

Les plantes et les fourmis

Alain Lenoir

Professeur émérite, IRBI, Université François Rabelais TOURS

Ce texte est basé sur une conférence à Touraine Inter-âges le 12 janvier 2012.

Mise à jour le 3 janvier 2016

L'année 2010 a été consacrée Année de la Biodiversité. Tout le monde a entendu les problèmes de la perte irréparable de biodiversité de notre planète. On s'occupe beaucoup des plantes et des vertébrés, par exemple tout récemment le tigre (Vincent 2010; Vincent 2012), l'orang-outan (Vincent 2011) ou les conifères (Vincent 2011). Il y a de plus en plus d'invasions biologiques avec des espèces qui sont des menaces pour la biodiversité locale. Restons optimistes : c'est ainsi que l'algue *Caulerpa taxifolia* qui avait commencé à envahir la Méditerranée dans les années 90 semble avoir disparu à 80%. Cela pourrait être lié à sa reproduction végétative à partir d'une seule souche, ou à des microorganismes de la longue tige creuse (Barelli 2011).

Pourtant la véritable biodiversité est sans doute à chercher du côté des forêts tropicales ((Basset et al. 2012), voir aussi le film « Il était une forêt » (Jacquet 2013)), des abysses et du côté des organismes inférieurs comme les invertébrés (un million d'insectes ; (Vincent 2012)) ou encore les bactéries (environ 10 milliards de micro-organismes par gramme de sol (Mulot 2012)). Près de 18 000 espèces nouvelles d'organismes ont été découvertes en 2011 (Joly 2012). Les écosystèmes sont des ensembles où toutes les espèces sont en interaction dynamique. On va voir quelques exemples montrant que les plantes sont souvent associées avec des fourmis, depuis des associations facultatives (consommation, habitat) jusqu'aux associations obligatoires que l'on appelle symbiotiques.

Mutualisme : Relation qui apporte des bénéfices aux deux partenaires

Symbiose : Relation mutualiste permanente entre deux organismes

Myrmécophytes : plantes supérieures qui entretiennent une relation mutualiste obligatoire avec des fourmis

1) Associations facultatives

Nids dans les plantes

De nombreux arbres et arbustes et même des petites plantes sont utilisés par les fourmis pour nidifier : trous dans le tronc, galles, épines, branches creuses. En régions tropicales des espèces de fourmis opportunistes construisent de grands nids en carton ou en terre sur les arbres (attention, ce sont souvent aussi des termites). Elles élèvent des homoptères producteurs de sève (voir plus loin).

Il s'agit d'associations non spécifiques : une espèce de fourmis peut s'installer sur n'importe quel végétal si les conditions sont favorables.

On connaît des espèces avec individus « portiers » à tête élargie pour boucher l'entrée du nid (*Colobopsis truncatus* dans nos régions).

Lasius fuliginosus fréquente chez nous forme un nid en carton (fibres végétales mâchées comme les guêpes) dans une cavité d'arbre.

Les fourmis charpentières vivent dans des galeries du bois mort qu'elles agrandissent. Chez nous il y a *Camponotus vagus* qui ne fait pas de dégâts. Ce n'est pas le cas d'autres fourmis charpentières en Amérique du Nord qui peuvent attaquer des charpentes.

Élevage de pucerons, cochenilles et autres homoptères.

Les fourmis sont très attirées par le sucre. Une source de sucre (et d'acides aminés) est le miellat des pucerons. Ceux-ci piquent l'écorce des végétaux et pompent la sève. Ils en absorbent beaucoup trop et rejettent l'excédent (90%) par l'anus ; c'est le miellat. Les pucerons sont protégés par les fourmis contre les prédateurs comme les coccinelles et certains parasites. Par exemple, un travail récent a montré que le taux de super-parasitisme (parasites de parasites) diminue considérablement en présence des fourmis *Lasius niger* (Sanders and van Veen 2010). Les fourmis vont limiter la dispersion des pucerons en coupant les ailes des formes ailées ou par action chimique (les sécrétions des glandes mandibulaires des fourmis inhibent le développement des ailés). De même, les formes aptères se déplacent moins en présence des fourmis (Oliver et al. 2007). Cela permet une plus grande production de miellat. Les pucerons et autres « bétail » peuvent être déplacés en hiver ou lors des migrations. Les fourrageuses se spécialisent dans l'exploitation d'un groupe de pucerons, on peut ainsi parler de véritables « troupeaux » avec leurs bergères (Ebberts and Barrows 1980). Il s'agit donc d'un véritable élevage. Elles sont parfois aussi adaptées à leurs fourmis et ne rejettent une gouttelette de miellat que lorsque les fourmis les sollicitent. Certaines espèces de pucerons ne sont élevées qu'en présence de leur fourmi hôte et sont reconnues comme telles grâce à leur odeur qui mime celle des fourmis, ce sont des hydrocarbures de la cuticule. C'est le cas d'un puceron de la tanaïs, *Macrosiphoniella fuscoviride*, par *Lasius niger* (petite fourmi noire des jardins, très courante) (Völkl et al. 1999). D'autres espèces ne sont pas mutualistes et sont mangées par les fourmis. Il n'y a pas que les hydrocarbures qui permettent la reconnaissance : les *Lasius niger* sont attirés par des odeur volatiles des bactéries *Staphylococcus xylosus* des pucerons (*Aphis fabae*) (Fischer et al. 2015).

