

LA POLYDOMIE CHEZ LES FORMICIDÆ ARBORICOLES DANS LES CACAOYERES DU BRÉSIL : OPTIMISATION DE L'OCCUPATION DE L'ESPACE OU STRATEGIE DEFENSIVE ?

J.H.C. DELABIE¹, F.P. BENTON¹ & M.A. de MEDEIROS^{1,2}

¹ Setor de Entomologia, Centro de Pesquisas do Cacau, CEPLAC, Caixa Postal 7 -
45600 - Itabuna - Bahia - Brésil et ² Stagiaire, boursière du CNPq

Résumé: Diverses espèces de fourmis arboricoles du Brésil sont polydomes. A partir de l'exemple de deux espèces dominantes, *Azteca chartifex spiriti* et *A. paraensis bondari*, et de deux espèces non dominantes, *Camponotus cingulatus* et *Hypoclinea bidens*, sont discutés les facteurs évolutifs qui pourraient expliquer la structure des fourmilères de ces espèces. Dans la plupart des cas, la polydomie permet une exploitation rationnelle des ressources alimentaires et physiques et diminue les coûts énergétiques ainsi que les risques d'extinction des sociétés. Dans le cas de *Camponotus*, il semble qu'un des avantages majeurs de ce type de structure de nid soit de minimiser les effets de la prédation par les fourmis Ecitoninae.

Mots-clés: *Formicidæ arboricoles, région néotropicale, polydomie, stratégies de nidification.*

Abstract: The polydomism of arboreal Formicidæ in cocoa plantations of Brazil: Optimization of space occupation or strategy of defense?

Some arboreal ant species of Brazil are polydomous. The evolutionary factors capable of explaining the decentralization of the ant nests are discussed, taking as examples the two dominant species, *Azteca chartifex spiriti* and *A. paraensis bondari*, and the two non-dominant species, *Camponotus cingulatus* and *Hypoclinea bidens*. In the majority of cases, polydomism allows a rational exploitation of food and space and reduces the energetic costs as well as the risks of extinction of the societies. In the case of *Camponotus*, it seems that the main advantage of this sort of structure is to minimize the effect of predation by Ecitoninae.

Key words: *arboreal Formicidæ, Neotropical region, polydomism, nesting strategies.*

INTRODUCTION

La polydomie est un phénomène relativement commun chez les fourmis et elle a été assez bien documentée chez certaines espèces, comme diverses *Formica* (ROSENGREN & PAMILO 1983; ROSENGREN *et al.* 1985), *Monomorium pharaonis* (L.) (EDWARDS 1986) et chez les *Oecophylla* (WAY 1954; HÖLDOBLER & LUMSDEN 1980; HÖLDOBLER 1983), même si parfois l'expression "décentralisation du nid" est préférée. ROSENGREN et PAMILO (1983) rappellent que le terme de "polydomie" désigne un arrangement en plusieurs sous-unités d'une société unique, et qu'il est souvent confondu avec le terme de "polycalie" qui caractérise des relations de coopération entre sociétés distinctes.

Chez de nombreuses fourmis arboricoles sud-américaines les nids ont une structure polydome. Quelques unes de ces fourmis font partie de la mosaïque d'espèces domi-

nantes typiques des écosystèmes et agrosystèmes pérennes des régions néotropicales (LESTON 1978; WINDER 1978), comme c'est le cas de certaines espèces du genre *Azteca* (Dolichoderinæ) possédant un comportement territorial très marqué. D'autres espèces, comme *Hypoclinea bidens* (L.) (Dolichoderinæ) et certains *Camponotus* (Formicinæ), profitent des espaces où aucune espèce dominante n'est rencontrée.

RESULTATS ET DISCUSSION

La polydomie chez les fourmis arboricoles dominantes: cas des *Azteca*.

