

THESE

PRESENTE A LA FACULTE, POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

UFR : Biodiversité et protection du patrimoine naturel

(Option : Biotechnologies et Entomologie appliquée)

**Recherche sur le peuplement des fourmis dans l'arganeraie
marocaine et leur implication dans le contrôle de la
population de la mouche Méditerranéenne des fruits *Ceratitis
capitata* (Wied) (Diptère : Tephritidae)**

Présenté par

Abderrahim EL KEROUMI

Soutenu le :

Devant la commission d'examen :

FICHE PRESENTATIVE DE LA THESE

- **Nom et Prénom** : Abderrahim EL KEROUIMI

- **Intitulé du travail** :

Recherche sur le peuplement des fourmis dans l'arganeraie marocaine et leur implication dans le contrôle de la population de la mouche Méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* (Wied) (Diptère : Tephritidae)

- **Encadrants** :

Nom et Prénom : - *Professeur Naamani Khalid*
- *Prof Dahbi Mohammed Abdallah*

Laboratoire et institution : Laboratoire des Biotechnologies, Biochimie et Protection des Plantes, Faculté des Sciences Semlalia, Département de Biologie - Marrakech.

- **Lieux de réalisation du travail** :

Laboratoire des Biotechnologies, Biochimie et Protection des Plantes, Faculté des Sciences Semlalia Marrakech.

Estacion Biologica de Doñana (CSIC) Sevilla España

- **Période de réalisation du travail de la thèse** : 2005/2006 - Décembre 2011.

- **Cadres de coopération** :

Action Intégrée de la coopération Espagne-Maroc Projet N°. A3478/05 de l'AECI et Projet N° A4774/06 de l'AECI.

- Ce travail a donné lieu aux résultats suivants :

□ **Publications :**

- A. El Keroumi, Naamani K., Dahbi A., Cerda X. and Boulay R. 2011. Recherche sur la synchronisation du rythme d'activité des larves de *Ceratitis capitata* et celui de son prédateur *Monomorium subopacum* (Formicinae) dans l'arganeraie d'Essaouira (Maroc) (Soumis à la Revue Française de la Chronobiologie).

- A. El Keroumi, Naamani K., Dahbi A., Cerda X. and Boulay R. 2010. Seasonal Dynamics of Ants Community Structure in the Moroccan Argan Forest. *Journal of Insect Science (in press)*.

- Abderrahim El Keroumi, Khalid Naamani, Abdallah Dahbi, Isabel Luque, Ana Carvajal, Xim Cerda and Raphael Boulay, 2009. Effect of ant predation and abiotic factors on the mortality of Medfly larvae, *Ceratitis capitata*, in the Argan forest of Western Morocco. *Journal Biocontrol Science and Technology*, Vol. 00, No. 00, 2010, 1_12.

□ **Communications :**

- A. El Keroumi, Naamani K., Dahbi A., Cerda X. and Boulay R. 2010. Mortality factors of citrus pest *Ceratitis capitata* in south west Morocco: involvement of the Argan Myrmecofauna. IOBC/WPRS Working Group on "Integrated Control in Citrus Fruit Crops", 01-03 March 2010, Agadir, Morocco.

- A. El Keroumi, Naamani K., Dahbi A., Cerda X. and Boulay R. 2009. ANT PREDATION AND MORTALITY FACTORS ON FRUIT FLY LARVAE OF *CERATITIS CAPITATA* WIED. ON ARGAN *ARGANIA SPINOSA* (L.) FOREST IN WEST MOROCCO. 10th Arab Congress of Plant Protection, 26-30 October 2009, Beirut, Lebanon.

Résumé

L'arganeraie constitue un foyer naturel, peut être le plus grand au monde, pour la prolifération et la dissémination de la mouche des fruits *Ceratitis capitata* Wied (Diptère Tephritidae). La lutte contre la Cératite par les méthodes biologiques respectueuses de l'environnement, constituent actuellement une alternative prometteuse en substitution à la lutte chimique largement contestée. Parmi les facteurs qui ont entravé le recours à cette méthode à grande échelle sont l'insuffisance des connaissances scientifiques de la biologie et de l'écologie des ravageurs, de leurs bio-régulateurs et les mécanismes qui régissent le fonctionnement de leurs interactions. Dans le but de palier ce manque, notre étude s'est proposée de traiter, le rôle de la myrmécophage de l'arganeraie et ses implications sur le contrôle de la population de la Cératite. Cette recherche concerne d'abord, l'exploration des espèces de fourmis sous la frondaison des arganiers, l'analyse de leur biodiversité et de leur dynamique de population spatio-saisonnière. Elle s'est intéressée ensuite à la détermination des espèces prédatrices potentielles, la quantification de leur implication dans la mortalité des larves de la Cératite, la description du comportement de prédation et enfin, elle a examiné le degré de concordance entre les rythmes circadiens de l'émergence des larves à partir des fruits d'arganier et celui de l'activité des fourmis fourrageuses prédatrices.

En utilisant la technique des pot-pièges pour l'échantillonnage des fourmis durant une année dans une zone littorale et une autre semi-continentale, se distinguant par leur végétation et par leur pression anthropique. Nous avons répertorié 13 espèces appartenant à 7 genres de fourmis sous la frondaison des arganiers. Toutes les espèces de fourmis (à l'exception de *Cataglyphis albicans voucheri*, rare dans le site), sont plus abondantes dans la zone littorale que dans celle semi-continentale. La richesse spécifique annuelle ne montre pas de différence significative entre les deux biotopes étudiés, la diversité, la richesse (sauf entre l'été et l'automne) et l'équitabilité varient significativement en fonction des saisons. Le printemps et l'été sont celles les plus riches et les plus diversifiées en espèces. Deux espèces de fourmis, *M. subopacum* et *T. simrothi* (avec 54.34% et 37.06% respectivement) dominent sous la frondaison et définissent 63% de la dissemblance entre les deux sites d'étude.

Quatre espèces de fourmis sont impliquées dans la prédation des larves L3 et sont responsable de presque 20% de leur mortalité. Deux espèces d'entre elles montrent une importance dans la prédation (92%) qui sont *T. simrothi* et *M. subopacum*, cette dernière étant la plus efficace dans la capture des larves. Les ouvrières de *M. subopacum* fourragent sous les arganiers et détectent par contact antennaire direct, les larves qui s'activaient à la recherche d'un site convenable de pupaison dans le sol. La fourmi localise la larve L3, l'attaque immédiatement par des morsures et des piqûres successives provoquant son immobilisation, puis par un recrutement sur de courte distance de ses congénères, les fourmis transportent la proie vers le nid. Les rythmes circadiens de l'espèce prédatrice et celui de l'émergence des larves ont été mis en évidence dans les conditions de terrain et au laboratoire. Les résultats ont montré que *M. subopacum* est exclusivement diurne dont le rythme d'activité est bimodal avec une phase matinale principale qui débute entre 5 et 6 h, atteint son pic entre 7 et 8h et fini en milieu de journée, et une phase moins importante le soir (entre 16 et 22h). L'émergence des larves est organisée selon un rythme circadien avec une seule phase matinale qui commence vers 4h, atteint son maximum entre 6 et 7h et se continue tout en diminuant progressivement jusqu'à 11h. En dehors de ces périodes, les émergences sont presque nulles. Au laboratoire, l'étude réalisée en conditions contrôlées de lumière et/ou d'obscurité et à température constante, a montré des rythmes d'émergence relativement perturbés, particulièrement plus important en lumière qu'en obscurité continues. Mais dans l'ensemble du nyctémère, le rythme tend à garder une ressemblance dans son évolution, ce qui appuie l'hypothèse de son contrôle par une composante de nature interne. Sa comparaison avec celui de l'activité des ouvrières de *M. subopacum*, a montré une certaine concordance temporelle qui souligne leur rôle dans les interactions trophiques et révèle une remarquable adaptation des fourmis à la rencontre des larves sous la frondaison des arganiers.

Par ces caractéristiques, la fourmi *M. subopacum* présente les attributs essentiels qui justifient son rôle comme un agent potentiel de contrôle biologique du diptère ravageur *C. capitata* dans l'arganeraie ou dans les vergers agricoles.

Mots clés : Arganier (*Argania spinosa*) – Cératite (*Ceratitis capitata*) – Myrmécophage – *Monomorium subopacum* – Contrôle biologique – Rythme d'activité – Essaouira - Maroc.

Abstract

The argan forest is the natural home, may be the largest in the world for the proliferation and dissemination of fruit fly *Ceratitis capitata* Wied (Diptera: Tephritidae). The biological control is currently a promising alternative of chemical insecticides widely disputed. Among the factors that limit the large expansion of biological pests control strategies, was the lack of scientific knowledge of biology and ecology of these harmful insects, their bio-aggressors and mechanisms that govern their interactions. To overcome this shortcoming in the argan tree/fruit fly/ants system, our study focused on the argan forest myrmecofauna and its implications on fruit fly *C. capitata* populations. This investigation's primary concern is arganeraie ant species exploration, analysis of their biodiversity, and their population dynamics in the spatial and seasonal scales. The study, then, focuses on the identification of potential predators and the quantification of their involvement in the L3 fruit fly larva mortality, the description of predatory ant behaviour and, finally, it examines the comparison of the circadian rhythms of larval emergence from argan fruit and the foraging activity of predatory ant *M. subopacum*.

Using the pitfall traps technique for ant sampling during the year in the coastal and semi-continental zones of argan forest, which differ in their vegetation and their anthropogenic pressure, we have identified 13 ant species belonging to 7 genera below argan trees. Ant species in general are more abundant in the coastal than in the semi-continental area (except for one rare species *Cataglyphis albicans voucheri*). Annual species richness values showed no significant difference between the two studied biotopes. The diversity, richness (except between the summer and autumn) and the evenness vary significantly through seasons. Spring and summer are the richest and most diverse seasons where ants are more abundant. Two species of ants *Monomorium subopacum* and *Tapinoma simrothi* dominate in the trees canopy (with 54.34% and 37.06% respectively) and define 63% of the dissimilarity between ant communities of the two study sites.

The study of larval predation below argan trees shows that 4 species of ants are involved in the predation of L3 larvae and are responsible for almost 20% of their mortality. Two species of them (*T. simrothi* and *M. subopacum*), show an importance in predation (92%). However, *M. subopacum* is most effective in capturing prey larva. The workers of this species forage below argan trees and detect larva by direct antennal contact when it searches for a suitable site of pupation on the ground. The ant locates larva and attacks it by successive bites and stings, causing its immobilization followed by a short distance recruitment of congeners and then workers transport collectively the prey to the nest.

To study the temporal organization of *M. subopacum* foraging activity and the emergence of fruit fly larvae from argan fruits, rhythms of activity are followed below trees in the field conditions. To highlight the endogenous or exogenous circadian rhythm of larval emergences, rhythms were conducted in the laboratory under controlled conditions. The results show that *M. subopacum* is exclusively diurnal whose rhythm of activity is bimodal with an early morning phase that starts at dawn (between 5 and 6 am), peaked between 7 and 8 am, and finished at noon, and a lower phase at the evening (between 4 pm and 10 pm). The emergence of larvae is organized in a circadian rhythm with a single phase which begins early in the morning at the first light of the dawn from 4 to 5 am, reaches its maximum between 6 and 7 am, and continues while gradually reducing until 11 am. Outside this time of the day, the larva emergences are almost absent. In the laboratory, the study, conducted under controlled conditions of light and/or darkness and constant temperature, shows more perturbed larval emergence in continuous light than in darkness conditions but always keeping a rhythmic pattern, which supports the hypothesis of an internal component of the nature of emergence behavioural rhythm. The comparison of rhythms of *C. capitata* larva emergence and activity of *M. subopacum* shows a temporal correlation which highlights the role of temporal organization in the trophic interactions and marks a remarkable adaptation of ant to encounter larvae prey under the canopy of argan trees.

By its ecological dominance in the argan forest, the effective involvement in the predation of larvae and the perfect concordance of its circadian rhythm of activity with the dynamic of larval emergence from argan fruit below trees, the ant *M. subopacum* presents the essential attributes that justify its role as a potential agent in the biological control of Mediterranean fruit fly in the argan forest and in the agricultural orchards.

Key words: Argan tree (*Argania spinosa*) – Ceratite (*Ceratitis capitata*) – Myrmecofauna – *Monomorium subopacum* – Biological control – Biological Rhythm – Essaouira – Morocco.

ملخص

تعد غابة الأركان الموطن الطبيعي ربما الأكبر في العلم لتكاثر وانتشار ذبابة الفاكهة *Ceratitis capitata* وتعتبر مكافحة البيولوجية للآفات والتي من أولوياتها الحفاظ على توازن بيئة ومحيط الإنسان هي النمط البديل لاستعمال المبيدات الكيميائية التي تلوث الطبيعة وتسمم الإنسان وتضعف مناعته. إلا أن قلة المعرفة العلمية الخاصة بعلم الإحياء وبيئة الآفات وآليات التفاعلات التي تحكم علاقاتها عملت إلى حد كبير على الحد من الانتشار الواسع لهذه الإستراتيجية التي تمثل الأسلوب الأمثل للإدارة السليمة المستدامة للآفات. لملامسة جوانب هذا القصور الخاص بنظام شجرة الأركان /ذبابة الفاكهة/ مستعمرات النمل جاءت هذه الدراسة للوقوف على:

1- استكشاف وتحليل التنوع البيولوجي للنمل ودراسة الديناميكية السكانية جغرافيا وموسميا في غابة الأركان : باستخدام تقنية الشراك الوعائية لأخذ عينات النمل خلال السنة في المنطقة الساحلية والشبة قارية لغابة الأركان تم تحديد 13 نوع ينتمون إلى 7 أصناف من النمل تحت مظلة أشجار الأركان . تعتبر المنطقة الشبة القارية أكثر وفرة لتواجد النمل إلا أنه لا يوجد فرق معنوي في عدد أنواع النمل التي تم تحديدها خلال السنة في كلتا المنطقتين. تبين النتائج اختلافا مهما في الظهور الموسمي لأنواع النمل في موقعي الدراسة (عدا بين فصلي الخريف والصيف حيث أن الاختلاف غير معنوي) كما بينت الدراسة كذلك تنوع توزيع هذه الأنواع خلال السنة في كل من وحدات أخذ العينات (الأشجار موضوع الدراسة). ويعتبر الربيع والصيف هما الفصلين الأكثر تنوع ووفرة لأنواع النمل تحت أشجار الأركان. و يسيطر عدديا نوعين من النمل وهما *M. Subopacum!* *Tapinoma simrothi* حيث يعدان الأكثر تواجد وهيمنة بنسبة سنوية تصل إلى % 37 و % 54 لكل واحد منهما على التوالي، ويعدان مسئولان على 63 % من التباين الحيواني للنمل بين موقعي الدراسة.

2- تحديد المفترسات ليرقات ذبابة الفاكهة والإحصاء الكمي للوفيات ووصف سلوك افتراس النمل لليرقات تبين ظاهرة افتراس يرقات ذبابة الفاكهة على أنه أربعة أنواع من النمل تشارك في وظيفة افتراس اليرقات البالغة (L3) ويعد نوعين منهما الأكثر فاعلية بنسبه 92 % وهما *M. Subopacum!* *T. simrothi* ويعتبر *M. subopacum* الأكثر حيوية في افتراس اليرقات (66 %) حيث تقوم شغالات هذا النوع من النمل أثناء بحثها عن الغذاء برصد اليرقات عن طريق قرون الاستشعار أثناء بحث هذه الأخيرة عن موقع مناسب للتشرب في التراب. بعد اكتشافها تعمل النملة المستكشفة على عض ولسع الفريسة بطريقة سريعة ومتوالية تؤدي إلى شل حركة اليرقة، تستدعي النملة الشغالة على إثر ذلك مجموعة من مثيلاتها في نطاق المسافة القريبة المحيطة بها وذلك للمساعدة في الافتراس والنقل الجماعي للفريسة إلى العش.

3- مقارنة إيقاعات النشاط الحركي للنمل *M. Subopacum* وإيقاع ظهور يرقات ذبابة الفاكهة البالغة (L3) من ثمار فاكهة الأركان. تم تتبع إيقاع حركة النمل *M. Subopacum* وإيقاع ظهور اليرقات البالغة تحت الظروف الميدانية كما تم ضبط هذه العملية الأخيرة تحت ظروف الرقابة المخبرية (درجة حرارة ثابتة وضوء أو ظلمة مستمرة) لتبيان الأصل الداخلي أو الخارجي لعملية خروج اليرقات من فاكهة الأركان. أظهرت الدراسة أن *M. subopacum!* *LJ the Glds!* من نسقين بمرحلة أساسية تبدأ ما بين الساعة 5 و 6 صباحا وتبلغ ذروتها ما بين 7 و 8 وتستمر مع انخفاض تدريجي حتى منتصف النهار ومرحلة مساوية تعتبر أقل أهمية من الأولى و تكون بين الرابعة والعاشر مساء. أما إيقاع نشاط ظهور اليرقات فهو أحادي النسق، حيث تكون عملية الظهور فقط أثناء المرحلة الصباحية من اليوم وتبدأ مع أول بزوغ لضوء الفجر بين الساعة 4 و 5 وتبلغ ذروتها بين 6 و 7 وتنخفض تدريجيا لتنتهي بين 10 و 11 صباحا. كما أظهرت الدراسة احتفاظ إيقاعات اليرقات بالتنظيم الزمني للظهور من الفاكهة المصابة في الظروف الخاضعة للرقابة، وذلك بضبط درجة الحرارة اليومية أو تعريض العينات للإضاءة أو الظلمة اليومية المستمرة هذا، بالرغم من وجود بعض الاختلافات على إيقاع ظهور اليرقات في كل حالة على حدة، وتميز حالة الإضاءة المستمرة ب بروز اضطراب أكثر أهمية على إيقاع ظهور اليرقات. كما بينت الدراسة أيضا تزامن نشاط النمل ومرحلة ظهور اليرقات المضيفة، مما يؤكد أهمية التنظيم الزمني لعلاقة الافتراس بين النمل وذبابة الفاكهة.

إن الهيمنة الإيكولوجية ، والمشاركة الفعالة في افتراس يرقات ذبابة الفاكهة بالإضافة إلى التوافق الزمني في إيقاع نشاط حركة النمل *M. subopacum* مع إيقاع ظهور يرقات ذبابة البحر الأبيض المتوسط تحت أشجار الأركان تعتبر من الصفات السلوكية الأساسية التي تميز أهمية الدور المحتمل الذي يمكن أن يلعبه هذا النمل كعامل للمكافحة البيولوجية ضد آفة ذبابة الفاكهة *C. capitata* في غابة الأركان وبساتين المحاصيل الزراعية.

كلمات مفتاحية : شجرة الأركان - ذبابة البحر الأبيض المتوسط - مجتمعات النمل- *Monomorium Ceratitis capitata* - *subopacum* - الإيقاع البيولوجي للمكافحة البيولوجية للآفات- الصويرة المغرب.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE	1
CHAPITRE I. Synthèse Bibliographique	
I. Les Fourmis	6
1. Systématique.....	6
2. Organisation des communautés.....	6
3. Succès écologique.....	9
4. Relation plantes/fourmis	10
5. Rôle des fourmis dans le contrôle biologique des populations de phytophages.....	13
II. La Cératite	18
1. Position systématique.....	18
2. Origine et répartition géographique.....	18
a - Origine.....	18
b. Répartition géographique	19
3. Biologie et Cycle de développement	20
a- La ponte de l'œuf	20
b- Développement larvaire.....	21
c- La pupaison.....	22
d- Adulte et maturation.....	22
4. Importance économique de la Cératite.....	24
5. Méthodes de contrôle de la Cératite.....	25
III. L'arganier	26
1. Position systématique.....	26
2. Répartition géographique de l'arganier.....	27
3. Biologie de l'arganier.....	28
a- La floraison.....	29
b- La fructification.....	30
4. Rôle écologique et socio-économique.....	30
a- Rôle écologique de l'arganier.....	31
b- Rôle socio-économique de l'arganier.....	31
5. Types de formations sur lesquelles se présente l'arganeraie.....	32
6. Relation arganier-cératite et les autres arbres fruitiers.....	33
7. Etat actuel de l'arganeraie.....	33

CHAPITRE II. Milieu, Matériels et Méthodes

I. Présentation du milieu d'étude	35
1. Le domaine de l'arganier	35
2. Localisation des sites d'études	36
a- Le site de Lahssinate	36
b- Le site de Boutazarte	36
3. Climatologie	38
a- Les précipitations	38
b- Les températures	40
II. Matériels et Méthodes	41
II. 1. Etude de la diversité, la composition, la structure et la dynamique spatio-saisonnaire des peuplements des fourmis dans la forêt d'arganier	41
1 - Echantillonnage de la myrmécofaune de l'arganeraie	41
2 - Procédure de ré-échantillonnage (sample-based randomisation)	42
3 - Paramètres de l'analyse de la communauté des fourmis de l'arganeraie	43
✓ La richesse spécifique (S)	43
✓ L'abondance	44
✓ L'indice de diversité de Shannon-Wiener (H)	44
✓ Indice d'équitabilité de Pielou (J)	44
4- Analyse statistique de données	44
II. 2. Implications des fourmis et des facteurs abiotiques sur la mortalité des larves de la Cératite sous les arbres d'arganier	45
1. Collecte de données	45
2. Analyse statistique de données	46
II. 3. Etude des rythmes d'activité de la fourmi prédatrice <i>M. subopacum</i> et de l'émergence des larves de <i>C. capitata</i> à partir des fruits d'arganier sur le terrain et au laboratoire	47
1. Site d'étude	47
2. Quantification des rythmes	47
a. Rythme d'activité de fourrage des fourmis de <i>M. subopacum</i>	47
b. Rythme d'émergence des larves de <i>C. capitata</i> à partir des fruits d'arganier	48
- Rythme d'émergence des larves au laboratoire	48
- Rythme d'émergence des larves sur le terrain	49
3. Analyse de données	49
A. Rythme d'activité de <i>M. subopacum</i>	49
✓ Courbes brutes d'activité	49
✓ Courbe moyenne d'activité journalière	50
✓ Taux d'activité	50
B. Rythme de l'émergence des larves de la Cératite à partir des fruits d'arganier	50
✓ Courbes brutes de l'émergence des larves	50
✓ Courbes moyennes des émergences des larves	50
✓ Taux des émergences des Larves	50

CHAPITRE III. Etude de la diversité, la composition, la structure et la dynamique spatio-saisonnière des peuplements des fourmis dans la forêt d'arganier

Présentation.....	51
I. Introduction.....	55
II. Matériel et méthodes.....	56
III. Résultats.....	59
IV. Discussion	61
V. Conclusion.....	63

CHAPITRE IV. Effet de la prédation des fourmis et des facteurs abiotiques sur la mortalité des larves de la mouche *C. capitata*, dans la forêt de l'arganier au centre et au sud ouest du Maroc

Présentation.....	76
I. Introduction.....	78
II. Matériels et méthodes.....	79
III. Résultats.....	81
IV. Discussion et conclusion.....	85

CHAPITRE V. Etude des rythmes d'activité de *M. subopacum* et de l'émergence des larves de la Cératite à partir des fruits d'arganier sur le terrain et au laboratoire

Présentation.....	91
I. Introduction.....	95
II. Matériels et méthodes.....	97
III. Résultats.....	101
IV. Discussion.....	105
V. Conclusion.....	109

Discussion, conclusions générales et perspectives.....	122
I. Discussion.....	121
II. Conclusion générale.....	132
III. Perspectives.....	134

Références Bibliographiques	135-149
--	----------------

Introduction générale

INTRODUCTION GENERALE

L'arganier (*Argania spinosa* L.Skeels) est un arbre relique, endémique et emblématique du sud-ouest marocain. C'est une essence multi-usage, forestière, fruitière et fourragère. Ses caractéristiques physiologiques et écologiques en font un support idéal pour lutter contre l'érosion et la désertification qui menacent sérieusement le sud marocain. A l'instar de ses fonctions socio-économique et environnementale irremplaçables, l'arganier joue un rôle clé dans la biodiversité, l'équilibre et la conservation écologique dans un écosystème typique fragilisé par l'intervention et les activités anthropiques massives et aléatoires.

