

*Communauté française de Belgique*

FACULTE UNIVERSITAIRE DES SCIENCES AGRONOMIQUES DE GEMBLoux

Eco-éthologie de la fourmi arboricole *Dolichoderus bidens* (L.)  
(Hymenoptera : Dolichoderinae) en Guyane Française.

Année académique 2001-2002

Promoteur : **Prof. C. Gaspar**

Travail de fin d'études présenté par :

**Pablo Servigne**

En vue de l'obtention du grade légal  
d'Ingénieur Agronome  
Orientation Agronomie des Régions  
tropicales et subtropicales

© Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisé qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de la Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux.

Le présent document n'engage que son auteur.

## Avant propos

Ce mémoire est le fruit de si nombreuses collaborations qu'il serait aisé de remplir ces 80 pages de remerciements. Seulement, la rigueur scientifique et l'exigence académique m'obligent à parler d'une fourmi plutôt que d'exprimer la richesse des liens tissés au cours de ces derniers mois. L'extraordinaire pauvreté de ces quelques lignes n'enlève cependant rien à leur sincérité.

Je remercie donc toutes les personnes qui ont apporté leur contribution et su canaliser ma motivation, tout en faisant de cette expérience un vrai plaisir et non une formalité de fin de parcours, stressante et contraignante.

J'exprime toute ma reconnaissance et mes remerciements au Professeur Charles Gaspar (FUSAGx) pour avoir encadré ce mémoire et m'avoir initié à la myrmécologie. Sa patience, son exigence, sa confiance et ses conseils encourageants (si, si !) tout au long de ces années à Gembloux ont été pour moi source de motivation.

Je remercie aussi vivement le Docteur Bruno Corbara (Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand II) dont la très stimulante rencontre a été le point de départ de ce travail. Depuis, non content de venir spécialement en Guyane pour m'encadrer, il m'a fait bénéficier de ses conseils (depuis les quatre coins du globe) et transmis une Motivation qui n'est que le reflet de nos passions communes. Et ce n'est que le début...

Ma profonde gratitude au Professeur Alain Dejean (Université Paul Sabatier, Toulouse III) qui après m'avoir formé à la myrmécologie tropicale sur le terrain avec efficacité et bonne humeur durant d'intenses et trop courts séjours en Guyane, m'a aidé et conseillé à distance durant la rédaction.

Le Docteur Jérôme Orivel (Université Paul Sabatier, Toulouse III) a également largement contribué à ce travail aussi bien en Guyane qu'à Toulouse à travers une correspondance très abondante, une tonne de biblio, des conseils pertinents et ... énormément de patience. Merci "chef". J'espère sincèrement que ce travail constituera la première brique d'une collaboration longue et fructueuse.

Toute ma reconnaissance au Professeur Jean-Pierre Baudoin (FUSAGx) pour me faire l'honneur de présider le Jury de ce mémoire ainsi que pour ses conseils.

Les études de terrain en Guyane n'auraient pas été possibles sans le soutien du Dr Philippe Cerdan, myrmécologue, entomologiste et néanmoins directeur du Laboratoire Environnement de Petit Saut (HYDRECO-EDF), qui m'a fourni toute la logistique nécessaire durant quatre mois. Ces pensées vont aussi à toute l'équipe HYDRECO : Roland Aboïkoni, Carmise Antoinette, Benoît et Janick-Yves Burban, Jean-Philippe Champenois, Laurent Guillemet, Véronique Horeau, Caroline Pache, Cécile Reynouard, Sandrine Richard et Régis Vigouroux qui ont fait de ces quatre mois un moment agréable et efficace. Merci à tous.

Toujours sur le terrain, je remercie les myrmécologues en devenir, Laureline Rousson, Ariane Dor, Bérengère Lavabre et David Oudjani, ainsi que Andrea Dejean et le célèbre Professeur Denis Barabé pour sa chaleureuse présence au sein du "Grand Tout".

J'ai également bénéficié des conseils et de l'accueil généreux de Pascal Petronelli (CIRAD) à Paracou, Jean-Jacques De Granville et Françoise Crozier (IRD) à l'herbier de Cayenne pour la détermination des plantes.

Malgré la distance et grâce à une correspondance généreuse, les conseils et encouragements du myrmécologue Jacques Delabie (CEPLAC, Brésil) m'ont été d'une aide précieuse. Je l'en remercie.

De retour en métropole, les échantillons ont été extraits au Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée (LEEC) de Villeteuse (Paris XIII) sous les conseils de Damien Denis et Fabien Ravary et avec l'aimable autorisation du Prof. Pierre Jaisson. Qu'ils en soient vivement remerciés.

L'analyse proprement dite a eu lieu au Laboratoire d'Ecologie Terrestre de l'Université Paul Sabatier (Toulouse III), grâce à l'indispensable aide du Dr Jérôme Orivel. Je remercie Laureline, Ariane, Alain et Jérôme (encore eux !) pour leur accueil (et pour les gâteaux !).

A Gembloux, je tiens à remercier tous les membres du Service de Zoologie Générale et Appliquée et tout particulièrement le Dr Eric Haubruge et le Dr Sébastien Patiny, membres du Jury, Jeannine Bortels pour la bibliographie, Jacques Mignon pour "le déplacement" et Bernard Staquet, indispensable intermédiaire épistolaire.

J'adresse également ces remerciements au Dr Grégory Mahy pour faire parti du jury et pour m'avoir suivi dans mes hésitations depuis 2 ans.

Les photos au microscope électronique à balayage ont été réalisées grâce à l'aide désintéressée de Jean Dille et Roger D'Haens du département de Science des Matériaux et Electrochimie de l'ULB.

J'associerai également à ces quelques lignes : Pierre Jolivet (Paris), Maurice Leponce (IRSNB) ainsi que Janine Weulersse et Claire Villemans (Muséum de Paris) pour leur accueil, leur disponibilité, leur enthousiasme et l'aide bibliographique.

Ces quelques lignes s'adressent aussi à tous ceux qui de près ou de loin ont contribué à ce travail par leurs encouragements et les moments passés ensemble. Je pense tout particulièrement (dans le désordre) à Ferdinand Kombele, Thomas, Nadège, Matt, Nico, Nora, Arnaud G., Rachel, Benj, Jean-Gaël, Max, François, Arnaud L., Alex, Will, Rebecca, Jean-Noël, Desi, Louis, Seb, Tonio, Pistil, Nath, Samy, Julien Ayrolles ainsi que tous ceux que j'ai pu oublier.

Evidemment, je ne pourrais envisager quelconques remerciements sans penser à Denis Michez et Rachid Tahzima (C.I.), vecteurs quotidiens d'une maladie très grave et très contagieuse, la Motivation.

Enfin et surtout, je ne remercierai jamais assez ma famille et en particulier mes parents pour avoir soutenu mes projets depuis le début et m'avoir appris que sous les pavés, il y avait la plage. Qu'ils trouvent dans ce pavé toute ma reconnaissance.

Servigne P. (2002). *Eco-éthologie de la fourmi arboricole Dolichoderus bidens (L.) (Hymenoptera : Dolichoderinae) en Guyane Française*. Travail de fin d'études, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, 62 pp.

## RESUME

*Dolichoderus bidens* (L.), fourmi néotropicale arboricole polycalique fréquente en Guyane française, construit des nids en carton fin sous les limbes des feuilles des arbres et se nourrit essentiellement de miellat ou de sécrétions de nectaires extrafloraux. Suite à un inventaire des plantes abritant un nid et des plantes de lisière et à des expériences sur la protection de la fourmi vis à vis de son arbre-support, nous pouvons qualifier *D. bidens* de semi-spécifique. Les premières données sur les rythmes d'activité et le comportement prédateur révèlent que *D. bidens* possède certains traits des fourmis dominantes. La coccinelle *Thalassa saginata* (Mulsant) et les guêpes *Protopolybia emortualis* (De Saussure) et *P. duckei* (Du Buysson) peuvent vivre en association avec *D. bidens*, à l'intérieur ou à proximité des nids. Des analyses par chromatographie en phase gazeuse des substances cuticulaires de *D. bidens*, *T. saginata* et *Protopolybia* spp. montrent une ressemblance entre le couvain de la fourmi et les jeunes stades de la coccinelle. Les odeurs de l'adulte de la coccinelle et des adultes de guêpes sont différentes, ce qui confirme les observations de terrain.

Mots clés : *Dolichoderus bidens*, *Thalassa saginata*, *Protopolybia*, fourmis arboricoles, arbre-support, rythmes d'activité, prédation, substances cuticulaires, dominance.

## ABSTRACT

The neotropical arboricolous ant *Dolichoderus bidens* (L.) feeds on homopteran or extrafloral nectaries exudates and builds polycalic carton nests beneath the leaves. An inventory of host-trees species and protection experiences show a half-specificity of the ant. Activity rhythms and predatory behavior reveal some characteristics of *D. bidens* close to dominant ant species. The ladybird *Thalassa saginata* (Mulsant) and the wasps *Protopolybia emortualis* (De Saussure) and *Protopolybia duckei* (Du Buysson) live in association with this ant. Chromatographic analyses of cuticular compounds of *D. bidens*, *T. saginata* and *Protopolybia* spp. show resemblances between ant's brood and ladybird's. Adults profiles were different, which confirms field observations.

Key-words : *Dolichoderus bidens*, *Thalassa saginata*, *Protopolybia*, arboricolous ant, host-tree, activity rhythms, predation, cuticular compounds, dominance.

# TABLE DES MATIERES

<b>INTRODUCTION GENERALE .....</b>	<b>1</b>
PRESENTATION .....	1
INTERETS DE L'ETUDE .....	1
OBJECTIFS.....	2
<b>1 SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE.....</b>	<b>3</b>
1.1 LES FOURMIS.....	3
1.2 LES FOURMIS ARBORICOLES .....	5
1.2.1 Généralités.....	5
1.2.2 Adaptations à la vie arboricole.....	6
1.2.2.1 Alimentation .....	6
1.2.2.2 Nidification.....	9
1.2.2.3 Communications sonores.....	10
1.2.2.4 La glande métapleurale .....	10
1.2.2.5 Relation avec les plantes.....	10
1.3 LA MOSAÏQUE DES FOURMIS ARBORICOLES .....	11
1.3.1 Les fourmis dominantes .....	11
1.3.2 Les fourmis non-dominantes .....	13
1.3.3 Les fourmis co-dominantes .....	13
1.3.4 Les fourmis sub-dominantes.....	13
1.3.5 Définition de la Mosaïque des fourmis arboricoles .....	14
1.4 LA SOUS-FAMILLE DOLICHODERINAE.....	15
1.5 LE GENRE <i>DOLICHODERUS</i> LUND 1831 .....	15
1.6 <i>DOLICHODERUS BIDENS</i> (L.) .....	16
1.6.1 Description.....	17
1.6.2 Distribution géographique.....	18
1.6.3 Dominance.....	18
1.6.4 Comportement.....	18
1.6.5 Alimentation.....	19
1.6.6 Nidification .....	19
1.6.7 Relation avec les arbres.....	21
1.6.8 Interaction avec d'autres espèces.....	22
1.7 APPLICATIONS AGRONOMIQUES .....	24
1.8 CADRE GEOGRAPHIQUE.....	28
<b>2 RELATIONS AVEC L'ARBRE SUPPORT.....</b>	<b>31</b>
2.1 MATERIEL ET METHODES .....	31
2.2 RESULTATS .....	31
2.3 DISCUSSION.....	34

<b>3</b>	<b>RYTHMES D'ACTIVITE</b> .....	<b>36</b>
3.1	MATERIEL ET METHODES .....	36
3.2	RESULTATS .....	37
3.3	DISCUSSION.....	40
<b>4</b>	<b>PREDATION</b> .....	<b>42</b>
4.1	MATERIEL ET METHODES .....	42
4.2	RESULTATS .....	43
4.2.1	<i>Cas d'un termite</i> .....	43
4.2.2	<i>Cas d'un criquet</i> .....	45
4.2.3	<i>Cas de 30 termites</i> .....	47
4.3	DISCUSSION.....	49
<b>5</b>	<b>AROLIUM</b> .....	<b>51</b>
5.1	MATERIEL ET METHODES .....	51
5.2	RESULTATS .....	52
5.3	DISCUSSION.....	52
<b>6</b>	<b>ANALYSE DES SUBSTANCES CUTICULAIRES</b> .....	<b>53</b>
6.1	MATERIEL ET METHODES .....	53
6.1.1	<i>Echantillonnage</i> .....	53
6.1.2	<i>Chromatographie en phase gazeuse</i> .....	54
6.2	RESULTATS .....	54
6.3	DISCUSSION.....	57
<b>7</b>	<b>POLYCALIE &amp; POLYDOMIE : DISCUSSION</b> .....	<b>59</b>
<b>8</b>	<b>CONCLUSION</b> .....	<b>60</b>
<b>9</b>	<b>PERSPECTIVES</b> .....	<b>62</b>
<b>10</b>	<b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....	<b>63</b>
<b>11</b>	<b>ANNEXES</b> .....	<b>A</b>
	LISTE DES TABLEAUX.....	C
	LISTE DES FIGURES .....	D

*Je crois que je pourrai changer ma vie et aller vivre avec  
les animaux, ils sont si paisibles et fermes,  
Je suis là et je les regarde longuement, longuement,  
Leur condition ne les fait pas pester et gémir,  
Ils ne restent pas éveillés la nuit pour pleurer sur leurs  
péchés,  
Ils ne m'écœurent pas par les discussions sur leurs devoirs  
envers Dieu,  
Pas un n'est insatisfait, pas un ne connaît la démence de  
posséder des choses,  
Pas un ne proteste devant un autre, ni devant ses sem-  
blables qui vivaient des milliers d'années avant lui,  
Pas un n'est respectable, ni malheureux de par le monde.*

*WALT WHITMAN*

## INTRODUCTION GENERALE

### PRESENTATION

*Dolichoderus bidens* (L.)<sup>1</sup>, fourmi arboricole d'Amérique du Sud, construit des nids en carton fin sous les limbes des feuilles d'arbres. Selon la littérature, son alimentation se compose essentiellement de miellat ou de sécrétions de nectaires extrafloraux (Leston, 1978; Delabie, 1991; MacKay, 1993; Corbara *et al.*, 1999a, 1999b, 1999c, 2000). Les données sur son éventuel comportement prédateur sont inexistantes. Nous présentons ici une synthèse bibliographique complète de cette fourmi suivie de nouvelles données sur son écologie et des premiers résultats concernant le comportement de cette espèce fréquente en Guyane française.

### INTERETS DE L'ETUDE

On insiste de plus en plus sur la nécessité de rapidement répertorier, étudier et protéger les grands écosystèmes menacés de la planète et en particulier la forêt amazonienne (Wilson, 1992). Sachant que, dans la plupart des forêts tropicales du globe, les fourmis exercent une forte pression de prédation sur la faune et en particulier sur les arthropodes (Leston, 1975), une meilleure connaissance des communautés de fourmis arboricoles permettra à l'avenir de mieux gérer cet écosystème (sylviculture, biodiversité, protection et législation). Cette recherche fondamentale est d'autant plus importante que le rôle prépondérant des fourmis a souvent été délaissé par manque de repères taxonomiques (Agosti *et al.*, 2000).

*Dolichoderus bidens* est présente aussi bien dans le milieu naturel que dans certains milieux anthropisés. En effet, on la retrouve dans les plantations de cacaoyers ou de café au Brésil (Leston, 1978; Delabie, 1990; Delabie *et al.*, 1991; MacKay, 1993). Dans les cacaoyères, certaines fourmis ont un rôle de pollinisateur, d'autres, comme les fourmis défoliatrices *Atta* sp. et *Acromyrmex* sp. ou les fourmis qui entretiennent des hémiptères (*Azteca* sp., *Dolichoderus* sp., *Crematogaster* sp., *Solenopsis* sp. et *Cephalotes* sp.) sont considérées comme nuisibles (Silva, 1944, 1950,  *cité par* Majer & Delabie, 1993; Leston, 1973b). *D. bidens* ne pollinise pas les fleurs de cacaoyers, mais loge des hémiptères Membracides dans ses abris en carton (Winder, 1978; Delabie, 2001) et repousse les fourmis défoliatrices de leur territoire (Cherett & Jutsum, 1980; Jutsum *et al.*, 1981). Il en ressort un

---

<sup>1</sup> Pour ne pas surcharger le texte, la plupart des parrains seront repris en annexes (F, G).

intérêt agronomique direct à l'étude du comportement et de l'écologie de cette fourmi tant au niveau de la limitation des populations d'hémiptères que dans la maîtrise des fourmis défoliatrices.

La présente étude s'inscrit donc dans la lignée des recherches fondamentales effectuées sur les fourmis arboricoles des forêts tropicales et trouve un écho dans l'application à la protection des cacaoyères du Brésil.

## OBJECTIFS

Malgré les différents travaux taxonomiques faits sur *D. bidens* depuis sa description en 1758, sa distribution zoogéographique et son abondance, tout est encore à découvrir. Cette étude a pour objet d'approfondir l'écologie (relation avec l'arbre support), l'éthologie (rythmes d'activité, comportement prédateur) et d'apporter de nouvelles données sur les relations étroites que la fourmi entretient avec les guêpes *Protopolybia* spp. et la coccinelle *Thalassa saginata* (Mulsant).

En premier lieu, nous décrivons de manière qualitative et quantitative la relation avec l'arbre support. Nous avons voulu savoir si la fourmi favorisait un arbre en particulier lors du choix du site de nidification et si elle protégeait cet arbre de l'attaque des ravageurs.

D'un autre côté, la mesure des rythmes d'activité sur 24 heures constitue une première étape dans l'élaboration d'un modèle éthologique et dans l'approfondissement des connaissances sur la relation avec les guêpes *Protopolybia* spp.. Nous avons émis l'hypothèse que les guêpes et les fourmis vivaient ensemble en se tolérant l'une l'autre.

La troisième étape a été de mesurer et de décrire le comportement prédateur de *D. bidens*. Nous testons donc son comportement face à plusieurs situations de prédation et comparons avec les comportements des autres fourmis dominantes. La présence de pelotes adhésives aux tarsi (arolium) est une condition nécessaire à l'apparition de certains comportements prédateurs arboricoles. Nous observerons ces organes.

D'autre part, connaissant les étroites relations entre *D. bidens*, la coccinelle *T. saginata* et les guêpes *Protopolybia* spp., nous avons émis l'hypothèse que ces trois espèces possédaient les mêmes signaux de reconnaissance et partageaient leur territoire grâce aux médiateurs chimiques. La comparaison des odeurs cuticulaires des différents stades de chacune des trois espèces permettra de donner quelques éléments de réponse.

Ces résultats ajoutés aux connaissances actuelles permettront de discuter sur le statut de dominance de cette fourmi.

# 1 SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

## 1.1 LES FOURMIS

La famille des Formicidae est classée dans l'ordre des Hyménoptères, sous-ordre des Apocrites, section des Aculéates. Elle compte plus de 10 000 espèces réparties en 16 sous-familles, dont 8 se trouvent en région néotropicale (Bolton, 1994).

La distribution de cette famille est mondiale et s'étend du cercle polaire arctique aux terres les plus australes. Les seuls endroits dépourvus de fourmis sont l'Antarctique, le Groenland et quelques îles des océans atlantique et indien (Hölldobler & Wilson, 1990a).

Les fourmis sont des insectes dont les sociétés sont divisées en castes. Les reines pondent, les ouvrières stériles s'occupent de nourrir la fourmilière, d'entretenir le couvain ainsi que de construire le nid et les mâles sont présents uniquement à l'essaimage pour la reproduction.

Par leur petite taille, leur dominance numérique, leur diversité spécifique, la facilité d'élevage en laboratoire, leur sédentarité, la plasticité et l'abondance de leurs colonies, elles constituent de très bons organismes pour la recherche en écologie comportementale, en sociobiologie, en biogéographie et comme indices pour la mesure de la biodiversité (Hölldobler & Wilson, 1990a ; Agosti *et al.*, 2000)

La diversité spécifique des fourmis est importante et de loin supérieure aux autres insectes sociaux. Cette diversité leur a permis, au cours de l'évolution, d'occuper de nombreuses niches écologiques aussi bien dans le sol que dans la végétation (Hölldobler & Wilson, 1990a) comme en témoignent ces chiffres :

Tableau 1. Exemples de diversité spécifique chez les fourmis.

Lieu	Surface	Diversité	Référence
Désert (Arizona)	0,35 ha	37 espèces	Gaspar & Werner (1976)
Forêt équatoriale (Pérou)	un arbre	43 espèces (26 genres)	Wilson (1987)
Cacaoyère (Ghana)	250 m <sup>2</sup>	128 espèces (48 genres)	Room (1971)
Forêt équatoriale (Bornéo)	6 ha	524 espèces (73 genres)	Brühl <i>et al.</i> (1998)

En plus de cette diversité, leur importance écologique est considérable et résulte d'une longue évolution (Wheeler, 1910; Wilson, 1959; Baroni-Urbani, 1980; Mercier, 1999; Agosti *et al.*, 2000; Orivel, 2000). L'apparition de la socialité serait une cause de ce succès écologique. En effet, selon des estimations, les insectes sociaux représenteraient plus de 75 % de la biomasse totale d'insectes (Beck, 1971; Fittkau & Klinge, 1973, *cités par* Hölldobler & Wilson, 1990a). En ce qui concerne les fourmis, leur biomasse représenterait 10 à 15 % de la biomasse animale totale dans la plupart des écosystèmes terrestres ; et dans la canopée, 19 à 69,7% des espèces et 10 à 46 % de la biomasse des arthropodes arboricoles (Majer, 1993; Hölldobler & Wilson, 1990a; Stork & Blackburn, 1993; Davidson & Patrell-Kim, 1996). On estime, par exemple, à plus de 8 millions le nombre de fourmis contenu dans le sol d'un hectare de forêt amazonienne (Hölldobler & Wilson, 1990a). Elles jouent un rôle primordial dans l'écologie des sols en déplaçant plus de terre que les vers de terre ou les termites. Ce sont également les principales prédatrices d'insectes et d'invertébrés et d'importants vecteurs de dispersion des graines (Wilson, 1971; Hölldobler & Wilson, 1990a; Delabie *et al.*, 1991). Dans les écosystèmes gérés par l'Homme, elles peuvent être bénéfiques ou nuisibles. Par exemple, selon une estimation, dans les Alpes italiennes, les fourmis défendent les forêts contre l'invasion des insectes en détruisant 14 400 000 kg de proies vivantes en 200 jours d'activité (Pavan, 1961,  *cité par* Gaspar, 1965). A l'inverse, les fourmis défoliatrices champignonnistes des genres *Atta* et *Acromyrmex* sont les plus importants ravageurs phytophages d'Amérique Centrale et du Sud (Jutsum *et al.*, 1981; Hölldobler & Wilson, 1990a).

En forêt tropicale amazonienne, les fourmis constituent un groupe extrêmement important, tant par leur biomasse et leur nombre d'individus que par leur diversité (Wilson, 1959, 1987; Kusnezov, 1963; Room, 1971; Leston, 1973a, 1978; Tobin, 1991, 1995; Davidson & Patrell-Kim, 1996; Floren & Linsenmair, 1997; Brühl *et al.*, 1998; Orivel & Dejean, 1999). Dans ce contexte, nous pouvons diviser les fourmis en deux classes écologiques : les fourmis terricoles et les fourmis arboricoles. Le travail qui suit s'insère dans le cadre de l'étude des fourmis arboricoles de la canopée.

## 1.2 LES FOURMIS ARBORICOLES

### 1.2.1 Généralités

En forêt amazonienne, le milieu arboricole possède de nombreuses caractéristiques qui le distinguent du milieu terricole. C'est un environnement essentiellement tridimensionnel où la composante verticale a une importance considérable par rapport au sol. La fourmi est amenée à effectuer fréquemment des déplacements sur des surfaces verticales et lisses et à évoluer dans un environnement géométrique plus complexe (Richards, 1983, *cité par* Orivel, 2000; Tobin, 1995; Orivel & Dejean, 1999). C'est aussi un milieu généralement plus sec où la rétention en eau est bien moindre qu'au sol (à l'exception des sols suspendus et des jardins de fourmis) (Wilson, 1987; Hölldobler & Wilson, 1990a; Tobin, 1995; Davidson & Patrell-Kim, 1996; Davidson, 1997; Floren & Linsenmair, 1997; Orivel & Dejean, 1999; Orivel, 2000). L'intérieur de la forêt, plus sombre, reçoit peu de lumière directe et garde une température et une humidité relativement constante. A l'inverse, la partie supérieure de la strate arborée, les lisières, les chablis et les zones pionnières sont des milieux plus lumineux, soumis au vent et à des plus fortes variations de température et d'humidité (Tobin, 1995; Brühl *et al.*, 1998).

Au cours de l'évolution, les fourmis, d'origine terricole, se sont adaptées à la vie arboricole. Ces adaptations ont conduit les fourmis à établir des relations avec les plantes, majoritairement des angiospermes. La diversification de ces dernières a eu lieu après le crétacé, c'est à dire après l'époque de radiation adaptative maximale des Formicidae. Par conséquent, l'apparition de la vie arboricole est un caractère développé secondairement. (Malyshev, 1968, *cité par* Orivel, 2000; Beattie, 1985; Hölldobler & Wilson, 1990a; Brühl *et al.*, 1998; Orivel & Dejean, 1999).

Une fourmi "primitive" possède une morphologie proche des guêpes, un faible dimorphisme entre femelles et ouvrières, une faible fécondité des reines, un mode de fondation des colonies semi-claustral, une vie sociale moins développée (colonies peu peuplées), une structure archaïque du nid (utilisant des cavités préexistantes), un venin protéique, un mode de capture des proies solitaire et une absence d'échanges trophallactiques. De nombreuses espèces de la sous-famille des Ponerinae possèdent ces critères (Hölldobler & Wilson, 1990a; Peeters, 1997; Orivel & Dejean, 1999; Orivel *et al.*, 2001)

Les fourmis dites « évoluées » ont acquis un sens social plus développé, des structures de nids plus diversifiés, et diverses adaptations morphologiques leur permettant de survivre dans des milieux autres que le sol. Parmi ces fourmis, on retrouve des espèces terricoles

strictes, des espèces qui nidifient en milieu terricole et fourragent dans les arbres et des espèces arboricoles strictes (Kenne *et al.*, 1999).

La vie arboricole se retrouve le plus souvent au sein des sous-familles Myrmicinae, Dolichoderinae, Pseudomyrmecinae et Formicinae, qui sont également considérées comme les plus évoluées (Billen, 1986; Hölldobler & Wilson, 1990a; Orivel & Dejean, 1999).

Lors d'un échantillonnage dans la canopée Guyanaise, par exemple, Dejean *et al.* (1998d) ont recensé 82 espèces, appartenant à 5 sous-familles. Les résultats sont repris dans le tableau ci-dessous (Tableau 2).

Remarquons que la sous-famille des Ponerinae, considérée comme terricole et "primitive", est bien représentée dans cet échantillonnage. Ce résultat est à relativiser ; en effet, cette sous-famille contient un grand nombre d'espèces dont la majorité sont terricoles. Aussi, les Pseudomyrmecinae (12 %), exclusivement arboricoles sont des fourmis peu fréquentes, discrètes et ne sont représentées que par un faible nombre d'espèces.

Les auteurs ajoutent que si les Myrmicinae sont les mieux représentées en nombre d'espèces, les Dolichoderinae le sont en nombre de colonies (30,5 % des colonies)

Tableau 2. Répartition des espèces en sous-familles lors d'un échantillonnage en Guyane française (D'après Dejean *et al.*, 1998d).

Sous-famille	Nb d'espèces	Pourcentage relatif (en %)
Myrmicinae	25	30,5
Formicinae	18	22
Dolichoderinae	17	21
Ponerinae	12	14,5
Pseudomyrmecinae	10	12

### 1.2.2 Adaptations à la vie arboricole

Il existe relativement peu de documents sur les spécialisations morphologiques, physiologiques et comportementales des fourmis arboricoles (Tobin, 1995). On peut cependant dresser un aperçu des différentes adaptations qui les distinguent des autres fourmis et qui sont sans doute à l'origine de leur succès écologique dans la canopée.

#### 1.2.2.1 Alimentation

Malgré de nombreux cas d'oligophagie, leur régime alimentaire est plus varié que celui des fourmis terricoles (Tobin, 1995). Les ressources alimentaires provenant des plantes jouent un rôle capital dans l'écologie des fourmis arboricoles. Certaines espèces se nourrissent de

nectar provenant des nectaires extra-floraux (très fréquents en forêt tropicale) ou de miellat d'Hémiptères (Sous-ordres Sternorrhyncha & Auchenorrhyncha)<sup>1</sup>, eux-mêmes se nourrissant de la sève des plantes (cf. Photo 1, 2, Annexes A, B) (Jolivet, 1986; Dejean *et al.*, 1991; Tobin, 1991, 1995; Davidson & Patrell-Kim, 1996; Davidson, 1997; McKey *et al.*, 1999). Les fourmis arboricoles consomment en général une plus grande quantité de liquides que les fourmis terricoles. Ceci est facilité chez les sous-familles Dolichoderinae, Formicinae et Myrmicinae arboricoles (*Crematogaster* sp., tribu des Cephalotini) par la présence d'un proventricule rigide et passif (structure ayant normalement pour rôle de réguler musculairement le débit d'aliments du jabot social vers l'intestin médian) (cf. Figure 1). La passivité de cet organe permet également de transporter ces quantités de liquide sur de plus grandes distances, les zones de fourragement étant parfois fixes et loin du nid. Aussi, les sous-familles Dolichoderinae et Formicinae possèdent une cuticule plus fine, permettant une meilleure dilatation du gastre (Eisner, 1957; Davidson & Patrell-Kim, 1996; Orivel & Dejean, 1999).