On considère souvent les fourmis comme néfastes car la plante est affaiblie par les pucerons trop nombreux. Mais le bilan est plutôt considéré positif actuellement car il y a prédation de nombreux insectes. En fait, le système est complexe : si on place des filets sur les rosiers pour empêcher le développement du puceron du rosier on diminue le nombre de fourmis.

Les fourmis rousses dans nos forêts qui forment les grands dômes d'aiguilles et branchettes élèvent de nombreux pucerons mais détruisent de nombreux insectes phytophages. Ces fourmis rousses sont protégées en Suisse. On les a transplantées en Italie dans les années 1960, mais avec un succès mitigé. Il y a actuellement un problème, leur population diminue très fortement, par exemple en Touraine sans que l'on sache pourquoi. Dans les forêts du Colorado les ours ouvrent les fourmilières d'une fourmi des bois *Formica* pour se nourrir des fourmis et des larves, ce qui tue la colonie. Des arbustes voisins ne sont plus exploités par les hémiptères protégés par les fourmis et peuvent alors de développer mieux (Grangier 2015; Grinath et al. 2015).

Récolte et dispersion des graines

La myrmécochorie (du grec *Myrmecos* = fourmi et *Chor* = porter, disséminer) est une méthode de dispersion des graines particulièrement efficace.

Tout le monde connaît les fourmis moissonneuses qui font de longues pistes ramenant au nid des graines en région méditerranéenne. Ces fourmis moissonneuses habitent en région semi-aride : *Messor* chez nous dans le sud (ne piquent pas), *Pogonomyrmex* en Amérique (piqûre douloureuse). Un cercle autour du nid marque la limite où sont rejetées les graines non consommées.

Dans nos régions, en forêt, certaines graines ont un élaïosome (partie pulpeuse riche sucres, protéines et surtout en graisses attractives pour les fourmis) ; elles sont rapportées au nid

(violette, cyclamen, mélanpyre, chélidoine, euphorbe..). L'élaiosome est consommé, puis la graine est rejetée, ce qui contribue à sa dissémination. On parle de myrmécochorie : mode de dispersion des graines par les fourmis. Il existe de nombreuses espèces de graines avec élaiosome, de couleurs et formes très variées (au moins 11 000 espèces de plantes adaptées pour la myrmécochorie). En Afrique du Sud certaines espèces de plantes endémiques à élaiosome sont dispersées par des fourmis locales. La fourmi d'Argentine invasive détruit ces fourmis, mais elle ne récolte pas ces graines donc les plantes sont menacées de disparition. En fait, la dissémination des graines se fait à courte distance, en moyenne 2 mètres seulement (avec un maximum de 180m quand même !) (Gómez and Espadaler 2013).

Rôle des fourmis dans la pollinisation ?

Il est très faible, pourtant les fourmis peuvent se nourrir du nectar des fleurs. Seulement quelques rares cas sont connus (16 cas avérés). Il est possible que la pollinisation soit empêchée par les substances antiseptiques des glandes métapleurales qui pourraient tuer les grains de pollen. Certaines plantes comme le *Cytinus hypocistis* sont malgré tout dépendantes des fourmis pollinisatrices qui viennent récolter le nectar des fleurs et sont attirées par les odeurs de la fleur (de Vega et al. 2014). Les fourmis visiteuses transportent aussi des levures qui consomment les sucres du nectar (transformés en alcool), ce qui diminue la qualité du nectar et le rend moins attractif pour les fourmis (de Vega and Herrera 2012).

Fourmis fileuses tropicales *Oecophylla*. Le nid est formé de feuilles « cousues » avec la soie des larves. Il est composé de nombreux petits nids (+ de 150) sur les arbres qui sont très défendus, il y a une seule reine. Ces fourmis sont utilisées en Chine et au Vietnam pour protéger les cultures de citronniers, en Afrique tropicale pour les noix de cajou, cocotiers et cacaoyers.

Autre fourmi fileuse : *Polyrhachis* qui fait des nids avec de la soie des larves et des morceaux végétaux ou même de la terre. Une espèce est utilisée dans la pharmacopée chinoise, élevée dans ce pays à grande échelle (des milliers de fermes).

