

## Dispersion des graines par une espèce de fourmi rousse des bois (*Formica polyctena* Foerst.) : approche expérimentale en forêt de Compiègne (Picardie, France)

Emilie DELATTE & Olivier CHABRERIE\*

**Résumé.** – Nous avons mené une expérience en forêt domaniale de Compiègne pour comparer la capacité de dispersion des graines de 8 espèces végétales herbacées par la fourmi rousse des bois *Formica polyctena*. Les résultats montrent que les graines de *Chelidonium majus* et *Melica uniflora* sont les plus rapidement collectées, celles de *Carex pilulifera*, *Hyacinthoides non-scripta*, *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa* et *Colchicum autumnale* sont moins rapidement collectées. Les graines de *Paris quadrifolia* sont les seules à ne pas être transportées. Aucune relation n'a été trouvée entre le rythme de collecte des graines par les fourmis et les caractéristiques morphologiques des graines (dimensions, poids), et la fréquence des plantes sur le terrain.

**Mots-clefs.** – Elaiosome ; Myrmécochorie ; Espèce végétale ; Diaspore ; Trait de vie ; Ecosystème forestier ; Ecologie.

**Abstract.** – We conducted an experimental field study in Compiègne forest (Picardie, France) to compare the ability of 8 plant species to disperse their seeds by the wood ant *Formica polyctena*. Results show that *Chelidonium majus* and *Melica uniflora* seeds are quickly collected by ants, while *Carex pilulifera*, *Hyacinthoides non-scripta*, *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa* and *Colchicum autumnale* seeds need more time to be harvested. *Paris quadrifolia* seeds are not transported by ants. No relation was found between harvest frequency and seed characteristics (size, weight) and plant species frequency in the field.

**Keywords.** – Seed dispersal ; Elaiosome ; Myrmecochory ; Plant species ; Diaspore ; Life trait ; Forest ecosystem ; Ecology.

### INTRODUCTION

Le rôle des fourmis dans la dispersion des graines dans les forêts tempérées européennes est très peu connu [GORB & GORB, 2000b ; GORB *et al.*, 2000] car la majorité des études concernent les espèces à régime strictement granivore du bassin méditerranéen [REYES-LOPEZ & FERNANDEZ-HAEGER, 2001; SCHÖNING *et al.*, 2004 ; AZCARATE *et al.*, 2005]. Pourtant, de nombreuses espèces végétales typiquement forestières dispersent leurs graines par les fourmis [KJELLSSON, 1985b, 1985a]. La fourmi rousse des bois *Formica polyctena* (photographie 1), en particulier, est un vecteur efficace de la dispersion des graines des espèces végétales herbacées [GORB & GORB, 1999]. En Europe, les fourmis rousses des bois ont régressé à cause des activités humaines et font l'objet de mesures de protection [CHERIX, 1986]. L'espèce *Formica polyctena* est rare – ou peut-être devenue rare ? – en Picardie et localisée dans les massifs forestiers les plus anciens. Au cours des derniers siècles, les forêts de Picardie ont connu d'importantes perturbations causées par l'Homme [COURTOIS, 1975]. Ces perturbations auraient-elles réduit l'abondance des



Photographie 1. - Dôme d'une colonie de fourmis rousses des bois, *Formica polyctena*, en forêt de Compiègne. (Cliché Olivier Chabrierie).

colonies de fourmis rousses, voire éliminé l'espèce de certains massifs ? Aucun état de référence n'a été clairement décrit mais l'utilisation du couvain des fourmis rousses pour nourrir les faisans d'élevage a été couramment pratiqué durant les siècles passés [LÈRE, 1819-1834] et laisse penser que ce type de fourmi était plus abondant autrefois. La perte de cette espèce de fourmi caractéristique du milieu forestier entraîne aussi la perte de sa fonction de dispersion de graines de plantes forestières. Ainsi, l'abondance des plantes rudérales dans nos forêts et la faible proportion des espèces typiquement forestières actuelles pourraient être en partie liées à la rareté des transporteurs de graines associés aux plantes strictement forestières. Si les oiseaux et les mammifères sont capables de disperser les graines de la majorité des arbres (pour les espèces non anémochores), il n'y a que peu d'animaux, à l'exception des fourmis, adaptés au transport des espèces forestières herbacées. La plupart de ces dernières sont généralement capables de se multiplier de façon végétative (*Anemone nemorosa*, *Lamium galeobdolon*...) pour subsister et coloniser les habitats forestiers. La sélection de la voie végétative pour la multiplication et la dispersion serait-elle une conséquence de la disparition des transporteurs de graines associés, entre autres, à la fragmentation des forêts ? De surcroît, beaucoup d'espèces végétales ont un mode de dispersion dit « indéterminé », « non spécifique » ou « non connu » [HODGSON *et al.*, 1995], peut-être par manque de connaissance des véritables agents de dispersion.

La rareté des investigations scientifiques concernant la myrmécochorie en forêt tempérée pourrait aussi s'expliquer par la faible diversité en espèces de fourmis dans les forêts d'Europe nord-occidentale. Dans la région de Picardie, les espèces les plus couramment observées en forêt sont *Myrmica ruginodis* et *Leptothorax nylanderii*. *Formica polyctena* et *Lasius fuliginosus* sont plus rares et rencontrées surtout dans les forêts domaniales les plus anciennes (âge > 200 ans). En lisière de forêt, *Lasius niger*, *Lasius emarginatus* et *Lasius flavus* sont souvent présentes alors que *Tetramorium caespitum*, une espèce des zones urbaines, est fréquente uniquement autour des habitations enclavées dans les massifs forestiers. Malgré le peu d'e-

\*Département de Botanique, Université de Picardie Jules Verne, 1, rue des Louvels, 80037 Amiens Cedex 1, France.

