandibules plus larges, et parfois un dard plus puissant et recourbé (adaptations pour le combat) (Evans & Eberhard, 1970).

6.3- Les abeilles:

Chez les abeilles, le parasitisme social est limité aux deux groupes sociaux les plus primitifs: les bourdons et les allodapines (Wilson, 1971). Il se traduit également par l'usurpation des reines. Dans ce cas la femelle parasite prend la place de la reine de la colonie hôte (Michener, 1974). Les deux espèces sont des espèces sociales et généralement voisines. L'espèce parasite n'a pas de travailleurs et utilise ceux de l'espèce hôte.

1- Apidae (tribu Bombini): Il existe chez le genre *Bombus* des espèces qui parasitent des nids de leur propre espèce (donc parasitisme social facultatif). L'exemple de parasitisme social le plus connu dans la sous-famille est celui du genre *Psithyrus* dont tous les membres sont des parasites sociaux des espèces du genre *Bombus*. La femelle parasite a la forme et la taille de la femelle hôte. Certaines espèces utilisent plus d'une espèce hôte. Les *Psithyrus* constituent de véritables "machines de guerre"; ils sont caractérisés par une cuticule plus dure, des mandibules plus acérées, un dard plus puissant que leur hôte et par l'absence de corbicules pour le transport du pollen. La femelle parasite sort de l'hibernation plus tard que la femelle hôte. La femelle *Psithyrus* s'attaque alors aux colonies de *Bombus* de taille moyenne, les petites colonies n'ayant pas assez de travailleurs pour pouvoir élever la progéniture du parasite et les plus grosses colonies pouvant combattre et même tuer le parasite social ou encore l'éjecter (Richards, 1955 ; Michener, 1974). L'installation de *Psithyrus* est particulièrement difficile dans les colonies ayant déjà des travailleurs s'occupant d'oeufs car ces derniers sont très agressifs. Le comportement de la femelle varie lorsqu'elle pénètre dans le nid (immobilité, agressivité). Sa taille, son agressivité, son armure corporelle et son puissant aiguillon lui permettent en tous les cas de tuer un grand nombre de travailleurs. Les deux reines peuvent ensuite vivre ensemble dans la ruche. Le parasite social, selon les auteurs, tue ou ne tue pas la reine-hôte. Dans tous les cas, la descendance de l'hôte est détruite, et les travailleurs prennent soin de la descendance du parasite. Graduellement, les travailleurs de l'hôte meurent et ne sont plus remplacés tandis que les adultes du parasite social sont de plus en plus nombreux. Les jeunes femelles du parasite social peuvent rester longtemps dans le nid, mais se dispersent à l'automne et hibernent dans le sol comme les *Bombus*.

2- Xylocopidae (tribu ceratini): Chez les abeilles des genres *Allodape*, *Allodapula* et *Macrogalea*, il existe au sein même de chaque genre une espèce parasite sociale d'autres espèces du genre. Les espèces parasites montrent une convergence dans les modifications morphologiques qui semblent dues à

leur mode de vie parasitique: yeux, dentition mandibulaire et proboscis réduits, veination allaire et corbicules à pollen réduites, pattes robustes, élargissement des épines tibiales sur les pattes antérieures et médianes, ... (Michener, 1974).

7- Evolution:

Il apparaît évident que les différents comportements associés au vol et au pillage présentés ici ont des origines évolutives différentes. Toutefois, s'il est impossible de dresser un portrait d'ensemble, à l'intérieur de chacun des groupes présentés, des tendances apparaissent et des hypothèses évolutives ont été avancées par différents auteurs.

7.1- Voies évolutives vers le cleptoparasitisme: (d'après Eggleton & Belshaw, 1992)

Le cleptoparasitisme est survenu à de nombreuses reprises au cours de l'évolution (Michener, 1974 ; Evans & Eberhard, 1970). Il peut tirer son origine de deux situations préliminaires: soit une association entre le cleptoparasite et l'hôte lui-même (=cleptoparasitisme secondaire), soit une association entre le cleptoparasite et les provisions de l'hôte (=cleptoparasitisme primaire). Les auteurs proposent trois voies évolutives dérivant de ces situations préliminaires.

1- Voie du parasitoïde ancestral: Ce type de cleptoparasitisme vient d'une association préliminaire hôte-cleptoparasite. Ces groupes ont évolué du parasitoïdisme vers le cleptoparasitisme. Cette voie a probablement été choisie en raison de l'avantage procuré par la consommation des provisions avant ingestion par l'hôte. Ex: Bombyliidae (Diptera) Chrysididae, Sapygidae, Gasteruptiidae (Hymenoptera).