En effet, au temps de la gestion rationnelle des ressources et des promesses du développement durable, l'arganeraie est actuellement sujette à une surexploitation excessive qui met irréversiblement le patrimoine naturel national en péril. Au début du siècle dernier, l'arbre s'étendait jusqu'au nord de Safi et poussait ses limites, au sud, jusqu'au Draa, voire au-delà avec une superficie couverte de l'ordre de 2 million d'hectares. Actuellement, l'aire de l'arganeraie s'est rétrécie à une superficie estimée de 828.000 ha (Ayad, 1989). Néanmoins, elle continue de couvrir 7% de la surface de la forêt marocaine, ce qui lui confère le deuxième rang parmi les principales essences forestières du pays. Dans la région d'Essaouira, Boudy (1958) a évalué la surface abattue depuis le début du siècle dernier de 150 000 à 200 000 ha, soit plus de la moitié de la superficie forestière actuelle totale de la province. Dans la région d'Agadir – Taroudant, El Yousfi (1988) a estimé que les pertes dans cette région sont de l'ordre de 200 ha par an, avec une densité moyenne qui s'est rétrécie de 100 à 30 arbres à l'hectare. La moyenne de perte nationale est estimée à 600 ha par an (Benzyane, 1985).

Le déséquilibre du système de l'arganier a des effets néfastes sur la faune et la flore. Il touche non seulement l'arganier, mais aussi toutes les espèces végétales de cet écosystème (avec 1240 espèces et sous espèces, soit le tiers de la flore marocaine) (Peltier, 1982 ; Ayad, 1989) et beaucoup d'espèces endémiques animales. Ceci a entraîné une forte réduction de la biodiversité dans l'écosystème typique de l'arganeraie, d'où l'obligation de se mouvoir pour conserver et actualiser les procédures de protection de l'arganier dans la cadre d'une gestion scientifique rationnelle impliquant tous les intervenants dans une véritable perspective de développement durable.

Par ailleurs, l'arganier représente un grand réservoir naturel pour la prolifération, le développement et la dissémination de la mouche méditerranéenne ravageur des fruits,

Ceratitis capitata wied (Sacantanis, 1957). Ce diptère ravageur est connu comme étant l'espèce la plus redoutable qui occasionne des ravages à plus de 350 variétés de fruits et de légumes maraichères au monde à cause de son potentiel biotique élevé (Harris, 1984), sa large distribution géographique (EPPO, 2004), sa rapide dispersion (Papadopoulos *et al.*, 1996; Papadopoulos *et al.*, 2003), sa polyphagie et sa capacité remarquable à sélectionner les fruits hôtes (Liquido *et al.*, 1991). Dans la région avoisinant l'arganeraie, toute la production fruitière se trouve parasitée par ce ravageur, la Cératite peut atteindre les cultures des plantes fruitières et des légumes maraichères. Dans la plaine de Souss, qui contribue à 40% de la production agrumicole nationale, 10 à 20% de la récolte se trouve parasitée par la Cératite (Benziane, 2003).

Pour limiter les dégâts occasionnés par ce ravageur, les agricultures font recours en grande partie aux insecticides. Cette méthode peut parfois être efficace lorsqu'elle est bien conduite mais demeure dangereuse et contestée quel que soit l'insecticide utilisé à cause de l'apparition de résistance réduisant considérablement l'efficacité des traitements (Brogdon et McAllister, 1998). Elle présente également de multiples inconvénients dus à son impact néfaste sur l'environnement, la santé humaine et sur les espèces auxiliaires qui régulent naturellement l'extension du parasite, ce qui augmente les chances (en cas de leur destruction), de l'installation d'autres ravageurs secondaires, en plus du comportement de résistance du ravageur. Par conséquent, il en découle, une utilisation plus importante d'insecticides, des dépenses supplémentaires, des pertes dans la production, en plus des conséquences néfastes sur l'équilibre biologique et écologique de l'écosystème, sachant que, les exigences nouvelles des marchés imposent de plus en plus des produits agricoles biologiques sains, sans résidus chimiques et en harmonie avec l'environnement. Par ailleurs, la stratégie de lutte chimique contre la Cératite reste aussi peu efficace car les mouches ravageuses adultes sont caractérisées par leur forte mobilité et les larves sont protégées à l'intérieur du fruit hôte contre tout traitement par les produits chimiques. Pour ces raisons, une approche alternative de contrôle s'impose. Dans ce contexte, le concept de la lutte biologique a été proposé comme procédé alternatif viable à la lutte chimique.

Dans le but de procéder à une telle stratégie de gestion durable, une compréhension plus approfondie de la biologie, l'écologie de *C. capitata* et de ses ennemis naturels dans l'arganeraie est requise, malheureusement, les études entreprises sur la relation de l'arganier avec la Cératite restent rares. Les travaux réalisés par Naamani (2004) dans l'arganeraie de la région d'Essaouira et ceux entrepris par Mazih (1992) dans la région de Souss, restent les deux principales études entomologiques qui se sont intéressées à la dynamique des

populations de la Cératite dans l'arganeraie. En effet, aucune étude, jusqu'à présent, n'a abordé les interactions biologiques, écologiques ou comportementales entre la Cératite et ses ennemis naturels dans l'arganeraie.

Dans la présente étude, et suite aux travaux réalisés par Naamani (2004) sur l'inventaire faunistique de l'arganier au cours duquel il a relevé la présence de certaines espèces de fourmis prédatrices, nous avons voulu présenter lors de ce rapport, une étude plus approfondie des espèces de fourmis peuplant cette essence et de mettre en évidence le rôle de la relation trophique parmi celles prédatrices, avec les larves de la Cératite qui se développent dans les fruits de l'arganier. On essayera également dans cette étude de recueillir des données sur la compréhension des aspects fondamentaux et appliqués des fourmis potentiellement prédatrices, ainsi que leur implication dans la régulation biologique de la Cératite dans l'arganeraie, dans le cadre d'une stratégie de gestion viable optimisant le rôle des auxiliaires naturels dans l'écosystème face au dysfonctionnement de la méthode de lutte chimique.

Les fourmis sont connues parmi les espèces potentiellement prédatrices qui peuplent les écosystèmes et qui ont un impact incontournable sur un grand nombre d'espèces nuisibles. Elles constituent des espèces clés dans les écosystèmes terrestres et représentent les principaux prédateurs des arthropodes du fait de leur diversité importante, leur abondance et leur activité. La capacité des fourmis dans le contrôle des espèces nuisibles a été reconnue depuis 300 ans avant JC dans les vergers d'agrumes en Chine où leur rôle protecteur contre les phytophages continue à être exploré dans divers systèmes agricoles et forestiers. Des recherches contemporaines ont montré le rôle inéluctable de l'introduction des fourmis comme des agents de contrôle biologique effectif de plus de 50 espèces de ravageurs, incluant notamment les chenilles, les punaises, les scarabées, les mouches et les thrips (Peng *et al.*, 1997, 1998, 2002; Way et Khoo, 1992). Ce procédé de protection des cultures permettrait sans doute la réduction considérable de l'utilisation des insecticides chimiques (Wang and Bennett 2008; Williams et al. 2005; Van Mele et Chien, 2004). Dans l'arganeraie, aucune étude jusqu'à nos jours n'a encore été abordée sur l'implication des peuplements des fourmis, leurs habitudes alimentaires et en l'occurrence leurs interactions avec la mouche méditerranéenne des fruits.

L'objectif de ce travail vise à déterminer les prédateurs potentiels de la Cératite et d'examiner leurs interactions biologiques et écologiques dans l'arganeraie. C'est une approche stratégique qui constitue une étape primordiale dans l'instauration d'un programme de contrôle biologique par des ennemis naturels puisqu'elle permet l'identification des

contraintes et le choix des attributs d'un agent de lutte biologique efficace avant toute intervention pratique.

Notre étude a pour objectif de répondre aux questions fondamentales suivantes :

- Quels sont les peuplements de fourmis dans l'arganeraie et quels sont les attributs écologiques concernant la diversité, la structure, la distribution, et la phénologie saisonnière des communautés de fourmis au niveau spatial et temporel dans la forêt de l'arganier ?

- Quelles sont les espèces prédatrices des larves de la Cératite et quelle est l'importance de leurs attributs dans le contrôle de la Cératite sous les arbres de l'arganier ?

- Quelle est l'importance de l'organisation temporelle de l'activité des fourmis prédatrices et de la dynamique des émergences des larves de la Cératite et leur degré de synchronisation dans la régulation des populations de la Cératite dans l'arganeraie ?

L'apport de réponse à ces problématiques citées ci-dessus, sera traité en **5 chapitres**.

- Le **premier chapitre** fera l'objet d'une synthèse bibliographique qui traitera les aspects concernant :

- + L'importance des fourmis dans les écosystèmes et leur rôle écologique protecteur comme prédateurs contre les ravageurs.

- + L'importance économique de la Cératite, et la biologie de son cycle de développement.

- + La distribution géographique de l'arganier et son importance socio-économique dans le sud ouest du Maroc.

- Le **deuxième chapitre** présentera, le milieu de l'arganier, les sites d'études choisis, le matériel biologique et les méthodes de collecte de données sur le terrain et au laboratoire ainsi que les traitements statistiques utilisés.

- Dans le **troisième chapitre**, l'étude des peuplements de fourmis sera abordée, accompagnée de l'inventaire de différentes espèces colonisant l'arganeraie avec l'établissement de la diversité, la structure, la dynamique de population et la phénologie saisonnière des différentes communautés de fourmis au niveau temporel et spatial dans l'arganeraie de la région d'Essaouira.

- Le **quatrième chapitre** fera l'objet de la quantification de l'effet régulateur de la prédation des fourmis et l'impact des autres facteurs abiotiques du milieu sur la mortalité des larves de la Cératite dans les conditions de terrain sous les arbres d'arganier dans un site littoral et un autre semi-continentale.

- Puis au **cinquième chapitre**, nous aborderons l'étude sur les rythmes circadiens traçant l'activité de la fourmi prédatrice *M. subopacum* et l'organisation temporelle des émergences à partir des fruits de l'arganier de sa proie, la larve *C. capitata*. Cette étude sera conduite dans les conditions de terrain et de laboratoire dans le but de mettre en évidence la nature de la rythmicité de leur activité ainsi que le degré de potentialité de la synchronisation entre les rythmes d'activité circadienne entre les deux espèces antagonistes.

Ce travail de recherche a donné lieu à trois articles dont un est publié dans la revue 'Biocontrol Science and Technology' et deux autres soumis à deux journaux internationaux ('InsectSciences Journal' et la 'Revue Française de la Chronobiologie'), ces articles constituent les chapitres 3 à 5 de ce rapport. Certaines redondances (Introduction, Matériels et Méthodes) ne pouvant pas être évitées, un court texte de présentation est réalisé entre les différents chapitres afin de mieux présenter leur articulation.

CHAPITRE I

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

CHAPITRE I

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

I. Les Fourmis :

1. Position systématique

Les fourmis sont des insectes Eusociaux (vrais sociaux) qui appartiennent à l'embranchement des Arthropodes, classe des Hexapodes, ordre des hyménoptères et à la famille unique des Formicidae. Elles constituent l'un des organismes les plus dominants de la planète par leur abondance, leur répartition mondiale et leur impact sur la vie et l'évolution des autres communautés de la biomasse (Wilson, 1990). Actuellement, la famille des Formicidae compte 12 594 espèces et 288 genres (Agosti and Johnson, 2010). Hölldobler et Wilson (1990) estiment qu'il existerait environ 350 genres et 20.000 espèces. La classification la plus récente des Formicidae fait apparaître 21 sous-familles actuelles (Tableau 1), auxquelles sont ajoutées quatre sous familles fossiles, (Bolton, 2003). Elle a considérablement changée la systématique contemporaine puisque la précédente classification ne reconnaissait que 16 sous-familles vivantes et deux sous-familles fossiles (Grimaldi *et al.*, 1997). L'ancienne sous famille des Ponirinae a été éclatée en six sous-familles qui ont le mérite d'être monophylétiques (Tableau 1).

2- Organisation des communautés de fourmis

Les communautés écologiques ne sont pas définies comme une mosaïque d'espèces présentes au hasard dans l'écosystème, mais sont caractérisées comme étant un système interactif dynamique de populations interdépendantes. Ces populations sont déterminées par leur composition, la liste des espèces présentes, leur abondance relative, la nature et la forme des relations entre les espèces sympatriques, la dynamique de leur population et les flux spatiaux et temporels qui régissent leur agencement au sein de l'écosystème. Les espèces sont dites organisées au sein de ces communautés lorsque leurs interactions biotiques et abiotiques se traduisent par un agencement trop fréquent pour être le simple fruit du hasard.

Tableau 1 : les sous-familles des Formicidae : Actuellement 21 sous-familles reconnues vivantes, auxquelles s'ajoutent quatre sous-familles fossiles. L'ancienne sous famille des Ponirinae à été éclatée en six sous-familles regroupées sous le terme de ponéromorphes. (D'après Bolton B., 2003. *Mem Am. Entomol. Inst.*, 71:1-370).

Sphecomyrminae Wilson & Brown (1967)	†fossile
Armaniinae Dlussky (1983)	† fossile
Formiciinae Lutz (1986)	† fossile
Pseudomyrmecinae Smith, M. R. (1952)	
Myrmicinae Lepeletier de Saint Fargeau (1835)	
Agroecomyrmecinae Carpenter (1930)	
Myrmeciinae Emery (1877)	
Formicinae Latreille (1809)	
Dolichoderinae Forel (1878)	
Aneuretinae Emery (1913)	
Apomyrminae	
Amblyoponinae Forel (1893)	Ponéromorphes
Ectatomminae	Ponéromorphes
Heteroponerinae Bolton (2003)	Ponéromorphes
Paraponerinae Emery (1901)	Ponéromorphes
Ponerinae Lepeletier de Saint Fargeau (1835)	Ponéromorphes
Proceratiinae Emery (1895)	Ponéromorphes
Brownimeciinae Bolton (2003)	† fossile
Leptanillinae Emery (1910)	
Leptanilloidinae Bolton (1992)	
Cerapachyinae Forel (1893)	
Ecitoninae Forel (1893)	
Aenictogitoninae Ashmead (1905)	
Dorylinae Leach (1815)	
Aenictinae Emery (1901)	

Chez les fourmis, de nombreuses études ont mis en évidence la structuration et l'agencement d'espèces dans la plupart des milieux (Davidson, 1998 ; Andersen et Patel, 1994 ; Fellers, 1987 ; Wilson, 1971). Les différentes espèces de fourmis se distinguent par la taille de leurs colonies et/ou de leurs ouvrières, par leurs comportements et leur biologie. Ces caractéristiques vont permettre à chaque espèce un «succès» écologique plus ou moins

important, en fonction des caractéristiques abiotiques du milieu considéré et des interactions biotiques avec les autres espèces sympatriques. De ce succès dépend leur rôle et leur place dans la communauté.

Dans la communauté de fourmis, la dominance écologique combine la supériorité numérique « dominance numérique » ou prédominance d'une espèce en nombre et/ou en biomasse (Davidson, 1997), et une « dominance comportementale » ou dominance au cours de la compétition interspécifique due à des capacités supérieures de combat et/ou de recrutement pour monopoliser les ressources (Schoener, 1983). Selon cette définition, deux groupes sont distingués :

- Les espèces dominantes qui sont généralement les plus abondantes et montrent une agressivité pour s'emparer de ressources du milieu. Elles sont aussi caractérisées par des colonies de grande taille, réparties en un ou plusieurs nids (Davidson, 1998).

- Les espèces non dominantes, subordonnées ou opportunistes sont généralement organisées en petites sociétés, ces espèces persistent dans les milieux en découvrant rapidement les sources de nourritures, mais elles ne peuvent s'y maintenir à l'arrivée des espèces de rang supérieur (Wilson, 1971).

Certaines espèces sont dites cryptiques, car elles ont un mode vie endogé et ne s'observent que très rarement. La dominance écologique a été mise en évidence comme facteur important dans la structuration, l'abondance et la distribution des espèces et des communautés de fourmis (Andersen, 1992 ; Human et Gordon, 1996). Récemment, deux études ont abordé le rôle des espèces dominantes dans la structuration des communautés et ont examiné leur impact sur les autres espèces subordonnées. La première étude explique le mécanisme qui permet aux espèces dominantes de réduire la diversité d'une communauté, en imposant des limites aux autres espèces subordonnées sympatriques partageant le même milieu et les mêmes ressources de vie (Parr *et al.*, 2005), alors que la seconde suggère un mécanisme qui montre que la diversité d'un écosystème peut être améliorée avec la présence des espèces dominantes dans la communauté, en admettant que ces dernières seraient des facteurs de structuration de la communauté et leur présence permet aux autres espèces présentes une meilleure exploitation des ressources de leur habitat (Adler *et al.*, 2007).

Dans les communautés Méditerranéennes, Cerdà (1997) a montré que le degré de tolérance des facteurs physiques, surtout la tolérance à l'exposition aux températures élevées pourrait réduire la compétition entre les espèces dominantes et celles subordonnées et ainsi ces dernières peuvent coexister avec les espèces dominantes dans la communauté. Les espèces de fourmis dominantes non tolérantes aux températures élevées et celles non dominantes

tolérantes peuvent co-exister durant différentes périodes de la journée (Cros *et al.*, 1997) ce qui pourrait augmenter la diversité au sein de la communauté.

Hölldobler et Wilson (1990) ont proposé la règle de la "dominance-appauvrissement" qui suppose qu'un rapport négatif s'établie entre la richesse spécifique et le degré de dominance entre les espèces des différentes communautés de fourmis.

Chez la plupart des communautés de fourmis, la territorialité ou les comportements agressifs utilisés contre tout type d'intrus, s'échelonnent depuis une zone restreinte autour de l'entrée du nid (la plupart des espèces) jusqu'au territoire dans son ensemble pour les «dominantes territoriales», comme chez certaines espèces arboricoles qui défendent d'une manière absolue l'accès à leur territoire aux niveaux intra et interspécifiques. Savolainen et Vepsäläinen (1989) proposent trois classes à la territorialité : la territorialité de type I réside en la défense du nid uniquement, celle de type II en la défense du nid et de la nourriture exploitée et enfin celle de type III, en une réelle défense d'une aire donnée.

Certaines classifications de fourmis ne sont valables que dans une communauté donnée. Ainsi, Andersen et Patel (1994) classent les fourmis australiennes en 4 groupes principaux : les Dolichoderines dominantes, les Myrmicines généralistes, les *Camponotini* subordonnés et les espèces cryptiques. L'organisation des espèces au sein d'une communauté s'établit par le jeu de leurs interactions. Ce sont surtout les espèces dominantes qui vont intervenir dans cette organisation.

3- Succès écologique

Les fourmis constituent des organismes quasiment dominants dans tous les écosystèmes terrestres qui s'étendent au-delà du cercle polaire, des toundras subarctiques froides jusqu'aux régions équatoriales, passant par les déserts sub-sahariens connues par leur forte chaleur et sécheresse. Seuls, les Groenland et l'Antarctique manquent de fourmis et quelques îles sont dépourvues de fourmis endémiques (Wilson et Taylor, 1967). Elles sont si abondantes que d'environ 8 millions d'individus de fourmis souterraines vivent dans un hectare de forêt amazonienne (Hölldobler et Wilson, 1990). Lé-vieux, (1966) a compté sur un hectare de savane de Côte d'Ivoire, 7000 colonies appartenant à différentes espèces totalisant 20 millions d'individus, alors qu'une seule société de fourmis nomades en Afrique (*Dorylus*) contient plus de 20 million d'individus (Raignier et Van Boven, 1955). Du côté biomasse, les fourmis constituent 10 à 15% de la biomasse animale totale dans de nombreux écosystèmes terrestres (Beattie et Hughes, 2002). Dans les habitats tropicaux, la masse des fourmis plus celle des termites, représente le tiers de la biomasse animale totale. Si l'on s'en tient aux

seules fourmis de la forêt Amazonienne, leur poids sec est environ quatre fois supérieur à tous les vertébrés terrestres (Hölldobler et Wilson, 1994).

En général, la répartition de la biodiversité des animaux en particulier celle les fourmis, met en évidence un gradient latitudinale de la diversité. Le nombre des espèces décline loin des tropiques, avec l'augmentation de l'altitude et la sécheresse (Kusnesov, 1957 ; Kajat *et al.*, 1971). Le rôle écologique joué par les fourmis reste en mesure de leur nombre dans les différents écosystèmes. Dans les prairies Européennes où 140 ouvrières par m², consomment approximativement 200 fois l'équivalent de leur biomasse annuellement. Pavan (1959), estime que l'ensemble des fourmis rousses des Alpes Italiennes, capturent en 200 jours d'activité 24 000 tonnes de nourritures, dont 14 500 tonnes d'insectes.

Selon Wilson (1990, 1992), la notion de succès écologique peut se définir à l'aide de trois critères qui se recoupent aisément. D'abord, l'organisme en considération doit être dominant, il doit aussi être largement distribué à l'échelle géographique et enfin, il doit bénéficier d'une importante longévité. Tous ces trois caractères s'appliquent aux communautés de fourmis.

4- Relation plantes/fourmis

L'omniprésence des fourmis et leur dominance dans les différents écosystèmes s'accompagne d'un impact écologique majeur, illustré par leur impact sur les populations des arthropodes sympatriques via la prédation, et encore par les nombreuses interactions qu'elles entretiennent avec les plantes (Passera et Aron, 2005). Les interactions plantes-fourmis sont des interactions biotiques très courantes dans les écosystèmes et ont servi comme système modèle pour étudier grand nombre de questions d'intérêt général dans l'écologie et la biologie évolutionnaire. Ces associations extrêmement diversifiées, reflètent vraisemblablement des histoires évolutives étroitement liées (Wilson et Hölldobler, 2005; Moreau et al., 2006). Les interactions entre ces deux grands groupes ne sont toutefois que deux extrémités d'un même continuum et peuvent être antagonistes aussi bien que mutualistes. Entre plantes et fourmis, les interactions mutualistes sont nettement plus abondantes et diversifiées que celles antagonistes. Il n'existe ainsi que deux exemples de fourmis exerçant une pression de prédation directe sur des végétaux (Huxley, 1991), c'est le cas tout d'abord, des fourmis champignonnistes *Atta* sp. et *Acromyrmex* sp., communes dans les régions néo tropicales. Leurs ouvrières coupent en effet les feuilles des plantes, les ramènent dans leur nid et les utilisent comme substrat de croissance pour les champignons dont se nourrissent exclusivement leurs colonies. Le second exemple est fourni par les fourmis dites

«moissonneuses», particulièrement présentes dans les régions méditerranéennes et arides de différents continents (genres *Pogonomyrmex* ou *Messor* par exemple). Ces fourmis récoltent les graines des plantes et les stockent dans leur nid en vue de les consommer pendant l'hiver ou la saison sèche. Ces deux types de relations antagonistes ne sont finalement le fait que d'une petite proportion d'espèces de fourmis, mais leur impact écologique est néanmoins très important. Les fourmis coupeuses de feuilles sont habituellement considérées comme ayant un impact sur la végétation plus important que n'importe quel herbivore des Amériques, et l'action des fourmis moissonneuses peut profondément influencer la composition des communautés de plantes qui les entourent (MacMahon et al., 2000 ; Beattie et Hughes, 2002).

Les interactions entre plantes et fourmis sont de nature plus variée et impliquent une plus grande diversité d'espèces et sont le plus souvent d'ordre mutualiste. Quatre grands types de mutualismes peuvent être distingués en fonction du service rendu par les fourmis au sein de l'interaction :

- **Le mutualisme de pollinisation** : c'est le type de mutualisme le moins répandu, Rico-Gray et Oliveira (2007), n'en recensent que 16 cas avérés dans le monde. Pourtant, les fourmis fréquentent couramment les fleurs afin d'y récolter du nectar (Haber et al., 1981). Cette apparente contradiction a trouvé une possible explication avec le travail de Beattie et al., (1985) qui a montré que les substances antibiotiques produites par la glande métapleurale caractéristique des fourmis pouvaient tuer le pollen.

- **Le mutualisme de dispersion** (ou myrmécochorie) : cette classe de mutualisme est nettement plus répandue, puisqu'il concerne au moins 3000 espèces de plantes (Beattie et Hughes, 2002). Il repose sur une adaptation spécialisée de certaines plantes : l'élaiosome porté par leurs graines. Il s'agit d'une structure attractive pour les fourmis, qui stimule le transport des graines jusqu'au nid par les ouvrières qui la découvrent. L'élaiosome est par ailleurs riche en nutriments et sera consommé par les fourmis, la graine sera ensuite abandonnée dans une partie inutilisée du nid ou à l'extérieur de celui-ci (Rico-Gray et Oliveira, 2007). L'avantage premier pour la plante est donc la dispersion de ses graines par le biais des ouvrières fourrageuses (Giladi, 2006).