Par ailleurs, plusieurs adaptations liées au manque d'azote sont apparues. En effet, l'azote est le facteur limitant dans l'alimentation des fourmis arboricoles (Beattie, 1985; Davidson & Patrell-Kim, 1996). L'obtention d'azote implique l'exploitation de volumes importants de liquides sucrés, moins riches en azote que les proies (Bentley, 1977; Beattie, 1985; Völkl *et al.*, 1999). L'adaptation du proventricule et la cuticule plus fine permet, en plus d'une meilleure efficacité du transport de liquides, un investissement moindre en protéines (Wheeler, 1910; Eisner, 1957; Davidson, 1997). Aussi, le venin produit par les Dolichoderines, les Formicines et le genre *Crematogaster* est de nature non-peptidique (Schmidt, 1986; Daloze *et al.*, 1987, 1991; Merlin *et al.*, 1992, cités par Orivel, 2000; Blum & Hermann, 1978; Davidson & Patrell-Kim, 1996; Orivel & Dejean, 1999).

Au niveau du comportement prédateur, les fourmis évoluées diffèrent des fourmis "primitive"s. Ces dernières, comme les Ponerinae, ont un régime alimentaire essentiellement prédateur, qu'il soit généraliste ou spécialiste (oligophage) (Hölldobler & Wilson, 1990; Orivel & Dejean, 1999). Par exemple dans le genre *Pachycondyla* (Ponerinae), on trouve de nombreuses espèces qui capturent la plupart des arthropodes rencontrés (prédateurs généralistes) et certaines espèces, comme *P. analis*, *P. crassinoda* et *P. marginata* sont

---

<sup>1</sup> L'ordre des Hémiptères est divisé en trois sous-ordres : Heteroptera, Sternorrhyncha et Auchenorrhyncha (D'après la nomenclature de Carver *et al.*, 1991, cité par Delabie, 2001). Les deux sous-ordres Sternorrhyncha et Auchenorrhyncha étaient regroupés sous le nom d'"Homoptères", dénomination très fréquente dans la littérature.

spécialisées dans la capture de termites (Hölldobler & Wilson, 1990; Leal & Oliveira, 1995; Dejean *et al.*, 1999c).

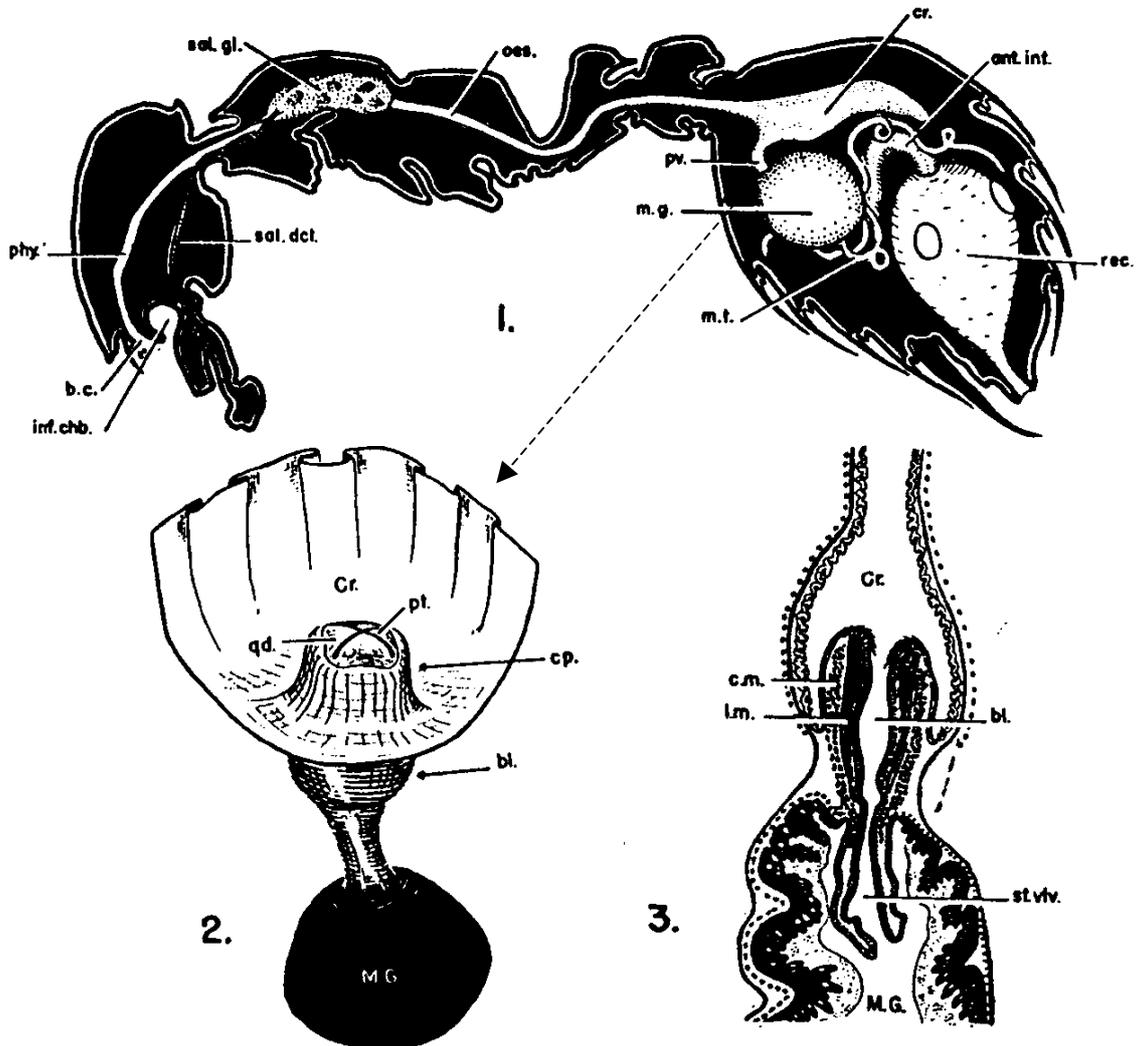


Figure 1. Appareil digestif de fourmi (1). Schéma de proventricule (2). Coupe longitudinale à travers un proventricule (3). Abreviations : *ant.int.*, intestin interneur ; *b.c.*, cavité buccale ; *cr.*, jabot social ; *inf.chb.*, chambre infrabuccale ; *m.g.*, estomac ; *m.t.*, tubes de malpighi ; *oes.*, œsophage ; *phy.*, pharynx ; *pv.*, proventricule ; *rec.*, rectum ; *sal.dct.*, canal salivaire ; *sal.gl.*, glande salivaire ; *bl.*, bulbe ; *cp.*, coupole ; *pt.*, portal ; *qd.*, quadrant ; *c.m.*, muscles circulaires ; *l.m.*, muscles longitudinaux ; *st.vlv.*, valve stomodaeale. (D'après Eisner, 1957).

La vie arboricole a permis l'apparition de stratégies alimentaires très diverses diminuant ainsi l'importance de la prédation et la reléguant au rang d'activité secondaire. La majeure partie de l'azote provient des produits d'origine végétale et en particulier des sécrétions d'hémiptères (Davidson & Patrell-Kim, 1996 ; Gaume *et al.*, 1998; Orivel & Dejean, 1999). La spécialisation de la prédation est donc absente chez les espèces arboricoles parceque les fourmis "primitive"s sont peu fréquentes dans ce milieu et à cause de l'absence de proies

abondantes constituant des sources alimentaires durables (Lévieux, 1977; Beattie, 1985; Dejean & Corbara, 1990; Hölldobler & Wilson, 1990a; Dejean & Lachaud, 1992; Orivel & Dejean, 1999; Orivel, 2000). Bien que les fourmis arboricoles aient évolué vers des besoins plus faibles en azote que les fourmis terricoles, certaines espèces utilisent donc encore les proies animales pour combler ces besoins (Dejean & Corbara, 1990; Hölldobler & Wilson, 1990a; Orivel & Dejean, 1999).

Les liquides sucrés sont riches en énergie par rapport aux nutriments azotés. Aussi, l'ingestion importante de sucres permet de maintenir une densité de fourmis plus grande, et permet d'évoluer vers des stratégies de prédation très coûteuses en énergie. Les fourmis peuvent alors trouver suffisamment de proies pour se nourrir même si la densité de proies y est faible. (McKey *et al.*, 1999; Davidson, 1997; Orivel & Dejean, 1999; Dejean & Corbara, 2002).

Enfin, quelques rares espèces arboricoles sont très spécialisées dans leur régime alimentaire. Citons par exemple un cas de symbiose entre les fourmis du genre *Azteca* et la plante *Cecropia* sp. (Cecropiaceae) dont les sécrétions (corps de Müller) leur servent de nourriture ; ou encore certaines espèces de la tribu des Cephalotini (Myrmicinae) et de la sous-famille des Pseudomyrmecinae qui se nourrissent exclusivement de pollen (Hölldobler & Lumsden, 1980; Hölldobler & Wilson, 1990a; Davidson, 1997; Orivel & Dejean, 1999).

#### 1.2.2.2 Nidification

En milieu arboricole, le nombre de sites de nidification est limité. On distingue trois types de nidification (Buckley, 1982; Beattie, 1985; Jolivet, 1986; Hölldobler & Wilson, 1990a; Orivel & Dejean, 1999) :

- *Les cavités préexistantes dans le bois, l'écorce ou les sols suspendus.* Limités en nombre, ils rendent la recherche de nids aléatoire et opportuniste et ne permettent pas l'installation de colonies importantes.
- *Les nids élaborés en carton ou en soie* indépendants de toute structure préexistante. Ils sont très coûteux en énergie mais apportent les avantages du choix du site de nidification (proche des sources de nourriture ou en relation avec certaines plantes), une durée de vie plus longue, le polycalisme (nids multiples) et une taille de colonie plus importante.
- *Les domaties*, structures spécialisées des plantes (tiges, feuilles, tubercules, épines, etc.) qui permettent à la fourmi de se loger et d'entretenir avec son hôte une relation de mutualisme.

### 1.2.2.3 Communications sonores

La production de signaux sonores par tapotements (tambourinage) se rencontre chez les genres *Dolichoderus* (Dolichoderinae), *Camponotus* (Formicinae), *Oecophylla* (Formicinae) et *Polyrhachis* (Formicinae), dont la majorité des espèces sont arboricoles (Markl, 1973, cité par Hölldobler & Wilson, 1990a; Orivel & Dejean 1999). Ces espèces construisent le plus souvent des nids en carton au travers duquel la dispersion des vibrations est plus efficace qu'au sol. Ces signaux jouent un rôle notamment dans l'alarme, le recrutement et les comportements sexuels (Hölldobler & Wilson, 1990a).

### 1.2.2.4 La glande métapleurale

Les genres de Formicinae arboricoles *Camponotus*, *Dendromyrmex*, *Oecophylla* et *Polyrhachis* ont secondairement perdu la glande métapleurale (Hölldobler *et al.*, cité par Orivel & Dejean 1999). Cette glande, située de part et d'autre du métathorax (cf. Figure 2), sécrète des substances antibiotiques qui permettent aux fourmis de se prémunir contre la pression pathogène des micro-organismes, plus forte dans le sol qu'en milieu arboricole.

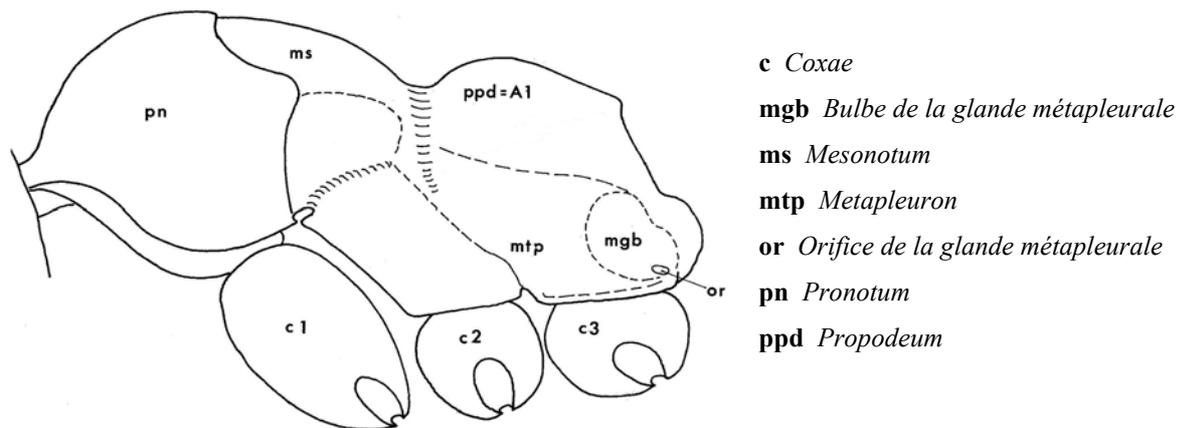


Figure 2. Schéma des caractéristiques morphologiques d'un thorax de fourmi. (D'après Bolton, 1994)

### 1.2.2.5 Relation avec les plantes

Enfin, la vie arboricole a également permis des coévolutions entre fourmis et plantes. Le régime alimentaire de nombreuses espèces de fourmis arboricoles leur permet d'atteindre des densités de population élevées. Ce faisant, elles maintiennent les populations d'insectes phytophages à des niveaux assez bas. Grâce à la diversité des communautés de fourmis et de plantes impliquées dans cet écosystème, de nombreux cas de mutualismes de protection lâches sont apparus. Certains ont évolué de façon plus intime, créant ainsi des symbioses (parasitisme et mutualisme) très spécialisées entre fourmis et plantes. Ces dernières, appelées

« myrmécophytes » ont développé des structures spécialisées pour abriter les fourmis (domaties) et les nourrir (nectaires extra-floraux ou corps de Müller dans le cas des associations *Azteca-Cecropia*) (Beattie, 1985; Davidson *et al.*, 1988; Davidson & McKey, 1993; McKey *et al.*, 1999).

Grâce à un changement de régime alimentaire, des relations étroites avec les plantes, une adaptation de la structure des nids et des adaptations morphologiques, les fourmis ont colonisé le milieu arboricole. Chaque espèce trouve donc sa place au sein de l'écosystème, interagissant avec son environnement, avec les individus de sa propre espèce ou avec d'autres organismes et formant une distribution spatiale complexe.

### **1.3 LA MOSAÏQUE DES FOURMIS ARBORICOLES**

Wilson (1958) fut le premier à décrire une distribution "en patches" des fourmis arboricoles en forêt tropicale. La notion de mosaïque est apparue plus tard à la suite d'études sur les plantations de cacao du Ghana (Room, 1971; Majer, 1972, 1976; Leston, 1973a; Jackson, 1984). Mais pour comprendre la notion de mosaïque, il convient de définir préalablement la dominance.

#### ***1.3.1 Les fourmis dominantes***

Les fourmis *dominantes* se caractérisent par une forte agressivité, une forte territorialité intra- et inter-spécifique, la formation de colonies populeuses, la capacité de fourrager sur une large gamme de végétation et la construction de nids indépendants d'une structure fournie par l'arbre. Cela se traduit par une défense absolue du territoire, rendu possible par des déplacements rapides, une activité durant tout le cycle du nyctémère et une très forte agressivité des individus. Elles représentent une importante biomasse, une faible diversité spécifique et appartiennent presque exclusivement aux sous-familles Formicinae, Dolichoderinae et Myrmicinae (Room, 1971; Majer, 1972, 1976; Leston, 1973a, 1975; Jackson, 1984; Hölldobler & Wilson, 1990a; Majer *et al.*, 1994; Davidson & Patrell-Kim, 1996; Dejean *et al.*, 1998d; Djieto-Lordon & Dejean, 1999a; Mercier, 1999; Orivel & Dejean, 1999; Orivel, 2000).

Davidson (1997, 1998) précise la notion de dominance en distinguant :

- *La dominance numérique* : Prédominance d'une espèce en terme de nombre d'individus et de biomasse au sein d'une communauté de fourmis.
- *La dominance comportementale* : Dominance de la compétition interspécifique grâce à une supériorité au combat et/ou un meilleur recrutement.
- *La dominance écologique* : Combinaison de la dominance numérique et la dominance comportementale.

Tableau 3. Genres auxquels appartiennent les principales espèces arboricoles dominantes. (Room, 1971; Majer, 1972, 1976, 1993; Leston, 1973a, 1978; Adis et al., 1984; Majer & Camer-Pesci, 1991; Adams, 1994; Dejean et al., 1994, 1997, 1999; Majer et al, 1994; De Meseiros et al., 1995, Davidson & Patrell-Kim, 1996; Floren & Linsenmair, 1997; Orivel et al., 1998; cités par Orivel, 2000)

Sous-famille	Genre	Région(s) géographique(s) où le genre fait partie des fourmis arboricoles dominantes
Formicinae	<i>Camponotus</i>	néotropicale, orientale
	<i>Oecophylla</i>	néotropicale, orientale, australienne
	<i>Plagiolepis</i>	orientale
Dolichoderinae	<i>Azteca</i>	néotropicale
	<i>Dolichoderus</i>	néotropicale, orientale
	<i>Technomyrmex</i>	afrotropicale, orientale
Myrmicinae	<i>Crematogaster</i>	afrotropicale, néotropicale, orientale
	<i>Myrmicaria</i>	orientale
	<i>Atopomyrmex</i>	afrotropicale
	<i>Tetramorium</i>	afrotropicale
	<i>Wasmannia</i>	néotropicale
	<i>Cephalotes</i>	néotropicale
	<i>Monomorium</i>	afrotropicale
	<i>Paratrechina</i>	afrotropicale
<i>Pheidole</i>	afrotropicale	

Les fourmis dominantes sont à la fois prédatrices et consommatrices de nectar provenant de nectaires extra-floraux et de miellat d'Hémiptères. Grâce à l'ingestion de grandes quantités de liquides sucrés, l'énergie n'est plus un facteur limitant et leur permet d'augmenter la taille des colonies ainsi que leur forte agressivité. Celle-ci leur sert à garder les territoires de fourrage ou de chasse, les sites de nidification, la plante hôte ou encore des populations entretenues d'hémiptères (Hölldobler & Wilson, 1990a; Delabie *et al.*, 1991; Davidson & Patrell-Kim, 1996; Davidson, 1997, 1998; Orivel & Dejean, 1999).

Leur abondance et leur importante biomasse (souvent plus importante que l'ensemble des proies potentielles) apparaît contradictoire pour des consommateurs secondaires (Tobin, 1991). En réalité, les fourmis dominantes seraient avant tout des consommateurs primaires se

nourrissant essentiellement de nectar et de miellat d'Homoptères (Tobin, 1994, *cité par* Orivel & Dejean, 1999). Cette affirmation tend à être confirmée sur le terrain par l'observation de populations d'Hémiptères entretenus très importantes (comparable au nombre de fourmis) (Dejean *et al.*, 1991, 2000; Dejean & Gibernau, 2000) et par la constitution de leurs tissus significativement plus faible en isotope  $^{15}\text{N}$  (par rapport au  $^{14}\text{N}$ ) qui a la particularité de se trouver dans les tissus animaux et de s'accumuler avec les niveaux trophiques (Davidson & Patrell-Kim, 1996).

Aussi, les avantages liés à la construction des nids en carton ou en soie indépendant de toute structure préétablie (fournie par l'arbre) donnent à l'espèce un caractère de dominance. C'est le cas pour le genre africain *Crematogaster* et les genres néotropicaux *Azteca* et *Dolichoderus* (Kenne *et al.*, 1999; Orivel & Dejean, 1999).

Chaque fourmi dominante possède "son cortège de non-dominantes" (Corbara *et al.*, 1999b).

### **1.3.2 Les fourmis non-dominantes**

Les fourmis *non-dominantes* forment de petites sociétés souvent discrètes et peu agressives qui sont tolérées par les dominantes à condition qu'elles n'entrent pas en compétition alimentaire ou spatiale avec ces dernières. Elles logent dans des branches creuses, des épiphytes ou des domaties (Room, 1971; Majer, 1972, 1976; Leston, 1973a; Hölldobler & Wilson, 1978, 1990; Dejean *et al.*, 1998; Kenne *et al.*, 1999) et possèdent un comportement prédateur solitaire (Dejean & Corbara, 1990 ; Orivel *et al.*, 2000 ; Djieto-Lordon *et al.*, 2001). C'est le cas par exemple de la très discrète sous-famille des Pseudomyrmecinae, représentée par le genre *Pseudomyrmex*.

### **1.3.3 Les fourmis co-dominantes**

On parle de *co-dominantes* lorsque deux espèces dominantes cohabitent, généralement grâce à des rythmes d'activité complémentaires (Leston, 1973a; Majer, 1976; Dejean *et al.*, 1994, 1998). La compétition interspécifique s'en trouve réduite.

### **1.3.4 Les fourmis sub-dominantes**

Les *sub-dominantes* sont des espèces qui peuvent acquérir un statut de dominante sous certaines conditions, par exemple un environnement devenu plus favorable (Majer, 1976; Dejean *et al.*, 1994).

### 1.3.5 Définition de la Mosaïque des fourmis arboricoles

L'ensemble des espaces occupés par les territoires des colonies de fourmis dominantes (ajouté à un facteur attractif des plante-supports) forme une structure tridimensionnelle appelée *mosaïque des fourmis arboricoles*.

Certaines fourmis dominantes influencent fortement la distribution et le nombre des autres insectes de la forêt tropicale (Leston, 1975). De ce fait, la mosaïque représente d'importantes forces d'organisation et d'évolution pour de nombreux taxons au sein des écosystèmes tropicaux naturels (Jackson, 1984).

C'est un système dynamique dont la mise en place se fait lentement et progressivement (Orivel, 2000; Dejean & Corbara, 2002). En mettant du temps à s'installer, la mosaïque est beaucoup moins bien définie dans les zones pionnières et perturbées (lisières, bords de rivières, forêts secondaires) que dans les écosystèmes plus vieux et stables (fonction de l'âge des formations) (Dejean *et al.*, 1994; Floren & Linsenmair, 1997; Lawton *et al.*, 1998; Orivel, 2000).

Une telle forme de distribution spatiale ne se retrouve pas au sol. Plusieurs raisons sont avancées pour expliquer cela. Premièrement, plus les ressources sont riches, plus il y a des bénéfices à la défendre. Or les élevages d'hémiptères sont d'importantes sources de nourriture permanentes. Deuxièmement, au sol, la densité des fourmis est importante et rend la défense du territoire moins rentable. Troisièmement, la capacité à défendre son territoire requiert une sophistication comportementale considérable que seules les fourmis évoluées ont acquises (Hölldobler & Wilson, 1978; Jackson, 1984)

Cette structure typique des forêts intertropicales, est absente en milieu tempéré à cause de l'impossibilité de nidifier dans les arbres en hiver. Elle peut cependant être absente de certaines zones intertropicales par manque de colonies dominantes suffisamment populeuses (Majer, 1993).

A cause du manque de méthodes d'échantillonnages en milieu arboricole et de la difficulté d'accéder à la canopée, les fourmis de la mosaïque ont été moins étudiées que les fourmis du sol (Agosti *et al.*, 2000). Le *Radeau des Cimes* est un des rares moyens d'échantillonner les fourmis arboricoles en permettant un accès direct à la strate la plus haute de la canopée. Un autre moyen d'étudier cette mosaïque est de s'intéresser aux espèces de lisière, beaucoup plus faciles d'accès.

Les résultats du Radeau des Cimes 1998 en Guyane montrent que la moitié des arbres abritant des fourmis ne contiennent qu'une seule espèce, un quart sont occupés par deux espèces et seulement un sixième par trois espèces ou plus (Dejean *et al.*, 1998). Trois Dolichoderinae (*Azteca instabilis*, *Dolichoderus quadridenticulatus* et *Azteca chartifex*) ont été considérées comme dominantes.

#### 1.4 LA SOUS-FAMILLE DOLICHODERINAE

La sous-famille Dolichoderinae Forel 1878 est une des plus importantes sous-familles de Formicidae, elle compte un millier d'espèces qui se divisent en 22 genres et possède une distribution mondiale dont la plus grande diversité se trouve en région néotropicale, paléotropicale et en Australie (Hölldobler & Wilson, 1990a; Shattuck, 1992).

Les espèces de Dolichoderines construisent leur nid aussi bien dans le sol que dans du bois mort ou dans des nids en carton (Shattuck, 1992). Elles n'ont pas d'aiguillon (ou alors ce dernier est vestigial et non fonctionnel). Malgré cela les communications et la défense chimiques sont très utilisés chez les Dolichoderines. En effet, la glande pygidiale, très développée, sert de principale source de substances défensives et d'alarme alors que les phéromones de piste sont sécrétées par la glande de Pavan (structure unique chez les Dolichoderinae et les Aneuretinae) (Blum & Hermann, 1978; Billen, 1986).

Bien adaptée à la vie arboricole et très présente dans la canopée (Wilson, 1987; Tobin, 1991; Floren & Linsenmair, 1997), nous la retrouvons en Guyane française surtout dans les zones de lisière ou dans la partie supérieure de la canopée, là où l'ensoleillement est le plus élevé et la végétation en forte croissance. Elles y trouveront une plus grande disponibilité en ressources alimentaires (élevage d'Homoptères et nectaires extra-floraux) (Orivel & Dejean, 1999). En Guyane française donc, les genres *Azteca*, *Dolichoderus*, *Dorymyrmex*, *Forelius*, *Linepithema* et *Tapinoma* ont été recensés (Shattuck, 1992 ; Delabie, comm. pers.). Dans la forêt, les genres arboricoles (*Azteca* et *Dolichoderus*) sont très présents (Kusnezov, 1963; Shattuck, 1992; MacKay, 1993).

#### 1.5 LE GENRE *Dolichoderus* Lund 1831

C'est le plus important de la sous famille (154 sp. dans le monde) et possède une histoire taxonomique complexe et confuse (Shattuck, 1992; MacKay, 1993) (cf. Annexe E). Le critère de reconnaissance de ce genre est le développement d'une extension antérolatérale sur l'hypostoma et une marge antéromédiane convexe sur le mesosternum (Shattuck, 1992).

Sa distribution est mondiale (cf. Figure 3). Absent en Afrique, on le trouve particulièrement dans le nouveau monde du sud du Canada au sud du Brésil, dans l'ancien monde en Europe, en Asie du Sud-Est, Japon et Sud de l'Australie (Shattuck, 1992; Wilson, 1959). En Guyane, et plus précisément en forêt guyanaise, ce genre est diversifié, on y recense pour l'instant 13 espèces (Delabie, comm. pers.) : *D. gagates*, *D. omacanthus*, *D. debilis*, *D. bispinosus*, *D. laminatus*, *D. lutosus*, *D. diversus*, *D. quadridenticulatus*, *D. bidens*, *D. inpai*, *D. attelaboides*, *D. imitator*, et *D. decollatus*.

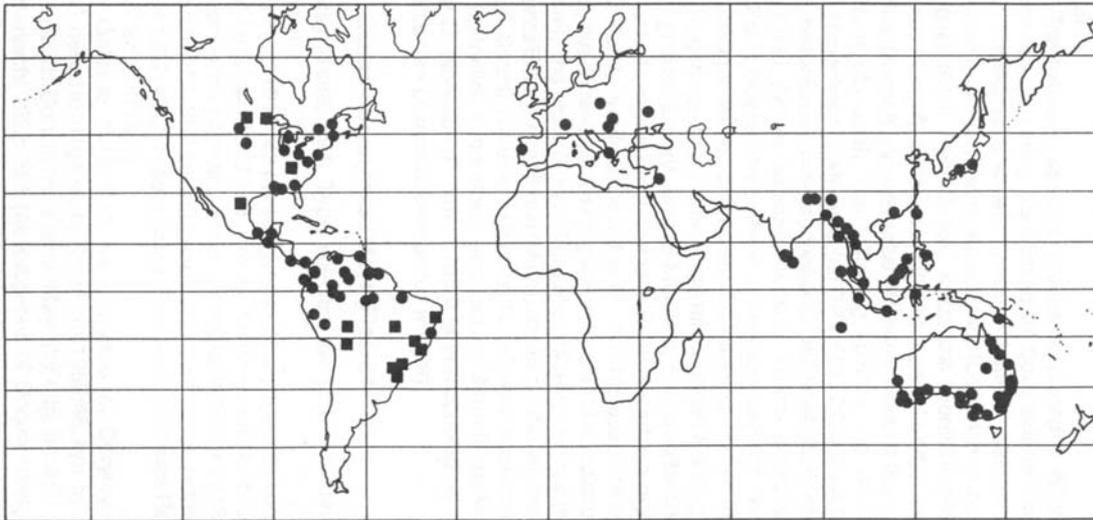


Figure 3. Distribution du genre *Dolichoderus*. (D'après Shattuck, 1992)

La révision du genre par MacKay (1993) se limite aux espèces néotropicales. Il y dénombre 64 espèces, réparties en 12 complexes d'espèces : *attelaboides*, *bidens*, *bispinosus*, *debilis*, *decollatus*, *diversus*, *imitator*, *laminatus*, *lugens*, *quadripunctatus*, *rugosus* et *shattucki*. Tous les complexes sont arboricoles sauf *quadripunctatus*.

Le complexe d'espèces *bidens* comprend 7 espèces : *D. abruptus*, *D. bidens*, *D. cogitans*, *D. ferrugineus*, *D. primitivus*, *D. quadridenticulatus* et *D. spurius*. C'est le complexe le plus difficile du point de vue taxonomique.

### 1.6 *Dolichoderus bidens* (L.)

La systématique de *D. bidens* a été remaniée de nombreuses fois depuis sa description en 1758. Les dernières révisions de Shattuck (1992) et MacKay (1993), comprenant des clés de détermination, des cartes de distribution et les descriptions des espèces, sont toujours d'actualité. En effet, depuis 10 ans, aucune nouvelle espèce n'a été recensée en région néotropicale et aucun travail taxonomique n'a été fait sur ces groupes (Delabie, comm. pers.). Dès lors, il apparaît pertinent d'utiliser ces ouvrages comme base systématique.

L'ouvrière de l'espèce *D. bidens* a été décrite en 1758 par Linné sous le nom de *Formica bidens*. C'est une espèce très variable morphologiquement (couleurs, taille, etc.), si bien qu'elle a été divisée à plusieurs reprises en variétés (Mann, 1916). Toutes les variétés, aujourd'hui regroupées en une espèce, se distinguent des espèces proches par sa tête allongée et fortement sculptée et sa coloration très sombre (MacKay, 1993).

Le tableau suivant retrace l'historique de sa taxonomie.

Tableau 4. Historique de *D. bidens* (d'après Bolton, 1995).