Les fourmis du genre *Azteca* sont typiquement néotropicales. Elles sont arboricoles, et souvent associées à des plantes, comme *A. paraensis bondari* Borgmeier qui édifie un "jardin de fourmis". D'autres, comme *A. chartifex spiriti* Forel, construisent des nids à partir de débris divers. Ces deux espèces sont répandues dans les cacaoyères de Bahia (DELABIE 1990).

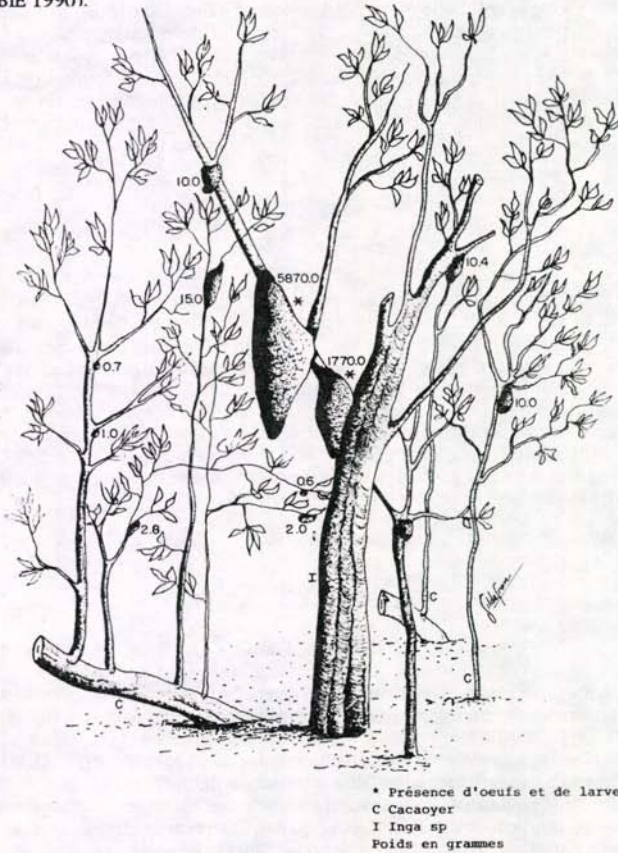


Figure 1. Fourmière polydome de *Azteca chartifex spiriti*.
Polydomous nests of *Azteca chartifex spiriti*.

La polydomie chez *Azteca chartifex spiriti*

Les différents nids qui composaient une fourmilière d'*A. chartifex spiriti* (Fig. 1) ont été retirés, pesés et leur population étudiée au laboratoire. Des oeufs et des larves ont été rencontrés seulement dans les deux nids les plus grands, mettant ainsi en évidence la présence probable de la (des) femelle(s) fertile(s). Dans les nids de taille intermédiaire seules des ouvrières ont été rencontrées, alors que dans les nids les plus petits, un certain nombre de Pseudococcidae se partageaient l'espace disponible avec les ouvrières. Bien que formant de véritables abris pour les homoptères, ces dernières structures sont à rapprocher des "nids d'approvisionnement" observés par PISARSKI (1972) à la périphérie des nids de *Formica exsecta*.

Dans les nids les plus petits, de poids inférieur à 10 grammes, les ouvrières *minor* sont relativement plus abondantes que dans les nids plus lourds. La proportion d'ouvrières *major* (x) dépend du poids du nid (y) ($\log(y) = 0.68 + 0.023x$; $R^2 = 0.58$) et s'équilibre au-dessus de 10 g. Une même relation existe entre la population des nids (y) et leur proportion respective en ouvrières *major* (x) ($y = 5.84 e^{x^2/100}$; $R^2 = 0.88$).