2- Voie du type de provision: Ce type de cleptoparasite vient d'une association préliminaire provision-cleptoparasite. Les cleptoparasites possédaient une association primitive avec le type général de provision de l'hôte actuel mais pas spécifiquement avec le type de provision utilisé par l'hôte. Le cleptoparasitisme ne vient donc pas ici d'une similarité dans les comportements écologiques entre l'hôte et le cleptoparasite mais plutôt d'une affinité originelle du cleptoparasite pour le type de provision amassé par l'hôte. Exemples:

- Colydiidae (et Brentidae) (Coleoptera): Ils étaient des compétiteurs de leurs hôtes (exemple: scolytes) pour les champignons dans le bois mort. Ils se sont adaptés aux galeries tapissées du champignon *Ambrosia*, et sont devenus par la suite des cleptoparasites des Scolytidae (Crowson, 1981 ; Eggleton & Belshaw, 1992).

- Meloidae (Coleoptera): Ils auraient évolué à partir d'ancêtres mycophages. La similarité entre les spores des champignons et le pollen aurait provoqué le passage de la première ressource vers la seconde. Il faut noter que dans plusieurs genres de coléoptères, au sein du même genre, certaines espèces se nourrissent de pollen et d'autres de spores de champignons.

- Sarcophagidae (Diptera): Ils auraient été en premier lieu des saprophages, pénétrant dans les nids des aculéates fouisseurs à la recherche de nourriture. Par la suite, la compé-

tion pour la nourriture avec les espèces hôtes les aura conduits au cleptoparasitisme.

3- **Voie des espèces phylogénétiquement proches:** Ce type de cleptoparasite vient également d'une association préliminaire provision-cleptoparasite. Dans ce cas, les cleptoparasites sont très proches phylogénétiquement de leurs hôtes. Ils utilisaient par le passé la même ressource que leurs hôtes. La similarité des habitudes écologiques des espèces du même genre ou de la même famille les a conduits à la compétition pour la ressource et ensuite à un cleptoparasitisme afin d'économiser l'énergie du cleptoparasite. Exemples: bousiers cleptoparasites, charançons cleptoparasites des galles (Coleoptera), abeilles cleptoparasites, hyménoptères cleptoparasites des galles (Hymenoptera).

7.2- Voies évolutives vers le cleptosymbiotisme:

Afin de s'adapter à leur hôte, et à son habitat, beaucoup d'ectosymbiontes ont subi une évolution considérable de leurs caractéristiques morphologiques, physiologiques et/ou comportementales (Wilson, 1971). Parmi ces adaptations convergentes, on peut citer notamment (glandes d'apaisement, mimétisme, forme limuloïde, etc...). Le mimétisme des phéromones du couvain apparaît comme le mécanisme le plus développé chez les ectosymbiontes (Hölldobler & Wilson, 1990). On considère que les ectosymbiontes les plus évolués sont ceux qui parviennent à pénétrer dans la chambre du couvain, (car elle représente la niche écologique la plus riche, mais également la mieux protégée), les plus primitifs se contentant le plus souvent des piles de déchets (Hölldobler & Wilson, 1990). L'adoption de ce mode de vie parasitique a en outre provoqué un changement dans les régimes alimentaires des ectosymbiontes, ce changement ayant été rendu possible grâce (indirectement) à l'hôte (Wilson, 1971).

Une des premières théories sur l'évolution, énoncée par Wasman voulait que les fourmis et termites prennent soins des ectosymbiontes (et donc des cleptosymbiontes) et pratiquent une forme de sélection animale conduisant à la sélection de certains critères chez ces derniers (voir Wilson, 1971). Cette théorie fut abandonnée au profit d'une adaptation du symbionte à son hôte et non du contraire (Wilson, 1971).