Auteur correspondant : Olivier Chabrierie, olivier.chabrierie@u-picardie.fr

spèces, les fourmis ont un rôle important dans la migration des plantes myrmécochores mais aussi dans la protection de leurs graines contre les prédateurs, contre les intempéries, en les enterrant dans des microsites favorables, ainsi que dans le succès de leur germination [BENNETT & KREBS, 1987].

Les causes et les conséquences de la myrmécochorie en milieu forestier sont peu étudiées en Europe. Contrairement aux zones tropicales [DEJEAN *et al.*, 2000 ; DEJEAN *et al.*, 2005], les associations plantes-fourmis et les adaptations des plantes à la myrmécophilie sont moins spécifiques et obligatoires dans les forêts européennes [CHABRERIE, 2006]. Toutes les plantes ne sont pas équivalentes vis-à-vis de la myrmécochorie. Chaque espèce végétale possède des traits de vie morphologiques, chimiques ou phénologiques qui la prédisposent plus ou moins à être dispersée par les fourmis [GARRIDO *et al.*, 2002; OBERRATH & BÖHNING-GAESE, 2002]. Ces traits propres à chaque plante pourraient donc expliquer leur potentialité myrmécochore. La conséquence serait un avantage sélectif pour ces espèces et une plus large répartition dans les forêts.

Nous proposons de comparer expérimentalement sur le terrain la capacité de 8 espèces végétales à disperser leurs graines par la fourmi rousse des bois *Formica polyctena*. Plus spécifiquement, nous adressons les questions suivantes : (1) Existe-t-il une hiérarchie entre les espèces végétales dans leur capacité à la myrmécochorie ? (2) Les performances de collecte des graines par les fourmis sont-elles liées aux caractéristiques des graines (poids, longueur, etc...) ? (3) Les espèces végétales dont les graines sont les plus collectées par les fourmis sont-elles aussi les plus représentées sur le terrain ?

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### SITE ET PARCELLE D'ÉTUDE

L'étude a été menée en forêt domaniale de Compiègne, une forêt tempérée décidue de 14 417 ha située au nord-ouest de la France dans le département de l'Oise. L'altitude du massif forestier varie entre 32 et 148 m. Le climat est de type océanique, avec des influences continentales modérées : 10,3°C de température moyenne annuelle et un total annuel moyen de 677 mm pour les précipitations. Le substrat géologique correspond à des dépôts sédimentaires sableux du Paléocène (60% au moins de la surface) et calcaires du Crétacé, couverts par endroits de lœss quaternaire et d'alluvions. Les principaux sols sont des podzols (7% de la surface de la forêt), des sols podzoliques (17%), des sols lessivés acides (16%), des sols lessivés (23%), des sols bruns (11%), des sols calci-magnésiques (14%), des rendzines (1%) et des sols alluviaux et colluviaux (7%) [CHABRERIE *et al.*, 2007]. La forêt est gérée par l'Office National des Forêts [O.N.F., 1995], essentiellement en futaie régulière, selon un cycle sylvoicole de coupe de régénération – nettoyage – affinage – maturation/préparation. Les espèces dominantes sélectionnées sont le hêtre (*Fagus sylvatica*, 46% de la surface de la forêt), les chênes pédonculé et sessile (*Quercus robur* et *Quercus petraea*, 34%), le charme (*Carpinus betulus*, 4%) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*, 8%). La forêt est actuellement envahie par le cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrh.), un arbre provenant du nord de l'Amérique, sur plus de la moitié de sa surface [CHABRERIE *et al.*, 2007].

Pour mener l'expérience, nous avons sélectionné un nid de *Formica polyctena* à l'angle sud-est de la parcelle 3320. Ce nid est situé dans une plantation de pin sylvestre à proximité d'un chemin sableux. Les fourmis exploitent les ressources de la par-

celle 3320 mais aussi celles des parcelles avoisinantes comprenant des arbres à feuilles caduques. Bien que l'espèce soit polydômique, aucun autre nid n'a été observé comme connecté au nid principal, seuls cinq troncs d'arbres morts sont explorés par les fourmis à une dizaine de mètres du dôme de la colonie. Les détails des caractéristiques du nid et de sa végétation environnante sont donnés dans les tableaux I et II.

### CHOIX DES ESPÈCES

Plusieurs raisons ont motivé le choix des espèces végétales testées au cours de cette étude. D'abord, *Chelidonium majus* a été choisie parce que ses graines possèdent un élaiosome très développé et sont connues pour être très utilisées par différentes espèces de fourmis [SERNANDER, 1906 ; RIDLEY, 1930 ; BEATTIE, 1985 ; GORB & GORB, 1999; GORB & GORB, 2000a ; OBERRATH & BÖHNING-GAESE, 2002 ; PETERS *et al.*, 2003]. Elles peuvent donc servir de «standard» pour des comparaisons bibliographiques. Cependant, *Chelidonium majus* n'est pas une espèce strictement forestière, c'est pourquoi nous avons choisi un jeu d'espèces plus typiquement forestières dont la dispersion des graines par les fourmis est, soit connue, i.e. *Allium ursinum* [SERNANDER, 1906 ; OBERRATH, 2000 ; PETERS *et al.*, 2003], *Anemone nemorosa* [SERNANDER, 1906 ; OBERRATH & BÖHNING-GAESE, 2002], *Carex pilulifera* [SERNANDER, 1906 ; BRESINSKY, 1963 ; KJELLSSON, 1985c],