Une étude du comportement a montré par ailleurs que la proportion d'ouvrières *minor* était relativement plus élevée pour les tâches d'exploration et de collecte de miellat, en comparaison avec d'autres types d'activités sociales (DELABIE & MEDEIROS 1990). Ces observations sont en accord avec le fait que, dans les nids les plus petits, la proportion de ce type d'individus est aussi la plus élevée. Du point de vue énergétique, en raison du coût de production des ouvrières *major*, cette catégorie d'individus vit dans les nids qui possèdent une taille suffisante, et donc une capacité de travail en conséquence. Par contre, le coût énergétique de production des ouvrières *minor* étant moindre*, c'est à ces dernières qu'incombent, le plus souvent, les activités les plus exposées ou celles qui nécessitent de plus grandes dépenses énergétiques telles l'exploration, la colonisation ou la collecte de miellat, souvent à la périphérie du territoire.

Enfin, prenant pour base le comptage des individus des petites colonies et en extrapolant ces données à partir des pesées des différents nids, la population de la fourmilière de la figure 1 a été estimée à environ 1 million d'individus. Celle-ci n'est pas, et de loin, la plus volumineuse qui puisse être rencontrée dans les cacaoyères.

La polydomie chez *Azteca paraensis bondari*

Les nids composants une fourmilière d'*A. paraensis bondari* sont moins peuplés que ceux d'*A. chartifex spiriti*, mais comptent cependant chacun plusieurs centaines d'individus. La proportion d'ouvrières *major* (x) augmente avec le poids des nids (y) ($y = 17.51 + 1.43x$; $R^2 = 0.99$). On peut donc considérer que les nids les plus petits sont équivalents à des noyaux de colonisation dans lesquels les investissements en termes énergétiques sont réduits au minimum, ce qui contribue à maintenir élevée la proportion d'ouvrières *minor*. Ainsi, le nombre d'ouvrières *major* croît proportionnellement au volume et à la population du nid, et donc à sa capacité de travail. Une étude de la division du travail chez cette espèce corrobore ces observations en montrant que les ouvrières *minor* sont responsables de la construction des nouveaux nids et des soins aux plantes épiphytes symbiotes, en l'occurrence, la Gesneriaceae *Codonanthe uleana* (DELABIE & MEDEIROS 1990).

Enfin, on observe que la distribution actuelle des nids d'*A. paraensis bondari* à Bahia est toujours limitée à un petit groupe de plantes connexes. Cela est net surtout dans les cacaoyères où cette espèce est soumise à un contrôle chimique continu depuis un demi-siècle (BONDAR 1939; SILVA 1945; TOSTA FILHO 1948) et où, malgré tout, elle a réussi à se maintenir localement. Il est possible, en fait, que tous les nids rencontrés sur un même groupe de plantes soient issus des subdivisions successives d'une fourmilière matrice et de ses colonies filles, l'hypothèse d'une société devenant progressivement polylocalique ne pouvant être exclue. Ceci pourrait expliquer le succès, en termes écologi-

* A partir du modèle de OSTER et WILSON (1978), on a calculé que cela représentait environ 4 fois moins d'énergie pour cette espèce (DELABIE et MEDEIROS 1990).

ques, d'*A. paraensis bondari* qui s'était largement répandue dans les cacaoyères de Bahia entre 1920 et 1940, avant que de vastes campagnes d'erradication soient entreprises (TOSTA FILHO 1948).

A l'instar des *Oecophylla* (HÖLLDOBLER & LUMSDEN 1980), on peut dire des *Azteca* que la maintenance de nombreux nids leur permet de contrôler un territoire plus vaste et d'être présentes partout à la fois. Ceci leur permet d'en défendre l'intégrité contre des compétiteurs, comme, par exemple, des fourmis de la même espèce ou d'espèces concurrentes, ou des prédateurs, reptiles, petits singes ou tamandous s'attaquant volontiers aux colonies d'insectes sociaux. Dans ce cas, la polydomie contribue à diminuer le risque d'extinction de la fourmilière. En effet, même une destruction partielle de la fourmilière (un ou plusieurs nids) a peu de chances d'affecter sa survie, sauf dans le cas de la mort de la reine si la société est monogyne. En outre, certaines espèces, telles que *A. chartifex spiriti*, possèdent un système élaboré de glandes exocrines pouvant produire des substances qui repoussent les compétiteurs (allomones) (DELABIE & MEDEIROS 1990).