Jardins de fourmis sur les arbres en Amazonie : boule de terre sur laquelle poussent de nombreuses plantes comme des Broméliacées et où vivent souvent plusieurs espèces de fourmis. Ces plantes possèdent des nectaires et des corps nourriciers extra floraux qui attirent les fourmis, et produisent un nectar riche en sucres, acides aminés et nombreuses autres substances. Cela produit un véritable écosystème avec des creux où de l'eau s'accumule et toute une faune aquatique s'y installe. La plante récupère de l'azote provenant des cadavres d'insectes aquatiques. En Guyane les chercheurs étudient par exemple la broméliacée *Aehmaea mertensii* où vivent deux espèces de fourmis, *Camponotus femoratus* ou *Pachycondyla goeldi*. La plante change de phénotype selon la fourmi associée (Corbara 2011)

Fourmis consommatrices de plantes

Certaines fourmis consomment des pétales de fleurs comme les cystes. Une espèce endémique d'Andalousie est même spécialisée et a pour cette raison été appelée *Cataglyphis floricola*.

Champignons ennemis des fourmis

Diverses espèces de champignons se développent dans le corps de la fourmi, bien que celle-ci se lèche régulièrement. Les ouvrières infectées par des *Rickia* (Laboulbéniales) perdent plus d'eau et leur survie est diminuée (Báthori et al. 2015). L'ouvrière malade sort du nid pour mourir suite à une infection par des Laboulbéniales, voir (Espadaler and Santamaria 2012)) ou par des *Metarhizium* (Bos et al. 2012)).

Le champignon *Ophiocordyceps* parasite des *Camponotus* peut véritablement prendre possession du cerveau de la fourmi qui se laisse tomber de la canopée et reste accrochée sur une feuille par ses mandibules où elle va mourir (comportement déjà décrit par Wallace dans les années 1850). Cela favorise la dispersion des spores du champignon. On qualifie cette fourmi de « zombie ». Le champignon secrète de nombreuses protéines et autres métabolites que l'on retrouve chez la fourmi suicidée. La sphingosine, élément de fonctionnement neuronal est l'une d'entre elles. L'acide γ -guanidinobutyrique s'y trouve aussi (connu pour être responsable d'empoisonnements par champignons en Chine) (Anonyme 2011; Hughes et al. 2011; Pennisi 2014).

Des champignons pathogènes d'amphibiens du genre *Batrachochytrium* se sont répandus en Australie et Amérique Centrale en 1998. Plus récemment on a découvert une autre espèce de ce même champignon en Europe qui affecte salamandres et tritons, probablement transportée lors d'échanges commerciaux. Les amphibiens n'ont pas évolué avec ce pathogène qui n'est pas mortel en Asie (Martel et al. 2014; European commission DG Env 2015).

2) Associations obligatoires (= symbioses) entre plantes et fourmis

Plantes à fourmis (myrmécophytes).

Certaines plantes entretiennent des relations intimes avec les fourmis et forment une véritable symbiose : hébergement des fourmis dans des cavités foliaires ou caulinaires (appelées domaties) et nutrition à partir de corpuscules (corps nourriciers – *food bodies* - riches en protéines) ou de sécrétions (nectar extrafloral riche en sucres fructose, glucose et saccharose avec des acides aminés libres), parfois les deux. Dans l'autre sens les fourmis protègent la plante contre les défoliateurs. La fourmi apporte aussi des déchets azotés (cadavres des proies) qui manquent à la plante (comme les plantes carnivores). Pour cette raison, ces plantes importées et élevées en serre sans leurs fourmis poussent mal. Sur ces arbres, les fourmis élèvent aussi souvent dans les cavités des pucerons et autres hémiptères pour leur miellat (voir plus haut). Les fourmis défendent leur plante hôte contre les autres plantes comme les nombreuses lianes en forêt tropicale : elles patrouillent à la base de l'arbuste et coupent les jeunes pousses. Elles nettoient les feuilles pour éliminer les pathogènes (champignons), mangent les œufs des insectes herbivores et repoussent les mammifères. La plante au début de son développement produira peu de récompenses pour empêcher la croissance trop rapide de la colonie de fourmis. Les fourmis sont aussi capables parfois de mutiler leur plante-hôte pour l'empêcher de fleurir et produire plus de corps nourriciers. Mais la plante peut se venger de cette castration et produit des poches foliaires (nids des fourmis) plus petits et moins de corps nourriciers ce qui limite le développement de la colonie de fourmis. Ainsi s'établit un équilibre entre la plante et ses hôtes (Fay 2013; Malé et al. 2013). Voir revue de (Quintero et al. 2013).

De très nombreux cas de mutualisme plante-fourmis sont connus en zone intertropicale : plus de 100 genres d'Angiospermes et 40 genres de fourmis. Dans nos régions cela n'existe pas.

