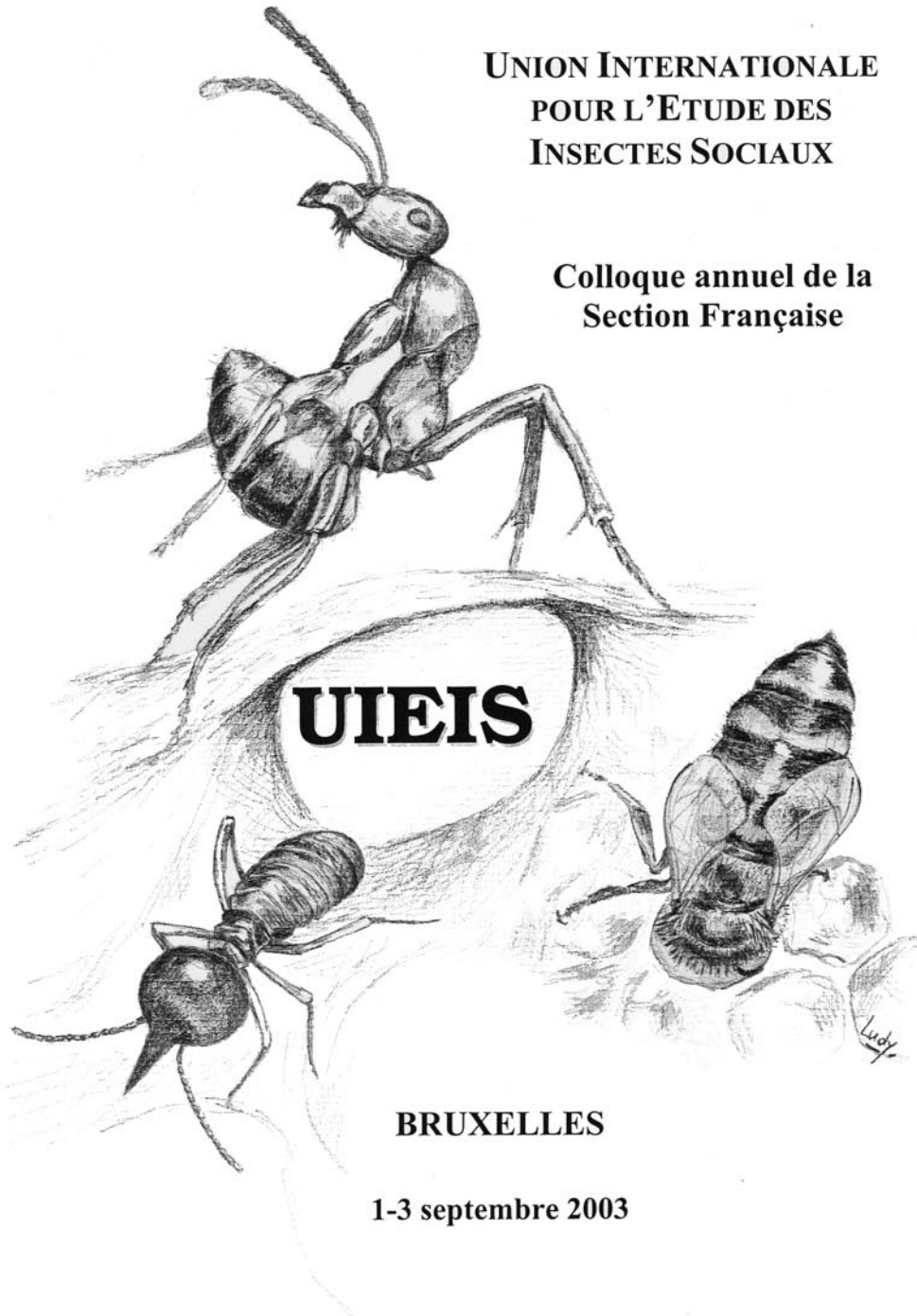


Actes des Colloques Insectes Sociaux

Volume 16 (2004)

UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES
INSECTES SOCIAUX

Colloque annuel de la
Section Française



BRUXELLES

1-3 septembre 2003

Dessin : Ludivine de Menten

LES FOURMIS CAPTURANT LES PARASITES PROTEGENT LE MUTUALISME FIGUIERS – POLLINISATEURS

par Bertrand Schatz et Martine Hossaert-McKey

Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive – CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex, France ; schatz@cefe.cnrs-mop.fr ou hossaert@cefe.cnrs-mop.fr