Kistner (1981) propose un scénario pour chacun des groupes selon leur régime alimentaire. La majorité des ectosymbiontes sont prédateurs, et la recherche de proies présentant fréquemment des problèmes, le nid des espèces sociales, lorsque rencontré par ses prédateurs constituait une manne énorme (oeufs, larves, réserves,...). Sur le nombre très élevé de prédateurs ayant tenté de s'approprier les ressources du nid, quelques espèces parvinrent à pénétrer le nid de façon permanente, et très peu d'entre elles interférèrent avec le code de communication des hôtes afin d'être nourries par ces derniers. La plupart des espèces gardèrent leurs habitudes prédatrices au moins partiellement. Le second groupe est constitué d'espèces détritivores, dont très peu d'espèces changèrent leurs habitudes alimentaires et très peu d'espèces s'intégrèrent socialement à la société hôte. Le troisième groupe, très petit, est constitué d'espèces parasitoïdes, dont une partie était proba-

blement parasitoïde de pucerons mutualistes. Très peu d'espèces parvinrent à s'intégrer à la colonie. Enfin, le dernier groupe, le plus petit, est celui des phytophages. L'invasion du nid se fit probablement par l'intermédiaire de larves se nourrissant de végétation en décomposition au sol. Les prédateurs constitueraient donc les envahisseurs idéaux des insectes sociaux, suivis par les détritivores (Kistner, 1981).

7.3- Voies évolutives vers la cleptobiose:

La plupart des abeilles appartenant aux genres qui comprennent les espèces cleptobiotiques, sont des voleuses occasionnelles, opportunistes. Certaines abeilles des genres *Apis* et *Tetragonisca* sont des espèces cleptobiotiques facultatives capables de construire et approvisionner leur nid elles-mêmes, ou de piller un autre nid, selon les conditions (Roubik, 1989). Les abeilles cleptobiotiques auraient simplement adopté ce mode de vie de façon permanente et exclusive (Wilson, 1971). Chez les fourmis, les modes de vie cleptobiotiques et associés auraient évolué le long d'une voie évolutive conduisant à l'inquilinisme (voir ci-dessous).

7.4- Voies évolutives vers le parasitisme social et la dulose:

En premier lieu, il est nécessaire d'énoncer la "règle de Emery" (Emery, 1909 dans Hölldobler & Wilson, 1990), qui dit qu'un parasite social tire son origine de son hôte qui est une espèce étroitement liée à la sienne. Ce précepte qui présuppose que le parasitisme est lié à la spéciation, est capable d'expliquer une bonne part des cas de parasitisme social et est applicable à la plupart des hyménoptères sociaux. Néanmoins, plusieurs cas de parasitisme chez les fourmis font exception, car le parasite et l'hôte appartiennent à des genres très différents.

1- **Chez les Fourmis:** Wilson (1971) et Hölldobler & Wilson (1990) proposent à partir des travaux de nombreux chercheurs un scénario évolutif conduisant au parasitisme social. Selon les auteurs, l'inquilinisme constituerait une sorte de finalité évolutive, un phénomène vers lequel convergeraient plusieurs voies évolutives et qui ne serait pas réversible. Trois voies évolutives sont proposées: 1) *Voie du parasitisme temporaire:* Les fourmis de certains groupes se multiplient par "bourgeoisement" lorsqu'une reine quitte la colonie pour en fonder une autre dans un endroit proche. La nouvelle colonie-fille peut échanger des ouvrières avec la colonie-mère pendant un certain temps. Occasionnellement, certaines reines n'auraient pas retrouvé le chemin vers un nid de leur propre espèce. Elles auraient suivi des travailleurs vers une colonie d'une espèce voisine, auraient cherché à être adoptées. La reine aurait tué la reine locale, assuré le rôle reproducteur et serait devenue un parasite temporaire. Par la suite, le comportement aurait évolué vers l'inquilinisme (parasitisme social permanent); 2) *Voie de la dulose:* Des espèces territoriales, en entrant en conflit avec d'autres espèces, auraient ramené à leur colonie du couvain de l'espèce attaquée comme nourriture. Une partie du couvain va être dévorée et une autre va éclore dans la colonie de l'agresseur. Selon les espèces, les fourmis

(suite à la page 16)

(suite de la page 13)

écloses seront tolérées ou non, et conduiront à un comportement dulotique (esclavagiste) d'abord intraspécifique, puis interspécifique qui pourra mener par la suite à l'inquilinisme. Précisons que, outre la territorialité, deux autres hypothèses sont avancées pour expliquer l'apparition des modes de vie esclavagistes. Darwin, en 1859 (voir dans Sudd & Franks, 1987), avait proposé que l'ancêtre soit une espèce prédatrice d'autres fourmis. Buschinger enfin (1970 dans Hölldobler & Wilson, 1990) propose que la dulose origine d'espèces à nids multiples qui transportent régulièrement du couvain d'un nid à l'autre et auraient petit à petit transporté du couvain étranger pour finalement devenir esclavagistes; 3) *Voie de la xénobiose*: les espèces ayant installé leurs nids très proches mais n'étant pas des parasites (Plesiobiose), seraient devenues en un premier temps xénobiotiques puis finalement inquilines.