Cependant, la dispersion des nids peut être due aussi à la nécessité de redistribuer volume et poids de la population selon la capacité de support de la plante-hôte. Elle permet aussi d'exploiter rationnellement les ressources alimentaires, qui sont nécessairement abondantes en raison de la population des nids. Ces ressources sont constituées par les élevages d'homoptères d'un côté et, de l'autre, par les proies dispersées dans le feuillage des arbres. Ceci est d'ailleurs à mettre en parallèle avec ce qui est observé chez *Formica lugubris* Zett. qui compense une faible densité de proies en occupant un territoire plus large grâce à son organisation polydome (CHERIX, in ROSENGREN *et al.* 1985). La décentralisation des nids assure ainsi une plus grande stabilité et un meilleur rendement dans l'approvisionnement de la fourmilière, ainsi que l'observent ROSENGREN et PAMILO (1983) au sujet de l'organisation de certaines sociétés de *Formica*, tout en diminuant le coût énergétique de la défense et du transport des aliments collectés (HÖLLDOBLER & LUMSDEN 1980; HÖLLDOBLER 1983).

On voit donc que les caractères fondamentaux de l'organisation des sociétés polydomes de fourmis dominantes sont convergents, que celles-ci soient arboricoles ou non.

La polydomie chez les fourmis arboricoles non dominantes.

Plusieurs espèces polydomes de fourmis arboricoles non dominantes sont communes dans les cacaoyères de Bahia; c'est notamment le cas de *Camponotus abdominalis* (Fabr.) et de *C. cingulatus* Mayr. Ces fourmis ne sont pas strictement arboricoles puisqu'on trouve des nids dans les souches de bois mort, dans la litière, et parfois même dans les habitations. Dans la partie aérienne des arbres, elles s'installent à la base des épiphytes, mais, dans les cacaoyères, c'est surtout dans les cabosses sèches laissées sur la plante ou tombées sur le sol qu'on les rencontre. Une fourmilière polydome de *C. cingulatus* a été plus particulièrement étudiée dans une cacaoyère du Centre de Recherche sur le Cacao, à Ilhéus (Bahia). Elle se caractérisait par la très grande quantité de nids (environ une centaine), et une apparente monogyne. Les deux espèces de *Camponotus* citées peuvent être considérées comme omnivores, cependant, elles recherchent plus particulièrement le miellat d'homoptères qu'elles élèvent en différents endroits de la plante, surtout sur le pédoncule et la partie supérieure des cabosses. Elles sont essentiellement nocturnes, et, comme d'autres espèces du même genre, s'enfuient rapidement si leur nid est perturbé, tout en transportant leurs larves. Ce sont donc des éviteurs de prédateurs au sens de HUNT (1983).

Une autre espèce particulièrement commune dans les cacaoyères est la *Dolichoderinae Hypoclinea bidens* (L.). Cette fourmi nidifie dans le feuillage des arbres, mais elle peut aussi profiter des cavités naturelles du sol ou de la plante, et a même été rencontrée dans un nid de Vespidae abandonné. Une fourmilière de *H. bidens* est composée de plusieurs dizaines de nids faits de feuilles vivantes ou sèches, jointes ou couvertes par une matière cartonneuse, distribués dans un groupe d'arbres dont le feuillage se chevauche. Chacun des nids possède une unique entrée, en forme de fente plus ou moins arrondie, orientée vers le pédoncule de la feuille. Selon LESTON (1978), cette espèce recherche ses

aliments sur les arbres dans un rayon d'une quinzaine de mètres, ce qui est en accord avec nos propres observations.

