

Alain Pavé et Gaëlle Fornet

amazonie

Une aventure scientifique et humaine du CNRS

GALAADE ÉDITIONS

Biodiversité des insectes de Guyane – projet BIG

Protection de la plante hôte chez cinq espèces de fourmis du genre *Azteca* : prédation, agressivité et défense induite

AUTEUR: Alain Dejean^a, professeur, université de Toulouse-3

a. UMR Écologie des forêts de Guyane, UMR Ecofog, université Antilles-Guyane, CNRS n°8172, Kourou

Autres participants : J. Grangier^c, C. Leroy^b, J. Orivel^b, M. Giberneau^b, B. Corbara^d, M. Leponce^e

b. UMR Ecofog, Kourou; c. UMR EDB, Toulouse; d. université Blaise-Pascal, Clermont-Ferrand; e. IRSNB, Bruxelles

Beaucoup de plantes bénéficient d'une défense biotique grâce à l'action des fourmis. Il s'agit d'une défense constitutive indirecte, consistant à attirer des fourmis grâce à des récompenses alimentaires : nectar extrafloral (NEF) et corps nourriciers (CNs), ou en hébergeant les colonies de certaines espèces de fourmis arboricoles. Exception faite des espèces généralistes dont les colonies sont réduites, deux groupes de fourmis arboricoles très efficaces dans la défense des plantes doivent être distingués. Les espèces dominantes territoriales (fourmis tisserandes et fourmis cartonnières) ont des colonies très populeuses avec de grands nids souvent multiples (polycalie). Elles défendent leurs territoires contre les colonies des autres dominantes territoriales. Leurs ouvrières sont de bonnes prédatrices chassant en groupe. Les fourmis des myrmécophytes (*plant-ants*) sont associées obligatoirement avec certains myrmécophytes qui leur fournissent le gîte sous forme de tiges ou d'épines creuses, ou de poches foliaires, parfois aussi le couvert (NEF, CNs). En retour, ces fourmis protègent leur plante hôte contre un large spectre d'herbivores, des plantes compétitrices, des pathogènes et/ou les approvisionnent en nutriments.

Il y a un *continuum* dans la manière de protéger la plante hôte contre les défoliateurs allant de la prédation qui peut être extrêmement efficace à une agressivité exacerbée associée à l'absence de comportement prédateur quand le myrmécophyte approvisionne les fourmis avec des corps nourriciers riches en protéines (cas de certains *Acacia*). Une étape intermédiaire se rencontre quand les fourmis ne ramènent pour s'en nourrir qu'une partie des insectes défoliateurs tués.

Une défense est induite quand une partie de la plante attaquée par un herbivore déclenche un mécanisme de résistance. La défense induite est indirecte quand les dommages infligés à la plante déclenchent l'émission de produits qui attirent les ennemis naturels des herbivores (insectes et acariens). Ces produits peuvent être émis immédiatement (isomères de l'hexénol, l'hexénal, l'hexényl acétate) ou dans les 24 heures (jasmonates, monoterpènes, sesquiterpènes). Les défenses induites à effet immédiat où des fourmis sont impliquées sont connues uniquement chez les myrmécophytes. Elles sont montrées en infligeant une blessure aux plantes à tester, les fourmis hôtes reconnaissent l'odeur émise et recrutent des congénères sur la blessure.

Nous avons comparé cinq espèces de Dolichoderinae du genre neotropical *Azteca* dont tous les représentants sont arboricoles, une espèce étant dominante territoriale, les quatre autres inféodées à des myrmécophytes. Nous désirions déterminer la part respective de la prédation et de l'agressivité dans la protection de la plante hôte contre les insectes défoliateurs. Parallèlement, nous voulions vérifier si une défense induite se retrouve pour les fourmis de myrmécophytes non encore testées et même chez une espèce arboricole dominante territoriale.