1758 (Linné)	Description de <i>Formica bidens</i>
1862 (Mayr)	<i>Hypoclinea bidens</i>
1893 (Della Torre)	<i>Dolichoderus bidens</i>
1894 (Emery)	<i>Dolichoderus (Hypoclinea) bidens</i>
1951 (Wheeler)	Description de la larve
1972 (Kempf)	<i>Hypoclinea bidens</i>
1992 (Shattuck)	<i>Dolichoderus bidens</i>
1993 (MacKay)	Description de la reine et du mâle.

### 1.6.1 Description

*Dolichoderus bidens* (L.) est une fourmi de taille moyenne (environ 1cm), noire à brun foncé. Sa tête est très foncée, allongée, fortement sculptée. Les angles du propodeum sont très prononcés, le pétiole est fin de profil et possède deux dents bien marquées sur la partie postérieure du nœud. Des setae érigés se retrouvent partout sur le corps et surtout sur le gastre où ils sont jaunâtres ou dorés. La couleur du corps peut varier de noire à rouille et habituellement, la tête, le mesosoma et les pattes sont rouge-brun foncé (MacKay, 1993).

Bien que très variable morphologiquement, l'espèce est monomorphe, il n'existe pas de différences de castes entre ouvrières (Corbara, comm. pers.).

L'essaimage n'a jamais été décrit, mais les captures d'ailés ont été recensées de Mars à Décembre (MacKay, 1993; Obs. pers.).



Figure 4. *Dolichoderus bidens* (L.).  
(Source : Internet)

### 1.6.2 Distribution géographique



*D. bidens* ou « Formiga de bode » (en Brésilien), est une fourmi relativement commune dans les lisières des forêts d'Amazonie (MacKay, 1993). Elle se retrouve dans la partie septentrionale de l'Amérique du Sud, en Colombie, Equateur, Pérou, Bolivie, Venezuela, les Guyanes, Trinidad et au Brésil (Mann, 1916; Kusnezov, 1963; Kempf, 1972; MacKay, 1993).

Figure 5. Carte de distribution de *D. bidens*.  
(D'après MacKay, 1993)

### 1.6.3 Dominance

*D. bidens* est considérée par Delabie *et al.* (1991) comme une fourmi non-dominante et par Leston (1978), Dejean *et al.* (1998) et Orivel (2000) comme dominante. Nous discuterons de ce statut à la fin de ce travail.

### 1.6.4 Comportement

Très peu d'études portent sur le comportement de *Dolichoderus bidens*. Nous ne disposons que d'observations peu précises et sporadiques de certains auteurs.

Lorsqu'on provoque une alarme (vibration de la branche support ou destruction du nid), les ouvrières s'enfuient ou se dissimulent dans le nid (Delabie *et al.*, 1991). Ce comportement n'a pas été observé sur le terrain. En cas de perturbation, de nombreuses ouvrières sortent des calies et parcourent les branches et le nid à vive allure adoptant un comportement agressif. Quelques unes remontent les branches pour alerter les autres calies un peu plus éloignées. Une minute après, cela dépend de l'intensité de l'alarme, toutes les calies, sont en alerte (Obs. pers.). Son agressivité s'exprime par des morsures et une application de venin de contact, sans danger pour l'homme.

Ce qui distingue plus particulièrement cette espèce, c'est la capacité d'émettre un claquement sec résultant du choc de l'abdomen contre le support (calies ou feuilles) (Delabie *et al.*, 1991; Corbara *et al.*, 1999). Ce tapotement émet alors un bruit ressemblant à la pluie

tombant sur le feuillage. C'est un phénomène assez courant chez les Dolichoderinae (Hölldobler *et al.*, 1990, Orivel, 1999).

### **1.6.5 Alimentation**

Son alimentation liquide se compose essentiellement de miellat d'Hémiptères (Sternorrhyncha, Auchenorrhyncha) sur des branches de zones ouvertes (proche du nid, voire dans les calies) et de sécrétions de nectaires extra-floraux (Leston, 1978; Winder *et al.*, 1978; Delabie, 1990, 2001; Delabie *et al.*, 1991; MacKay, 1993; Corbara *et al.*, non publié). Forel (1912) remarque que *D. bidens* entretient des Tettigomètres rayés (Fulgoromorpha, Fulgoroidea, Tettigometridae). Leston (1978) dénombre au moins 5 espèces de membracides entretenues par ces fourmis et estime son aire de fourragement à 15 m de rayon autour du nid. *D. bidens* fourrage également au sol (Durou, 1999; Obs. pers.). Les données sur son alimentation solide et son éventuel comportement prédateur sont inexistantes.

### **1.6.6 Nidification**

Dans la littérature, la *polydomie* et la *polycalie* sont souvent synonymes et désignent la situation dans laquelle les individus d'une même colonie occupent plusieurs nids (Wilson, 1971; Hölldobler & Wilson, 1990a; Davidson, 1998). Cependant, il existe des définitions différentes pour ces deux termes (Pisarski, 1973; Delabie *et al.*, 1991) rendant la situation confuse et créant un débat ouvert.

Les sociétés de *D. bidens* sont considérées à la fois comme polydomiques (Delabie *et al.*, 1991) et polycaliques (Corbara *et al.*, 1999a, 2000). Dans la suite de ce travail, nous utiliserons par convention, le terme de *polycalie* pour désigner les nids multiples de *D. bidens*. Nous discuterons de ces définitions dans le dernier chapitre.

Les nids polycaliques sont relativement communs parmi les fourmis arboricoles tropicales et pourraient avoir précédé les associations fourmi-épiphytes d'un point de vue évolutif (Davidson, 1988). Ils constituent une adaptation à leur mode d'alimentation et à leur environnement et présentent des avantages multiples (Baroni, 1980; Hölldobler & Lumdsen, 1980; Delabie *et al.*, 1991; Davidson, 1997; Orivel et Dejean, 1999) :

- diminution du risque d'extinction de la fourmilière,
- optimisation de l'espace de nidification parla redistribution du poids et du volume de la population selon la capacité de support de la plante hôte,

- augmentation de l'efficacité de l'approvisionnement et exploitation rationnelle des ressources alimentaires (homoptères et proies diverses sur le feuillage),
- diminution du coût énergétique de la défense et du transport.

Une société polycalique peut être monogyne ou polygyne. Dans le premier cas, le polycalisme serait considéré comme une adaptation pour mieux dominer le milieu alors que dans le deuxième, il serait avant tout un moyen plus efficace de reproduction et de dispersion (la société se reproduisant par "bouturage" des fourmilières "mères" en fourmilières "filles" (Pisarski, 1973; Hölldobler & Wilson, 1990a).

*D. bidens* construit des nids multiples dans le feuillage des arbres en lisière de forêt, en forêt secondaire ou dans la strate la plus haute de la canopée (Leston, 1978; Delabie *et al.*, 1991; Dejean *et al.*, 1997, 1998, 2000; Corbara, 1999). *D. bidens* est donc apparemment héliophile. Les nids recensés en Guyane font état de colonies aux effectifs modestes (de quelques centaines à quelques milliers d'ouvrières (Corbara *et al.*, 1999a, 2000; Obs. pers.)

Les nids sont constitués d'une fine pellicule de carton qui recouvre la face dorsale des feuilles (cf. photo 3, Annexe A). Ces dernières sont souvent légèrement enroulées et protègent les fourmis des intempéries (Leston, 1978; Davidson, 1988; Corbara *et al.*, 1999a). Les nids sont fabriqués avec des débris organiques ou de la pulpe de bois cimentés par des sécrétions des glandes maxillaires (Wheeler, 1910; Corbara *et al.*, 1999, 2000). On cite par exemple les fibres d'un chaton filamenteux de roseau (Forel, 1912).

Les calies ne comportent généralement qu'une petite ouverture en forme de fente plus ou moins arrondie située au niveau du pétiole ou de la nervure centrale de la feuille (Delabie *et al.*, 1991; Corbara *et al.*, 1999a).

Les nids sont recensés sur de nombreuses espèces de plantes et se situent soit sur un même arbre, soit sur différents arbres dont le feuillage s'interpénètre (Kempf, 1970,  *cité par* MacKay, 1993; Corbara *et al.*, 2000). Il semblerait que dans ce cas, l'avantage soit plus une meilleure occupation de l'espace de nidification (branche ou arbre) qu'une meilleure exploitation des ressources alimentaires. En effet, les nids ne sont dispersés que dans un petit nombre d'arbres et elles n'utilisent qu'un seul type de support (les feuilles) (Delabie *et al.*, 1991).

Notons que *D. bidens* peut occasionnellement profiter des cavités naturelles du sol ou des plantes ainsi que des jardins de fourmis<sup>1</sup>. Ce dernier cas de figure est très rare (1 jardin sur 247, soit 0,4 %) et a été recensé en Guyane en association avec une espèce du genre *Pseudomyrmex* (Dejean *et al.*, 1997).

*D. bidens* transporte également des graines d'épiphytes de jardins de fourmis jusqu'à son nid habituel (carton fin), mais ce dernier, trop sec, n'est pas propice à la germination et au développement des plantules (Davidson, 1988).

### **1.6.7 Relation avec les arbres**

Les modalités du choix du site de nidification ont très peu été étudiées et font défaut dans la compréhension de la mosaïque des fourmis arboricoles (Djipto-Lordon & Dejean, 1999a). Le choix d'un site de nidification permet d'établir le nid sur des plantes apportant les meilleures ressources alimentaires (nectaires extra-floraux, homoptères). Il est guidé par trois facteurs : La compétition inter- et intra-spécifique, une attraction sélective innée envers un taxon végétal et des facteurs environnementaux qui imprègnent la fourmi durant un stade pré-imaginal (Djipto-Lordon & Dejean, 1999a, 1999b; Orivel *et al.* 1999; Dejean & Corbara, 2002). L'attraction innée, caractérisée par une faible plasticité et une forte spécificité, peut être renforcée ou renversée par les facteurs environnementaux (Djipto-Lordon & Dejean, 1999b). L'imprégnation joue un grand rôle dans le choix des plantes support. Ceci laisse envisager des applications agronomiques (Djipto-Lordon & Dejean, 1999a) (cf. p 24).

Les plantes des zones pionnières attirent souvent les fourmis grâce à la présence de nectaires extra-floraux, de corps nourriciers ou d'hémiptères. Ces plantes bénéficient en retour de la protection des fourmis contre les phytophages (Beattie, 1985; Bentley, 1976, 1977; Hölldobler & Wilson, 1990; Majer, 1993; de la Fuente & Marquis, 1999; Djipto-Lordon & Dejean, 1999a). Par ailleurs, Hallé (1998) remarque que l'investissement de ces végétaux en molécules anti-insectes est plus faible que celui des arbres de forêt.

La protection des plante-supports de la part des fourmis arboricoles peut se traduire, dans le cas d'espèces spécialistes, par un recrutement des congénères suite à une blessure des feuilles. Ce recrutement est induit par la libération de composés chimiques par les feuilles endommagées (Agrawal, 1998; Agrawal & Dubin-Thaler, 1999; Rousson, 2002). Dans le cas

---

<sup>1</sup> Les jardins de fourmis sont des associations symbiotiques entre épiphytes et fourmis. Les fourmis sont à l'origine de la germination et de l'entretien des plantes, en échange, celles-ci fournissent une structure racinaire compacte en guise de nid. Ces structures jouent un rôle primordial dans l'installation des communautés de plantes et de fourmis dans les zones pionnières de la forêt (Buckley, 82; Dejean *et al.*, 1997; Orivel, 2000).

d'espèces généralistes, comme les fourmis dominantes, la protection de l'arbre support résulte essentiellement du comportement prédateur des fourmis (Dejean & Corbara, 2002).

*D. bidens* se retrouve surtout en forêt secondaire, en lisière et sur la plus haute strate de la canopée. Leston (1978) la trouve fréquemment dans l'arbre *Trema micracantha* (Bignoniaceae) et *Lonchocarpus* sp. (Fabaceae). Au cours d'un échantillonnage sur la canopée, elle a été recensée sur les essences suivantes :

Tableau 5. Essences forestières abritant *D. bidens* (Dejean et al., 1998d).

Espèce	Famille
FH 4453	Burceraceae
<i>Tachygalia</i> sp.	Caesalpiniaceae
<i>Couratari guyanensis</i>	Lecythidaceae
Indét.	Lecythidaceae
<i>Abarema mataybifolia</i>	Mimosaceae
<i>Trymatococcus oligrandus</i>	Moraceae

Dans une étude faite à Petit Saut (CORBARA et al., 1999, 2000), il est mentionné que les nids récupérés sont associés à :

Tableau 6. Essences de lisière abritant *D. bidens*.

Espèce	Famille	Fréquence
<i>Vismia sessilifolia</i>	Clusiaceae	30
<i>Davilla rugosa</i>	Dilleniaceae	3
<i>Vismia latifolia</i>	Clusiaceae	2
<i>Licania alba</i>	Chrysobalanaceae	1
<i>Passiflora coccinea</i>	Passifloraceae	1
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	1
Indét.	Lecytidaceae	1
<i>Acacia mangium</i>	Mimosaceae	1
<i>Bellutia grossularioides</i>	Melastomataceae	1

### 1.6.8 Interaction avec d'autres espèces

Les fourmis occupent presque tous les écosystèmes terrestres. De ce fait, si une autre espèce animale arrive à se faire reconnaître et accepter au sein d'une colonie de fourmis, elle bénéficiera de leur protection et/ou exploitera les ressources de la colonie. Pour se faire accepter, les espèces concernées ont acquis diverses « stratégies évolutives » qui, pour la

plupart, se basent sur la reconnaissance chimique (Hölldobler & Wilson, 1990a; Vander Meer & Morel, 1998).

Les hydrocarbures cuticulaires sont considérés comme les principaux signaux de reconnaissance<sup>1</sup> coloniale chez les fourmis et les guêpes (Lahav *et al.*, 1999; Dani *et al.*, 2001; Lenoir *et al.*, 2001a), bien que leur rôle soit encore discutable (Vander Meer & Morel, 1998). Ces hydrocarbures échangés entre membres d'une colonie par trophallaxie et contact physique, sont principalement des alcanes (longueur de la chaîne entre C<sub>23</sub> et C<sub>32</sub>), et des alcènes linéaires ou ramifiés (Lenoir *et al.*, 2001a). Suivant le « modèle gestalt », au sein même d'une colonie, les individus partagent leurs propres signaux de reconnaissance pour former une odeur commune et uniforme (Crozier & Dix, 1979 ; Crozier, 1987 ; Soroker *et al.*, 1994; Vander Meer & Morel, 1998 ; Lenoir *et al.*, 2001a). Ces signaux de reconnaissance sont la résultante d'une composante génétique innée et de facteurs environnementaux acquis pendant la phase pré-imaginale (Errard *et al.*, 1989; Lenoir *et al.*, 2001a).

Une grande diversité d'insectes vit dans les sociétés de fourmis (Bernard, 1968; Hölldobler & Wilson, 1990a). De nombreux cas de reconnaissance chimique ont été prouvés chez des fourmis (Bonavita *et al.*, 1987; Breed *et al.*, 1992; Lenoir *et al.*, 2001b), des araignées (Allan *et al.*, 2002), des guêpes (Akino & Yamakoa, 1998; Ruther *et al.*, 1998; Sledge *et al.*, 2001), des chenilles (Akino *et al.*, 1999) et des staphylins (Akino, 2002).

Jusqu'à présent une espèce de guêpe et une espèce de coccinelle ont été décrites comme étant associées à *D. bidens*.

*Protopolybia emortualis* (De Saussure) et *Protopolybia duckei* (Du Buysson) (Vespidae: Polistinae) sont deux espèces de guêpes très semblables, étroitement associée à *D. bidens* car elles nidifient entre les calies de *D. bidens* (Corbara *et al.*, 2000; Carpenter *et al.*, 2001). *Protopolybia* est un genre de petites guêpes néotropicales peu agressives et peu communes de la tribu des Epiponini. Il contient une trentaine d'espèces qui fondent leur colonies par essaimage. En raison de la difficulté de différencier les deux espèces *P. emortualis* et *P. duckei*, nous les appellerons *Protopolybia* spp. (Carpenter *et al.*, 2001; Corbara *et al.*, 2000).

---

<sup>1</sup> Dans une moindre mesure, d'autres substances comme des acides gras, des esters, ou des lactones peuvent également entrer en jeu dans la reconnaissance coloniale (FRANKS *et al.*, 1990 ; BREED & STILLER, 1992 ; cités par ORIVEL *et al.*, 1997).

Parmi les nombreux coléoptères myrmécophiles, très peu de cas de coccinelles ont été décrits (Wilson, 1971; Berti *et al.*, 1983; Hölldobler & Wilson, 1990a). Prédatrices d'hémiptères (Auchenorrhyncha, Sternorrhyncha, Heteroptera Plataspidae, etc.), les coccinelles entrent en compétition alimentaire avec certaines fourmis qui les élèvent (Völkl, 1995; Dejean & Corbara, 2002). On trouve cependant quelques espèces de coccinelles qui utilisent le camouflage ou le mimétisme pour accéder à leur source de nourriture, voire même loger à l'intérieur du nid (Majerus, 1989; Völkl, 1995; Corbara *et al.*, 1999; Slogett & Majerus, 2001; Dejean & Corbara, 2002). Dans le camouflage, les individus acquièrent l'odeur par contact avec de l'hôte, alors que dans le cas du mimétisme, les individus parasites synthétisent des odeurs cuticulaires semblables à celles de leurs hôtes (Dettner & Liepert, 1994; Lenoir *et al.*, 2001a).

Lors d'une mission en Guyane française, Berti *et al.* (1983) ont observé la fourmi *Dolichoderus bidens* bâtissant un "nid protecteur" autour de deux nymphes de *Thalassa (Monoscelis) saginata* (Mulsant) (Coccinellidae, Hyperaspinae), qualifiant ce comportement d'"exceptionnel" et "d'insolite". Au cours de leurs observations, les auteurs signalent des tapotements d'antennes et une absence d'agressivité des fourmis envers les nymphes (fixées sur la feuille), ces dernières étant considérées comme "centres d'intérêt évidents" par les ouvrières de *D. bidens*.

Corbara *et al.* (1999) confirment le lien étroit entre ces deux espèces par la présence importante de stades « larve » et « nymphe » de *T. saginata* dans un nid récolté en 1994 (19 adultes, 30 nymphes, 56 larves et 75 exuvies pour un nid d'environ 5500 ouvrières). Lors de cette étude, environ 20 % des nids récoltés (20 sur 65) contenaient la coccinelle. Les ouvrières, très attirées par les larves, lèchent leurs soies rigides et les transportent en cas de dérangement de la société. Cette relation entre fourmis et larves est très différente des autres cas de myrmécophilie où les parasites se nourrissent des hémiptères et sont ignorés par les fourmis. L'adulte, vu à l'extérieur du nid (Corbara, comm. pers.; Obs. pers.), est systématiquement attaqué par les fourmis.

## 1.7 APPLICATIONS AGRONOMIQUES

La lutte chimique associée à la monoculture, outre son efficacité à court terme, a non seulement conduit à l'élimination de nombreuses espèces de prédateurs et parasitoïdes, mais dans certains cas favorisé l'apparition d'espèces nuisibles, l'émergence de résistances au sein des populations de ravageurs et provoqué des pullulations anormales de ravageurs (Kenne *et*

al., 1999). Pour répondre à ces effets néfastes, est apparu le concept de lutte raisonnée et de lutte biologique.

Dans cette logique et face aux difficultés d'implantation des auxiliaires, il s'est avéré indispensable d'utiliser des entomophages indigènes, dont les fourmis. Traditionnellement, elles sont utilisées depuis longtemps comme agent de lutte biologique, c'est le cas par exemple de la fourmi tisserande *Oecophylla smaragdina* en Asie du sud-Est (Dejean & Corbara, 2002). Mais cette approche nécessite une parfaite maîtrise de la biologie et de l'écologie de la faune locale d'arthropodes (Kenne *et al.*, 1999).

L'étude de la dynamique de la mosaïque des fourmis arboricoles, la compréhension des modalités du choix du site de nidification et des mécanismes de territorialité trouverait immédiatement des applications dans le contrôle d'espèces nuisibles (Integrated Pest Management) pour les cultures pérennes (cacao, café, palmiers, etc.) (Bentley, 1983; De La Fuente & Marquis, 1999; Djieto-Lordon & Dejean, 1999a; Delabie, 2001). Cependant, il convient au préalable de bien connaître toutes les interactions car il s'agit toujours de relations d'équilibres traduisant une extrême complexité de la mosaïque (cf figure ci-dessous). Souvent, les nombreux avantages agronomiques d'une espèce de fourmis amènent avec eux des inconvénients dont il convient d'anticiper l'apparition et de minimiser l'impact (Delabie, 2001 ; Dejean & Corbara, 2002).

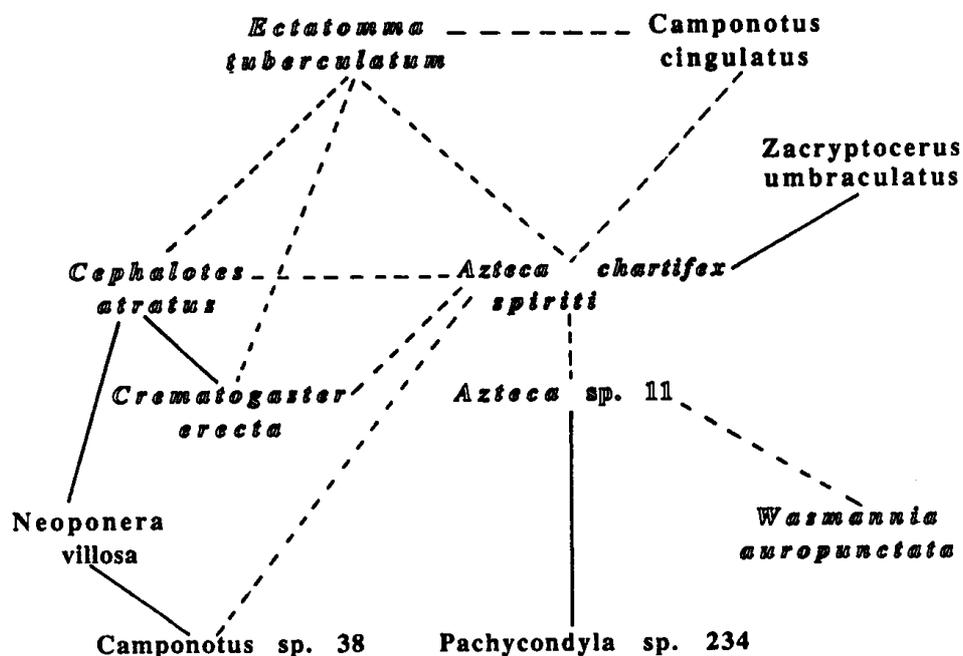


Figure 6. Exemple de relations (associations : trait plein, compétition : trait pointillé) entre espèces de fourmis néotropicales dans une cacaoyère à Itabuna (Brésil). Les espèces dominantes et sub-dominantes sont en italique. (D'après Majer, 1993).

Chaque espèce de fourmi dominante tolère un ensemble d'espèces (Hémiptères) souvent exploitées pour leur miellat et élimine les autres espèces de son territoire. Ainsi, certaines fourmis dominantes peuvent se montrer indésirables du fait de leur association avec des agents vecteurs de maladie des plantes ou de leur tolérance vis-à-vis d'un type de déprédateur. Par ailleurs, de nombreuses fourmis dominantes protègent les arbres (par extension les plantations) des dégâts de ravageurs. Plutôt que d'éliminer toute l'entomofaune par pulvérisation (la simplification de la mosaïque suite à une pulvérisation accroît son instabilité; Leston, 1973b), il peut s'avérer bénéfique de favoriser l'implantation ou le maintien de certaines populations de fourmis au dépend d'autres, c'est à dire de manipuler la mosaïque en favorisant les espèces dominantes qui ne posent pas de problème agronomique (Leston, 1973a, 1975; Majer, 1976, 1993; Cherett & Jutsum, 1980; Jutsum *et al.*, 1981; Hölldobler & Wilson, 1990; Dejean *et al.*, 1991; Mercier, 1999; Dejean & Corbara, 2002).

Pour qu'une fourmi soit intéressante du point de vue agronomique, elle doit être une excellente prédatrice généraliste, une prédatrice d'agents vecteurs de maladie phytopathologiques et avoir une action indirecte limitant la dispersion des spores de champignons pathogènes (Dejean *et al.*, 1991). A l'inverse, une fourmi est considérée comme nuisible si elle provoque des dégâts directs et indirects aux cultures. Les dégâts directs sont : la défoliation par les fourmis des genres *Atta* et *Acromyrmex*, la récolte des graines par les fourmis moissonneuses et la destruction des tissus de la plante (pétales, tissus ovariens, fleurs, fruits, organes souterrains, écorce, etc.). Indirectement, elles peuvent nuire à une culture en entretenant des hémiptères et/ou des larves de lépidoptères qui vivent au dépend des plantes cultivées et dont certains sont vecteurs de maladies. (Delabie, 1990; Dejean *et al.*, 1991; Majer & Delabie, 1993; Kenne *et al.*, 1999 ; Dejean & Corbara, 2002).

En Afrique, leur efficacité a été observée sur les plantations de cocotier, cacao et palmiers (Dejean & Corbara, 2002). Dans une cacaoyère par exemple, *Crematogaster* sp. tolère les Miridae et élève les Pseudococcidae qui sont des agents vecteurs de maladies virales alors que *Oecophylla longinoda* élève des Strictococcidae (Hemiptera) qui ne transmettent pas de maladies. Cette dernière fourmi est donc à favoriser. A l'inverse, dans une plantation de palmiers, *Crematogaster gabonensis* repousse les phytophages Chrysomelidae (Coleoptera) alors que *Tetramorium aculeatum* est inefficace et *O. longinoda* très peu présente (Dejean *et al.*, 1991, 1997 ; Dejean & Corbara, 2002). Un autre exemple est l'invasion de chenilles : même s'il n'y a pas de prédation directe (proie trop grande), la forte agressivité des ces fourmis entraîne la chute des grosses chenilles (Dejean *et al.*, 1991).

A l'heure actuelle, nous connaissons certaines successions de fourmis après l'arrêt d'un traitement insecticide, l'attraction de certaines espèces pour des arbres et nous savons les conditionner par imprégnation pour qu'elles soient attirées par des plantes cibles. Nous possédons donc les bases théoriques permettant de manipuler la mosaïque, concrétisant ainsi les prédictions de Majer (1976) (Dejean & Corbara, 2002). Des résultats positifs ont abouti dans les plantations de cocotiers, citronniers, caféiers et cacaoyers, grâce à des études minutieuses de l'impact de chaque espèce de fourmis, suivies de manipulation en faveur des espèces favorables (*Oecophylla* sp., *Dolichoderus* sp., *Anoplolepis* sp., *Wasmannia* sp. et *Azteca* sp.), ce qui amène à élargir les recherches à d'autres espèces végétales cultivées (Kenne *et al.*, 1999).

## 1.8 CADRE GEOGRAPHIQUE

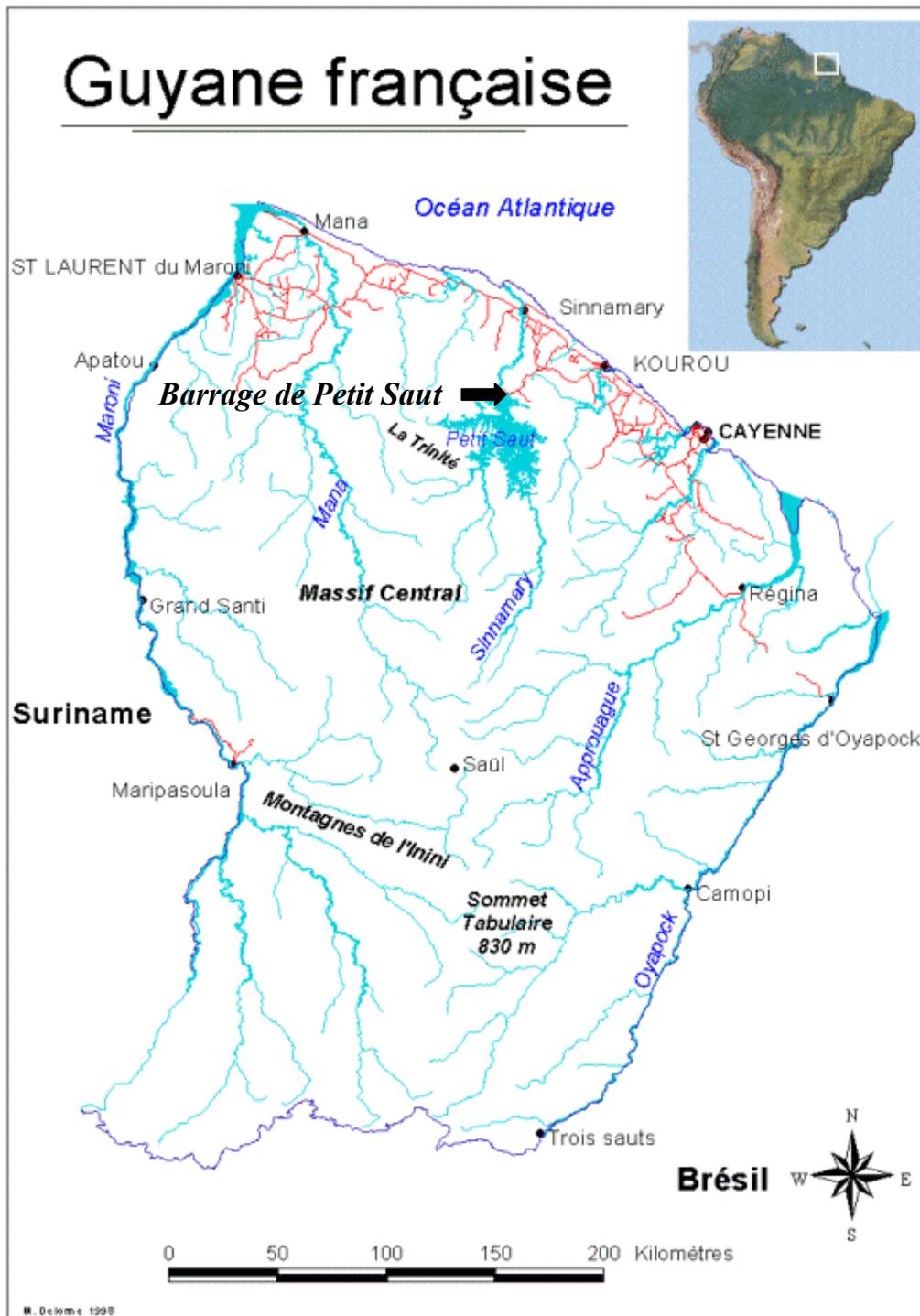


Figure 7. Guyane française (source: Internet)

La Guyane est un département français d'outre mer (DOM) situé en Amérique du sud entre le 2<sup>ième</sup> et le 6<sup>ième</sup> degré de latitude Nord et entre le 54<sup>ième</sup> et le 56<sup>ième</sup> degré de longitude Ouest (Figure 7). Le fleuve Oyapock la sépare du Brésil à l'est et au sud et le Maroni la sépare du Surinam à l'ouest. C'est le département français le plus vaste (84 000 km<sup>2</sup>, 1% du Brésil, soit presque trois fois la Belgique) et un des moins peuplés (160 000 habitants).

