

# Comment les fourmis se défendent contre les infections microbiennes ou fongiques

par Luc Passera

Centre de Recherches sur la Cognition Animale, Université Paul-Sabatier, Toulouse France - luc.passera@wanadoo.fr

## RÉSUMÉ

Les parasites représentent des défis importants pour les insectes sociaux. La socialité est généralement associée à la présence d'un grand nombre d'individus qui peut favoriser la propagation des agents de la maladie dans les colonies. Comme d'autres insectes, les fourmis ont un système immunitaire pour combattre les infections. Les peptides synthétisés par le corps gras tuent les micro-organismes envahissants.

En plus de l'immunité individuelle, les sociétés de fourmis ont développé une immunité sociale qui leur permet de se défendre collectivement contre les parasites en mettant en œuvre des comportements prophylactiques et thérapeutiques. Les colonies de fourmis peuvent être assimilées à un organisme multicellulaire en ce sens qu'elles représentent un seul superorganisme de reproduction. Les mécanismes de défense des individus et des colonies commencent par les défenses à la frontière pour empêcher la pénétration des parasites. De nombreuses observations montrent que les fourrageuses évitent les aliments contaminés. Si cette frontière est franchie, l'équivalent du soma doit être protégé, c'est-à-dire les ouvrières du nid qui peuvent être assimilées aux cellules d'un organisme. Les ouvrières combattent ensuite les agents pathogènes par des mesures prophylactiques. Les individus contaminés évitent spontanément le contact avec leurs partenaires sains, quittent activement le nid et interrompent toutes interactions sociales. Ils choisissent de mourir à l'extérieur. Le comportement le plus répandu est le toilettage pour se débarrasser des spores de champignons pathogènes tels que *Metarhizium brunneum*. Les fourmis s'auto-toiletent pour se débarrasser des spores des champignons pathogènes. Elles toilettent aussi les autres membres (allotoilettage). Les spores sont agglutinées en petites boulettes dans la poche infrabuccale. Ces boulettes seront régurgitées sous la forme de petites boules noires qui seront évacuées hors du nid. Une autre forme de prophylaxie, est l'éloignement du nid des cadavres ou des ouvrières moribondes. Un signal chimique (acide oléique) associé à la mort provoque une réaction nécrophorique.

Le comportement thérapeutique implique la sécrétion de deux glandes : la glande à poison et les glandes métapleurales. L'intérieur des nids et le couvain sont régulièrement désinfectés avec de l'acide formique fourni par la glande à poison et utilisé en spray. Son faible pH empêche les conidies de germer. Parfois, l'acide formique est récupéré au niveau de l'acidopore, puis stocké dans la poche infrabuccale et redistribué en léchant les partenaires. Les glandes métapleurales, qui sont spécifiques aux Formicidae, délivrent des substances antibactériennes et antifongiques sur demande. Leur contenu, récupéré par les pattes antérieures, est transféré aux glosses de la bouche puis distribué ensuite par grooming et léchage. Lorsqu'elles sont absentes, comme chez les *Camponotus*, les substances antibactériennes sont transmises par les trophallaxies. Les gouttelettes régurgitées présentent des activités antimicrobiennes. Les fourmis des bois incorporent de grandes quantités de grains de résine de conifères dans leur nid. Les terpènes qu'ils contiennent réduisent le nombre de nombreuses bactéries et champignons et protègent les fourmis contre les micro-organismes nuisibles. Les ouvrières de *Lasius neglectus* faiblement contaminées par le contact avec un nombre réduit de spores de *M. brunneum* développent un « effet vaccin » comparable à la variolisation. Elles seront immunisées lors d'un autre contact avec le même parasite. Les fourmis africaines *Megaponera analis*, blessées après un raid de chasse, appellent à l'aide en émettant une phéromone. Une partenaire prend la fourmi avec ses mandibules et la ramène au nid où la blessure est léchée pour éviter l'infection.

C'est chez les fourmis champignonnistes (*Atta* et *Acromyrmex*) que les soins prophylactiques et thérapeutiques sont le plus développés pour protéger le champignon nourricier mutualiste qui est menacé par des infections bactériennes ou par le champignon parasite *Escovopsis*. Chez les coupeuses de feuilles *Atta*, le toilettage est très développé et les glandes métapleurales émettent de l'acide phénylacétique qui empêche la prolifération bactérienne et de la myrmicacine qui arrête la germination des spores parasites. En outre, les déchets du jardin à champignon et les spores parasites sont recueillis dans la poche infrabuccale et recrachés plus tard dans les chambres à ordures. Les déchets sont gérés par de vieilles ouvrières spécialisées qui ne sortent jamais de la décharge où elles meurent. Ce comportement altruiste protège les ouvrières jardinières des infections. Une autre champignonniste (*Acromyrmex*) a développé une association mutualiste avec un actinomycète filamenteux qui produit des antibiotiques. Les spores d'*Escovopsis* sont stockées dans la poche infrabuccale qui fonctionne comme un dispositif de stérilisation spécialisé, tuant les spores. En effet, on peut voir dans la poche infrabuccale des hyphes de l'actinomycète qui produisent des antibiotiques. D'autres espèces de fourmis établissent une symbiose avec les arbres (myrmécophytes) dans les cavités desquels elles cultivent un champignon symbiote. Cet ascomycète synthétise également les antibiotiques. Certains d'entre eux (cyphomyrmicine, formicamycines) pourraient être utilisés en thérapie humaine parce qu'ils inhibent la croissance de pathogènes fongiques résistants comme *Staphylococcus aureus*. L'absence d'antibiorésistance qui dure chez les fourmis depuis 50 millions d'années pourrait être due au fait qu'elles changent régulièrement d'antibiotiques, les utilisent avec parcimonie et permettent au champignon *Escovopsis* de se développer à faible bruit causant seulement la mort de quelques ouvrières. Les fourmis ne connaissent ni morale ni éthique.

Mots-clés : défense immunitaire individuelle, immunité sociale, superorganisme, bactéries et champignons pathogènes, fourmis champignonnistes, comportements prophylactiques et thérapeutiques, antibiotiques.

## How ants defend themselves against microbial or fungal infections

### ABSTRACT

Pathogens are major challenges for social insects. Sociality is typically associated with close proximity of a large number of individuals, which favours the spread of diseases. Like other insects, ants have evolved an immune system to fight infections. Peptides synthesized by fat bodies can kill invading microorganisms.

In addition to individual immunity, ants have evolved a social immunity. Social immunity is based on the collective defence against pathogens by implementing prophylactic and therapeutic behaviours at the level of individuals. Ant colonies are often considered as a single superorganism in that they represent a single unity of reproduction. The defence mechanisms of both individuals and insect colonies start with border defences to prevent parasite intake. Primary defence mechanisms rely on avoidance behaviours. Experimental evidences show that foragers avoid contaminated food. If that boundary is crossed, workers at the nest fight pathogens using prophylactic measures. First, contaminated individuals entering the nest avoid contact with their healthy nestmates, actively leave the nest and break off all social interactions. Eventually, they choose to die outside of the nest. Second, workers can groom themselves (self-grooming) or groom each other (allogrooming) to get rid of spores of pathogenic fungi, such as *Metarhizium brunneum*. The spores are then clumped in small pellets in the infrabuccal pocket. These pellets will be regurgitated out of the nest. Another form of prophylaxis is the removal of dead or moribund workers from the nest. A chemical signal (oleic acid) associated with death causes a necrophoric behaviour.

The prophylactic behaviour involves the secretion of two glands: the poison gland and the metapleural glands. The nest and the brood are regularly disinfected with sprays of formic acid produced by the poison gland. Its low pH prevents conidia from germinating. In some species, the formic acid can be stored in the infrabuccal pocket and later distributed to nestmates by licking. The metapleural glands, which are specific to the Formicidae, deliver antibacterial and antifungal substances on request. These chemicals are collected by the forelegs, transferred to the glosses of the mouth, and then distributed to nestmates by grooming and licking. When metapleural glands are absent as in the genus *Camponotus*, antibacterial substances are transmitted through trophallaxis. The regurgitated droplets show strong antimicrobial activity. On the other hand, wood ants incorporate large quantities of coniferous resin droplets into their nests. The terpenes contained in the resin droplets significantly limit the growth of bacteria and fungi, and protect the ants from various harmful microorganisms. In the ant *Lasius neglectus*, workers that are weakly contaminated with the pathogenic fungus *M. brunneum* develop a 'vaccine effect' comparable to variolisation, which protects them from a later challenge with the same pathogen. In the African *Megaponera analis*, workers injured after a hunting raid call for help by emitting a pheromone. A partner takes the ant with its mandibles and brings it back to the nest where the wound is licked to prevent infection.

Prophylactic and therapeutic care are particularly well elaborated in the leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*). They help protecting the fungus which is threatened by bacterial infections or pathogenic fungi like *Escovopsis*. In *Atta* leaf cutters, grooming is highly developed and the metapleural glands produce phenylacetic acid preventing bacterial proliferation, and myrmicacin which stops the germination of parasitic spores. Furthermore, wastes from the subterranean gardens and spores of pathogens are collected in the infrabuccal pocket and regurgitated in the "garbage rooms". Wastes are managed by old specialized workers who never leave the dump, where they die. This altruistic behaviour protects gardeners workers from infection. Another fungus-growing ant (*Acromyrmex*) evolved a mutualist association with a filamentous actinomycete that produces antibiotics. *Escovopsis* spores are stored in the infrabuccal pocket which functions as a specialised sterilisation device, killing the spores. Indeed, we can see in the infrabuccal pocket hyphae of the actinomycete which deliver antibiotics. Other ants establish symbiosis with trees (myrmecophytes) within which they grow a symbiotic ascomycete fungus that synthesizes antibiotics. Some of them (cyphomyrmecin, formicamycins) could be used in human therapy because they work as strong growth-inhibitor of resistant fungal pathogens, such as *Staphylococcus aureus*. The lack of resistance to antibiotics, that probably lasted for 50 million years, could stem from that ants regularly change antibiotics, use them sparingly and allow the *Escovopsis* fungus to grow at low levels causing only the death of a few workers. Ants know neither morals nor ethics.

Key-words: individual immune defense, social immunity, superorganism, pathogenic bacteria and fungi, fungus-growing ants, prophylactic and therapeutic behaviors, antibiotics.

## Introduction

La vie en société présente des avantages indéniables. Le plus important est sans doute l'existence d'une *coopération* entre les individus qui permet d'accomplir des tâches qu'un individu solitaire ne saurait exécuter (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Il suffit d'examiner les constructions des abeilles, des termites, des fourmis... ou de l'homme pour s'en persuader. La construction résulte chez les insectes sociaux d'une auto-organisation. C'est-à-dire de l'existence d'un mécanisme qui permet l'élaboration de structures organisées collectivement à partir des informations ayant pour origine les multiples interactions entre les individus. Cette absence de maître d'œuvre est une différence fondamentale d'avec les sociétés humaines. Chez les tisserandes *Oecophylla longinoda*, le

pliage des feuilles afin de les rapprocher puis de les coller entre elles pour réaliser le nid est un exemple frappant de coopération résultant d'une auto-organisation (HÖLLDOBLER & WILSON 1996, PASSERA & ARON 2005).

Mais la vie sociale entraîne aussi des contraintes. La vie en société qui implique un nombre considérable d'individus est considérée comme un facteur aggravant l'impact des parasites. Comme chez toutes les espèces menant une vie collective les fourmis sont exposées à des épidémies. Les maladies qu'elles soient dues aux infections microbiennes, aux champignons pathogènes ou aux virus qui affectent nos crèches, nos écoles ou nos EHPAD n'épargnent pas les fourmilières. Les « jeunes », c'est-à-dire les larves, sont particulièrement exposés car élevés à même le sol, dans les chambres du nid,

particulièrement riche en pathogènes divers. On a calculé qu'il y a en moyenne 5000 spores de champignons pathogènes par gramme de sol.

Les fourmis comme les autres insectes sociaux sont la cible d'une multitude de parasites et de maladies. Nous ne considérons dans cette revue réalisée à partir des références citées que les microparasites : bactéries et champignons. Les premières s'introduisent et se répandent dans les sociétés de fourmis par le biais de la recherche, de la récolte et de l'échange de nourriture lors des trophallaxies (échanges alimentaires bouche à bouche) tandis que les spores des champignons entomopathogènes se fixent sur la cuticule après une dispersion passive par le vent (SCHMIDT-HEMPEL 1998, BOOMSMA ET AL. 2005).

La propagation des maladies chez les fourmis est aussi favorisée par le fait qu'un nid contient habituellement une seule famille présentant une forte proximité génétique entre ses habitants (SCHMIDT-HEMPEL 1998, BOOMSMA ET AL. 2005). Du fait de l'haplodiploïdie (les femelles sont diploïdes et les mâles haploïdes) les ouvrières sœurs partagent 75 % de leurs gènes alors que chez les vertébrés, sociaux ou non, le degré de parenté pour ces mêmes individus n'est que de 50 %.

Les fourmis accordent beaucoup de soins au maintien de la propreté corporelle. Comme d'autres insectes les fourmis possèdent un éperon en forme de peigne arqué à l'extrémité du tibia des pattes antérieures. La concavité regarde le premier article du tarse. Les fourmis glissent leurs pattes et leurs antennes dans la concavité dont les dents retiennent les saletés (Fig.1).

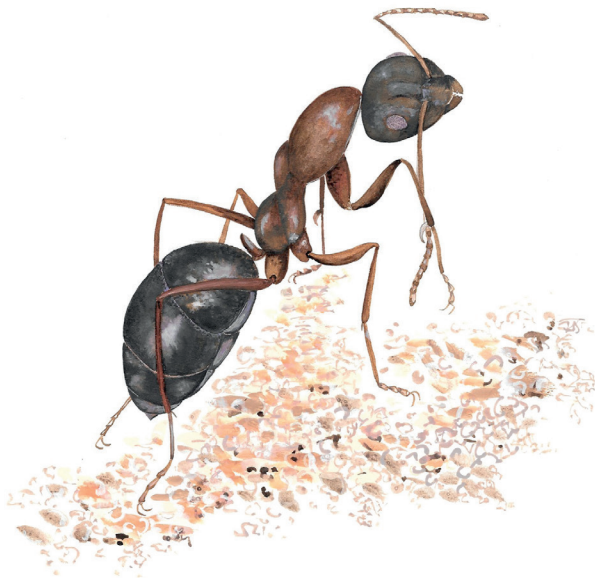


Fig.1 : Les fourmis sont très propres. Elles passent beaucoup de temps à nettoyer leurs antennes à l'aide d'un « peigne » porté par les pattes antérieures. @ DOMINIQUE GOURDIN

Le nettoyage des pattes est achevé en glissant les appendices entre les glosses et les paraglosses de la langue qui font office de brosses. Les déchets vont alors s'accumuler dans une cavité du plancher buccal, sous le pharynx, la *poche infrabuccale*.

Périodiquement l'ouvrière régurgite le contenu de cette poche sous forme de minuscules boulettes qui sont évacuées à l'extérieur.

Toutes les sociétés de fourmis hébergent donc des pathogènes. Cependant, les plus menacées sont celles qui ont lié des liens symbiotiques avec un champignon dont elles se nourrissent le plus souvent. Compte tenu de leur importance écologique ces fourmis feront l'objet d'un paragraphe particulier.

Pour évaluer la dangerosité des pathogènes LORETO & HUGHES (2016) ont testé celle de champignons parasites chez des fourmis privées de la possibilité de lutter efficacement. Pour cela ils ont introduit dans des sociétés de *Camponotus castaneus* un cadavre d'ouvrière morte après avoir reçu une suspension du champignon *Beauveria bassiana*. (Fig. 2)



Fig. 2 : Les ouvrières de *Camponotus castaneus* contaminées par le champignon pathogène *Beauveria bassiana* meurent si elles n'ont pas la possibilité d'éloigner les cadavres. @ ALEX WILD

Ce champignon entomopathogène est particulièrement fréquent dans la nature. Les diverses sociétés mises en expérience sont élevées dans des nids en plâtre formés d'une seule cellule fermée, de deux cellules communicantes mais fermées et enfin de deux cellules communicantes et ouvertes sur une aire extérieure. Les fourmis ne tardent pas à mourir, infectées par le cadavre contagieux. Pourtant, dans les nids où c'est possible, elles tentent d'éloigner le cadavre introduit par l'expérimentateur ainsi que les cadavres de leur propre société au fur et à mesure que les ouvrières meurent. Sur un total de 692 ouvrières présentes dans les élevages au moment de l'introduction du cadavre infecté, il est constaté que 681 ouvrières sont mortes au bout de 28 jours. La possibilité, dans certains élevages, d'éloigner d'abord le cadavre infecté introduit par l'expérimentateur, puis les cadavres des ouvrières mourant jour après jour après la contamination, n'arrête pas l'hécatombe. Il est probable que l'éloignement des petites enceintes n'est pas assez important pour limiter la contamination. Les survivantes tentent pourtant de désinfecter le nid en arrosant les cadavres virulents avec des gouttes d'acide formique.

Pour lutter contre les pathogènes, des stratégies comportementales prophylactiques complexes ont été mises



en place au cours de l'évolution ainsi que des processus thérapeutiques d'ordre physiologique.