Introduction

Les mutualismes jouent un rôle important dans la dynamique des populations et des communautés (Thompson, 1982 ; Bronstein, 2001 ; Dufaÿ et Anstett, 2003). Ils correspondent à un échange de bénéfiques nets entre espèces et représentent des ressources attractives pour les espèces non directement impliquées dans ces interactions (Bronstein, 1988, 2001 ; Yu, 2001). C'est pourquoi de telles interactions spécifiques n'évoluent pas isolément, mais sont plutôt intégrées dans un réseau complexe de troisièmes acteurs (Bronstein, 1988 ; 2001 ; Schatz et Hossaert-McKey, 2003). La compréhension des contraintes biotiques qui s'exercent sur ces mutualismes à deux acteurs requiert l'identification et l'analyse du réseau des troisièmes acteurs qui stabilise ou déstabilise ces mutualismes (Schatz et Hossaert-McKey, 2003).

Parmi ces interactions mutualistes, l'association entre les figuiers et leurs pollinisateurs a depuis longtemps été étudiée comme un modèle classique de mutualisme spécifique et obligatoire de pollinisation impliquant très généralement une espèce de pollinisateurs à une espèce de figuier (Weiblen, 2002). Dans le cas des figuiers, de nombreuses études ont surtout concerné l'impact des consommateurs de fruits ou de graines, alors que l'impact des troisièmes acteurs sur les pollinisateurs est beaucoup moins connu (Bronstein, 1988). Le mutualisme figuiers – pollinisateurs est la cible d'une grande variété d'espèces d'invertébrés, incluant des parasites spécialisés et des fourmis. Chaque espèce de figuier est associée à une cohorte d'espèces de parasites, qui ont un effet clairement négatif sur le mutualisme puisque leurs larves se développent aux dépens des pollinisateurs (Hymenoptera, Agaonidae) (Weiblen, 2002). A l'inverse, les fourmis sont connues comme prédateurs de pollinisateurs, mais leur impact n'est que rarement estimé (Bronstein, 1988 ; Compton et Robertson, 1988, 1991 ; Zachariades, 1994 ; Dejean *et al.*, 1997 ; Schatz et Hossaert-McKey, 2003). Cependant, comme l'a suggéré Zachariades (1994), il manque des études détaillées de ces interactions ainsi que des résultats quantifiés de leur impact sur ces mutualismes, malgré le nombre important des modèles théoriques à ce sujet (Bronstein 2001; Yu 2001).

Le but de cette étude a été de quantifier la présence des fourmis sur les figuiers selon le sexe de l'arbre et du stade de maturation des figes, et de déterminer l'effet de la présence des fourmis sur celle des parasites en conditions naturelles et en conditions d'exclusion de fourmis.

Matériel et Méthode

Les observations ont été réalisées d'avril à mai 2002 à Brunei Darussalam (nord Bornéo) dans les forêts secondaires autour de Bandar Seri Begawan. Ayant ses figes par groupe sur le tronc (cauliflorie), le figuier dioïque *Ficus condensa* est associé par un mutualisme

spécifique au pollinisateur *Ceratosolen constrictus*. Ses figues sont également visitées principalement par le parasite (*Apocrypta* sp.) et par deux espèces de fourmis arboricoles dominantes et agressives : *Oecophylla smaragdina* Fab. (Formicinae) et *Crematogaster* sp. (Myrmicinae) (nids arboricoles polydômes). Après avoir noté le sexe de l'arbre et la phase de maturation des figues, la présence des fourmis a été estimée en comptant le nombre d'individus présents entre 1 et 2 m sur le tronc des figuiers. Les fourmis et les parasites ont été comptés sur les groupes de figues entre 09h00 et 14h00 (heure locale), pendant leur période d'activité maximale. L'expérience d'exclusion a été réalisée sur onze figuiers différents (éloignés d'au moins 50m), sur lesquels deux groupes proches de figues sont choisis avec un même nombre de figues. Les nombres de fourmis et de parasites sont comptés sur les deux groupes de figues, dont un groupe témoin et un groupe test où les fourmis sont exclues par de la glue.