Environ 95 % de la population est concentrée sur la frange du littoral. L'intérieur des terres n'est accessible que par avion ou par voie fluviale.

Le climat est influencé par la Zone Intertropicale de Convergence (ZIC). Cette zone de basses pressions relatives entretenues par les alizés donne à la Guyane un climat de type équatorial caractérisé par des précipitations abondantes et des températures constantes. Le mouvement oscillatoire Nord/Sud de cette ZIC crée quatre saisons en Guyane (cf. figure 8) : La petite saison des pluies, le petit été de Mars, la saison des pluies et la saison sèche.

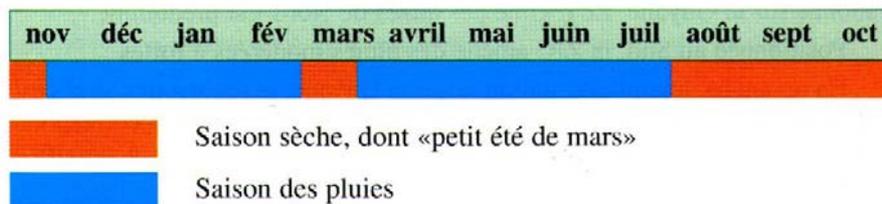


Figure 8. Rythme saisonnier de la Guyane.

La température moyenne annuelle est de 26,5°C et l'humidité relative moyenne comprise entre 80 et 90 %. L'insolation est aussi très régulière et relativement importante (2200 h/an) malgré les précipitations (2400 heures/an à Petit Saut).

Malgré l'absence apparente de barrières naturelles, la Guyane constitue une unité sur le plan biogéographique (Province floristique des Guyanes). Cette région comporte une importante richesse floristique et une grande diversité d'écosystèmes (marais, mangroves, savanes, forêts marécageuses, etc.). Ces derniers sont pour la plupart concentrés sur la bande côtière. Le reste est couvert par la forêt (96,7 % de la superficie du territoire).

Notre étude a été réalisée de Mars à Avril 2002 au Laboratoire Environnement HYDRECO du barrage de Petit Saut. Créé en amont du fleuve Sinnamary, le barrage de Petit Saut retient un lac de 310 km<sup>2</sup> (0,3 % de la surface de la Guyane). La mise en eau du barrage a eu lieu en 1994, mais dès le début des travaux, en 1990, un laboratoire d'hydrobiologie (HYDRECO) a été mis en place pour étudier l'évolution chimique et biologique des eaux.

La zone de prospection des nids se situe aux alentours du barrage. C'est une zone découpée par des petites vallées et des drainages pluviaux et recouverte de forêt.

D'autres zones secondaires ont été prospectées. Il s'agit du centre d'expérimentation de Paracou (CIRAD), les lisières de la RN1, reliant Kourou à Sinnamary et le champ expérimental de cacaoyères du CIRAD (la seule plantation de cacao en Guyane) (Figure 9).

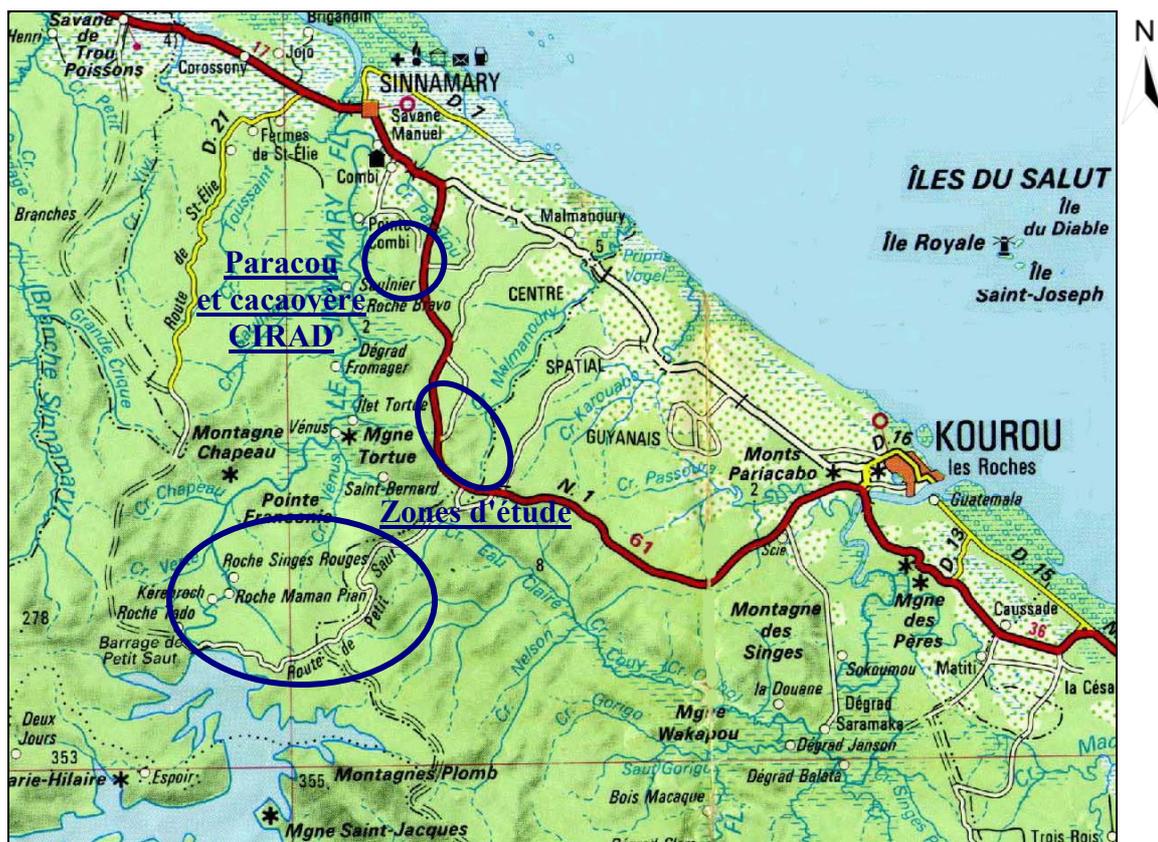


Figure 9. Carte détaillée de la zone d'étude. (IGN). 1 cm = 5 km.

## 2 RELATIONS AVEC L'ARBRE SUPPORT

### 2.1 MATERIEL ET METHODES

Après avoir repéré 38 nids sur les lisières et donné un nom à chaque arbre support, nous avons établi la liste de tous les arbres et les lianes situés à 5 m de part et d'autre du nid.

Afin de voir si une espèce végétale était préférentiellement choisie pour la nidification, nous avons comparé la liste des plantes sur lesquelles se trouvaient un nid avec la liste des plantes situées à proximité des nids. L'analyse statistique (test des signes) a été effectuée avec Statistica 5.1.

Pour l'expérience de la protection de l'arbre support, nous avons étudié le recrutement de fourmis induit suite à des dommages causés aux feuilles des plantes support (11 cas sur *V. sessilifolia*). Pour ce faire, des coupures au sécateur ont été réalisées afin de simuler des dégâts d'insectes défoliateurs. Avec un pas de trente secondes, nous avons compté les fourmis présentes sur le limbe coupé, le limbe opposé et les jeunes feuilles à l'extrémité du rameau. Chaque relevé a duré 15 min.

### 2.2 RESULTATS

La liste de toutes les espèces sur lesquelles nidifie *D. bidens* est reprise au Tableau 7 page 33 (et en Annexe H). La diversité des espèces végétales trouvées témoigne de l'absence de spécificité dans les relations avec les arbres supports. Une comparaison globale entre la distribution des arbres porteurs de nids et la distribution des arbres de lisière donne un résultat non significatif ( $Z = 1,1925$ ;  $p = 0,233$ ), ce qui confirme que *D. bidens* choisit apparemment son site de nidification indépendamment de l'espèce d'arbre.

Cependant, quelques points sont à souligner.

*Goupia glabra* est très présent dans les lisières des alentours de Petit Saut, mais n'abrite jamais un nid de *D. bidens*.

Dans le genre *Vismia*, également très fréquent dans les lisières, on retrouve souvent *D. bidens* sur *V. sessilifolia* (10 nids sur 38 récoltés) et dans une moindre mesure *V. guianensis* (2 nids), alors qu'elle est absente sur *V. latifolia*.

Le tableau des distributions par famille (Tableau 8) montre que le genre *Vismia* est fréquent (15nids/87) et n'est finalement pas plus favorisé que les Melastomataceae (5nids/22). On retrouve toujours l'absence de nid chez les Celastraceae (*Goupia glabra*), famille peu

représentée en dehors de cette espèce. Les autres différences de distribution par famille ne permettent pas de conclure quand à une répulsion ou une attraction de la part des fourmis.

Parmi cette liste, il y a beaucoup d'espèces indéterminées. Plusieurs raisons à cela : Certaines espèces n'étaient pas en floraison ou en fructification au moment de la récolte et ce, malgré une constante surveillance des inflorescences durant 4 mois (à un instant donné, seul 5 % des arbres sont en fleur ou en fruit dans la forêt équatoriale). La classification des plantes tropicales étant basée sur l'inflorescence ou les fruits, il est alors impossible de déterminer une plante à l'espèce, surtout si elle appartient aux familles difficiles (Melastomataceae, Lauraceae, etc.). Aussi, il est possible que des espèces soient absentes de l'herbier de Cayenne ou éventuellement ne soient pas décrites.

Sur les 11 séquences de protection, 8 n'ont dénombré l'arrivée d'aucune fourmi. La présence d'ouvrières (4 au maximum sur une feuille) dans les autres cas relève plus du stimulus de vibration provoqué par la coupe dans la feuille que d'une réelle attirance pour la blessure. Les ouvrières réagissent très bien aux vibrations du support et aux stimuli visuels (présence trop proche d'un expérimentateur). Cette expérience ne montre aucune réponse induite par la blessure de la plante support.

Tableau 7. Liste des espèces de lisière sur lesquelles nidifie *D. bidens*.

Arbres support	Nombre de nids	%	Nombre d'arbres sans nid	%	Nombre d'arbre total
<i>Vismia sessilifolia</i> (Clusiaceae)	10	26	29	16,4	39
<i>Mahurea palustri</i> (Clusiaceae)	3	7,9	6	3,4	9
<i>Vismia guianensis</i> (Clusiaceae)	2	5,3	14	7,9	16
<i>Sapium</i> sp. (Euphorbiaceae)	2	5,3	12	6,8	14
<i>Bellucia grossularioides</i> (Melastomataceae)	2	5,3	10	5,6	12
<i>Humiria balsamifera</i> (Humiriaceae)	2	5,3	1	0,6	3
<i>Isertia coccinea</i> (Rubiaceae)	1	2,6	7	4,0	8
<i>Miconia</i> sp. (Melastomataceae)	1	2,6	3	1,7	4
Indét. 03 (Rubiaceae)	1	2,6	2	1,1	3
<i>Davilla kunthii</i> (Dilleniaceae)	1	2,6	1	0,6	2
<i>Passiflora coccinea</i> (Passifloraceae)	1	2,6	1	0,6	2
Indét. 01	1	2,6	1	0,6	2
Indét. 10 Liane (Apocynaceae)	1	2,6	1	0,6	2
<i>Asclepia</i> sp. (Apocynaceae)	1	2,6	0	0	1
<i>Licania alba</i> (Chrysobalanaceae)	1	2,6	0	0	1
<i>Parinari campestris</i> (Chrysobalanaceae)	1	2,6	0	0	1
<i>Qualea caerulea</i> (Vochysiaceae)	1	2,6	0	0	1
<i>Talisia</i> sp. (Sapindaceae)	1	2,6	0	0	1
Indét. 02 Liane	1	2,6	0	0	1
Indét. 05 Liane (Melastomataceae)	1	2,6	0	0	1
Indét. 06 (Lauraceae)	1	2,6	0	0	1
Indét. 08 (Melastomataceae)	1	2,6	0	0	1
Indét. 11 (Lauraceae)	1	2,6	0	0	1
<i>Vismia latifolia</i> (Clusiaceae)	0	0	30	16,9	30
<i>Goupia glabra</i> (Celastraceae)	0	0	16	9,0	16
<i>Bellucia</i> sp. (Melastomataceae)	0	0	6	3,4	6
<i>Clusia minor</i> (Clusiaceae)	0	0	6	3,4	6
<i>Stigmaphyllon convulvifolium</i> (Malpighiaceae)	0	0	5	2,8	5
<i>Miconia splendens</i> (Melastomataceae)	0	0	3	1,7	3
<i>Sabicea</i> sp. (Rubiaceae)	0	0	3	1,7	3
<i>Clusia grandiflora</i> (Clusiaceae)	0	0	2	1,1	2
<i>Croton</i> sp. (Euphorbiaceae)	0	0	2	1,1	2
Liane <i>Mimosa microdenia</i> (Mimosaceae)	0	0	2	1,1	2
<i>Tachigali melinonii</i> (Caesalpiniaceae)	0	0	2	1,1	2
<i>Conceveiba guianensis</i> (Euphorbiaceae)	0	0	1	0,6	1
<i>Ficus</i> sp. (Moraceae)	0	0	1	0,6	1
<i>Inga</i> sp. (Mimosaceae)	0	0	1	0,6	1
<i>Isertia</i> sp. (Rubiaceae)	0	0	1	0,6	1
<i>Maclobium bifolium</i> (Caesalpiniaceae)	0	0	1	0,6	1
<i>Passiflora glandulosa</i> (Passifloraceae)	0	0	1	0,6	1
<i>Psidium</i> sp. (Moraceae)	0	0	1	0,6	1
<i>Solanum</i> sp. (Solanaceae)	0	0	1	0,6	1
<i>Stigmaphyllon sinuatum</i> (Malpighiaceae)	0	0	1	0,6	1
Indét. 04 (Simarubaceae)	0	0	1	0,6	1
Indét. 07 Liane	0	0	1	0,6	1
Indét. 09 Liane	0	0	1	0,6	1
<b>Total</b>	<b>38</b>	<b>100</b>	<b>177</b>	<b>100</b>	<b>215</b>

Tableau 8. Liste des familles d'espèces végétales recensées.

Famille	nid	sans nid
Clusiaceae	15	87
Melastomataceae	5	22
Apocynaceae	2	1
Chrysobalanaceae	2	0
Euphorbiaceae	2	15
Humiriaceae	2	1
Lauraceae	2	0
Rubiaceae	2	13
Dilleniaceae	1	1
Passifloraceae	1	2
Sapindaceae	1	0
Vochysiaceae	1	0
Cesalpiniaceae	0	3
Celastraceae	0	16
Malpighiaceae	0	6
Mimosaceae	0	3
Moraceae	0	2
Simarubaceae	0	1
Solanaceae	0	1
Total	36	174

### 2.3 DISCUSSION

D'un point de vue de la famille, les différences pourraient s'expliquer par des caractéristiques propres à chaque famille. Par exemple les Mimosaceae possèdent de trop petites feuilles pour loger *D. bidens*. Il est intéressant de constater que certaines familles très peu représentées dans les lisières (Apocynaceae, Humiriaceae, Lauraceae, Chrysobalanaceae, Sapindaceae, Vochysiaceae) abritent au moins un nid. Sur ces familles, les futures données de terrain permettront d'entrevoir une explication à ce choix (le manque de données ne permet pas de trancher à l'heure actuelle). Les causes pourraient aussi bien être une attirance directe envers la famille (peu probable) qu'une forte présence d'Hémiptères ou un "vide territorial" laissée par les espèces de fourmis dominantes.

*Vismia sessilifolia* est souvent choisi par la fourmi, ce qui confirme les résultats obtenus par Corbara *et al.* (1999). Cependant, ces résultats sont à relativiser, car les auteurs auraient recherché prioritairement *V. sessilifolia* lors des repérages de nids de *D. bidens* (Corbara, comm. pers).

*Vismia latifolia*, qui est la seule espèce significativement évitée par *D. bidens* se retrouve cependant dans l'étude de Corbara *et al.* (1999). Ce "non-choix" pourrait être expliqué par la petite taille des feuilles de cet arbre.

Aucune espèce végétale n'est donc significativement favorisée pour le choix du site de nidification, mais certaines espèces sont fréquemment choisies. Plusieurs facteurs peuvent influencer ces choix et expliquer les différences observées d'un arbre à l'autre :

1. La taille des feuilles : *D. bidens* construit son nid sous des limbes souples, ni trop petits, ni trop larges. Les Mimosaceae (feuilles minuscules) par exemple ne portent jamais de nids. Les plus petites feuilles portant des calies mesuraient environ 10 cm<sup>2</sup> (*Qualea caerulea*).

2. L'attirance (ou la répulsion) chimique : Cette explication n'est pas à écarter. A l'inverse de la reine de *Paraponera clavata* qui choisit activement les arbres sur lesquels elle s'installe (Hölldobler & Wilson, 1990b) ou de toutes les espèces de fourmis inféodées à des myrmécophytes, *D. bidens* pourrait être repoussée par des substances chimiques émises par certaines espèces, voire certaines familles de plantes, comme *Goupia glabra* (Celastraceae).

3. La présence d'hémiptères : Certaines espèces végétales pourraient être défavorables à l'installation d'hémiptères élevés par *D. bidens*. Ceci constituerait un critère non-favorable lors de l'installation, mais nécessite des études plus approfondies.

4. La compétition inter- et intraspécifique : D'autres colonies de *D. bidens* ou d'autres espèces de fourmis de lisières, comme *Cephalotes atratus*, *Ectatomma tuberculatum*, *Crematogaster limata* var. *parabiotica*, *Camponotus femoratus*, *Dolichoderus attelaboides* et *Azteca* sp. (Obs. pers.) défendent leur territoire et développent des comportements agressifs envers toute intrusion. Ceci peut influencer les reines de *D. bidens* dans leur choix lors de l'installation de la colonie, surtout si une espèce de fourmi est étroitement associée à un arbre. C'est le cas des fourmis *Azteca* sp. qui protègent les arbres du genre *Cecropia* sp.. *D. bidens* n'a jamais été recensée sur ces arbres, très communs en lisière à Petit Saut, sauf dans quelques feuilles mortes désertées par les *Azteca* sp. (Corbara *et al.*, 1999). Ceci entre dans le cadre de l'étude de la territorialité des espèces de lisière et fera l'objet de futures recherches.

Les expériences de protection ont montré que contrairement à certaines fourmis, par exemple *Azteca* sp. sur *Cecropia* sp. (Agrawal, 1998; Agrawal & Dubin-Thaler, 1999; Rousson, 2002), *D. bidens* ne réagissait pas aux blessures de son arbre support.

Par ailleurs, *D. bidens* protège activement le voisinage de leur branche-supports sans toutefois empêcher la défoliation totale du reste de l'arbre par les fourmis champignonnistes *Atta cephalotes* et *Acromyrmex octospinosus* (Cherrett & Jutsum, 1980; Jutsum *et al.*, 1981). Ces deux résultats sur la protection confirment la non-spécificité de la relation entre *D. bidens* et sa plante-support.

### 3 RYTHMES D'ACTIVITE

#### 3.1 MATERIEL ET METHODES

Les mesures de rythmes d'activité ainsi que celles du comportement prédateur feront l'objet d'une communication (Servigne *et al.*, 2002).

Les rythmes d'activité ont été mesurés en milieu naturel, sur le nid D5PK23, situé en lisière de forêt en contrebas d'une petite vallée perpendiculaire à la route de Petit Saut (cf. figure ci-dessous). Ce nid, composé de 42 calies, était situé à l'extrémité d'une branche de *Vismia sessilifolia* (Clusiaceae) à une hauteur propice à l'observation. Parmi les calies de fourmis, presque identique à celles-ci, se trouvait un nid de *Protopolybia* spp. (Polistinae). Le rameau sur lequel se trouvait le nid de guêpe portait 6 calies de fourmis. Les aires de fourragement utilisées pour les mesures étaient situées sur *Vismia guianensis* (Clusiaceae).

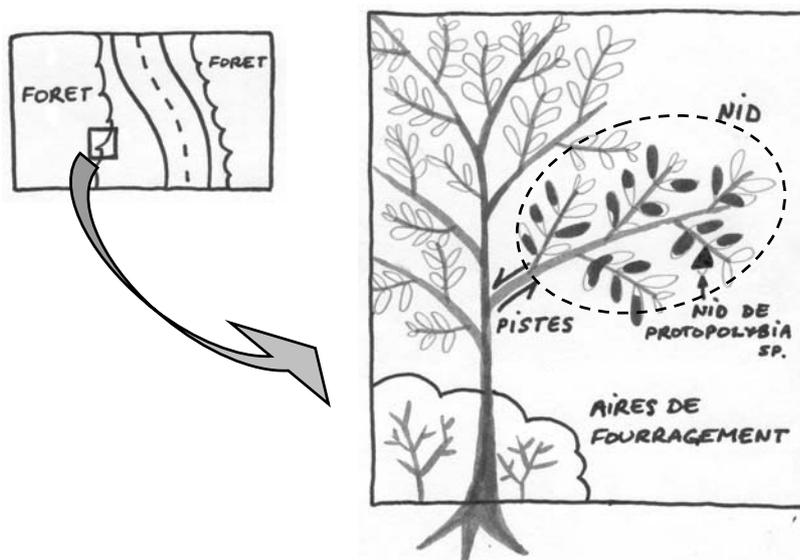


Figure 10. Schéma de la disposition du nid D5PK23 en lisière de forêt. Le nid de *D. bidens* est constitué de nombreuses calies groupées. Parmi celles-ci se trouve le nid de guêpes *Protopolybia* spp.

La pluie et le vent réduisant considérablement l'activité des fourmis, nous avons effectué les mesures par temps sec et peu venteux. A cause de la fréquence des pluies, ces mesures ont été effectuées durant une semaine afin de couvrir une période de 24 heures. La journée débutait vers 6 h et la nuit tombait vers 18h30. Les mesures ont été prises toutes les heures (cf. Annexe L). Plusieurs paramètres ont été pris en compte :

1 - Le nombre d'ouvrières présentes à la surface de 3 calies. Celles-ci ont été choisies au hasard et gardées durant toute l'expérience.

2 - Le nombre d'ouvrières présentes sur deux branches de fourragement prises au hasard et éloignées l'une de l'autre.

3 - Le nombre d'allers et retours sur la branche principale du nid, pendant 5 min.

4 - L'activité des guêpes a été suivie pendant 10 min en comptant le nombre de fourmis présentes (ou de passage) sur le nid de guêpes, le nombre maximum de guêpes présentes à la surface du nid, le nombre d'entrées et sorties des guêpes à la surface de leur nid et enfin le nombre d'envols et de retours de guêpes.

### 3.2 RESULTATS

La Figure 11 montre que *D. bidens* est plus présente à la surface du nid pendant la nuit (entre 18 et 7 heures). Lorsque le jour se lève, les fourmis restent beaucoup moins à la surface des calies et rentrent à l'intérieur du nid. Cependant l'activité de la fourmilière ne baisse pas pour autant, comme le montre la fréquentation constante des aires de fourragement durant tout le cycle circadien (Figure 12). L'observation montre que le jour, les ouvrières sont souvent immobiles sous les branches à l'endroit où se trouvent les hémiptères, alors que la nuit, les mouvements sont plus fréquents. L'irrégularité des mesures de nuit (Figure 12) traduisent ces mouvements.

Les flux entre le nid et les aires de fourragement (Figure 13) confirment une préférence pour l'activité nocturne de la fourmi, sans doute à cause d'une température plus favorable. A la tombée de la nuit (entre 18 et 19 h), les pistes forment un flot quasi-incessant d'ouvrières qui effectuent des aller-retours, le plus souvent par groupes de 4 à 5 ouvrières, alors que le jour, la fréquence des groupes d'ouvrières est plus espacée dans le temps. On observe un brutale chute d'activité à partir de minuit et atteint un minimum entre 3 et 4 h. Remarquons aussi qu'au milieu de la nuit, après minuit, l'activité des pistes est réduite pour reprendre le matin au lever du jour. Cette baisse se retrouve dans le premier graphique (Figure 11), où la présence des fourmis entre 0 et 1h est légèrement réduite. De même, le parallèle se poursuit au matin, les pistes observent un ralentissement et la présence des fourmis sur les calies chute brutalement. Cette chute se retrouve accentuée entre 12 et 15h dans les deux graphiques (Figure 11 et Figure 13).

Les guêpes *Protopolybia* spp. ont une activité diurne (Figure 14). La nuit, elles ne s'envolent plus mais continuent les mouvements d'entrée et sortie à la surface du nid ("mouvement", Figure 15). Remarquons que durant tout le cycle du nyctémère, les guêpes restent actives à la surface du nid (entre 4 et 6 guêpes en permanence). Concernant l'interaction entre les deux espèces, seulement 7 fourmis sont venues sur la feuille qui porte le nid de guêpes au cours des 24 h ("Fourmis", Figure 14). Parmi ces 7 fourmis, seules 3 sont parvenues aux abords du nid et ont été immédiatement repoussées.

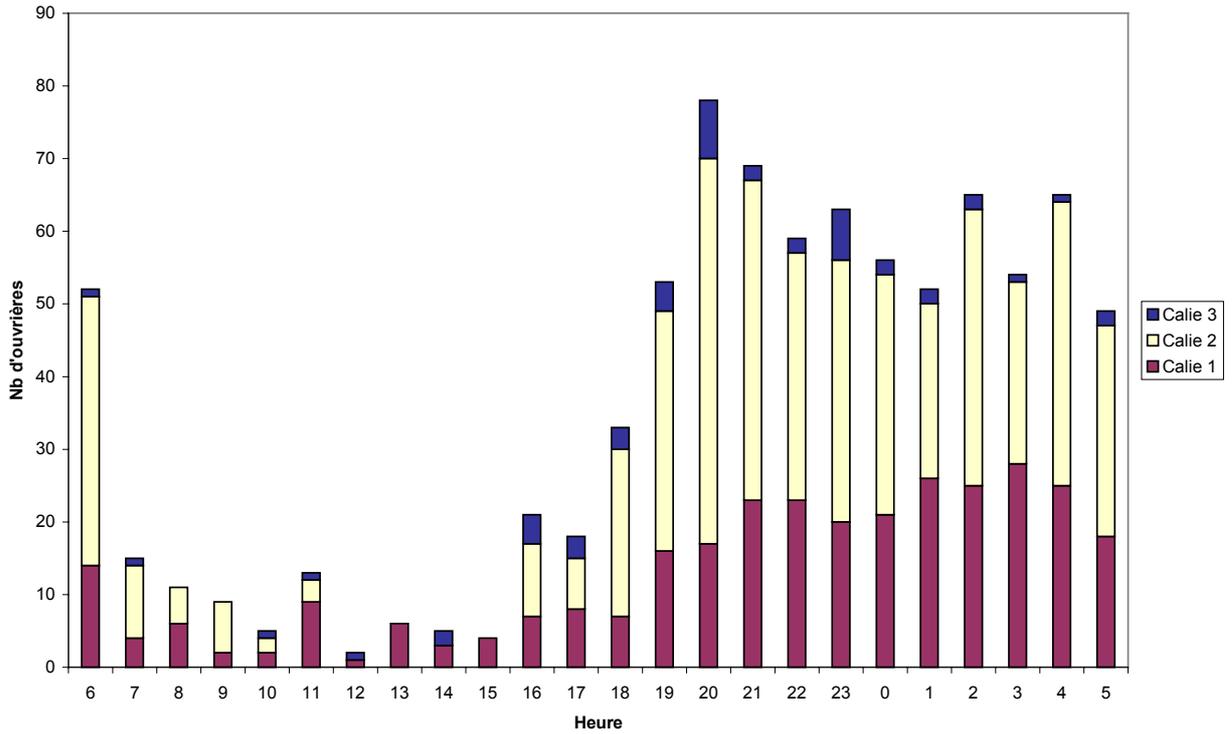


Figure 11. Présence de *D. bidens* sur la surface de trois calies.