### Le système immunitaire individuel

Comme tout organisme animal ou végétal, les fourmis possèdent un système immunitaire inné permettant une défense contre les agents infectieux sans faire intervenir d'anticorps comme le font des vertébrés. Chez les insectes, trois processus fondamentaux peuvent agir pour éliminer parasites et pathogènes (HOFFMANN 1995). Dans le cas d'une attaque bactérienne, les hémocytes, c'est à dire des cellules en suspension dans l'hémolymphe, phagocytent les intrus. Si les parasites sont de plus grande taille, tels des nématodes, ils sont encerclés par des hémocytes qui les isolent du reste du corps. À cette encapsulation s'ajoute une polymérisation de mélanine faisant intervenir une enzyme particulière, la phénoloxydase. Or, comme la mélanine est imperméable, elle isole le pathogène de toutes ressources nutritives : il meurt. Enfin, selon le troisième processus reconnu, l'intrusion de microorganismes étrangers antigéniques induit la production de peptides antimicrobiens par le corps gras principalement. Ces molécules libérées circulent dans l'hémolymphe et tuent les parasites.

Ce dispositif a été exploré chez des ouvrières de *Camponotus fellah* en stimulant le système immunitaire inné par l'injection de peptidoglycanes et de lypopolysaccharides de *Pseudomonas aeruginosa* simulant une maladie (DE SOUZA 2008, DE SOUZA ET AL. 2008). Les auteurs ont induit ainsi la libération de peptides antimicrobiens dans l'hémolymphe. Dans le même temps, les fourmis traitées présentent une augmentation de la fréquence des trophallaxies et du léchage des partenaires. DE SOUZA a ainsi démontré que la réaction physiologique s'accompagne de réactions comportementales révélant une immunité sociale.



Fig. 3 : Les sociétés de *Formica fusca*, comme les autres sociétés de fourmis, sont caractérisées par une division du travail entre une grosse reine féconde et des petites ouvrières stériles. @ ALEX WILD.

Le système immunitaire individuel tient compte d'une caractéristique comportementale des fourmis qui est la division du travail (Fig. 3). Une des caractéristiques essentielles des insectes sociaux est l'existence d'un partage des activités.

La reproduction est dévolue à une femelle fécondée fertile, la reine. Les autres femelles de cette société matriarcale, les ouvrières, sont habituellement stériles. Encore jeunes elles sont cantonnées à l'intérieur du nid où elles prennent soin de la reine et des larves. Plus âgées, elles fourragent à l'extérieur du nid à la recherche de nourriture qu'elles transmettront à leur retour au nid aux ouvrières nourrices du service intérieur. Ces ouvrières fourrageuses sont évidemment exposées à beaucoup plus de dangers pathologiques que leurs sœurs nourrices. En toute logique, leur système immunitaire devrait être supérieur en raison des risques encourus. Cette hypothèse a été mise à l'épreuve par BOCHER (2007) et BOCHER ET AL. (2007). La concentration en phénoloxydase a été mesurée chez les ouvrières du service intérieur ainsi que chez les fourrageuses de *Cataglyphis velox*, une fourmi ibérique. Ce sont les fourrageuses qui sont les mieux pourvues en enzyme impliquée dans l'encapsulation des pathogènes. L'hypothèse que les individus les plus menacés de par leurs activités extérieures augmentent leur immunité naturelle s'en trouve renforcée. On ignore si l'augmentation des taux de phénoloxydases dans l'organisme des ouvrières est liée au vieillissement ou si elle est brutalement induite lors du changement de fonction des ouvrières fourrageuses. La concentration en phénoloxydases pourrait aussi être plus précoce afin de préparer les fourrageuses à leur future tâche. Quoiqu'il en soit, il semble bien exister chez les fourmis une plasticité phénotypique des défenses immunitaires liée aux dangers de l'environnement.

L'activation du système immunitaire individuel est certainement coûteuse en énergie bien qu'il soit difficile d'estimer ce coût avec précision. C'est peut-être la raison pour laquelle la réponse immunitaire d'ouvrières d'*Acromyrmex echinator* baisse fortement 96 heures après que la société ait été exposée au champignon entomopathogène *Metarhizium* (BAER ET AL. 2005).

Le système immunitaire individuel ayant une efficacité limitée comme nous l'avons vu avec l'enfermement d'ouvrières de *Camponotus castaneus* (LORETO & HUGHES 2016) d'autres méthodes de lutte faisant appel à l'ensemble des ouvrières se sont trouvées sélectionnées au cours de l'évolution. Elles sont sans doute coûteuses en énergie mais leur efficacité vient s'ajouter à celle procurée par la défense immunitaire personnelle.

### L'immunité sociale

Les sociétés de fourmis sont aussi capables de se défendre collectivement contre les différentes étapes d'une contamination. Éviter l'entrée des pathogènes, assainir ou désinfecter le nid, synthétiser et utiliser des composés antipathogènes, nouer des relations symbiotiques avec des organismes émetteurs de substances antibiotiques sont autant de mécanismes comportementaux ou physiologiques mis en œuvre pour lutter contre les infections. C'est ce que CREMER & SIXT 2009, CREMER ET AL. 2007, 2018 ont appelé *l'immunité sociale*. À la base de ces comportements il y a une détection des pathogènes grâce à l'activité des gènes impliqués dans

les récepteurs d'odeurs particulièrement nombreux chez les fourmis (Liu et al. 2019). Par exemple la famille des gènes régulant les récepteurs d'odeurs est considérablement amplifiée chez des fourmis comme *Camponotus floridanus* ou *Harpegnathos saltator* (SLONE ET AL. 2017). On en compte jusqu'à 300 chez la fourmi d'Argentine contre 10 seulement chez le pou (SMITH ET AL. 2011).

## 1. Les comportements prophylactiques

### 1a. Évitement des parasites

La solution la plus simple pour éviter des pathogènes consiste à interdire aux partenaires d'accéder à des espaces contaminés. C'est ce que fait *Acromyrmex striatus*. Les ouvrières qui ont rencontré à proximité du nid des spores d'un champignon parasite ferment l'entrée du nid la plus proche de ces spores afin que des compagnes ne puissent y accéder et se contaminer (DIEHL-FLEIG & LUCCHESI 1991).

Les travaux de TRANTER ET AL. 2015 sont de même nature mais plus complets. Afin de vérifier si les fourmis sont capables de détecter des pathogènes dangereux lors de leurs activités de fourrage ou bien dans leur nid, les auteurs ont sélectionné quatre espèces dont les régimes alimentaires sont différents : *Polyrhachis dives* est une fourmi tisserande omnivore, *Messor barbarus* est une granivore, *Acromyrmex echinator* une champignonniste dont les ouvrières découpent des feuilles pour former le substrat d'un jardin à champignon, et enfin *Formica rufa* édifiant et nidifiant dans des dômes d'aiguilles de conifères et se nourrissant du miellat de pucerons ou d'insectes le plus souvent morts. Au cours des explorations à la recherche de tous ces matériaux utilisés pour nidifier ou se nourrir, les ouvrières de ces espèces sont régulièrement exposées à rencontrer un champignon obligatoirement entomopathogène *Metarhizium brunneum* (anciennement appelé *Metarhizium anisopliae*) (Fig. 4a et 4b) ainsi qu'un autre champignon, moins dangereux, car seulement facultativement entomopathogène, l'*Aspergillus flavus*. Pour expérimenter, les auteurs ont utilisé les conidies de ces champignons mises en suspension dans une solution de

Triton-X et une solution de talc comme traitement témoin. Les solutions sont présentées aux ouvrières selon trois modalités différentes correspondant à des rencontres naturelles : soit sur les aliments recherchés par les fourmis (des larves de *Tenebrio molitor* pour *Polyrhachis dives* et *Formica rufa*, des grains de riz pour *Messor barbarus*, des fragments de feuilles de trène pour *Acromyrmex echinator*) soit à même le sol patrouillé par les fourrageuses. Dans une dernière expérience les conidies sont déposées directement sur l'abdomen des fourmis afin de simuler la présence d'ouvrières contaminée dans le nid même.

Les quatre espèces de fourmis détectent la présence des champignons pathogènes dans les trois situations expérimentales. Elles évitent de circuler sur les surfaces contaminées. Quand elles s'emparent de nourriture, très vite elles vont pratiquer des auto-toilettages et des allo-toilettages. Le toilettage d'individus expérimentalement contaminés est très soigneux et très long. Les ouvrières enlèvent ainsi directement de la cuticule des partenaires contaminés les conidies et en même temps transfèrent des sécrétions antimicrobiennes issues de leurs glandes métapleurales (FERNÁNDEZ-MARIN ET AL. 2006). Il est vraisemblable que les fourmis utilisent les récepteurs chimiques de leurs antennes pour détecter la présence des éléments contaminés. C'est en tout cas ce qui se produit chez les termites (YANAGAWA ET AL. 2010). La détection physique par contact peut aussi jouer un rôle.

Bien que les quatre espèces présentent toutes des comportements d'évitement du matériel contaminé, on peut noter quelques différences. La fourmi champignonniste *Acromyrmex echinator* et l'espèce granivore *Messor barbarus* sont beaucoup plus attentives, quant au matériel récolté, que les deux autres espèces (CURRIE & STUART 2001). L'explication se trouve dans leur mode de vie. La champignonniste utilise les feuilles de trène pour réaliser un jardin à champignon. Il faut éviter de contaminer le jardin avec des feuilles infectées. En conditions naturelles, de très petites ouvrières spécialisées se perchent sur les feuilles transportées par les fourrageuses (Fig. 5). Non seulement elles éloignent des macro-parasites (des mouches phorides) mais en plus elles éliminent les spores de champignon (VIEIRA-NETO ET AL. 2006).



Fig. 4a et 4b : Évolution du champignon entomopathogène *Metarhizium brunneum* infectant et tuant une ouvrière de *Camponotus fellah* (a) (@ DANIVAL DE SOUZA) et de *Formica selysi* (b) (@ MICHEL CHAPUISAT).





Fig. 5 : La fourmi champignonniste *Atta cephalotes* transporte un fragment de feuille pour constituer le jardin à champignon sur lequel poussera le mycète symbiote nourricier. Sur la feuille, une ouvrière minor chasse les mouches parasites et élimine les spores des champignons pathogènes. *Acromyrmex echinator* présente le même comportement. @ ALEX WILD

La fourmi de feu *Solenopsis invicta* est tout aussi soigneuse que les autres espèces et évite d'introduire des aliments contaminés. Elle sait aussi protéger sa nourriture. Si la récolte a été trop abondante pour être consommée rapidement, les ouvrières stockent le surplus sous la surface du dôme, côté soleil afin qu'il sèche. Notons que faire sécher et déshydrater des aliments pour les conserver est une pratique humaine bien connue.

### 1b. Évitement des déchets contaminés

Les immenses nids des fourmis champignonnistes, surtout ceux des *Atta* qui comptent des millions d'individus, produisent beaucoup de déchets : il faut évacuer les meules à champignon qui ont cessé de produire le champignon nourricier. Ce terreau usé est bourré de bactéries et de restes de mycélium sans compter le champignon parasite *Escovopsis*. Ce sont des dizaines de kilos qu'il faut éliminer. Les fourmis ont choisi d'enterrer tous ces détritiques contaminés dans des chambres spéciales du nid transformées en déchetteries. Un nid d'*Atta sexdens rubropilosa* peut compter 300 poubelles contenant au total 475 kg de déchets ! Le transport des déchets depuis les jardins jusqu'aux décharges implique une division du travail. On observe une chaîne d'ouvrières se transmettant les déchets depuis les meules à champignon jusqu'aux chambres

d'ordures. La dernière de la chaîne dépose sa charge à l'entrée de la déchetterie sans jamais y rentrer. La charge sera récupérée plus tard par une ouvrière qui œuvre dans la poubelle. Et plus on se rapproche des stocks d'ordures plus les ouvrières sont âgées. Ce qui s'explique car les risques d'infection augmentent quand on se rapproche des poubelles accroissant le risque de mort des transporteuses. Ces ouvrières sont d'ailleurs victimes d'agression les empêchant d'occuper d'autres fonctions au cours desquelles elles pourraient contaminer les ouvrières saines (HART & RATNIEKS 2001). Les plus âgées sont cantonnées à l'intérieur des poubelles dont elles ne sortent plus jusqu'à leur mort. Elles remanient sans cesse les nouveaux déchets que leur amènent des ouvrières un peu moins âgées et qui ne pénètrent pas dans les poubelles. La mort des ouvrières de la poubelle est sans effet sur l'économie du nid puisque ces ouvrières âgées sont usées et trop affaiblies pour récolter des végétaux. On ne trouve pratiquement aucun cadavre dans l'immensité du nid ce qui prouve que l'on ne meurt que vieux et usé dans les containers à ordures. C'est à ce prix que les meules à *Leucoagaricus* restent saines (BOT ET AL. 2001).

### 1c. Évitement des compagnes parasitées

La plasticité sociale peut se manifester de diverses manières pour éviter de contaminer les compagnes. La banale fourmi noire de nos jardins, *Lasius niger* est abondante et s'élève facilement. STROEYMEY ET AL. 2018 ont collé sur le dos des ouvrières fourrageuses – celles qui sortent à l'extérieur chercher de la nourriture – des puces électroniques. Chaque contact d'une de ces ouvrières avec ses compagnes est enregistré. (Fig. 6). Certaines de ces ouvrières fourrageuses ont été contaminées expérimentalement par le champignon pathogène *Metarhizium brunneum*. Très vite les ouvrières contaminées fuient le contact avec les autres ouvrières du nid, évitant ainsi de les souiller. Et de manière surprenante leur comportement adapté se met en place avant même que la maladie soit visible. Un peu comme un humain qui, se sachant contagieux, évite de fréquenter ses semblables pour les préserver de la contamination.

L'évitement concerne aussi le couvain. Les ouvrières de *Lasius neglectus* contaminées par *M. brunneum* passent moins de temps dans la chambre à couvain que leurs congénères sains ou contaminés avec des spores rendues inoffensives par un traitement aux ultraviolets (UGELVIG & CREMER 2007). Ce comportement se produit dans les 24 heures qui suivent la contamination des ouvrières alors que les spores n'ont pas encore germé. Il semble évident que les fourmis détectent un signal chimique émanant des spores vivantes, absent des spores inactivées.

Les reines fondatrices elles-mêmes adoptent des comportements prophylactiques. Il arrive parfois que deux reines de *Lasius niger* s'unissent pour fonder un même nid. Si l'une des deux reines, saine ou infectée, meurt, l'autre reine entreprend aussitôt d'éloigner le cadavre de la chambre royale. Si la chambre royale est close, la survivante démembrer le cadavre et le recouvre de débris divers. Ce comportement est toujours effectué avant que le champignon *Metarhizium* sporule et devienne donc contagieux. L'éloignement du

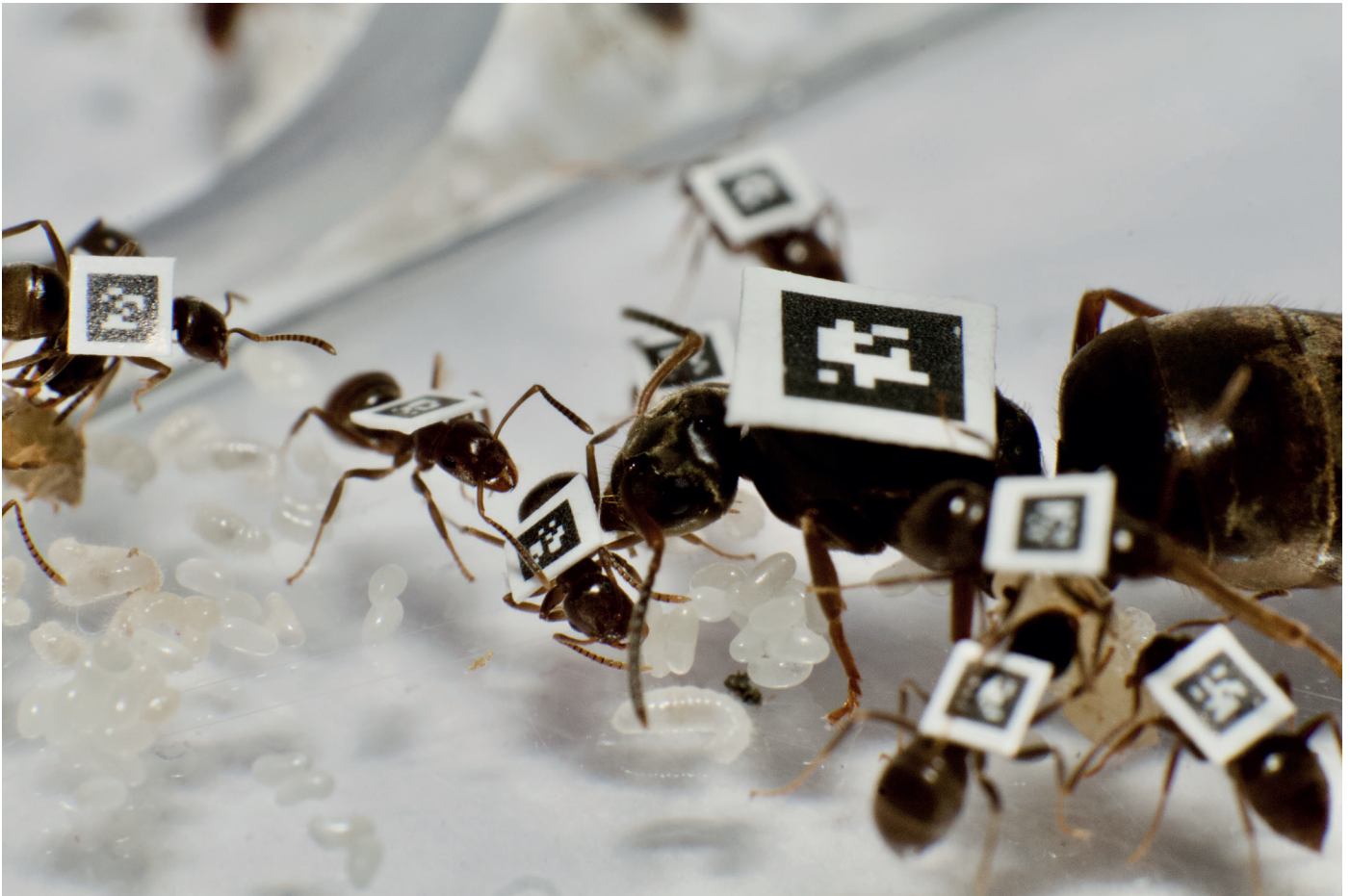


Fig. 6 : Ces fourmis *Lasius niger* dont certaines ont été contaminées par un champignon pathogène sont munies d'une puce électronique qui permet d'enregistrer le nombre d'échanges entre ouvrières contaminées et ouvrières saines. La reine a été aussi munie d'une puce électronique.

