



Une fourmi des bois *Formica paralugubris* transportant un individu mort - Cliché Arnaud Maeder

Par Alain Fraval

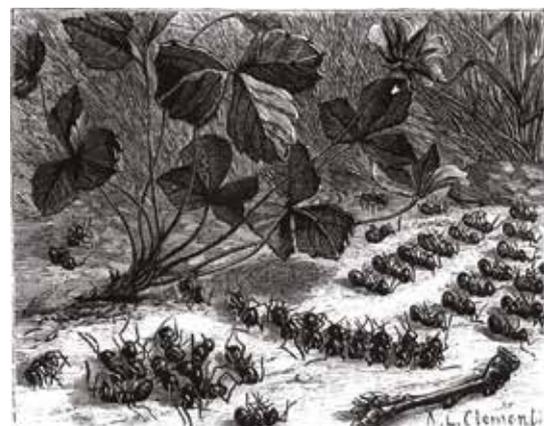
Les insectes sociaux et leurs morts

La vie en groupe a ses désavantages. La mort de maladie frappera facilement un grand nombre d'individus. Ceux-ci sont très proches génétiquement et vivent en promiscuité dans les nids, se frottant ou se heurtant les uns les autres, échangeant nourriture et hydrocarbures cuticulaires. Au cours de l'évolution et pour leur préservation sont apparus des comportements stéréotypés d'élimination des cadavres, sources d'infection. Le rôle de croquemorts au sens imagé est tenu par des ouvriers plus ou moins spécialisés chez les fourmis et les abeilles¹ tandis que les termites sont essentiellement croquemorts au sens littéral.

Les textes anciens décrivent des rites funéraires chez les fourmis. Pline l'ancien en fait les seuls animaux à honorer leurs défunts, citant leur pratique de confectionner un cercueil à partir d'enveloppes de graines puis de le suivre en procession jusqu'au cimetière. Il fut suivi par bien d'autres mais Réaumur, dans un texte igno-

ré pendant 2 siècles, *L'Histoire des fourmis*², se montre très sceptique. En 1861, Frederick Smith publie les observations de Mrs. Hatton (de Sidney, Australie), une personne proche des membres de la Société linnéenne et digne de confiance, insiste-t-il, texte repris dans un ouvrage en 1895 (voir encadré page suivante).

Ernest André (*Les Fourmis*, 1885³) réfute la punition pour rébellion mais admet le culte de la mort, les processions, le respect dont les fourmis entourent le corps pendant le transport, l'organisation des cimetières. De tels « faits » fascinent toujours le public : une vidéo virale de 2018 montrait un bourdon mort posé sur un lit de pétales roses installé par les fourmis...



Le cimetière des fourmis - Dessin de A. Clément, in : *Les Fourmis*, par E. André, 1885

1. Cet article est largement inspiré de : Germán López-Riquelme, et Maria Fanjul-Moles, 2013. The funeral ways of social insects. Social strategies for corpse disposal. *Trends in Entomology*, 9, 71-129. En ligne.
2. Lire à ce propos, de Jean-Marc Drouin, *Du terrain au laboratoire : Réaumur et l'histoire des fourmis*. ASTER, 5, 1987. En ligne.
3. L'ouvrage est disponible sur *Gallica*.



Abeille domestique morte transportée hors de la ruche par des congénères - Cliché Paul Starosta

Funérailles

Mrs Hatton et sa servante ont tué les fourmis qui mordaient un garçonnet.

« Environ une demi-heure après, je suis retournée au même endroit, quand j'ai vu un grand nombre de fourmis entourant les morts. J'ai décidé de suivre de près leurs débats et en ai suivi quatre ou cinq qui partaient de l'endroit vers un monticule proche, dans lequel se trouvait un nid de fourmis. Elles y entrèrent et environ cinq minutes plus tard, elles reparurent, suivies par d'autres. Toutes se sont mises en rang, marchant régulièrement et lentement deux par deux, jusqu'à arriver à l'endroit où reposaient les cadavres des fourmis soldats. Au bout de quelques minutes, deux des fourmis s'avancèrent et emportèrent le cadavre d'une de leurs camarades ; puis deux autres, et ainsi de suite, jusqu'à ce que toutes soient prêtes à marcher. D'abord marchaient deux fourmis portant un corps, puis deux sans fardeau, puis deux autres avec une autre fourmi morte, et ainsi de suite, jusqu'à ce que la colonne atteigne quarante paires, avançant lentement, suivie d'un groupe d'environ deux cents fourmis. De temps en temps, les deux porteuses s'arrêtaient et déposaient la fourmi morte dont les suivantes s'emparaient. Ainsi, en se relâchant de temps en temps, elles arrivèrent à un endroit sableux près de la mer. Les fourmis entreprirent de creuser avec leurs mâchoires des trous dans le sol et d'ensevelir dans chacun une fourmi morte. Ceci fait, il se passa une autre chose remarquable : six ou sept des fourmis avaient tenté de s'enfuir sans accomplir leur part du travail de creusement ; elles furent capturées et rapportées, et immédiatement attaquées par la troupe et tuées sur place. Une seule tombe a été rapidement creusée et toutes y ont été jetées. »