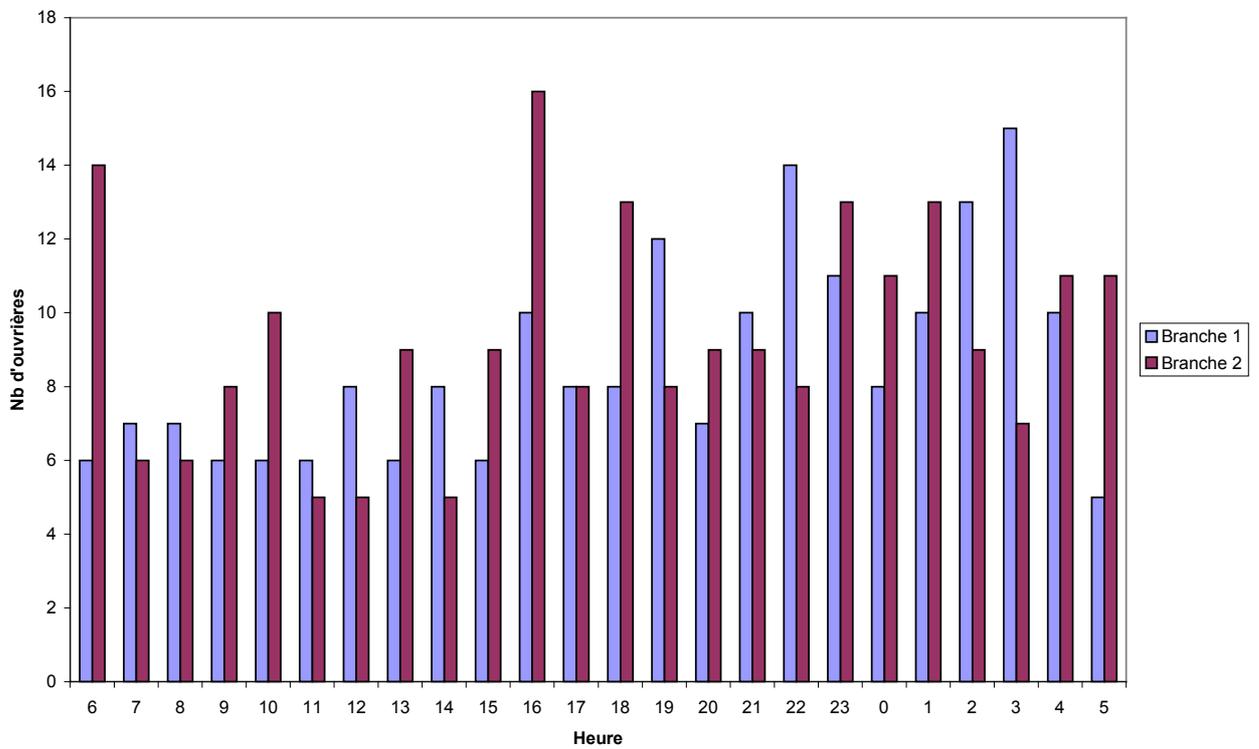


Figure 12. Présence d'ouvrières sur deux branches des aires de fourragement.

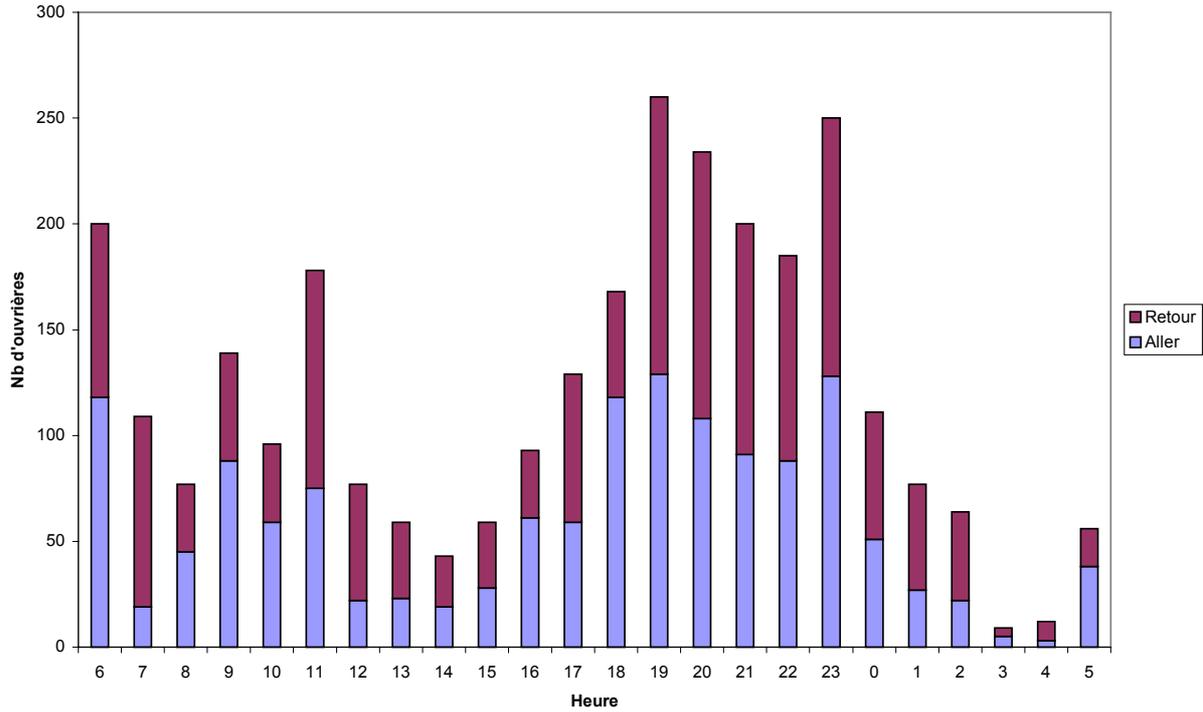


Figure 13. Fréquence des allers et retours des ouvrières de *D. bidens* entre le nid et les zones de fourragement.

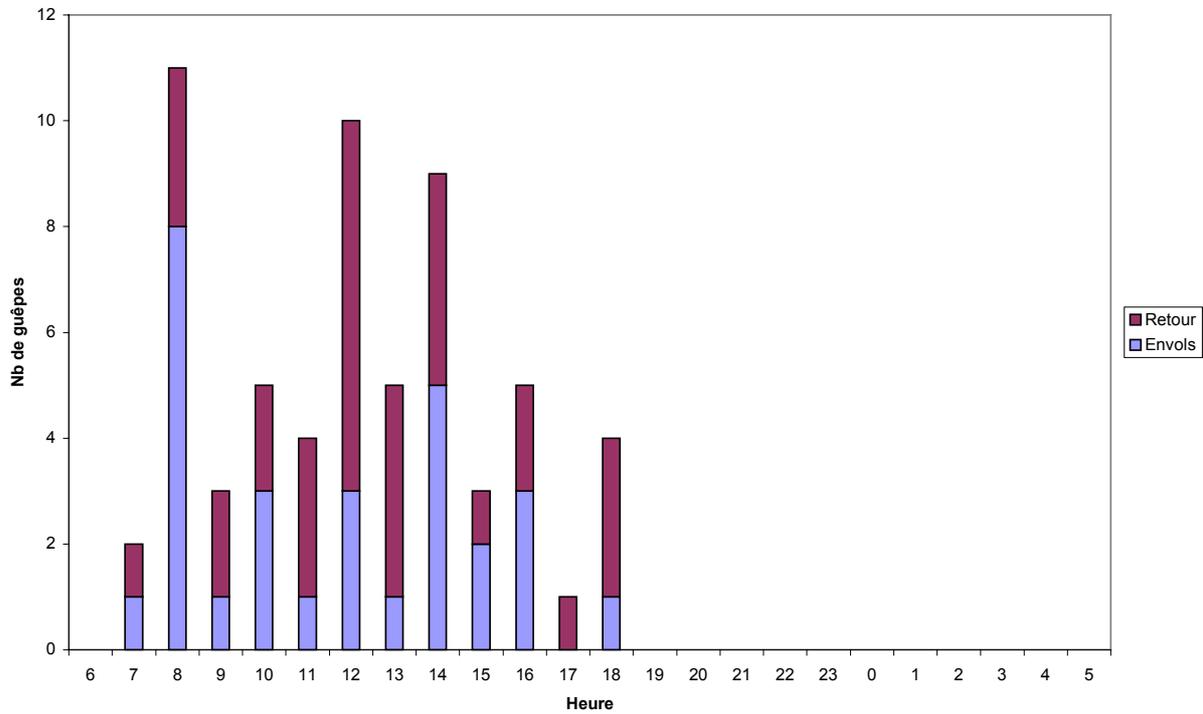


Figure 14. Activité des guêpes *Protopolybia* spp.

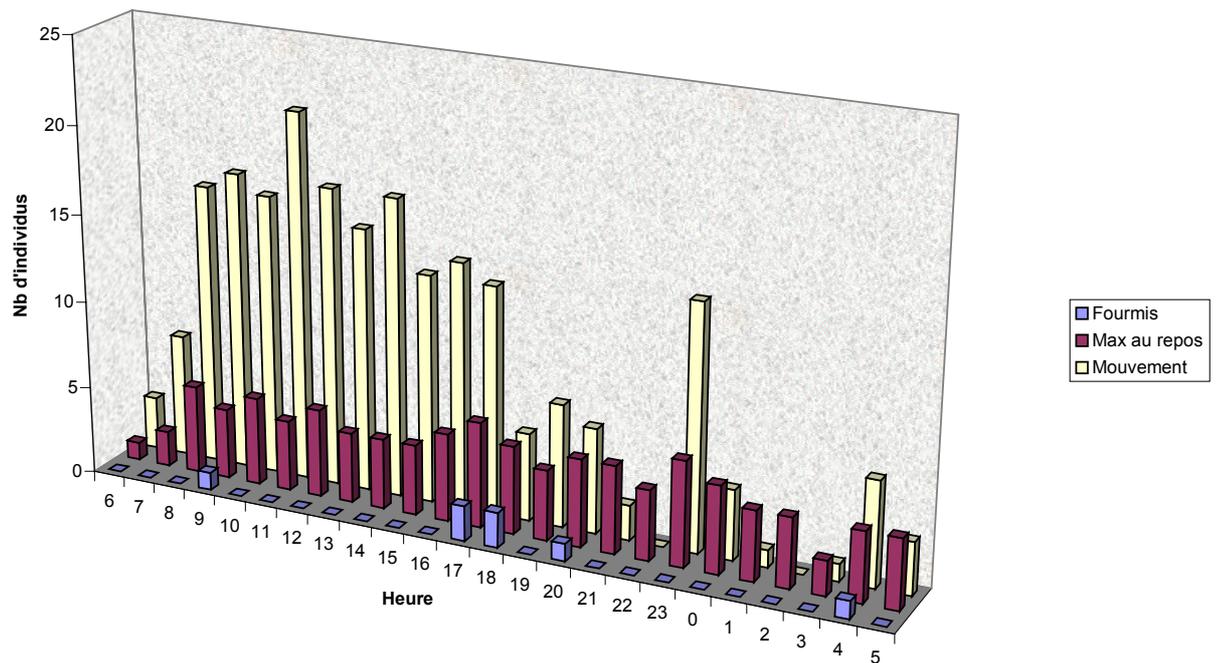


Figure 15. Activité sur le nid de guêpes.  
Nombre de fourmis présentes à la surface du nid (Fourmis),  
nombre maximum de guêpes présentes à la surface du nid pendant 5 min. (Max au repos),  
nombre de mouvements de guêpes à l'entrée du nid (Mouvement).

### 3.3 DISCUSSION

Le milieu arboricole, surtout en lisière, est caractérisé par une difficulté de rétention d'eau et une faible humidité. De plus, en tant qu'espèce pionnière, *D. bidens* est souvent exposée à un fort ensoleillement. Ceci expliquerait que les ouvrières rentrent dans les calies aux heures les plus chaudes de la journée (entre 12h et 15h) et sortent au crépuscule.

Outre le caractère exclusif de sa territorialité (Cherett & Jutsum, 1980; Delabie *et al.* 1991), nous ajoutons que *D. bidens* possède une territorialité *absolue*. Cette notion est définie par l'occupation du territoire 24 h sur 24 (à opposer à la territorialité *spatiotemporelle*) (Hölldobler & Lumsden, 1980; Hölldobler & Wilson, 1990).

Les guêpes *Protopolybia* spp., par leur mode de chasse visuel, ont une activité diurne. Malgré la proximité des deux nids et le passage fréquent des fourmis sur le rameau soutenant le nid de guêpes, les contacts entre les deux espèces ne sont pas fréquents. Nous voyons entre ces deux espèces une relation de *tolérance* basée sur l'évitement. Elle résulte d'un équilibre

qui nécessite une constante surveillance de la part des guêpes (ce qui explique la présence pendant 24 heures de guêpes à la surface du nid) et qui peut être rompu au désavantage des guêpes. En effet, lors d'une tentative de mise en élevage en terrarium, un nid de fourmis a été entièrement ouvert et retourné. Parmi les calies se trouvait un nid de guêpes. Ces dernières ont été attaquées et pillées par les fourmis. Cette observation devra être confirmée et mesurée sur le terrain lors de prochaines études.

Une alarme en conditions naturelles rend les fourmis très vives et agressives. Les guêpes, à l'inverse, rentrent dans leur nid (Corbara *et al.*, 2000; Obs. pers.). Les fourmis étant surtout agressives envers des stimuli de vibration et des stimuli visuels (à courte distance), toute tentative des guêpes de défense active envers l'agresseur ne ferait qu'attirer l'attention des fourmis.

Les avantages que tireraient les guêpes de ce comportement sont les suivants :

- Une économie d'énergie pour la défense, (contre-balancée par la dépense d'une constante surveillance 24 h sur 24).

- Une diminution des risques de pillage, surtout par les fourmis légionnaires *Eciton* sp.

## 4 PREDATION

### 4.1 MATERIEL ET METHODES

L'étude du comportement prédateur de *D. bidens* a été effectuée sur trois colonies, choisies en raison de leur facilité d'accès et de la taille suffisante de la colonie. Les proies ont été déposées sur une feuille (différente à chaque fois) d'une branche gardée par les ouvrières (aire de fourragement).

Nous avons confronté les ouvrières de *D. bidens* à trois cas différents :

- Un termite (*Reticulitermes* sp.) (4 mm et  $2,08 \times 10^{-3}$  gr., moyenne pour 100 individus). 33 cas.

- Un criquet (30 à 40 mm et  $7,84 \times 10^{-2}$  gr., moyenne pour 10 individus). Les tibias des pattes postérieures sont préalablement enlevés. 32 cas.

- 30 termites groupés sur la même feuille. 33 cas. (cf. photo 12, Annexe B).

(Remarque : Poids d'une ouvrière *D. bidens* :  $7,05 \times 10^{-3}$  gr., moyenne pour 100 ouvrières).

Une liste complète des séquences comportementales (détection, attaque, capture, recrutement, écartèlement, transport de la proie) a été mise au point sur base d'observations préliminaires (cf. Annexe L). Les séquences ont été enregistrées par l'observation directe depuis l'introduction d'une proie jusqu'à sa disparition du champ visuel (tombée ou emportée par les ouvrières dans le nid). Ceci permet de construire un éthogramme avec les fréquences de transition entre chaque séquence comportementale. Chaque pourcentage est calculé par rapport au nombre total de cas.

## 4.2 RESULTATS

### 4.2.1 Cas d'un termite

Les séquences du comportement prédateur face à un termite sont schématisées à la Figure 16. Les ouvrières de *D. bidens* en exploration, détectent la proie une fois sur deux par contact, puis la capturent (45,4 %) ou l'évitent et l'ignorent (6,1%). Dans l'autre cas (48,5 %), l'ouvrière détecte la proie à distance (1 à 2 cm), approche rapidement et saisit la proie, toujours par le corps. Après la saisie, très rapide, la fourmi tire en arrière (27,3 %), soit pour rejeter la proie, soit pour la garder. Après la capture, nous observons un « malaxage » du termite sur place (6,1%) ou encore utilisation de venin (30,4 %). *D. bidens* possède un venin de contact (absence d'aiguillon) qu'elle dépose sur la proie en recourbant l'abdomen sous son thorax. Il n'y a pas de corrélation entre l'application de venin et le retour au nid. En effet, une ouvrière peut très bien ramener une proie après avoir utilisé son venin (8 cas sur 10). Les proies sont ramenés au nid (84,8%) ou rejetés (9,1%).

Le recrutement à courte distance (*short range recruitment*) est sonore (tapotement de l'abdomen sur le substrat) et n'est pas utilisé pour des petites proies, le stimulus ayant rapidement disparu avec la capture ou l'éjection du termite.

Aucune perte de proies par fuite n'a été observé.

La durée des séquences depuis la détection jusqu'à la décision de retour au nid dure en moyenne 8 secondes. Pour trouver la proie, le temps est très variable et est en moyenne de 7 minutes et varie de 1 min à 30 min.

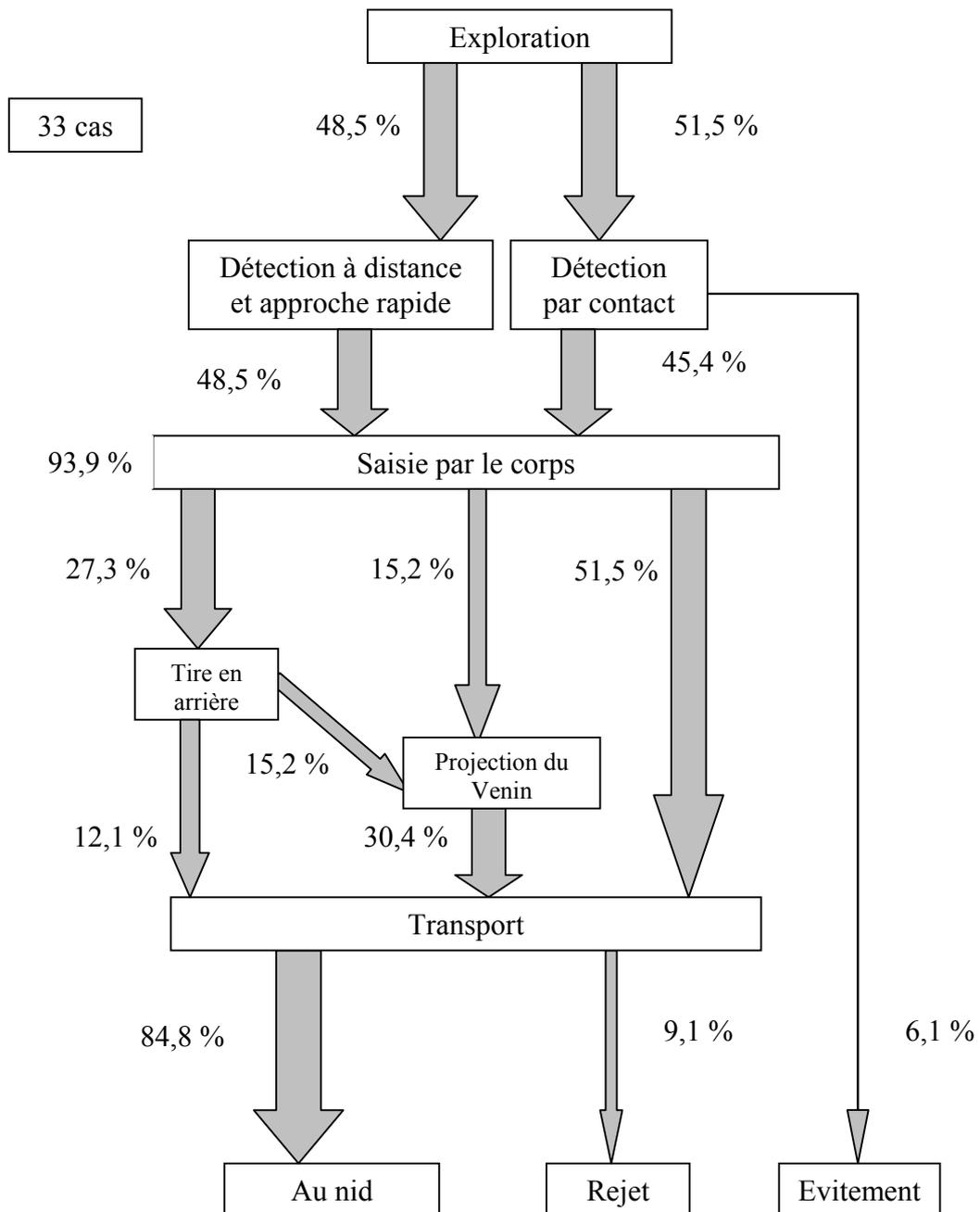


Figure 16. Ethogramme représentant les séquences de comportements prédateurs d'ouvrières de *Dolichoderus bidens* face à un termite. Les pourcentages sont calculés par rapport au nombre total de cas ( $n = 33$ ).

#### 4.2.2 Cas d'un criquet

Les ouvrières de *D. bidens*, le plus souvent une ou deux, détectent la proie par exploration (Figure 17). Les proies sont saisies par les pattes (75%) ou l'abdomen (25 %). Toutes les ouvrières tirent la proie en arrière. Parmi celles ci, 15,6% rejettent la proie immédiatement. Les autres recrutent des congénères par tapotements (*short range recruitment*). Il en résulte un écartèlement de la proie (cf. photo 11, Annexe B). Suite à cet afflux d'ouvrières, certaines proies vont être rejetées (28,1%) et les autres (46,9%) vont provoquer un recrutement chimique de masse (*long range recruitment*) qui attire en moyenne 13 ouvrières pour l'écartèlement et 15 qui patrouillent autour. Les proies restantes sont alors découpées sur place et les morceaux transportés au nid (37,5%) ou rejetés (9,4%). Lorsqu'une ouvrière ne peut rapporter une proie, elle utilise le recrutement chimique de masse (LRR) et découpe ses proies (Dejean *et al.*, 1994). Une proie entière n'est jamais ramenée au nid (Obs. pers.).

Au cours de ces observations, 3 cas de fuite de proie ont été observés. En cas de fuite, on observe un comportement dit de "réserve" (Dejean, 1988). Les ouvrières décrivent des cercles autour du lieu où se trouvait la proie. La sinuosité et la vitesse de leurs déplacements augmentent.

Le venin est utilisé dans 40 % des cas indépendamment des séquences.

Le temps mis pour ramener une proie au nid après un recrutement chimique peut varier de 5 min à 1h19.

Remarquons que *D. bidens* a un comportement agressif envers les proies mortes (orthoptères) mais elles n'ont jamais été emmenées au nid (Obs pers.)

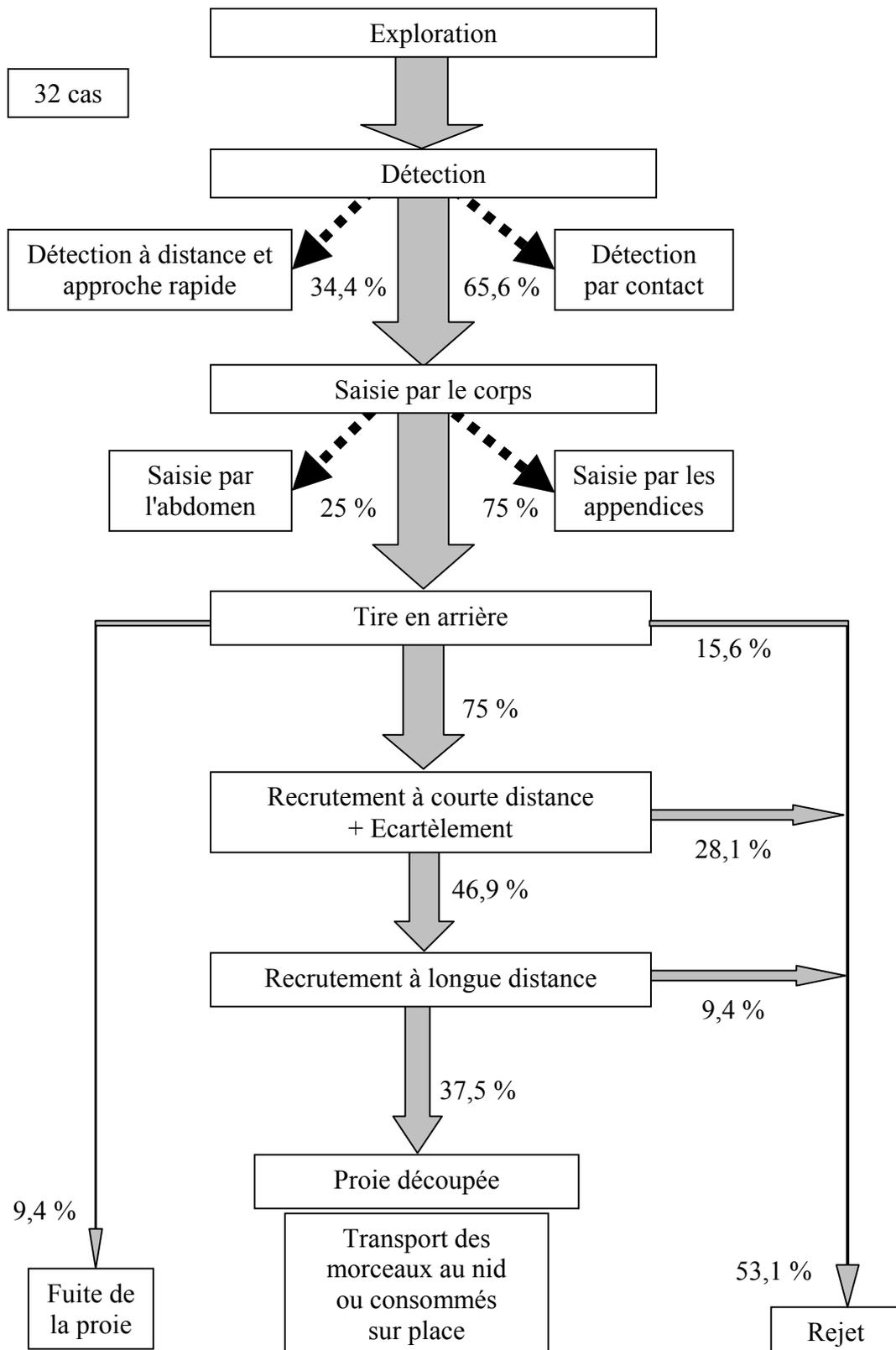


Figure 17. Ethogramme représentant les séquences de comportements prédateurs d'ouvrières de *Dolichoderus bidens* face à un criquet. Les pourcentages sont calculés par rapport au nombre total de cas ( $n = 32$ ).

#### 4.2.3 Cas de 30 termites

Dans le cas de trente termites groupés, la détection à distance est plus fréquente (Figure 18). La différence fondamentale avec l'expérience du termite seul se trouve dans l'élaboration d'une piste chimique de recrutement de masse pour chaque cas (après un temps moyen de 9 min, mesurés sur 14 cas et un recrutement de 14,3 ouvrières en moyenne). Les premières captures sont ramenées au nid. Après l'arrivée d'ouvrières en nombre, les rejets (en moyenne 4,2 termites rejetés sur 30) diminuent et tous les termites sont ramenés au nid (sauf 10 termites sur 990 qui sont mangés sur place). Au sein d'une même séquence, l'efficacité de la capture et du retour des proies augmente avec le temps et l'arrivée d'ouvrières.

Dans tous les cas, le venin a été utilisé (souvent par les mêmes ouvrières), mais au sein même d'une expérience sur 30 termites, toutes les ouvrières ne l'ont pas utilisé (6,5 sur les 30 en moyenne).

Contrairement aux cas avec un termite, nous avons observé un comportement d'écartèlement pour 7 termites (sur 990). Le termite est alors découpé sur place (5 cas) ou mâché directement (2 cas).

Le recrutement à courte distance (*short range recruitment*) diffère également car il apparaît tard (après quelques minutes, parfois après l'arrivée massive d'ouvrières).

La durée moyenne des observations (du premier termite détecté au dernier capturé) est de 21 min (mesuré sur 29 cas), variant de 4 à 50 min.

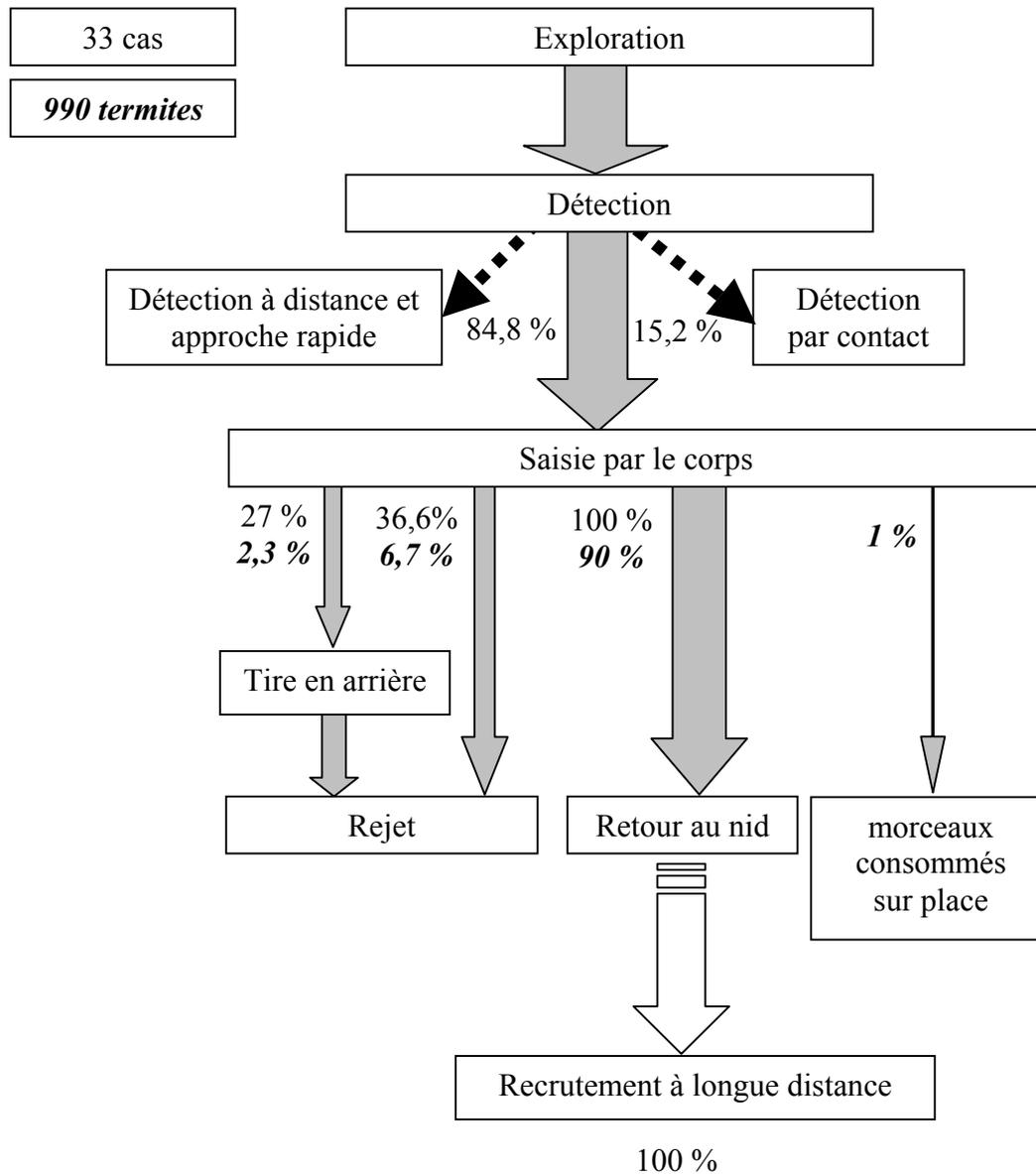


Figure 18. Ethogramme représentant les séquences de comportement prédateurs d'ouvrières de *Dolichoderus bidens* face à 30 termites.