@ TIM BRÜTSCH

cadavre ou son enfouissement permet de prolonger la vie de la reine survivante. On peut s'étonner qu'une reine saine risque la contamination en co-fondant avec une reine éventuellement malade. C'est que le risque de s'infecter est moindre que celui de mourir de dessiccation en cherchant trop longtemps un site convenable pour s'enterrer et fonder dans l'isolement. La reine fondatrice utilise des moyens prophylactiques comme le feront ses ouvrières plus tard, mais à la différence de ses filles, elle est incapable de reconnaître un individu parasité (PULL & CREMER 2017).

#### 1d. Des fourmis s'éloignent pour mourir

Les soins mis à éviter la contamination des compagnes peuvent prendre un aspect altruiste. Il y a peu de chances pour qu'une ouvrière de fourmi meure de vieillesse. Elle sera plutôt la proie d'un prédateur lors des sorties à but alimentaire, la prédation étant encore plus plausible si l'ouvrière reste longtemps dehors parce qu'elle hésite sur le chemin à prendre pour regagner le nid.

Lors de ses sorties de fourrage la fourmi peut aussi rencontrer un pathogène, bactérie ou champignon parasite sous la forme d'une spore infectante. Mourir dans le nid peut mettre en péril toute la société par contagion. Au cours de l'évolution, des comportements adaptés à la protection des compagnes ont été sélectionnés. HEINZE & WALTER 2010 ont observé de

près au laboratoire des nids de *Temnothorax unifasciatus* une espèce à faible effectif, fréquente dans nos régions (Fig. 7). Soixante-dix ouvrières ont reçu une suspension de spores du champignon entomopathogène *M. brunneum*. La plupart des fourmis traitées meurent en moyenne dans les 10 jours. Chose étrange, 70% d'entre-elles avaient en fait quitté leur nid environ six heures avant cette mortalité, sans jamais tenter d'y revenir. On peut penser que ce comportement est dicté par le champignon qui manipulerait les fourmis afin que les spores soient dispersées à l'extérieur où abondent des ouvrières



Fig 7 : *Temnothorax unifasciatus* la fourmi qui sort du nid pour mourir. @ ELISABETH BRUNNER



fourrageuses. C'est un phénomène fréquent observé par exemple chez les fourmis charpentières du genre *Camponotus*. Infectées par le champignon parasite *Ophiocordiceps* sp. les ouvrières sortent du nid, se déplacent d'une façon erratique qui leur a valu le surnom de fourmis zombies, puis grimpent sur un rameau où elles meurent. Deux jours plus tard le rhizomorphe du champignon émerge à l'arrière de la tête de la fourmi et sa fructification fait apparaître des spores qui se dispersent sur le sol et contaminent de nouvelles fourrageuses (Fig. 8). Un phénomène semblable se retrouve chez *Polyrhachis furcata* parasité par *Ophiocordyceps camponoti-saundersi* (SAKOLRAK ET AL. 2018).



Fig. 8 : Ouvrière de *Camponotus* parasitée par le champignon *Ophiocordiceps*. @ ALEX WILD

HEINZE & WALTER ont alors marqué de nombreuses ouvrières de *Temnothorax unifasciatus* dont ils ont abrégé l'espérance de vie en les soumettant pendant une heure et demie à une atmosphère saturée de gaz carbonique. Vingt-sept vont mourir dans les 15 jours qui suivent dont 22 (81,5%) quitteront leur nid pour aller mourir en moyenne 36 heures plus tard dans la solitude. À aucun moment ces ouvrières marquées n'ont tenté d'approcher leurs compagnes non gazées occupées à des activités de fourrageage. Tout se passe comme si les fourmis mourantes évitaient tout contact qui pourrait contaminer leurs compagnes.

Le changement comportemental de fourmis contaminées a aussi été observé par BOS ET AL. 2012. Des ouvrières de *Camponotus aethiops* contaminées par *Metarhizium* effectuent moins de trophallaxies. Elles pratiquent plus d'auto-toilettages et reçoivent davantage d'allo-toilettages dans les deux jours qui suivent l'infection. Sans doute ont-elles été détectées malades par leurs compagnes. De plus elles suppriment presque tout contact avec le couvain et diminuent le nombre d'interactions avec leurs compagnes. À partir du troisième jour qui suit leur contamination elles passent beaucoup de temps hors du nid et ceci jusqu'à la mort. En même temps elles deviennent agressives envers les ouvrières d'une société étrangère. Étant condamnées à périr elles rendent un dernier service à leur société. Non seulement elles évitent de contaminer leurs compagnes mais en agressant des étrangères elles éloignent un autre danger qui pourraient menacer leur propre nid.

### 1e. Nettoyage mécanique : le toilettage ou grooming

Débarrasser les fourmis vivantes et contaminées des spores des champignons pathogènes dont elles sont porteuses est une autre mesure prophylactique. Le nettoyage mécanique constitue la première barrière défensive mise en œuvre par les ouvrières quand leurs nids sont infectés par les spores de champignons pathogènes. Les spores de *M. brunneum* introduites dans de mini-colonies de la champignoniste *Atta sexdens rubropilosa* sont écartées du centre du nid pour être regroupées en un amas souvent recouvert de débris divers (JACCOUD ET AL 1999).

Les ouvrières dont la cuticule est souillée de conidies font l'objet d'un auto-toilettage (auto-grooming) ou d'un allo-toilettage (allo-grooming). Les ouvrières lèchent leur cuticule ou celle de leurs compagnes au cours d'un toilettage minutieux. Ce toilettage ou *grooming* permet de débarrasser la cuticule de débris divers mais aussi des conidies des champignons pathogènes. Conidies ou tous corps étrangers sont alors provisoirement stockés dans un diverticule aveugle de la cavité buccale. Périodiquement l'ouvrière vidange le contenu de sa poche *infrabuccale* sous la forme de minuscules boulettes noires. Les ouvrières s'auto-nettoient aussi fréquemment à l'aide de leurs pattes. Puis ces pattes, comme les antennes, sont à leur tour glissées entre les dents d'un peigne porté par les pattes antérieures afin d'être rendues propres (Fig. 9). Tous ces nettoyages sont très efficaces : 80% des conidies déposées par l'expérimentateur sur les cocons de *Lasius neglectus* sont enlevés en 24 heures par les ouvrières (TRAGUST ET AL. 2013b).



Fig 9 : Nettoyage des pattes par une ouvrière de *Formica*. @ ALEX WILD

Le grooming est soumis à une certaine plasticité. Les ouvrières d'*Atta colombica* toiletent assez mollement *Trichoderma* un champignon généraliste qu'elles parviennent à détruire facilement. Par contre elles passent bien plus de temps à collecter les conidies d'*Escovopsis*, le champignon parasite spécifique des fourmis champignonnistes qui est très virulent (CURRIE & STUART 2001, OKUNO ET AL. 2012).

De même les ouvrières de *Lasius japonicus* augmentent la fréquence des allo-toilettages si les compagnes sont plus lourdement infectées par *M. brunneum*. Plus la société est importante plus le nombre des allo-toilettages par individu



augmente. Les chances de survie de la colonie augmentent donc avec l'importance numérique de la société (OKUNO ET AL. 2012).

D'autres travaux menés sur *Lasius selysi* montrent que les ouvrières qui ont été au contact du champignon pathogène toilettent plus activement leurs compagnes restées longtemps hors du nid même si lors de leur retour elles semblent saines (REBER ET AL. 2011).

On peut noter l'existence d'une division du travail dans le grooming. Chez *Oecophylla smaragdina* les ouvrières minors ont un taux d'auto-toilettage plus faible que celui de l'allo-toilettage et réagissent moins bien que les ouvrières majors lors d'une attaque de *Metarhizium* (TRANter & HUGHES 2015).

Les travaux de QIU & HE 2014 permettent de mesurer avec précision les quantités de conidies enlevées par le toilettage car les spores marquées par l'isothiocyanate de fluorescéine peuvent être comptées à l'aide d'un microscope à fluorescence. Des ouvrières de *Solenopsis invicta* sont contaminées par le champignon *M. brunneum*. Certaines sont élevées dans l'isolement alors que d'autres sont confiées à des groupes de 10 congénères. Au bout de 24 heures il reste deux fois plus de conidies sur la fourmi isolée que sur celle soignée par 10 compagnes. C'est pourtant la fourmi isolée qui pratique le plus d'auto-toilettages. Ce sont donc les allo-toilettage des compagnes qui permettent d'éliminer une plus grande quantité de conidies portées par la fourmi infectée. La vie sociale présente un atout indéniable.

Le léchage des congénères contaminés n'est pas sans danger pour l'état sanitaire de la colonie. THEIS ET AL. 2015 ont utilisé un modèle épidémiologique qui permet d'estimer le risque pris par la société confrontée à une contamination. Utilisant *Lasius neglectus* et *Metarhizium brunneum* comme matériaux d'étude ils ont montré que si la fourmi infectée augmente ses auto-toilettages, elle diminue en même temps le nombre de léchages (allo-grooming) des compagnes saines de sa société. Ce faisant elle diminue bien sûr les risques d'infecter sa société. Quant à l'allo-grooming dirigé vers la fourmi contaminée ses conséquences sont variables : augmenter ou diminuer le risque de maladie. Le modèle épidémiologique SIS (un individu initialement sain « S », peut devenir infecté « I » puis être guéri « S ») démontre que tout dépend de l'équilibre entre le degré de virulence du pathogène et l'efficacité des défenses sociales de la société concernée.

L'allo-grooming augmente aussi la résistance du partenaire à la maladie. C'est ce que TRANIELLO ET AL. 2002 et UGELVIG & CREMER 2007 appellent le *transfert social*.

Le toilettage, qui dépend du contexte écologique, en particulier de l'importance du danger, est donc un comportement hygiénique de première importance.

#### 1f. L'éloignement des cadavres et des malades

Le traitement des cadavres, le plus souvent par leur éloignement, est un phénomène universel encore plus indispensable pour les animaux vivant en société. Les fourmis n'échappent pas à ce comportement nécrophorique selon

l'expression proposée par WILSON ET AL. 1958. Les fourmis éloignent toujours les cadavres des congénères qui meurent dans le nid et les transportent à l'extérieur. Le phénomène a été vérifié pour *Pogonomyrmex badius*, plusieurs *Solenopsis*, *Myrmecia vindex*... (SUN & ZHOU 2013). La nécrophorie entre dans le cadre de la division du travail. Chez la champignonniste *Atta mexicana* les soldats ignorent les cadavres.

Le comportement nécrophorique est connu depuis l'antiquité. Pline l'Ancien et Plutarque y voyaient une cérémonie funèbre. Même à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle le naturaliste ANDRÉ 1885 écrivait que les fourmis pouvaient vénérer leurs morts et créer des cimetières. HOWARD & TSCHINKEL 1978 ont été parmi les premiers à démontrer qu'un signal chimique est à l'origine de ce comportement. Des cadavres de la fourmi de feu dont on a extrait tous les composants chimiques sont délaissés par les ouvrières. Par contre un morceau de papier sur lequel on a déposé les composants chimiques est évacué hors du nid. La nature des substances volatiles liées à la décomposition des cadavres a été établie par CHOE ET AL. 2009. Ils ont analysé les substances retenues par la cuticule de la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* (Fig. 10). La cuticule de la fourmi vivante possède deux substances majeures : le dolichodial et l'iridomyrmécine. On y trouve aussi, mais en petite quantité, des acides gras, en particulier de l'acide oléique. Dans l'heure qui suit la mort, dolichodial et iridomyrmécine disparaissent. L'acide oléique démasqué constitue le signal chimique qui signifie que la fourmi est morte ou plutôt qu'elle n'est plus vivante. C'est l'absence de dolichodial et d'iridomyrmécine qui détermine le comportement nécrophorique.



Fig. 10 : Fourmi d'Argentine : la présence du seul acide oléique signifie que l'ouvrière n'est plus vivante. @ ALEX WILD

La fourmi d'Argentine ne se contente pas d'éloigner les cadavres. Elle les désinfecte en permanence. Les cadavres sont transportés dans les « toilettes » du nid où les ouvrières viennent déféquer. Un cadavre non traité ne tarde pas à servir de support à trois champignons pathogènes : *Aspergillus fumigatus*, *Aspergillus nomius*, *Fusarium solani*. C'est le contenu de la glande pygidiale (dolichodial et iridomyrmécine) et non l'acide formique de la glande à poison qui empêche la croissance des champignons. Mais leur effet (sauf pour *Fusarium solani*) est très transitoire ce qui exige un traitement permanent. Ce dernier est rendu possible parce que

dolichodial et iridomyrmécine servent aussi de phéromone de piste (c'est pourtant la glande de Pavan qui a été démontrée émettre la phéromone de piste chez les Dolichoderinae ; voir BILLEN 1986). Les fourmis retrouvent ainsi et fréquentent en permanence les « toilettes » arrosant régulièrement les cadavres avec le contenu de leur glande pygidiale (KESANIEMI ET AL. 2019).

Le couvain fait aussi l'objet de soins vigilants. Les larves de *Cardiocondyla obscurior* infectées expérimentalement par *M. brunneum* sont léchées longuement par les ouvrières. Elles bénéficient d'un *comportement hygiénique* et sont transportées hors du nid (UGELVIG ET AL. 2010). Quand des larves qui se nymphosent sans cocon (*Linepithema humile*, *Crematogaster smithi*) ou à l'abri d'un cocon (*Lasius neglectus*, *Platythyrea punctata*) reçoivent une faible quantité de conidies de *M. brunneum*, elles sont rassemblées dans la chambre du couvain. Les larves infectées sont perçues à travers le cocon puisque ce dernier reçoit un surplus de léchages par rapport à ceux renfermant des larves saines. Si toutes les espèces de fourmis éloignent des larves malades de leurs nids, ce comportement est plus important chez les espèces dont les larves restent nues. Celles qui encoconnent leurs larves conservent le même nombre de cocons dans le nid qu'ils résultent de larves contaminées ou non. Les larves des espèces qui ne font pas de cocons sont infectées plus souvent que celles qui font un cocon et sont plus souvent éloignées du nid. Au total les ouvrières gèrent parfaitement leur couvain pour éviter au mieux des infections (Tragust et al. 2013b).

Chez *Solenopsis invicta*, les cadavres sont lâchés depuis l'ouverture du nid en haut du dôme et atterrissent un peu n'importe où (HOWARD & TSCHINKEL 1976). Chez les autres espèces, le plus souvent les cadavres sont entassés dans le « cimetière » qui est en fait une poubelle recevant toutes sortes de déchets. C'est le cas par exemple chez la légionnaire *Eciton* (RETTENMEYER 1963). Chez les champignonnistes du genre *Atta* les cadavres sont mêlés aux déchets des meules à champignon et transportés dans des chambres spéciales (STAHEL & GEIJSKES 1939). D'autres espèces préfèrent éparpiller les cadavres afin de minimiser les risques que les fourrageuses les rencontrent et se contaminent. De plus si les ouvrières accèdent librement à l'aire extérieure, elles dispersent les cadavres alors qu'elles regroupent les déchets. Elles les abandonnent loin du nid de manière à minimiser le risque que leurs compagnes les rencontrent (DIEZ ET AL. 2012).

D'autres fourmis enterrent les cadavres. RENUCCI ET AL. 2010 ont introduit dans des sociétés de *Temnothorax lichtensteini* des cadavres d'ouvrières de la même espèce ou d'espèces étrangères tuées par congélation depuis un temps variable. D'une manière générale les cadavres de *T. lichtensteini* font l'objet d'un transport nécrophorique. Les ouvrières d'une espèce étrangère sont enterrées : une ou plusieurs ouvrières récupèrent dans le nid des débris divers : fragments de plâtre, grains de sable... qui sont posés sur le cadavre ou placés d'abord autour. D'autres ouvrières interviennent et recouvrent le cadavre de nombreux débris. La séquence se termine par l'apport de fragments minuscules qui viennent colmater les

interstices. Les manipulations liées à l'enfouissement peuvent varier, traduisant une plasticité comportementale importante.