- **Le mutualisme de nutrition** (ou myrmécotrophie) : un autre type d'interaction est le mutualisme de nutrition. Il concerne un certain nombre de plantes tropicales formant un groupe assez hétérogène, mais vivant toutes en étroite association avec des nids de fourmis. Elles peuvent être des myrmécophytes c'est-à-dire des plantes possédant des structures creuses spécialisées dans lesquelles logent les fourmis (Janzen, 1974; Cabrera et Jaffe, 1994; Solano et Dejean, 2004). D'autres sont des plantes dont les racines consolident les nids de

certaines fourmis arboricoles (formant des “jardins de fourmis” (Davidson 1988; Orivel et al., 1998). Dans tous les cas, elles sont capables d’assimiler des nutriments qu’elles prélèvent dans les déchets stockés par les fourmis tout en fournissant elles-mêmes des récompenses alimentaires à leurs associées (Rico-Gray et Oliveira, 2007). Souvent, la myrmécotrophie est combinée au quatrième grand type de mutualisme plantes-fourmis, le mutualisme de protection.

- **Le mutualisme de protection** : cette interaction est sans aucun doute la plus répondue chez les associations plante-fourmi. Elle concerne plus d’une centaine de genres de plantes et plus d’une quarantaine de genres de fourmis (Davidson et McKey, 1993). Ce type d’association regroupe des situations très diverses que l’on peut placer le long d’un continuum allant d’interactions facultatives et opportunistes (dans le cas de plantes n’offrant que de la nourriture) jusqu’à des interactions obligatoires et très spécialisées (dans le cas de plantes offrant en plus un abri à ses associées) (Heil et McKey, 2003). Les interactions facultatives et opportunistes ne présentant pas de spécialisations particulières entre les deux partenaires et relèvent essentiellement d’un comportement de fourragement opportuniste (Di Giusto *et al.*, 2001; Rico-Gray et Oliveira, 2007). Les fourmis dans ce genre d’association, appartiennent à des centaines d’espèces différentes et une même espèce de plante peut être visitée par un nombre élevé d’espèces de fourmis (Benson 1985; Rico-Gray et Oliveira, 2007). Les interactions spécifiques et symbiotiques concernent des associations souvent obligatoires entre les plantes et les fourmis associées (Davidson et McKey, 1993). De telles plantes, appelées myrmécophytes, se trouvent dans une centaine de genres chez les Gymnospermes et les Angiospermes et peuvent souvent présenter des structures spécialisées appelées domaties qui peuvent être des pétioles, des épines ou plus communément des tiges ou des poches foliaires (Heil et McKey, 2003). Les fourmis qui vivent sur ces plantes ne peuvent pas le plus souvent, s’installer ailleurs. Les plantes, elles aussi, dépendent fortement de leurs hôtes pour se défendre contre les phytophages et certaines ne survivent pas très longtemps à leur absence. Il s’agit donc généralement d’interactions obligatoires pour les deux partenaires. Ces interactions sont assez spécifiques puisqu’une espèce de plante n’est souvent associée qu’à un nombre très restreint d’espèces de fourmis et réciproquement. La nature de certains traits spécialisés observés chez les différents partenaires suggère qu’ils sont issus d’un processus évolutif avec des adaptations réciproques qui ont pu forger ces associations (Bronstein *et al.*, 2006).

Les plantes attirent les fourmis à leur surface par le biais de récompenses nutritives variées directes, tels que les nectaires extra-floraux (corps nourriciers souvent riches en

lipides distinct de celui destiné aux pollinisateurs) ou indirectes, tels que les miellats produits par les Homoptères (Gullan, 1997), ou des proies d'origine animales qui représentent une source d'azote importante pour les communautés des fourmis prédatrices dans les écosystèmes forestiers, ou parfois, un gîte de nidification. Du fait de leur comportement agressif ou prédateur, les fourmis réduisent le nombre des arthropodes phytophages et peuvent même éloigner les vertébrés herbivores qui s'attaquent aux plantes en question et ainsi contribuent indirectement à leur protection.

Le bénéfice tiré par les plantes au sein de cette interaction a été vérifié expérimentalement de nombreuses fois : des plantes dont on empêche l'accès aux fourmis souffrent de dommages liés aux phytophages plus marqués que chez des plantes visitées. Les ouvrières protègent en effet souvent leur sources nutritionnelles ou leur gîtes de nidifications contre les autres insectes, parfois en adoptant un comportement territorial, et souvent attaquent les intrus herbivores (Hölldobler et Wilson, 1990 ; Beattie et Hughes, 2002).

5- Rôle des fourmis dans le contrôle biologique des populations de phytophages

Les fourmis servent des fonctions critiques dans les écosystèmes terrestres, particulièrement en influençant le développement des insectes nuisibles. Les fourmis jouent un rôle important dans le contrôle biologique des populations des arthropodes phytophages dans les agro-écosystèmes que dans les systèmes forestiers naturels (Schmitz *et al.*, 2000). Avec leur dominance, leur grande diversité, principalement avec leur comportement social et leurs particularités comportementales spéciales, les fourmis possèdent plusieurs attributs qui sont associés avec leur potentiel d'agir comme des agents de contrôle biologiques efficaces (Carroll et Janzen, 1973 ; Petal, 1978) :

- Les fourmis sont extrêmement sensibles aux variations spatiales de la densité des ressources nutritionnelles dans leur milieu. Elles peuvent rapidement consommer des concentrations exceptionnellement élevées de nourriture en exploitant des stratégies de recrutement sophistiquées se basant sur un système de communication chimique prompt et efficace. En revanche, la plupart des prédateurs et des parasites solitaires (non sociaux) nécessitent plus de temps pour détecter les variations de la densité des ressources dans leur milieu (Carroll and Janzen, 1973).

- Les fourmis persistent comme les prédateurs viables malgré les fluctuations temporelles dans l'approvisionnement alimentaire. Elles peuvent supporter des manques de nourriture par le mécanisme d'un cannibalisme facultatif de la couvée de leur colonie. Cette

couvée peut donc se comporter comme un outil homéostatique qui permet aux ouvrières de la colonie d'amortir les effets d'un manque temporel de la nourriture dans le milieu (Carroll, 1974).

- La satiation du prédateur n'est pas susceptible de limiter l'efficacité des fourmis comme agents de contrôle biologique. Les fourmis sont des insectes qui peuvent continuer à fourrager et capturer les proies et stocker la nourriture dans leur colonie, même après la satisfaction de leur besoin physiologique pour la nutrition.

- Les fourmis peuvent avoir un impact négatif sur leurs victimes dépassant le simple nombre de proies capturés et consommés. Les espèces, particulièrement celles agressives, parviennent souvent à priver les herbivores d'attaquer les plantes et même les intrus ravageurs des arthropodes de grande taille et des petits vertébrés peuvent être capturés avec succès (Janzen, 1966 ; Bentley, 1977).

- Les modèles de fourragement des fourmis peuvent être manœuvrés afin de maximiser leur contact avec les parasites. Par exemple, des sources de sucre telles que chez les plantes avec les nectars extra-floral, canne à sucre écrasée, ... peuvent être employées pour attirer les fourmis fourrageuses aux parties particulières du champ ou aux parties de plantes cultivées qui sont particulièrement vulnérable aux dommages du parasite (Leston, 1973).

- La polygynie : c'est un attribut utile dans la distribution et la dominance spatiale chez certaines espèces de fourmis, les fragments de la colonie polygyne (avec plusieurs reines dans la même colonie) peuvent être transférés pour établir facilement de nouvelles colonies dans le milieu en plus des colonies bâties par les reines fondatrices après l'essaimage.

Ces attributs pourraient justifier le potentiel des fourmis comme des biocides (auxiliaires biologiques). Cela aussi peut expliquer leur rôle comme étant les plus anciens organismes connus utilisés pour le bio-contrôle des ravageurs phytophages. Depuis le 3^{ème} siècle avant Jésus-Christ, les chinois ont utilisé les fourmis dans le contrôle des plantations de citrus contre les phytophages (Smith *et al.*, 1973) et au Yémen, vers 1200 après Jésus-Christ, des fourmis ont été utilisées dans le contrôle des parasites des dates où les nids des fourmis ont été déplacés des collines environnantes et placés sur les arbres par les agriculteurs pour cette objectif (El-Haidari, 1981).

Malgré leur impact significatif sur les populations des phytophages et les raisons importantes qui laissent penser que les fourmis sont des agents éventuels de contrôle biologique, les fourmis restent peu étudiées et relativement sous-estimées dans des

programmes de la lutte biologiques et beaucoup d'aspects de leur impact sur les parasites sont encore peu clairs. Pourtant des exceptions notables ont pu démontrer l'impact de la fonction prédatrice des fourmis sur les populations des parasites phytophages. Dans ce cadre, on peut signaler par exemple les travaux de Brown (1959) et Greenslade (1971) dans les plantations du coco, les œuvres de Leston (1973, 1978), Room (1975) et de Majer (1976a, b et c) sur l'action des communautés de fourmis dans les fermes du cacao. Aussi, d'autres travaux ont pu montrer un impact effectif des fourmis sur plusieurs plantes tropicales et semi-tropicales pérennes comme le bananier, la mangue, le thé, ou le citrus. Par exemple, Steyn (1954) a démontré le rôle de l'espèce *Anoplolepis custodiens* comme agent de contrôle biologique dans les vergers d'agrumes au Sud Africa. Aussi le rôle d'*Oecophylla smaragdina* a été illustré dans le contrôle des pentatomides du citrus, *Tessaratomia papillosa* (Dru) (Groff et Howard, 1925) et *Thynchocoris serratus* (Don) (Garcia, 1935). Buren and Whitcomb (1977) ont amorcé les possibilités de lutte contre les pestes nuisibles du citrus par des espèces de fourmis prédatrices telles que celles des genres *Azteca*, *Oecophylla*, *Phedole* et *Solenopsis* (voir plus d'exemples dans le tableau 2). Sur les plantations du thé l'action effective de plusieurs espèces de fourmis spécialement celles du genre *Oecophylla* a été démontrée par Das (1959). De même, des études ont montré l'importance des fourmis dans le contrôle de la canne à sucre dans plusieurs régions du monde (Hensley *et al.*, 1961 ; Negro et Hensley, 1969). Récemment, Mansfield *et al.*, (2003) donne un rapport actualisé sur l'application des fourmis comme agent de contrôle par leur action efficace sur des œufs des parasites du coton ; *Helicoverpa armigera* Hübner en Australie.

Tableau 2 : documentation d'exemples de cas de l'utilisation des fourmis comme agent de contrôle biologique contre des ravageurs phytophages.

Espèce de fourmi	Espèce ravageuse	Plante hôte	Région	Référence
<i>Dolichoderus thoracicus</i> (F. Smith)	<i>Helopeltis theivora</i> (Waterhouse) Heteroptera: Miridae	T. cacao	Asie du sud est	Khoo et Chung (1989)
<i>Dolichoderus thoracicus</i> (F. Smith)	<i>Helopeltis theobromae</i> (Miller) Heteroptera: Miridae	T. cacao	Asie du sud est	Khoo et Chung (1989)
<i>Oecophylla longinoda</i> (Latreille)	<i>Distantiella theobroma</i> Dist.	T. cacao	Afrique de l'ouest	Machart et Leston (1969); Leston (1973)
<i>Oecophylla longinoda</i> (Latreille)	<i>Salbergella singulares</i> Hagl.	T. cacao	Afrique de l'ouest	Machart et Leston (1969); Leston (1973)
<i>Oecophylla smaragdina</i> (Fabricius)	<i>Helopeltis theobromae</i> (Miller) Heteroptera: Pentatomidae	T. cacao and Citrus	Asie du sud est	Way et Khoo (1989)
<i>Oecophylla longinoda</i> (Latreille)	<i>Antestiopsis intricata</i> (Ghesquiere and Carayon) Hymenoptera: Formicidae	Coffea spp.	Afrique de l'ouest	Leston (1973)
<i>Anoplolepis gracilipes</i> (Jerdon)	<i>Crematogaster</i> spp., Hymenoptera: Formicidae	T. cacao	Papouasie-Nouvelle-Guinée	McGregor et Moxon-1985
<i>Anoplolepis gracilipes</i> (Jerdon)	<i>Pheidole</i> spp., Hymenoptera: Formicidae	T. cacao	Papouasie-Nouvelle-Guinée	McGregor et Moxon-1986
<i>Anoplolepis gracilipes</i> (Jerdon)	<i>Camponotus</i> spp. Hymenoptera: Formicidae	T. cacao	Papouasie-Nouvelle-Guinée	McGregor et Moxon-1987
<i>Oecophylla longinoda</i> (Latreille)	<i>Crematogaster</i> spp. Hymenoptera: Formicidae	T. cacao	Afrique de l'ouest	Strickland (1951)
<i>Anoplolepis gracilipes</i> (Jerdon)	<i>Pantorhytes szentivanyi</i> (Marshall) Coleoptera: Curculionidae	T. cacao	Nouvelle Guinée	McGregor et Moxon-1985
<i>Oecophylla smaragdina</i> (Fabricius)	<i>Pantorhytes</i> spp. Coleoptera: Scolytidae	T. cacao	Asie du sud est	Stapley (1973)
<i>Azteca instabilis</i> (F. Smith)	<i>Hypothenemus hampei</i> (Ferrari) Coleoptera: Scolytidae	C. arabica	Mexique	Perfecto et Vandermeer
<i>Dorymyrmex</i> spp.	<i>Hypothenemus hampei</i> (Ferrari) Coleoptera: Scolytidae	C. arabica	La Colombie	Velez <i>et al.</i> (2003)
<i>Gnamptogenys sulcata</i> (F. Smith)	<i>Hypothenemus hampei</i> (Ferrari) Coleoptera: Scolytidae	C. arabica	La Colombie	Velez <i>et al.</i> (2003)
<i>Pheidole</i> spp.	<i>Hypothenemus hampei</i> (Ferrari) Coleoptera:	C. arabica	La Colombie	Velez <i>et al.</i> (2003)

	Scolytidae			
<i>Solenopsis spp.</i>	<i>Hypothenemus hampei</i> (Ferrari) Coleoptera:	C. arabica	La Colombie	Armbrecht (2003)
	Scolytidae			
<i>Solenopsis invicta</i> (Buren)	<i>Eldana saccharina</i>	canne à sucre	USA	way 1963
<i>Solenopsis invicta</i> (Buren)	<i>H. armigera</i>	coton	USA	Philpott and Armbrecht 2006
<i>Tetramorium spp.</i>	<i>Hypothenemus hampei</i> (Ferrari)	C. arabica	La Colombie	Armbrecht (2003)
<i>Dolichoderus thoracicus</i> (F. Smith)	<i>Conopomorpha cramerella</i> (Snellen) Rodentia:	T. cacao	Asie du sud est	Khoo et Chung (1989)
<i>Dolichoderus thoracicus</i> (F. Smith)	<i>Muridae Lepidoptera: Gracillariidae</i>			
<i>Dolichoderus thoracicus</i> (F. Smith)	<i>Rattus argentiventer</i> (Robinson and Kloss)	T. cacao	Asie du sud est	See et Khoo (1996)
<i>Dolichoderus thoracicus</i> (F. Smith)	Rodentia: Muridae			
<i>Oecophylla longinoda</i> (Latreille)	<i>Phytophthora palmivora</i> (Butler)	T. cacao	Asie du sud est	Khoo et Ho (1992)
<i>Pheidole bicarinata longla</i> (Emery)	<i>Calonectria rigidiuscula</i> (Berk. and Br.)	T. cacao	Afrique de l'ouest	Leston (1973)
<i>Pheidole megacephala</i> (Fabricius)	<i>Diabrotica spp.</i>	coton	USA	Way et Khoo(1992)
<i>Formica lugubris</i> B.	<i>H. armigera</i>	coton	Australie	Mansfield <i>et al.</i> (2003)
<i>Formica rufa</i> (Latreille)	<i>Panolis flammea</i>	Foret	Allemagne & Italie	Way et Khoo(1992)
<i>Formica polyctena</i> (Förs)	<i>Panolis flammea</i>	Foret	Allemagne & Italie	Way et Khoo(1992)
<i>Wasmania auropunctata</i> Roger	<i>Panolis flammea</i>	Foret	Allemagne & Italie	Way et Khoo(1992)
<i>Wasmania auropunctata</i> Roger	<i>A. cocophaga</i>	T. cacao	Iles de Salomone	Way et Khoo(1992)
<i>Wasmania auropunctata</i> Roger	<i>Iridomermex cordatus</i>	T. cacao	Iles de Salomone	Way et Khoo(1992)
<i>Azteca instabilis</i> (F. Smith)	<i>P. megacephala</i>	T. cacao	Iles de Salomone	Way et Khoo(1992)
<i>Azteca instabilis</i> (F. Smith)	<i>Atta spp.</i> Hymenoptera: Formicidae	Citrus	Trinidad	Way et Khoo(1992)
	<i>Hypothenemus hampei</i> (Ferrari)	C. Arabica	Mexique	Philpott et Armbrecht 2006

II. LA CERATITE

1. Position systématique :

Ceratitis capitata, wied, est une espèce qui a été décrite sous plusieurs noms depuis le début du XIXème siècle. Elle a porté le nom de *Trypeta capitata* en 1824 par wiedmann, *Petalophora capitata* Macepi en 1825, *Trypeta citriperda* Mac leay en 1829; *Trypeta hispanica* de Brème en 1842; puis *Ceratitis flexuosa* walk en 1856 et *Pardalaspis asparagi* Bezzi en 1942 (Fellah, 1996). D'après Balachowsky et Mesnil (1935), le nom qui a été retenu est *Ceratitis capitata* wiedmann 1829. Dans le langage commun, l'espèce se nomme Cératite ou encore mouche méditerranéenne des fruits, "Med fruit fly" pour les anglo-saxons. D'après Hendel (1927), Seguy (1934), et Costantino (1950), cette espèce occupe la position systématique suivante :

Embranchement	Arthropodes
Sous- Embranchement	Hexapodes
Classe	Insectes
Super ordre	Mécoptéroïdes
Ordre	Diptères
S / Ordre	Brachycères
Division	Cyclorraphes
Groupe	Schizophores
S / Groupe	Acalyptères
Super famille	Muscoidea
Famille	Tephritidae ou Trypetidae
S / Famille	Trypetinae
Tribu	Trypetini
Genre	Ceratitis

2. Origine et répartition géographique

a - Origine

La présence de la Cératite fut signalée pour la première fois aux Îles Maurice par Latreille en 1817, puis, elle fut décrite par Wiedmann en 1824. En 1829, elle a été découverte

en Afrique du Nord dans les îles des Açores et en Algérie en 1859. Par la suite, elle s'est répandue dans tout le bassin méditerranéen.

Selon Sheppard *et al.*, (1992), la Cératite aurait pour origine l'Afrique du sud-est, et durant 150 années de dispersion, elle a atteint la région méditerranéenne en 1842, l'Afrique du Sud en 1889, l'Australie en 1887, l'Amérique du Sud en 1901, Hawaii en 1910 et l'Amérique centrale en 1955. La zone d'origine de *C. capitata* a été longtemps sujette à des controverses. Cependant, les études récentes sur les plantes hôtes et les parasitoïdes montre l'existence d'au moins 18 ennemis naturels indigènes de la Cératite (7 espèces de Braconidae, 4 Proctotropidae, 5 Chalcididae et 2 Formicidae), qui contribuent à l'établissement d'un bon équilibre Cératite/prédateurs ou cératite/hyperparasite et qui limitent considérablement les dégâts dans cette région (De Meyer *et al.*, 2004), ainsi que l'analyse des microsatellites (Bonizzoni *et al.*, 2000) ont permis de confirmer que l'Afrique du sud-est est l'origine de ce diptère ravageur.

b. Répartition géographique de la Cératite

Considérée aujourd'hui comme une espèce cosmopolite *Ceratitis capitata*, se rencontre actuellement dans presque toutes les régions tropicales et subtropicales du globe. Outre son installation dans le bassin méditerranéen avec une importante abondance, la mouche Méditerranéenne des fruits arrive à gagner des pays de l'Amérique du sud, de l'Amérique centrale, les îles Hawaii et l'Australie (Figure 1). Sa présence est signalée pour la première fois en Floride aux Etats Unis d'Amérique en 1929, mais y été éradiquée à diverses reprises (White & Elson-Harris, 1992), toutefois, son absence est signalé pratiquement dans une grande partie de l'Asie. Par ailleurs, La dissémination de la Cératite résultait de plus en plus de l'ampleur et de la rapidité des échanges commerciaux des produits agricoles dans le monde.

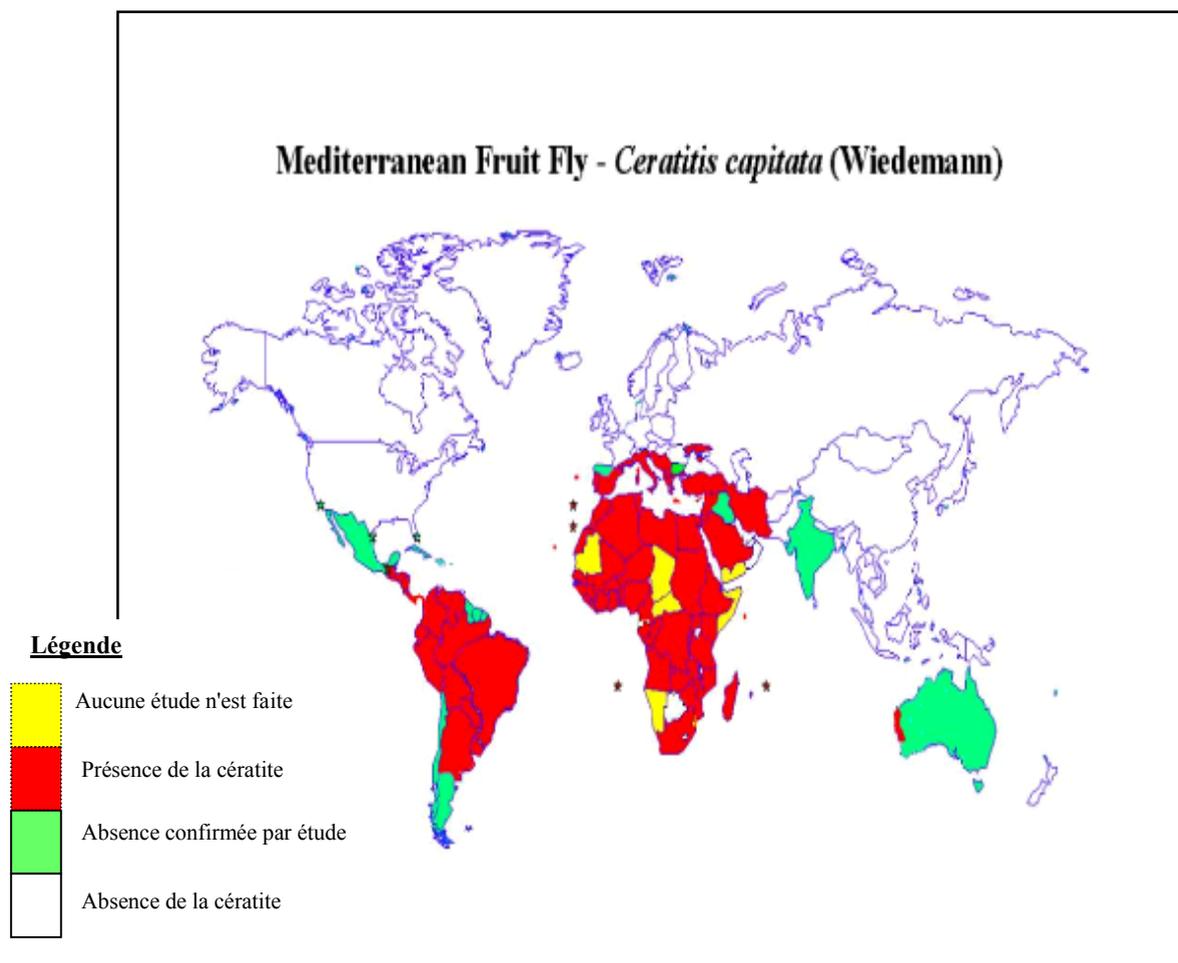


Figure 1 : distribution géographique de la cératite dans le monde (Maddison et Bartlett, 1989)

3- Biologie et Cycle de développement de la Cératite

a- La ponte et l'œuf :

La mouche méditerranéenne des fruits est caractérisée par une période pré-ovipositionnelle après laquelle la femelle s'accouple pour la formation des ovules mûrs qui seront ensuite pondus. L'œuf (figure 2) est de couleur blanche nacré, brillant, de forme allongée et légèrement arquée en son milieu, effilé à ses deux extrémités, de 1 mm de long et 0,20 à 0,25 mm de diamètre environ (Fellah, 1996). Les pontes ont lieu sous les épidermes des fruits, les œufs éclosent 2 à 3 jours après. La survie et la durée de développement de ce stade sont régies par plusieurs facteurs dont notamment, la température et les caractéristiques physico-chimiques du site de ponte. Delrio *et al.*, (1986) ont trouvé que les éclosions peuvent se faire entre 12 et 38°C et avoir lieu après 24 -72 heures selon les conditions climatiques.