Résultats

Présence de fourmis sur les figuiers *F. condensata*

Le nombre moyen de fourmis par arbre est plus de 8 fois supérieur sur les arbres mâles que sur les arbres femelles ($F_{(1, 61)} = 38.43$, $P < 0.001$ (Tableau 1). De plus, le nombre de fourmis reste significativement supérieur sur les arbres mâles pour toutes les phases de maturation des figues (la faible différence pour le stade 'réceptivité' s'explique par l'importante variation du nombre de fourmis entre arbres, Tableau 1). Les espèces *Crematogaster* sp. et *O. smaragdina* représentent 92.6% des fourmis présentes sur les figuiers. Les autres tests ont donc été réalisés uniquement sur ces deux espèces.

	Phase A: Boutons floraux	Phase B: Figues réceptives	Phase C: Figues interflorales	Phase D: Figues mures	Total
Arbres mâles	27.8 ± 17.2 (6)	67.6 ± 98.6 (9)	42.4 ± 21.3 (8)	90.5 ± 102.8 (10)	61.2 ± 78.3 (33)
Arbres femelles	1.0 ± 1.5 (6)	12.3 ± 15.5 (6)	10.1 ± 6.2 (9)	3.7 ± 5.0 (9)	7.4 ± 9.2
Probabilités	$F_{(1, 10)} = 30.08$ $P < 0.001$	$F_{(1, 13)} = 4.05$ $P > 0.044$	$F_{(1, 15)} = 24.75$ $P < 0.001$	$F_{(1, 17)} = 16.70$ $P < 0.001$	$F_{(1, 61)} = 38.43$

Tableau 1 : Moyennes (\pm SD) du nombre de fourmis (toutes espèces confondues) présentes sur le tronc de *F. condensata* selon le sexe de l'arbre et pendant quatre phases de maturation des figues. Le nombre d'arbres observés dans chaque cas est indiqué entre parenthèses. Nous avons utilisé la procédure Genmod (distribution de Poisson, SAS) pour tester l'effet du sexe de l'arbre sur le nombre total de fourmis.

Relations entre le nombre de fourmis et de parasites

En conditions naturelles, la présence des fourmis est fortement associée de façon négative au nombre de parasites ($\chi^2 = 374.0$; 1 d dl ; $P < 0.001$) (Fig. 1). Le nombre de parasites est plus faible pour les figues ayant un nombre plus important de fourmis (comparaisons "entre 1 et 4 individus" versus "plus de 4 individus"; pour *O. smaragdina*: $\chi^2 = 11.2$; 1 ddl ; $P < 0.0001$; pour *Crematogaster* sp.: $\chi^2 = 8.9$; 1 ddl ; $P < 0.003$). Il y a également un effet de l'espèce de fourmis, la présence d'*O. smaragdina* étant associée à un nombre plus faible de parasites que celle de *Crematogaster* sp. (comparaisons *O. smaragdina* versus *Crematogaster* sp. ; pour la catégorie "entre 1 et 4 individus": $\chi^2 = 6.1$; 1 ddl ; $P < 0.02$; pour la catégorie "plus de 4 individus": $\chi^2 = 5.6$; 1 ddl ; $P < 0.02$). Mais, la catégorie "total des 2 espèces supérieur à 4 individus" n'est pas différente

des deux catégories “plus de 4 *Crematogaster* sp.” ($\chi^2 = 2.0$; 1 ddl ; $P > 0.15$) et “plus de 4 *O. smaragdina*” ($\chi^2 = 0.2$; 1 ddl ; $P > 0.50$).

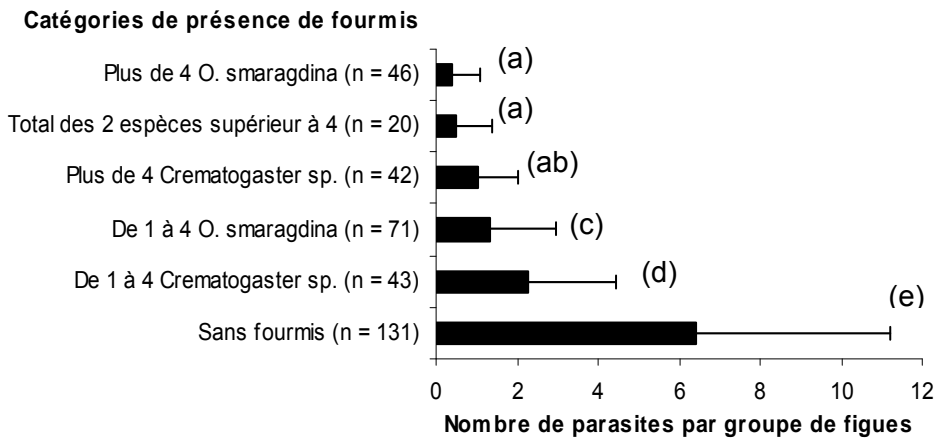


Figure 1. Nombre de parasites en fonction du nombre de fourmis observées sur les groupes de figes (10 à 20 figes par groupe) en conditions naturelles. Nous avons utilisé la procédure Genmod (distribution de Poisson, SAS) pour tester l’effet des catégories de fourmis sur le nombre total de parasites. Les lettres différentes indiquent des différences significatives dans le nombre de parasites par groupe de figes.