2- **Chez les Guêpes**: Le processus conduisant au parasitisme social chez les guêpes se déroulerait selon les étapes suivantes (d'après Taylor, 1939 ; Spradbery, 1973). Première étape, le parasitisme facultatif temporaire intraspécifique: une reine, dont le nid a possiblement été détruit, s'introduit dans un autre nid de son espèce, remplace ou tue la reine en place. Ce processus est temporairement parasitique car la progéniture de la reine envahisseuse remplace peu à peu celle de la reine tuée. Seconde étape, le parasitisme facultatif temporaire interspécifique: le processus ici est le même que précédemment, excepté par le fait que la reine choisit cette fois une espèce voisine, très proche phylogéniquement de sa propre espèce. Les ouvrières des deux espèces collaborent jusqu'à extinction de l'espèce supplantée. Troisième étape le parasitisme obligatoire temporaire interspécifique: la reine n'est, dans ce cas, plus capable de fonder seule sa colonie. La phase parasitique prend néanmoins fin à l'émergence de la caste ouvrière du parasite. Enfin, dernière étape, le parasitisme obligatoire permanent interspécifique: ce type de parasitisme réfère aux espèces parasites dont la caste ouvrière a disparu, et dont la caste reproductive est élevée par les ouvrières de l'espèce hôte. Le parasitisme survient donc entre espèces phylogéniquement proches, entre espèces occupant le même habitat, et entre deux espèces émergeant à des dates différentes (le parasite doit émerger lorsque l'hôte a déjà établi sa colonie).

3- **Chez les Abeilles**: Le véritable parasitisme social est restreint à deux des groupes sociaux les plus primitifs (*Allodapines* et la sous-famille des *Bombinae*) (Wilson, 1971). Les espèces parasites sociales auraient un ancêtre commun avec leurs hôtes (*Bombus/Psithyrus*) et suivent donc la règle d'Emery. Il est possible de retracer le chemin évolutif à travers le genre *Bombus* (Roubik, 1989). Comme précédemment, pour les guêpes, on a au premier degré, des espèces parasites facultatives temporaires du genre *Bombus*, puis au second degré des espèces parasites obligatoires du genre *Bombus* toujours (2 sp. connues), enfin au troisième degré les espèces du genre *Psithyrus* parasites obligatoires des *Bombus* (Roubik, 1989).

8- Conclusion:

Les comportements associés au vol et au pillage sont relativement fréquents au sein de l'entomofaune. De tels comportements souvent associés à des stratégies de discrétion, ou utilisés dans des terriers ou d'autres endroits difficiles à observer, devraient être plus répandus qu'il n'y paraît a priori. Le fait que des genres et des tribus entiers soient des cleptoparasites obligatoires indique que le cleptoparasitisme est une stratégie couronnée de succès (Michener 1944 dans Packer, 1986).

Chez les hyménoptères supérieurs, le cleptoparasitisme est possiblement une des forces évolutives qui ont conduit à la socialité. En effet, les espèces solitaires telles que les guêpes fouisseuses forment des agrégations de nids probablement pour mieux se défendre contre les cleptoparasites et contre les prédateurs (Gauld & Bolton, 1988).

Le mode de vie de voleur ou pillard demande des adaptations plus ou moins grandes selon la ressource convoitée, l'hôte cible, et le caractère facultatif ou obligatoire des comportements de vol et pillage. Plus le comportement est évolué, plus les adaptations sont poussées et plus les défenses de l'hôte sont élaborées.

Au niveau évolutif, les comportements associés au vol et pillage sont survenus dans des groupes très différents et en de nombreuses occasions.

Pour terminer, il est nécessaire de rappeler que ce travail ne représente qu'un survol non-exhaustif des groupes et stratégies associés au vol et au pillage des ressources alimentaires chez les arthropodes. Il ne traite pas du vol, ou du rapt des partenaires sexuels, par exemple.