L'hôte peut exercer des effets néfastes sur les œufs et leur développement par l'action des PH élevés ou des acides volatils contenus dans l'écorce (Fallah, 1996).



Figure 2: oeufs de la *Cératite Gx25*



Figure3 : larves de la *Cératite. Gx25*



Figure 4 : pupes de la *Cératite. Gx25*

b- Développement larvaire

La larve ou asticot, est acéphale, apode, lisse et de couleur jaune clair. Elle mesure environ 1 mm à l'éclosion, elle est de forme conique effilée dans sa partie antérieure, subcylindrique et tronquée dans sa partie postérieure. La larve passe par trois stades de développement larvaires, et mesure 7 à 8 mm au stade mature L3 (Fellah, 1996). (Fig. 3).

Les trois stades se différencient par la présence, le nombre, la forme et la taille des stigmates. Au troisième stade, la larve est caractérisée par la présence d'une armature buccale entièrement mélanisée et par le saut caractérisant l'espèce, qu'elle réalise en plus du rampement sur le sol.

Le développement larvaire est régi par deux principaux facteurs : les conditions climatiques et la plante hôte (Back et Pemberton, 1918b). Les larves peuvent manifester une compétition intra spécifique en fonction de la densité de la population larvaire (Back, et Pemberton, 1918), la qualité de l'hôte affecte aussi bien la durée de développement que les caractéristiques biométriques de l'adulte (poids et mensurations). Une fois les trois stades larvaires achevés, la larve s'enterre dans le sol pour entamer la nymphose (Zaïdi, 1974). Ce phénomène qui est stimulé par la lumière, commence avant l'aube, dure 3 à 4 heures et atteint son maximum au début de la matinée. Causse (1974) et Smith (1989), ont montré une rythmicité des sauts larvaires en fonction de la photopériode et une perturbation de ce phénomène par la pluie.

c-- La pupaison

Le troisième stade larvaire a généralement une couleur jaune grisâtre. Les pupes sont rencontrées sous 4 couleurs différentes : jaune, brune, blanche et rarement grisâtre sans que l'on connaisse l'origine de ces variations. La puce a la forme d'un petit tonnelet elliptique, lisse et peu résistant de 4 à 5 mm de longueur (Fig. 4). La puce ne rejette pas son exuvie qui va lui servir d'une enveloppe à l'intérieur de laquelle elle se nymphose formant le puparium. Après son enfouissement, la larve entre dans un stade fixe au cours duquel se déroule un ensemble de transformations profondes. La durée de la pupaison est fonction de la température et de l'humidité relative du site de pupaison.

A sa tombée au sol, la larve mûre lors de sa recherche d'un site de pupaison convenable, elle peut être sujette à une mortalité importante causée par les facteurs biotiques et abiotiques, telle que la prédation par les fourmis et les araignées et la haute température. El Keroumi *et al.*, (2010) ont montré que moins de la moitié des larves réussissent à atteindre la pupaison.

d- Adulte et maturation

L'adulte c'est une mouche de 4 à 5 mm de longueur, avec un thorax gris argenté sur le dessus avec de nombreuses taches noires. L'abdomen de couleur jaune est parcouru transversalement par deux bandes grises. Les ailes étalées perpendiculairement au corps au repos, sont hyalines présentant 3 bandes jaunes-brunâtres avec quelques taches noires. Le corps et les pattes sont jaunes, le scutellum est totalement noir dans sa moitié apicale et traversé d'une bande jaune dans sa partie basale. Il est facile de faire une distinction morphologique entre les deux sexes, le mâle est pourvu à l'extrémité de la tête d'une paire

d'appendices spatulés noirs avec des extrémités en pointes acérées, les tibias médians ont un aspect plumeux. A leur extrémité abdominale, les mâles possèdent une ampoule gonflable dont le rôle est d'émettre des phéromones sexuelles lors de l'accouplement. Chez la femelle, cette extrémité abdominale est prolongée par une tarière de ponte, l'oviscapte (Figure 5).

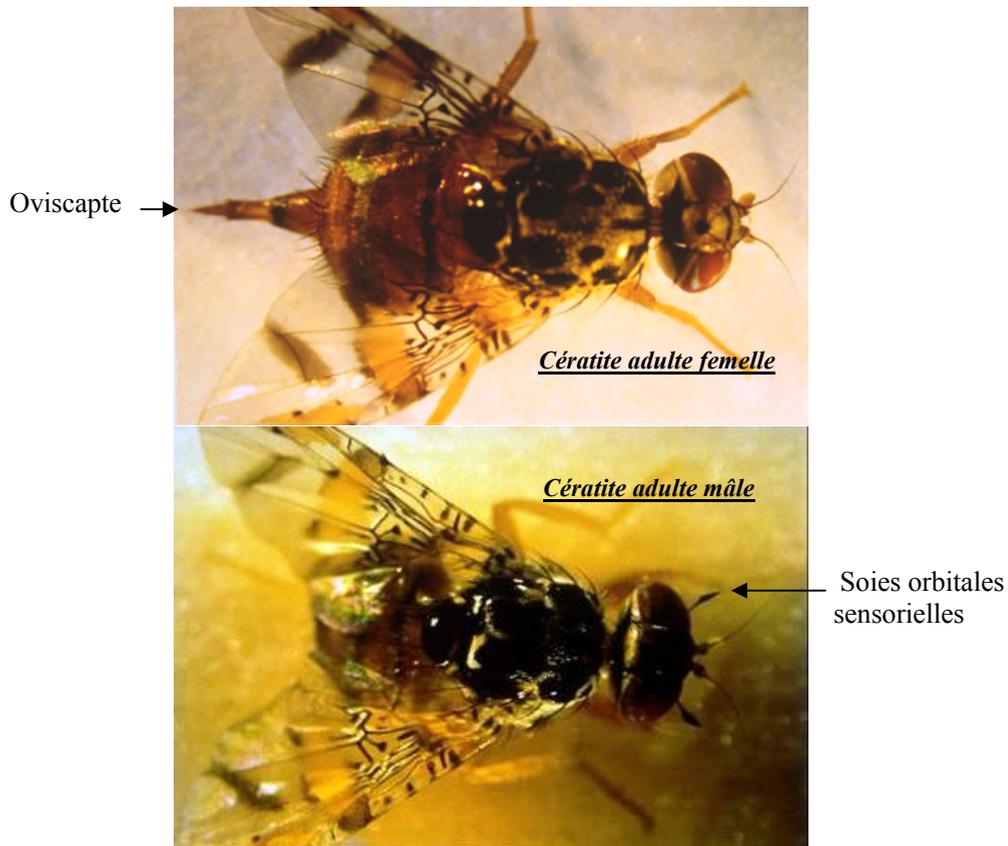


Figure 5 : Cératite Adultes mâle et femelle. *G* : x25.

L'éclosion des pupes se fait dans le sol, d'où émergera l'adulte après avoir durci ses ailes. Ce phénomène est stimulé par la lumière et la température et s'étale sur une période de 3 à 4 heures. Elle commence très tôt à l'aube et dure jusqu'au début de la matinée. A l'émergence, les adultes présentent une période de prématurité sexuelle. En ce qui concerne le mâle de la mouche, Bodenheimer (1951) indique qu'il exige une période de maturation, contrairement à Balachowsky et Mesnil (1935) et Seguy (1950), qui le considèrent sexuellement mûr dès l'émergence. L'étude de la spermatogenèse par Williamson (1989), opte pour la première hypothèse puisqu'il montre que l'activité sexuelle est fonction de l'âge de l'adulte et que cette période dure de 2 à 4 jours (Fellah, 1996). Chez les femelles, la prématurité sexuelle suite à l'émergence la Cératite exige une alimentation protéique au cours de cette période pour pouvoir former les œufs. La durée de pré-oviposition dépend des

conditions climatiques, de la photopériode et de la nutrition larvaire. Dans les conditions optimales elle dure 2 à 3 jours (Fellah, 1996).

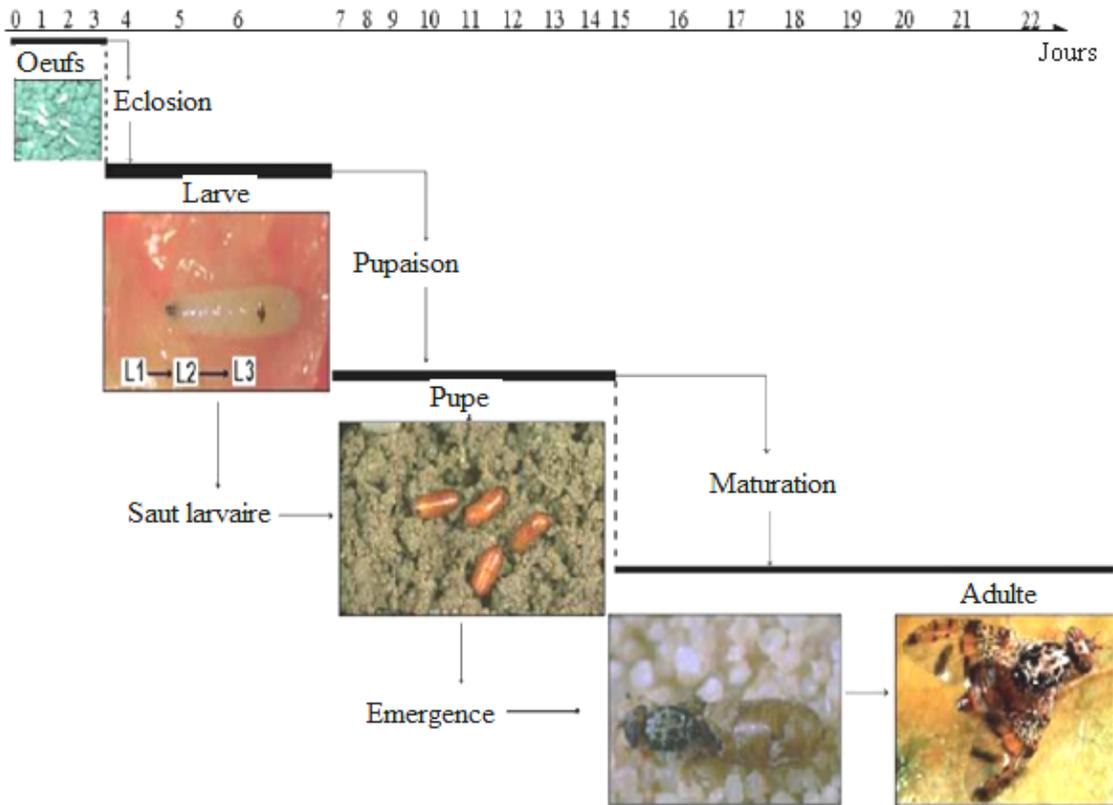


Figure 6 : cycle biologique de la Cératite d'après Fellah (1996).

4. Importance économique de la Cératite.

Par sa polyphagie et par sa large répartition, la Cératite reste certainement le ravageur le plus redoutable de sa famille pour la production agricole à travers le monde. Les dégâts annuels causés affectent lourdement les intérêts économiques dans plusieurs pays et concerne un grand nombre de cultures fruitières non apparentées. Dans les pays méditerranéens, elle est surtout nuisible sur agrumes et pêchers. Elle transmet aussi des champignons provoquant la pourriture des fruits (Cayol *et al.*, 1994).

Au Maroc, les pertes sont importantes, surtout pour la production fruitière destinée à l'exportation. Les dommages dans le secteur des agrumes sont estimés entre 10 et 20% de la production annuelle (Benziane, 2003). Les attaques sont dues à l'activité des femelles, car une fois le fruit piqué, il en résulte d'une part, une auréole qui entoure la zone piquée par réaction du fruit et d'autre part, les larves en développement dépriment le fruit à partir du point piqué, entraînant sa pourriture. Dans la région du Maghreb les pertes financières annuelles imposées

par la mouche des fruits sont estimées entre 67 et 100 millions de dollars américains (Driouichi, 1990).

Aux pertes de la production, s'ajoutent les dépenses pour la lutte contre ce ravageur. Au Maroc, les pertes sont estimées selon l'ASPAM (1989) (Association des producteurs agrumicoles du Maroc) à environ 29.312 DH à l'ha. (Entre 7000 et 11000 DH à l'ha). De plus, la quête de nouveaux marchés pour l'exportation exige des mesures de quarantaine de plus en plus strictes avec des produits sains et sans résidus provenant des traitements par des pesticides, ce qui met l'agriculteur dans une grande difficulté devant la compétition acharnée sur les marchés internationaux.

Au Maroc, l'AIEA (Agence internationale de l'énergie atomique) a mené une enquête pour évaluer les pertes causées par la Cératite sur les principaux arbres fruitiers. Les résultats sont regroupés dans le tableau3.

Tableau 3 : les pertes économiques annuelles sur les fruits causées par la cératite au Maroc (AIEA, 1990).

Fruits	Pertes à la production	Pertes à la Commercialisation	Pertes à l'exportation	Coût de lutte chimique	Autres	Total
Agrumes	140 460	48 480	360 000	38 500 000	-	39 048 940
Pommes	128 000	160 000	-	3 390 000	-	3 678 000
Abricot	221 880	369 600	-	3 932 000	-	4 523 480
Pêches	123 600	103 000	144 480	627 000	-	998 080
Prunes	69 400	31 400	-	1 719 000	-	1 819 800
Poires	23 200	72 400	-	657 000	-	752 600
Coings	22 400	16 800	-	514 500	-	553 700
Autres	-	-	-	-	25 688000	25 688 000
Total des pertes en (Dh)	728 940	801 680	504 480	4 9 339 100	25 688 000	77 062 600

5. Méthodes de lutte contre la Cératite

Les méthodes de lutte couramment pratiquées reposent encore sur l'utilisation de produits insecticides pendant la période de sensibilité des fruits. La forte réponse des adultes de mouches des fruits à certains stimuli visuels et olfactifs favorise l'utilisation de pièges pour la surveillance des populations. Ces pièges possèdent des formes et des couleurs spécifiques associés à des attractifs alimentaires ou sexuels pouvant être couplés à un insecticide (Quilici, 1989). Parmi les méthodes alternatives à la lutte chimique classique, on peut citer le traitement par tâches consistant en la pulvérisation d'un mélange d'attractif alimentaire et d'insecticide sur une partie seulement de la culture. Certaines mesures prophylactiques comme la destruction des fruits tombés ou la suppression des plantes réservoirs en bordure des parcelles, sont également utiles pour diminuer les populations de

mouches des fruits dans les vergers. A l'échelle d'une zone de production, la lutte autocide (lâchers de mâles stériles) peut être très efficace permettant d'aller jusqu'à l'éradication des populations d'une espèce dans une région donnée (Hendrichs *et al.*, 2002). Au Maroc, cette technique appuyée par l'AIEA (Agence Internationale de l'Energie Atomique) a été expérimentée dans la région de Berkane pour l'éradication de la Cératite depuis 1989. Mais, le but de ce projet pilote n'a pas abouti à cause de l'ampleur et l'étendue de la population de la Cératite à éradiquer suite à son adaptation à une large gamme d'hôtes dans la région de Berkane comme ce fut le cas dans l'oasis de Tozeur en Tunisie et par conséquent le projet n'a pas pu aboutir. Un autre projet pilote « Clean Fruit » initié en 2006 par le Ministère de l'agriculture avec l'appui de l'AIEA dans la cadre de lutte intégré pour la suppression de la Cératite qui vise en l'intégration de la TIS (Technique des Insectes Stériles) comme composante principale de lutte contre la Cératite dans un site plus ou moins isolé de la région de Souss. Le projet a été entamé en 2009, mais les résultats ne sont disponibles jusqu'à nos jours. Toutefois, la réussite de cette technique bien qu'elle s'avère importante dans des îles et dans des sites isolés et très limités, son efficacité dans les systèmes forestiers et dans les aires étendues reste loin d'être convenable. Les auxiliaires naturels comme certaines espèces d'hyménoptères parasitoïdes sont utilisés comme moyen de lutte biologique tel est le cas avec *Fopius arisanus*, parasitoïde ovo-pupal qui exerce un fort taux de parasitisme sur *Bactrocera dorsalis* (Hendel) à Hawaii, a été récemment introduit pour lutter contre *B. zonata* (Quilici *et al.*, 2005; Rouse *et al.*, 2005). La lutte préventive peut s'opérer plus en amont par l'interdiction d'importation ou la réglementation des analyses du risque phytosanitaire de fruits en provenance de zones de pillulation par certaines espèces et par le contrôle des marchandises à l'arrivée (White et Elson-Harris, 1992).

III. L'arganier

1. Position systématique :

Embranchement	Phanérogames
Sous-embranchement	Angiospermes
Classe	Dicotylédones
Sous-classe	Gamopétales
Ordre	Ebénales
Famille	Sapotacées
Genre	Argania

L'arganier, *Argania spinosa* (L.) Skeels (Fig. 7), est l'unique espèce représentant au Maroc la famille tropicale des *Sapotaceae*, qui comprend environ 10 genres et 600 espèces. C'est une espèce sylvestre, relique, spécifiquement endémique et emblématique du centre et du sud ouest du Maroc où elle est connue depuis le Miocène inférieur (15 à 25 Ma). La taille de l'arganier ne dépasse guère 10 m, la cime est dense et arrondie avec des rameaux épineux et la longévité peut atteindre plus de 300 ans. Le fruit, appelé olive ou noix d'argan est une drupe de taille et de forme extrêmement variable et renfermant une graine composée arrivant à maturité entre le mois de mai et le mois de juillet.

Le nom attribué actuellement à cet arbre selon l'index Kewensis (1911) c'est *Argania spinosa* Skeels. Quoique soulevée par plusieurs auteurs (Boudy, 1951; Boulos, 1983 ; Dupin 1949 ; Emberger, 1938 ; Rieuf, 1962), la taxinomie de l'arganier n'a pas fait l'objet d'études bio-systématiques fines pouvant mieux préciser le degré de polymorphisme de cette espèce.

2. Répartition géographique de l'arganier.

L'arganeraie occupe une superficie de plus de 820 300 ha (Travis *et al.*, 2002) dans le centre et le sud-ouest marocain. Sa distribution au nord s'étend le long de la façade atlantique, de l'embouchure de l'oued Tensift au sud de Safi, à celle de l'oued Souss au sud, entre 29° et 32° de latitude nord et entre 8°22 et 10°07 de longitude ouest (Ayyad, 1989). Sur le versant sud de l'Anti-Atlas, l'arganier atteint sa limite orientale à l'Oued Akka arrivant jusqu'à la lisière nord du Sahara. L'arganier pénètre à plus de 100 kilomètres à vol d'oiseau vers l'intérieur du continent (Fig.9). Cependant on trouve d'autres îlots qui témoignent de la réduction de son aire depuis le tertiaire et le début du quaternaire (Emberger, 1925). Ceci expliquerait la présence d'arganiers actuellement sous forme de petits peuplements isolés, tel celui de l'Oued Grou près de Rabat, et dans la région de Larache (Emberger, 1925 a), celui du massif de Beni-Snassen aux alentours de Oujda et celui du Sahara occidental entre le Jbel Ouarkziz et la Hamada de Tindouf (M'hirit, 1989).

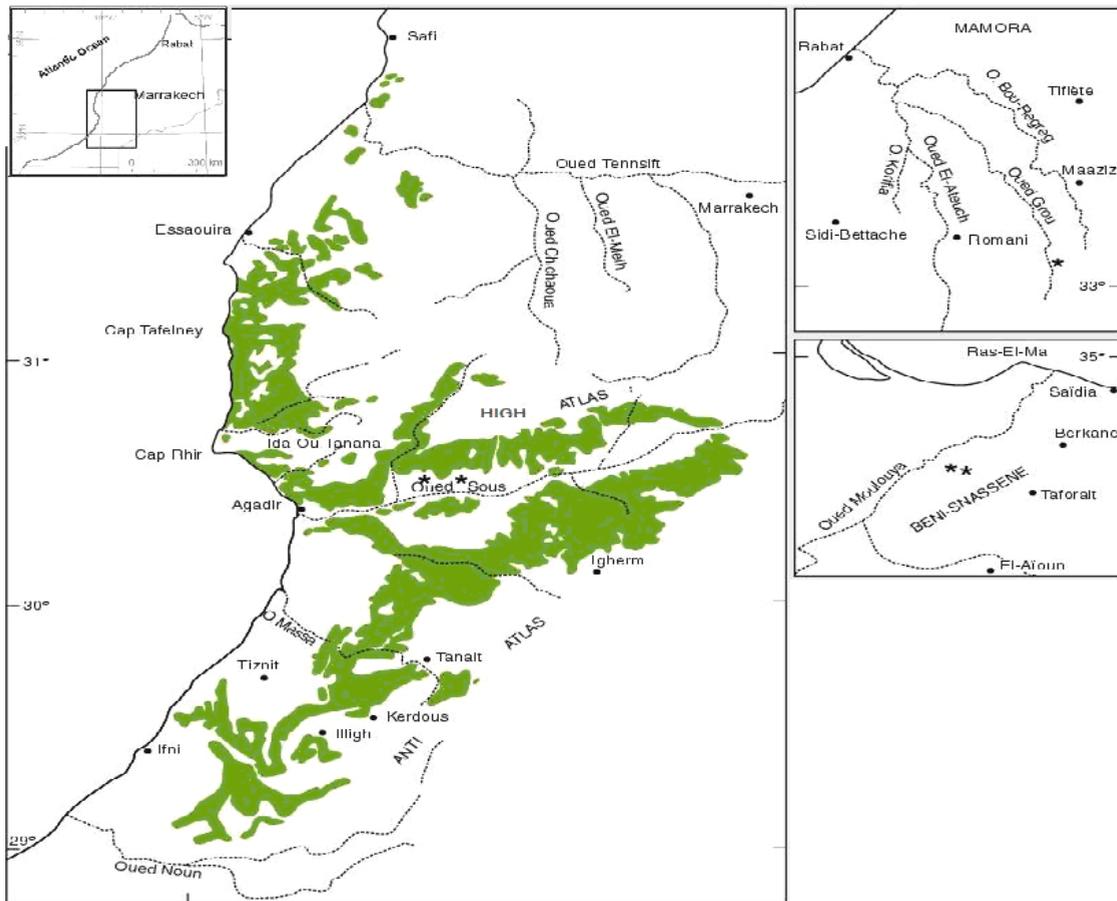


Figure 7 : aire géographique de répartition de l'arganier dans le sud ouest marocain, avec « * » des colonies d'arganiers dans le nord du Maroc présentant un intérêt d'ordre biogéographique.

3. Biologie de l'arganier

L'Arganier est une espèce monoïque, dont les fleurs hermaphrodites et pentamères sont rassemblées en glomérules axillaires. C'est un arbre thermophile et xérophile avec des exigences d'humidité atmosphérique (Boudy, 1952). Le fruit à l'état mûr est une drupe de couleur jaunâtre et de formes variées. L'existence de deux types de floraisons chez l'arganier et par conséquent la disponibilité des fruits d'arganier durant une bonne partie de l'année, constitue un support de pullulation favorable contribuant à l'installation de plusieurs générations chez la mouche des fruits *C. capitata* dans l'arganeraie.



Figure 8 : l'arganier ; *Argania spinosa* dans l'arganeraie d'Essaouira

a- La floraison :

La phénologie de l'Arganier menée par Metro (1952), montre que c'est en octobre que commence la foliation des arbres et le grossissement des petits fruits préexistants. Les jeunes rameaux poussent en janvier et les fleurs apparaissent en février. Chez l'arganier, deux types de floraisons sont observées : une floraison pauciflore précoce et peu abondante, sur les rameaux âgés lignifiés ; une floraison très abondante et plus tardive sur les nouvelles pousses (Benlahbil et Bani Aameur, 1999a). Le pic de la floraison tardive se situe en mars. Cependant chez certains arbres, la floraison peut s'échelonner sur presque toute la saison humide. Après chaque pluie, de nouvelles fleurs apparaissent ce qui se traduit par des fruits de tailles différentes sur le même arbre. Trois types d'arganiers peuvent ainsi être distingués :

- les arganiers précoces qui commencent à fleurir en automne et dont les fruits mûrs commencent leur abscission seize mois plus tard, au printemps de l'année de fructification ;
- les arganiers tardifs dont la floraison se produit en hiver de l'année de floraison et dont la chute de fruits mûrs aura lieu au cours de l'été de l'année de fructification ;
- les arganiers qui fleurissent sur une période plus ou moins étendue chevauchant entre l'automne et le printemps de l'année de floraison et dont la chute des fruits mûrs s'étale entre le printemps et l'été de l'année de fructification.