De plus, la présence de “plus 4 *Crematogaster* sp.” ou de “plus de 4 *O. smaragdina*” est associée à une réduction de 84.1% et 93.9%, respectivement, du nombre de parasites par groupe de figes. Ces deux fourmis prédatrices ont également été observées en train de capturer des parasites, plutôt lorsque ceux-ci pondaient dans les figes.

Expérience d’exclusion

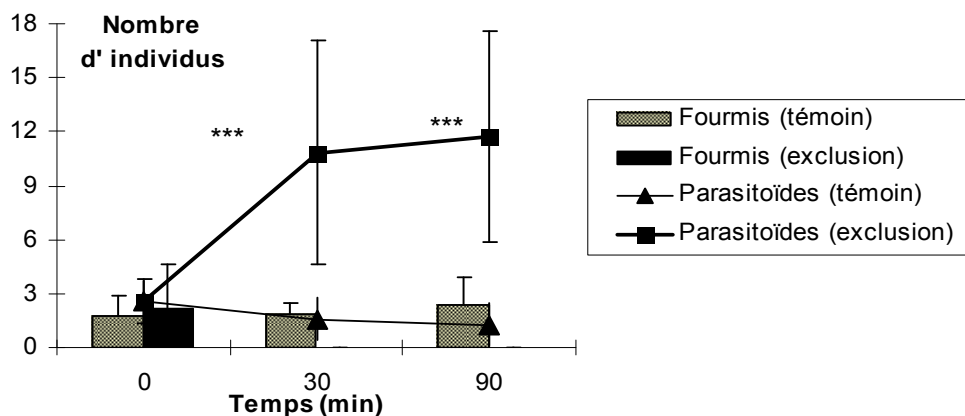


Figure 2 : Comparaison des nombres de parasites (courbes) et de fourmis (histogrammes) pendant les expériences témoins et d’exclusion de fourmis. Les nombres de parasites à T30 (30 min) et T90 (90 min) sont chacun comparés au nombre à T0 (0 min : début de l’expérience) par un test-t apparié (** : $P < 0.001$).

L'expérience d'exclusion de fourmis débutant à T0 est marquée par une augmentation progressive du nombre de parasites jusqu'à T30 (30 min) où elle atteint un plateau stable au moins jusqu'à T90 (mais aussi jusqu'à T180). Le nombre de parasites par groupe de figes dans la condition sans fourmis est ainsi significativement supérieur à celui de la condition témoin à T30 (test-t apparié : $P < 1.3 \cdot 10^{-4}$) et à T90 (test-t apparié : $P < 2.5 \cdot 10^{-5}$) (Fig. 2). De plus, le nombre de parasites est corrélé au nombre de figes quand les fourmis sont exclues ($r^2 = 0.55$; $P < 0.01$; 9 ddl), cette corrélation n'existant pas en conditions naturelles ($r^2 = 0.26$; $P > 0.1$; 9 ddl). Le nombre de parasites est réduit de 78.8% à 90.0 % selon les arbres en présence de fourmis.

Discussion

Nous avons montré ici plusieurs aspects de la relation entre les fourmis et le figier *F. condensa*. Tout d'abord, elles sont nettement plus présentes sur les arbres mâles que sur les arbres femelles, cette différence se maintenant pour chacun des stades observés. Chez les figuiers dioïques, le nombre de pollinisateurs et de parasites est plus important sur les arbres mâles, et ceci du fait de leur cycle biologique. Nous faisons donc ici l'hypothèse que la présence de ces proies potentielles constitue une source alimentaire suffisamment riche pour attirer les fourmis prédatrices sur les arbres mâles où elles nichent. De plus, les fourmis ne sont pas attirées sur les figuiers de *F. condensa* par les homoptères qui y sont très peu présents (1 cas sur les 63 arbres), à l'inverse des figuiers monoïques d'Afrique comme *F. sur* en Afrique du Sud (Compton et Robertson, 1991 ; Zachariades, 1994) et *F. vallis-choudae* au Cameroun (Dejean *et al.*, 1997). D'autres études sont nécessaires pour déterminer si cette répartition des fourmis est extrapolable aux figuiers dioïques.