Jardins du diable

En Amazonie on connaît des surfaces où vit une seule espèce d'arbuste (*Duroia hirsuta*) avec sa fourmi (*Myrmelachista schumanni*) qui détruit les plantules des autres plantes avec l'acide formique. La fourmi mord la plantule et y dépose une goutte d'acide provoquant la nécrose de la feuille en quelques heures. Ces jardins sont très stables, on en connaît qui ont

800 ans et 350 arbustes. Il y a une seule colonie avec trois millions d'ouvrières et 15 000 reines (Frederickson et al. 2005).

Arbre à la femme adultère

Les arbres *Barteria* en forêt tropicale hébergent *Tetraoponera* une fourmi à piqûre très douloureuse. Les femmes adultères étaient autrefois attachées sur cet arbre au Cameroun.

Les arbres acacias sont myrmécophytes. Ils hébergent des *Crematogaster* (Afrique) ou des *Pseudomyrmex* (Amérique) qui les protègent contre les défoliateurs, par exemple girafes et éléphants en Afrique. Des études ont été conduites au Kenya où le nombre d'éléphants a cru de 5 fois depuis 1992 : quand les fourmis sont expulsées avec de la fumée, les acacias sont mangés par les éléphants et un peu les girafes. La symbiose fourmis - plantes est donc un élément important dans le maintien de la savane (Anonyme 2010; Goheen and Palmer 2010).

Cecropia et Azteca en Amérique : invention du velcro. En Guyane, la symbiose entre les fourmis du genre *Azteca* et l'arbre *Cecropia* (ou bois canon) est fréquente. La fourmi utilise le principe du Velcro pour s'agripper fermement aux feuilles du *Cecropia* et pouvoir ainsi capturer de très grosses proies. Les fourmis de cette espèce ne se nourrissent pas à partir de corps nourriciers fournis par l'arbre en plus du logement, mais ont mis au point une stratégie de chasse reposant sur une organisation sociale très élaborée. Les ouvrières se postent côte à côte sous la bordure des feuilles de l'arbre et attendent dans cette position d'éventuelles proies qui viendraient se poser pour trouver un abri ou attaquer les feuilles de l'arbre. Dans cette position, les fourmis s'agrippent solidement aux feuilles grâce au principe du Velcro. En effet, la face inférieure des feuilles présente une ramification de longs poils qui constitue la partie «velours» sur laquelle s'accrochent les griffes des ouvrières formant la partie «crochets». Grâce à ce principe, une fourmi peut maintenir jusqu'à plus de 5 000 fois son poids. Un groupe d'ouvrières peut capturer de très grosses proies, la plus grosse rencontrée étant un criquet de 18,61 g soit 13 350 fois le poids d'une ouvrière (Dejean et al. 2010).

Pièges à insectes (Guyane)

En Guyane les chercheurs ont beaucoup étudié un arbuste myrmécophyte : *Hirtella physophora* qui ne dépasse pas deux mètres en sous-bois. Les domaties à la base des feuilles hébergent une petite fourmi prédatrice *Allomerus decemarticulata*. Elles creusent des galeries dans les pétioles et les tiges et percent de très nombreux trous où elles peuvent entrer et sortir. Les trous sont bâtis avec les poils de la plante, des restes de proies et le système est renforcé avec le mycélium d'un champignon spécifique *Trimmatostroma cordae*. Cela fonctionne comme un piège ; les fourmis guettant avec la tête juste dans le trou et s'agrippant à la proie qui se pose, pour la piquer (Dejean et al. 2005). On a montré que le champignon est spécifique et même d'un seul haplotype (ordre des Chaetothyriales) (Ruiz-González et al. 2011). Le champignon permet aussi le transfert d'azote vers la plante. C'est une symbiose tripartite complexe (Corbara 2011).



Fourmis champignonnistes (fourmis parasol en Guadeloupe)

Les coupeuses de feuilles d'Amérique tropicale font partie de la sous-famille des Attines avec 230 espèces. Elles ont inventé il y a 50-60 millions d'années la culture des champignons sur compost élaboré à partir de feuilles mâchées.

Atta et *Acromyrmex* cultivent un champignon de type lépiote avec des morceaux de feuilles, les larves sont nourries avec les mycotêtes (= gondylidia ou choux-raves) du champignon

(surtout hémicellulose, la cellulose est peu digérée), les adultes se nourrissent simplement avec la sève des feuilles. Le champignon ne fructifie presque jamais, sauf si la colonie meurt. Les nids comportent une seule reine inséminée jusqu'à 10 fois. Elle peut vivre jusqu'à 15 ans, elle pond en moyenne 20 œufs par minute, 10 millions par an.

Les vols nuptiaux sont spectaculaires, regroupant des milliers de sexués (fourmis volantes). La reine fécondée souvent par plusieurs mâles va avoir une réserve de sperme pour toute sa vie. Elle emporte dans son vol nuptial un fragment de mycélium pour fonder une nouvelle colonie et démarrer sa culture.