Bibliographie:

- Akre, R.D. 1982. Social Wasps. pp 1-106 *In* Hermann, H.R. (Ed), Social Insects, Vol. IV. Academic Press. New-York. USA.
- Crowson, R.A. 1981. The Biology of the Coleoptera. Academic Press. London. Grande-Bretagne. 802pp.
- Eggleton, P. & R. Belshaw. 1992. Insect parasitoids: an evolutionary overview. Phil. Trans. R. Soc. London B. 337: 1-20.
- Evans, H.E. & M.J.W. Eberhard. 1970. The Wasps. University of Michigan Press. USA. 265pp.
- Gauld, I. & B. Bolton. 1988. The Hymenoptera. British Museum (Natural History). Oxford University Press. New-York. USA. 332pp.
- Girard, M. 1884. Les métamorphoses des insectes. 6ème édition. Librairie Hachette. Paris. France. 370pp.
- Grassé, P-P. 1986a. Termitologia, tome II. Fondation des sociétés, construction. Masson Ed. Paris. France. 613pp.
- Grassé, P-P. 1986b. Termitologia, tome III. Comportement, socialité, écologie, évolution et systématique. Masson Ed. Paris. France. 715pp.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1990. The Ants. Belknap Press and Harvard University Press. Cambridge. Massachu-

- setts. USA. 732pp.
- Kistner, D.H. 1981. The Social Insects Bestiary. pp 2-245 *In* Hermann, H.R. (Ed), Social Insects, Vol. III. Academic Press. New-York. USA.
- Michener, C.D. 1974. The Social Behavior of the Bees. Harvard University Press. Cambridge. Massachusetts. USA. 404pp.
- 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. France. 719pp.
- Portugal-Araujo de, V. 1958. A contribution to the bionomics of *Lestremelitta cubiceps* (Hymenoptera: Apidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 31: 203-211.
- Richards, O.W. 1955. Les insectes sociaux. Librairie Stock. Paris. France.
- Roubik, D.W. 1989. Ecology and Natural History of Tropical Bees. Cambridge University Press. New-York. USA. 514pp.
- Spradbery, J.P. 1973. Wasps, an Account of the Biology and Natural History of Solitary and Social Wasps. University of Washington Press. USA. 408 pp.
- Sudd, J.H. & N. Franks. 1987. The Behavioural Ecology of Ants. Chapman and Hall. New-York. USA. 206pp.
- Taylor, L.H. 1939. Observations on social parasitism in the genus *Vespula* Thompson. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 32: 304-315.
- Wheeler, W.M. 1910. Ants, their structure, development and behavior. Columbia University Press. New-York.
- Wheeler, W.M. 1928. The Social Insects, their origin and evolution. Harcourt, Brace and Company. London. 378pp.
- Wille, A. 1983. Biology of stingless bees. *Annu. Rev. Entomol.* 28: 41-64.
- Wilson, E.O. 1971. The Insect Societies. Belknap Press of Harward University, Cambridge. Massachusetts. USA. 548pp.

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

IV^{ème} Conférence Internationale Francophone d'Entomologie

La IV^{ème} conférence internationale francophone d'entomologie s'organise présentement. Elle se tiendra au Palais des Congrès de Saint-Malo (Bretagne, France) du 5 au 9 juillet 1998. Le comité d'organisation a retenu 10 sections:

- | | |
|--|----------------------------------|
| 1. Systématique, Phylogénie, Morphologie et Ultrastructure | 2. Reproduction et développement |
| 3. Génétique, évolution et stratégies adaptatives | 4. Comportement |
| 5. Populations et peuplements | 6. Biogéographie et biodiversité |
| 7. Entomophages | 8. Lutte contre les insectes |
| 9. Vecteurs et vection | 10. Ethnoentomologie |

Les conférences, les repas et l'hébergement seront regroupés sur un même site. Les frais d'inscription, de repas et d'hébergement sont à déterminer. Le mode de publication des Actes du colloque est à l'étude. L'information présentée aujourd'hui constitue principalement un appel aux communications (forme orale ou poster). Le plus grand nombre de réponses rapides facilitera grandement l'organisation de la conférence en permettant entre autres une meilleure gestion des sections. Vous êtes invités à transmettre votre intention éventuelle de participer à cette conférence **au plus tard le 30 avril 1997**. Coordonnées pour inscription provisoire:

Université de Rennes 1
 Laboratoire d'Ecobiologie des Insectes Parasitoïdes
 Téléphone : (33) 02.99.28.61.58
 E-mail : entomo@univ-rennes1.f

Professeur J.P. Nenon
 Campus de Beaulieu - F-35042 Rennes Cedex - France
 Fax : (33) 02.99.28.16.23

Nom : _____ Prénom : _____ Titre, fonctions : _____
 Organisme : _____ Laboratoire : _____ Adresse : _____
 Téléphone : _____ Télécopieur : _____ Adresse électronique : _____
 Titre provisoire de la communication : _____ Communication orale _____ Poster _____
 Numéro et titre de la section dans laquelle vous désirez présenter votre communication : _____