Les pourcentages sont calculés par rapport au nombre total de cas ( $n = 33$ ) et de *termites* ( $t = 990$ ).

Remarque : la somme des pourcentages par rapport au nombre de cas ( $n = 33$ ) n'est pas égale à 100 car plusieurs comportements peuvent se retrouver dans une séquence.

### 4.3 DISCUSSION

En conditions naturelles, aucune proie n'a été trouvée dans les nids au cours des récoltes effectuées en Guyane (Corbara, comm. pers.; Obs. pers.). Les proies ramenées au nid lors des expériences de prédation pourraient être immédiatement données aux larves.

A la différence des fourmis prédatrices non dominantes telles les Ponerines (*Ectatomma tuberculatum*) qui ont un mode de chasse solitaire, *D. bidens* présente de nombreuses caractéristiques comportementales communes avec les fourmis arboricoles dominantes *Oecophylla longinoda* (Hölldobler & Wilson, 1978 ; Dejean, 1990 ; Wojtusiak *et al.*, 1995), *Crematogaster* sp. (Richard *et al.*, 2001) et *Tetramorium aculeatum* (Djieto-Lordon *et al.*, 2001) : Agressivité, écartèlement des proies, détection suivie d'une attaque rapide, capture de grandes proies grâce à un recrutement chimique de masse, utilisation de recrutement à courte distance, chasse en groupe et utilisation de venin suivi de découpage et transport.

On observera toutefois quelques différences avec les autres espèces de fourmis dominantes, à savoir qu'*Oecophylla longinoda* n'utilise pas son venin et ramène les proies entières au nid, *Crematogaster* sp. ne capture que peu de proies seules à cause de leur petite taille et *Tetramorium aculeatum* capture ses proies systématiquement (Hölldobler & Wilson, 1978 ; Dejean, 1990 ; Wojtusiak *et al.*, 1995; Djieto-Lordon *et al.*, 2001; Richard *et al.*, 2001).

*D. bidens* ne tolère que peu d'espèces sur son territoire (Obs. pers.). Cette stratégie de fourragement à la fois extensive et intensive lui permet de récolter une grande quantité de liquides sucrés, favorisant ainsi les comportements prédateurs coûteux en énergie lorsque les proies se trouvent en faible densité (Davidson, 1997; McKey *et al.*, 1999).

La détection par contact provoque une forte proportion de fuite de proies (Dejean *et al.*, 1994; Orivel *et al.*, 2000; Richard *et al.*, 2001). C'est la cas pour *Crematogaster* sp. et deux espèces arboricoles non-dominantes *Polyrhachis laboriosa* et *Pachycondyla goeldii* (Dejean *et al.*, 1994; Orivel *et al.*, 2000). La détection par vision, pour *Oecophylla longinoda* par exemple (Dejean, 1990), permet la détection à distance et limite les fuites (Djieto-Lordon *et al.*, 2001) même si la proie est petite, mais n'est compatible qu'avec un mode prédation diurne. *D. bidens* détecte ses proies par contact et à distance, ce qui lui confère un avantage et lui permet de chasser de jour comme de nuit (Obs. pers.).

Le recrutement à courte distance est un caractère évolué (Traniello, 1989; Schatz *et al.*, 1997). Très efficace, il est présent chez les fourmis arboricoles dominantes qui fourragent en groupe grâce à une densité d'ouvrières importante (Hölldobler & Wilson, 1978; Dejean,

1990). Chez *D. bidens*, ce comportement est présent mais n'apparaît qu'à la suite d'un stimulus fort (vibrations et/ou grande taille et/ou nombre d'intrus important). Les ouvrières adaptent leur comportement en fonction des proies rencontrées (Dejean, 1987 ; Schatz *et al.*, 1997).

Remarquons aussi que des ouvrières ont été observées tenant 2 (13 cas), 3 (2 cas) ou 4 termites (2 cas) entre les mandibules. Ceci est une preuve d'une plasticité comportementale adaptée à la capture de proies groupées, ce phénomène étant répandu chez les espèces spécialisées dans la capture de termites (Hölldobler & Wilson, 1990a).

Les proies possèdent souvent des comportements antiprédateurs très efficaces en milieu arboricole (ailes, pattes sauteuses chez les orthoptères, les chenilles qui se laissent tomber, etc.). Les différences structurales entre sol et arbres favorisent l'adaptation de comportements de capture différents (la poursuite des proies est impossible dans les arbres) chez les fourmis arboricoles. Le comportement "de réserve", présent chez *D. bidens* est l'une de ces adaptations (Dejean, 1988; Orivel, 2000).

Il ne faut cependant pas confondre la prédation avec la protection du nid. Dans la prédation (qui peut aussi servir de protection), l'intrus est tué et finit dans la colonie, alors que dans la protection, l'intrus fuit ou est rejeté mort ou vivant. Cette ambiguïté se pose dans le cas de *Pheidole minutula* qui entretient une étroite symbiose avec sa plante hôte *Maieta guianensis* (Melastomataceae) (Dejean *et al.*, 2001), mais pourrait tout aussi bien se poser pour *D. bidens*. La prédation serait-elle une conséquence opportuniste de la défense de son territoire ?

Cette forme de capture de proie et de retour au nid nécessite une puissante adhérence au substrat. Les études sur les fourmis arboricoles dominantes *Oecophylla longinoda*, *Crematogaster* sp., *Pheidole minutula* et *Tetramorium aculeatum* ont montré que la présence d'arolia et de griffes courbées permettait l'écartellement (Wojtusiak *et al.*, 1995 ; Dejean *et al.*, 1999b; Orivel & Dejean, 1999; Kenne *et al.*, 2000; Dejean *et al.*, 2001; Djieto-Lordon *et al.*, 2001; Orivel *et al.*, 2001; Richard *et al.*, 2001).

## 5 AROLIUM

L'arolium est une structure adhésive présente sur le prétarse de la plupart des hyménoptères y compris les plus primitifs et sa perte est un caractère secondaire. Ils permettent une bonne fixation sur des surfaces lisses comme des feuilles par exemple. Les griffes servent aux déplacements sur des surfaces rugueuses horizontales ou inclinées (Orivel, 2000).

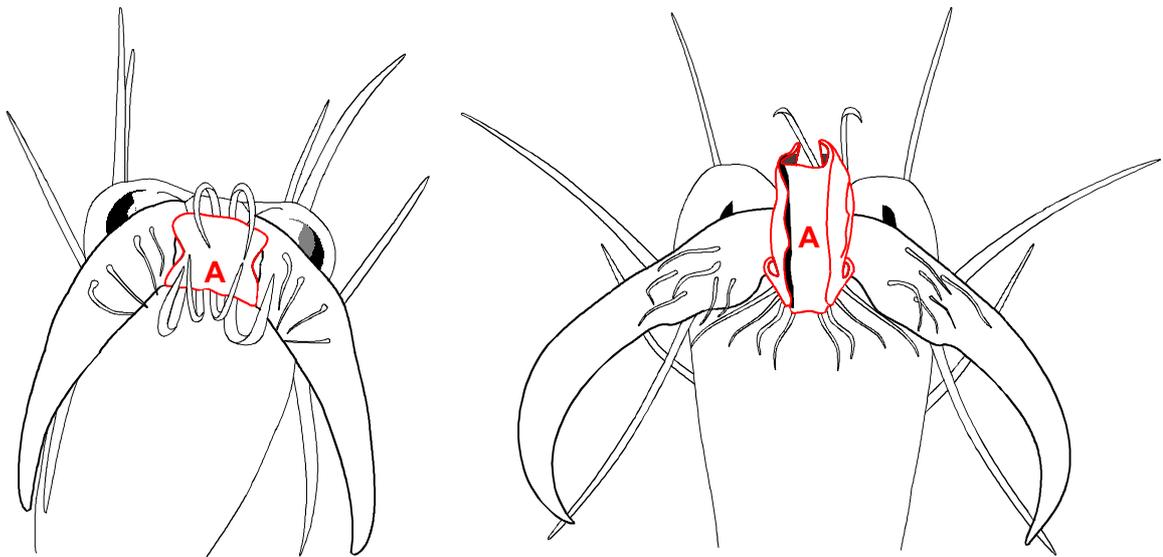


Figure 19. Schéma comparatif entre deux morphologies typiques de prétarses. Sur la figure de gauche, l'arolium (A) est absent et les griffes peu courbées. (D'après Orivel, 2000).

### 5.1 MATERIEL ET METHODES

Deux fourmis ont été déshydratées dans trois bains successifs d'éthanol (70%, 90% et 100%) de 20 minutes chacun.

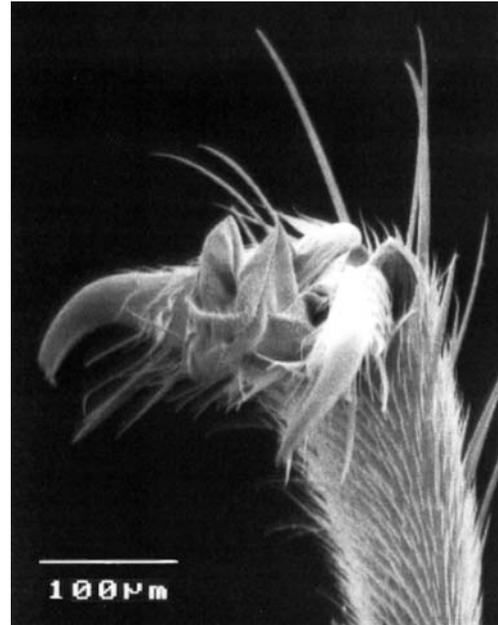
Les fourmis ont ensuite été recouvertes d'une fine couche d'or pur et examinées par un microscope électronique à balayage JEOL de type JSM 820 (tension d'accélération des électrons incidents : 10 kV). L' image obtenues sont des images d'électrons secondaires.

## 5.2 RESULTATS

Le cliché au microscope électronique à balayage (photo de droite) montrent la présence d'arolia sur les prétarses de *D. bidens* ainsi que la courbure des griffes prononcée. En comparaison, nous avons la photo du prétarse de la fourmi terricole *Pachycondyla stigma* (Ponerinae) (Orivel *et al.*, 2001).



Absence d'arolium chez *P. stigma*  
(Photo : J. Orivel)



Prétarse de *D. bidens* avec présence  
d'arolium.

## 5.3 DISCUSSION

La présence d'arolia et de griffes courbées permet à *D. bidens* de se déplacer sans difficultés sur tous les supports arboricoles et d'adopter des comportements prédateurs particuliers, tels que tirer les proies en arrière (donc écarteler), écarteler *sous* une feuille, etc. (Dejean, 1990; Hölldobler & Wilson, 1990a; Djieto-Lordon *et al.*, 2001; Richard *et al.*, 2001). L'adhésion au substrat lors de la prédation est importante pour ne pas laisser échapper la proie, qui, en milieu arboricole, est difficilement récupérable une fois tombée.

## 6 ANALYSE DES SUBSTANCES CUTICULAIRES

### 6.1 MATERIEL ET METHODES

#### 6.1.1 Echantillonnage

Sur une trentaine de kilomètres de lisière, 8 nids ont été récoltés, dont 6 contenaient au moins un stade de développement de la coccinelle *Thalassa saginata*. Nous avons également trouvé trois nids de guêpes *Protopolybia* spp. dont deux se trouvaient associés à la même colonie de *D. bidens* (nid B6). La synthèse des captures est reprise au tableau 9.

Les nids sont placés dans des sacs en plastique et congelés au laboratoire. Pour chaque nid, nous avons prélevé tous les stades de *T. saginata* (adulte, jeune adulte, nymphe, larve) et les avons traité séparément. Dans les 4 nids de guêpes *Protopolybia* spp. ainsi que dans 8 colonies de *D. bidens* nous avons échantillonné les ouvrières, les nymphes et les larves (5 individus par échantillon pour chaque stade). Les échantillons (21 pour *T. saginata* et 36 pour les guêpes et les fourmis) ont été placés dans un tube numéroté et congelé jusqu'à l'extraction. Les abdomens des fourmis et des guêpes adultes ont été préalablement enlevés pour éviter toute contamination par les produits des glandes à venin et de Dufour.

Tableau 9. Récapitulatif de tous les nids et échantillons prélevés.

N° nid	Hauteur approx. du nid (m)	Nb de calées	Nb de nids de <i>Protopolybia</i> spp.	Nb de larves de <i>T. saginata</i>	Nb de nymphes de <i>T. saginata</i>	Nb de jeunes adultes de <i>T. saginata</i>	Nb d'adultes de <i>T. saginata</i>	Nb d'exuvies de <i>T. saginata</i>
<b>RP</b>	3	51	1					
<b>B6</b>	10	88	2	2		2	1	5
<b>B7</b>	10	54		6	1			
<b>D5</b>	2.5	42	1					
<b>D8</b>	2	98			2			
<b>E1</b>	3	19			1	1		1
<b>E3</b>	0.5	121			1			1
<b>F2</b>	3	8		1				

### 6.1.2 Chromatographie en phase gazeuse

Chaque échantillon a été extrait dans 1 ml d'Hexane RP Normapur pendant 5 min. Les extraits ont été ensuite évaporés à sec sous un flux d'azote et re-dissous dans 200 µl d'hexane (ouvrières de *D. bidens* et *Protopolybia* spp.) ou 100 µl (nymphe de *T. saginata*) ou 50 µl (larves et nymphe de *Protopolybia* spp. et *D. bidens* et larves et adultes de *T. saginata*). De ces solutions, 2 µl de chaque tube sont injectés dans un chromatographe en phase gazeuse HP 5890 Series II équipé d'un injecteur split-splitless, un détecteur à ionisation de flamme et une colonne capillaire apolaire (HT5, 25m x 0.22mm Diamètre interne x 0.1 µl épaisseur de la phase). L'injection est faite en splitless pendant 15 sec. L'injecteur et le détecteur étaient à 300°C et 320°C respectivement et le gaz vecteur était de l'hélium (1ml/min). La programmation de la T° du four était : 100°C à 180°C à 15°C/min, 180°C à 250°C à 5°C/min, 250°C à 320°C à 3°C/min et enfin isotherme à 320°C pendant 15 min. Les intégrations ont été réalisées avec Millennium 2.15 (Waters). Afin de comparer les profils, nous avons enregistré tous les pics et calculé les pourcentages des aires de chacun par rapport au nombre total de pics pris en compte. A partir du tableau obtenu, les divergences entre les profils cuticulaires ont été déterminés grâce à une large classification hiérarchique ascendante en utilisant la méthode d'agrégation de Ward (1963) basée sur une analyse de la variance à l'aide du logiciel SPAD 3.01.

## 6.2 RESULTATS

La classification hiérarchique ascendante des profils cuticulaires de *T. saginata*, *D. bidens* et *Protopolybia* spp. permet la séparation des échantillons en 7 groupes d'individus relativement homogènes à partir d'une valeur de l'Indice de Dissimilarité de 0,08 (Figure 21).

Les regroupements se font par stades ("Adultes" séparés de "Nymphe et Larves").

Sans être bien séparés du reste, les groupes de guêpes *Protopolybia* spp. (2 et 3) sont néanmoins bien différenciés des autres groupes, ce qui traduit une différence d'odeurs cuticulaires.

Les larves et les nymphe de *T. saginata* (groupe 6) ont des odeurs proches de ceux du couvain de *D. bidens* (groupe 7).

Chez *D. bidens*, les adultes (groupe 5) sont relativement distants des larves et des nymphe (groupe 7). Remarquons que ces deux derniers groupes sont très homogènes et indépendants des nids, donc de la répartition géographique.

Le groupe 1 (adultes de *T. saginata*) est un cas spécial car il représente à la fois un nid et un stade (adultes de coccinelle). Ils ont une odeur nettement différente des autres échantillons (ID=0.47).

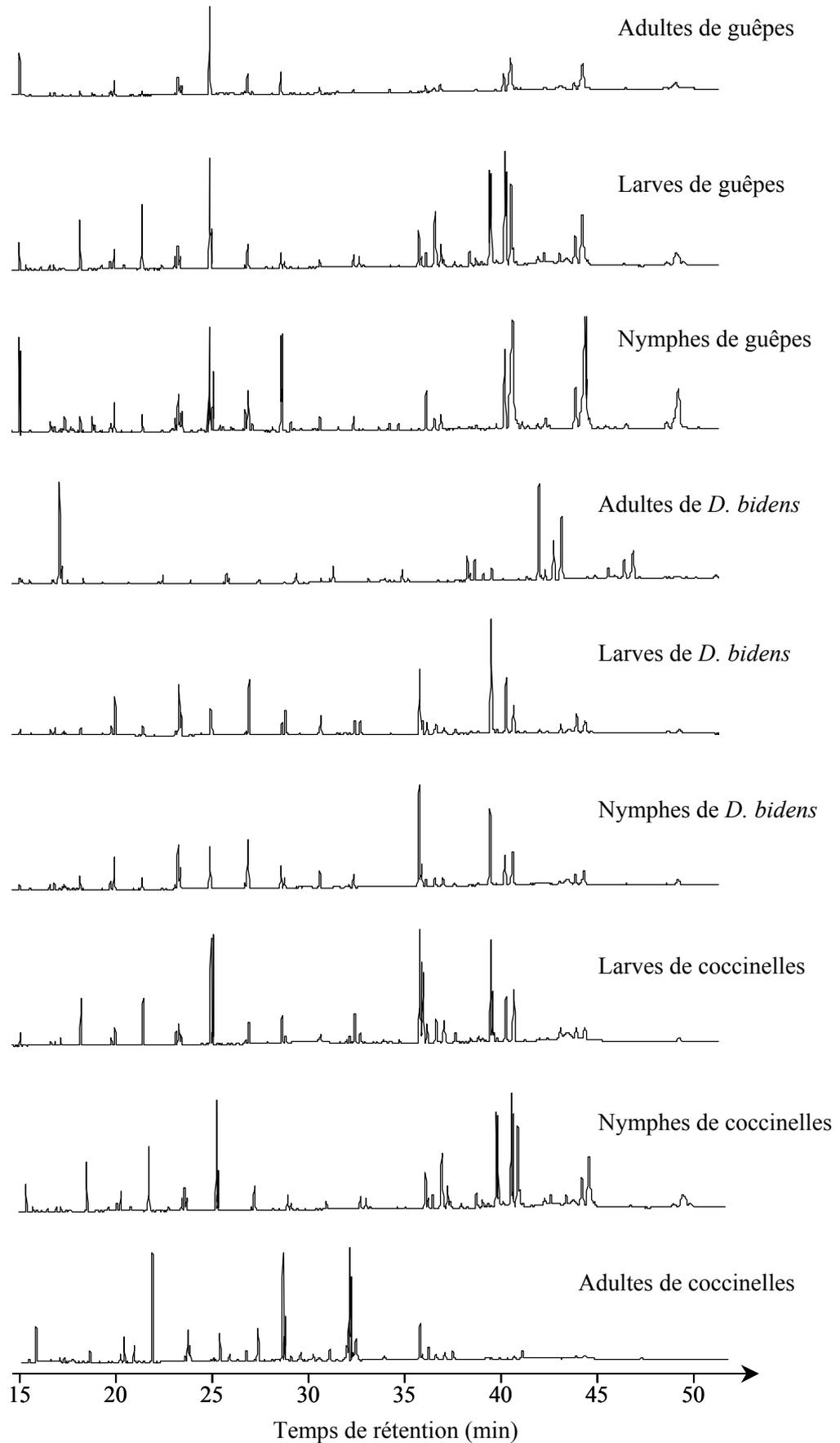


Figure 20. Comparaison qualitative de chromatogrammes d'échantillons représentatifs.  
(L'échelle des ordonnées est exprimée en mV)



### 6.3 DISCUSSION

L'analyse chromatographique des substances cuticulaires montre bien que les larves et les nymphes de *T. saginata* sont très proches des larves et des nymphes de *D. bidens* alors que les adultes de *T. saginata* sont nettement séparés.

Les observations de terrain sont confirmées par les analyses chimiques. En effet, larves de coccinelles sont léchées, entretenues et transportées (lors d'une perturbation) par les ouvrières de *D. bidens* comme avec leur propre couvain. L'acceptation des coccinelles se ferait donc sur base des substances cuticulaires.

La différence d'odeur entre les adultes de *T. saginata* (groupe 1) et les autres groupes confirme l'agressivité des ouvrières de *D. bidens* à leur rencontre (Corbara *et al.*, 1999, Obs. pers.). Ceci apporte un élément de plus à l'hypothèse que les larves et les nymphes de *T. saginata* sont acceptées sur la base d'odeurs proches du couvain des fourmis.

Ces signaux de reconnaissance semblent se mettre en place peu de temps après l'éclosion, comme le suggèrent les échantillons du groupe 4 (E1coccJA, E1cocc N et D8coccNy). Le Jeune Adulte E1 devait juste avoir éclos alors que les deux nymphes devaient être prêtes à éclore, ce qui expliquerait leur ressemblance. Ils forment un groupe à part, séparés des larves, des nymphes et des adultes de *T. saginata*, mais assez proches des adultes de *D. bidens*.

Cependant, les larves et les nymphes de *T. saginata* restent plus proches entre elles (groupe 6) que du couvain de *D. bidens* (groupe 7), ce qui suggère qu'il n'y a pas d'acquisition de l'odeur de l'hôte, mais plutôt synthèse des odeurs cuticulaires par les coccinelles. Nous serions donc devant un cas de mimétisme (et non de camouflage) (cf. 1.6.8. *Interaction avec d'autres espèces*). Ceci reste à confirmer en analysant les substances cuticulaires de larves de *T. saginata* à différents âges, avant et après la pénétration dans la fourmilière. Une analyse plus poussée par spectrométrie de masse permettrait d'identifier la nature des substances à l'origine de la reconnaissance chez *D. bidens* et chez *T. saginata*.

La différence d'odeurs cuticulaires et l'agressivité entre les adultes de *D. bidens* et *Protopolybia* spp. (Obs. pers) montrent que les substances cuticulaires ne jouent pas de rôle dans le maintien du nid de guêpes au sein des fourmilières. Ce résultat est en accord avec les rythmes d'activités qui montraient que les deux espèces n'entraient que très rarement en contact (cf. 4.2.). Trois éléments non exclusifs peuvent en partie expliquer la proximité et le manque de contact entre les deux espèces.

Premièrement, les guêpes sont protégées de l'agressivité des fourmis non seulement par leur constante surveillance, mais également par l'architecture de leurs nids. Celui-ci imite les calices de la fourmi car il est constitué d'une ou plusieurs galettes disposées au creux d'une

feuille et recouvertes par du carton, vraisemblablement fabriqué par les guêpes (Obs. pers.). Aussi, l'architecture intérieure du nid ne permet pas à une fourmi d'atteindre le couvain et protège d'un éventuel pillage (cf. Figure 22).

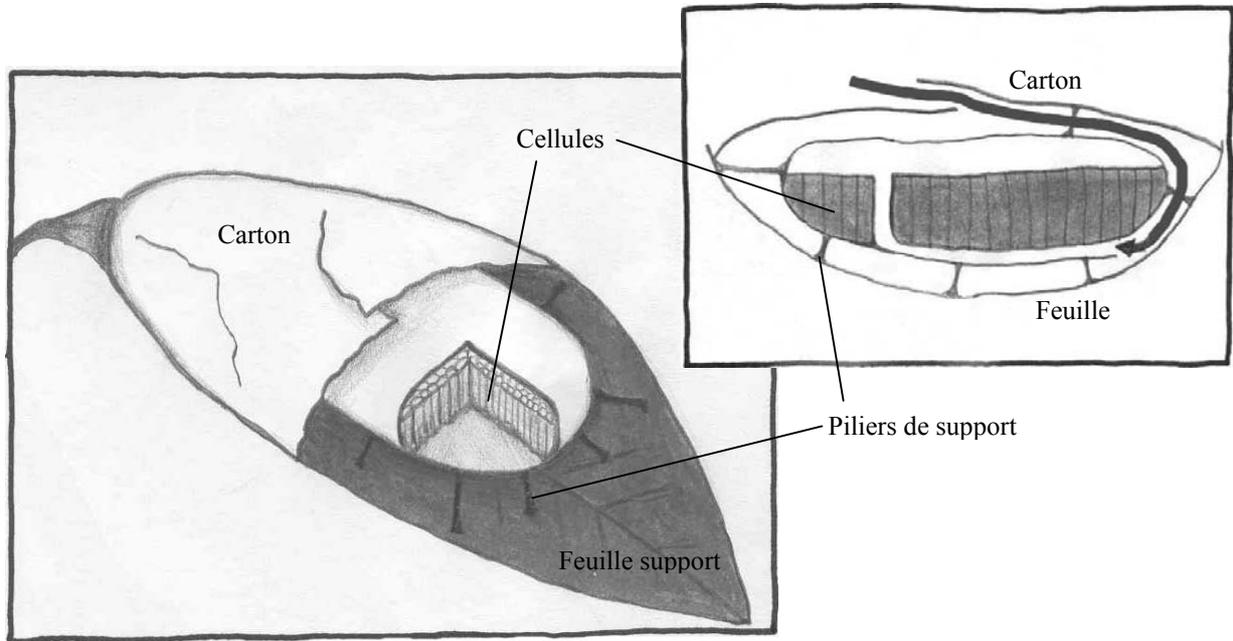


Figure 22. Dessin d'un nid de guêpes *Protopolybia spp.* (à gauche).  
Coupe transversale du nid (à droite). Longueur de la feuille : environ 15 cm.

Deuxièmement, il est possible que les guêpes marquent la feuille support ou l'entrée du nid par des substances répulsives produites par la glande de Dufour (Espelie & Hermann, 1988).

Troisièmement, les signaux de reconnaissance des guêpes, qui provoquent un comportement agressif des fourmis, ne sont que légèrement différents des signaux de ces dernières. Cette convergence d'odeur est intéressante car elle pourrait avoir un rôle lors de la recherche et l'installation des nids de guêpes proche des colonies de *D. bidens*.

## 7 POLYCALIE & POLYDOMIE : DISCUSSION

La diversité des nids multiples au sein de la famille des Formicidae nous impose l'élaboration d'un vocabulaire approprié, c'est à dire synthétique, exhaustif et simple. Deux critères pourraient servir à différencier la polycalie de la polydomie : La structure des colonies et le nombre de reines.

Pour ne pas interférer avec le paragraphe 1.6.6, nous définirons la *polycalie* comme suit: Société, monogyne ou polygyne, occupant plusieurs sous-unités (calies) dont chacune n'abrite pas systématiquement de reines fécondes et peut contenir aussi bien des ouvrières que du couvain. L'ensemble des calies constitue le nid. Une sous-unité isolée (calie) n'est pas viable.

La *polydomie* serait un ensemble de sociétés (donc de nids) contenant chacune une ou plusieurs reines et entretenant des échanges (de couvain, de nourriture, d'ouvrières, de soldats, etc.). La reproduction se ferait par "bouturage" d'une société "mère" en sociétés "filles", souvent séparées de plusieurs mètres. Les sociétés "filles" isolées seraient viables et autonomes.

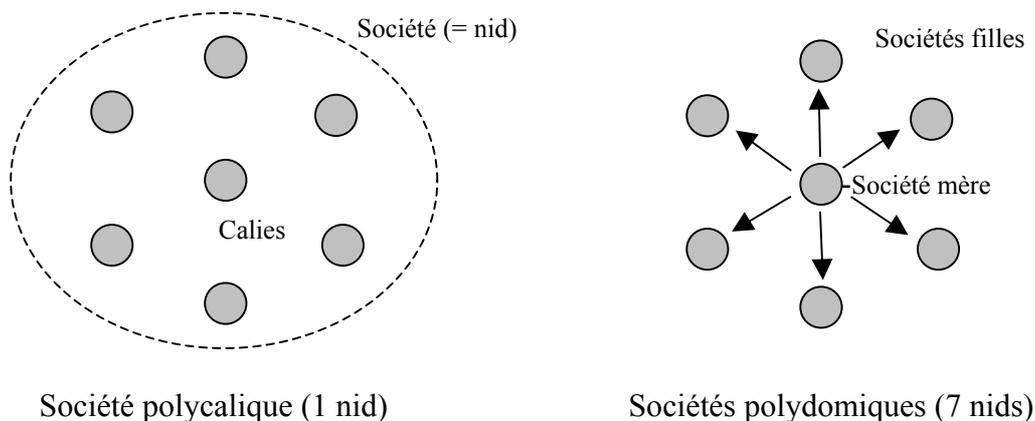


Figure 23. Schémas comparatifs d'une société polycalique et d'un ensemble de sociétés polydomiques.

Remarquons que la polycalie s'applique à une société, contrairement à la polydomie qui désigne un ensemble de sociétés.

Selon ces définitions et partant des observations de terrain, *D. bidens* serait une fourmi polydomique à sociétés polycaliques.

Cependant, pour confirmer les observations de terrain ainsi que le statut de *D. bidens*, il sera nécessaire à l'avenir de connaître en détail sa reproduction et la dynamique de la structure de ses sociétés, en répondant aux questions : *D. bidens* est-elle polygyne ? Les reines fondent-elles une société à plusieurs ? ou une société résulte-t-elle de la fusion de plusieurs sociétés monogyne ?

## 8 CONCLUSION

L'association entre *D. bidens* et la coccinelle *T. saginata* est le cas le plus étroit connu actuellement entre fourmis et coccinelles. La ressemblance entre les profils cuticulaires des larves et des nymphes de *T. saginata* et de *D. bidens* est un solide argument confirmant l'existence d'un mimétisme permettant aux stades pré-imaginaux de la coccinelle de se faire accepter au sein de la colonie de *D. bidens*.

Les guêpes *Protopolybia* spp. n'ont pas de contact direct avec les fourmis, mais vivent cependant dans leurs territoires, parmi les calies et bénéficient de leur protection. Les substances cuticulaires ne permettent pas un contact direct mais pourraient jouer un rôle dans la recherche du site de nidification des guêpes.