Ces travaux ont eu lieu en Guyane dans la zone située autour du barrage de Petit-Saut. Pour les tests sur la prédation nous avons utilisé des ouvriers de termites. Pour les tests de défense induite nous infligeons une entaille triangulaire aux feuilles à tester. Pour vérifier l'existence d'un recrutement, après découverte de la

blessure par une ouvrière nous comparons le nombre d'ouvrières présentes sur cette feuille avec celui d'ouvrières présentes sur une feuille témoin. Chaque expérience élémentaire dure 15 minutes avec un enregistrement toutes les 30 secondes (30 cas et 15 colonies pour chaque espèce).

Concernant l'espèce dominante territoriale, *Azteca chartifex*, nous avons répertorié les essences sur lesquelles elle pouvait installer ses nids principaux et comparé le résultat à la distribution des plantes situées 20 m avant et après, cela servant de référence. Le *Goupia glabra* héberge les nids de cette fourmi significativement plus souvent que s'il s'agissait d'un choix aléatoire. Il existe donc une forme de préférence vers certaines essences, comme montré chez les espèces dominantes territoriales africaines.

Attaque en groupe

Les ouvrières d'*A. bequaerti* réagissent aux vibrations transmises par le limbe de leur plante hôte, *Tococa guianensis* (*Melastomataceae*), lorsque la proie tombe sur la feuille. Elles vont directement attaquer en groupe, écartelant la proie. Par contre, les ouvrières d'*Azteca chartifex* ainsi que celles d'*A. alfari* et *A. ovaticeps*, deux espèces associées à *Cecropia obtusa* (*Cecropiaceae*) qui les loge dans des tiges creuses chassent en se déplaçant sur leur plante hôte. La détection des proies se fait par contact; elle est suivie par la saisie d'un appendice. Ces ouvrières découvreuses attirent leurs congénères à distance en émettant une phéromone d'alarme. Ces dernières, dès leur arrivée, saisissent à leur tour un appendice et tirent en arrière de sorte que la proie se trouve écartelée. Dans tous les cas la proie est tuée sans que les ouvrières utilisent leur sécrétion vulnérante (ce n'est pas un venin, car c'est sécrété par la glande pygidiale chez les *Dolichoderinae* et non pas par la glande à venin comme chez les autres sous-familles). Exceptionnellement un recrutement à longue distance est observé quand une ouvrière retourne au nid en déposant une piste chimique que des congénères vont suivre pour arriver à la proie. Alors que tous les termites tués ont été ramenés au nid pour y être mangés par les larves chez *Azteca chartifex* et *A. bequaerti*, un tiers est rejeté et passé « par-dessus bord » chez *A. alfari* et *A. ovaticeps*. Dans cette situation, un même comportement de départ conduit à une différence dans la destination des insectes tués, montrant ici une protection de la plante hôte à la fois par un comportement prédateur et par une forme d'agressivité.

Des proies de 13000 fois le poids d'une ouvrière

Placées côte à côte en marge des feuilles, les ouvrières d'*Azteca andreae* chassent à l'affût (photo 2). Quand un insecte se pose sur une feuille, les individus les plus proches se précipitent dessus et l'écartèlent. En arrivant sur une feuille, une grosse proie déclenche une forte vibration suivie de l'attaque simultanée de centaines d'ouvrières émettant leur phéromone d'alarme. Ainsi un flux d'ouvrières accourt de toutes parts, de sorte que la plus grosse proie notée, un criquet de 8,5 cm de longueur, pesait 12,96 gr, soit plus de 13000 fois le poids d'une ouvrière.