#### LOCALISATION

Forêt	Compiègne (60)
Parcelle n°	3320, angle S-E
GPS N	49° 22' 07"
GPS E	2° 55' 01"
Date	

#### NID DE FOURMI

Espèce de fourmis	<i>Formica polyctena</i>
Hauteur du dôme (cm)	80
Diamètre (cm)	220
Composition:	
% de brindilles de feuillus	10
% d'aiguilles de résineux	90

#### COMPOSITION DU PAYSAGE (%)

% feuillus	20
% prairie, zones herbeuses	20
% chemin	20
% résineux	40

#### RECOUVREMENT DES STRATES DE VEGETATION (%)

Arborecente (>6m)	40
Arbustive (2-6m)	25
Sous-arbustive (0,5-2m)	50
Herbacée (0-0,5m)	70
Mousse	7

#### PARAMETRES STATIONNELS

Distance du bord parcelle (cm)	250
Distance de l'arbre le plus proche (cm)	70
Espèce de l'arbre le plus proche	<i>Prunus serotina</i>
Surface de sol nu (%)	30
Surface de bois mort (%)	5

Tableau I. - Caractéristiques du nid de fourmi étudié et de son environnement.

STRATES DE VEGETATION ET TAXONS	Recouvrement du sol (%)
<b>STRATE ARBORESCENTE (&gt; 6 m)</b>	
<i>Betula pendula</i>	2
<i>Fagus sylvatica</i>	3
<i>Pinus sylvestris</i>	30
<i>Prunus serotina</i>	17
<i>Quercus robur</i>	5
<i>Sorbus aucuparia</i>	2
<b>STRATE ARBUSTIVE (2-6 m)</b>	
<i>Betula pendula</i>	3
<i>Pinus sylvestris</i>	3
<i>Prunus serotina</i>	15
<b>STRATE SOUS-ARBUSTIVE (0,5-2 m)</b>	
<i>Prunus serotina</i>	10
<i>Pteridium aquilinum</i>	40
<b>STRATE HERBACEE (&lt; 0,5 m)</b>	
<i>Fallopia convolvulus</i>	1
<i>Holcus mollis</i>	10
<i>Juncus bufonius</i>	3
<i>Lolium perenne</i>	1
<i>Moehringia trinervia</i>	1
<i>Molinia caerulea</i>	2
<i>Plantago major</i>	1
<i>Poa annua</i>	2
<i>Polygonum aviculare</i>	3
<i>Polygonum hydropiper</i>	5
<i>Prunus serotina</i>	30
<i>Pteridium aquilinum</i>	60
<i>Quercus robur</i>	1
<i>Rubus sp.</i>	3
<i>Sorbus aucuparia</i>	1
<i>Teucrium scorodonia</i>	1
<i>Trifolium repens</i>	1

Tableau II. - Relevé floristique effectué dans quatre strates de la végétation dans un rayon de 15 m autour du nid de fourmi (aire du relevé d'environ 707 m<sup>2</sup>). Le recouvrement du sol par les espèces végétales a été estimé visuellement et est exprimé en pourcentage.

*Melica uniflora* [SERNANDER, 1906 ; BRESINSKY, 1963 ; KJELLSSON, 1985a], soit inconnue, i.e. *Hyacinthoides non-scripta* et *Paris quadrifolia*. *Colchicum autumnale* n'est pas une espèce forestière stricte mais a été trouvée sur les bords des chemins de la forêt de Compiègne et son mode de dispersion des graines par les fourmis est peu connu.

L'espèce de fourmi rousse des bois *Formica polyctena* a été sélectionnée pour l'étude parce que c'est l'une des plus grande fourmi de la région, donc potentiellement capable de transporter des graines volumineuses sur de grandes distances [NESS *et al.*, 2004], et parce que cette fourmi est omnivore et caractéristique des systèmes forestiers relativement anciens en Picardie. Par ailleurs, elle est connue pour être le plus actif des disperseurs de graines dans les forêts décidues nord eurasiennes [GORB & GORB, 2000a]. Sa forte densité à proximité des nids

et sa facilité d'observation sur le terrain en font également un modèle de choix. Enfin, chaque colonie de *Formica polyctena* utilise les ressources de plusieurs parcelles forestières ainsi que leurs lisières et pourrait être un vecteur important dans la dispersion des graines entre unités écologiques de la forêt.

#### PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Les graines des différentes espèces végétales testées durant l'expérience ont été récoltées à leur maturité sur différents sites forestiers de Picardie (Compiègne, Villers-Bretonneux et Creuse), puis ont été congelées dans les 2 heures suivant la récolte dans des piluliers séparés à -15°C. Cela permet de conserver la fraîcheur des graines, matures à différentes périodes de l'année, et de tester leur pouvoir attractif dans des conditions expérimentales identiques.

Le jour de l'expérience, les graines ont été décongelées 4 heures avant le début des tests et transportées sur le site de l'expérience. L'expérience a été menée sur la parcelle 3320 de la forêt de Compiègne le 17 juillet 2006 entre 17h et 19h. Durant l'expérience, la température ambiante a varié entre 33 et 34°C. Pour chaque espèce végétale, 10 graines ont été déposées sur un petit bouchon (cylindre en PVC incurvé au sommet, de 10 mm de hauteur et 22 mm de diamètre), et 5 bouchons (soit 5 répétitions) ont été testés par espèce, soit un total de 50 graines par espèce de plante. Les bouchons ont été disposés à 10 cm du centre d'une piste principale des fourmis menant directement au nid situé à 100 mètres du lieu d'expérience comme le montre la figure 1. La collecte des graines par les fourmis dans chaque bouchon expérimental a été suivie pendant une heure avec un comptage des graines collectées toutes les 5 minutes. Différentes observations sur le comportement de collecte et de transport des graines par les fourmis (transport ou non, attaque et morsure des graines, graines relâchées et reprises, sens du transport) ont été notées durant ces expériences.