Rev. W. Farren White, 1892. *Ants and their ways*. The religious Tract Society, Londres, pp. 129-138. En ligne sur archive.org, p. 130.

Depuis 1958⁴, la nécrophorèse (transport des morts) est bien définie. C'est l'éloignement des cadavres qui sont déposés sur le tas d'ordures ou évacués à l'extérieur du nid, au loin. On l'observe chez les Hyménoptères eusociaux ; chez les termites, elle participe à leur processus de traitement des corps, avec le cannibalisme et l'ensevelissement.

■ FACE AUX CADAVRES

Les insectes non sociaux pratiquent l'évitement, noté nécrophobie, ce qui leur suffit à écarter tout risque de contagion. Chez les insectes eusociaux, les fourrageurs morts à l'extérieur du nid sont vite éliminés par les insectes nécrophages. Au sein de la colonie, ces derniers n'interviennent pas régulièrement et le cadavre en place est une menace. Les bactéries et les spores de champignons détritvires et décomposeurs sont présents partout, dans le sol, l'air, l'eau et sur la cuticule même des insectes. La décomposition démarre immédiatement. Les micro-organismes impliqués ne sont pas strictement entomopatho-

gènes (lesquels meurent dès que leur hôte a cessé de vivre) mais des épidémies fatales dues à des opportunistes peuvent se déclencher en cas d'inoculum important en contact avec une population très dense.

■ LA NÉCROPHORÈSE

Elle est connue des insectes sub-sociaux. Chez l'Agent de la piqûre noire *Platypus cylindrus* (Col. Curculionidé), larves et adultes des 2 sexes travaillent ensemble, et il incombe au mâle d'évacuer la vermoulure et les éventuels cadavres. Les soldats du puceron gallicole *Pemphigus spyrothecae* (Hém. Aphididé) gardent le trou par lequel ils évacuent les déchets et les cadavres.

Chez le seul Coléoptère eusocial, *Australoplatypus incompertus* (xylophage de l'eucalyptus), les femelles ténérales mutilées jouent les croquemorts⁵.

Les Hyménoptères sociaux rejettent systématiquement tout corps étranger, donc les cadavres.

Chez l'Abeille mellifère, très étudiée, les chercheurs distinguent l'enlèvement et le rejet à l'extérieur des imagos morts, moribonds ou malades – dit nécrophorèse vraie – de celui des individus du couvain – rapporté à l'hygiène et où les croque-morts désoperculent les cellules contenant des larves et des nymphes mortes. La plupart des ouvrières meurent en plein air, notamment de nosémose et de varroatose, qui perturbent leur vol. Ni les abeilles ni les guêpes ne pratiquent le cannibalisme des imagos mais elles consomment du couvain en cas de disette, à l'occasion.

Chez l'Abeille mellifère, le comportement nécrophorétique enchaîne 8 phases : détection et approche, contact, inspection par antennation,

4. Wilson E.O. *et al.*, 1958. Chemical Releasers of Necrophoric Behavior in Ants. *Psyche*, 65-4, 108-104. En ligne.

5. Voir dans « Prendre soin des jeunes - 2 », par Alain Fraval. *Insectes* n° 153, 2009(2). En ligne à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/153-fraval2.pdf

saisie entre les mandibules par une patte (ou autre appendice), traînage jusqu'à la sortie (par un chemin tortueux), envol en emportant le cadavre, largage à quelques dizaines de mètres (n'importe où), retour au nid.

Autant qu'il a été observé, la séquence est la même chez les mélipones (abeilles sans dard) sauf qu'elles déposent les corps en un endroit précis sous l'entrée du nid, dans une sorte de cimetière.

Les connaissances sont très lacunaires concernant les guêpes. La Guêpe rousse *Vespula rufa* (Hym. Vespidé) entasse les cadavres sur le plancher de son nid souterrain.