Ces mesures prophylactiques sont bénéfiques comme l'ont montré DIEZ ET AL. 2014. Des ouvrières de *Myrmica rubra* accompagnées de couvain sont élevées dans des nids expérimentaux. Pour atteindre l'aire extérieure, dans un premier cas les ouvrières doivent franchir un petit trou qui les empêche de transporter les cadavres entiers. Il leur faut quelques jours pour les découper et les éliminer. Dans une autre série expérimentale le trou de sortie est assez grand pour qu'une ouvrière chargée d'un cadavre passe librement et rapidement. Des ouvrières saines et tuées par congélation sont introduites dans les élevages. Au bout de 50 jours la survie des ouvrières libres est supérieure à celle des ouvrières entravées. Les larves ont aussi une meilleure survie dans la première situation bien que les ouvrières aient pris soin de les éloigner du couvain. Il est clair, que le comportement nécrophorique a une dimension prophylactique : il augmente la longévité des ouvrières ainsi que celle de leurs larves.

Si les ouvrières ont succombé à une infection il est encore plus urgent de les éloigner du nid. Elles sont devenues dangereuses. QIU & AL. 2015 ont contaminé des ouvrières de la fourmi de feu *Solenopsis fugax* avec le champignon pathogène *M. brunneum* puis les ont tuées par congélation. Les cadavres d'ouvrières contaminées ou non sont éliminés dans l'heure qui suit la mort. Des nymphes sont d'abord tuées avant d'être contaminées par une suspension de conidies et introduites dans le nid en même temps que des nymphes elles aussi tuées mais non contaminées. Toutes seront éloignées du nid un à deux jours plus tard et les nymphes infectées sont éliminées avant les nymphes saines. Ces différences dans le comportement nécrophorique sont liées à l'apparition plus ou moins précoce d'acides gras (acides oléique et linoléique en particulier) sur la cuticule des cadavres confirmant les recherches de CHOE ET AL. 2009. L'éloignement accéléré des nymphes infectées réduit bien sûr le risque de contaminer les habitants du nid.

### 1g. La désinfection et l'assainissement du nid

L'acide formique joue un grand rôle dans l'assainissement du matériel du nid comme l'ont montré TRANTER & HUGHES 2015 chez la fourmi tisserande *Oecophylla smaragdina* (Fig. 11). La mesure du pH montre que l'intérieur du nid et la soie produite sont très acides avec des valeurs variant de 4 à 5. Cette acidité réduit la viabilité des conidies de *Metarhizium*. Cette acidité consubstantielle au bon état sanitaire du nid se retrouve chez une autre tisserande (*Polyrhachis delecta*) qui utilise la production de ses glandes métapleurales puisqu'elle est dépourvue de glande à poison.

Quelques oiseaux sont connus pour assainir leur nid en incorporant des plantes aromatiques dont les composés volatiles (theréine) éloignent les ectoparasites. Quelques moineaux récupèrent même des mégots de cigarettes dont la nicotine a le même effet répulsif (SUÁREZ-RODRIGUEZ ET AL. 2013). Un comportement de même nature existe chez les fourmis. En démontant le dôme de la fourmi des bois





Fig. 11. La soie de cette fourmi tisserande *Oecophylla smaragdina* a un pH très bas (2,5 à 5) qui détruit les pathogènes. @ ALEX WILD

*Formica paralugubris* on remarque avec surprise une quantité importante de résine que les ouvrières ont collecté sur les conifères où elles exploitent le miellat des pucerons (Fig. 12). Si chaque fragment ne pèse que 0,05 g le poids total de cette résine peut atteindre 20 kg pour un dôme dont le volume est de 3 m<sup>3</sup> (CHRISTE ET AL. 2003). La résine contient de nombreux terpènes qui possèdent des propriétés antibactériennes, antifongiques et antivirales. Elle agit donc comme un antiseptique. Cette résine est recherchée volontairement par les fourmis car elle est transportée préférentiellement à des brindilles ou de menus graviers dans les dômes. C'est la térébenthine qui émane de la résine qui détermine les ouvrières à s'emparer des grains. On note que la résine est récoltée en plus grande abondance au printemps et en été, à une époque où les larves qu'il faut protéger sont nombreuses (CASTELLA ET AL. 2008). Les fourmis des bois peuvent ainsi assainir leur nid. D'ailleurs la résine est déposée dans le voisinage des larves (BRÜTSCH & CHAPUISAT 2014).



Fig. 12. Transport d'un grain de résine par une ouvrière de *Formica paralugubris*. @ ARNAUD MAEDER

D'autre part l'action antifongique de grains de résine prélevés sur un arbre est moindre que celle des grains de résine présents dans le nid (BRÜTSCH ET AL. 2017). En complément les

auteurs ont recherché l'acide formique et l'acide succinique (contenus dans la glande à poison des ouvrières) à la fois sur des grains de résine, des brindilles et de petits graviers tels qu'on les trouve dans les dômes. Les analyses ont été réalisées par chromatographie liquide à haute pression (HPLC). Or c'est la résine qui recèle la plus grande quantité du contenu de la glande à poison. Ceci signifie que la résine a été traitée spécifiquement par les ouvrières. Les fourmis renforcent donc les propriétés antifongiques de la résine en ajoutant du venin provenant de leur glande à poison. L'acide formique et l'acide succinique trouvés dans le venin augmentent l'effet protecteur de la résine. Il y a donc une action synergique entre la résine et l'acide formique. Cette défense mixologique est très rare chez les animaux. Les fourmis sont capables de collecter des substances produites par les plantes pour assainir leur nid et d'en augmenter l'efficacité par l'apport de produits endogènes (l'acide formique). Cette capacité de combiner avec un effet synergique des produits antibactériens d'origines diverses n'est donc pas réduite aux pratiques humaines.

La présence de résine offre un autre type d'avantage : elle permet aux fourmis « d'économiser » leur immunité individuelle. En effet, l'hémolymphe des fourmis en contact avec de la résine contient peu de peptides antibactériens et peu de lysozymes connus pour être engagés dans les activités antibactériennes et lytiques lors d'une stimulation de l'immunité individuelle. Ainsi la médication collective réduit la pression des pathogènes et, en retour, diminue la part inductible du système immunitaire. (CASTELLA ET AL. 2008).

#### 1h. La variolisation

UGELVIG & CREMER (2007) ont mis en présence une ouvrière de *Lasius neglectus*, contaminée par une faible suspension de conidies de *M. brunneum*, avec cinq ouvrières saines (dites naïves) et ceci pendant cinq jours (Fig. 13). Les ouvrières naïves ont léché les ouvrières contaminées mais en ne prélevant que quelques conidies déposées étant donné la méthode de dépôt utilisée. Le sixième jour les ouvrières naïves, ainsi que nouvelles ouvrières jamais mises en contact avec des congénères contaminés et servant de témoins dans l'expérience, reçoivent une suspension concentrée en conidies. Au 18<sup>e</sup> jour suivant le traitement, les ouvrières du groupe témoin présentent une mortalité 1,7 fois supérieure à celle du lot d'ouvrières naïves. Ces dernières ont bénéficié d'un « effet vaccin » très comparable à la variolisation, la première tentative de l'homme, dans le passé, pour se vacciner contre la variole en provoquant de bas niveaux d'infection parmi la population.

Cette expérience a été répliquée par KONRAD ET AL. (2012) en marquant les conidies avec une protéine fluorescente rouge. On peut alors suivre le devenir des conidies. Deux jours plus tard, on retrouve ces conidies en grand nombre sur la cuticule des fourmis naïves alors que leur nombre a diminué sur la cuticule des fourmis primitivement contaminées. Il y a donc eu transfert des conidies depuis les ouvrières contaminées vers les fourmis saines. Ce sont bien les conidies portées par la cuticule de fourmis malades que l'on retrouve sur celle des fourmis saines. Les tissus des ouvrières secondairement contaminées



Fig. 13 : *Lasius neglectus* a permis de découvrir un « effet vaccin » (variolisation). @ G. BROVAD.

ont été confrontés à des blastopores du champignon afin d'évaluer la croissance de ce dernier. L'incubation révèle que les tissus des ouvrières ayant fréquenté des ouvrières contaminées empêchent la croissance du champignon. Les ouvrières naïves ont donc été immunisées. Reste à connaître la cause de l'immunisation. On pense que l'infection limitée provoque une régulation active des gènes immunitaires impliqués dans les défenses antifongiques.

La variolisation semble assez répandue puisqu'on la retrouve chez l'espèce champignonniste *Atta echinator* (WALKER & HUGHES 2009). Ces auteurs ont immunisé des ouvrières en les contaminant avec une suspension très faible de *M. brunneum*. Mises au contact d'ouvrières lourdement contaminées elles ont pratiqué un grooming beaucoup plus intense que ne l'ont fait des ouvrières indemnes qui restent indifférentes. Il y a donc bien une réponse immunitaire adaptative. Le fait d'avoir eu au préalable un contact non léthal avec le champignon parasite a déterminé ces ouvrières à lécher vigoureusement des compagnes qui viennent de recevoir une suspension de conidies. Il faut noter que le léchage est aussi important que les compagnes aient été contaminées fraîchement (les conidies ne sont pas encore infectieuses) ou contaminées depuis deux jours (les conidies sont devenues infectieuses). Dans les deux cas, les conidies qu'elles soient virulentes ou non sont enlevées de la cuticule.

La fourmi du pharaon *Monomorium pharaonis* pourrait rechercher aussi l'immunisation par le contact avec des ouvrières contaminées. Cette fourmi change fréquemment de nid. Lorsque PONTIERI ET AL. 2014 donnent le choix à une société en migration entre un nid sain et un nid contenant cinq cadavres d'ouvrières contaminées par *M. brunneum*, dans 83 % des cas les ouvrières à la recherche d'un nouveau nid choisissent le nid contaminé.

On peut penser qu'en stimulant l'action de gènes impliqués dans le système immunitaire physiologique des ouvrières, ce comportement d'hygiène collective, véritable système immunitaire social, permet à la colonie de récupérer plus rapidement d'une infection (UGELVIG & CREMER (2007).

### 1 i. Les soins aux blessés

Ce comportement extraordinaire n'a été encore été observé qu'en une seule occasion (FRANK ET AL. 2018). *Megaponera analis* (appelé aussi fourmi *matabele* du nom d'une ethnie africaine célèbre pour son courage au combat) est une fourmi sub-saharienne spécialisée dans la capture des termites. Au cours des raids de chasse, de nombreuses ouvrières sont blessées par les soldats des termites. Lorsque la colonne revient au nid les ouvrières inspectent les compagnes blessées tel que le ferait un service de santé aux armées. Une ouvrière légèrement blessée (perte de l'extrémité de deux pattes par exemple) émet des *phéromones d'appel au secours*. Ces phéromones, le diméthyl disulfide et le diméthyl trisulfide sont émises par les glandes mandibulaires du blessé. Lorsqu'elle est antennée la victime se met en position nymphale (pattes et antennes collées au corps) ce qui facilite son transport jusqu'au nid (Fig. 14). Une ouvrière sérieusement blessée (cinq pattes mutilées par exemple) a un comportement différent. Elle est bien inspectée mais n'émet pas de phéromone et ne se met pas en position nymphale. Elle s'agite frénétiquement pour se remettre sur pattes et tente de regagner le nid par ses propres moyens. Si elle échoue, elle meurt d'hémorragie sur place. Si elle parvient à regagner le nid, elle n'est pas soignée et le quitte dans les 30 minutes, soit volontairement soit transportée par les compagnes. Elle va mourir à l'extérieur évitant ainsi de contaminer les compagnes.



Fig. 14 : Une ouvrière de *Megaponera analis* blessée au cours d'un raid de chasse aux termites a pris une position nymphale pour être ramenée au nid après avoir émis une phéromone « d'appel au secours ». @ ERIK FRANK

Dans le nid, la patte lésée d'un blessé léger est maintenue à la verticale par les mandibules et les pattes antérieures d'une compagne qui lèche directement la blessure pendant plusieurs minutes. D'autres ouvrières toilent le corps de la victime pendant environ trois heures. Ce traitement est efficace puisque 90 % des blessés ainsi traités survivent. Si l'expérimentateur laisse un blessé sur place sur un sol non stérilisé, la mortalité s'élève à 80 % en 24 heures. Si le léchage de la plaie permet d'éliminer des saletés qui pourraient l'infecter, on ignore si des substances antibiotiques sont émises pendant le léchage. Il est donc impossible de dire si ce comportement extravagant relève de la prophylaxie ou de la thérapeutique.



Les fourmis blessées et soignées reprennent leur place dans les colonnes de chasse dans les jours qui suivent. Le comportement de secours et de soins contribue ainsi à maintenir l'effectif des sociétés de *Megaponera analis* à un niveau élevé leur permettant de continuer leur vie de prédateurs.

## 2. Les comportements thérapeutiques

Aux mesures prophylactiques s'ajoutent des moyens thérapeutiques. Pour cela les fourmis possèdent deux glandes qui fournissent des substances tuant les pathogènes introduits dans le nid : les glandes métapleurales et la glande à poison.

### 2a. Les glandes métapleurales

Les glandes métapleurales sont des structures complexes situées aux angles postérieurs du thorax. On ne les trouve que chez les Formicidae – y compris chez les fossiles – dont elles constituent une caractéristique morphologique permettant d'identifier à coup sûr une fourmi (HÖLLDOBLER & WILSON 1990, YEK & MUELLER 2010). Ces glandes ont disparu secondairement en quelques occasions : chez les *Oecophylla*, les *Polyrhachis* et les *Dendromyrmex* qui sont des fourmis tisserandes arboricoles, deux caractères qui peuvent réduire l'exposition aux maladies : elles descendent rarement au sol où se trouvent beaucoup de bactéries et leur nid de soie est très acide ce qui empêche les bactéries et les champignons parasites de se développer. Les glandes métapleurales manquent aussi chez la plupart des *Camponotus*.

Chaque glande est formée d'un groupe de cellules dont la production se déverse par un canal évacuateur dans un réservoir qui s'ouvre par une fente ou un pore à la surface de la cuticule (Fig. 15). Depuis les travaux de MASCHWITZ ET AL. 1974 on sait que ces glandes synthétisent principalement des substances antimicrobiennes qui jouent un rôle fondamental dans la lutte contre les parasites (Fig. 16). Ces substances sont essentiellement des acides carboxyliques au pH faible



Fig. 15 : Les glandes métapleurales s'ouvrent à l'arrière du thorax par un pore ou une fente. Elles sécrètent des substances antimicrobiennes. Leur débouché en forme de pore est bien visible chez cette ouvrière d'*Anochetus forei* une fourmi prédatrice d'Afrique du Sud. @ ALEX WILD

(DO NASCIMENTO ET AL. 1996). C'est cette forte acidité qui leur vaut leur action antiseptique. Par exemple chez la champignonniste *Atta sexdens* le pH est de 2,5. Cette forte acidité inhibe la croissance de nombreuses bactéries. On ignore largement le mécanisme par lequel agissent ces sécrétions. On peut penser que la membrane phospholipidique des bactéries est perturbée causant l'éclatement de la cellule (MACKINTOSH ET AL., 1995).

Les glandes métapleurales se trouvant chez quasiment toutes les fourmis, c'est sûrement leur sécrétion qui joue le rôle essentiel dans le contrôle des pathogènes. FERNÁNDEZ-MARIN ET AL. 2006 ont étudié avec soin comment les ouvrières les utilisent. Chez 26 espèces observées les ouvrières frottent l'ouverture des glandes métapleurales avec leur première paire de pattes. Ces pattes sont ensuite glissées entre les glosses et les paraglosses des pièces buccales. Il faut alors considérer séparément les fourmis non-champignonnistes des fourmis champignonnistes. Chez la plupart des premières les ouvrières pratiquent l'auto-toilettage avec retenue. Chez les fourmis champignonnistes (des genres *Atta* et *Acromyrmex*), soumises à de fortes pressions de sélection sous les attaques des bactéries et du champignon parasite *Escovopsis*, les ouvrières pratiquent un toilettage bien plus étendu. Elles se nettoient bien sûr elles-mêmes mais toilettent aussi leurs compagnes, la reine, les larves et même la culture mycélienne. Si l'on pratique une forte infection en déposant sur le jardin et les larves les conidies de divers champignons parasites (*Aspergillus*, *Metarhizium*...*Escovopsis*) les ouvrières augmentent pendant une heure la fréquence avec laquelle elles passent leurs pattes sur l'ouverture des glandes métapleurales. Au bout de deux ou trois heures la fréquence redevient normale. C'est la preuve que la sécrétion des glandes métapleurales a lieu « sur demande ». La sécrétion n'est donc pas émise de manière continue. D'autre part quand les fourmis passent leurs pattes antérieures dans la brosse de la langue, elles abandonnent des déchets et aussi bien sûr les conidies qui sont stockés dans

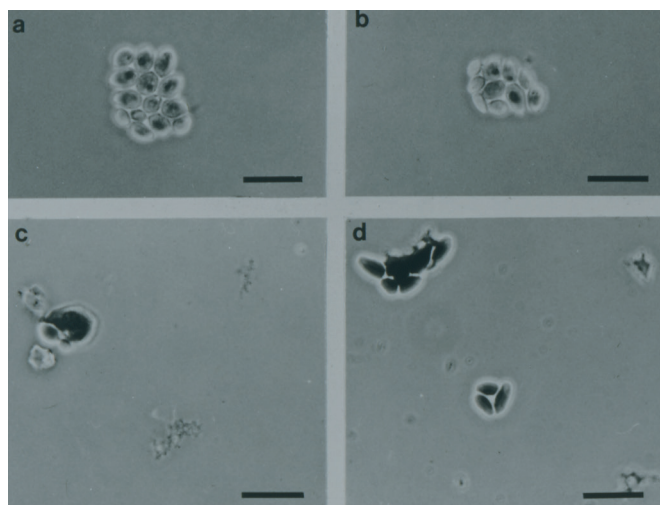


Fig. 16 : Action antifongique de la sécrétion métapleurale de *Myrmecia gulosa* : en a et b cultures sur milieu artificiel de colonies de *Candida albicans*. En c et d, on a ajouté le contenu de 20 glandes métapleurales. Les cellules des levures sont clairement lysées.