Le succès considérable de ces fourmis est lié à la taille des colonies : plusieurs millions d'individus. Ceux-ci sont de taille très variable (castes), et ont des tâches bien différenciées. Celles que l'on voit sont les fourrageuses qui vont récolter les feuilles. Elles s'organisent en brigades et travaillent à la chaîne. Elles sont protégées par des soldats aux mandibules acérées.

La fourmi et le champignon forment une véritable symbiose. Les ouvrières reconnaissent leur propre souche de champignon et tout champignon étranger est rejeté. Il y a un véritable apprentissage de l'odeur de leur cultivar (Seal et al. 2012). Ces dernières années on a découvert que la symbiose est bien plus complexe que ce que l'on pensait. Des champignons parasites très virulents du genre *Escovopsis* peuvent se développer dans la culture et tuer la colonie rapidement. La réponse des fourmis a été de domestiquer des bactéries du genre *Pseudonocardia* qui se trouvent sur le corps de la fourmi et secrètent des antibiotiques. Ces bactéries sont aussi emportées par la jeune reine fondatrice. Le système est encore bien plus complexe avec des levures qui mangent les bonnes bactéries ; et d'autres micro-organismes en cours de découverte. On vient par exemple de trouver des bactéries fixatrices d'azote comme celles qu'on trouve dans les racines de légumineuses. Il existe un véritable « microbiome » bactérien dans la meule à champignon où ce sont des bactéries qui digèrent les parois cellulaires des plantes (Suen et al. 2010).

Le nid souterrain est de la taille d'une maison. C'est une vraie mégapole, il faut excaver 60 tonnes pour un nid complet âgé de seulement 6 ans. Il se prolonge par de nombreux tunnels à 40-50 cm sous la surface du sol, qui peuvent aller jusqu'à 90 mètres et facilitent l'approche des arbres ou arbustes. Il peut s'étendre sur un hectare. Voir une vidéo sur :

<http://www.dump.com/2011/08/30/worlds-biggest-ant-hill-video/>.

Ce texte est inspiré du livre sur les fourmis coupeuses de feuilles de (Hölldobler and Wilson 2010) et de sa traduction en français (Hölldobler and Wilson 2012).

L'agriculture chez les animaux

L'agriculture n'est pas l'exclusivité des fourmis, on a vu que certains termites aussi cultivent des champignons. On connaît d'autres rares exemples comme les coléoptères scolytes qui creusent un trou dans l'arbre à coloniser et cultivent un champignon du genre *Ambrosia* dans les galeries. Les adultes et les larves se nourrissent du mycélium (Farrellab et al. 2001). Des abeilles sociales trigones ont aussi domestiqué des champignons qui vivent dans les alvéoles où ils sont consommés par les larves (Menezes et al. 2015). Très récemment, on vient de découvrir que les amibes sociales *Dictyostelium discoideum* pratiquent une forme primitive d'agriculture : ces amibes se nourrissent de bactéries et quand la nourriture vient à manquer ou le milieu devient hostile, elles forment une fructification de spores agrégées. Certaines souches vont économiser les bactéries qu'elles consomment et vont les stocker dans leurs fructifications en vue de dispersion pour le cas où le milieu ne contiendrait pas assez de ces bactéries. Cependant, seules 30% des amibes vont faire ces réserves ; on ne sait pas pourquoi (Farrellab et al. 2001; Boomsma 2011; Brillaud 2011; Brock et al. 2011). Ces amibes ont aussi domestiqué une autre souche de bactérie qui les protège contre les champignons infectieux (Etienne 2013).

Bactéries et fourmis

On a vu que les champignonnistes sont associées à des bactéries. De nombreuses fourmis ont des bactéries symbiotes comme les *Camponotus*. Celles-ci les aide à assimiler des acides aminés, mais aussi facilitent leur défense immunitaire (de Souza et al. 2009). On découvre actuellement l'importance des microbes (unicellulaires, bactéries, virus) dans le monde vivant : ils jouent un rôle fondamental dans les écosystèmes. Par exemple, chez l'homme il y a deux kilogrammes de bactéries dans le tube digestif et l'équilibre de cette microflore est une garantie de santé. La flore microbienne cutanée est aussi particulièrement variée. C'est ainsi que certaines personnes ont une flore plus attractive pour les moustiques anophèles transmettant le paludisme (Anonyme 2012). En agriculture l'élimination des pathogènes au bazooka des biocides aboutit à une disparition du microbiome et de tous ses effets bénéfiques. On connaît les mycorhizes des plantes supérieures, mais on découvre aussi qu'il y a des bactéries qui viennent compléter le rôle des champignons, par exemple en réduisant la consommation d'eau, ce qui est très important en cas de sécheresse (East 2013).

Discussion

Les fourmis sont-elles nuisibles ?