Du point de vue de l'arbre support, *D. bidens* est un cas intermédiaire. Elle a tendance à nidifier plus souvent sur quelques arbres en particulier (*Vismia sessilifolia* par exemple), mais ne les défend pas spécifiquement. Cette *semi-spécificité* se retrouve chez la plupart des fourmis dominantes (*Crematogaster* sp., *Oecophylla longinoda*, *Tetramorium aculeatum*) et leur confère une grande flexibilité comportementale et écologique.

La prédation et la protection vis à vis de l'arbre-support sont des comportements liés : ils dépendent du degré d'interaction entre les fourmis et leur plante(s) associé(s). Dans le cas d'espèces généralistes, comme les fourmis dominantes, la protection de l'arbre support résulte essentiellement du comportement prédateur des fourmis (Dejean & Corbara, 2002). Chez *D. bidens*, également, l'arbre n'a pas besoin d'être attaqué pour qu'il y ait un comportement de prédation (ou de protection si l'intrus est rejeté).

La structure de la mosaïque africaine (et donc les statuts de dominance des fourmis arboricoles) est nettement mieux définie que la structure de la mosaïque néotropicale (Dejean & Corbara, comm. pers.), comme en témoignent les différentes interprétations du statut de dominance de *D. bidens* dans la littérature (Leston, 1978; Delabie *et al.*, 1991; Dejean *et al.*, 1998; Orivel, 2000). Afin de proposer un statut à *D. bidens*, nous passons en revue les caractéristiques des fourmis dominantes :

Premièrement, *D. bidens* posséderait de nombreux traits de dominance liés à l'importante consommation de liquides sucrés (Davidson, 1998) :

- Evolution du proventricule (observé chez le genre *Dolichoderus* ; Eisner, 1957)
- Investissement moindre en azote (venin non-protéique) (observé chez 7 genres de Dolichoderinae dont le genre *Dolichoderus* ; Blum & Hermann, 1978)
- Rapidité de mouvements (Obs. pers.)

- Taux de découverte des ressources rapide (Obs. pers)
- Défense absolue du territoire (Obs. pers.)

L'importante consommation de liquides sucrés est une condition nécessaire mais non suffisante pour acquérir un statut de dominance écologique (Davidson, 1997, 1998). D'autres facteurs doivent être pris en compte, tels que :

- La polycalie (présente chez *D. bidens*)
- La possibilité de choisir le site de nidification (grâce aux nids en carton)
- La polygynie
- La reproduction des sociétés par "bouturage"
- Les liens entre les différentes sociétés ("unicolonialité")

Ces trois dernières caractéristiques permettent une colonisation rapide du milieu à moindres risques, mais n'ont jamais été étudiés chez *D. bidens*.

Les caractéristiques à l'origine de la dominance comportementale (Davidson, 1998) se retrouvent également chez *D. bidens* : grande taille des ouvrières, armes chimiques et recrutement rapide.

Suite aux résultats de la présente étude, nous ajoutons que *D. bidens* possède de nombreuses ressemblances avec les fourmis arboricoles dominantes : La semi-spécificité avec l'arbre-support, le comportement prédateur (agressivité, écartèlement) et la territorialité absolue.

Cependant, les sociétés de *D. bidens* ont des effectifs modestes (quelques milliers d'ouvrières au plus) (Corbara & Dejean, comm. pers.; Obs. pers.) et occupent de petits territoires en comparaison de certaines sociétés de fourmis arboricoles dominantes (Cherrett & Jutsum, 1980, Delabie *et al.*, 1991).

En partant des définitions de Davidson (1997, 1998), *D. bidens* entrerait donc uniquement dans la catégorie de la dominance comportementale.

Se situant souvent dans un cas intermédiaire (prédation et relation avec l'arbre-support), nous lui préférons le qualificatif de **sub-dominante**. En présence de conditions favorables (population importante d'hémiptères, faible compétition interspécifique, présence d'arbres à feuilles favorables dans des endroits ensoleillés, etc.), elle acquerrait un statut de dominante.

## 9 PERSPECTIVES

Au cours de ce travail, nous avons rassemblé quelques données préliminaires. Que ce soit en écologie ou en éthologie, de nombreuses questions restent sans réponses.

Une partie du cycle de développement de la coccinelle *T. saginata* demeure hypothétique : le stade de ponte, le stade œuf et l'entrée de la larve au nid. Selon Corbara *et al.* (1999), plusieurs scénarios sont possibles : la coccinelle dépose discrètement ses œufs dans le nid ; ou elle les dépose à l'extérieur du nid. Dans ce dernier cas, soit ils sont ramenés par les ouvrières (au stade œuf ou jeune larve), soit les jeunes larves se déplacent jusqu'au nid. La découverte des lieux de pontes de *T. saginata* (certainement à l'extérieur), la manière dont les jeunes larves entrent dans les nids et ce dont elles se nourrissent, permettrait de comprendre la totalité du cycle de *T. saginata*.

Par ailleurs, d'autres espèces vivant en association avec *D. bidens* peuvent faire l'objet de futures recherches. C'est le cas d'araignées ou de larves de syrphes vivant à l'intérieur des calies (Obs. pers.).

Afin de mieux connaître les préférences alimentaires de *D. bidens*, il serait intéressant de nommer les espèces d'hémiptères que la fourmi entretient, de savoir quelles arbres favorisent leur développement et quel est exactement l'impact de ces hémiptères dans les cacaoyères.

En lutte biologique, la capacité de *D. bidens* de nidifier sur un grand nombre d'arbres, son agressivité et son caractère inoffensif pour l'homme lui confèrent un avantage. Cependant, elle reste relativement inefficace dans le contrôle des défoliatrices sur de vastes territoires, entretient des hémiptères et reste difficilement manipulable. Dans l'état actuel des connaissances, son utilisation pour la lutte biologique est difficilement envisageable.

A l'avenir, des études sur la reproduction de *D. bidens*, sur les relations de territorialité et de compétition interspécifique, sur la mobilité et la structure de ses nids, auxquelles s'ajoutent des études biogéographiques, biochimiques et génétiques, permettront de mieux comprendre la place qu'occupe *D. bidens* dans la mosaïque des fourmis arboricoles. Multiplions cela par les centaines d'espèces arboricoles tropicales et nous aurons une idée de l'ampleur de la tâche qui attend les futures générations de myrmécologues.

## 10 BIBLIOGRAPHIE

- Agosti D., Majer J. D., Alonso L. E., Schultz T. R. (2000).** *Ants : standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 280 pp.
- Agrawal A. A. (1998).** Leaf damage and associated cues induce aggressive ant recruitment in a neotropical ant-plant. *Ecology* 79: 2100-2112.
- Agrawal A. A., Dubin-Thaler B. J. (1999).** Induced responses to herbivory in the neotropical ant-plant association between *Azteca* ants and *Cecropia* trees: response of ants to potential induction cues. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45: 47-54.
- Akino T. (2002).** Chemical camouflage by myrmecophilous beetle *Zyras comes* (Coleoptera: Staphylinidae) and *Diaritiger fossulatus* (Coleoptera: Pselaphidae) to be integrated into the nest of *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Chemoecology.* 12: 83-89.
- Akino T., Yamaoka R. (1998).** Chemical mimicry in the root aphid parasitoid *Paralipsis eikoeae* Yasumatsu (Hymenoptera: Aphidiidae) of the aphid-attending ant *Lasius sakagami* Yamauchi & Hayashida (Hymenoptera: Formicidae). *Chemoecology.* 8: 153-161.
- Akino T., Knapp J. J., Thomas J. A., Elmes G. W. (1999).** Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proc. R. Soc. London Ser. B Biol. Sci.* 266: 1419-1426.
- Allan R. A., Capon R. J., Brown W. V., Elgar M. A. (2002).** Mimicry of host cuticular hydrocarbons by salticid spider *Cosmophasis bitaeniata* that preys on larvae of tree ants *Oecophylla smaragdina*. *J. Chem. Ecol.* 28: 835-848.
- Baroni-Urbani C. (1980).** L'écologie des fourmis : Problèmes et perspectives. *Ecologie des Insectes Sociaux*. Lausanne, C. R. IUSSI, French Section. pp 1-15.
- Barret J. (2001).** *Atlas illustré de la Guyane*. IRD Editions, 215 pp.
- Beattie A. J. (1985).** *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. New York, Cambridge University Press, 182 pp.
- Bentley B. L. (1976).** Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 57: 815-820.
- Bentley B. L. (1977).** Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8: 407-427.
- Bentley B. L. (1983).** Nectaries in agriculture, with an emphasis on the tropics. *The biology of nectaries*. B. L. Bentley and T. S. Elias. New York, Columbia University Press. pp 204-222.
- Bernard F. (1968).** *Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen. 3. Les fourmis (Hymenoptera: Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale*. Paris, Masson, 411 pp.

- Berti N., Boulard M., Duverger C. (1983).** Fourmis et Coccinelles: revue bibliographique et observations nouvelles. *Bull. Soc. Entomol. Fr.* 88: 271-274.
- Billen J. P. J. (1986).** Morphology and ultrastructure of the abdominal glands in dolichoderine ants (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc.* 33: 278-295.
- Blum M. S., Hermann H. R. (1978).** Venom and venom apparatuses of the Formicidae: Dolichoderinae and Aneuretinae. In: *Arthropod venoms*, Handbook of Experimental Pharmacology ed. (Bettini S., ed). Berlin: Springer-Verlag. pp 871-894.
- Bolton B. (1994).** *Identification guide to the ant genera of the world*. Cambridge, Mass., Harvard University Press, 222 pp.
- Bolton B. (1995).** *A new general catalogue of the ants of the world*. Cambridge, Mass., Harvard University Press, 504 pp.
- Bonavita-Cougourdan A., Clement J. L., Lange C. (1987).** Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J. Entomol. Sci.* 22: 1-10.
- Breed M. D., Snyder L. E., Lynn T. L., Morhart J. A. (1992).** Acquired chemical camouflage in a tropical ant. *Anim. Behav.* 44: 519-523.
- Brühl C. A., Gunsalam G., Linsenmair K.E.. (1998).** Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *J. Trop. Ecol.* 14: 285-297.
- Buckley R. C. (1982).** Ant-plant interactions: a world review. In *Ant-plant interactions in Australia*. R. C. Buckley. The Hague., Dr. W. Junk Publishers. pp 111-141.
- Carpenter J., Corbara B., Dejean A. (2001).** *Protopolybia duckei* (Du Buysson), a valid species, not a synonym of *Protopolybia emortualis* (De Saussure). *J. New York Entomol. Soc.* 109: 179-181.
- Carver M., Gross G. F., Woodward T. E. (1991).** 30-Hemiptera. In *The insects of Australia*. Cornell University Press, Ithaca, New York. pp 429-515.
- Cherrett J. M., Jutsum A. R. (1980).** The effects of some ant species, especially *Atta cephalotes* (L), *Acromyrmex octospinosus* (Reich) and *Azteca* sp. on citrus growing in Trinidad. In *Social insects in the tropics*, Cocoyac, Mexico, IUSI, pp 155-163.
- Corbara B., Dejean A. (2000).** Adaptive behavioral flexibility of the ant *Pachycondyla* (= *Megaponera*) *foetens* (Ponerinae) during prey capture. *Sociobiology* 36: 465-484.
- Corbara B., Dejean A. (2002).** Paper stealing on an arboreal ant nest by the wasp *Agelaiia fulvofasciata* Degeer (Hymenoptera : Vespidae). *Sociobiology* 39: 281-283
- Corbara B., Dejean A., Cerdan P. (1999a).** Une coccinelle myrmécophile associée à la fourmi arboricole *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae). *Actes Coll. Ins. Soc.* 12: 171-179.

- Corbara B., Dejean A., Orivel J. (1999b).** Les « jardins de fourmis », une association plantes-fourmis originale. *L'Année Biologique* 38: 73-89.
- Corbara B., Dejean A., Orivel J. (2000).** Une guêpe sociale associée à la fourmi arboricole *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae). *Actes Coll. Ins. Soc.* 13: 115-119.
- Corbara B., Orivel J., Cerdan P., Dejean A. (Non publié).** *Thalassa saginata* (Coccinellidae : Hyperaspinae), a myrmecophilous ladybird associated with the arboreal ant *Dolichoderus bidens* (Formicidae : Dolichoderinae).
- Corbara B., Tindo M., Dejean A. (1999c).** Les relations entre fourmis arboricoles et guêpes sociales sous les tropiques. *L'Année Biologique.* 38: 213-229.
- Crozier R. H. (1987).** Genetic aspects of kin recognition: concepts, models, and synthesis. In *Kin recognition in animals*. D. J. C. Fletcher and C. D. Michener. New York, John Wiley. pp 55-73.
- Crozier R. H., Dix M. W. (1979).** Analysis of two genetic models for the innate components of colony odor in social Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4: 217-224.
- Davidson D. W. (1988).** Ecological studies of Neotropical ant gardens. *Ecology* 69: 1138-52.
- Davidson D. W. (1997).** The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biol. J. Linn. Soc.* 61: 153-181.
- Davidson D. W. (1998).** Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecol. Entomol.* 23: 484-490.
- Davidson D. W., McKey D. (1993).** The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *J. Hym. Res.* 2: 13-83.
- Davidson D. W., Patrell-Kim L. (1996).** Tropical arboreal ants : Why so abundants ? In : *Neotropical Biodiversity and Conservation*, Gibson A.C. (Ed.), Mildred E. Mathias Botanical Garden, Los Angeles. pp 127-140.
- Dejean A. (1988).** Failure as an effective stimulus of a reserve behavior which allows the capture of alternative prey by *Serrastruma serrula* workers (Formicidae, Myrmicinae). *Sociobiology* 14: 325-339.
- Dejean A. (1990).** Circadian rhythm of *Oecophylla longinoda* in relation to territoriality and predatory behaviour. *Physiol. Entomol.* 15: 393-403.
- Dejean A., Akoa A., Djieto-Lordon C., Lenoir A. (1994).** Mosaic ant territories in an African secondary rain forest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 23: 275-292.
- Dejean A., Belin M., McKey D. (1991).** Les relations plantes-fourmis dans la canopée. In : *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale - II. Rapport de mission : radeau des cimes Octobre-Novembre 1991*, réserve de Campo, Cameroun, Opération Canopée, F. Hallé (Ed.), Opération canopée, Lyon, pp 76-80.

- Dejean A., Corbara B. (1990).** Predatory behaviour of a neotropical arbicolous ant *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa*. (Formicidae, Ponerinae). *Sociobiology* 17: 271-286.
- Dejean A., Corbara B. (1998a).** Study of different foraging paths in the predatory neotropical ponerine ant *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Ponerinae). *Sociobiology*, 32: 409-426.
- Dejean A., Corbara B. (2002).** Review on mosaics of dominant ants in rainforests and plantations. In : *Arthropods of tropical forests. Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Y. Basset, V. Novotny, S.E. Miller & R.L. Kitching (Eds.). Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK. (sous presse).
- Dejean A., Corbara B., Carpenter J. M. (1998b).** Nesting site selection by wasps in the Guianese rain forest. *Ins. Soc.* 45: 33-41
- Dejean A., Corbara B., Lachaud J. P. (1998c).** The anti-predator strategies of *Parachartergus apicalis* (Vespidae: Polistinae). *Sociobiology* 32: 477-487.
- Dejean A., Corbara B., Orivel J. (1999a).** The arboreal ant mosaic in two Atlantic rain forests. *Selbyana* 20: 133-145.
- Dejean A., Corbara B., Orivel J., Snelling R. R., Delabie J. H. C., Belin-Depoux M. (2000).** The importance of ant gardens in the pioneer vegetal formations of French Guiana (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35: 425-439.
- Dejean A., Corbara B., Snelling R. R., Belin M. (1997).** Les jardins de fourmis de Guyane française : relations entre arbres-supports, épiphytes et fourmis. *Acta Bot. Gallica* 144: 333-345.
- Dejean A., Djieto Lordon C., Durand J. L. (1997).** Ant mosaic in oil palm plantations of the southwest Province of Cameroon: impact on leaf miner beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Econ. Entomol.* 90: 1092-1096.
- Dejean A., Lenoir A., Godzinska E. J. (1994).** The hunting behavior of *Polyrhachis laboriosa*, a non-dominant arboreal ant of the African equatorial forest (Hymenoptera: Formicidae, Formicinae). *Sociobiology*. 23: 292-313.
- Dejean A., Nkongmeneck B., Corbara B., Djieto-Lordon C. (1991).** Impact des fourmis arboricoles sur une pullulation d'*Achaea catocaloides* (Lepidoptera, Noctuidae) dans les plantations de cacaoyers du Cameroun, et étude de leurs Homoptères associés. *Acta Œcol* 12: 471-488.
- Dejean A., Olmsted I., Camal J.F. (1992).** Interaction between *Atta cephalotes* and arboreal ants in the biosphere reserve Sian Ka'an (Quintana Roo, Mexico): efficient protection of the trees (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 20: 57-76.
- Dejean A., Orivel J., Corbara B., Delabie J., Teillier L. (1998d).** La mosaïque des fourmis arboricoles. In : *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale - III. Rapport de la mission*

- d'exploration scientifique de la canopée de Guyane*, Octobre-Décembre 1996., F. Hallé (Ed.), Pro-Natura International & Opération canopée, pp 140-153.
- Dejean A., Orivel J., Corbara B., Olmsted I., Lachaud J. P. (2001a).** Nest site selection by two polistine wasps : the influence of *Acacia-Pseudomyrmex* associations against predation by army ants (Hymenoptera). *Sociobiology*. 37: 135-146.
- Dejean A., Schatz B., Kenne M. (1999b).** How a group foraging myrmicine ant overwhelms large prey items (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology* 34: 407-418.
- Dejean A., Schatz B., Orivel J., Beugnon G., Lachaud J. P., Corbara B. (1999c).** Feeding preferences in African ponerine ants: a cafeteria experiment. *Sociobiology*. 34: 555-568.
- Dejean A., Solano P. J., Orivel J., Belin-Depoux M., Cerdan P., Corbara B. (2001b).** The spread-eagling of prey by the obligate plant-ant *Pheidole minutula* (Myrmicinae) : Similarities with dominants arboreal ants. *Sociobiology* 38: 675-682.
- Delabie J. H. C. (1990).** The ant problems of cocoa farms in Brazil. *Applied myrmecology, a world perspective*. R. K. Vander Meer, K. Jaffe and A. Cedeno. Boulder, CO. 741 p., Westview Press. pp 555-569.
- Delabie J. H. C. (2001).** Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha) : an overview. *Neotrop. Entomol.* 30: 501-516.
- Delabie J. H. C., Benton F. P., De Medeiros M. A. (1991).** La polydomie chez les Formicidae arboricoles dans les cacaoyères du Brésil : optimisation de l'occupation de l'espace ou strategie defensive ? *Actes Coll. Ins. Soc.* 7: 173-178.
- De La Fuente M. A. S., Marquis R. J. (1999).** The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a neotropical rainforest tree. *Oecologia* 118: 192-202.
- Dettner K., Liepert C. (1994).** Chemical mimicry and camouflage. *Annu. Rev. Entomol.* 39: 129-154.
- Djieto-Lordon C., Dejean A. (1999a).** Tropical arboreal ant mosaics: innate attraction and imprinting determine nest site selection in dominant ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45: 219-225.
- Djieto-Lordon C., Dejean A. (1999b).** Innate attraction supplants experience during host plant selection in an obligate plant-ant. *Behav. Proc.* 46: 181-187.
- Djieto-Lordon C., Richard F. J., Oworia C., Gibernau M., Orivel J., Dejean A. (2001).** The predatory behavior of the dominant arboreal ant species *Tetramorium aculeatum* (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology*. 38: 1-11.
- Durou S. (1999).** *Etude sur la biodiversité des Formicidae en forêt tropicale Guyanaise – Le barrage de Petit-Saut*. Mémoire de Maîtrise, Univ. Paul Sabatier, Toulouse III, 13 pp.
- Eisner T. (1957).** A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Bull. Mus. Comp. Zool.* 116: 439-490.

- Errard C., Bagnères A.-G., Clément J. L. (1989).** Les signaux chimiques de la reconnaissance interspécifique chez les fourmis. *Actes Coll. Ins. Soc.* 5: 285-292.
- Espelie K. E., Hermann H. R. (1988).** Congruent cuticular hydrocarbons: biochemical convergence of a social wasp, an ant and a host plant. *Biochem. Syst. Ecol.* 16: 505-508.
- Floren A., Linsenmair K. E. (1997).** Diversity and recolonization dynamics of selected arthropod groups on different tree species in a lowland rainforest in Sabah, with special reference to Formicidae. *Canopy arthropods*. N. E. Stork, J. Adis and R. K. Didham. London, 567 p., Chapman & Hall. pp 344-381.
- Forel A. (1912).** Formicides des néotropiques. Part V. 4<sup>ième</sup> sous-famille Dolichoderinae Forel. *Mém. Soc. Entomol. Belg.* 20: 33-58.
- Gaspar C. (1965).** Introduction à l'étude des fourmis. *Nat. Belg.* 46: 64-79.
- Gaspar C., Werner F. G. (1976).** The ants of Arizona : an ecological study of ants in the Sonoran desert. *US/IBP Desert Bioma Res. Memo.* 73-50. Utah State Univ., Logan. 14 pp.
- Gaume L., McKey D., Terrin S. (1998).** Ant-plant-homopteran mutualism: how the third partner affects the interaction between a plant-specialist ant and its myrmecophyte host. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 265: 569-575.
- Hallé F. (1998).** Distribution verticale des métabolites secondaires en forêt équatoriale – une hypothèse. In : *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale - III. Rapport de la mission d'exploration scientifique de la canopée de Guyane, Octobre-Décembre 1996.*, F. Hallé (Ed.), Pro-Natura International & Opération canopée, pp 129-138.
- Herre E. A., Windsor D. M., Foster R. B. (1986).** Nesting associations of wasps and ants on lowland Peruvian ant- plants. *Psyche.* 93: 321-30.
- Hölldobler B., Lumsden C. J. (1980).** Territorial strategies in ants. *Science* 210: 732-739.
- Hölldobler B., Wilson E. O. (1978).** The multiple recruitment systems of the African Weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 19-60.
- Hölldobler B., Wilson E. O. (1990a).** *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass, 732 pp.
- Hölldobler B., Wilson E. O. (1990b).** Host tree selection by the neotropical ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* 22: 213-214.
- Jackson D. A. (1984).** Ant distributions in a Cameroonian cocoa plantation : investigation of the ant mosaic hypothesis. *Oecologia* 62: 318-324.
- Jeanne R. L. (1979).** A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology* 60: 1211-1225.
- Jolivet P. (1986).** *Les fourmis et les plantes. Un exemple de coévolution*. Paris, Boubée, 254 pp.
- Jutsum A.R., Cherrett J.M., Fisher M. (1981).** Interactions between the fauna of citrus trees in Trinidad and the ants *Atta cephalotes* and *Azteca* sp. *J. Appl. Ecol.* 18: 187-195.

- Kempf W. W. (1972).** Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. *Stud. Entomol.* 15: 3-344.
- Kenne M., Corbara B., Dejean A. (1999).** Impact des fourmis sur les plantes cultivées en milieu tropical. *L'Année Biologique.* 38: 195-212.
- Kenne M., Schatz B., Durand J-L., Dejean A. (2000).** Hunting strategy of a generalist ant species proposed as a biological control agent against termites. *Entomol. Exper. Appl.* 94: 31-40.
- Kusnezov N. (1963).** Zoogeografía de las hormigas en Sudamérica. *Acta Zool. Lilloana.* 19: 25-186.
- Lahav S., Soroker V., Hefetz A. (1999).** Direct behavioral evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. *Naturwissenschaften* 86: 246-249.
- Lawton J. H., Bignell D. E., Bolton B., Bloemers G. F., Eggleton P., Hamond P. M., Hodda M., Holt R. D., Larsen T. B., Mawdsley N. A., Stork N. E., Srivastava D. S., Watta A. D. (1998).** Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature.* 391: 72-76.
- Leal I. R., Oliveira P. S. (1995).** Behavioral ecology of the Neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. *Behavioral Ecology and Sociobiology.* 37: 373-383.
- Lenoir A., D'Etorre P., Errard C., Hefetz A. (2001a).** Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annu. Rev. Entomol.* 46: 573-599.
- Lenoir A., Malosse C., Yamaoka R. (2001b).** Chemical mimicry between parasitic ants of the genus *Formicoxenus* and their host *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae). *Biochem. Syst. Ecol.* 25: 379-389.
- Leston D. (1970).** Entomology of the cocoa farm. *Annu. Rev. Entomol.* 15: 273-294.
- Leston D. (1973a).** Ecological consequences of the tropical ant mosaic. *Proceedings of the Seventh International Congress of the International Union for the Study of Social Insects.* London, pp 235-242.
- Leston D. (1973b).** The ant mosaic - tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *PANS (Pest Artic. News Summ.)* 19: 311-341.
- Leston D. (1975).** The ant Mosaic: A fundamental property of cocoa farms. *4th Int. Cocoa Res. Conf.*, 1972. pp 570-581.
- Leston D. (1978).** A Neotropical ant mosaic. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 71: 649-653.
- Letizio Machado V. L. (1980).** Plants which supply "hair" material for nest building of *Protopolybia sedula* (Saussure, 1854). In *Social insects in the tropics*, Cocoyoc, Mexico, IUSSI, pp 189-192.
- Lévieux J. (1977).** La nutrition des fourmis tropicales. V. Eléments de synthèse. Les modes d'exploitation de la biocénose. *Ins. Soc.* 24: 235-260.

- MacKay W. P. Vinson S. B. (1989).** A guide to species identification of New World ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 16: 3-47.
- MacKay W. P. (1993).** A review of the New World ants of the genus *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 22: 1-148.
- Majer J. D. (1972).** The ant mosaic in Ghana cocoa farms. *Bull. Entomol. Res.* 62: 151-160.
- Majer J. D. (1976).** The maintenance of the ant mosaic in Ghana cocoa farms. *J. Appl. Ecol.* 13: 123-144.
- Majer J. D. (1993).** Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia - its structure and influence on ant diversity. In : *Hymenoptera and biodiversity*. J. LaSalle and I. D. Gauld. Oxford., CAB International. pp 115-141.
- Majer J. D., Delabie J. H. C. (1993).** An evaluation of Brazilian cocoa farm ants as potential biological control agents. *J. Plant Prot. Tropics* 10: 43-49.
- Majer J. D., Delabie J. H. C. (1999).** Impact of tree isolation on arboreal and ground ant communities in cleared pasture in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Ins. Soc.* 46: 281-290.
- Majer J. D., Delabie J. H. C., Smith M. R. B. (1994).** Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica* 26: 73-83.
- Majer J. D., Delabie J. H. C., McKenzie N. L. (1997).** Ant litter fauna of forest edge and adjacent grassland in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Ins. Soc.* 44: 255-266.
- Majerus M. E. N. (1989).** *Coccinella magnifica* : a myrmecophilous ladybird. *Br. J. Ent. Nat. Hist.* 2 : 97-106.
- Mann W. M. (1916).** The ants of Brazil. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 60: 399-490.
- McKey D., Gaume L., Dalecky A. (1999).** Les symbioses entre plantes et fourmis arboricoles. *L'Année Biologique* 38: 169-194.
- Mercier J. L. (1999).** Territorialité et agressivité intra- et inter-spécifique dans les mosaïques de fourmis arboricoles. *L'Année Biologique* 38: 149-168.
- Mercier J. L., Dejean A. (1996).** Ritualized behaviour during competition for food between two Formicinae. *Ins. Soc.* 43: 17-29.
- Orivel J. (2000).** *L'adaptation à la vie arboricole de la fourmi Pachycondyla goeldii (Hymenoptera: Formicidae)*. Thèse de doctorat, Université Paris XIII, 225 pp.
- Orivel J., Dejean A. (1999).** L'adaptation à la vie arboricole chez les fourmis. *L'Année Biologique*. 38: 131-148
- Orivel J., Dejean A. (2000).** Myrmecophily in Hesperidiidae. The case of *Vettius tertianus* in ant gardens. *C.R. Acad. Sci. Paris.* 323: 705-715.

- Orivel J., Dejean A. (2002).** Ant activity rhythms in a pioneer vegetal formation of French Guiana (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*. 39: 65-76.
- Orivel J., Errard C., Dejean A. (1996).** La parabiose dans les jardins de fourmis. *Actes Coll. Ins. Soc.* 10: 11-20.
- Orivel J., Errard C., Dejean A. (1997).** Ant gardens: interspecific recognition in parabiocotic ant species. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40: 87-93.
- Orivel J., Malherbe M. C., Dejean A. (2001).** Relationships between pretarsus morphology and arboreal life in ponerine ants of the genus *Pachycondyla* (Formicidae: Ponerinae). *Ann. of the entomological society of america*. 94: 449-456
- Orivel J., Souchal A., Cerdan P., Dejean A. (2000).** Prey capture behavior of the arboreal ponerine ant *Pachycondyla goeldii* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35: 131-140.
- Peeters C. (1997).** Morphologically "primitive" ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. J. C. Choe and B. J. Crespi. Cambridge. 541 p., Cambridge University Press. pp 372-391.
- Pisarski B. (1973).** Les principes d'organisation des colonies polycaliques des fourmis. *Proc. 7th Congr. IUSSI*. pp 311-316.
- Richard F. J., Fabre A., Dejean A. (2001).** Predatory behavior in dominant arboreal ant species : the case of *Crematogaster* sp. (Hymenoptera: Formicidae). *J. Ins. Behav.* (sous presse).
- Room P. M. (1971).** The relative distributions of ant species in Ghana's cocoa farms. *J. Anim. Ecol.* 40: 735-751.
- Room P. M. (1975).** Relative distributions of ant species in cocoa plantations in Papua New Guinea. *J. Appl. Ecol.* 12: 47-61.
- Room P. M., Smith E. S. C. (1975).** Relative abundance and distribution of insect pests, ants and other components of the cocoa ecosystem in Papua New Guinea. *J. Appl. Ecol.* 12: 31-46.
- Rousson L. (2002).** *Etude comparative des comportements de prédation et de protection de la plante support chez cinq espèces de fourmis arboricoles du genre Azteca (Dolichoderinae)*. Mémoire de Maîtrise, Université Paul Sabatier, Toulouse III, 24 pp.
- Ruther J., Sieben S., Schricker B. (1998).** Role of cuticular lipids in nestmate recognition of the european hornet *Vespa crabro* L. (Hymenoptera, Vespidae). *Ins.Soc.* 45:169-179.
- Servigne P., Corbara B., Gaspar C., Dejean A., Orivel J. (2002).** Rythme d'activité et comportement prédateur chez la fourmi arboricole néotropicale *Dolichoderus bidens* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). *Actes Coll. Ins. Soc.* Sous presse.
- Shattuck S. O. (1992).** Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 21: 1-181.