@ DUNCAN VEAL

la poche infrabuccale. Les conidies, qui sont rejetées plus tard, ont perdu leur pouvoir germinatif. À l'inverse elles se développent si l'ouverture des glandes métapleurales a été bouchée par l'expérimentateur. Les glandes métapleurales fonctionnent donc bien quand leur ouverture est frottée par les pattes antérieures et elles délivrent alors une substance antibactérienne. Avec TRAGUST 2016 on peut penser que le développement des glandes métapleurales résulte d'une pression évolutive liée à une vie sociale caractérisée par une durée de vie importante des sociétés, ou le stockage de la nourriture. Chez les abeilles ou les guêpes, chez lesquelles il existe des espèces solitaires, l'importance des substances antimicrobiennes trouvées sur la cuticule augmente avec le degré de socialisation de l'espèce considérée.

## 2b. La glande à poison et la désinfection du couvain

La glande à poison, située dans l'abdomen, débouche dans la sous-famille des Formicinae à l'extérieur par une ouverture circulaire anale, l'acidopore. Dans d'autres sous-familles, comme celle des Myrmicinae, la glande à poison est connectée à un aiguillon vulnérant (Fig. 17). Le venin contient des substances insecticides et souvent des alcaloïdes qui vont tuer les proies. C'est son rôle premier. Il contient aussi des substances de piste. Mais aussi des substances antibactériennes bien utiles pour aseptiser les proies tuées d'un coup d'aiguillon, entassées et souvent gardées plusieurs jours avant consommation.

En l'absence d'aiguillon, l'acide formique est projeté à la manière d'un spray sur l'adversaire (Fig. 18). Notons que l'acide formique peut aussi être utilisé comme phéromone de piste. La glande à poison est en fait une sorte de couteau suisse. Le venin de la glande à poison contient bien sûr de l'acide formique (composé majeur chez les Formicinae) mais aussi des composés antimicrobiens variables selon les espèces considérées : des pilosulines chez la fourmi sauteuse australienne *Myrmecia pilosula*, des ponerocines chez les Ponerinae, des alcaloïdes chez les Myrmicinae ... (TRAGUST 2016).

L'acide formique prend une importance particulière chez les rares espèces de fourmis dépourvues de glandes métapleurales. Le traitement thérapeutique de la colonie ne peut alors passer



Fig. 17 : la volumineuse à poison est connectée à l'aiguillon chez la Myrmicinae *Solenopsis invicta*. C'est un véritable couteau suisse intervenant dans de multiples comportements.

@ ROBERT VANDER MEER

que par l'usage de l'acide formique. C'est le cas d'une fourmi tisserande du Sud-Est asiatique *Polyrhachis dives*. GRAYSTOCK & HUGHES 2011 ont recherché le mécanisme par lequel les ouvrières résistent à l'application d'une suspension de conidies du champignon parasite *M. brunneum*. Malgré l'absence de glandes métapleurales il n'y a pas plus de fourmis mortes 14 jours plus tard dans les élevages de *P. dives* que dans ceux de la coupeuse de feuilles *Acromyrmex echinator*, prise comme espèce témoin, qui dispose de glandes métapleurales. D'autre part *P. dives* pratique l'auto-toilette à une fréquence supérieure à celle observée chez la coupeuse de feuilles. L'occlusion à l'aide d'un vernis étanche de l'orifice anal des ouvrières augmente très fortement la mortalité. *P. dives* utilise donc le contenu de sa glande à poison pour lutter contre le champignon pathogène. L'acide formique constitue alors une substance aussi efficace que la sécrétion des glandes métapleurales.

TRANter ET AL. 2014 parviennent à des résultats comparables en utilisant la même tisserande (*Polyrhachis dives*) et une autre champignoniste *Acromyrmex subterraneus*. Des conidies du champignon *M. brunneum* déposées sur les larves et les cocons des deux espèces sont éliminées quand on laisse libre l'ouverture des glandes métapleurales et de la glande à poison. Au contraire l'infection se développe si ces glandes sont obturées. Un autre champignon pathogène, *Aspergillus fumigatus*, apparaît spontanément quand les glandes sont obturées. Ces auteurs se sont aussi intéressés au substrat des nids, la soie pour *Polyrhachis dives* et le jardin à champignon pour *Acromyrmex subterraneus*. Là encore les champignons parasites se développent quand les orifices glandulaires sont obturés.

Dans les colonies saines de la fourmi envahissante des jardins *Lasius neglectus*, la protection du couvain est continue. Les cocons sont enduits en permanence d'acide formique ; le papier de tournesol sur lequel on les pose vire au rouge. En l'absence de fourmis pendant 24 heures ces mêmes cocons font virer au bleu le papier de tournesol : l'acide a disparu. Sous la pression causée par une infection l'utilisation de l'acide formique prend une autre forme que l'on peut qualifier d'extravagante. TRAGUST & AL. (2013a) ont contaminé des cocons de *Lasius neglectus* avec des conidies de *M. brunneum*. Après avoir laissé



Fig. 18 : Chez les sous-familles dépourvues d'aiguillon l'acide formique est projeté comme un spray par l'acidopore après que l'ouvrière (ici un *Camponotus*) ait ramené son abdomen vers l'avant. @ ALEX WILD



les ouvrières toiletter les cocons 24 heures, on détermine le nombre de conidies qui se trouvent encore sur le cocon. Sans surprise il a diminué à cause de l'effet mécanique du toilettage. Plus étrange est que la virulence des conidies résiduelles a baissé. Lors du toilettage les ouvrières ont donc distribué un produit désinfectant. Pour déterminer la nature de la glande responsable de l'émission de la substance efficace, les auteurs obturent ensemble ou séparément les ouvertures des glandes métapleurales ou l'acidopore. Très curieusement l'obturation de ces glandes n'a qu'un effet limité. Par contre l'obturation de la bouche des ouvrières se traduit par une très forte augmentation du nombre de conidies capables de germer. La désinfection du couvain passe ici par des étapes singulières : les ouvrières récupèrent avec la bouche l'acide formique (et un peu d'acide acétique) qui sort au niveau de l'acidopore. Puis elles se livrent à un toilettage intense des cocons. À l'issue de ce toilettage le nombre de conidies diminue fortement et surtout leur virulence est réduite. De même les conidies retrouvées dans la poche infrabuccale ont perdu leur pouvoir de germination. L'acide formique est donc bien un excellent désinfectant mais son application ne se fait pas sous forme de spray directement à partir de l'ouverture anale. Il s'écoule à partir de la bouche qui sert de réservoir temporaire.

Le traitement du couvain peut être plus rude (PULL ET AL. 2018). Les ouvrières de la fourmi envahissante des jardins *Lasius neglectus* sont capables de repérer des cocons infectés par l'expérimentateur avant même que *M. brunneum* devienne contagieux. Le profil des hydrocarbures cuticulaires présents sur les cocons se modifie sous l'action du champignon parasite servant ainsi de signal de maladie. Les ouvrières vont alors déchirer l'enveloppe du cocon et mettre la nymphe qu'il contient à nu. Le cocon ouvert, les ouvrières appliquent une giclée d'acide formique sur la nymphe. Cette dernière est détruite mais l'infection est arrêtée net. Comment ne pas comparer, comme le font les auteurs de ce travail, cette élimination d'individus malades à l'élimination des cellules atteintes par le système immunitaire des métazoaires.

### 2c. Les trophallaxies et la transmission de substances immunitaires

Les espèces de fourmis dépourvues de glandes métapleurales ne peuvent fournir de substances antimicrobiennes par le biais des toilettages. C'est le cas de *Camponotus pennsylvanicus* (Fig. 19). HAMILTON ET AL. 2011 ont émis l'hypothèse que des substances déclenchant une réponse immunitaire pouvait alors être transmises par le biais des trophallaxies c'est-à-dire lors des échanges alimentaires de bouche à bouche. Ils ont utilisé des ouvrières naïves, donc dépourvues de facteurs immunitaires, qu'ils ont laissées libres de côtoyer des ouvrières immunisées au moyen de composants immunogènes de bactéries à Gram-négatif entomopathogènes, pour stimuler des réponses immunitaires. Le groupe témoin a reçu une injection de liquide de Ringer. Le nombre de trophallaxies est deux fois plus important quand on compare les échanges au sein d'un duo composé d'une ouvrière immunisée et d'une ouvrière naïve avec celui d'un duo composé de deux ouvrières naïves ou ayant reçu du liquide de Ringer. De plus les ouvrières



Fig. 19 : *Camponotus pennsylvanicus* est dépourvue de glandes métapleurales. C'est par le biais des échanges trophallactiques qu'elle transmet des substances antibactériennes. @ ALEX WILD

naïves ayant reçu des trophallaxies de la part de compagnes immunisées vivent plus longtemps que si elles n'ont eu des échanges qu'avec des compagnes naïves. Il y a tout lieu de penser que des facteurs antimicrobiens se sont développés dans le jabot social des fourmis immunisées. D'autre part la mesure de l'activité microbienne des gouttes trophallactiques montre que les plus actives sont celles produites par les ouvrières ayant reçu des suspensions de bactéries immunigènes. L'analyse de leurs gouttes trophallactiques révèle la présence de cathepsine connue pour ses activités antibactériennes.

Les glandes mandibulaires qui débouchent dans la cavité orale fournissent aussi des substances entrant dans la composition des gouttes trophallactiques. Ces substances peuvent être efficaces dans la neutralisation des pathogènes. Les glandes mandibulaires sont connues pour émettre principalement des phéromones d'alarme. Ce sont COLE & BLUM 1975 qui ont été les premiers à noter que les phéromones d'alarme (2 heptanone, 4-méthyl-3heptanone et citral) sont efficaces contre une dizaine de champignons pathogènes. Chez les coupeuses de feuilles *Atta* on retrouve les mêmes effets positifs avec le 4-méthyl-3-heptanone alors que chez les *Acromyrmex* le principal composant de la phéromone d'alarme est le 3-octanone (LIMA MENDOÇA ET AL. 2009). On trouve aussi chez ces coupeuses de feuilles des huiles essentielles comme le citral, un monoterpène à forte odeur de citron. LIMA MENDOÇA ET AL. 2009 ont contaminé des disques de papier avec des suspensions de souches résistantes aux antibiotiques utilisés en thérapie humaine : *Escherichia coli*, *Staphylococcus aureus* et *Candida albicans*. Substances d'alarme et citral ont été déposés sur les papiers contaminés. Ils se sont révélés actifs en particulier contre le staphylocoque doré.

### Hygiène des fourmis élevant des champignons symbiotiques

On a déjà évoqué les fourmis champignonnistes dont les soucis hygiéniques sont semblables à ceux des autres espèces : elles évitent les champignons pathogènes, pratiquent le

grooming, utilisent le contenu de leurs glandes métapleurales, évacuent les ordures... Mais leur mode de vie amène certaines d'entre elles à nouer des alliances symbiotiques avec plusieurs organismes qui leur permettent d'obtenir des substances antifongiques d'une efficacité inégalée chez les Formicidae. Les alliances avec des champignons symbiotiques se rencontrent d'une part, chez les coupeuses de feuilles, d'autre part chez les fourmis nichant sur des *arbres à fourmis* ou *myrmécophytes*.

## 1. Les coupeuses de feuilles

Plantons d'abord le décor en rappelant les mœurs de ces fourmis si particulières appartenant essentiellement aux genres *Atta* et *Acromyrmex* particulièrement exposés du fait de leur mode de vie (HÖLLDOBLER & WILSON 2012). Ces fourmis cultivent le champignon symbiotique *Leucoagaricus gongylophorus* (Agaricaceae) qui constituera leur seule nourriture. Pour cela elles confectionnent un jardin à l'aide de feuilles apportées au nid et broyées pour les transformer en terreau. Sur ce terreau elles implantent les hyphes du champignon nourricier. Le mycélium fait l'objet de soins vigilants qui vont de l'apport d'engrais (gouttes anales des ouvrières) à la récolte des fructifications en passant par l'élimination de bactéries et moisissures diverses qui prospèrent dans un nid où température et humidité sont favorables à l'infection.

Leur principal ennemi est un champignon parasite spécifique, *Escovopsis*, qui détruit le basidiomycète nourricier (Fig. 20). Chez les *Atta* les sécrétions des glandes métapleurales, l'acide phénylacétique qui empêche la prolifération bactérienne et la myrmicacine qui stoppe la germination des spores parasites, suffisent à contrôler le champignon parasite (MASCHWITZ ET AL. 1970).

Les *Acromyrmex* ont aussi des glandes métapleurales fonctionnelles. BOT ET AL. 2002 en ont analysé la sécrétion chez *Acromyrmex octospinosus*. On y trouve plusieurs classes de composés tous actifs contre les pathogènes qui attaquent le champignon nourricier : de l'acide acétique sous



Fig. 20. Le mycélium du champignon nourricier *Leucoagaricus gongylophorus* cultivé par les champignonnistes *Atta* forme un feutrage blanc. Il est attaqué par le champignon parasite *Escovopsis* (couleur rouille). @ The free social encyclopedia Alchetron.com

forme de chaînes courtes, moyennes ou longues, de l'acide indolacétique, des  $\gamma$ -lactones et des  $\gamma$ -cétoacides. Toutefois ces sécrétions ne sont pas suffisantes pour contrôler totalement le parasite *Escovopsis*. C'est à CURRIE ET AL. 1999 que l'on doit la découverte d'actinobactéries filamenteuses mutualistes *Pseudonocardia* et *Streptomyces* qui vivent en symbiose avec *Acromyrmex* (Fig. 21). Elles sont implantées dans des cryptes tégumentaires nombreuses entre les pattes antérieures où débouchent des glandes nourricières (MUELLER ET AL. 2005). Les actinobactéries peuvent d'ailleurs recouvrir le corps entier de la fourmi d'un feutrage blanc.



Fig. 21. Pour combattre le champignon parasite *Escovopsis* qui menace son champignon nourricier, la coupeuse de feuilles *Acromyrmex* a réalisé une alliance avec l'actinomycète *Streptomyces* qui produit des antibiotiques. Le mycélium du symbiote recouvre presque tout le corps de la fourmi. @ ALEX WILD

Ces symbiotes sécrètent des molécules antifongiques comme la dentigérumycine qui inhibent sélectivement le parasite *Escovopsis* (OH ET AL. 2009). Ces structures spécialisées ne se rencontrent que chez les fourmis champignonnistes *Acromyrmex* et *Trachymyrmex* et les fourmis associées à des arbres (les *myrmécophytes*). Concernant les coupeuses de feuilles cette association a co-évolué avec ces fourmis, leur champignon nourricier et le champignon parasite *Escovopsis* (CURRIE ET AL. 2006). Il paraît vraisemblable, vu le mode de vie des coupeuses de feuilles, que c'est dans le sol humide des forêts tropicales que les ouvrières ont recruté puis associé les actinobactéries.

Grâce au travail de LITTLE ET AL. 2006 sur la coupeuse de feuilles *Trachymyrmex cf. zeteki* on en sait davantage sur les conditions de l'utilisation de ces actinobactéries. Les ouvrières enlèvent les spores d'*Escovopsis* du jardin, les parties infectées du mycélium du champignon nourricier, les empilent en les comprimant dans la poche infrabuccale qui fonctionne comme un stérilisateur. On retrouve en effet dans la poche la bactérie actinomycète produisant des antibiotiques tueurs de spores. Les spores pathogènes subissent une sorte de quarantaine dans la poche infrabuccale jusqu'à ce que l'antibiotique ait fait son œuvre. Il n'est d'ailleurs pas impossible que des



enzymes salivaires contribuent pour une faible part à inhiber l'*Escovopsis* (FEBVAY ET AL. 1984). Les boulettes qui sont ensuite régurgitées ne contiennent pratiquement aucune spore d'*Escovopsis* viable. On ignore toutefois comment l'actinomycète est introduit dans la poche infrabuccale depuis son site de production.