01

02

03

LÉGENDES DES PHOTOS 01 : fourmis *Azteca alfari* sur *Cecropia obtusa*, le « bois canon ». La plante fournit « le gîte et le couvert » aux fourmis : le gîte dans ses tiges creuses, et le couvert dans les corps nourriciers (corps de Müller) que l'on distingue sur la photo sous forme de petites sphères blanches riches en glycogène, une ressource énergétique. En échange, les fourmis débarrassent la plante de ses hôtes indésirables – en premier lieu les insectes herbivores – par une forme d'agressivité liée à la territorialité et exercée lors de « patrouilles » constantes sur la surface de la plante. La chasse, qui permet d'acquérir une ration protéique, remplit chez cette espèce ce rôle de manière accessoire. Ce mutualisme de territorialité est assez classique. Toutefois, les chercheurs ont découvert, à partir de recherches réalisées en Guyane, que les mutualismes plantes-insectes pouvaient être beaucoup plus complexes, fondés cette fois sur la quête de nourriture, où les fourmis déploient des stratégies de chasse très élaborées permettant la protection de la plante. **02 :** ouvrières à l'affût. **03 :** ouvrières en chasse sous une jeune feuille. Une guêpe noire a été capturée et est écartelée au centre du lobe de la feuille. En Guyane, la symbiose entre les fourmis du genre *Azteca* et l'arbre *Cecropia* (ou bois canon) est fréquente. Elle a été récemment le support d'une étonnante découverte : une espèce de fourmi (*Azteca andreae*) utilise le principe du « Velcro® » pour s'agripper fermement aux feuilles du *Cecropia* et pouvoir ainsi capturer de très grosses proies.

Photos : Alain Dejean

La défense induite a bien été montrée chez *Azteca bequaerti*, *A. alfari* et *A. ovaticeps*, ajoutant de nouveaux cas à ceux déjà répertoriés de fourmis associées à des myrmécophytes. Il est intéressant de noter que ce fut également le cas pour *Azteca chartifex*, donc une espèce arboricole à dominante territoriale, en particulier vis-à-vis du *Goupia glabra*, l'espèce la plus fréquemment choisie pour nidifier. Par contre, chez *Azteca andreae* une défense induite n'est pas notée, mais le comportement prédateur très élaboré pallie cette lacune.

En conclusion, la protection des plantes hôtes par les ouvrières des différentes espèces d'*Azteca* comparées dépend beaucoup du comportement prédateur. On notera qu'*Azteca bequaerti* est extrêmement bien adaptée à sa plante hôte, les ouvrières utilisant les vibrations des feuilles pour détecter la présence des proies. Toutefois chez *A. alfari* et *A. ovaticeps* nous avons fait apparaître la présence d'une forme d'agressivité où les insectes tués sont rejetés. Chez *Azteca andreae*, chez qui le comportement prédateur est très élaboré, la défense induite est quasiment inexistant, mais inutile. Cela peut aussi être à rapporter au fait que cette espèce est souvent considérée comme étant un parasite du mutualisme entre *Cecropia obtusa* et *A. alfari* ou *A. ovaticeps*. Enfin, nous avons montré l'existence d'une défense induite chez une espèce arboricole non-inféodée à un myrmécophyte.

SÉLECTION DE PUBLICATIONS ASSOCIÉES AU PROGRAMME

- Dejean A., Corbara B., Orivel J., Leponce M., « Rainforest Canopy Ants: the Implications of Territoriality and Predatory Behavior », *Functional Ecosystems and Communities*, n° 1, 2007, p. 105-120.
- Dejean A., Grangier J., Leroy C. et Orivel J., « Host Plant Protection by Arboreal Ants: Looking for a Pattern in Locally Induced Responses », *Evolutionary Ecology Research*, n° 10, 2008, p. 1225-1240.
- Dejean A., Grangier J., Leroy C. et Orivel J., « Predation and Aggressiveness in Host Plant Protection: a Generalization Using Ants of the Genus *Azteca* », *Naturwissenschaften*, n° 96, 2009, p. 57-63.
- Dejean A., Grangier J., Leroy C., Orivel J. et Gibernau M. « Nest Site Selection and Induced Response in a Dominant Arboreal Ant Species », *Naturwissenschaften*, n° 95, 2008, p. 885-889.
- Dejean A., Leroy C., Corbara B., Roux O., Céréghino R., Orivel J. et Boulay R. « Arboreal Ants Use the "Velcro® Principle" to Capture Very Large Prey », *PloS ONE*, 5:6, 2010, e11331.