#### TRAITS DE VIE ET FRÉQUENCES DES ESPÈCES VÉGÉTALES

Afin d'examiner la relation entre les caractéristiques des graines et leur capacité à être dispersées par les fourmis, nous avons extrait de la base de données BIOFLOR [KLOTZ *et al.*,

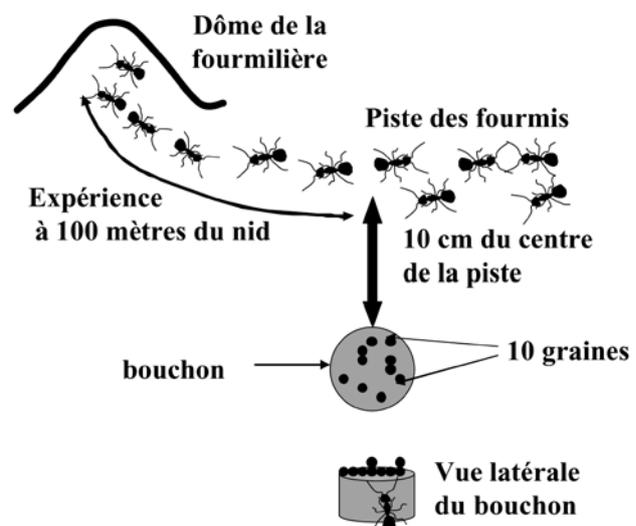


Figure 1. - Schéma du protocole expérimental *in situ*.

2002] 4 traits des graines relatifs à leur poids et à l'encombrement qu'elles pourraient générer lors de leur transport : épaisseur, largeur, longueur et poids.

Une étude de la flore précédemment réalisée sur 64 parcelles de la forêt de Compiègne [CHABRERIE *et al.*, 2006], représentatives des conditions écologiques du massif, a été utilisée pour extraire les abondances des espèces végétales dans la strate herbacée et leurs fréquences relatives sur le terrain et les comparer à leur performance de transport par les fourmis.

ANALYSES STATISTIQUES

Pour chaque espèce végétale, nous avons calculé les moyennes et les erreurs standards du pourcentage de graines récoltées aux différents temps de l'étude, du temps nécessaire aux fourmis pour collecter les 5 premières graines de chaque espèce et du rythme de capture moyen (nombre de graines collectées par minute) basé sur la prise des 5 premières graines. Les calculs ont été réalisés à partir de la prise des 5 premières graines, soit 50% du nombre de graines proposées par expérience, pour estimer la demi-vie de la graine dans son environnement (par analogie avec la demi-vie d'un médicament) et parce que la prise de 5 graines correspond, en moyenne, au point d'inflexion des courbes de collecte des graines. La vitesse de collecte est ainsi estimée à partir de la droite tangente aux courbes de collecte. Les comparaisons des performances entre espèces végétales ont été effectuées par des tests de Kruskal-Wallis ( $p < 0,05$ ). Des analyses de corrélation de Spearman ont été utilisées pour mettre en relation le temps de capture des graines (temps nécessaire pour collecter les 5 premières graines) avec les traits de vie des espèces, leur abondance et leur fréquence sur le terrain.

RÉSULTATS

RAPIDITÉ DE COLLECTE DES GRAINES

La figure 2 montre une hiérarchie des espèces végétales en fonction de la rapidité de capture de leurs graines par les fourmis. Les graines de deux espèces, *Chelidonium majus* et *Melica uniflora*, sont très rapidement collectées (moins de 10 minutes pour 5 graines). Le temps de capture est moyen (de 9 à 20 minutes pour 5 graines) pour *Carex pilulifera*, *Hyacinthoides non-scripta*, *Allium ursinum* et *Anemone nemorosa*. Les graines de *Colchicum autumnale* et *Paris quadrifolia* sont les plus lentement collectées (plus de 25 minutes pour 5 graines). Il est à noter que les graines de *Paris quadrifolia* sont déplacées mais

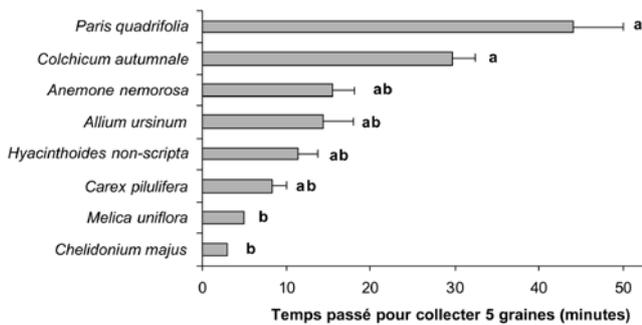


Figure 2. - Comparaison des temps mis par les fourmis pour collecter les 5 premières graines de chaque espèce de plante (moyenne ± erreur standard). Tests de Kruskal-Wallis : DF=7, F=29,36,  $p < 0,0001$ .

non transportées au nid. Le tableau III donne les valeurs numériques des rythmes de capture des graines calculés sur la base du temps nécessaire pour collecter 5 graines. Les graines de *Chelidonium majus* sont collectées au rythme de 1,67 graines par minute, c'est-à-dire que 1202 graines pourraient être potentiellement collectées dans les mêmes conditions en 12 heures.