Il n'y a pas de réponse simple. La fourmi de feu est considérée comme très nuisible, en particulier à cause des piqûres qu'elle inflige, mais dans certaines conditions elle peut être utile. On a ainsi montré que sur les plans de coton en serre, que si les aphides sont plus nombreux, ils sont mieux protégés par la fourmi de feu qui exerce une plus forte prédation sur les chenilles défoliatrices. Le bénéfice peut être de 10% en production de coton (Styrsky and Eubanks 2010). Les attines font partie des écosystèmes tropicaux et ne détruisent pas la forêt autour de leur nid, mais en monoculture, elles deviennent très nocives. On a introduit au Gabon une petite fourmi, *Wasmannia auropunctata* (petite fourmi de feu car elle a une pique très douloureuse) pour protéger les cacaoyers. Mais par malchance c'est une espèce invasive qui se répand partout dans le monde tropical... On sait aussi que les fourmis peuvent transporter des pathogènes des plantes, par exemple dans les cacaoyères *Pheidole megacephala* disperse les champignons nuisibles du genre *Phytophthora*.

Il faut considérer les écosystèmes en fonctionnement dynamique où la biodiversité est fondamentale. On a vu que la biodiversité favorise le maintien des écosystèmes comme la savane africaine et cela semble être une loi universelle. D'une manière générale, elle favorise l'adaptation aux changements et décroît l'émergence et la transmission de pathogènes comme cela a été montré sur la tique responsable de la maladie de Lime (Keesing et al. 2010; Le Hir 2010).

Plantes invasives et fourmis

On connaît de nombreuses plantes invasives. On a étudié les *Solidago* et on a observé que la richesse en espèces et en nids de fourmis était plus faible dans les zones envahies (Lenda et al. 2013).

Notion de coévolution

C'est une notion très importante. La coévolution désigne les transformations qui se produisent au cours de l'évolution de deux espèces vivantes suite à leurs influences réciproques. Les plantes qui étaient protégées par des fourmis étaient avantagées et ont été sélectionnées. De même, les fourmis qui ont su s'adapter à la vie sur ces plantes ont été sélectionnées au cours de l'évolution.

Communication entre plantes et fourmis ?

On sait depuis peu que les plantes peuvent communiquer entre elles, par exemple émettre un signal d'alarme volatil à destination des plantes voisines quand elles sont attaquées par un herbivore (un insecte le plus souvent). Quand la plante est attaquée, cela provoque des vibrations qui font sortir les fourmis mais les feuilles endommagées émettent des substances volatiles que les fourmis perçoivent et elles ont un effet attractif. Il s'agit selon les espèces de terpènes, aldéhydes, alcools, cétones. Dans un cas, on a trouvé aussi du méthyle-salicylate (= essence de Wintergreen, odeur de pomme sûre, très utilisée en parfumerie et arômes alimentaires, précurseur de l'aspirine, acide salicylique) (Blatrix 2010; Blatrix and Mayer 2010). La plante semble être capable de détecter la présence des fourmis. Cela a été montré chez un *Piper* qui ne produit des corps nourriciers qu'en présence des fourmis (Blatrix 2010).

Références

On pourra consulter des ouvrages en français (Keller and Gordon 2006; Passera 2006; Passera 2008; Hölldobler and Wilson 2012), Voyage chez les fourmis (Hölldobler and Wilson 1996) et la « bible » des myrmécologues (Passera and Aron 2005). Pour le côté plantes il existe un excellent ouvrage qui présente la plupart des cas connus (Jolivet 1986). Pour les questions de coévolution, biodiversité voir le livre récent de Pascal Picq (Picq 2013).

- Anonyme (2010). Quand les fourmis défendent les acacias contre les éléphants. Le Monde 4 septembre.
- Anonyme (2011). Des fourmis contrôlées par un champignon. Le Monde 28 mai. p. 19.
- Anonyme (2012). Les moustiques influencés par l'odeur des humains. Le Monde 31 décembre 2011- 1-2 janvier 2012. p. 3.
- Barelli, P. (2011). Vie et mort de l'algue tueuse : la saga de "Caulerpa taxifolia". Le Monde 4-5 septembre. p. 7.
- Basset, Y., L. Cizek, P. Cuénoud, R. K. Didham, F. Guilhaumon, O. Missa, V. Novotny, F. Ødegaard, T. Roslin, J. Schmidl, et al. (2012). Arthropod Diversity in a Tropical Forest. *Science* 338(6113): 1481-1484.
- Báthori, F., E. Csata and A. Tartally (2015). *Rickia wasmannii* increases the need for water in *Myrmica scabrinodis* (Ascomycota: Laboulbeniales; Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Invertebrate Pathology* in press(0).
- Blatrix, R. (2010). La communication dans les symbioses entre plantes et fourmis. *Le courrier de la Nature* 260: 33-41.
- Blatrix, R. and V. Mayer (2010). Communication in ant-plant symbioses. Plant communication from an ecological perspective. F. Baluska and V. Ninkovic. Berlin, Springer: 127-158.
- Boomsma, J. J. (2011). Evolutionary biology: Farming writ small. *Nature* 469(7330): 308-309.
- Bos, N., T. Lefèvre, A. B. Jensen and P. D'Ettoire (2012). Sick ants become unsociable. *Journal of Evolutionary Biology* 25(2): 342-351.
- Brillaud, R. (2011). Des organismes primitifs pratiquent l'agriculture ! *Science et Vie* 1122: p. 13.
- Brock, D. A., T. E. Douglas, D. C. Queller and J. E. Strassmann (2011). Primitive agriculture in a social amoeba. *Nature* 469(7330): 393-396.
- Corbara, B. (2011). L'arbuste, les fourmis et le champignon. *Espèces* 1: 66.
- Corbara, B. (2011). Portrait d'une chercheuse : Céline Leroy. *Espèces* 1.
- de Souza, D., A. Bézier, D. Depoix, J.-M. Drezen and A. Lenoir (2009). *Blochmannia* endosymbionts improve colony growth and immune defence in the ant *Camponotus fellah*. *BMC Microbiology* 9(1): 29.
- de Vega, C. and C. M. Herrera (2012). Relationships among nectar-dwelling yeasts, flowers and ants: patterns and incidence on nectar traits. *Oikos*: no-no.