En même temps, des ouvrières inspectent soigneusement les feuilles rapportées par les fourmis fourrageuses. Cette inspection est particulièrement méticuleuse quand les ouvrières pénètrent dans le jardin. Les ouvrières se décontaminent en pratiquant des auto-toilettes : 90 % des ouvrières pénétrant dans les chambres du nid les pratiquent chez *Acromyrmex subterraneus molestans* avant même de toucher au champignon nourricier (MORELOS-JUÁREZ ET AL. 2010). Là encore les spores pathogènes sont entreposées dans la poche infrabuccale, vidangée périodiquement, une fois les spores inactivées. Et pour compléter le processus hygiénique, MATTOSO 2012 a montré qu'en plus les ouvrières sont recouvertes d'un biofilm formé par l'actinobactérie et son antibiotique.

La défense des sociétés d'*Acromyrmex* présente parfois des failles. Le parasite *Escovopsis* que l'on trouve dans la moitié des sociétés naturelles sécrète deux métabolites (HEINE ET AL. 2018). Le premier, un alcaloïde, le terpène indole ou shearinine D, vise à la fois les ouvrières et la bactérie *Pseudonocardia*. Concernant les ouvrières, il altère leur comportement. Les ouvrières atteintes se montrent incapables de toiletter et d'amener les spores du parasite dans les déchettes. Ces ouvrières finissent par mourir. Un deuxième métabolite, un autre alcaloïde (l'épipolythio dikétopipérazine) ne s'en prend qu'à *Pseudonocardia*. Le champignon nourricier est alors mené à sa perte entraînant la disparition de la société. Dans des conditions normales, l'infection chronique due à *Escovopsis* reste sous contrôle et le nid est viable. Lors de cette course aux armements, le parasite ne l'emporte que si l'équilibre est rompu entre *Escovopsis* et *Pseudonocardia*.

Pour résumer, la stratégie de défense des fourmis coupeuses de feuilles consiste à associer des comportements (le grooming), des processus physiologiques (les sécrétions des glandes métapleurales) et, dans le cas des *Acromyrmex*, l'utilisation d'un antibiotique produit par un symbiote mycélien.

## 2. Les arbres à fourmis et leurs fourmis symbiotes

À côté des fourmis coupeuses de feuilles cantonnées à l'Amérique tropicale, d'autres espèces cultivent aussi des champignons qu'elles doivent protéger, que ce soit pour les consommer ou pour les destiner à un autre usage. Elles ne constituent pas de jardin et donc ne ramènent pas dans le nid des fragments de feuilles. Ces fourmis plus discrètes vivent en association avec des arbres qualifiés de *myrmécophytes*. On peut prendre pour exemple les nids habités en Amérique tropicale par *Azteca alfari* qui vit en symbiose avec le myrmécophyte *Cecropia peltata* dans les forêts tropicales du Panama (JOLIVET 2019). L'arbre fournit le logement car ses branches présentent des cavités facilement aménageables par

les fourmis, ainsi que la nourriture, les corps de Müller, des structures riches en lipides et protéines élaborées à l'intention des fourmis. En échange la fourmi chasse vigoureusement les phytophages qui cherchent à se nourrir du feuillage de l'arbre. Le nid occupe plusieurs cavités (les domaties) les unes habitées par les ouvrières, les autres contenant le couvain (œufs, larves, cocons), les déchets ou le champignon que les ouvrières cultivent pour le consommer. LUCAS ET AL. (2019) ont étudié le microbiome dans toutes les domaties. Les organismes pathogènes y sont très nombreux ce qui justifie les processus mis en œuvre par les fourmis pour les combattre. Ils ont trouvé 22 phylums de bactéries sur les 30 connus, les protéobactéries et les actinobactéries formant à elles seules 90 % de l'ensemble. Concernant les champignons, on trouve dans les différentes domaties cinq des sept phylums connus. Les Ascomycètes sont les plus nombreux (78,7 % de l'ensemble) suivis par les Basidiomycètes (20,6 %). Une observation attentive des microbiomes montre sans surprise que les bactéries sont plus nombreuses dans le sol à l'extérieur du nid que dans les domaties. Les fourmis évitent donc l'entrée de nombreux pathogènes. Et dans les domaties les bactéries sont moins nombreuses dans les chambres à couvain que dans celles hébergeant les ouvrières. On ne peut s'empêcher de comparer la répartition spatiale des communautés pathogènes chez ces fourmis et chez l'homme. La première analogie vient du fait qu'à la fois chez les fourmis et chez les humains il y a beaucoup moins de pathogènes dans l'habitation qu'à l'extérieur. La deuxième tient à la différence de concentration en souches bactériennes rencontrées dans les différentes chambres des fourmilières exactement comme dans les différentes pièces d'une maison. Mais très curieusement les « nurseries » des fourmis (chambres à couvain) sont moins encombrées de pathogènes que ne le sont les garderies des jeunes humains.

La fungiculture est aussi pratiquée en Guyane par les fourmis *Allomerus*. Elles occupent les rameaux creux d'*Hirtella physophora*. On retrouve ainsi une association comportant trois organismes : une fourmi, un arbre et un champignon ascomycète (DEJEAN ET AL. 2005, RUIZ-GONZALEZ ET AL. 2010). Cette fois le champignon ascomycète n'est pas cultivé pour l'alimentation. Ses hyphes sont mélangés aux trichomes récupérés sur les rameaux de l'arbre afin de fabriquer une voûte percées de trous sous laquelle se postent les fourmis. Elles attendent patiemment qu'un insecte se pose sur la voûte pour jaillir de leur cachette, l'agripper, le piquer à mort et le démembrer pour le consommer. Le rôle du champignon est de consolider la voûte mais surtout d'émettre des substances qui attirent les insectes dans le piège. (DEJEAN ET AL. 2005).

Une telle association à trois intervenants se retrouve au Kenya. Des espèces de *Tetraponera* vivent en symbiose avec les acacias *Acacia drepanolobi* dont les grosses épines leur servent de domaties (YOUNG ET AL. 1997, PALMER ET AL. 2008). On trouve dans ces domaties un ascomycète du genre *Chaetomium* élevé par les fourmis. L'utilisation d'un endoscope relié à une caméra permet de vérifier que le champignon sert partiellement de nourriture aux fourmis (DEFOSSEZ ET AL. 2009).

Que les ascomycètes soient cultivés pour être incorporés à un piège (*Allomerus*) ou servir de nourriture (*Tetraponera*) ils doivent être protégés des champignons parasites. L'examen du microbiome des *Allomerus* et des *Tetraponera* révèle qu'il est riche en protéobactéries (plus de 75 %) avec des espèces comme *Erwinia* et *Serratia*. Les actinobactéries sont en moins grande quantité que chez les coupeuses de feuilles *Acromyrmex* (streptomycètes par exemple). Ces fourmis vivant dans une symbiose étroite avec des arbres descendent rarement au sol. Le recrutement des bactéries productrices d'antibiotiques (candicidine ou actimycine par exemple) provient sans doute à l'origine du myrmécophyte ou des insectes que les fourmis capturent pour s'alimenter, et non du sol comme chez les *Acromyrmex*. On peut aussi remarquer que, bien que vivant sur des continents différents (*Allomerus* en Amérique, *Tetraponera* en Afrique), le microbiome des deux espèces est très curieusement identique (SEIPKE ET AL. 2013).

### Les fourmis source de nouveaux antibiotiques

Que ce soit pour se débarrasser des bactéries ou des champignons entomopathogènes qui s'en prennent à leurs ouvrières ou à leurs larves, ou que ce soit pour protéger le champignon dont elles se nourrissent, les fourmis utilisent largement les antibiotiques. Ils sont produits par les fourmis elles-mêmes (glandes métapleurales, glandes mandibulaires, glande à poison) ou par les actinomycètes symbiotes pour les fourmis coupeuses de feuilles ou les fourmis associées à des myrmécophytes. Il n'est donc pas étonnant que ces antibiotiques soient testés pour évaluer leur intérêt en thérapeutique humaine. Et il arrive parfois que ces recherches soient prometteuses.

#### 1. Cyphomyrmicine

Les fourmis et leur champignon associé on l'a vu, produisent de nombreux antibiotiques dont on peut penser que certains seraient utiles en thérapie humaine. Les efforts de Currie animant une équipe de 28 chercheurs ont porté sur *Streptomyces*, un actinomycète fréquent chez les insectes (CHEVRETTE ET AL. 2019). Ils ont examiné le microbiome de 2580 insectes appartenant à 15 ordres différents et ont trouvé l'actinomycète sur 1445 d'entre eux. Toutes les souches de *Streptomyces* trouvées sur des insectes, obtiennent de meilleurs résultats que les souches de ces actinomycètes récoltées dans le sol, quand elles sont confrontées à des bactéries à gram-positif ou gram-négatif. L'expérimentation a ensuite été conduite en confrontant les souches de *Streptomyces* à des bactéries *Pseudomonas aeruginosa*, *Escherichia coli* et *Candida albicans*, toutes résistantes aux antibiotiques classiques. Ce sont les *Streptomyces* obtenus du microbiome d'une fourmi coupeuse de feuilles, *Cyphomyrmex wheeleri*, qui se sont révélés les plus actifs (Fig. 22). Ce n'est pas surprenant quand on se souvient que les fourmis, et en particulier les champignonnistes coupeuses de feuilles, utilisent largement ces *Streptomyces* pour protéger leur champignon symbiote.

La fraction la plus positive dans des expérimentations menées sur des souris est un nouvel antibiotique baptisé

*cyphomyrmicine*. Non seulement cette nouvelle molécule vient à bout de bactéries devenues résistantes aux antibiotiques classiques, mais les souris n'ont présenté aucune altération de leur physiologie ou de leur comportement.



Fig. 22. *Cyphomyrmex wheeleri* est la champignonniste qui remonte le plus vers le Nord, jusqu'à San Francisco. Son champignon symbiote produit un antibiotique prometteur, la cyphomyrmicine, qui vient à bout des souches résistantes du staphylocoque doré. Elle est ici sur sa meule à champignon. @ ALEX WILD

#### 2. Formicamycines

C'est encore un *Tetraponera* africain (*Tetraponera penzigi*) qui a servi de support à de nouvelles recherches (Fig. 23). Comme chez le *Tetraponera* précédant, son ascomycète élevé dans les domaties sert de nourriture aux fourmis. Le génome des souches de *Streptomyces* récupérées à la fois dans les domaties et sur la cuticule des ouvrières a été séquencé par QUIN ET AL. 2017 ce qui a permis d'identifier de nouveaux groupes de gènes biosynthétiques. À partir de la souche nommée *Streptomyces formicae* les auteurs ont isolé une famille de 16 polyketides pentacycliques, les *formicamycines*. Ils ont testé avec succès l'efficacité antimicrobienne et antifongique de ces composés contre *Bacillus subtilis*, *Candida albicans* et *Lomentospora prolificans*. De plus les formicamycines stoppent la croissance de colonies d'*Enterococcus faecium*, une bactérie Gram-positif résistante à la vancomycine, et le staphylocoque doré résistant à la méticilline. Concernant cette dernière bactérie l'expérience a été réalisée sur 20 générations successives avec des doses extrêmement faibles de formicamycine sans qu'une antibiorésistance se manifeste. La puissance de ces nouveaux antibiotiques pourrait être due à une lipophilie accrue permettant de traverser la membrane cellulaire bactérienne.

#### Antibiorésistance

Environ la moitié des antibiotiques utilisés en thérapie humaine sont issus des bactéries *Streptomyces* et la plupart





Fig. 23. Ce *Tetraoponera* américain vit dans les rameaux d'un myrmécophyte où il cultive un ascomycète nourricier. On a isolé du champignon cultivé par *Tetraoponera penzigi*, une espèce africaine, un antibiotique nouveau, la formicamycine, qui détruit plusieurs bactéries résistantes dont le staphylocoque doré, sans paraître susciter une antibiorésistance. @ ALEX WILD

d'entre eux ont été introduits dans les hôpitaux entre les années 1940 et 1960, une période qui a constitué un véritable âge d'or pour le traitement des infections. Mais un mauvais usage de ces antibiotiques depuis une cinquantaine d'années a conduit à l'apparition d'une antibiorésistance qui constitue un véritable défi médical pour le XXI<sup>e</sup> siècle. Nous usons et abusons des mêmes antibiotiques favorisant l'émergence de mutants résistants parmi les microbes ciblés.

Pourtant, les fourmis, en particulier les champignonnistes, luttent avec efficacité contre les bactéries et les champignons *Escovopsis* depuis 60 millions d'années. Comme nous elles utilisent des antibiotiques produits par des *Streptomyces* auxquels il faut ajouter un autre ascomycète, *Pseudonocardia*. Pourquoi n'y-t-il pas apparition d'une antibiorésistance ? La réponse se trouve dans le fait que la fourmi change régulièrement d'antibiotique. SEIPKE ET AL. (2011) ont analysé le génome d'une souche de *Streptomyces* associée à *Acromyrmex octospinosus*. Le cluster responsable de la synthèse des antibiotiques est formé de 14 gènes. Utilisant cette seule souche de *Streptomyces* les auteurs montrent que ce cluster synthétise un noyau commun, la dilactone. En disloquant les gènes du cluster les auteurs obtiennent un antibiotique, la candicidine, mais aussi de nombreuses substances qui en venant s'agréger au noyau commun constituent autant d'analogues de l'antibiotique. En variant les souches des actinobactéries et/ou en produisant par la disruption du cluster responsable des synthèses, la production de nombreux analogues, les fourmis champignonnistes changent régulièrement d'antibiotiques.

Une organisation semblable se retrouve chez les espèces de *Pseudonocardia* dont les souches changent subtilement au cours du temps et qui produisent de multiples antibiotiques structurellement semblables : dentigérumycine, gérumycine A, gérumycine B, gérumycine C aussi bien qu'un polyène antifongique, la nystatine P1. La ressemblance structurelle de ces substances ainsi que la ressemblance de deux des

trois clusters responsables de leur synthèse, suggère qu'elles proviennent d'un cluster ancestral unique qui s'est diversifié en réponse à la modification du champignon parasite résistant aux antimicrobiens (PATHAK ET AL. 2019). Finalement les actinomycètes changent régulièrement les antibiotiques qu'ils produisent en réponse à la pression évolutive due aux mêmes pressions subies aussi par l'*Escovopsis*. On voit que les fourmis pratiquent depuis des millions d'années ce qui est préconisé depuis seulement quelques décennies par l'Homme comme le suggèrent par exemple BERGSTROM ET AL. 2004.

Il ne faut pas oublier non plus que la fourmi n'élimine jamais complètement le champignon parasite. Elle utilise ses antibiotiques à une dose telle qu'elle maintient l'*Escovopsis* à un niveau où sa capacité de nuisance est faible. Il y a certes des morts quand l'*Escovopsis* prospère un peu trop dans cette course aux armements qui se joue sur la durée. Mais les fourmis, à la différence de l'humanité n'ont ni morale ni éthique.

Il faut souligner aussi que les fourmis luttent mécaniquement avec intensité contre les spores des champignons pathogènes. Le grooming, qu'il soit préventif quand les ouvrières nettoient les feuilles et les proies qu'elles introduisent dans le nid ou qu'il soit curatif quand il est pratiqué par auto ou allo-toiletage des individus infectés, diminue considérablement le risque d'infection. De même l'usage des sécrétions des glandes métapleurales est très important, en particulier chez les fourmis champignonnistes. Ces glandes délivrent des substances acides qui ont un rôle antibactérien (DO NASCIMENTO ET AL. 1996) en abaissant fortement le pH à l'intérieur des nids. Chez *Atta sexdens* le pH tombe à 2,5. L'acide formique joue aussi un grand rôle dans l'assainissement du matériel du nid d'*Oecophylla smaragdina* par exemple comme on l'a déjà dit (TRANter & HUGHES 2015). Ces antibactériens assainissent le nid et ses occupants. L'utilisation de substances aseptisantes permet de limiter l'usage des antibiotiques ce qui contribue encore à éviter l'antibiorésistance.

Il y a sans doute des idées à puiser chez ces minuscules insectes vieux de plus 100 millions d'années et qui ont même résisté à la cinquième extinction.

## Conclusion

Nous avons souligné dans l'introduction de cette synthèse combien la vie sociale favorise d'une manière générale la transmission des maladies et la circulation des épidémies. Les insectes sociaux et en particulier les fourmis contredisent peut-être cette règle. À la lecture de ce qui précède on a pu mesurer combien l'évolution a su innover pour protéger les colonies de fourmis des divers pathogènes qui les menacent. Pour résumer, les moyens les plus efficaces mis à la disposition de ces insectes, sont le toilettage, la production d'antibactériens par les glandes métapleurales et celle de l'acide formique par la glande à poison. Et c'est dans les sociétés les plus peuplées que le compromis entre le risque d'infection et la résistance à la maladie apparaît le plus clairement basculer en faveur de la résistance. HUGHES ET AL. (2002) ont étudié la propagation de *M. brunneum* chez la champignonniste *Acromyrmex*

*echinator*. La vitesse de la propagation de la maladie est inversement proportionnelle au nombre d'individus de la société. Contrairement à la plupart des organismes vivant en groupe, les sociétés de fourmis, au moins les plus peuplées, peuvent en fait présenter un avantage net en terme de dynamique de développement des maladies.