PROFILS DES COURBES DE COLLECTE DES GRAINES ET COMPORTEMENTS DES FOURMIS

La figure 3 montre qu'au bout de 60 minutes d'expérience, 100% des graines ont été collectées pour les espèces *Melica uniflora*, *Chelidonium majus*, *Hyacinthoides non-scripta* et *Colchicum autumnale*. Les graines de *Paris quadrifolia* sont les moins déplacées (60%) et ne sont jamais transportées. Trois types principaux de profil de courbe se distinguent : (1) pour *Melica uniflora* et *Chelidonium majus*, les courbes montrent rapidement un plateau indiquant une capture immédiate ; (2) pour *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa*, *Carex pilulifera* et *Hyacinthoides non-scripta*, le seuil arrive plus tardivement au cours de l'expérience indiquant une appétence moindre des graines ; et (3) pour *Paris quadrifolia* et *Colchicum autumnale*, il existe une relation linéaire entre le temps écoulé et la quan-

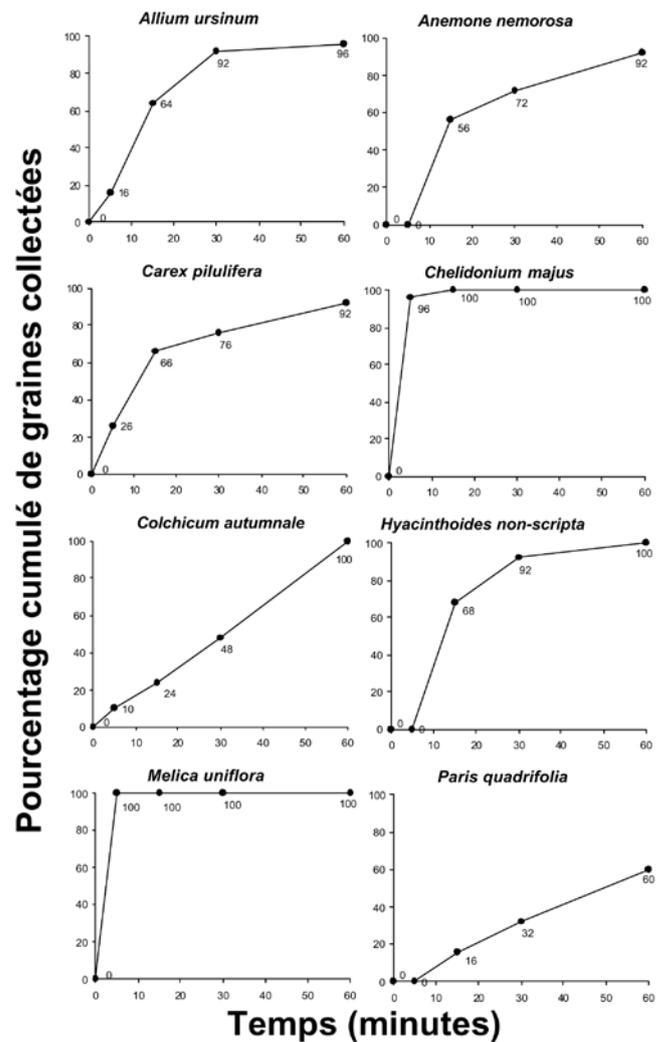


Figure 3. - Profils moyens de collecte des graines de chaque espèce végétale durant les 60 minutes de l'expérience.

Espèces végétales	Rythme de capture (graines/min)		Attaque des graines	Graines relâchées et reprises	Graines définitivement abandonnées
	Moy.	+/- 1 S.E.			
<i>Allium ursinum</i>	0,35	1,42	X		
<i>Anemone nemorosa</i>	0,32	2,00		X	X
<i>Carex pilulifera</i>	0,60	3,13		X	
<i>Chelidonium majus</i>	1,67	0,00	X		
<i>Colchicum autumnale</i>	0,17	1,81			
<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	0,44	2,05		X	
<i>Melica uniflora</i>	1,00	0,00			
<i>Paris quadrifolia</i>	0,11	0,84	X		X

**Tableau III.** - Valeurs moyennes pour chaque espèce végétale du rythme de capture moyen des graines (nombre de graines collectées par minute) basé sur la prise des 5 premières graines et indications sur le comportement des fourmis : (i) comportement d'attaque des graines par les fourmis lors de leur premier contact ; (ii) graines relâchées et reprises lors du transport ; (iii) toutes les graines de Parisette sont définitivement abandonnées et certaines d'Anémone des bois le sont aussi.

tité de graines déplacées.

Les comportements des fourmis ont été notés au cours de l'expérience (Tableau III). Les fourmis attaquent les graines de *Chelidonium majus*, *Allium ursinum*, *Hyacinthoides non-scripta* et *Paris quadrifolia* lors du premier contact graine-fourmi. Les graines de *Carex pilulifera* et de *Hyacinthoides non-scripta* sont souvent relâchées puis reprises par d'autres fourmis lors de leur transport vers le nid. Les graines de *Hyacinthoides non-scripta* sont sphériques, lisses (voire glissantes car un revêtement luisant est observable) et parfois plusieurs minutes sont nécessaires à une fourmi pour positionner correctement la graine entre ses mandibules. Pour cela, certains individus enfoncez leurs mandibules dans la graine. Par ailleurs, une partie des graines de *Hyacinthoides non-scripta* (environ 40%) a été transportée dans le sens opposé du nid (donc probablement rejetée ?). Concernant *Colchicum autumnale*, les graines sont collantes au début de l'expérience et ne sont pas immédiatement collectées. Elles sont longtemps examinées et léchées par les fourmis avant leur transport. Pour *Paris quadrifolia*, les graines ne sont jamais transportées mais sont soit attaquées puis relâchées immédiatement, soit éjectées involontairement du bouchon expérimental à la suite d'un contact avec les pattes des insectes.