- de Vega, C., C. M. Herrera and S. Dötterl (2014). Floral volatiles play a key role in specialized ant pollination. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* in press(0).
- Dejean, A., C. Leroy, B. Corbara, O. Roux, R. Céréghino, J. Orivel and R. Boulay (2010). Arboreal ants use the "velcro principle" to capture very large prey. *PLoS One* 5: e11331.
- Dejean, A., P. J. Solano, J. Ayroles, B. Corbara and J. Orivel (2005). Arboreal ants build a trap to ambush and capture prey. *Nature* 434: 793.
- East, R. (2013). Microbiome: Soil science comes to life. *Nature* 501(7468): S18-S19.
- Ebbers, B. C. and E. M. Barrows (1980). Individual ants specialize on particular aphids herds (Hymenoptera: Formicidae; Homoptera: Aphididae). *Proceeding of the Entomological Society Washington* 82: 405-407.
- Espadaler, X. and S. Santamaria (2012). Ecto- and endoparasitic fungi on ants from the Holarctic region. *Psyche Article ID* 168478: 10.
- Etienne, V. (2013). Pour se protéger, une amibe cultive ses propres pesticides. *Science et Vie* Octobre: p. 31.
- European commission DG Env (2015). European salamanders and newts under threat from fungus by wildlife trade. *Science for Environment Policy* 402(5 February): 1.
- Farrellab, B. D., A. S. Sequeiraa, B. C. O'Mearaa, B. B. Normarkc, J. H. Chungd and B. H. Jordale (2001). The evolution of agriculture in beetles (Curculionidas: Scolytinae nad Platypodinae). *Evolution* 55: 2011-2027.
- Fay, S. (2013). Une plante "punit" les fourmis trop voraces. *Science et Vie* 1153: p. 29.
- Fischer, C., G. Lognay, C. Detrain, M. Heil, A. Grigorescu, A. Sabri, P. Thonart, E. Haubruge and F. Verheggen (2015). Bacteria may enhance species association in an ant-aphid mutualistic relationship. *Chemoecology*: 1-10.
- Frederickson, M. E., M. J. Greene and D. M. Gordon (2005). 'Devil's gardens' bedevilled by ants. *Nature* 437: 495-496.
- Goheen, J. R. and T. M. Palmer (2010). Defensive plant-ants stabilize megaherbivore-driven landscape change in an African savanna. *Current Biology* 20: 1-5.
- Gómez, C. and X. Espadaler (2013). An update of the world survey of myrmecorous dispersal distances. *Ecography* 36: in press.
- Grangier, J. (2015). Les ours ont la main verte. *Espèces* 15: 10.
- Grinath, J. B., B. D. Inouye and N. Underwood (2015). Bears benefit plants via a cascade with both antagonistic and mutualistic interactions. *Ecology Letters* 18(2): 164-173.
- Hölldobler, B. and E. O. Wilson (1996). *Voyage chez les fourmis, Le Seuil*.
- Hölldobler, B. and E. O. Wilson (2010). *The leaf-cutting ants. Civilization by instinct*, Norton.
- Hölldobler, B. and E. O. Wilson (2012). *L'incroyable instinct des fourmis*, Flammarion.
- Hughes, D., S. Andersen, N. Hywel-Jones, W. Himaman, J. Billen and J. Boomsma (2011). Behavioral mechanisms and morphological symptoms of zombie ants dying from fungal infection. *BMC Ecology* 11(1): 13.
- Jacquet, L. (2013). *Il était une forêt*.
- Jolivet, P. (1986). *Les fourmis et les plantes*, Boubée.
- Joly, J. (2012). Près de 18000 espèces découvertes en 2011. *Le Monde* 3 janvier. p. 7.
- Keesing, F., L. K. Belden, P. Daszak, A. Dobson, C. D. Harvell, R. D. Holt, P. Hudson, A. Jolles, K. E. Jones, C. E. Mitchell, et al. (2010). Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *468(7324)*: 647-652.
- Keller, L. and E. Gordon (2006). *La vie des fourmis*. Paris, Odile Jacob.
- Le Hir, P. (2010). Moins d'espèces, plus de maladies infectieuses. *Le Monde* 15 décembre. p. 4.