L'intensité de la floraison varie largement selon les années climatiques et les sites géographiques. Une importante variabilité a été observée entre les arbres relative à l'intensité,

l'étendue et à l'époque de floraison (Métro, 1952 ; Montoya, 1984 ; et Benlahbil et Bani-Aameur, 1999 a, Bani-Aameur, 2000 a).

b- La fructification de l'arganier (Figure 8) :

Au début du mois de juin, il y a arrêt de la croissance des rameaux et mûrissement des fruits issus des fleurs de l'année précédente. Le cycle de floraison-fructification s'étale sur une période de 9 à 16 mois selon les arbres (Ferradous et al. 1996, Benlahbil et Bani-Aameur, 1999). Certains arbres portent des fruits noués une fois par campagne en mars (arbre précoce) ou en juin (arbre tardif), alors que d'autres arbres sont capables de fleurir deux fois et donc de produire des fruits précoces et des fruits tardifs sur le même pied. Chez les arbres précoces, la maturation des fruits issus des fleurs fécondées en automne de l'année précédente a lieu au mois de mai. Chez les arbres tardifs, la maturation des fruits issus des fleurs fécondés au printemps de l'année précédente a lieu au mois d'août. Tandis que chez les arbres intermédiaires, les fruits sont de tailles très variables, leur maturation étant étalée entre le printemps et l'été. En juillet, la maturation des fruits préexistants est totale et la défoliation des arbres commence en août. L'abondance des fruits mûrs sur les arbres pendant presque 3 saisons de l'année permet un support de prolifération et de persistance de la mouche méditerranéenne des fruits dans l'arganeraie.



Figure 9 : arganier avec fruits

4. Rôle écologique et socio-économique de l'arganier.

Dans le sud ouest marocain, l'arganier couvre une double importance : écologique, environnementale et socio-économique.

a. Rôle écologique de l'arganier

L'arganier est l'essence fruitière, ligneuse, forestière et fourragère la plus originale de l'Afrique du nord. Cet arbre joue un rôle indispensable dans l'équilibre écologique de son domaine. L'arganier se développe généralement dans des régions où les sols sont squelettiques, pauvres et peu profonds (Peltier, 1986). Son système racinaire profond et puissant contribue significativement à la maintenance du sol et lutte contre l'érosion hydrique et éolienne qui menacent une bonne partie de la région (Belfaiza, 1989) et par conséquent, limite efficacement la désertification qui représente une menace réelle dans le sud marocain. L'arganier est indispensable pour stabiliser les cours des oueds, lutter contre l'érosion et l'envasement des barrages. Cette essence bien adaptée aux conditions arides représente le refuge de milliers d'espèces de la faune et une flore (largement endémiques) qui sont directement liées à sa présence. Sa disparition entraînerait certainement l'extinction de nombreuses espèces, provoquant une grave atteinte à la biodiversité. La régression actuelle de l'arganeraie correspond déjà à une diminution préoccupante de la diversité génétique, aussi bien pour l'arbre que pour les autres espèces animales, végétales ou microbiennes associées. En raison de son intérêt écologique incontournable, l'arganier est indispensable au maintien d'un équilibre subtil entre l'Homme et la nature, c'est pour cette raison que l'arganeraie marocaine a été déclarée en décembre 1998 «Réserve mondiale de la Biosphère» par l'UNESCO. La conservation du système de l'arganier est un atout régional, sa conservation et la gestion rationnelle de cette essence, est le moyen clé du maintien de l'équilibre écologique de cet écosystème et de la conservation des ressources biologiques de la faune et de la flore de valeurs écologiques, paysagères et culturelles pour un développement social durable des populations locales du sud marocain.

b. rôle socio-économique de l'arganier

L'arganier est la base de systèmes agro-forestiers du sud ouest marocain. Il est présent dans toutes les composantes de la vie sociale et économique comme la culture d'orge, de maïs ou de blé qui sont pratiquées sous son ombrage. En outre, il joue un rôle fondamental dans la vie des populations riveraines : c'est un arbre à usage multiple, reconnu par son bois très recherché pour la construction ou utilisé comme combustible pour le chauffage et pour fabriquer du bon charbon, le feuillage véritable pâturage suspendu, constitue avec la pulpe des fruits une source de nourriture importante pour les troupeaux. C'est parfois même la seule ressource pendant les longues périodes de sécheresse. La richesse principale de l'arganier est son fruit qui est composé d'une pulpe charnue et d'une coque très dure renfermant une amande

oléagineuse qui représente 3% environ du poids du fruit et comprend approximativement 60% d'huile. Cette amande se caractérise par ses qualités pharmacologiques, diététiques, et cosmétiques incontestables (Chimi *et al.*, 1994). L'huile extraite des amandes est une importante ressource alimentaire, mais aussi de revenus, pour les populations locales. Mais le procédé d'extraction étant archaïque, il engendre une forte perte économique de l'ordre de 45 % d'huile dans les tourteaux, ce qui correspond à 1 530 tonnes d'huile d'une valeur de manque à gagner de 58 millions de dirhams par an. Les fonctions tant économiques qu'environnementales de cet arbre sont telles que plusieurs pays l'ont introduit ou ont tenté de l'introduire pour l'enrichissement de leur patrimoine. Ce fut le cas d'Antan de l'Angleterre, des Pays-Bas, de la France et des États-Unis ; ce fut aussi le cas, plus récemment, de l'Espagne de la Lybie et de la Tunisie. Actuellement, cet arbre est soumis malheureusement à une dégradation nationale estimée de 600 ha par an, due à une exploitation excessive aboutissant à la chute de la densité et la modification de sa morphologie et ces formations. Grâce à son rôle socio-économique et indéniable, la préservation de ce patrimoine forestier est primordiale. La possibilité d'une extraction industrielle induisant moins de perte, tout en sauvegardant les qualités organoleptiques du produit et une meilleure gestion de l'arganeraie, nécessite des données à bases de recherches scientifiques abordant les différents problèmes de la protection et de la valorisation de l'arganier et son écosystème dans le cadre d'une véritable gestion de développement durable.

5. Types de formations sur lesquelles se présente l'arganeraie

L'arganeraie est une formation physionomique qui présente un aspect très particulier, en raison de sa condition écologique et de son mode d'utilisation socio-économique. Les formations de l'arganier sont, soit des futaies d'arbres adultes, soit des taillis provenant de recépages pour rajeunir de trop vieilles futaies ou pour procurer du bois et du charbon de bois. Deux grands types physimomiques basés sur le mode d'utilisation peuvent être distingués : l'arganeraie-verger et l'arganeraie forêt (M'hirit *et al.* 1998) :

- L'arganeraie-verger se rencontre le plus souvent sur les plateaux de montagnes et dans les grandes plaines. Elle comprend des parties cultivées sur des sols assez profonds et d'autres non travaillés. Les arganiers sont en général de très gros arbres à tiges individualisées ou en cépée plus ou moins étalées. Les cimes sont très développées et la densité est faible (20 à 35 souches/ha), Le sous-bois et la couverture vivante ont pratiquement disparu avec le labour périodique alors qu'ils subsistent dans les parties non cultivées. Ce type de forêt se rencontre

dans l'arganeraie d'Essaouira dans le secteur des Haha et des Chiadma, les secteurs du Grand Atlas et de l'anti Atlas autour des douars, et occupe tous le secteur de la plaine du Souss.

- L'arganeraie-forêt, est cantonnée dans les parties non cultivables du littoral maritime et des parties accidentées en montagne. La densité des arbres est plus élevée, tandis que les arbres, groupés en cépée, sont généralement de plus petites dimensions. Le sol est recouvert soit d'un sous-bois, soit d'une couverture vivante importante et parfois continue et dominée par les euphorbes cactoïdes et les genêts épineux. Les fruits ne sont plus récoltés d'une manière systématique et régulière, mais ils sont le plus souvent consommés sur place par les troupeaux. Les arganeraie-forêts ont fait l'objet d'exploitation forestière sur de très grandes surfaces.

6. Relation arganier-cératite et les autres arbres fruitiers

L'arganier est connu comme étant le plus grand réservoir au monde de la prolifération et la dissémination de la mouche méditerranéenne des fruits (Sacantani, 1957). C'est un exemple type de domaine forestier naturel qui sert de réservoir permanent pour le développement de la mouche méditerranéenne des fruits et sa dispersion dans la région sinon dans le pourtour méditerranéen. La Cératite, qui attaque la majorité des fruits (Citrus, figues, abricot, pêches, prunes...) et des légumes maraîchères (tomate, poivron l'aubergine et le coing ...) qui migre facilement de l'arganeraie vers les régions agricoles adjacentes vulnérable, occasionne des agressions sérieuses dans les productions agricole dans la plaine du Haouz et du Souss avoisinant l'arganeraie. Dans la région d'Agadir, qui contribue par 40% de la production nationale des Citrus, les pertes occasionnées par les attaques de la Cératite sont de l'ordre de 10 à 20% de la production annuelle (Benziane, 2003). Des arbres fruitiers qui sont cultivés dans l'arganeraie et dans les zones voisines sont connue comme des refuges de prédilection pour la Cératite après la cueillette de l'arganier, le poivron et les tomates sont des exemples d'hôtes de substitution dans la région d'Essaouira (Naamani, 2004), jujubier (*Zizyphus jujuba*) dans la plaine du Haouz (Zaoug, 1993) et sur le figuier de barbarie dans la région de Souss (Mazih, 1992).

7. Etat actuel de l'arganeraie

L'arganeraie marocaine est en régression en termes de superficie et surtout en densité. En moins d'un demi-siècle, la densité moyenne de l'arganeraie nationale est passée de 100 à 30 arbres/ha, tandis que les superficies couvertes régressaient en moyenne de 600 ha par an.

L'aire de l'arganeraie qui était de 2 million d'hectares au début du siècle dernier s'est rétrécie actuellement, à une superficie estimée de 828.000 ha (Ayad, 1989). Dans la région

d'Essaouira, Boudy (1958) a évalué la surface de l'arganeraie détruite depuis le début du siècle dernier de près de 150 000 à 200 000 ha, soit plus de la moitié de la superficie forestière actuelle totale de la province. Au niveau du littoral, Belfaiza (1989), a montré que l'arganeraie avait été défrichée pour l'installation des cultures qui ont été abandonnées en raison soit, de l'érosion éolienne, soit de l'installation des dunes de sables. Dans la région d'Agadir – Taroudant, El Yousfi (1988) a comparé les photos aériennes de 1962 à celles de 1982 et en a conclu que cette région perd 200 ha par an, pour une densité moyenne de 30 arbres à l'hectare. La moyenne de perte nationale est estimée actuellement à 600 ha par an (Benziane, 1985). D'autres facteurs contribuent également dans la dégradation de l'aire de l'arganeraie telles les effets cumulés à la fois anthropiques (surpâturage et déboisement) et climatiques (sécheresse, désertification).

En plus des aléas climatiques enregistrés dernièrement lors des cycles climatiques se traduisant par une sécheresse accentuée et qui sont probablement dus aux effets des changements climatiques, la pression démographique et les pratiques humaines destructives d'une population pauvre et fortement liée à l'arganier en absence de toutes sources alternatives, les nécessités de l'urbanisation et des besoins du développement de l'agriculture extensive ; de grandes superficies de cette forêt ont été arrachées durant les dernières années, particulièrement dans la plaine. En montagne, une pression pastorale agressive entraîne la disparition de la strate herbacée, le tassement des sols et de ce fait leur perte par l'érosion hydrique. La régression est aggravée par l'absence quasi totale de régénération naturelle, les rares tentatives de reconstitution par transplantation, opérées jusqu'à maintenant ont enregistré des échecs dus entre autres, au manque de collaboration entre les principales parties concernées qui sont en première ligne, les aménageurs forestiers et les chercheurs.

La situation de dégradation dramatique de l'écosystème fragile de l'arganier relevant pour la plupart de l'aride et à très faible pouvoir de régénération, aura des conséquences directe sur les autres éléments de la faune et de la flore et touche non seulement l'arganier, mais aussi toutes les espèces ligneuses à intérêt fourrager (Ayad, 1989), sachant que l'arganeraie abrite le tiers de la flore marocaine avec 1240 espèces et sous espèces (Peltier, 1982). Ceci peut entraîner l'extinction d'autres espèces fortement liées à l'arganier et dont la présence est conditionnée par son existence et par conséquent, une forte atteinte à la biodiversité de l'écosystème et à son équilibre écologique.

Chapitre II

Milieu, Matériels et Méthodes

Chapitre II

Milieu, Matériels et Méthodes

I. Présentation du milieu d'étude

1- Le domaine de l'arganier :

L'arganeraie, est une formation spécifique de la partie atlantique du centre et sud-ouest du littoral atlantique marocain où elle représente 7% de la superficie forestière nationale. Dans le domaine de l'arganeraie de la région d'Essaouira où nous avons mené notre étude, l'arganier couvre 136 430 hectares, soit 50 % de la superficie forestière de la Province. Notre recherche qui aborde l'effet des fourmis et des facteurs abiotiques du milieu sur la mortalité des larves de la Cératite ainsi que la dynamique saisonnière des peuplements de fourmis dans l'arganeraie, le rythme de leur activité et le degré de sa concordance avec la présence des larves de la Cératite. Dans le domaine de l'arganier de la région d'Essaouira, le degré d'aridité, la physionomie de l'arganeraie et la présence ou l'absence des cultures sous-jacentes, sont les critères écologiques susceptibles d'influencer l'arganier, les peuplements des fourmis et par conséquent les populations de *C. capitata*. Ces facteurs écologiques, ont dirigé le choix de la localisation des sites de notre étude en retenant un site sur la bande littorale: le site de Boutazarte dans l'arganeraie-forêt et celui de Lahssinate dans la zone semi-continentale dans le domaine de l'arganeraie-verger.

2. Localisation des sites d'études (Figure 10).

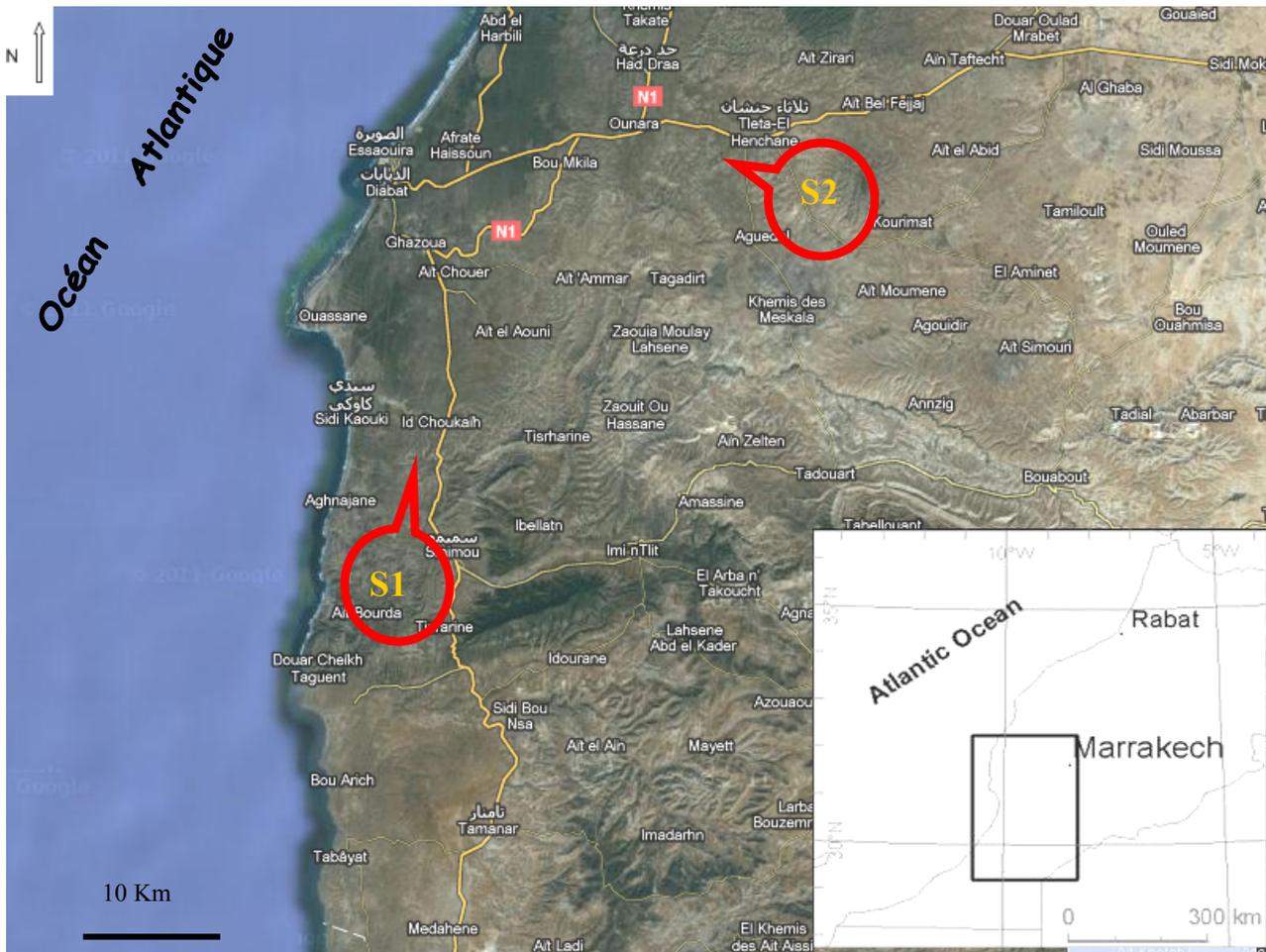


Figure 10 : localisation des sites d'étude dans l'arganeraie d'Essaouira, le site de Boutazarte (S1) dans la bande littorale, et le site de Lahssinate (S2) dans la zone semi-continentale. Image Aérienne prise par le programme 'GoogleEarth'.

a- Le site de Lahssinate

Situé à 45 km vers l'intérieur du pays à l'est de la ville d'Essaouira sur la route menant vers Marrakech ($31^{\circ} 53.25' N$ et $009^{\circ} 47.40' W$) à une altitude de 276m. L'arganeraie dans cette zone commence à former des peuplements clairsemés. Les arbres sont hauts de 8 à 10 m (Figure 11 A), espacés par des clairières de 5 à 45 m, la cime des arbres est très étalée, les espaces du sous bois sont cultivés presque tous les ans par des céréales. Des cultures comme l'olivier, la vigne les figues et le cactus sont très communs entre les arbres d'arganier. La nature géologique du terrain est un calcaire du Crétacé Cénomaniens.

b- Le site de Boutazarte

Localisé à 18 km au sud de la ville d'Essaouira sur la route menant à Agadir dans la bande littorale ($31^{\circ} 00'21' N$ et $009^{\circ} 67'39.7' W$, Figure 11B) à une élévation de 86 m. Le sol

est essentiellement sableux, non cultivé, le sous bois est très diversifié en plantes annuelles abondantes surtout au printemps. La forêt dans cette zone constitue des matorrales plus ou moins clairsemées avec des arbres de 4-8 m de hauteur espacés de 3 à 20 m. Le sous-bois est composé d'arbustes spontanés ligneux comme le jujubier, le palmier doum. Dans la région la géologie du terrain est du Pléistocène dunaire inférieur (début du quaternaire). Le tableau 4 résume les principales caractéristiques des deux sites de notre étude.

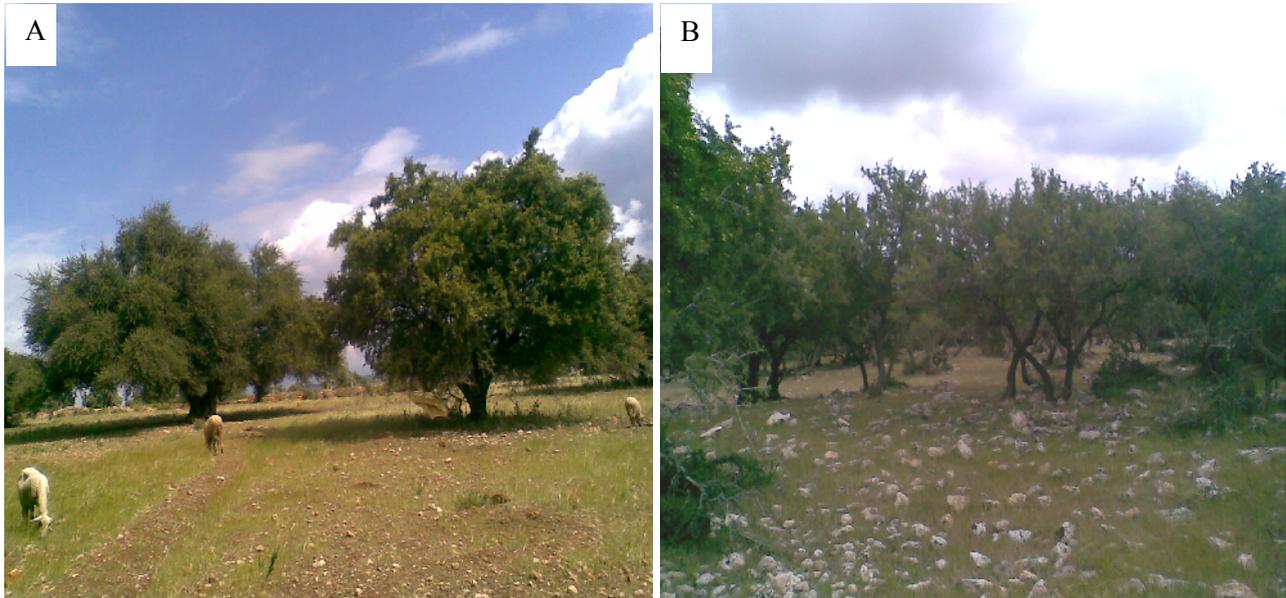


Figure 11 : les sites d'étude dans l'arganeraie d'Essaouira, A) Arganeraie verger dans le site de Lahssinate, B) Arganeraie forêt dans le site de

Tableau 4 : les caractéristiques des sites d'étude (Bout : Boutazarte, Lah : Lahssinate) dans l'arganeraie d'Essaouira.

Site	Activité anthropique	Distance de la côte (km)	Étage de végétation	Couvert végétal %	Taille de la litière (mm)	Type de sol	Physionomie de l'arganeraie	Espace-ment moyen entre les arbres (m)	Hauteur moyen des arbres (m)
Bout	Moyenne	10	Semi-aride Océanique	50	55	Sableux pierreux	Arganeraie forêt	2-20m	7
Lah	Importante	45	Arde	45	50	Argileux pierreux	Arganeraie verger	4-35m	9

3. Climatologie

L'arganier est un arbre thermophile et xérophile avec des exigences d'humidité atmosphérique (Boudy, 1952). L'arganeraie est soumise à un climat méditerranéen typique profondément influencé par la proximité de l'océan atlantique et par le Sahara au sud. Elle se situe essentiellement dans les zones climatiques semi-arides et arides, selon la carte des étages bioclimatiques définie par Emberger (1955). L'arganeraie de la région d'Essaouira se trouve dans l'étage bioclimatique aride supérieur à semi aride inférieur à hiver chaud (Peltier, 1982). L'aridité s'accroît de l'ouest à l'est vers l'intérieur du pays avec une période sèche de six à dix mois. A l'ouest, autour de la ville d'Essaouira, l'influence du courant froid des Canaries détermine un climat doux tout au long de l'année. Les températures moyennes sont de 16.4 °C en mois de janvier et de 22.5°C en mois d'août, les températures sont homogènes au alentour de 22°C pendant l'année partout dans la bande littorale de la région de sud de Safi jusqu'au Nord d'Agadir et continuant jusqu'à 15 km à l'intérieur du continent. Quant aux précipitations annuelles, elles sont de 280 mm, la zone est souvent sous l'influence du vent provenant de l'ouest. Le mois le plus chaud est août, alors que celui le plus froid est janvier. L'écart thermique entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid est de 17°C à la station d'Igrouzgar (Mennani, 2001) et de 6°C à la station d'Essaouira (Fekri, 1993).