#### CORRÉLATIONS ENTRE LE TEMPS DE CAPTURE DES GRAINES, LEURS TRAITS ET LA FRÉQUENCE DES PLANTES SUR LE TERRAIN

Les analyses de corrélation de Spearman montrent qu'il existe une corrélation positive entre le temps passé pour collecter 5 graines et l'épaisseur ( $R=0,452$  ;  $p=0,260$ ), la largeur ( $R=0,667$  ;  $p=0,071$ ), la longueur ( $R=0,381$  ;  $p=0,352$ ), et le poids moyen des graines ( $R=0,371$  ;  $p=0,468$ ). Cependant aucune de ces relations n'est significative. Aucune corrélation significative n'a non plus été trouvée entre le temps de capture des 5 premières graines et leur abondance ( $R=-0,257$  ;  $p=0,623$ ) et fréquence ( $R=-0,203$  ;  $p=0,700$ ) sur le terrain (*Chelidonium majus* et *Colchicum autumnale* ont été exclus de l'analyse car non répertoriés dans la base de donnée floristique).

#### DISCUSSION

Cette étude montre que la capacité des plantes à faire disperser leurs graines par les fourmis est très contrastée selon les espèces végétales. Ces contrastes dans les relations plantes-

fourmis doivent être approchés autant dans la perspective des fourmis, i.e. de leur comportement, que dans la perspective des espèces végétales dont les caractéristiques induisent en partie la réponse comportementale des insectes [GAMMANS *et al.*, 2005]. Les fourmis cherchent et sélectionnent les types de nourriture et les plantes bénéficient du service de dispersion.

Deux espèces végétales sont particulièrement performantes vis-à-vis de la myrmécochorie *Chelidonium majus* et *Melica uniflora*. *Chelidonium majus* possède un élaïosome développé et des propriétés chimiques attractives (attaque des graines) qui induisent un transport immédiat (voir le profil de capture des graines) et direct vers le nid. La performance de *Melica uniflora* pourrait s'expliquer par son appartenance aux Poacées dont le fruit (caryopse) contient un albumen amylicé abondant limité par une assise à gluten, une forme de réserve énergétiquement intéressante pour les fourmis.

Les espèces *Colchicum autumnale* et *Paris quadrifolia* présentent toutes deux un profil de capture de leurs graines proportionnel au temps. Ces profils, bien qu'identiques, n'ont pas les mêmes causes. Pour *Colchicum autumnale*, ses graines collantes sont nettoyées et se dessèchent au cours de l'expérience, et, par conséquent, deviennent peu à peu transportables. Pour *Paris quadrifolia*, le déplacement des graines se fait essentiellement par inadvertance (choc avec les pattes des insectes), et aucune graine n'est transportée. Ce phénomène aléatoire (absence de choix) induit une linéarité des profils de collecte des graines.

Parmi les autres espèces, un gradient de capture des graines est observé, traduisant un gradient de préférence [PETERS *et al.*, 2003]. Le comportement d'attaque des graines par les fourmis suggère que certaines graines possèdent des substances chimiques mimant des odeurs d'insectes pour attirer les fourmis insectivores mais aussi d'acides gras très attractifs et nutritifs pour les fourmis [BOULAY *et al.*, 2006 ; GAMMANS *et al.*, 2006]. Ce phénomène a été montré chez plusieurs plantes mais l'hypothèse de l'attraction chimique n'est pas toujours vérifiée [SHERIDAN *et al.*, 1996]. Par ailleurs, certaines graines sont lâchées et perdues dans des anfractuosités du sol lors de leur transport, ce qui pourrait contribuer à leur succès de survie et de germination [DETRAIN & TASSE, 2000].

Cette expérience n'a pas permis de relier la myrmécochorie aux traits de vie des espèces. Sans être significatifs, les résultats montrent toutefois une tendance : plus les graines sont volumineuses et lourdes, c'est-à-dire plus elles possèdent de réserves, plus elles sont rapidement transportées par les fourmis. Ce comportement a déjà été reporté chez diverses espèces de fourmis [GORB & GORB, 2000a ; WARBURG, 2000]. L'absence de corrélation entre vitesse de dispersion et caractères morphologiques pourrait souligner la prépondérance des caractères chimiques dans la dispersion des graines [BOULAY *et al.*, 2006 ; GAMMANS *et al.*, 2006]. Le rôle de la myrmécochorie dans l'occupation de l'espace forestier par les plantes n'a pas été montré non plus. Pourtant, l'effet des fourmis sur la répartition des plantes et surtout de leurs plantules est bien connu [OOSTERMEIJER, 1989]. La collecte des graines par les fourmis pourrait avoir également un effet négatif sur l'abondance de certaines espèces végétales car même si la myrmécochorie permet une dispersion des graines, une proportion d'entre elles est consommée ou abîmée [HANDEL & BEATTIE, 1990]. Les résultats des corrélations sont cependant à relativiser car un faible nombre de plantes est testé, et aucune répétition n'a été réalisée à différentes dates, à différents moments de la journée, ni entre différentes colonies.