Comme les *Camponotus*, *H. bidens* s'alimente principalement de miellat produit par des homoptères élevés sur les fruits ou sur les rameaux. Ces fourmis sont surtout diurnes et un peu plus agressives que les *Camponotus*. Cependant, d'une façon générale, les ouvrières s'enfuient lorsque le nid est perturbé ou s'y dissimulent. Elles sont capables d'émettre un signal d'alarme, sous la forme d'un claquement sec résultant du choc de l'extrémité de leur abdomen contre le support (la feuille, dans la plupart des cas). Il est possible que ce mouvement soit associé à la libération d'une phéromone d'alarme.

Il est évident que dans le cas de *C. cingulatus*, la polydomie optimise l'occupation territoriale et l'exploitation des ressources alimentaires : les élevages d'homoptères à proximité des nids. Dans le cas de *H. bidens*, la situation est un peu différente, car les nids sont dispersés dans un petit nombre d'arbres, et les homoptères se rencontrent sur d'autres arbres à une certaine distance de l'aire de nidification. La polydomie, dans ce cas, optimise plutôt l'espace de nidification (la branche ou l'arbre), dans la mesure où les fourmis utilisent un seul type de support pour construire le nid, la feuille, et que les constructions sont multipliées en fonction de la population.

L'observation que certains *Ecitoninae* sont de redoutables prédateurs de larves et de nymphes d'autres espèces de fourmis néotropicales est déjà ancienne (SUMICHRAST 1868, in WHEELER 1910) et, depuis, nombreuses furent les références d'*Ecitoninae* capturant des fourmis pour leur alimentation (BORGMEIER 1955, 1959; RETTENMEYER *et al.* 1983; BURTON & FRANKS 1985). Parmi les *Ecitoninae*, ce sont surtout les *Eciton* qui pourchassent des individus de tous âges de *Camponotus* spp. (BORGMEIER 1955; RETTENMEYER *et al.* 1983; BURTON & FRANKS 1985; BENTON 1989). Des diptères de la famille Phoridae profitent d'ailleurs de la fuite des *Camponotus* provoquée par l'invasion des *Eciton* pour les localiser et les parasiter (BORGMEIER 1958; BENTON 1989 et en préparation). Certains Phoridae, probablement parasites spécifiques de *Camponotus* paraissent incapables de localiser leurs hôtes autrement que par la vue. Comme ceux-ci sont nocturnes, les diptères suivent les raids d'*Eciton* pendant la journée, lesquels chassent les *Camponotus* de leurs nids (BENTON 1989). Dans ce cas, les habitudes nocturnes des *Camponotus*, ainsi que la dispersion de leurs nids, résultent sans aucun doute d'une pression de sélection exercée à la fois par leurs prédateurs et par leurs parasites.

CONCLUSION

Hunt (1983) explique l'acquisition de certaines caractéristiques morphologiques des fourmis par la pression de sélection exercée par la prédation des vertébrés myrmécophages. Il est probable aussi que certains prédateurs, vertébrés ou non, exercent une pression de sélection sur la structure des nids, car, dans certains cas, la subdivision et/ou la dispersion d'une fourmière populeuse en petits nids peut être un avantage évolutif, diminuant les risques d'extinction de la société. Cependant, il est indéniable que la polydomie confère à la société une rationalisation de l'exploitation des ressources alimentaires et physiques, minimisant les coûts énergétiques de cette exploitation, ainsi que ceux de sa défense.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier D.M.C. CORDEIRO, A.M. DA ENCARNAÇÃO, ainsi que G. DE ASSIS, J.R. SANTOS, J.C. DO CARMO et J.R.M. DOS SANTOS pour leur participation directe ou indirecte à l'élaboration de ce travail.