Selon la carte bioclimatique d'Emberger, le site de Boutazarte qui se trouve dans la bande littorale, se situe dans le domaine du climat semi-aride à hiver frais ($0^{\circ}\text{C} < m < 3^{\circ}\text{C}$), avec un climat littoral ($15^{\circ}\text{C} < m < 25^{\circ}\text{C}$) à la limite du climat insulaire ($M - m < 15^{\circ}\text{C}$) dont seule la ville d'Essaouira s'individualise. L'arganeraie dans cette bande littorale constitue le plus souvent des matorales plus ou moins denses, qui s'étendent le long de la côte Atlantique au sud de Safi jusqu'au nord d'Agadir. Selon cette même carte d'Emberger en se référant aux amplitudes thermiques ($M - m$), le site de Lahssinate se situe dans une zone semi-continentale ($25^{\circ}\text{C} < m < 35^{\circ}\text{C}$) avec un climat aride à hiver tempéré ($3^{\circ}\text{C} < m < 7^{\circ}\text{C}$). Dans ce bioclimat, soumis aux influences d'une aridité de plus en plus ressenties vers l'intérieur du pays, l'arganeraie commence à constituer des formations à physionomie forestière claire dispersée souvent sujette à une forte dégradation.

a- Les précipitations

Les précipitations constituent un facteur essentiel dans la cratérisation du climat d'une région et un élément déterminant dans l'écologie de l'arganier. Dans le site d'étude de Boutazarte, les précipitations annuelles sont irrégulièrement distribuées d'une année à l'autre, entre 2001 et mai 2011 les moyennes annuelles enregistrées en cette station varient entre

107.5 mm enregistrées durant la campagne 2005/2006 et 503 mm en 2009/2010. Les précipitations sont concentrées en générale dans la période pluvieuse en hiver entre octobre et avril et sont quasiment nulles durant la période estivale (Tableau 5). Le long de la frange océanique, surtout dans la période estivale, le brouillard occupe une bonne partie de la journée et permet une forte humidité atmosphérique de 75% qui caractérise la région (Bellichi 1998; Delannoy 1980) et représentent une source importante de précipitations occultes qui n'ont jamais été évaluées jusqu'à présent dans cette région.

Les précipitations enregistrées au site de Lahssinate entre 2001 et 2011 sont elles aussi concentrées essentiellement pendant la période hivernale froide entre octobre et avril et paraissent elles aussi importantes si on les compare à celles observées pendant la même période à la station de Boutazarte avec une moyenne de 222.11 mm (Figure 12). De même les précipitations sont caractérisées par leur irrégularité intra-annuelle avec une moyenne annuelle de 54.5 mm enregistrée pendant la campagne 2004/2005 et 391.5 mm enregistrée en 2002/2003 (Tableau 6). En se référant aux amplitudes thermiques ($M - m$), on trouve que cette zone interne de l'arganeraie se situe dans le climat semi-continentale ($25^{\circ}\text{C} < m < 35^{\circ}\text{C}$) (Emberger, 1955) caractérisée par son aridité importante en comparaison avec le site de Boutazarte.

Tableau 5: les précipitations mensuelles entre 2001 et 2011 à la station de Boutazarte en (mm).

	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juil.	Juillet	Aouat	Total
Moy 2001/02	0	87.7	115.5	65.7	17.5	0.3	4.4	123	0	0	0	12.1	426.2
Moy 2002/03	0	4.3	104.7	75.6	0	14.2	87.8	48.9	7.6	0	0	20	363.1
Moy. 2002/03	0	2.1	78.2	23.8	13.9	15	42	32.3	0.3	0	0	0	207.6
Moy. 2003/04	0.7	28.2	39.5	35.5	0	58.3	56.6	18.2	17.4	0	0	0	254.4
Moy. 2004/05	0	4	73.5	125	0	0	13.5	18	0	0	0	0	234
Moy. 2005/06	0	60.5	27	28	144	19	16	22	3	0	0	0	319.5
Moy. 2006/07	0	0	28.5	25.5	0	31.5	8	8	6	0	0	0	107.5
Moy. 2007/08	23	65	79	24	10.5	6	2	4	4	0	0	0	217.5
Moy. 2008/09	0	20	5	37	109	152	47	5	0	0	0	9.5	384.5
Moy. 2009/10	0	0	108	113.5	86.5	189	0	6	0	0	0	0	503
Moy. 2010/11	-	-	-	-	86.5	11.5	139	98.5	43.2	-	-	-	378.7
Moyenne	2.37	27.18	65.89	55.36	42.53	45.16	37.84	34.9	7.4	0	0	4.62	308.7

Tableau 6 : Les précipitations mensuelles entre 2001 et 2011 à la station de Talat-Alhanchane en (mm).

	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juil.	Juillet	Aouat	Total
Moy 2001/02	8	12	6	155.5	40.5	0	15	0	0	0	0	0	237
Moy 2002/03	1.3	16	107.1	48	16.5	18.5	21.5	49.5	0	0	0	0	278.4
Moy. 2002/03	0	72	92	54	57	0	67.5	24	25	0	0	0	391.5
Moy. 2003/04	0	39	29	33.8	0	0	0	0	0	0	0	0	101.8
Moy. 2004/05	0	16.5	38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	54.5
Moy. 2005/06	0	2.5	17	75	158	24	18	52.5	3.5	0	0	0	350.5
Moy. 2006/07	10	70	32	1	19	30.5	14.5	22	3	0	0	0	202
Moy. 2007/08	0	3.5	59.5	15	13.5	14.5	17	21.9	4.7	-	-	-	149.6
Moy. 2008/09	25.6	40.7	99.7	1	32.8	-	-	-	-	-	-	-	255.7
Moy. 2009/10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	224.6
Moy. 2010/11	0	0	0	0	68.1	12.4	57.4	60.8					198.7
Moyenne	4.45	26.9	47.57	37.94	40.54	11.1	23.43	25.63	4.53	0	0	0	222.1

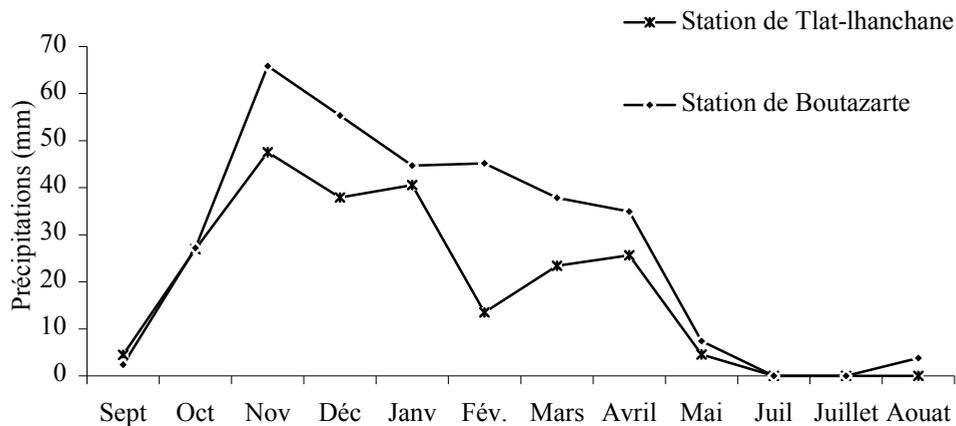


Figure 12 : Les précipitations mensuelles moyennes enregistrées à la station de Boutazarte et à Talat-lhanchane entre 2001 et 2011.

b- La température

Dans le climat méditerranéen les températures sont importantes durant la période estivale, faibles en hiver et fortement influencées par le front alizé qui souffle tout au long de l'année. Dans la région littorale de la région d'Essaouira, les températures varient très peu entre l'hiver et l'été, et s'échelonnent de 14°C à 16°C en janvier et de 19°C à 22°C en juillet dans la frange littorale. Cependant, les températures sont fortes l'été dans les zones internes surtout avec les remontées d'air saharien (le Chergui) qui peut faire augmenter les températures au-delà de 40°C pendant l'été. Les températures sont maximales entre juillet et août et minimales entre novembre et janvier. Les données thermiques sont rares dans la région

de notre étude, aucune donnée couvrant cette dernière décennie n'est disponible dans les stations de Boutazarte et Talat-Lhanchane.

II- Matériels et Méthodes

Notre recherche est focalisée sur les implications des peuplements de fourmis et des facteurs abiotiques sur la mortalité des larves de la mouche ravageuse *C. capitata*, l'étude de la composition, la structure et la dynamique des populations des fourmis sur le plan spatio-temporel dans l'arganeraie. Elle concerne également l'étude des rythmes d'activité de la fourmi prédatrice et l'émergence des larves à partir des fruits d'arganier sur le terrain et au laboratoire ainsi que l'évaluation de la synchronisation de ces rythmes biologiques circadiens et leur importance dans le contrôle de la population de la Cératite dans l'arganeraie.

II-1. Etude de la diversité, l'abondance, la structure et la dynamique spatio-saisonnaire des peuplements des fourmis dans la forêt d'arganier

1. Echantillonnage de la myrmécofaune de l'arganeraie

Nous nous proposons dans cette étude de faire l'inventaire des espèces présentes sous les arbres d'arganier et d'étudier la composition, la phénologie saisonnière, et la dynamique de la structure de la myrmécofaune sur le plan spatial et temporel.

Pour effectuer l'échantillonnage des peuplements de fourmis qui colonisent l'arganeraie, nous avons utilisé la technique des pot-pièges qu'on a installé dans deux sites. Nos prélèvements ont été répartis sur les quatre saisons entre mai 2006 et février 2007 et ayant intéressés par site, dix arbres choisis comme unité d'échantillonnage.

La technique d'échantillonnage de pot-pièges :

L'échantillonnage consistait à enterrer 7 gobelets en plastiques d'une contenance de 20 cm³ par arbre (unité d'échantillonnage) : un pot-piège est placé au centre près du tronc de l'arbre, les six autres sont déposés à égale distance autour d'un cercle de 3 à 4 m (Figure 12). Les pots étaient enterrés jusqu'à affleurement afin de ne pas perturber le milieu avoisinant et d'une manière à éviter tout obstacle au déplacement des insectes susceptible d'être attrapés. Environ 10 cm³ d'eau savonneuse étaient versée par pot-piège afin d'empêcher les insectes piégés d'en ressortir. Les 10 arbres échantillonnés dans chaque site étaient choisis de façon à ce qu'ils soient représentatifs de l'hétérogénéité du milieu. Vingt-quatre heures après le dépôt des pièges, la faune collectée par arbres est récupérée et conservée dans de l'alcool à 70%. Au laboratoire, les fourmis capturées sont séparées des autres organismes puis regroupées par

morphotypes. L'identification des spécimens jusqu'au niveau de l'espèce fût réalisée par le Docteur Henri Cagniant, spécialiste de la myrmécofaune marocaine.

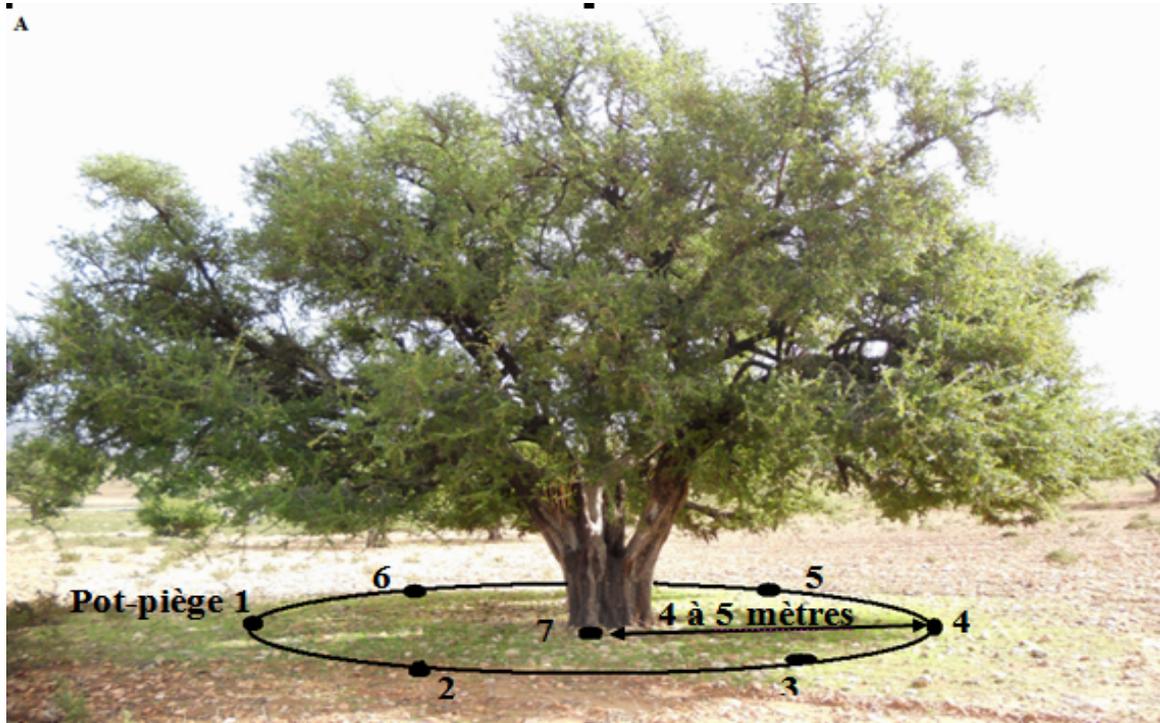
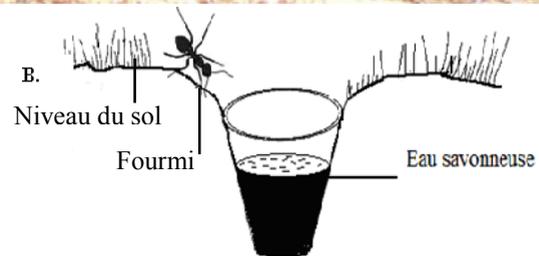


Figure 12 : technique d'échantillonnage des fourmis : (A) dépôt de 7 pot-pièges autour d'un arganier (unité D'échantillonnage) pendant 24 heures.
(B) Représentation schématique de l'emplacement d'un pot-piège.



Représentation schématique d'un pot-piège enterré (pit-fall)

2- Procédure de ré-échantillonnage (sample-based randomisation)

Dans le cas des peuplements des fourmis et surtout dans les écosystèmes riches en espèces, il est toujours difficile d'inventorier toutes les espèces présentes. Afin d'estimer le nombre total des espèces prévues dans chaque échantillon de fourmis d'une communauté, nous avons utilisé une procédure d'échantillonnage à base randomisée (sample based-randomisation) mise en œuvre à l'aide du programme "Estimate S" (Colwell 2006). Au sein de chaque relevée dans les deux sites d'étude, l'ordre de l'échantillon a été randomisé 50 fois, et les moyennes de la richesse et de l'écart-type (S) ont été calculées pour les 10 arbres choisis, l'arbre est considéré comme une unité d'échantillonnage, car le contenu des 7 pot-pièges placés par arbre est assemblé en une unité.

“Chao1” estimateur de la richesse spécifique a été calculé pour le nombre total des espèces prévues par échantillon et représente un estimateur du nombre d'espèces par relevé en fonction du nombre d'espèces rares au sein de chaque communauté (Colwell et Coddington, 1994). La correction du biais du Chao1 a été utilisée pour les échantillons de Lahssinate au printemps et en hiver et pour les échantillons du site Boutazarte au printemps et en été.

Pour les autres échantillons, le résultat Chao a donné une estimation du coefficient de variation de distribution de l'abondance $> 0,5$ et, dans ce cas, la procédure recommandée du calcul de Chao1 estimée est la procédure classique au lieu de celle avec l'option de correction du biais (Colwell, 2006).

Pour comparer la richesse et la diversité des communautés entre le site littoral et l'autre semi-continental au cours des différentes saisons d'échantillonnage, les courbes d'accumulation des espèces ont été utilisées en utilisant Estimate S (Colwell 2006). Les courbes d'accumulation des espèces montrent le taux d'augmentation des espèces nouvelles qui peuvent s'ajouter avec l'échantillonnage dans une communauté et qui peuvent être extrapolées pour fournir une estimation de la richesse en espèces. Les courbes d'accumulation (ou de raréfaction) de nos échantillons ont été établies en fonction des données empiriques des relevés des dix arganiers par site d'étude.

La courbe de la fonction de la richesse estimée “Mao Tau” a été établie avec les intervalles de confiance à 95% et les moyennes des indices de diversité de Shannon (et l'écart-type) à partir de 50 randomisations des échantillons à l'aide du programme Estimate S (Colwell 2006). Cette méthode montre le nombre des nouvelles espèces qui peuvent être ajoutées à l'inventaire de la communauté (Magorran, 2004). Comme le nombre d'échantillons augmente, un nombre croissant d'espèces sont échantillonnées jusqu'à atteindre le plateau de la courbe d'accumulation des espèces inventoriées (Magorran, 2004).

3- Paramètres de l'analyse de la communauté des fourmis de l'arganeraie.

Pour décrire la diversité, l'abondance, la structure et la dynamique de la population des communautés de fourmis au niveau spatial et temporel, les paramètres suivants ont été utilisés :

✓ La richesse spécifique (S)

Elle peut être exprimée en richesse totale ou en richesse moyenne. La richesse totale (S) correspond au nombre total des espèces présentes dans un écosystème donné. La richesse moyenne, correspond au nombre moyen des espèces présentes dans un peuplement étudié.

C'est la mesure la plus ancienne de la diversité et la plus élémentaire. Son calcul se base directement sur le nombre total d'espèces recensées dans un site donné. La richesse spécifique est la façon la plus simple pour décrire et comparer la diversité régionale (Magurran 1988), et constitue la base de nombreux modèles écologiques de la structure de la communauté (Connell, 1978; Stevens 1989). Cependant, cette méthode dépend de la taille de l'échantillon et ne prend pas en considération la différence entre l'abondance relative des espèces dans un écosystème. Sa valeur écologique est limitée.

Concernant notre étude, la richesse spécifique représente le nombre total des espèces recensées dans un site donné au cours d'un échantillonnage par pied d'arganier et par site.

✓ **L'abondance :**

L'abondance totale des fourmis (N tot) est le nombre total des individus de fourmis collectées par arbre au cours d'une période d'échantillonnage. L'abondance relative représente la proportion des individus collectés par arbre (n_i) en pourcentage du nombre total d'ouvrières collectées par échantillon (n) ($AR = n_i * 100/n$).

✓ **L'indice de diversité de Shannon-Wiener (H):**

Il est estimé comme suit: $H = -\sum (p_i \log_e p_i)$, où p_i est la proportion des ouvrières de l'espèce i ($p_i = n_i / N_{tot}$; n_i : nombre de travailleurs de l'espèce i ; N_{tot} : nombre total des individus de toutes les espèces)

✓ **Indice d'équitabilité de Pielou (J):**

Appelé également indice d'équirépartition, c'est l'abondance relative avec laquelle chaque espèce est représentée dans l'échantillon, il est calculé à l'aide de l'indice de Shannon-Wiener comme étant :

$$J = H / H_{max}.$$

La valeur de J varie entre 0 (une seule espèce domine dans l'échantillon) et 1 (toutes les espèces sont également abondantes). H_{max} est la valeur maximale possible de H , il est équivalent à $\ln S$. Ainsi, $E = H \ln S$.

4- Analyse statistique de données

Les analyses statistiques ont été réalisées en utilisant le logiciel Statistica, la version 6.0 (StatSoft, 2004). Les données ont été évaluées pour la normalité et l'homogénéité des variances avec le test de Kolmogorove Smirnov. Quand il est nécessaire, la transformation $\log(X + 1)$ a été utilisée pour normaliser les données (Zar, 1998). Pour chaque échantillon, le

nombre moyen de fourrageuse par arbre, l'indice de la richesse spécifique (S) en fonction du nombre de taxons, l'abondance relative (N) en fonction du nombre total de spécimens de fourmis par unité d'échantillonnage, la diversité spécifique (indice de Shannon, H) et l'indice de l'équitabilité de la distribution des espèces (E) ont été calculés. Le nombre total des individus capturés par arbre dans des deux sites au cours des différentes saisons a été comparé en utilisant le GLM (modèle linéaire général) par le test Post-hoc de l'ANOVA à mesures répétées. La comparaison des moyennes de l'abondance, la richesse, la diversité et l'équitabilité de distribution, a été faite en utilisant le test HSD de Tukey entre les saisons d'échantillonnage de l'année avec un taux erreur $\alpha = 0,05$.

Les coefficients de corrélation du rang de Spearman ont été utilisés pour comparer les relations d'interdépendance entre les différents paramètres des communautés dans les deux sites durant les différentes saisons.

II-2. Implications des fourmis et des facteurs abiotiques sur la mortalité des larves de la Cératite sous les arbres d'arganier

1. Collecte de données

Les études sur le terrain ont intéressé la disposition expérimentale des larves de *C. capitata* sous les arganiers pour :

- Repérer les prédateurs potentiels et quantifier le taux de mortalité effectif de chaque espèce, ainsi que celui dû aux facteurs abiotiques sur les larves de la Cératite sous les arbres de l'arganier pendant la saison de fructification de l'arganier dans un site littoral et un autre semi-continentale.
- Décrire et comprendre les interactions comportementales de prédation entre les larves de *C. capitata* et leurs prédateurs sous les arbres hôtes.

Pendant la saison de maturité des fruits, dix arbres de taille standard, qui en fonction de la quantité de fruits par arbre, la texture du sol et le couvert végétal du sous-bois, ont été choisis par site d'étude. Nos observations effectuées de 8h à 18h ont intéressé au total 260 larves équitablement réparties entre les deux sites. Les larves utilisées dans cette expérimentation ont été obtenues par la méthode suivante : les fruits infestés ont été déposés dans un bac séparé au milieu par une grille de 0,3 cm de mailles qui permettent aux larves sortantes du fruit, de tomber au fond du bac où on a déposé du sable. Les larves du 3^{ème} stade sont recueillies après le tamisage du sable. Elles sont ensuite déposées au sol dans les différentes expositions autour de l'arbre, au soleil et à l'ombre. Les larves matures immédiatement émergées des fruits d'arganier sont facilement reconnaissables par leur taille

de 8 à 9 mm, l'armature buccale est entièrement mélanisée et avec la présence de stigmates antérieurs presque droites sur la ligne dorsale. Lors de chaque essai, la température, la texture du sol (dure ou meuble), l'heure de la journée et l'exposition ont été notées. Chaque larve a été suivie pendant 30 minutes au plus. Trois événements ont été observés pour chaque larve déposée au sol:

- Durée avant l'enterrement pour accomplir son cycle biologique ;
- Si une mortalité est survenue à la surface du sol à cause des différents facteurs biotiques environnementaux, essentiellement la dessiccation par un choc thermique sur le sol;
- Attaque par un arthropode prédateur du milieu (fourmi ou araignée).

Le temps de latence jusqu'à ce que l'un de ces 3 événements survient, a été noté (comparaison du temps moyen nécessaire à l'enterrement, à la prédation ou à la mort de la larve sur le sol). En cas de prédation par un arthropode, l'espèce prédatrice est récoltée et déterminée. Lors de nos observations, le comportement prédateur des fourmis de *M. subopacum* a été observé à chaque rencontre d'une ouvrière avec la larve de *C. capitata*.

2. Analyse de données

La comparaison des données des différents événements encourus par les larves exposées sous les 10 arbres de chaque site dans les différentes conditions du terrain notée ci-dessus, ont été analysées en utilisant les modèles linéaires généralisés GLM. La comparaison des données comportementales et écologiques entre les fourmis prédatrices a été analysée par le test Khi-2.

Les statistiques ont été réalisées en utilisant le logiciel R (R. Development Core Team 2009). Les proportions de larves qui ont réussi à s'enterrer ou qui sont mortes par l'action du choc thermique sur le sol (par dessiccation) ou d'une attaque par un arthropode prédateur, ont été comparées avec celles des espèces prédatrices dans les deux sites d'étude en utilisant le test de chi carré de Pearson. Le temps de survie des larves prédisposés expérimentalement sous les arganiers a été également analysé en fonction de la texture du sol, l'exposition au soleil, la température du sol sous les arbres d'arganier par site et par arbre, par l'utilisation du modèle de régression proportionnelle à risques de Cox (Crawley 2007).

Les modèles linéaires généralisés ont été utilisés pour tester statistiquement les effets des variables : texture du sol (sableux vs argileux), l'exposition au soleil (à l'ombre vs exposition directe au soleil), la température du sol (comme variable continue), la station d'étude (site Lahssinate vs site de Boutazarte) et l'arbre d'arganier (site d'exposition des larve

qui est une variable aléatoire) ; sur le temps de survie, la probabilité de mortalité et le temps nécessaire jusqu'à la réalisation des différents événements au cours d'un intervalle de temps maximal de 30 min. Pour les différentes proportions comparées de larves mortes, enterrées ou attaquées par un prédateur, une distribution binomiale des erreurs avec une fonction de lien Logit a été utilisée dans le cas du variable explicative : la mort vs enterrement et dans le cas de l'étude de la variable explicative probabilité de la mort des larves par l'attaque d'un arthropode vs mort par choc thermique alors que pour les variables : le temps jusqu'à la mort de la larve et le temps de latence jusqu'à l'enterrement, une distribution normale a été utilisée avec une fonction de lien identité.