Les cimetières des **fourmis**, très visibles, ont retenu l'attention depuis longtemps. Celles-ci repèrent très vite les mortes et les emportent prestement, sauf s'il s'agit d'une reine. Dans ce cas, elle peut être conservée sur place, léchée, déplacée et redéplacée – pour finir dévorée par les ouvrières, qui en conservent les morceaux de cuticule sur place (chez les *Atta*). La fourmi qui vient de mourir s'immobilise puis se recroqueville ; à ce stade



Transport d'un cadavre chez la fourmi *Tetramorium semilaeve* - Cliché Claude Lebas



Cimetière chez *Tetramorium semilaeve* - Cliché Claude Lebas

Nécrophorèse ante-mortem

Des fourmis et des ouvrières de l'Abeille domestique moribondes quittent le nid et vont mourir isolées. Des fourmis infectées par un champignon passent moins de temps à s'occuper du couvain, limitant les risques d'épidémie. Les ouvrières blessées ou malades de *Pogonomyrmex badius* (fourmi moissonneuse de Floride) et de la Fourmi de feu brésilienne *Solenopsis saevissima* quittent la fourmilière et meurent au dehors.

Des exemples à l'appui de la théorie de la fitness inclusive, encore vérifiée par le travail ci-après.

Expérimentant sur la fourmi charpentière *Camponotus aethiops* et un champignon généraliste *Metarhizium brunneum*, des chercheurs danois ont montré que les individus infectés changent radicalement de comportement. Ils réduisent leurs interactions sociales, ne touchent plus au couvain et passent leur temps essentiellement au dehors, jusqu'à leur mort, qui intervient dans les 3 jours. Ils se montrent aussi plus agressifs envers les ressortissants d'autres nids. Leur signature d'hydrocarbures cuticulaires ne change pas, ce qui signifie qu'ils n'avertissent pas leurs congénères de leur état.

elle ne retient pas l'attention de ses sœurs. Au bout d'un moment, son odeur fait qu'elle suscite la curiosité, est antennée, léchée, agrippée puis abandonnée. Passent ensuite les croque-morts qui cherchent leur prise et l'emportent au cimetière, tenue par leurs mandibules. Chez les champignonnistes, le corps est déposé dans une station intermédiaire où une autre porteuse vient le chercher pour achever le transport. Les cimetières ne sont pas installés dans des endroits définis, comme cela a été démontré chez la Fourmi de feu *Solenopsis invicta* et la Fourmi rouge *Myrmica rubra*. La colonie se trouve entourée de dépôts de cadavres répartis au hasard qui constituent une barrière pour les fourmis

d'autres colonies. Les ouvrières ont tendance à placer les cimetières en contre-bas, une assurance contre le « retour » des cadavres. Les fourmis rouges retrouvent leurs cimetières grâce à leur mémoire des lieux ; il n'y a aucun marquage chimique. Beaucoup d'espèces (genres *Aphaenogaster*, *Myrmica*,

Nécrophorèse étendue

La fourmi *Formica podzolica* vit en symbiose facultative avec le Puceron de l'asclépiade *Aphis asclepiadis* qu'elle protège des prédateurs et des parasitoïdes et dont elle consomme le miellat. Le puceron est souvent victime du champignon entomopathogène *Pandora neoaphidis* (Entomophthorale). L'individu infecté portant des conidies sur sa cuticule est soit toiletté, soit évacué. La dépouille d'un mort de la mycose est systématiquement enlevée.



Messor barbarus transportant un cadavre
Cliché Cl. Lebas



Nécrophorèse chez la fourmi géante *Camponotus gigas* (Malaisie)
Cliché Bernard Dupont, CC BY-SA 2.0

Camponotus, *Pheidole*, etc.) séparent les dépotoirs des cimetières. Les fourmis champignonnistes créent d'énormes dépotoirs : 500 kg d'ordures, stockées à l'intérieur et à l'extérieur du nid, dans une colonie d'*Atta* de 2 millions de membres. Y sont portés et le plus souvent jetés d'en haut les substrats de culture épuisés, les excréments et les cadavres. D'autres observateurs n'ont pas vu de nécrophorèse chez *A. cephalotes* mais constaté que les vieilles ouvrières et les malades prennent la fonction de croque-mort, et meurent à la tâche, sur site.

■ LA NÉCROPHAGIE

La nécrophagie intraspécifique ou cannibalisme est répandue chez les insectes. La nécrophagie en est un cas particulier. On a montré que c'est une bonne mesure de prophylaxie car les micro-organismes pathogènes sont en général inactivés dans le tube digestif.