Les sociétés à petits effectifs ne sont pas pour autant en difficulté car elles ont sélectionné d'autres moyens prophylactiques. Les ouvrières de *Temnothorax unifasciatus* qui forment de toutes petites sociétés s'éloignent pour mourir dans la solitude quand elles sont infectées, un comportement très différent de celui que l'on vient d'évoquer pour les immenses sociétés de champignonnistes. Quelle que soit la forme que prend l'altruisme, le combat nécessaire contre les infections renforce la cohésion du groupe et multiplie les formes de lutte. Si les maladies ont sans doute été un frein pour les premières étapes de la vie sociale leur impact diminue au fur et à mesure que la société devient peuplée. Les moyens collectifs de lutte sont de plus en plus efficaces faisant reculer l'impact des maladies. En ce sens, les infections ont sans doute joué un rôle positif dans l'évolution des sociétés animales (CHAPUISAT 2014).

Enfin les sociétés de fourmis utilisent des antibiotiques élaborés par des champignons actinomycètes avec lesquelles certaines espèces ont établi une relation symbiotique. En renouvelant fréquemment ces antibiotiques, en les utilisant avec parcimonie, les fourmis évitent l'antibiorésistance.

Il n'est pas incongru de tenter de comparer les sociétés de fourmis et les organismes pluricellulaires pour ce qui concerne les moyens mis en œuvre dans le cadre de la défense immunitaire et de rechercher si des analogies existent. Comme l'écrivent CREMER & SIXT 2009, dans la défense immunitaire il faut inclure tous les moyens antiparasites qu'ils soient comportementaux ou qu'ils fassent appel à un système immunitaire physiologique.

Une comparaison de la défense immunitaire au niveau de l'individu ou de la société peut aider à découvrir les principes évolutifs communs affectant les pressions de sélection imposées par les parasites et les solutions mises en œuvre par les hôtes pour lutter contre l'infection. Précisons toutefois que nous ne faisons état que d'analogies phénoménologiques dans les stratégies de défense, et nous ne prétendons pas que les mécanismes sous-jacents pourraient même être liés. Dans la plupart des cas, ils sont d'ailleurs différents.

La comparaison prendra plus de sens si nous considérons une société de fourmis comme une unité reproductrice unique à l'égal des organismes multicellulaires. Cette société est caractérisée par une division obligatoire du travail avec l'existence d'une ou plusieurs reines chargées exclusivement de la reproduction. Les autres individus, les ouvrières, sont stériles. Reines et ouvrières sont dépendantes les unes des autres : les ouvrières ne se reproduisent pas et les reines plus ou moins immobiles sont des machines à pondre qui ont un besoin obligatoire des ouvrières pour s'alimenter et défendre la société. En poursuivant cette manière de voir la société de fourmis comme une entité autonome, la reine peut être

assimilée à la lignée germinale d'un organisme multicellulaire tandis que les ouvrières représenteraient les cellules du tissu somatique. En plus d'une séparation entre individus sexués et individus stériles, on trouve chez les fourmis une division du travail au sein des ouvrières qui fait apparaître des individus spécialisés dans la circulation des aliments, dans la transmission de l'information... Ces ouvrières affectées à des tâches différentes deviennent l'équivalent des organes d'un organisme unique. On a alors affaire à un *superorganisme*, une notion proposée il y a plus d'un siècle par WHEELER 1911. La société de fourmis devient un tout, et pas un individu, capable d'avoir une descendance ce qui est le moteur de l'évolution.

La pertinence de cette comparaison et la recherche d'analogies sont renforcées par les modes de vie des organismes pluricellulaires et ceux des sociétés de fourmis. Si la vie d'une ouvrière est brève, allant de quelques semaines à quelques années, la vie de la société est beaucoup plus longue devenant alors semblable à celle d'organismes pluricellulaires. Il est fréquent d'observer des fourmilières vivant des dizaines d'années. En fait la durée de vie d'une fourmilière est celle de sa reine qui peut vivre 30 ans (KELLER & GENOUD 1997). De même l'atteinte de la maturité sexuelle dans une société de fourmis, c'est-à-dire l'apparition de femelles reproductrices et de mâles, nécessite souvent plusieurs années, tout comme pour les organismes multicellulaires. Les sociétés doivent investir fortement dans la défense antiparasites pour arriver jusqu'à cette maturité sexuelle. On peut en avoir une idée en comparant la réponse immunitaire des ouvrières à celle des mâles dont la vie est très brève chez les fourmis. Confrontées au champignon *M. brunneum* les ouvrières d'*Acromyrmex echinator* ont une réponse immunitaire bien plus forte que celle des mâles (BAER ET AL. 2005).

L'immunité sociale est caractérisée à la fois par l'existence de comportements hygiéniques et de défenses physiologiques. Elle peut être le fait d'un seul individu agissant solitairement ou d'une action collective mettant en jeu plusieurs individus. On doit alors prendre en compte l'existence de nombreux contacts régulés entre les individus qui se déroulent au sein d'une organisation spatiale particulière.

CREMER & SIXT 2009 distinguent trois étapes dans l'invasion parasitaire et la défense de l'hôte : la première défense est une défense des frontières. Il convient d'empêcher le parasite de pénétrer dans l'organisme ou dans la colonie. Concernant l'organisme pluricellulaire il évite d'absorber des aliments corrompus ou de s'approcher des excréments (MOORE 2002). Le vomissement est aussi une méthode efficace pour éliminer des parasites. L'analogie avec les fourmis est aisée quand leurs sociétés évitent d'approcher des cadavres infectés mais il faut oublier le vomissement qui n'existe pas chez elles. L'épithélium des pluricellulaires forme une enveloppe riche en peptides antimicrobiens et les muqueuses possèdent des immunoglobulines qui identifient, immobilisent et éliminent les pathogènes (MEDZHITOV & JANEWAY 1998). Une brèche dans l'épithélium devient la porte d'entrée de parasites et appelle des protéines antimicrobiennes qui viennent du sang. La cicatrisation empêche l'entrée d'autres parasites. De la même manière la cuticule forme une barrière efficace chez



les fourmis (ARMITAGE & SIVA-JOTHY 2005). Il faut ajouter l'existence de substances antimicrobiennes étalées sur la cuticule et qui proviennent des glandes métapleurales ou de la glande à poison.

La défense des frontières chez les fourmis fait appel à une division du travail puisque seules les fourrageuses sortent du nid pour récolter la nourriture ; les risques d'infection s'en trouvent limités. De plus ce sont les ouvrières les plus âgées qui sortent et risquent d'être confrontées aux parasites. Leur disparition n'affecte nullement l'économie de la fourmilière.

Toujours selon CREMER & SIXT 2009, la deuxième ligne de défense concerne le soma, autrement dit les ouvrières des sociétés et les tissus somatiques des organismes pluricellulaires. Pour ces derniers les cellules immunitaires entrent en jeu en phagocytant ou en tuant le parasite au moyen des sécrétines ou d'autres substances toxiques (STUART & EZEKOWITZ 2008). Il peut y avoir emprisonnement des parasites par des granulomes. Chez les sociétés de fourmis il y a libération de substances cytotoxiques et de peptides antimicrobiens dans l'hémolymphe. On ne connaît pas d'enfermement des parasites dans des granulomes chez les fourmis mais l'analogie peut être faite chez les abeilles : les faux-bourçons étrangers ou les guêpes sont étouffés par une boule d'ouvrières qui élèvent leur température corporelle (ONO ET AL. 1995). Pour défendre leur soma et empêcher la contamination des congénères, les fourmis font appel au grooming et à l'éloignement des cadavres contaminés. L'utilisation de substances antimicrobiennes élaborées par les glandes métapleurales et la glande à poison n'ont pas d'équivalent dans les organismes pluricellulaires. Encore moins la symbiose avec des actinomycètes producteurs d'antibiotiques. L'analogie avec des organismes pluricellulaires est donc très réduite. La défense du soma passe bien sûr par la reconnaissance des éléments étrangers qui ont franchi la défense externe. On connaît bien les mécanismes en œuvre chez les organismes pluricellulaires (PANCER & COOPER 2006). Beaucoup moins chez les fourmis. Les éléments étrangers sont-ils porteurs d'un signal avertisseur chimique ? On peut le supposer compte tenu du grand nombre de récepteurs d'odeur chez les ouvrières. De plus on connaît parfaitement l'existence de phéromones cuticulaires qui permettent à une société de détecter l'intrusion d'ouvrières étrangères porteuses d'une odeur différente. Un phénomène comparable semble probable concernant les parasites.

On peut trouver une analogie dans la pratique de l'automédication. Les fourmis incorporent des grains de résine à leur nid. Certains oiseaux se roulent sur des fourmis pour en obtenir de l'acide formique qui éloigne les parasites. Les bains de boue des éléphants jouent le même rôle.

La troisième ligne de défense concerne la lignée germinale, glandes reproductrices chez les organismes pluricellulaires, la reine chez les fourmis. Testicules et ovaires des organismes pluricellulaires sont protégés par une barrière sanguine efficace et un nombre élevé de cellules immunitaires (FIJAK & MEINHARDT 2006). D'autre part des immunoglobulines sont transférées depuis le placenta vers l'embryon, l'effet protecteur perdurant après la naissance durant toute la

lactation par le biais du lait maternel (JANEWAY ET AL. 2001). Chez les fourmis la sécurité de la reine tient à sa position au milieu de la forteresse que constitue la fourmilière (SCHMID-HEMPEL 1998, TRANTER ET AL. 2014). De plus, étant nourrie par des ouvrières jeunes, qui ne fourragent pas à l'extérieur, les risques de contamination sont réduits.

Nous avons comparé l'immunité individuelle et l'immunité sociale à la lumière de leurs analogies, mais aussi de leurs différences faisant apparaître les contraintes évolutives ou organisationnelles, les différences dans les pressions de sélection ou simplement des voies alternatives aux mêmes problèmes. Par exemple, les fourmis ne connaissent pas le vomissement qui permet l'évacuation des particules infectieuses après l'ingestion. Au lieu de cela, il semble que les insectes sociaux soient plus efficaces pour éviter l'ingestion de nourriture contaminée. Et surtout les fourmis sont capables de produire des antibiotiques grâce à leurs champignons symbiotes. C'est sans doute la différence essentielle entre organisme pluricellulaire et superorganisme.

#### RÉFÉRENCES

- ANDRÉ, E. 1885. – *Les Fourmis*. Hachette, Paris. 345 pp.
- ARMITAGE, S.A.O. & M.T. SIVA-JOTHY. 2005. – Immune function responds to selection for cuticular colour in *Tenebrio molitor*. *Heredity*, 94 : 650–656.
- BAER, B., A. KRUG, J.J. BOOSMA & W.O.H. HUGHES. 2005. – Examination of the immune responses of males and workers of the leaf-cutting ant *Acromyrmex echinator* and the effect of infection. *Insectes Sociaux*, 52 : 298–303.
- BERGSTROM, C., M. LO & M. LIPSITCH. 2004. – Ecological theory suggests that antimicrobial cycling will not reduce antimicrobial resistance in hospitals. *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, 101, 36 : 13285–13290.
- BILLEN, J. 1986. – Morphology and ultrastructure of the abdominal glands in Dolichoderine ants (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes sociaux*, 33 (3) : 278–295.
- BOCHER, A. 2007. – Défenses immunitaires et division du travail chez les fourmis. *Thèse, Paris*, 53 pp.
- BOCHER, A., C. TIRA & C. DOUMS. 2007. – Phenotypic plasticity of immune defence linked with foraging activity in the ant *Cataglyphis velox*. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 2228–2234.
- BOOSMA, J. J., P. SCHMID-HEMPEL & W.O. H. HUGHES. 2005. – *Life histories and parasite pressure across the major groups of social insects*. Insect Evolutionary Ecology : FELLOWES, M. D. E., G.J. HOLLOWAY & J. ROLFF eds, pp. 139–175. Wallingford, UK: CABI Publishing.
- BOS, N., T. LEFÈVRE, A. B. JEEEEE & P. D'ETTORE. 2012. – Sick ants become unsociable. *Journal of Evolutionary Biology*, 25 : 342–351.
- BOT A.N.M., C.R. CURRIE, A.G., HART & J.J. BOOSMA. 2001. – Waste management in leaf-cutting ants. *Ethology Ecology & Evolution*, 13 : 225–237.
- BOT, A.N.M., D. ORTIUS-LECHNER, K. FINSTER, R. MAILE & J. BOOSMA. 2002. – Variable sensitivity of fungi and bacteria to compounds produced by the metapleural glands of leaf-cutting ants. *Insectes Sociaux*, 49 : 363–370.

- BRANSTETTER, M.G., A. JÚSOVNIK, J. SOSA-CALVO, M.W. LLOYD, B. C. FAIRCLOTH, S.G. BRADY & T.R. SCHULTZ. 2017. – Dry habitats were crucibles of domestication in the evolution of agriculture in ants. *Proceedings of the Royal Society B*, 284, 20170095.
- BRÜTSCH, T. & M. CHAPUISAT. 2014. – Wood ants protect their brood with tree resin. *Animal Behaviour*, 93, 157 – 161.
- BRÜTSCH, T., G. JAFFUEL, A. VALLAT, T.C.J. TURLINGS & M. CHAPUISAT. 2017. – Wood ants produce a potent antimicrobial agent by applying formic acid on tree-collected resin. *Ecology & Evolution*, 7: 2249–2254.
- CASTELLA, G., M. CHAPUISAT & P. CRISTE. 2008. – Prophylaxis with resin in wood ants. *Animal Behavior*, 75: 1591–1596.
- CASTELLA G., M. CHAPUISAT, Y. MORET & P. CRISTE. 2008. – The presence of conifer resin decreases the use of the immune system in wood ants. *Ecological Entomology*, 33: 408–412.
- CHAPUISAT, M. 2014. – Social Evolution: Sick ants face death alone. *Current Biology*, 20, 3: 104–105.
- CHEVRETTE, M.G., C.M. CARLSON, H.E. ORTEGA ET AL. 2019. – The antimicrobial potential of *Streptomyces* from insect microbiomes. *Nature Communications* 10: 516.
- CHOE, D.H., J.G. MILLAR & M.K. RUST. 2009. – Chemical signals associated with life inhibit necrophoresis in Argentine ants. *Proceedings of the National Academic of Science of the United States of America*, 106: 8251–8255.
- COLE, L.K., & M.S. BLUM. 1975. – Antifungal properties of the insect alarm pheromones, citral, 2-heptanone, and 4-methyl-3-heptanone. *Mycologia*, 67: 701–708.
- CREMER, S., S.A.O. ARMITAGE & P. SCHMID-HEMPEL. 2007. – Social immunity. *Current Biology*, 17: 693–702.
- CREMER, S. & M. SIXT. 2009. – Analogies in the evolution of individual and social immunity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364: 129–142.
- CREMER, S., C.D. PULL & M.A. FÜRST. 2018. – Social immunity : emergence and evolution of colony-level disease protection. *Annual Review of Entomology*, 63: 105–123.
- CRISTE, P., P. OPPLIGER, A. BANCALA, F. CASTELLA & M. CHAPUISAT. 2003. – Evidence for collective medication in ants. *Ecology Letters*, 6: 19–22.
- CURRIE, C.R. & A.E. STUART. 2001. – Weeding and grooming of pathogens in agriculture by ants. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 1033–1039.
- CURRIE, C.R., J.A. SCOTT, R.C. SUMMERHELL & D. MALLOCH. 1999. – Fungus-growing ants use antibiotics-producing bacteria to control garden parasites. *Nature*, 398: 701–704.
- CURRIE, C.R., M. POULSEN, J. MENDENHALL, J. BOOMSMA & J. BILLEN. 2006. – Coevolved crypts and exocrine glands support mutualistic bacteria in fungus-growing ants. *Science*, 311: 81–83.
- DEFOSSEZ, E., M.A. SELOSSE, M.P. DUBOIS, L. MONDOLOT, A. FACCIO & C. DIJETO-LORDON. 2009. – Ant-plants and fungi: a new threeway symbiosis. *New Phytology*, 182: 942–949.
- DEJEAN, A., P.J. SOLANO, J. AYROLES, B. CORBARA & J. ORIVEL. 2005. – Arboreal ants build traps to capture prey. *Nature*, 434: 973.
- DIEHL-FLEIG, E. & M.E. LUCCHESI. 1991. – Reacoes comportamentais de operarias de *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera, Formicidae) na presença de fungos entomopatogênicos. *Revista Brasileira de Entomologia*, 35: 101–107.
- DIEZ, L., J.-L. DENEUBOURG & C. DETRAIN. 2012. – Social prophylaxis through distant corpse removal in ants. *Naturwissenschaften*. 99, 10: 833–842.
- DIEZ, L., P. LEJEUNE & C. DETRAIN. 2014. – Keep the nest clean: survival advantages of corpse removal in ants. *Biological Letters*. 10, 6: 20140306.
- DUNN, & E. K. MEINEKE. 2019. – Azteca ants maintain unique microbiomes across functionally distinct nest chambers. *Proceedings of the Royal Society B*, 286, 20191026.
- FEBVAY, G., M. DECHARME & A. KERMARREC. 1984. – Digestion of chitin by the labial glands of *Acromyrmex octospinosus* Reich (Hymenoptera : Formicidae). *Canadian Journal of Zoology*. 62: 229–234.
- FERNÁNDEZ-MARIN, H., J.K. ZIMMERMAN, S.A. REHNER & W.T. WCISLO. 2006. – Active use of the metapleural glands by ants in controlling fungal infection. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 273 : 1689 – 1695.
- FIJAK, M. & A. MEINHARDT. 2006. – The testis in immune privilege. *Immunology Review*, 213: 66 –81.
- FRANK, E.T., M. WEHRHAHN & K.E. LINSENMAIR. 2018. – Wound treatment and selective help in a termite-hunting ant. *Proceedings of the Royal Society B*, 285: 20172457.
- GRAYSTOCK, P. & W.O.H. HUGHES. 2011. – Disease resistance in a weaver ant, *Polyrhachis dives*, and the role of antibiotic-producing glands. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 65: 2319–2327.
- HAMILTON, C., B.T. LEJEUNE & R.B. ROSENGAUS. 2011. – Trophallaxis and prophylaxis: social immunity in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus*. *Biology Letters*, 7: 89–92.
- HART, A.G. & F.L.W. RATNIEKS. 2001. – Task partitioning, division of labour and nest compartmentalisation collectively isolate hazardous waste in the leaf cutting ant *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 49: 387–392.
- HEINZE, J. & B. WALTER. 2010. – Moribund ants leave their nests to die in social isolation. *Current Biology*, 20: 249–252.
- HEINE, D., N. HOLMES, S.F. WORSLEY ET AL. 2018. – Chemical warfare between leafcutter ant symbionts and a co-evolved pathogen. *Nature communications*, <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04520-1>.
- HOFFMANN, J.A. 1995. – Innate immunity of insects, *Current Opinions in Immunology*. 7, 1: 4 10.
- HUTCHINGS, & B. WILKINSON. 2018. – Chemical warfare between leafcutter ant symbionts and a co-evolved pathogen. *Nature Communications*, 9: 1–11.
- HOWARD, D.F. & W.R. TSCHINKEL. 1976. – Aspects of necrophoric behavior in the red imported fire ant. *Behaviour*, 56,1–2: 158–180.
- HÖLDOBLER, B. & E.O. WILSON. 1990. – *The ants*. Springer-Verlag, Berlin, 732 pp.
- HÖLDOBLER, B. & E.O. WILSON. 1996. – *Voyage chez les fourmis*. Le Seuil, Paris, 247 pp.
- HÖLDOBLER, B. & E.O. WILSON. 2012. – *L'incroyable instinct des fourmis*. Flammarion, Paris, 203 pp.
- HUGHES, W.O.H., J. EILENBERG & J.J. BOOMSMA. 2002. – Trade-offs in group living: transmission and disease resistance in leaf-cutting ants. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 269, 1502: 1811 – 1819.
- JACCOUD, D.B., W.O.H. HUGHES & C.W. JACKSON. 1999. – The epizootiology of a *Metarhizium* infection in mini-nests of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 93: 51–6.
- JANEWAY, C.A., P. TRAVERS, M. WALPORT & M. SHLOMCHIK. 2001. – *Immunobiology*. New York, NY; London, UK, Garland Publishing, 884 pp.