II-3. Etude des rythmes circadiens d'activité de la fourmi prédatrice *M. subopacum* et l'émergence des larves de *C. capitata* à partir des fruits d'arganier sur le terrain et au laboratoire

1. Site d'étude

Les arganiers sous lesquels a été effectué notre suivi pour la quantification du rythme d'activité *M. subopacum* et celui de l'émergence des larves de *C. capitata* des fruits d'arganier ont été choisis dans le site de Boutazarte lieu représentatif de l'arganeraie localement. L'Arganeraie est une mosaïque de pieds à cime plus ou moins haute avec une formation de type arganeraie-forêt en certains endroits. En d'autres, la forêt est claire et forme localement des associations avec le thuya, *Tetraclinis articulata* (Vahl) et avec *Ceratonia siliqua* et *Olea maroccana* essentiellement vers l'intérieur du continent. Des caractéristiques complémentaires sur ce site sont présentées au paragraphe I- 2- b.

2- Quantification des rythmes

Le rythme journalier de l'activité de fourrage des ouvrières prédatrices *M. subopacum* et celui de l'émergence des larves proies de *C. capitata*, ont été quantifiés à l'échelle du nyctémère sur le terrain et au laboratoire dans les conditions constantes et contrôlées. Le suivi du rythme d'activité chez ces deux espèces permettra la détermination des moments de la journée au cours desquels la probabilité de rencontre entre les 2 antagonistes est réalisée.

a. Rythme d'activité de fourrage des fourmis de *M. subopacum*

Le principe de mesure du rythme d'activité locomotrice de *Monomorium subopacum* sous les arbres d'arganier consiste à déterminer en des intervalles de temps réguliers, l'activité de fourrage durant le nyctémère.

Dans les conditions de terrain, l'activité horaire de fouragement des ouvrières de *M. subopacum* a été suivie autour de trois de ses nids choisis sous trois arbres d'arganier, durant la journée lors du début et vers la fin du mois de juin. Cette période coïncide avec la période de maturation des fruits d'arganier et la présence en grand nombre des larves L3 de la cératite qui sortent à partir des fruits tombés ou encore situés sur l'arbre. L'activité des ouvrières-fourrageuses comprend la sortie du nid, la découverte d'une source alimentaire, le recrutement des congénères et le transport de la nourriture à la fourmilière. Lors de nos observations, on a remarqué que l'ensemble de l'aire autour du nid est exploitée dans la stratégie de fouragement et de recrutement. Chaque fourrageuse en sortant du nid, suit un trajet particulier qui lui est propre, une fois l'une d'elles découvre une source alimentaire (en général une larve de Cératite), elle fait recours au comportement de recrutement de ses congénères les plus proches. La fourrageuse immobilise la proie par l'injection du venin par la pratique de nombreuses morsures sur son corps, puis à l'arrivée des autres fourrageuses, elles découpent la proie en petits morceaux et effectuent un transport coopératif au nid. Etant donné les caractéristiques de fouragement de *M. subopacum* sous les arganiers et la nature des fourmilières relativement peuplées, le rythme de l'activité de fouragement des ouvrières de chaque colonie est quantifié en procédant au comptage (à l'aide d'un compteur manuel) des fourrageuses qui sortent et entrent dans l'espace du 1/4 du cercle de 100 cm de diamètre autour de l'entrée du nid durant 5 min par nid et par heure sur un total de 24h. Les températures ambiantes sous les arbres ont été prélevées au bout de chaque heure.

b- Rythme d'émergence des larves de *Ceratitis capitata* à partir des fruits de l'arganier

Ce rythme a été étudié au laboratoire, et dans les conditions du terrain afin de mettre en évidence l'organisation temporelle, la détermination de ses caractéristiques et sa nature externe ou interne qui prédicte l'expression de sa rythmicité. L'acquisition des rythmes dans le comportement des organismes peut être interprétée comme une simple conséquence de la rythmicité des cycles naturels de la terre et l'environnement, comme par exemple, l'alternance du jour et de la nuit et les cycles associés de la lumière et de l'obscurité.

- Rythme d'émergence des larves au laboratoire

Le but de l'étude du rythme des larves au laboratoire, étant de vérifier la persistance des rythmes circadiens (rythmes qui durent environ 24h) indépendamment des cycles naturels de lumière et d'obscurité. Cette étude a été réalisée dans les conditions de photopériode naturelle, puis dans les conditions d'obscurité permanente et enfin, en présence de la lumière

continue. Ainsi, des fruits d'arganier exposés naturellement à la ponte de la Cératite durant la période du mûrissement des fruits ont été récoltés au hasard (au mois de juin) dans le site de Boutazarte à 15 km au sud de la ville d'Essaouira. Au laboratoire, on les répartit en trois lots et seront traités comme suit:

- Le premier lot a été déposé dans les conditions naturelles de photopériode.
- Le deuxième lot a été déposé à l'obscurité continue durant la durée de l'expérience.
- Le troisième lot est déposé en présence d'une lumière continue.

La température au Laboratoire est maintenue à $26^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ durant la période d'études. Chaque lot est formé par 3 bacs de 2 kg de fruits chacun. Le bac est séparé au milieu par une grille sur laquelle les fruits sont déposés et au fond on a déposée du sable pour recueillir les larves qui vont émergées. Au bout de chaque heure et durant 24 heures, le sable est tamisé, les larves ayant émergées sont comptées et extraites. Ce suivi à été entrepris en permanence assurée 24h/24h avec l'alternance régulière des membres de notre équipe du laboratoire durant 14 jours jusqu'à l'épuisement des sorties des larves des fruits.

- Rythme d'émergence des larves des fruits sur le terrain

Le rythme d'émergence des larves a été aussi étudié *in situ* sous les arganiers de Boutazarte dans les conditions naturelles du milieu de développement de la Cératite. Trois bacs de fruits du même type que ceux décrits ci-dessus, sont déposés sous les arbres, les larves émergées des fruits seront comptabilisées toutes les heures durant 48 heures en continue. La température ambiante sous les arbres est notée au bout de chaque heure.

3. Analyse de données

A. Rythme d'activité de *M. subopacum*

A partir des données brutes du suivi de l'activité des fourrageuses des colonies sur le terrain, la moyenne de l'activité horaire de chaque colonie a été calculée en pourcentage des individus observés actifs par heure sur le nombre total des ouvrières actives pendant la journée. A partir de ces taux horaires d'activité, deux catégories de courbes ont permis de représenter le rythme d'activité locomotrice des fourmis de chacune des colonies.

✓ Courbes brutes d'activité

C'est l'expression la plus proche des données brutes qui représentent l'activité horaire des individus des colonies choisies au début et à la fin de la période de nos observations. L'interprétation de ces courbes nous permet de mettre en évidence une rythmicité de l'activité chez *M. subopacum* et de déterminer les phases actives ou inactives de la colonie.

✓ **Courbe moyenne de l'activité journalière**

A partir des données brutes de l'activité, la moyenne arithmétique de l'effectif des fourrageuses par colonie et par journée durant la période du suivi a été calculée pour chaque heure du nyctémère. La représentation graphique de ces valeurs permet d'obtenir une courbe moyenne d'activité sur 24 heures. Cette représentation n'a de sens que si les individus montrent une activité similaire entre les différentes colonies durant les jours du suivi de l'activité (rythmicité nette), ce qui est le cas pour *M. subopacum*.

✓ **Taux d'activité**

Ce paramètre quantifie l'intensité de l'activité horaire de la colonie, il est calculé en rapportant le nombre de fourrageuses en activité à chaque heure de la journée au nombre totale de fourrageuses actives pendant 24h. Il permet de différencier les heures de la journée selon l'importance de l'activité des ouvrières durant le nyctémère.

B. Rythme de l'émergence des larves de la Cératite à partir des fruits d'arganier

✓ **Courbes brutes de l'émergence des larves à partir des fruits d'arganier**

Les représentations graphiques des rythmes de l'émergence sont effectuées par le calcul des moyennes arithmétiques des émergences comptabilisées sur les 3 bacs de chaque lot. Sur le terrain, les émergences montrent une nette rythmicité puisque la sortie des larves s'effectue toujours aux premières heures de la journée. Les émergences sont quasiment absentes durant le reste du nyctémère. Au laboratoire les émergences horaires ont duré 14 jours, les courbes d'émergence brute n'ont intéressé que les 13 premiers jours, car les émergences sont de plus en plus faibles au terme du suivi.

✓ **Courbes moyennes des émergences des larves.**

A partir des données brutes, la moyenne arithmétique par heure des émergences est calculée sur 24h pour les différents traitements et la moyenne des émergences horaire par jour est calculée à partir des répétitions par lot.

✓ **Taux des émergences des larves**

Le taux ou l'intensité de l'émergence des larves à partir des fruits d'arganier est calculée par heure pour les différents traitements durant le nyctémère (à l'obscurité ou à la lumière continue ou en photopériode naturelle). Le taux moyen de l'émergence par heure est calculé par rapport aux émergences totales de la journée pour les 3 répétitions de chaque lot.

Chapitre III

**Diversité, abondance, structure et dynamique des
peuplements des fourmis de l'arganeraie dans la
région d'Essaouira**

CHAPITRE III

DIVERSITE, ABDONDANCE, STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE POPULATION DES PEUPLEMENTS DE FOURMIS DE L'ARGANERAIE DANS LA REGION D'ESSAOUIRA

Les fourmis sont parmi les majeurs prédateurs des arthropodes et des petits animaux dans les écosystèmes terrestres. Certaines espèces de fourmis telles *M. subopacum* et *Tapinoma simrothi* sont les principales fourmis prédatrices des larves de la Cératite sous les arbres dans l'arganeraie (El keroumi et al. 2010). La compréhension des éléments écologiques et biologiques de l'interaction des populations de la Cératite et des peuplements de fourmis dans la forêt d'arganier, suppose dans un premier lieu la connaissance des différentes espèces de fourmis dans l'arganeraie. l'importance de l'utilité de cette étude réside dans la mesure où elle permet de s'approprier des connaissances sur les éléments écologiques de base indispensables à la gestion des effectifs des espèces prédatrices éventuelles comme une première étape dans tout projet de contrôle biologique de la mouche Méditerranéenne par l'utilisation des fourmis dans l'arganeraie et/ou dans les plantations de fruits et de légumes vulnérables de la région avoisinant l'arganeraie. Dans cette recherche, l'inventaire des espèces de fourmis colonisant l'arganeraie a été réalisé puis, on a examiné l'abondance, la structure et la dynamique de populations des communautés des fourmis au niveau géographique et leur phénologie saisonnière.

L'échantillonnage des fourmis sous les arganiers a été effectué selon la méthode décrit précédemment (cf Matériels et Méthodes)

Treize espèces de fourmis appartenant à 7 genres ont été identifiées. L'espèce *M. subopacum* et *T. simrothi* ont été les fourmis numériquement les plus abondantes et définissent plus de 63% de la dissimilarité d'échantillonnage dans les deux sites d'études. Plus de fourmis ont été capturées dans la zone semi-continentale mais la richesse, la diversité et l'équitabilité (équidistribution) de distribution (Evenness) annuelles ne montrent pas de différences significatives entre la zone littorale et celle semi-continentale. Au niveau saisonnier, le nombre d'espèces capturées, leur abondance, leur diversité et leur régularité ont été significativement différentes. La composition et la structure de la communauté a montré une dynamique saisonnière marquée, entre les différentes saisons. La richesse (sauf entre la saison

d'été et d'automne), l'abondance et l'équitabilité de la distribution des espèces de fourmis dans les communautés montrent une différence significative entre la période sèche (été et printemps) et la période humide (hiver et automne). Des valeurs importantes de l'abondance des fourmis et de leur richesse ont été observées pendant la période sèche de l'année. En plus de la dominance comportementale observée chez les deux espèces de fourmis *M. subopacum* et *T. simrothi* qui s'approprient la majorité de la prédation des larves de la Cératite sous les arganier (El keroumi *et al.*, 2010). La phénologie saisonnière remarquée dans les deux sites semble en relation directe avec les variations climatiques qui marquent en général les climats méditerranéens et qui peut être conçu comme un facteur important affectant la composition, la structure et l'activité des communautés de fourmis dans l'arganeraie et par conséquent leur rôle de prédation. Cette étude, qui confirme la dominance écologique des deux espèces *M. subopacum* et *T. simrothi*, avec des découvertes récentes sur leur rôle important dans la prédation des larves de la Cératite, souligne l'intérêt de ces espèces comme agent potentiel de la lutte biologique contre la Ceratite dans l'écosystème de l'arganier et les cultures environnantes.

Seasonal Dynamics of Ants Community Structure in the Moroccan Argan Forest

Abderrahim El Keroumi^a, Khalid Naamani^a, Abdallah Dahbi^b, Xim Cerdà^c and Raphaël Boulay^{c,d}

^aLaboratory of Biotechnologies and Plant Resources Valorisation, Cadi Ayyad University, Faculty of Sciences Semlalia, Marrakesh, Morocco.

^bELMAR Laboratory, Cadi Ayyad University, Polydisciplinary Faculty, Safi, Morocco.

^cEstacion Biológica de Doñana, CSIC, Seville, Spain.

^dDepartment of Animal Biology, University of Granada, Granada, Spain

Corresponding author:

Abderrahim El Keroumi, Laboratory of Biotechnologies, Protection and Valorisation of Vegetal Resources, Faculty of Sciences Semlalia, P.B: 2390, Marrakesh 40000, Morocco

Email: kabderahim@gmail.com

Tel: 00 (212) 68 58 89 73

Fax: 00 (212) 5 24 43 74 12

Abstract

We describe, in this study, the structure and composition of ant communities in the endemic Moroccan Argan forest using pitfall traps sampling technique all over the four seasons. The study focused on two distinct climatic habitats within Essaouira Argan forest, a semi continental site at Lahssinate and a coastal site at Boutazarte.

We identified 13 different ant species belonging to 7 genera. *Monomorium subopacum* and *Tapinoma simrothi* were the most abundant and behaviourally dominant ant species in the arganeraie. In addition, more specimens were captured in the semi-continental compared to coastal areas. However, no significant difference was observed in species richness, evenness and diversity between both sites.

Composition and community structure showed clear seasonal dynamics. The number of species, their abundance, their diversity and their evenness per Argan tree were significantly dissimilar among seasons. The richness (except between summer and autumn), the abundance and the evenness of ant species among communities show a significant difference between the dry period (summer and spring) and the rainy period (winter and autumn). Higher abundance and richness values occurred in dry period of the year.

Ant species dominance and seasonal climatic variations in the arganeraie might be among the main preeminent factors affecting the composition, the structure and the foraging activity of ant communities. This study, together with recent findings on ant predation behaviour below Argan trees, highlights the promising use of dominant ant species as potential agents of Ceratite bio-control in the Argan forest and surrounding ecosystems.

Key words: Formicidae, diversity, richness, *Monomorium subopacum*, *Tapinoma simrothi*.

Introduction

Despite the crucial importance of ants and their position as keystone species in most terrestrial ecosystems our understanding of their role, ecology and diversity dynamic patterns is far from complete. Thus undermining their potential utility in the conservation and agro-forest pests management programs.

Ants are important components of the majority of terrestrial ecosystems in terms of biomass and diversity, playing a crucial role in their function (Hölldobler and Wilson 1990). They are major arthropod predators that regulate the populations of many other insects (Jeanne 1979; Novotny et al. 1999) especially those found into or on the ground, for instance, soil pupating Diptera and Lepidoptera. Given their stabilizing and / or regulating effect on insects' populations, ant-plant interactions are largely spread in several plant communities and often involve a protective role against potential pests and herbivores (Schupp and Feener 1991). They were the first insects to be used as biological control agents and are still in use today for this purpose. Recently several species have been incorporated into various programs of integrated pest management (IPM), and conservation plans in various ecosystems (Way and Khoo 1992; Perfecto and Castineiras 1998; Eubanks 2001). In fact, several ant species as some *Oecophylla* have been efficiently used as biocontrol agents against phytophagous in natural and agro-ecosystems (Majer, 1976c; Folgarait, 1998; Kenne, 1999). Using their high aggressive and territorial behaviour, they have been successfully deployed to manage major insect pests including fruit flies in a broad range of perennial tree-crop agro-ecosystems including cashew, citrus, cocoa, coconut, and mango (Van Mele, 2008; Peng and Christian 2005). Other ant species have also been reported contributing to pest control in diverse perennial crops (Torres 1982; Majer 1986; Way and Khoo 1992; Perfecto and Castineiras 1998; Philpott and Armbrrecht 2006).

Understanding factors that characterize species community in their natural habitats is the basic step in the use of natural enemy in the biological pest management projects. In ecological ant communities, a plethora of abiotic and biotic complex factors affects the specific interactions, composition structure and species diversity dynamic within ecosystems (Hölldobler and Wilson, 1990) with the relative importance of each depending on the temporal and spatial scale (Levin, 1992; Andersen, 1995). The ant activity follows the seasonal cycles that are generally correlated with the physical changes of the environment, mainly the temperature (Bollazzi and Rocés, 2002; Holway *et al.* 2002b) and the food supply cycling (Leschner and Shmida, 1992). Andersen (1983) showed a pronounced seasonality in abundance, diversity and species composition in a semi-arid Australian ant community. Recently, Basu (2008) analysed seasonal and spatial patterns in ground foraging ants and observed a marked seasonal fluctuations. In the Spanish Mediterranean ant communities Retana and Cerdà (1998) found that seasonal patterns in community structure tracked the temperature fluctuations. Other factors, such as vegetation attribute, biotic interactions, and habitat disturbance regime (Andersen, 1995b) may influence both spatial and temporal foraging activity patterns in ant assemblages, especially within areas under intensive anthropogenic activity such as the Mediterranean region (Collins and Smith, 2006). Recently, the particular response to biotic and physical disturbance makes ants as spectacular monitoring taxon in agro-ecosystems. For instance, the impact of the disturbance caused by agricultural practices on ant diversity and their protective function against pests was examined in a variety of perennials such as cocoa, bananas and coffee (Perfecto & Vandermeer 1996; Philpott *et al.* 2006). Analysing and understanding the factors that organize the diversity and the dynamic of ant

communities structure is critical to preserve ecosystem functions and services provided by ants in the Argan forest.

The Argan tree (*Argania spinosa* (L.) Skeels) is an endemic and emblematic forest tree of the south-western Morocco. This essence belongs to a tropical Family, the Sapotaceae, and constitutes a typical agro-forestry ecosystem which is likely to major positive repercussions on the biological diversity and the ecological richness conservation, as well as on the stability of the sympatric species fauna and flora interactions. But the Argan forest (arganeraie), which covers more than 820.300 ha in south Morocco (Travis *et al.*, 2002), is an enormous reservoir of proliferation and dissemination of the harmful polyphage and cosmopolitan fruitfly, *Ceratitidis capitata* Wied (Sacantanis 1957). This pest induces serious economic losses in arganeraie production (fruits) as well as in fruiting plants in its neighbouring orchards. Intriguingly, despite their potential usefulness in the control of this pest, no complete data related to the Argan forest myrmecofauna are available yet. Only recent investigations within the Moroccan Argan forest (El keroumi *et al.*, 2010) highlighted the involvement of the Argan forest ant community in the population biology of the Mediterranean fruit fly *C. capitata*. In fact, four ant species predated about 20 % of the pest larvae under the Argan trees while searching for a pupation site on the ground. These authors suggested that these predators might be useful as a biological control key in the Argan forest and in the neighbouring Citrus orchards. But for this purpose, a larger investigations focusing on their ecological parameters as species inventory, abundance, diversity and ants community dynamic structure are needed.

The main objective of our investigation is to characterize the arganeraie ant communities inhabiting below Argan trees in the littoral and semi-continental zone of the Argan forest and to follow the seasonal dynamic structure in terms of species composition, richness, relative abundance, evenness. Data gained from this work might be most valuable to assess the impact of some environmental factors on the spatial and temporal distribution of foraging activity of ant communities. It will also provide an insight into the importance of some ant species with emphasis on their contribution as biocontrol agent of the Medfly pest in the Argan forest and in the adjacent agro-ecosystems and eventually in the biodiversity conservation programs in this natural ecosystem where no pesticides for pest control were applied before.

Materials and Methods

Study sites

The study was conducted in Essaouira region (Western Morocco), which is located in the northern versant of the western high Atlas (31 ° 31'N) with arid to semi arid Mediterranean climate (characterized by a pronounced Mediterranean–temperate climate, with a cold winters, a rainy spring and autumn, and a dry and hot summer). Sampling was carried out at two sites about 50 km apart, in Boutazarte (the coastal site) and Lahssinate (the semi-continental site). Both selected sites were visited frequently/ repeatedly during the four seasons: spring (May), summer (July), autumn (November) 2006 and winter (February) 2007. In the Boutazarte site, the vegetation cover was dominated by herbs and perennials herbaceous plants (*Chamaerops humilis* L., *Zizyphus lotus* L. and *Asphodelus albus* L.) occupying almost 55 % of the total area. The average litter cover ranges from 40 of 80 mm in size and varies widely below trees. The Argan trees in this coastal area constitute a relatively dense matorral with medium height, indeed the Argan tree prospers in the internal domain (Quezel *et al.*, 2003). The

ground is sandy with stones and the anthropogenic activity is relatively weak, in fact this site is protected against grazing. However, Lahssinate site is an open arganeraie orchard characterised by more sparse vegetation with wheat (*Triticum spp. L.*), barley (*Hordeum vulgare L.*) and seasonal cultures between Argan trees and other cultivated fruit-bearing trees (*Olea europaea L.*, *Vitis vinifera L.*, *Ficus carica L.*, and *Opuntia ficus indica Mill.*). The arganeraie in this zone constitutes a degraded matorral with more open areas, and trees were 5 to 50 metres spaced and were with 9 metres average height. This site is characterised by a loamy stony ground and a significant human activity because it was commonly exposed to grazing. Both sites slightly differ by their climate. Summers are dry and hot with temperatures reaching 45°C and 37°C at Lahssinate and Boutazarte, respectively in July-August. Winters are rainy, and the maximum monthly average precipitations are marked between November and February. Relative humidity is very characteristic of the region of Essaouira, which is always above 75% characterizing the littoral band (Bellichi, 1998; Delannoy, 1980).

Ant sampling

Ant sampling was carried out between May 2006 and February 2007, with pitfall traps. Pitfall traps consisted of 7-cm-diameter, 9.5-cm-height plastic recipients, partially filled with soapy water. In each site, 10 sampling units (argan trees) were chosen, and a group of 7 pitfall traps per tree were installed with equal distance from each other, within 6 m circle around the trunk of the sampling tree, and with one trap placed in the centre near the trunk. A total of 70 pitfall traps were set in every site (10 trees x 7 pitfalls). Pitfall traps were left 24h before they were collected. All the biological material collected in the 7 pitfall traps of an argan tree was pooled (sampling unit was the 7-pitfall group). In the laboratory, ant specimens were separated from other collected fauna and conserved in ethanol (70%). Ant species identification was achieved by Dr. Henri Cagniant (Toulouse, France) and Pr. Jacques H. Delabie (Itabuna, Brazil).

For the analysis of the community the following parameters were calculated:

- Species richness (S): total number of species recorded in a given site during a sampling period around an argan tree.
- Total ant abundance (N_{tot}): total number of individual ants collected per tree during a sampling period.
- Shannon's index of diversity (H): it was estimated as: $H = -\sum (p_i \log p_i)$, where p_i is the proportion of individuals of the i th species ($p_i = n_i / N_{tot}$; n_i : number of individuals of the i th species; N_{tot} : total number of individuals of all species) in traps during the period of time considered.
- Pielou's evenness index (J): The relative abundance with which each specie is represented in sample, it is calculated as $J = H / H_{max}$. The value of J varies between 0 (a single species dominates) and 1 (all species are equally abundant). H_{max} is the maximum possible value of H, and is equivalent to $\ln S$. Thus $E = H / \ln S$.

Resampling procedure

To estimate the number of total expected species in each sampled community, a sample-based randomization procedure from EstimateS (Colwell, 2006) was used. Within each sample in every site and season, sample order was randomized 50 times, and the mean and SD of richness (S) were computed for the 10 trees considered as sample units in each locality. Chao1 estimator of species richness was computed for total expected species per sample and represents an estimator of the true number of

species in a given sample based on the number of rare species within each community (Colwell and Coddington, 1994). We used the Chao1 bias correction for the spring and winter samples at the Lahssinate site and for spring and summer samples at the Boutazarte site. For the other samples, data gave a Chao estimated coefficient of variation for abundance distribution > 0.5 and, in this case, the procedure recommended to re-compute Chao1 is the classic instead of the bias-corrected option (Colwell, 2006). To compare richness and diversity communities between the coastal and the semi-continental sites from one season to another, a species accumulation curves were computed using EstimateS (Colwell, 2006). Sample-based rarefaction curves were computed from empirical data of the ten trees at each site. The expected richness function Mao Tau and 95% CI curve and the Shannon diversity index means (and SD) were estimated from 50 randomizations of sample order from EstimateS (Colwell, 2006). This method illustrates the rate at which new species are added to the inventory within a community. As the number of samples increases, an increasing number of species are sampled reaching a plateau (Magurran, 2004).