Les fourmis dévorent tout œuf, larve ou nymphe blessés. Sinon, les adultes ne sont consommés qu'exceptionnellement. On a observé, en élevage, l'élimination des individus écrasés. Les ouvrières de la Fourmi de feu brésilienne mangent la plupart de leurs sœurs mortes, mais ce fait n'a été constaté qu'au laboratoire. Les princesses de la Fourmi de feu importée *S. invicta* dévorent le gastre de leur prince et des ouvrières rapportent des cadavres du dépotoir dans le nid. Les ouvrières

de la fourmi sauteuse sud-américaine *Gigantiops destructor* réduisent leurs sœurs mortes en une bouillie qu'elles mangent et donnent aux larves.

En revanche, les termites n'évacuent pas leurs morts, ils les mangent, ce qui participe au recyclage. À défaut ou en cas de forte mortalité, ils les ensevelissent et évitent les « tombes ». Leurs pratiques sont variées, même au sein d'une espèce.

Dans les espèces à régime alimentaire xylophage très pauvre en protéines, on est particulièrement enclin à manger ses congénères, pas forcément morts. Tout termite mort, blessé ou moribond est systématiquement mangé par les larves âgées, les ouvriers adultes et les pseudergates⁶. La pratique est leur moyen d'obtenir un complément d'azote. On le trouve également chez *Cryptocerus punctulatus*, blatte subsociale du bois pourri.

Dans certains cas, sont éliminés ainsi les sujets reproducteurs surnuméraires (*Neotermes jouteli*), les reines primaires déclinantes (*Amitermes hastatus*), les ailés (*Coptotermes lacteus*) ; il s'agit là de cannibalisme.

Le Coptotermite de Formose (invasif au Sud-Est des États-Unis) ne consomme que les cadavres encore frais (de moins d'1 jour), notamment les morts de la mycose à *Metarhizium anisopliae*, et les ouvriers blessés qu'il rapporte dans la

termitière, toilette consciencieusement puis croque. Si l'épidémie est forte, il semble dépassé par l'offre de corps à ingérer et les ensevelit (non sans les avoir recouverts de salive et de fèces, comportant des antibiotiques).

Le Terme de Saintonge *Reticulitermes flavipes* pratique la nécrophagie hygiénique, éliminant en les mangeant les individus morts.

■ ENSEVELISSEMENT

Même si les fourmis ont l'habitude de recouvrir tout objet indéplaçable trouvé dans leur nid de particules de substrat, elles n'enterrent pas leurs morts, sauf exceptions. Les fourmis champignonnistes (*Atta*) créent seulement des cimetières collectifs en scellant les chambres servant de dépotoirs, ce qui revient à isoler la potentielle source d'infection de la partie saine de la colonie. On a reporté que la Fourmi de feu importée recouvre tout individu mort de *Beauveria bassiana* (champignon entomopathogène) de particules de sol. *Temnothorax lichtensteini* fait la différence entre individus d'une autre espèce – enterrement dans une chambre *ad hoc* dans la fourmière – ou de consœurs mortes depuis un moment – traînées au dehors ; mais face à des individus du même nid, il y a dissension, certaines ouvrières tirent le cadavre pour l'expulser tandis que d'autres entreprennent de l'enterrer. Ce sont souvent ces dernières qui ont gain de cause, se mettant à 25 pour amasser 200 petits objets et recouvrir le

6. « faux ouvriers », individus capables de se transformer en sexués

cadavre au sein de la fourmilière. L'enfouissement est, avec la nécrophagie, pratiqué par les termites pour traiter leurs morts. Ils les recouvrent ou les emmurent. *Coptotermes intermedius* (arboricole africain) rassemble d'abord les cadavres avant de les recouvrir. Dans le cas de colonies fondées par plusieurs futures reines, les femelles désailées doivent accomplir toutes les tâches. Elles détectent les mortes de plus d'1 jour à leur odeur, les toilettent et les lèchent jusqu'à les recouvrir de salive, avant de les transporter le plus loin possible. Là, l'une d'entre elles commence à la recouvrir de grains de sol et de salive, imitée ensuite par les voisines. Le cadavre est finalement complètement enveloppé. Les ouvriers du Terme de Saintonge, s'ils mangent les cadavres de leurs congénères, ensevelissent ceux d'autres espèces dans le nid tout en déclenchant l'alarme ; les soldats se contentent de l'alarme – ils ne sauraient pas distinguer les morts.