- JOLIVET, P. 2019. – *Interrelationship between insects and plants*. CRC Press Boca Raton, 336 pp.
- KELLER, L. & M. GENOUD. 1997. – Extraordinary lifespans in ants: a test of evolutionary theories of ageing. *Nature*, 389: 958–960.
- KESÄNIEMI, J.J. KOSKIMÄKI & J. JURVANSUU. 2019. – Argentine ant inhibits growth of pathogenic fungi. *Scientific reports*, 9: 7593.
- KONRAD, M., M.L. VYLETA, F.J. THEIS, M. STOCK, S. TRAGUST, M. KLATT, V. DRESCHER, C. MARR, L. V. UGELVIG & S. CREMER. 2012. – Social transfer of pathogenic fungus promotes active immunisation in ant colonies. *PLoS Biol.* 10: e1001300.
- LIMA MENDONÇA, A. DE, C.E. DA SILVA, F.L.T DE MESQUITA, R. DA SILVA CAMPOS, R. R. DO NASCIMENTO, E. A. XIMENES, A.E.G. SANT'ANA. 2009. – Antimicrobial activities of components of the glandular secretions of leaf cutting ants of the genus *Atta*. *Antonie van Leeuwenhoek*, 95, 4 : 295–303.
- LITTLE, A.E.F., T. MURAKAMI, U.G. MUELLER & C. R. CURRIE. 2006. – Defending against parasites: fungus-growing ants combine specialized behaviours and microbial symbionts to protect their fungus gardens. *Biology Letters*, 2 : 12–16.
- LIU, L., X.Y. ZHAO, Q.B. TANG, C. L. LEI & Q.Y. HUANG. 2019. – The mechanisms of social immunity against fungal infections in eusocial Insects. *Toxins*, 11, 5, 244.
- LORETO, R.G. & D.P. HUGHES. 2016. – Disease in the society: infectious cadavers result in collapse of ant sub-colonies. *PLoS ONE* 11, 8.
- LUCAS, J.M., A.A. MADDEN, C.A. PENICK, M.J. EPPS, P.R. MARTING, J. L. STEVENS, D. J. FERGUS, R.R. 2019. – *Azteca* ants maintain unique microbiomes across functionally distinct nest chambers. *Proceedings of the Royal Society B*, 286: 20191026.
- MACKINTOSH, J.A., J.E. TRIMBLE, M.K. JONES, P.H. KARUSO, A.J. BEATTIE & D. A. VEAL. 1995. – Antimicrobial mode of action of secretions from the metapleural gland of *Myrmecia gulosa* (Australian bull ant). *Canadian Journal of Microbiology*, 41: 136 – 144.
- MASCHWITZ, U., K. KOOB & H. SCHILDKNECHT. 1974. – Ein Beitrag zur funktion der metathoracaldrüse der ameisen. *Journal of Insect Physiology*, 16, 387 – 404.
- MEDZHITOV, R. & C.A. JANEWAY JR. 1998. – Innate immune recognition and control of adaptive immune responses. *Seminars in Immunology*, 10: 351–353.
- MOORE, J. 2002. – *Parasites and the behavior of animals*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford, UK: 297 pp.
- MORELOS-JUÁREZ, C., T.N. WALKER, J.F.S. LOPES & W.O.H. HUGHES. – 2010. Ant farmers practice proactive personal hygiene to protect their fungus crop. *Current Biology*, 20: 553–554.
- MUELLER, U.G., N.M. GERARDO, D.K. AANEN, D.L. SIX & T.R. SCHULTZ. 2005. – The evolution of agriculture in insects. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 563 – 595.
- NASCIMENTO, R.R. DO, E. SCHOETERS, E.D. MORGAN, J. BILLEN & D.J. STRADLING. 1996. – Chemistry of metapleural gland secretions of three attine ants, *Atta sexdens rubropilosa*, *Atta cephalotes*, and *Acromyrmex octospinosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Chemical Ecology*, 22: 987 – 1000.
- OH, D.C., M. POULSEN, C.R. CURRIE & J. CLARDY. 2009. – Dentigerumycin: a bacterial mediator of ant-fungus symbiosis. *Nature Chemical Biology*, 5: 391–395.
- OKUNO, M., K. TSUJI, H. SATO & K. FUJISAKI. 2012. – Plasticity of grooming behavior against entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* in the ant *Lasius japonicus*. *Journal of Ethology*, 30, 1: 23–7.
- ONO, M., T. IGARASHI, E. OHNO & M. SASAKI. 1995. – Unusual thermal defence by a honeybee against mass attack by hornets. *Nature*, 377: 334–336.
- PALMER, T.M., N.L. STANTON, T.P. YOUNG, J.R. GOHEEN, R.M. PRINGLE & R. KARBAN. 2008. – Breakdown of an ant-plant mutualism follows the loss of large herbivores from an African savanna. *Science*, 319:192–195.
- PANCER, Z. & M.D. COOPER. 2006. – The evolution of adaptive immunity. *Annual Review of Immunology*, 24: 497–518.
- PASSERA, L. & S. ARON. 2005. – *Les fourmis : comportement, organisation sociale et évolution*. Les Presses scientifique du CNRC, Ottawa, Canada, 480 pp.
- PATHAK, A., S. KETT & M. MARVASI. 2019. – Resisting antimicrobial resistance: lessons from fungus farming ants. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 11: 974–976.
- PONTIERI, L., S. VOJVODIC, R. GRAHAM, J.S. PEDERSEN & T.A. LINKSVAYER. 2014. – Ant colonies prefer infected over uninfected nest sites. *PLoS ONE*, 9,11 : e111961.
- PULL, C.D. & S. CREMER. 2017. – Co-founding ant queens prevent disease by performing prophylactic undertaking behavior. *BMC Evolutionary Biology*, 17: 219.
- PULL, C.D, L.V. UGELVIG, F. WIESENHOFER, A.V. GRASSE, S. TRAGUST, T. SCHMITT, M.J.F. BROWN, S. CREMER. 2018. – Destructive disinfection of infected brood prevents systemic disease spread in ant colonies. *Elife*, 7:1–29.
- QIN, Z., J.T. MUNNOCH, R. EVINE, N.A. HOLMES, R. F. SEIPKE, K.A. WILKINSON, B. WILKINSON & M. I. HUTCHINGS. 2017. – Formicamycins, antibacterial polyketides produced by *Streptomyces formicae* isolated from African *Tetraponera* plant-ants *Chemical Science*, 8: 3218–3227.
- QIU, H.L., L.H. LU, Q.X. SHI & Y.R. HE. 2014. – Fungus exposed *Solenopsis invicta* ants benefit from grooming. *Journal of Insect Behavior*, 27: 678–691.
- QIU, H.L., L.H. LU, Q.X. SHI, C.C. TU, T. LIN & Y.R. HE . 2015. – Differential necrophoric behaviour of the ant *Solenopsis invicta* towards fungal-infected corpses of workers and pupae *Bulletin of Entomological Research*, 105: 607– 614.
- REBER, A., J. PURCELL, S.D. BUECHEL, P. BURI & M. CHAPUISAT .2011. – The expression and impact of antifungal grooming in ants. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 5: 954–964.
- RENUCCI, M., E. PROVOST & A. TIRARD. 2010. – Complex undertaking behavior in *Temnothorax lichtensteini* ant colonies: from corpse-burying behavior to necrophoric behavior. *Insectes sociaux*, 58 (1): 9–16.
- RETTENMEYER, C.W. 1963. – Behavioral studies of army ants. *University of Kansas Science Bulletin*, 44, 9: 281–465.
- RUIZ-GONZALEZ, M.X., P.-J. G. MALE, C. LEROY, A. DEJEAN, H. GRUYTA, P. JARGEAT. 2010. – Specific, non-nutritional association between an ascomycete fungus and *Allomerus* plant-ants. *Biological Letters*, 7: 475–479.
- SAKOLRAK, B., R. BLATRIX, U. SANGWANIT & N. KOBMOO. 2018. – Experimental infection of the ant *Polyrhachis furcata* with *Ophiocordyceps* reveals specificity of behavioural manipulation. *Fungal Ecology*, 33: 122–124.
- SCHMID-HEMPEL, P. 1998. – *Parasites in social insects*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 409 pp.
- SEIPKE, RF, J. BARKE, C. BREARLEY, L. HILL, D.W. YU ET AL. 2011. – A single *Streptomyces* symbiont makes multiple antifungals to support the fungus farming ant *Acromyrmex octospinosus*. *PLoS ONE* 6,8: e22028. doi:10.1371.

- SEIPKE, R.F., J. BARKE, D. HEAVENS, D.W. YU & M.I. HUTCHINGS. 2013. – Analysis of the bacterial communities associated with two ant–plant symbioses. *MicrobiologyOpen*, 2, 2: 276–283.
- SLONE, J.D., G.M. PASK, S.T. FERGUSON, J.G. MILLAR, S.L. BERGER, D. REINBERG, J. LIEBIG, A. RAY & L.J. ZWIEBEL. 2017. – Functional characterization of odorant receptors in the ponerine ant, *Harpegnathos saltator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 43: 201704647.
- SOUZA, D.J. DE. 2008. – Comportement social et réponses immunitaires chez la fourmi *Camponotus fellah* : implications de la bactérie endosymbiote *Blochmannia*. Interactions entre organismes. *Thèse, Tours*, 32 pp.
- SOUZA, D.J. DE, J.V. VLAENDEREN, Y. MORET & A. LENOIR. 2008. – Immune response affects ant trophallactic behavior. *Journal of Insect Physiology*, 54, 5 : 828–832.
- SMITH, C.D., A. ZIMIN, C. HOLT, E. ABOUHEIF, R. BENTON ET AL. 2011. – Draft genome of the globally widespread and invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 108 : 5673–5678.
- STAHEL, G & D.C GEISKES. 1939. – Ueber den bau der nester von *Atta cephalotes* L. und *Atta sexdens* L. (Hym. Formicidae). *Revista de Entomologia* 10, 1: 27–78.
- STROEYMEYT, N., A.V. GRASSE, A. CRESPI, D. P. MERSCH, S. CREMER & L. KELLER. 2018. – Social network plasticity decreases disease transmission in a eusocial insect. *Science*, 362: 941–945.
- STUART, L.M. & R.A. EZEKOWITZ. 2008. – Phagocytosis and comparative innate immunity: learning on the fly. *Nature Reviews Immunology*, 8: 131–141.
- SUÁREZ-RODRIGUEZ, M., I. LÓPEZ-RULL & C. MACIAS GARCIA. 2013. – Incorporation of cigarette butts into nests reduces nest ectoparasite load in urban birds: new ingredients for an old recipe? *Biology letters*, 9, 20120931.
- SUN, Q. & X. ZHOU. 2013. – Corpse management in social insects. *International Journal of Biological Sciences*, 9, 3: 313–321.
- THEIS, F.J., L. V. UGELVIG, C. MARR & S. CREMER. 2015. – Opposing effects of allogrooming on disease transmission in ant societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 370: 20140108.
- TRAGUST, S., 2016. – External immune defence in ant societies (Hymenoptera: Formicidae): the role of antimicrobial venom and metapleural gland secretion. *Myrmecological news*, 23: 119–128.
- TRAGUST, S., B. MITTEREGGER, V. BARONE, M. KONRAD, L. V. UGELVIG & S. CREMER 2013a. – Ants disinfect fungus-exposed brood by oral uptake and spread of their poison. *Current Biology*, 23: 76 – 82.
- TRAGUST, S., L. V. UGELVIG, M. CHAPUISAT, J. HEINZE & S. CREMER. 2013. – Pupal cocoons affect sanitary brood care and limit fungal infections in ant colonies. *Evolutionary Biology*, 13: 2–10.
- TRANIELLO, J.F.A., R.B. ROSENGAUS & K. SAVOIE. 2002. – The development of immunity in a social insect: evidence for the group facilitation of disease resistance. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 99: 6838–6842.
- TRANter, C., P. GRAYSTOCK, C. SHAW, J.F.S. LOPES & W.O.H. HUGHES. 2014. – Sanitizing the fortress: protection of ant brood and nest material by worker antibiotics. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68 (3): 499–507.
- TRANter, C. & W.O.H. HUGHES. 2015. – Acid, silk and grooming: alternative strategies in social immunity in ants? *Behavioral ecology and sociobiology*, 69: 1687–1699.
- TRANter, C., L. LEFEVRE, S.E.F. EVISON & W.O.H. HUGHES. 2015. – Threat detection: contextual recognition and response to parasites by ants. *Behavioral Ecology*, 26, 2: 396–405.
- UGELVIG, L.V., S. CREMER. 2007. – Social prophylaxis: group interaction promotes collective immunity in ant colonies. *Current Biology* 17: 1967–1971.
- UGELVIG, L.V., D.J.C. KRONAUER, A. SCHREMPF, J. HEINZE & S. CREMER. 2010. – Rapid anti-pathogen response in ant societies relies on high genetic diversity. *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 2821–2828.
- VIEIRA-NETO, E. H., F.M. MUNDIM & H.L.VASCONCELOS. 2006. – Hitchhiking behaviour in leaf-cutting ants: an experimental evaluation of three hypotheses. *Insectes Sociaux*, 53: 326–332.
- WALKER, T.N., W.O.H. HUGHES. 2009. – Adaptive social immunity in leaf-cutting ants. *Biological Letters*, 5: 446 – 448.
- WEBER, N.A. 1966. – Fungus-growing ants. *Science*, 3736: 587–604.
- WHEELER, W.M. 1911. – The ant colony as an organism. *Journal of Morphology*, 22: 307–327.
- WILSON, E.O., N.I. DURLACH & L.M. ROTH. 1958. – Chemical releaser of necrophoric behavior in ants. *Psyche*, 65, 4:108–114.
- YEK, S.H. & U.G. MUELLER. 2010. – The metapleural gland of ants. *Biological Review*, 86: 774–791.
- YANAGAWA, A., F. YOKOHARI & S.SHIMIZU. 2010. – Influence of fungal odor on grooming behavior of the termite, *Coptotermes formosanus*. *Journal of Insect Science*, 10, 1: 1–13.
- YOUNG, T.P., C.H. STUBBLEFIELD & L.A. ISBELL. 1997. – Ants on swollen-thorn acacias: species coexistence in a simple system. *Oecologia*, 109: 98–107.