Nous avons également montré que la présence des fourmis réduisaient d'environ 80% au moins le nombre de parasites présents sur les groupes de figes, à la fois par l'expérience d'exclusion des fourmis ainsi que par celle de comptage des individus en conditions naturelles. La dynamique du nombre de parasites et le niveau de réduction de ce nombre en présence de fourmis nous permettent d'ailleurs d'estimer que les fourmis patrouillent chaque groupe de figes toutes les 10 minutes environ. Les fourmis exercent donc une pression sélective suffisamment importante pour expliquer l'existence de comportements d'évitement chez les pollinisateurs et les parasites. Ils vont ainsi voler à quelques centimètres au-dessus des figes avant de se poser sur celles sans fourmis.

Des plus, les guêpes parasites sont généralement capables de reconnaître visuellement à distance les fourmis prédatrices (Wcislo et Schatz, 2003) ce qui explique que les figes occupées par les grandes ouvrières d'*O. smaragdina* sont plus évitées que celles de *Crematogaster* sp. (5 fois plus petites) par les parasites. Ayant ici une action bénéfique en réduisant le nombre de parasites, les fourmis influencent la dynamique évolutive du mutualisme figuiers–pollinisateurs, qui doit être considéré comme le lieu d'un réseau d'interactions complexes et interdépendantes (Bronstein, 1988 ; Compton et Robertson 1988, 1991; Zachariades, 1994 ; Schatz et Hossaert-McKey, 2003).

Remerciements

Cette étude a été financée par le CNRS (PICS N°935). Nous remercions les membres du département de biologie de l'University Brunei Darussalam, le directeur du Brunei Museum et du Forestry Department de nous avoir permis d'exporter les fourmis pour détermination, ainsi que Samhan Nyawa pour son aide sur le terrain, J.-Y. Rasplus pour l'identification des parasites, et enfin Doyle McKey et Finn Kjellberg pour leurs commentaires sur le manuscrit.

Références

- Bronstein, J.L., 1988. Predators of fig wasps. *Biotropica*, 20, 215-219.
- Bronstein, J.L., 2001. The exploitation of mutualisms. *Ecol. Lett.*, 4, 277-287.
- Compton, S.G., Robertson, H.G., 1988. Complex interactions between mutualisms: ants tending homopterans protect fig seeds and pollinators. *Ecology*, 69, 1302-1305.
- Compton, S.G., Robertson, H.G., 1991. Effects of ant-homopteran systems on fig-figwasp interactions. In: *Ant-plant interactions* (by Huxley, C.R. & Cutler, D.F.), Oxford University Press, Oxford, pp 120-130.
- Dejean, A., Bourgoin, T., Gibernau, M., 1997. Ant species that protect figs against other ants: result of territoriality induced by a mutualistic homopteran. *Ecoscience*, 4, 446-453.
- Dufaÿ, M., Anstett, M.C., 2003. Conflicts between plants and pollinators that reproduce with inflorescences: evolutionary variations on a theme. *Oikos* 100, 3-14.
- Schatz, B., Hossaert-McKey, M., 2003. Interactions of the ant *Crematogaster scutellaris* (Formicidae; Myrmicinae) with the fig / fig wasp mutualism. *Ecol. Entomol.*, 28, 359-368.
- Thompson, J.N., 1982. *Interaction and Coevolution*. John Wiley and Sons, New York.
- Wcislo, W.T., Schatz, B., 2003. Predator recognition and evasive behavior by sweat bees, *Lasioglossum umbripenne* (Hymenoptera: Halictidae), in response to predation by ants, *Ectatomma ruidu* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 53, 182-189.
- Weiblen, G.D., 2002. How to be a fig wasp. *Annu. Rev. Entomol.*, 47, 299-330. Yu, D.W. (2001). Parasites of mutualisms. *Biol. J. Linn. Soc.*, 72, 529-546.
- Zachariades, C., 1994. Complex interactions involving the Cape fig, *Ficus sur* Forsskål, and its associated insects. Thesis, Rhodes University, South Africa, 243 p.