■ LES CROQUEMORTS

La division du travail dans les sociétés d'insectes est une des clés de leur réussite. Les individus non reproducteurs, étroitement apparentés, ont des comportements différents (polyéthisme) au cours de leur vie, liés à des formes distinctes ou à des génomes particuliers (castes). La spécialisation est favorable et a été promue par l'évolution pour des raisons d'efficacité et parce qu'elle compartimente la société et réduit ainsi les risques de diffusion des pathogènes. Le soin du couvain et l'affouragement sont dévolus à des catégories distinctes d'ouvriers, souvent les jeunes vs les vieux. Le traitement des déchets et des morts peut être partagé entre les transporteurs et les « fossoyeurs » qui organisent le tas, métier à haut risque d'infection et d'intoxication exercé par les ouvriers en fin de vie. C'est chez des Hyménoptères so-

ciaux qu'existent des croquemorts spécialisés. Ils sont 1 à 2 % des ouvrières de l'Abeille mellifère ; ce sont des individus d'âge moyen, qui consacrent quelques jours à ce métier, qui comporte aussi du nettoyage. Distinctes génétiquement de leurs consœurs de même âge, elles seront des fourrageuses plus précoces ; leur taux d'hormone juvénile est supérieur.

Seuls des individus particuliers de la fourmi champignoniste *Acromyrmex versicolor* réagissent aux senteurs des cadavres et s'en occupent, alors que tous en rencontrent ; il en est de même chez *Atta mexicana*. Chez la Fourmi rousse, 3 % des ouvrières exécutent 20 % du travail de nécrophore, sans doute des individus spécialement doués intellectuellement, qui ne se trompent jamais pour retrouver de mémoire le cimetière.

Il n'y a pas de croquemorts spécialisés chez les termites. Les termites inférieurs, vivant dans une pièce de bois, ne connaissent pas la division du travail ; ce sont les larves qui exécutent toutes les tâches. Polymorphisme et polyéthisme liés à l'âge sont l'apanage des termites supérieurs chez qui le nid et l'aire d'affouragement sont séparés. Chez *Reticulitermes fukiensis*, ce sont les gros ouvriers qui font l'essentiel des travaux, y compris le traitement des morts, alors que les petits ne font pas grand-chose et ne touchent jamais un mort. Chez le Terme de Saintonge, seuls les soldats œuvrent comme croquemorts.

■ RECONNAÎTRE UN MORT

Les stimulus auditifs, thermiques, visuels ont été éliminés par tous les expérimentateurs. Un congénère recroquevillé, immobile n'est jamais emporté au cimetière. La reconnaissance passe par des signaux chimiques. Elle est lente, par rapport à celle des consœurs à leurs hydrocarbures cuticulaires, et implique de palper, antenner, lécher, manipuler le corps suspect. La décomposition du corps, sous

Dépeçage

La Fourmi rousse des bois *Formica polyctena* dévore le couvain et les ouvrières surtout en cas de disette. Elle mène de fréquentes batailles contre les ressortissantes des nids voisins, de la même espèce, ce qui entraîne des morts, des deux côtés.

Des ouvrières se rassemblent autour de ceux-ci, une fois rapportés à la fourmilière, les examinent par antensation, étirent leurs appendices jusqu'à ce que les pattes soient étirées obliquement au-dessus du corps. Elles tirent sur la tête jusqu'à la détacher et par ailleurs grignotent l'extrémité de l'abdomen au voisinage de l'anus, ouvrant complètement le dernier segment. Ceci fait, elles commencent à lécher et avaler le contenu du cadavre, parfois en le déboyant. Puis elles s'en vont nourrir les larves par régurgitation.

Les restes sont sortis et déposés sur le dépotoir. La pratique qui associe cannibalisme et prédation augmente la survie des ouvrières.

Un cas extrême est rapporté par l'Épingle « Au fond d'un trou soviétique » en ligne à [/epingle16.htm](#)

l'effet de l'attaque des triglycérides par les micro-organismes du microbiote produit des acides gras – dont l'acide linoléique – qui sont les marqueurs de la mort de l'individu et de la disponibilité de sa dépouille pour les croquemorts⁷. ■

L'enterrement d'une fourmi

Les Fourmis sont en grand émoi :
L'âme du nid, la reine est morte !
Au bas d'une très vieille porte,
Sous un chêne, va le convoi.

Le vent cingle sur le sol froid
La nombreuse et fragile escorte.
Les fourmis sont en grand émoi :
L'âme du nid, la reine est morte !

Un tout petit je ne sais quoi
Glisse, tiré par la plus forte :
C'est le corbillard qui transporte
La défunte au caveau du roi.
Les fourmis sont en grand émoi !

Maurice Rollinat, 1917



Dessin BD, inspiré par Ondřej Sekora et Gaston Thierry

7. On ne développera pas ici ce chapitre, traité en détail dans (1).