Nos résultats montrent des relations plantes-fourmis beaucoup moins étroites que celles observées en milieu tropical [DEJEAN *et al.*, 1997 ; ORIVEL *et al.*, 1998 ; DEJEAN *et al.*, 2000] où les associations sont souvent obligatoires pour la survie à la fois des plantes et des fourmis. En Europe, la sélection naturelle agit surtout sur les espèces végétales en favorisant les plantes à élaïosome bénéficiant du transport par les fourmis, alors que pour les jardins de fourmis des zones tropicales, le filtre environnemental agit sur le couple indissociable plantes-fourmis. Du point de vue évolutif, l'élaïosome est souvent décrit comme un leurre conférant un avantage sélectif unidirectionnel à la plante [HANDEL & BEATTIE, 1990], mais rarement une source de nourriture importante pour les fourmis [KJELLSSON, 1985b]. Ces relations plantes-fourmis en forêt tempérée seraient peut-être le prototype d'une future symbiose. En effet, les graines transportées germent plus facilement autour et dans les nids de fourmis [HANDEL & BEATTIE, 1990] rappelant singulièrement la structure des jardins de fourmis [ORIVEL *et al.*, 1998]. La flore associée aux dômes de *Formica polyctena* mériterait plus d'investigations scientifiques.

### CONCLUSIONS

L'espèce de fourmi rousse des bois *Formica polyctena* est capable de transporter les graines de nombreuses espèces végétales et donc de favoriser leur dispersion et leur maintien à l'échelle du massif forestier. Leur rôle dans la dispersion de cer-

taines espèces est probablement sous-estimé. Sans être strictement myrmécochore, une majorité d'espèces végétales peut potentiellement bénéficier du transport des graines par les fourmis. Ces dernières contribuent aussi au succès de survie des graines en perdant une proportion d'entre elles dans des «cachettes» du sol lors du transport (observé pour *Anemone nemorosa* et *Carex pilulifera*).

A l'échelle de la parcelle, la colonie de fourmis rouges joue le rôle «d'aspirateur à graines». Les fourmis peuvent fortement contribuer à la structuration de la végétation en générant autour du nid, une zonation concentrique de la répartition des espèces végétales. Il apparaît donc important de préserver les colonies de fourmi rousse des bois *Formica polyctena* pour maintenir les flux d'espèces végétales au sein du massif forestier.

Enfin, il faut noter que de nombreuses colonies de *Formica polyctena* sont installées à proximité (voire au pied) d'arbres de *Prunus serotina*. Les fruits de cette plante exotique invasive sont riches en sucre et pourraient aider significativement les colonies à accumuler des réserves avant l'hiver et donc à survivre.

**Remerciements.** - Les auteurs tiennent particulièrement à remercier Monsieur Alain Lenoir pour son aide dans la détermination des espèces de fourmi et pour la relecture du manuscrit, Annie et Christian Chabrierie pour leurs commentaires et corrections, ainsi que l'O.N.F. pour leur permission de travailler en forêt de Compiègne.

### Références bibliographiques

- AZCÁRATE F.M., ARQUEROS L., SANCHEZ A.M. & PECO B., 2005. - Seed and fruit selection by harvester ants, *Messor barbarus*, in Mediterranean grassland and scrubland. *Functional Ecology*, **19** : 273-283.
- BEATTIE A.J., 1985. - *The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualisms*. New York, USA, Cambridge University Press.
- BENNETT A. & KREBS J., 1987. - Seed dispersal by ants. *Trends in Ecology & Evolution*, **2** : 291-292.
- BOULAY R., COLL-TOLEDANO J. & CERDÁ X., 2006. - Geographic variations in *Helleborus foetidus* elaiosome lipid composition: implications for dispersal by ants. *Chemoecology*, **16** : 1-7.
- BRESINSKY A., 1963. - Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen. Studien zur myrmekochoren Verbreitung von Samen und Früchten. *Bibliotheca Bot.* (Schweizerbarth, Stuttgart), **126** : 1-54.
- CHABRERIE O., 2006. - *Le jour où les plantes ont fait l'amour avec les animaux*. In *Les interactions plantes-animaux*. Université de Picardie Jules Verne, Amiens, 24/06/2006, Edited by SPECA, SLNP & UPJV.
- CHABRERIE O., HOEBLICH H. & DECOCQ G., 2006. - Déterminisme et conséquences écologiques de la dynamique invasive du cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrh.) sur les communautés végétales de la forêt de Compiègne. *Acta Botanica Gallica*, **132** (in press).
- CHABRERIE O., ROULIER F., HOEBLICH H., SEBERT-CUVILLIER E., CLOSSET-KOPP D., LEBLANC I., JAMINON J. & DECOCQ G., 2007. - Defining patch mosaic functional types to predict invasion patterns in a forest landscape. *Ecological Applications*, in press.
- CHERIX D., 1986. - *Les fourmis des bois ou fourmis rouges*. Suisse, Atlas visuelles Payot Lausanne - Série "Comment vivent-ils?" Payot Lausanne, 64 p.
- COURTOIS B., 1975. - *Plantations en forêt de Compiègne 1774-1974*. Mémoire de 3e année de l'Ecole Nationale des Ingénieurs des Travaux des Eaux et Forêt (ENITEF). Office National des Forêts. Compiègne, France, 63 p.
- 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 Botanica Gallica*, **144** : 333-345.
- DEJEAN A., SOLANO P.J., AYROLES J., CORBARA B. & ORIVEL J., 2005. - Arboreal ants build traps to capture prey. *Nature*, **434** : 973.
- DETRAIN C. & TASSE O., 2000. - Seed drops and caches by the harvester ant *Messor barbarus* : do they contribute to seed dispersal in Mediterranean grasslands? *Naturwissenschaften*, **87** : 373-376.
- GAMMANS N., BULLOCK J.M., GIBBONS H. & SCHÖNRÖGGE K., 2006. - Reaction of mutualistic and granivorous ants to *Ulex* elaiosome chemicals. *Journal of Chemical Ecology*, **32** : 1935-1947.
- GAMMANS N., BULLOCK J.M. & SCHÖNRÖGGE K., 2005. - Ant benefits in a seed dispersal mutualism. *Oecologia*, **146** : 43-49.
- GARRIDO J.L., REY P.J., CERDÁ X. & HERRERA C.M., 2002. - Geographical variation in diaspore traits of an ant-dispersed plant (*Helleborus foetidus*): are ant community composition and diaspore traits correlated? *Journal of Ecology*, **90** : 446-455.
- GORB E.V. & GORB S.N., 2000a. - Effects of seed aggregation on the removal rates of elaiosome-bearing *Chelidonium majus* and *Viola odorata* seeds carried by *Formica polyctena* ants. *Ecological Research*, **15** : 187-192.
- GORB S.N. & GORB E.V., 1999. - Dropping rates of elaiosome-bearing seeds during transport by ants (*Formica polyctena* Foerst.): implications for distance dispersal. *Acta Oecologica*, **20** : 509-518.
- GORB S.N. & GORB E.V., 2000b. - Effects of ant species composition on seed removal in deciduous forest in eastern Europe. *Oikos*, **84** : 110-118.
- GORB S.N., GORB E.V. & PUNTTILA P., 2000. - Effects of redispersal of seeds by ants on the vegetation pattern in a deciduous forest : a case study. *Acta Oecologica*, **21** : 293-301.
- HANDEL S.N. & BEATTIE A.J., 1990. - Seed dispersal by ants. *Scientific American*, **August** : 58-64.
- HODGSON J.G., GRIME J.P., HUNT R. & THOMPSON K., 1995. - *The electronic comparative plant ecology*. London, Chapman & Hall.