- Sledge M. F., Dani F. R., Cervo R., Dapporto L., Turillazzi S. (2001)** Recognition of social parasites as nestmates: adoption of colony-specific host cuticular odour by the paper wasp parasite *Polistes sulcifer*. *Proc. Roy. Soc. Lond.* 268: 2253-2260.
- Sloggett J. J., Majerus M. E. N. (2000).** Aphid-mediated coexistence of ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) and the wood ant *Formica rufa* : seasonal effects, interspecific variability and the evolution of a coccinellid myrmecophyle. *Oikos*. 89: 345-359.
- Soroker V., Vienne C., Hefetz A. (1994).** The postpharyngeal gland as a "Gestalt" organ for nestmate recognition in the ant *Cataglyphis niger*. *Naturwissenschaften* 81: 510-513.
- Stork N. E., Blackburn T. M. (1993).** Abundance, body size and biomass of arthropods in tropical forest. *Oikos* 67: 483-489.
- Tobin J. E. (1991).** A neotropical rainforest canopy, ant community: some ecological considerations. *Ant-plant interactions*. C. R. Huxley and D. F. Cutler. Oxford, Oxford University Press. pp 536-538.
- Tobin J. E. (1995).** Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. *Forest canopies*. M. D. Lowman and N. Nadkarni. San Diego. Academic Press. pp 129-147.
- Traniello J. F. A. (1989).** Foraging strategies of ants. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 191-210.
- Vander Meer R. K., Morel L. (1998).** Nestmate recognition in ants. In *Pheromone communication in social insects*. R. K. Vander Meer, M. Breed, M. Winston and K. E. Espelie. Boulder, CO. 368 p., Westview Press. pp 79-103.
- Vienne C., Soroker V., Hefetz A. (1995).** Congruency of hydrocarbon patterns in heterospecific groups of ants: transfer and/or biosynthesis ? *Ins. Soc.* 42: 267-277.
- Völkl W. (1995).** Behavioral and morphological adaptations of the coccinellid, *Platynaspis luteorubra* for exploiting anti-attended resources (Coleoptera: Coccinellidae). *J. Ins. Behav.* 8: 653-670.
- Völkl W., Woodring J., Fisher M., Lorenz M.W., Hoffmann K.H. (1999).** Ant aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences. *Oecologia*. 118: 483-491.
- Ward J.H. (1963).** Hierarchical grouping to optimize an objective function. *J. Am. Stat. Assoc.* 58: 236-244.
- Wetterer J. K. (1994).** Attack by *Paraponera clavata* prevents herbivory by the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Biotropica*. 26: 462-465.
- Wheeler W. M. (1910).** *Ants: their structure, development and behavior*. New York, Columbia University Press, 663 pp.
- Wheeler W. M. (1936).** Ecological relations of ponerine and other ants to termites. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*. 71: 159-243.

- Wilson E. O. (1959).** Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forests. *Ecology* 40: 437-447.
- Wilson E. O. (1971).** *The insect societies*. Cambridge, Mass., Harvard University Press, 548 pp.
- Wilson E. O. (1987).** The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests : a first assessment. *Biotropica* 19: 245-251.
- Wilson E. O. (1992).** *La diversité de la vie*. Odile Jacob, 496 pp.
- Winder J. A. (1978).** The role of non-dipterous insects in the pollination of cocoa in Brazil. *Bull. Entomol. Res.* 68: 559-574.
- Wojtusiak J., Godzinska E. J., Dejean A. (1995).** Capture and retrieval of very large prey by workers of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille 1802). *Trop. Zool.* 8: 309-318.

## 11 ANNEXES



1. Entretien de cochenilles par *D. bidens* (S. Lacau)



2. *D. bidens* sur nectaires extra-floraux.



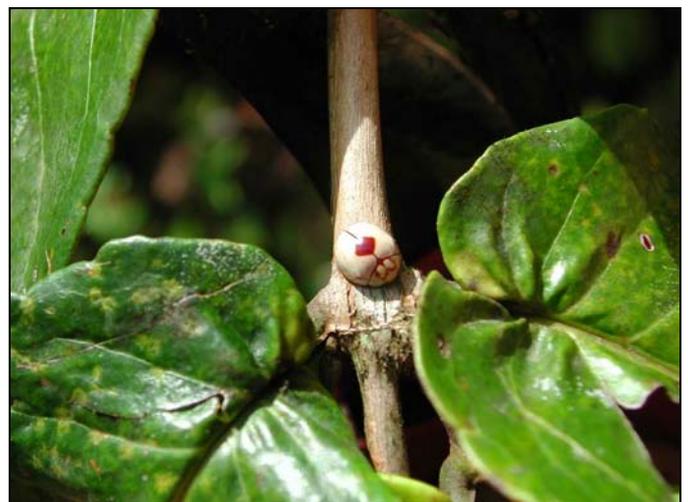
3. Calies de *D. bidens* sur *Vismia sessilifolia*.



4. Intérieur d'une calie de *D. bidens* (nymphe, adultes).



5. Lisières sur la route de Petit Saut (PK 24)



6. Adulte de *T. saginata* sur *Vismia sessilifolia*.



7. Nymphe de *T. saginata* dans une calie de *D. bidens*.



8. Larve de *T. saginata*.



9. Adulte de la guêpe *Protopolybia* spp.



10. Nid de *Protopolybia* spp.



11. Ecartèlement de criquet par *D. bidens*.



12. Termites posés avant une séquence de prédation.

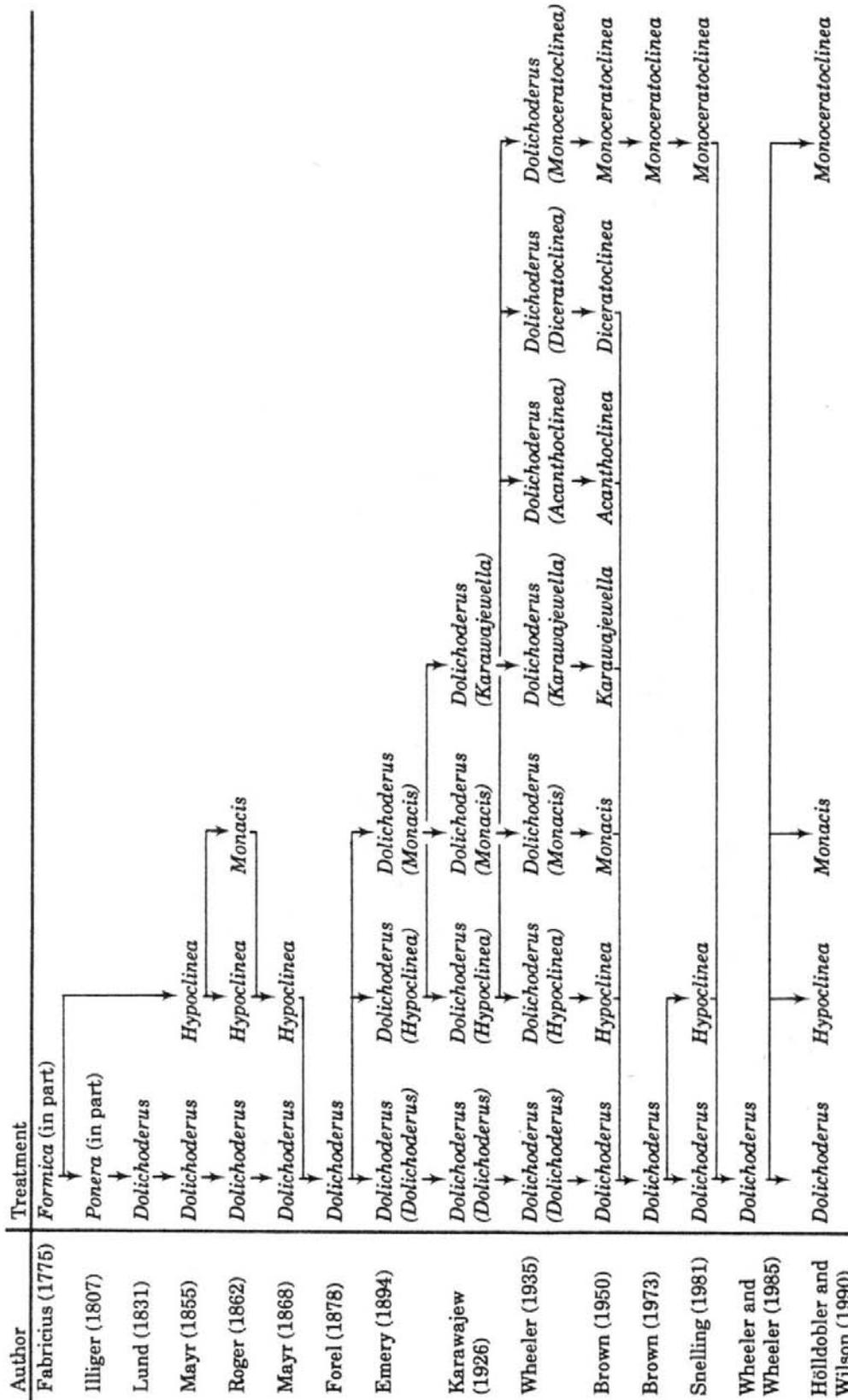
## **LISTE DES TABLEAUX**

<b>Tableau 1. Exemples de diversité spécifique chez les fourmis.....</b>	<b>3</b>
<b>Tableau 2. Répartition des espèces en sous-familles lors d'un échantillonnage en Guyane française (D'après Dejean et al., 1998d) .....</b>	<b>6</b>
<b>Tableau 3. Genres auxquels appartiennent les principales espèces arboricoles dominantes. ....</b>	<b>12</b>
<b>Tableau 4. Historique de <i>D. bidens</i> (d'après Bolton, 1995). .....</b>	<b>17</b>
<b>Tableau 5. Essences forestières abritant <i>D. bidens</i> (Dejean et al., 1998d).....</b>	<b>22</b>
<b>Tableau 6. Essences de lisière abritant <i>D. bidens</i>. .....</b>	<b>22</b>
<b>Tableau 7. Liste des espèces de lisière sur lesquelles nidifie <i>D. bidens</i>. .....</b>	<b>33</b>
<b>Tableau 8. Liste des familles d'espèces végétales recensées.....</b>	<b>34</b>
<b>Tableau 9. Récapitulatif de tous les nids et échantillons prélevés.....</b>	<b>53</b>

## LISTE DES FIGURES

Figure 1. Appareil digestif de fourmi (1). Schéma de proventricule (2). Coupe longitudinale à travers un proventricule (3). (D'après Eisner, 1957).....	8
Figure 2. Schéma des caractéristiques morphologiques d'un thorax de fourmi. (D'après Bolton, 1994).....	10
Figure 3. Distribution du genre <i>Dolichoderus</i> . (D'après Shattuck, 1992) .....	16
Figure 5. Carte de distribution de <i>D. bidens</i> . .....	18
Figure 6. Exemple de relations entre espèces de fourmis néotropicales dans une cacaoyère à Itabuna (Brésil). (D'après Majer, 1993).....	25
Figure 7. Guyane française (source: Internet).....	28
Figure 8. Rythme saisonnier de la Guyane. ....	29
Figure 9. Carte détaillée de la zone d'étude. ....	30
Figure 10. Schéma de la disposition du nid D5PK23 en lisière de forêt. ....	36
Figure 11. Présence de <i>D. bidens</i> sur la surface de trois calies.....	38
Figure 12. Présence d'ouvrières sur deux branches des aires de fourragement.....	38
Figure 13. Fréquence des allers et retours des ouvrières de <i>D. bidens</i> .....	39
Figure 14. Activité des guêpes <i>Protopolybia</i> spp.....	39
Figure 15. Activité sur le nid de guêpes.....	40
Figure 16. Ethogramme représentant les séquences de comportements .....	44
Figure 17. Ethogramme représentant les séquences de comportements .....	46
Figure 18. Ethogramme représentant les séquences de comportement.....	48
Figure 19. Schéma comparatif entre deux morphologies typiques de prétarses. (D'après Orivel, 2000).....	51
Figure 20. Comparaison qualitative de chromatogrammes d'échantillons représentatifs. ....	55
Figure 21. Classification hiérarchique ascendante des profils cuticulaires de <i>T. saginata</i> , <i>Protopolybia</i> spp. et <i>D. bidens</i> (Adultes, nymphes, larves). ....	56
Figure 22. Dessin d'un nid de guêpes <i>Protopolybia</i> spp. ....	58
Figure 23. Schémas comparatifs d'une société polycalique et d'un ensemble de sociétés polydomiques. ....	59

Historique du genre *Dolichoderus* (cette table n'inclut pas les changements au niveau spécifique).  
(D'après SHATTUCK, 1992)



### Liste des espèces de Fourmis

*Acromyrmex octopinosus* (Reich)  
*Atta cephalotes* (L.)  
*Azteca instabilis* (F. Smith)  
*Azteca* gp. *chartifex* Forel  
*Camponotus femoratus* (Fabricius)  
*Cephalotes atratus* (L.)  
*Crematogaster gabonensis* Emery  
*Crematogaster limata* var. *parabiotica* Forel  
*Dolichoderus abruptus* (F. Smith)  
*Dolichoderus attelaboides* (Fabricius)  
*Dolichoderus bidens* (L.)  
*Dolichoderus bispinosus* (Olivier)  
*Dolichoderus cogitans* Forel  
*Dolichoderus debilis* Emery  
*Dolichoderus decollatus* F. Smith  
*Dolichoderus diversus* Emery  
*Dolichoderus ferrugineus* Forel  
*Dolichoderus gagates* Emery  
*Dolichoderus imitator* Emery  
*Dolichoderus inpai* (Harada)  
*Dolichoderus laminatus* (Mayr)  
*Dolichoderus lutosus* (F. Smith)  
*Dolichoderus omacanthus* (Kempf)  
*Dolichoderus primitivus* (Wilson)  
*Dolichoderus quadridenticulatus* (Roger)  
*Dolichoderus spurius* Forel  
*Dolichoderus thoracicus* (F. Smith)  
*Ectatomma tuberculatum* (Olivier)  
*Oecophylla longinoda* (Latreille)  
*Oecophylla smaragdina* (Fabricius)  
*Pachycondyla apicalis* (Latreille)  
*Pachycondyla carinulata* (Roger)  
*Pachycondyla cavinodis* (Mann)  
*Pachycondyla goeldii* (Forel)  
*Pachycondyla obscuricornis* (Emery)  
*Pachycondyla rostrata* Emery  
*Pachycondyla stigma* (Fabricius)  
*Paraponera clavata* (Fabricius)  
*Pheidole minutula* Mayr  
*Polyrhachis laboriosa* F. Smith  
*Tetramorium aculeatum* (Mayr)  
*Tetramorium africanum* (Mayr)

### Liste des espèces de Guêpes

*Protopolybia duckei* (Du Buysson)  
*Protopolybia emortualis* (De Saussure)

### Liste des espèces de Plantes

*Abarema mataybifolia* (Sandwith) Barneby et Grimes  
*Acacia mangium* Willd.  
*Bellucia grossularioides* (L.) Triana  
*Clusia grandiflora* Splitgarber  
*Clusia minor* L.  
*Conceveiba guianensis* J.B. Aublet  
*Davilla kunthii* Saint Hilaire  
*Davilla rugosa* Poirlet  
*Goupia glabra* J.B. Aublet  
*Humiria balsamifera* (J.B. Aublet) Saint-Hilaire  
*Isertia coccinea* (J.B. Aublet) J.F. Gmelin.  
*Licania alba* (Bernouilli) Cuatrecasas  
*Macrobium bifolium* (J.B. Aublet) Persoon  
*Mahurea palustris* J.B. Aublet  
*Miconia splendens* (O.P. Schwartz) A.H.R. Grisebach  
*Mimosa myriadenia* Bentham  
*Parinari campestris* J.B. Aublet  
*Passiflora coccinea* J.B. Aublet  
*Passiflora glandulosa* Cavanilles  
*Qualea caerulea* J.B. Aublet  
*Stigmaphyllon convolvifolium* (Cavanilles) Adr. H.L. Jussieu  
*Stigmaphyllon sinuatum* (A.P. De Candolle) Adr. H.L. Jussieu  
*Tachigali melinonii* (Harms) Barneby  
*Trema micracantha* (L.) Blume  
*Trymatococcus oligrandus* (R. Benoist) Lanjouw  
*Vismia guianensis* (J.B. Aublet) Choisy  
*Vismia latifolia* (J.B. Aublet) Choisy  
*Vismia sessilifolia* (J.B. Aublet) Choisy

Tableau brute des arbres recensés lors de cette étude.

---

<b>N° nid</b>	<b>Arbre(s) support(s)</b>
	<i>Arbres adjacents (±5 m)</i>
<b>A1</b>	<b><i>Asclepia</i> sp. (Apocynaceae) / <i>Passiflora coccinea</i> (Passifloraceae)</b> <i>Bellucia grossularioides</i> (Melastomataceae) (Mimosaceae) <i>Sapium</i> sp. (Euphorbiaceae)
<b>A3-4</b>	<b><i>Talisia</i> sp. (Sapindaceae)</b> <i>Sapium</i> sp. (Euphorbiaceae) x 4 <i>Inga</i> sp. (Mimosaceae) <i>Cecropia obtusa</i> (Cecropiaceae) <i>Cecropia sciadophylla</i> (Cecropiaceae)
<b>A5-6</b>	<b><i>Qualea caerula</i> (Vochysiaceae) / <i>Vismia sessilifolia</i> (Clusiaceae)</b> <i>Vismia sessilifolia</i> (Clusiaceae) x 4 <i>Iserlia coccinea</i> (Rubiaceae) <i>Sapium</i> sp. (Euphorbiaceae) x 2 <i>Stigmaphyllon convolvulifolium</i> (Malpighiaceae) <i>Sabicea</i> sp. (Rubiaceae)
<b>A7</b>	<b><i>Vismia sessilifolia</i> (Clusiaceae)</b> <i>Miconia</i> sp. (Melastomataceae) <i>Tachigali melinonii</i> (Caesalpiniaceae) <i>Stigmaphyllon convolvulifolium</i> (Malpighiaceae) <i>Sabicea</i> sp. (Rubiaceae)
<b>A8</b>	Indét.1 <i>Iserlia coccinea</i> (Rubiaceae) <i>Sapium</i> sp. (Euphorbiaceae) <i>Miconia</i> sp. (Melastomataceae) (Mimosaceae)
<b>A9-10</b>	<b><i>Vismia sessilifolia</i> (Clusiaceae)</b> <i>Vismia sessilifolia</i> (Clusiaceae) (Mimosaceae) Indét.1
<b>A11</b>	<b><i>Miconia</i> sp. (Melastomataceae)</b> <i>Vismia sessilifolia</i> (Clusiaceae) (Mimosaceae)
<b>A12</b>	<b><i>Iserlia coccinea</i> (Rubiaceae) / liane Indét. 2</b> <i>Sapium</i> sp. (Euphorbiaceae) <i>Stigmaphyllon convolvulifolium</i> (Malpighiaceae) <i>Sabicea</i> sp. (Rubiaceae)
<b>A13-14</b>	<b><i>Mahurea palustris</i> (Clusiaceae)</b> <i>Vismia sessilifolia</i> (Clusiaceae) <i>Bellucia</i> sp. (Melastomataceae) <i>Goupia glabra</i> x 2 (Celastraceae) <i>Croton</i> sp. (Euphorbiaceae) <i>Conceveiba guianensis</i> (Euphorbiaceae) Indét. 3 (Rubiaceae)

**A15 *Bellucia grossularioides* (Melastomataceae)**

Liane *Mimosa microdenia* (Mimosaceae)  
*Solanum* sp. (Solanaceae)

**A16 chart. *Vismia sessilifolia* (Clusiaceae)**

*Vismia sessilifolia* (Clusiaceae)  
*Bellucia grossularioides* (Melastomataceae) x 2  
*Goupia glabra* (Celastraceae)  
*Miconia* sp. (Melastomataceae)

**RP1 *Vismia sessilifolia* (Clusiaceae)**

*Vismia sessilifolia* (Clusiaceae) x 2  
*Isertia coccinea* (Rubiaceae)  
*Bellucia grossularioides* (Melastomataceae) x 2  
*Clusia minor* (Clusiaceae) x 2

**B1-2 *Vismia sessilifolia* (Clusiaceae) / *Sapium* sp. (Euphorbiaceae)**

*Croton* sp. (Euphorbiaceae)  
*Stigmaphyllon convolvulifolium* (Malpighiaceae)  
*Cecropia sciadophylla* (Cecropiaceae)  
Indét. 3 (Rubiaceae)

**B3 Indét. 3 (Rubiaceae)**

*Vismia sessilifolia* (Clusiaceae)  
Liane *Stigmaphyllon sinuatum* (Malpighiaceae).  
Liane *Mimosa microdenia* (Mimosaceae)

**B4 *Bellucia grossularioides* (Melastomataceae)**

*Isertia coccinea* (Rubiaceae)  
*Bellucia* sp. (Melastomataceae)  
*Goupia glabra* (Celastraceae)  
*Vismia guianensis* (Clusiaceae)  
*Clusia minor* (Clusiaceae)

**B6 *Vismia guianensis* (Clusiaceae)**

*Vismia guianensis* (Clusiaceae)  
*Vismia sessilifolia* (Clusiaceae)  
*Goupia glabra* (Celastraceae)  
*Isertia coccinea* (Rubiaceae)

**B7 *Sapium* sp. (Euphorbiaceae)**

*Bellucia grossularioides* (Melastomataceae)  
*Vismia sessilifolia* (Clusiaceae)  
*Vismia guianensis* (Clusiaceae)  
*Vismia latifolia* (Clusiaceae)  
*Goupia glabra* (Celastraceae)

**B8 *Vismia sessilifolia* (Clusiaceae) / liane Indét. 5 (Melastomataceae)**

*Vismia sessilifolia* (Clusiaceae)  
*Goupia glabra* x 4 (Celastraceae)  
*Bellucia grossularioides* (Melastomataceae)  
*Clusia minor* (Clusiaceae)  
*Isertia* sp. (Rubiaceae)

**C1 *Davilla kunthii* (Dilleniaceae)**

*Vismia sessilifolia* (Clusiaceae)  
*Vismia latifolia* (Clusiaceae)  
*Passiflora glandulosa* (Passifloraceae)  
*Cecropia obtusa* (Cecropiaceae)  
Liane Indét. 7

**C2 Indét. 6 (Lauraceae)**  
*Vismia guianensis* (Clusiaceae) x 2  
*Vismia latifolia* (Clusiaceae)  
*Goupia glabra* (Celastraceae)  
*Bellucia grossularioides* (Melastomataceae)  
*Davilla kunthii* (Dilleniaceae)

**C3 Indét. 8 (Melastomataceae)**  
*Vismia sessilifolia* (Clusiaceae)  
*Vismia latifolia* (Clusiaceae)  
*Tachigali melinonii* (Caesalpiniaceae)  
*Cecropia obtusa* (Cecropiaceae)  
Liane Indét. 9.

**C4 *Vismia sessilifolia* (Clusiaceae)**  
*Vismia sessilifolia* (Clusiaceae)  
*Isertia coccinea* (Rubiaceae)  
*Goupia glabra* (Celastraceae)  
*Bellucia* sp. (Melastomataceae)  
*Clusia minor* (Clusiaceae)

**D2 PISC *Vismia sessilifolia* (Clusiaceae)**  
*Vismia sessilifolia* (Clusiaceae)  
*Vismia latifolia* (Clusiaceae) x 2  
*Vismia guianensis* (Clusiaceae)  
*Psidium* sp. (Myrtaceae)

**D3 PK23a Liane Indét. 10 (Apocynaceae)**  
*Vismia latifolia* (Clusiaceae) x 5  
*Vismia guianensis* (Clusiaceae)

**D4 PK23b *Mahurea palustris* (Clusiaceae)**  
*Mahurea palustris* (Clusiaceae) x 2  
*Vismia sessilifolia* (Clusiaceae)  
*Vismia latifolia* (Clusiaceae) x 2  
*Miconia splendens* (Melastomataceae)

**D5 PK23c *Vismia sessilifolia* (Clusiaceae)**  
*Vismia guianensis* (Clusiaceae) x 4  
*Vismia latifolia* (Clusiaceae)  
*Miconia splendens* (Melastomataceae)  
*Bellucia grossularioides* (Melastomataceae)  
*Cecropia obtusa* (Cecropiaceae)

**D7 Zrel. *Humiria balsamifera* (Humiriaceae)**  
*Bellucia* sp. (Melastomataceae)  
*Goupia glabra* (Celastraceae)  
*Vismia latifolia* (Clusiaceae)  
*Sapium* sp. (Euphorbiaceae) x 2  
*Vismia guianensis* (Clusiaceae)  
*Cecropia obtusa* (Cecropiaceae)

- D8 PK14 *Mahurea palustri* (Clusiaceae)**  
*Vismia sessilifolia* (Clusiaceae) x 2  
*Vismia guianensis* (Clusiaceae)  
*Bellucia* sp. (Melastomataceae) x 2  
*Bellucia grossularioides* (Melastomataceae)  
*Miconia splendens* (Melastomataceae)  
*Vismia latifolia* (Clusiaceae)  
*Isertia coccinea* (Rubiaceae)  
*Clusia grandiflora* (Clusiaceae)  
*Clusia minor* (Clusiaceae)
- E1 PAR1 *Licania alba* (Chrysobalanaceae)**  
*Mahurea palustris* (Clusiaceae) x 4  
*Sapium* sp. (Euphorbiaceae)  
Indet 4 (Simarubaceae)  
*Macrobium bifolium* (Cesalpiniaceae)
- E2 PAR2 *Vismia guianensis* (Clusiaceae)**  
*Vismia guianensis* (Clusiaceae) x 2  
*Passiflora coccinea* (Passifloraceae)  
*Goupia glabra* (Celastraceae)  
Liane Indet (Apocynaceae)
- E3 PK101 *Parinari campestris* (Chrysobalanaceae)**  
*Vismia latifolia* (Clusiaceae) x 3  
*Vismia sessilifolia* (Clusiaceae) x 2  
*Clusia grandifolia* (Clusiaceae)  
*Goupia glabra* (Celastraceae)  
*Ficus* sp. (Moraceae)
- E4 PK89b Indét. 11 (Lauraceae)**  
*Vismia sessilifolia* (Clusiaceae) x 4  
*Vismia latifolia* (Clusiaceae) x 7  
*Stigmaphyllon sinuatum* (Malpighiaceae)
- E5 PK89a *Humiria balsamifera* (Humiriaceae)**  
*Humiria balsamifera* (Humiriaceae)  
*Vismia latifolia* (Clusiaceae) x 4  
*Vismia sessilifolia* (Clusiaceae) x2  
*Goupia glabra*

**Rythmes d'activité – nid D5pk23**

	Jour
	Nuit

	Nid 3 calies (1.2.3.total)	Piste de retour (5 mn) A/R		Zone de fourragement (2 branches)		Guêpes (10 mn)				
						Fourmis	Max en garde	Entr/sort	A/R Deco/at.	
<b>9 h</b>	2.7.0.9	88	51	6	8	1	4	17	1	2
<b>10 h</b>	2.2.1.5	59	37	6	10	0	5	16	3	2
<b>11 h</b>	9.3.1.13	75	103	6	5	0	4	21	1	3
<b>12 h</b>	1.0.1.2	22	55	8	5	0	5	17	3	7
<b>13 h</b>	6.0.0.6	23	36	6	9	0	4	15	1	4
<b>14 h</b>	3.0.2.5	19	24	8	5	0	4	17	5	4
<b>15 h</b>	4.0.0.4	28	31	6	9	0	4	13	2	1
<b>16 h</b>	7.10.4.21	61	32	10	16	0	5	14	3	2
<b>17 h</b>	8.7.3.18	59	70	8	8	2	6	13	0	1
<b>18 h</b>	7.23.3.33	118	50	8	13	2	5	5	1	3
<b>19 h</b>	16.33.4.53	129	131	12	8	0	4	7	0	0
<b>20 h</b>	17.53.8.78	108	126	7	9	1	5	6	0	0
<b>21 h</b>	23.44.2.69	91	109	10	9	0	5	2	0	0
<b>22 h</b>	23.34.2.59	88	97	14	8	0	4	0	0	0
<b>23 h</b>	20.36.7.63	128	122	11	13	0	6	14	0	0
<b>0 h</b>	21.33.2.56	51	60	8	11	0	5	4	0	0
<b>1 h</b>	26.24.2.52	27	50	10	13	0	4	1	0	0
<b>2 h</b>	25.38.2.65	22	42	13	9	0	4	0	0	0
<b>3 h</b>	28.25.1.54	5	4	15	7	0	2	1	0	0
<b>4 h</b>	25.39.1.65	3	9	10	11	1	4	6	0	0
<b>5 h</b>	18.29.2.49	38	18	5	11	0	4	3	0	0
<b>6 h</b>	14.37.1.52	118	82	6	14	0	1	3	0	0
<b>7 h</b>	4.10.1.15	19	90	7	6	0	2	7	1	1
<b>8 h</b>	6.5.0.11	45	32	7	6	0	5	16	8	3

### Séquence de prédation

Date :

Nid :

Espèce :

Espèce d'arbre :

Heure :			
Explore (nb d'ouvrières)			
Affut			
Détection à distance			
Détection par contact			
Approche rapide			
Saisie / corps			
Saisie / appendice			
Tire en arrière			
Utilise le venin			
Short range recrutement			
Ecartèlement			
Long range recrutement			
Nb max d'ouvrières qui écartèlent			
Nb max d'ouvrières qui patrouillent			
Proie découpée			
Transport des morceaux au nid			
Morceaux rejetés			
Proie entière au nid			
Proie entière rejetée			
Nb d'ouvrières qui restent sur place			
Durée			