- Lenda, M., M. Witek, P. Skórka, D. Moroń and M. Woyciechowski (2013). Invasive alien plants affect grassland ant communities, colony size and foraging behaviour. *Biological Invasions* 15(11): 2403-2414.
- Malé, P.-J. G., J.-B. Ferdy, C. Leroy, O. Roux, J. Lauth, A. Avilez, A. Dejean, A. Quilichini and J. Orivel (2013). Retaliation in Response to Castration Promotes a Low Level of Virulence in an Ant–Plant Mutualism. *Evolutionary Biology*: 1-7.
- Martel, A., M. Blooi, C. Adriaensen, P. Van Rooij, W. Beukema, M. C. Fisher, R. A. Farrer, B. R. Schmidt, U. Tobler, K. Goka, et al. (2014). Recent introduction of a chytrid fungus endangers Western Palearctic salamanders. *Science* 346(6209): 630-631.
- Menezes, C., A. Vollet-Neto, A. J. Marsiaoli, D. Zampieri, I. Cardoso Fontura, A. Ducati Luchessi and V. L. Imperatriz-Fonseca (2015). A brazilian social bee must cultivate fungus to survive. *Current Biology* in press.
- Mulot, R. (2012). Les sols français en relative bonne santé. *Sciences et Avenir* Janvier: p. 28.
- Oliver, T. H., A. Mashanova, S. R. Leather, J. M. Cook and V. A. A. Jansen (2007). Ant semiochemicals limit apterous aphid dispersal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274(1629): 3127-3131.
- Passera, L. (2006). *La véritable histoire des fourmis*. Paris, Fayard.
- Passera, L. (2008). *Le monde extraordinaire des fourmis*. Paris, Fayard.
- Passera, L. and S. Aron (2005). *Les fourmis. Comportement, organisation sociale et évolution*. Ottawa, Presses scientifiques du CNRC.
- Pennisi, E. (2014). Parasitic Puppeteers Begin to Yield Their Secrets. *Science* 343(6168): 239.
- Picq, P. (2013). *De Darwin à Lévy-Strauss. L'homme et la diversité en danger*. Paris, Odile Jacob.
- Quintero, C., K. E. Barton and K. Boege (2013). The ontogeny of plant indirect defenses. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*(0).
- Ruiz-González, M. X., P.-J. G. Malé, C. Leroy, A. Dejean, H. Gryta, P. Jargeat, A. Quilichini and J. Orivel (2011). Specific, non-nutritional association between an ascomycete fungus and *Allomerus* plant-ants. *Biology letters* 7(3): 475-479.
- Sanders, D. and F. J. F. van Veen (2010). The impact of an ant-aphid mutualism on the functional composition of the secondary parasitoid community. *Ecological Entomology* 35(6): 704-710.
- Seal, J. N., J. Gus and U. G. Mueller (2012). Fungus-gardening ants prefer native fungal species: do ants control their crops? *Behavioral Ecology* 23(6): 1250-1256.
- Styrsky, J. D. and M. D. Eubanks (2010). A facultative mutualism between aphids and an invasive ant increases plant reproduction. *Ecological Entomology* 35(2): 190-199.
- Suen, G., J. J. Scott, F. O. Aylward, S. M. Adams, S. G. Tringe, A. n. A. Pinto-Tomãis, C. E. Foster, M. Pauly, P. J. Weimer, K. W. Barry, et al. (2010). An Insect Herbivore Microbiome with High Plant Biomass-Degrading Capacity. *PLoS Genet* 6(9): e1001129.
- Vincent, C. (2010). Un sommet pour sauver le tigre de la disparition. *Le Monde* 21-22 novembre. p. 4.
- Vincent, C. (2011). L'"homme de la forêt" victime de l'huile de palme. *Le Monde* 23 décembre. p. 7.
- Vincent, C. (2011). Plus d'une espèce de conifères sur quatre est menacée dans le monde. *Le Monde* 11 novembre. p. 10.
- Vincent, C. (2012). Tigre ou ver de terre : qui vaut-il mieux protéger ? *Le Monde* 5-6 Février. p. 6.
- Völkl, W., J. Woodring, M. Fischer, M. W. Lorenz and K. H. Hoffmann (1999). Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences. *Oecologia*, Springer Berlin / Heidelberg. 118: 483-491.