- KJELLSSON G., 1985a. - Seed fall and phenological overlap in a guild of ant-dispersed herbs. *Oecologia*, **68** : 140-146.
- KJELLSSON G., 1985b. - Seed fate in a population of *Carex pilulifera* L. Part I. Seed dispersal and ant-seed mutualism. *Oecologia*, **67** : 416-423.
- KJELLSSON G., 1985c. - Seed fate in a population of *Carex pilulifera* L. Part II. Seed predation and its consequences for dispersal and the seedbank. *Oecologia*, **67** : 424-429.
- KLOTZ S., KÜHN I. & DURKA W., 2002. - BIOFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. Bundesamt für Naturschutz, Bad Godesberg.
- LERE J.A.F., 1819-1834. - *Traité historique de la Faisanderie et de l'éducation artificielle des faisans*. Bibliothèque Saint-Corneille, Compiègne, France, Fonds Léré, 147 p.
- NESS J.H., BRONSTEIN J.L., ANDERSEN A. & HOLLAND J.N., 2004. - Ant body size predicts dispersal distance of ant-adapted seeds : implications of small-ant invasions. *Ecology*, **85** : 1244-1250.
- O.N.F., 1995. - *Forêt Domaniale de Compiègne - Révision d'aménagement forestier 1996-2010*. Compiègne, France, Office National des Forêts - Direction Nationale de Picardie - Division de Compiègne, 86 p.
- OBERRATH R., 2000. - *Seed dispersal by ants and its consequences for the phenology of plants - A study system for mutualistic animal-plant-interactions*. Thèse de doctorat, Rheinisch-Westfälischen Technischen Hochschule, Aachen, 81 p.
- OBERRATH R. & BÖHNING-GAESE K., 2002. - Phenological adaptation of ant-dispersed plants to seasonal variation in ant activity. *Ecology*, **83** : 1412-1420.
- Oostermeijer J.G.B., 1989. - Myrmecochory in *Polygala vulgaris* L., *Luzula campestris* (L.) DC. and *Viola curtisii* in a Dutch dune area. *Oecologia*, **78** : 302-311.
- ORIVEL J., DEJEAN A. & ERRARD C., 1998. - Active role of two ponerine ants in the elaboration of ant gardens. *Biotropica*, **30** : 487-491.
- PETERS M., OBERRATH R. & BÖHNING-GAESE K., 2003. - Seed dispersal by ants: are seed preferences influenced by foraging strategies or historical constraints? *Flora*, **198** : 413-420.
- REYES-LÓPEZ J.L. & FERNÁNDEZ-HAEGER J., 2001. - Some factors determining size-matching in the harvester ant *Messor barbarus* : food type, transfer activity, recruitment rate and size-range. *Insectes Sociaux*, **48** : 118-124.
- RIDLEY H.N., 1930. - *Dispersal of plants throughout the world*. Kent, UK, L. Reeve & Company.
- SCHÖNING C., ESPADALER X., HENSEN I. & ROCES F., 2004. - Seed predation of the tussock-grass *Stipa tenacissima* L. by ants (*Messor* spp.) in south-eastern Spain : the adaptive value of trypanocarp. *Journal of Arid Environments*, **56** : 43-61.
- SERNANDER R., 1906. - Monographie der europäischen Myrmekochoren. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, **41** : 1-410.
- SHERIDAN S.L., IVERSEN K.A. & ITAGAKI H., 1996. - The role of chemical senses in seed-carrying behavior by ants: a behavioral, physiological, and morphological study. *Journal of Insect Physiology*, **42** : 149-159.
- WARBURG I., 2000. - Preference of seeds and seed particles by *Messor arenarius* (Hymenoptera, Formicidae) during food choice experiments. *Annals of the Entomological Society of America*, **93** : 1095-1099.