REFERENCES

- BENTON, F. 1989. Field observations on Phoridae (Diptera) associated with ants on Maraca Island. Maraca Rainforest Project. Invertebrates and Limnology. Preliminary Report. INPA, Royal Geographical Society, SEMA, pp. 13-16.
- BONDAR, G. 1939. Insetos daninhos e parasitas do cacau na Bahia. Instituto do Cacau da Bahia, Boletim Técnico n° 5, Salvador, Bahia (Brasil), 112 pp.
- BORGMEIER, T. 1955. Die Wanderameisen der Neotropischen Region. *Studia Entomol.*, 3, 720 pp.
- BORGMEIER, T. 1959. Neue und wenig bekannte Phoriden aus der neotropischen Region, nebst einigen Arten aus dem Belgischen Congo - Gebiet (Diptera, Phoridae). *Studia Entomol. (N.S.)*, 2, 129-208.
- BURTON, J.L., FRANKS, N.R. 1985. The foraging ecology of the army ant *Eciton rapax*: an ergonomic enigma? *Ecol. Entomol.*, 10, 131-141.
- DELABIE, J.H.C. 1990. The ant problems of cocoa farms in Brazil. In: *Applied Myrmecology: A World Perspective*, R.K. Vander Meer, K. Jaffé, A. Gedeño (eds.), pp. 555-569. Wetview Press, Boulder.
- DELABIE, J.H.C., MEDEIROS, M.A. de. 1990. Aspectos da biologia e ecologia de *Azteca* spp. (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) na região cacauzeira da Bahia. Rapport de projet CNPq (non publié), CEPLAC-CEPEC et CNPq, Itabuna, Bahia (Brasil), 76 pp.
- EDWARDS, J.P. 1986. The biology, economic importance, and control of the Pharaoh's ant *Monomorium pharaonis* (L.). In: *Economic Impact and Control of Social Insects*, S. B. Vinson (ed.), pp. 257-271, Praeger, New York.
- HÖLDOBLER, B. 1983. Territorial behavior in the green tree ant (*Oecophylla smaragdina*). *Biotropica*, 15, 241-250.
- HÖLDOBLER, B., LUMSDEN, C.J. 1980. Territorial strategies in ants. *Science*, 210, 732-739.
- HUNT, J.H. 1983. Foraging and morphology in ants: the role of vertebrate predators as agents of natural selection. In: *Social Insects in the Tropics*, P. Jaisson (ed.), Vol. 2, pp. 83-104, Presses de l'Université Paris-Nord, Paris.
- LESTON, D. 1978. A Neotropical ant mosaic. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, 71, 649-665.
- OSTER, G.F., WILSON, E.O. 1978. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Monographs in Population Biology, 12, Princeton University Press, 352 pp.
- PISARSKI, B. 1972. La structure des colonies polycaliques de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. *Ecol. Polska*, 20, 111-116.
- RETTENMEYER, C.W., CHADAB-CREPET, R., NAUMANN, M.G., MORALES, L. 1983. Comparative foraging by Neotropical army ants. In: *Social Insects in the Tropics*, P. Jaisson (ed.), Vol. 2, pp. 59-73, Presses de l'Université Paris-Nord, Paris.
- ROSENGREN, R., CHERIX, D., PAMILO, P. 1985. Insular ecology of the red wood ant *Formica truncorum* Fabr. I. Polydomous nesting, population size and foraging. *Bull. Soc. Entomol. Suisse*, 58, 147-175.
- ROSENGREN, R., PAMILO, P. 1983. The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta Entomol. Fennica*, 42, 65-77.
- SILVA, P. 1945. A "formiga de enxerto". Instituto de Cacau da Bahia. Boletim de Divulgação n° I, Salvador, Bahia (Brasil), 21 pp.
- TOSTA FILHO, I. 1948. Plano de ação econômica para o Estado da Bahia. Instituto de Cacau da Bahia, Salvador, Bahia (Brasil), 288 pp.
- WAY, M.J. 1954. Studies of the life history and ecology of the ant *Oecophylla longinoda* Latreille. *Bull. Ent. Res.*, 45, 93-112.
- WHEELER, W.M. 1910. Ants, their structure, development and behavior. Columbia University Press (ed. 1926), New York, 663 pp.
- WINDER, J.A. 1978. The role of non-dipterous insects in the pollination of cocoa in Brazil. *Bull. ent. Res.*, 68, 559-574.