Data analysis

Statistical analyses were performed using the Statistica Statistical Package, Version 6.0 (StatSoft 2004). Data were evaluated for normality and homogeneity of variances with Kolmogorov- Smirnov test. When necessary, the transformation $\text{Log}(X + 1)$ was used to normalise data (Zar 1998). For each sample (tree), average values of richness (S), ant abundance (Ntot), diversity (H) and evenness index (J) were calculated. Spearman's rank correlation coefficients were then denoted to compare relationship dependence between community parameters among all samples. The total number of individuals captured by tree at different sites and seasons was compared by a one-way GLM repeated measures ANOVA. Post-hoc test pair-wise comparisons of means of Abundance, Richness, diversity and Evenness was done using the Tukey's HSD between the sampling seasons of the year with an error rate $\alpha=0.05$.

For the ant species composition, the multivariate analysis was performed using the program Past (Hammer *et al.*, 2001) using the binary matrix (ant species absence or presence), the dissimilarity was calculated by Bray-Curtis index.

To establish whether there were significant differences of species composition between sites and sampling seasons through the comparison of the differences among the average rank similarities between samples, the one-way ANOSIM analysis of similarity was used by 10 000 permutations. R statistics is the measure of dissimilarity between sites and season samples. Values of R close to zero indicate low dissimilarity while values of R closer to 1 indicate high dissimilarity (Clarke and Green, 1988). For each R value a corresponding p value gives the significant difference at $p<0.05$.

The similarity percentage (SIMPER) analysis was performed to allow determining which species contribute more to discriminate between different samples, i.e. which species were good discriminators of the differences in composition among sites (Clarke, 1993). The SIMPER analysis gives the percentage of the dissimilarity between the sampled sites, presenting the percentage of contribution of each species to this dissimilarity.

All analyses of dissimilarity were done with the Bray-Curtis index because it is the most appropriate for multivariate statistics and it is less affected by the number of rare species in the samples (Krebs, 1989). The goodness-of-fit was verified by the stress index produced in NMDS analysis (Clarke, 1993).

Results

Comparison of ant communities

At the coastal site of Boutazarte and the semi-continental one of Lahssinate in Essaouira Argan forest, a total of 12 510 ants were captured with pitfall traps during the four sampling periods, between May 2006 and February 2007, with an average of $138.55 \pm 179, 61$ (mean \pm SD) workers per Argan tree. 73.33% individuals were captured at the semi-continental site and 26.66% in the coastal site. This tends seems quite available for all ant species except for some rare species mainly for *Cataglyphis albicans voucheri* with high abundance in the coastal site (200 vs 40 capture). When all samples are considered together, More ants (irrespective the species) were captured per Argan tree at Lahssinate (mean \pm SD = 139.80 ± 186.95 , N = 40) than at the Boutazarte site ((mean \pm SD = 80.15 ± 103.66 , N = 40, one way ANOVA, F = 18.22, dl = 1, 78, p < 0.001). However means diversity, averages of ant richness and ant species evenness per Argan tree show no significant difference between the two sites (Table 2). *Monomorium subopacum* and *Tapinoma simrothi* were the most abundant species and represented 54.34% and 37.06% of all captures, respectively. Both species were captured at both sites throughout the year. Ant abundance was higher in spring and summer than in autumn and winter (Fig. 1 D) in both sites of study.

The collected specimens belonged to 7 genera; *Camponotus* (3 spp.), *Cataglyphis* (3 spp.), and *Messor* (3 spp.) were the most speciose genera, *Tapinoma*, *Monomorium* and *Crematogaster* were represented with only one species for each genera (Table 3). Spearman's rank correlation coefficients show significant relationship between the richness and the total ant abundance per Argan tree ($r_s = 0.62$, p < 0.001, N = 80), and the richness and the Shannon diversity index ($r_s = 0.56$, p < 0.01, N = 80). But a negative significant relationship was observed between richness and the evenness index per Argan tree ($r_s = -0.58$, p < 0.01, N = 80).

Ants species composition under Argan trees presented low dissimilarity between the coastal and semi-continental site of study (one way ANOSIM, R = 0.11; p < 0.001). The significance was computed by permutation of the two groups of samples, with 10000 replicates.

Ant species percentage contribution in the observed dissimilarity between communities in the four seasons is indicated by the SIMPER (Similarity Percentage). The species: *M. subopacum*, *T. simrothi* and *Aphaenogaster senilis* determined more than 67% of the dissimilarity between both ant communities (Table 2) especially based on species abundance variability among the two sites.

Seasonality in ant communities

Considering all samples together, the one-way repeated measures ANOVA shows that ant communities in the Essaouira Argan forest present significant differences in mean richness (F = 22.74; df = 3. 76 ; P < 0.001), abundance (F = 17.47; df = 3. 76; P < 0.001), diversity (F = 18.78; df = 3. 76 ; P < 0.001) and evenness of ants distribution (F = 15.05; df = 3. 76 ; P < 0.001) per Argan tree among sample seasons (Table 2). Tukey's HSD Post-hoc test pairwise comparison of means per tree of Abundance, Richness (except between summer and autumn for the richness), and Evenness among sampled ant communities showed a significant effect between seasons of the dry period (summer and spring) and the rainy period (winter and autumn). Higher total abundances mean values were observed in spring at Lahssinate and in the summer at Boutazarte, but

the lowest values were observed in the winter and autumn in both sites with 51% of the total annual collection were found in spring (40.8% in Lahssinate and 10.2% in Boutazarte), 41% in summer (24.9% in Lahssinate and 16.1% in Boutazarte), 5.1% were collected in autumn (4% in Lahssinate and 1.58% in Boutazarte) well in winter only 2.42% were collected (1.8% in Lahssinate and 0.62% in Boutazarte) (Figure 1 D).

The highest richness mean values were observed in spring and summer, but the lowest values were in the winter and autumn in both sites (Figure 1 A) with, at spring only one species was absent in Lahssinate (*Aphenogaster praedo*) and 2 in Boutazarte samples (*Aphanogaster erigens* and *Messor picturatus*) among all annual ant species collection. At the summer only 2 species of the total ant community were absent in the Lahssinate while 5 were absent in Boutazarte (*C. erigens*, *C. scutellaris algerica* and the 3 species of *Messor*). In autumn, 2 species (*C. vaucheri* and *C. scutellaris algerica*) were absent in Lahssinate, and 3 species (*M. capitatus*, *M. vaucheri* and *A. spp. Senilis*) in Boutazarte. While during the winter only four species were present in Boutazarte samples (*M. subopacum*, *T. simrothi*, *A. spp. senilis*, *Componotus lateralis*) and 5 species were collected in Lahssinate (*M. subopacum*, *T. simrothi*, *A. spp. senilis*, *M. vaucheri* and *A. theryi*) (Figure 3). The *M. subopacum* was the only species collected at all seasons in every unit samples (argan tree).

The highest means values of Pielou's evenness index were observed in the winter and the autumn but the lowest were found in the summer and the spring (Fig. 1B). The Shannon's diversity index pairwise comparisons between the season samples show that there is no significant difference except between winter and spring (Fig. 1 C). Except for the mean number of ants collected per tree ($F = 4.80$, $df = 3.76$, $p < 0.004$), no significant interacting effect was found between community parameters among the two sites at the four seasons of sample (Table 2).

Ant species community structure differed between seasons of the hot and dry (summer and spring) and the wet and cold period (winter and autumn) of samples (general ANOSIM, $R = 0.3137$, $p < 0.0001$).

The samples taken during the summer and spring (hot and dry period) have shown a low dissimilarity between them ($R1 = 0.06488$), similarly for those done during the winter and autumn (cold and rainy period) compared between them ($R2 = 0.04791$). By contrast, samples made in winter and autumn have shown a significant dissimilarity in ants' composition when compared with those taken in the summer and spring (Table 4). The Table 3 shows the ant species contribution percentage in the dissimilarities between ants species composition under Argan trees determined by SIMPER at different sample seasons during the year. *M. subopacum*, *T. simrothi* and *C. albicans vaucheri* may explain more than 68 % of the seasonal ant community dissimilarities. By contrast, samples made in autumn and winter seasons, have shown significantly dissimilarity in ants composition when compared with those taken in the summer and spring (Table 4). This finding may highlight the importance of these species under Argan trees in the coastal and semi-continental zone in Essaouira Argan forest.

Because GLM do not remove the effects of abundance, a rarefaction approach was also used to compare communities in both sites between sample seasons. Diversity curves of samples at coastal and semi-continental site were shown in Figure 2, from 50 randomizations of sample order. The values of ant diversity in the coastal and in the semi-continental site didn't show any seasonal regular pattern for all samples. It's higher in winter and spring in the semi-continental site, but it's higher at the coastal site

in the autumn. The less values of ant diversity were observed in spring in the semi-continental site as well as in the coastal site. The highest values were observed in autumn season whereas almost equal diversity was shown at the two sites at summer again in the tow sites simultaneously (Figure 2).

Figure 3 shows the richness expected curves of samples at different seasons from 50 randomizations of sample order. All the samples appear to be suitably carried out because the elevation of the curves tends to decrease in general, forming a plateau, the number of new species decreases with increasing number of trees taken as sampling units for almost all samples. In winter and summer samples at Boutazarte site, the expected richness values (Mao Tau function) from resampling were similar to the observed richness (S), but observed values were slightly lower than the values expected in all other seasons in both sampling sites (Figure 3). This result would be due to the effectiveness of the method used for sampling ants under Argan trees.

Discussion

The composition of ant community in the Argan forest is relatively poor (13 species). This can not be due to the sampling methodology used since the accumulation curves of ant species in both studied sites mostly reached their plateau (horizontal asymptote) with increasing number of trees sampled. However, two major reasons can justify the poor species composition found within the Argan forest

* The samples used targeted only ants living and/or foraging below Argan trees.

* The biodiversity in the Mediterranean ecosystems such as the Argan forest ecosystem is usually negatively affected by intense anthropogenic disturbances (Sala *et al.*, 2000). But compared to other similar investigations, the number of ant species collected is tendentially in consistence with that reported in Mediterranean ecosystems as in the Citrus orchard in Spain with 14 ant species (Cerdà *et al.*, 2009), while in other Spanish natural habitats, species richness ranges between 6 and 15 ant species (Retana and Cerdà, 2000). Furthermore, a similar number of species was also found by Castracani *et al.* (2010) in some Italian habitats within the Castelporziano Natural Reserve area (13 species in wet grassland, 14 species in a pine forest, and 13 species in a mixed oak forest).

Among the Argan myrmecofauna, two ant species belonging to *Monomorium* and *Tapinoma* genus dominate numerically (92% of the total captures). Their high relative abundance combined to their true omnivorous regime (Delabie *et al.*, 2000) leads us to conceive that these species are ecologically dominant and highlights their potential function as an effective bio-control agent against pests within the Argan ecosystem. Frequently, the activity of dominant species reduces the foraging success of sympatric subordinates and consequently affects profoundly the species structure by contributing to elimination of other competitive species. This is the rule in the South African savanna (Parr, 2008), and in the Spanish Mediterranean shrublands and forests, where dominant species are more abundant and competitive forces appear to be the major structuring mechanism underlying the foraging impact of each species (Retana and Cerdà, 2000). The arganeraie situation is similar to that of the Mediterranean forest, and ant communities have a competitive structure based on dominant species. In fact, under the Argan trees, *M. subopacum* with *T. simrothi* species display a high predatory activity on *C. capitata* larvae while all the sympatric ant species do not interfere significantly with the population dynamic of the Medfly (El Keroumi *et al.*, 2010). This

seems to be in accordance with the conception of Hölldobler and Wilson (1990) who have proposed the ‘dominance-impoverishment’ rule, which states that a negative relationship exists between species richness and the degree of dominance in ant communities. Therefore, the fewer the ant species in a local community, the more likely this community is to be dominated by only one or a few dominant species. Impoverishment situation may occur within the Argan forest ant community, where the numerical dominance of *M. subopacum* species among Argan myrmecofauna seems closely related to its success in the predation of Medfly larvae below Argan trees. However, additional investigations on the interspecific competition in the Argan forest will be of great importance to confirm these suggestions.

Effect of habitat on ant community structure

We expected that the Boutazarte site which is directly exposed to the oceanic influences with a relatively high vegetation density and complexity would create a wider potential diversity of available ecological niches. However, our findings were not consistent with this purpose since ant annual richness and diversity were in general not significantly different between both studied sites. This could be explained by the intrinsic needs of resources and biotope condition patterns required by each ant species (Hölldobler and Wilson, 1990), and by the fact that a more structured and complex habitat does not necessarily provide the best environmental conditions for all groups of organisms. Even a reverse situation can be sometimes observed, as suggested by Retana and Cerdà (2000) for the Mediterranean environments, when a greater complexity of the habitat negatively affects certain factors that might be crucial to allow species presence and prosperity. Furthermore, according to Ricklefs and Schluter (1993), another hypothesis could be considered for the current study. In fact, at relatively smaller spatial scales (distant sites of 50 Km) and the effect of historical process differences in habitat structure could be still minor to induce important variability in faunal diversity. However, in term of total abundance, specimens were more frequent in the semi-continental compared to the coastal site (73.33% of the total annual collection vs 26.67%). Only some rare species as *Cataglyphis albicans voucheri*, in contradiction with the general trend observed in this ant community, were much abundant in the littoral site. Various combinations of ecological and climatic characteristics might generate a complex and a heterogeneous mosaic of habitat patterns that affect resources availability and by consequent the species community structure. In the site of Boutazarte, the habitat disturbance and the direct exposure to the Atlantic Ocean with a high relative air humidity exceeding always 75% (Delannoy 1980), could explain the reduction of ant abundance in the littoral band. Interestingly, the incidence of ant abundance on the predatory rate on the larvae of the Ceratite remains similar between the two sites (El Keroumi *et al.*, 2010).

Effect of seasonality on ant community structure

In this study, the variation in community phenologically (the abundances of workers changing from season to season) is much higher than the variation between the 2 sampling sites despite of their specific disturbance regime. This result illustrated the importance of seasonality on the structure of Argan forest communities. The finding is comparable with those reported by Izhaki *et al.* (2003) within the longleaf pine forest in Florida, showing that the effects of natural seasonal cycles on ant community composition were more dominant than those of fire disturbance. Factors such as

temperature and water availability in the environment is a central factors regulating ant activity because they affect overall plant biomass, by defining the physiological needs and limiting the activity of species and therefore acting on the temporal organization of community structure (Andersen, 1983).

In the Argan forest, total abundance, Richness (except between summer and autumn for the richness), and Evenness of ant communities showed a significant variability between different seasons. Below the Argan trees, ant richness shows marked seasonality. Generally in both sites, 12 ant species were more active in summer, whilst only five species in both sites were active in winter. The variability in the foraging activity of ant community structure occurs in response to the marked climatic fluctuations between seasons that characterise Mediterranean ecosystems (cold winter, cool and rainy spring, dry and hot summer). The highest abundance values were observed in the spring at Lahssinate and in the summer at Boutazarte, but the lowest values were noted in the winter within both sites. Indeed, higher temperatures in summer in the semi-continental zone along with more open habitats in the Argan forest and sparsely vegetation could decrease the ant activity compared to the coastal site. These seasonal fluctuations are in accordance with those reported by other similar investigations. In Australia, Andersen (1995) highlighted the implication of the temperature as the principal abiotic stress factor regulating ant community, while in the Mediterranean ant communities, Cerdà *et al.*, (1998) showed that seasonal pattern tracked the temperature fluctuations. But in any way, the peak of ant foraging activity below Argan trees was observed at spring and summer seasons, which coincides with the maturation period of Argan fruit and thus maximises the availability of *C. capitata* larvae when falling actively on the ground from fruit in order to find suitable pupating sites.

Conclusion

In this study, the Argan forest ant community was characterized by higher abundance in the semi-continental than coastal zone. The continentality has no significant effect on the total richness between the two biotopes. As reported in other Mediterranean ant communities (Cros *et al.*, 1997; Cerdà *et al.*, 2009; Castracani *et al.*, 2010), the Argan community varied significantly with seasons in terms of abundance, richness, diversity and evenness. The community variations from season to season were much higher than variations between the 2 sampling biotopes, irrespective of their disturbance regimes. This situation is a direct outcome of the Mediterranean environments climatic patterns which are strongly seasonal (cold winter, cool and rainy spring, dry and hot summer). *M. subopacum* was the most abundant numerically and was characterized as the efficient predator species on the *C. capitata* larvae below argan trees (El Keroumi *et al.*, 2010). The important ant foraging activity that appears in the dry period in particular the frequency of *M. subopacum* that seems to be correlated with resource availability precisely the abundance of the Ceratite larvae below Argan trees during the fruit maturation period. In the Argan forest, beyond the clear seasonal fluctuations, ant community structure in the Argan forest might be affected significantly by other macro and micro-scale factors including, biotic and abiotic disturbance, microhabitat effects, inter-specific competition, agricultural management). The study of various aspects of these combinations factors could contribute even more to understand the role and ecological significance of ant species in the Argan forest biodiversity conservation programs and Medfly bio-control projects in the region.

Acknowledgements

This work was partially funded by Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI-PCI program, Moroccan-Spanish cooperation projects A3478/05 and A/4774/06) and the CERS (study and research Saharian centre). The authors thank Prof. Jacques H. Delabie (Itabuna, Brazil), Prof. Henri Cagniant (Toulouse, France) for ant identification, Ana Carvajal, Isabel Luque and Alain Lenoir for help during preliminary field surveys. It was conducted with the authorization of the Essaouira Directorate of Waters and Forests.

Literature cited

- Agosti D, Majer JD, Alonso LE, Schultz TR. 2000. ANTS – Standard methods for measuring and monitoring biodiversity. Smithsonian Institution press, Washington and London.
- Andersen AN. 1995b. Measuring more of biodiversity: genus richness as a surrogate for species richness in Australian ant faunas. *Biological Conservation*
- Andersen AN. 1983b. Species diversity and temporal distribution of ants in the semi-arid mallee region of northwestern Victoria. *Australian Journal of Ecology* 8, 127–137.
- Bellichi A. 1998. Les régimes pluviométriques du Maroc du Centre-ouest, Méditerranée n° 1, Aix en Provence, p. 5-10. 73, 39–43.
- Castracani C, Grasso D, Fanfani A, Mori A. 2010. The ant fauna of Castelporziano Presidential Reserve (Rome, Italy) as a model for the analysis of ant community structure in relation to environmental variation in Mediterranean ecosystems. *Journal of Insect Conservation*, 14, 585-594.
- Cerdà X, Palacios R, and Retana J. 2009. Ant Community Structure in Citrus Orchards in the Mediterranean Basin: Impoverishment as a Consequence of Habitat Homogeneity. *Environmental Entomology* 38(2), 317-324.
- Cerdà X, Retana J, and Cros S. 1997. Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology* 66, 363-374.
- Cerdà X, Retana J, and Manzaneda A. 1998. The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia (Berl.)* 117, 404- 412.
- Clarke KR, 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18, 117-143.
- Clarke KR, and Green RH, 1988. "Statistical Design and Analysis for a 'Biological Effects' Study", *Marine Ecology - Progress Series*, 46, 213-226.
- Collins, S.L. and Smith, M.D. 2006. Scale-dependent interaction of fire and grazing on community heterogeneity in tallgrass prairie. *Ecology* 87: 2058–2067.
- Colwell RK. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0 Users guide and application. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.
- Colwell RK, and Coddington JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B.* 345, 101-118.
- Colwell RK, and Huston MA. 1991. Conceptual framework and research issues for species diversity at community level. Page 37-71. In: Solbrig, O.T. (Ed.), From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity. *International Union of Biological Sciences*, Paris, France.
- Cros S, Cerdà X, and Retana, J. 1997. Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. *Ecoscience* 4, 269- 278.
- Delabie JHC, Agosti D, and Nascimento ICD. 2000. Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. Pages 1–17 in Agosti D., Majer J., Alonso L., and Schultz T., editors. Sampling ground-dwelling ants: case studies from the world's rain forests. *Curtin University School of Environmental Biology Bulletin* No. 18, Perth, Australia.
- Delannoy H. 1980. Remarques sur les brouillards d'été dans quelques stations côtières du Maroc atlantique. *Méditerranée* 4:37-48.

- El Keroumi A, Naamani K, Dahbi A, Luque I, Carvajal A, Cerdá X, and Boulay R. 2010. Effect of ant predation and abiotic factors on the mortality of medfly larvae, *Ceratitis capitata*, in the Argan forest of Western Morocco. *Biocontrol Science and Technology*, 20, 751 – 762.
- Eubanks MD. 2001. Estimates of the direct and indirect effects of red imported fire ants on biological control in field crops. *Journal of Biological Control*. 21, 35-43.
- Folgarait P J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7, 1221-1244.
- Gibb H, and Hochuli DF. 2003. Colonisation by a dominant ant facilitated by anthropogenic disturbance: effects on an ant assemblage composition, biomass and resource use. *Oikos* 103: 469-478.
- Hammer MF, Karafet MT, Redd AJ, Jarjanazi H, Santachiara-Benerecetti AS, Soodyall H, Zegura SL. 2001. Hierarchical patterns of global human Y-chromosome diversity. *Molecular Biology and Evolution* 18, 1189–1203.
- Hölldobler B, and Wilson EO. 1990. The ants. *Harvard University Press, Cambridge, Mass.*
- Izhaki I, Levey DJ, Silva WR. 2003. Effects of prescribed fire on an ant community in Florida pine savanna. *Ecological Entomology* 28, 439–448.
- Jeanne RL. 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology* 60, 1211–1224.
- Jolivet P. 1996. Ants and plants. An example of coevolution. Backhuys, Leiden.
- Kenne M, Corbara B, et Dejean A. 1999. Impact des fourmis sur les plantes cultivées en milieu tropical. *L'Année Biologique* 38 :195-212.
- Krebs Ch J. 1989 *Ecological Methodology*, 2nd ed., Menlo Park, California, Benjamin/Cummings.
- Lawton JH. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71, 367-374. *Biodiversity and Conservation* 7(9), 1221-1244.
- Levin SA. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943–1976.
- Magurran AE. 2004. *Measuring Biological Diversity*, Blackwell Publishing, Oxford, 192 pp.
- Majer JD. (1990) Rehabilitation of disturbed land: long-term prospects for the ecologization of fauna. *Proceedings of the Ecological Society of Australia* 16, 309-5 19.
- Majer JD. 1986. Utilising economically beneficial ants. In: *Economic Impact and Control of Social Insects* (ed. SB Vinson), pp. 314–331. Praeger, New York, USA.
- Majer J D. 1976c. The influence of ants and ant manipulation on the cocoa farm fauna. *Journal of Applied Ecology*. 13: 157-175.
- Martelli MG, Ward MM, and Fraser AM. 2004. Ant diversity sampling on the southern Cumberland Plateau: a comparison of litter sifting and pitfall trapping, southeast. *Naturalist*. 3, 113–126.
- Mennani A, Blavoux B, Bahir, M, Bellion, Y, Jalal M, et Daniel M. 2001. Apports des analyses chimiques et isotopiques à la connaissance du fonctionnement des aquifères plioquaternaire et turonien de la zone synclinale d'Essaouira (Maroc occidental). *Journal of African Earth Sciences* 32, 819-835.
- M'hirit O, Benzyane M, Benchekroun F, El Yousfi, Bendaanoun SM, Sprimont M. 1998. L'arganier, une espèce fruitière-forestière à usages multiples. *Belgique-Éditions, Mardaga*, 150 p.
- Naamani K. 2004. Etude de l'Entomofaune de l'Arganier (*Argania spinosa* (L). Skeels) et de la bio-écologie de son ravageur *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptère: Tephritidae) dans la région d'Essaouira (Maroc). Thèse de Doctorat d'Etat,

- Université Cadi Ayyad, Faculté des Sciences Semlalia, Département de Biologie. Marrakech, Maroc.
- Novotny V, Basset Y, Auga J, W Boen, C Dal, Drozd P, Kasbal M, Isua B, Kutil R, Anumbor M, and Molem K. 1999. Predation risk for herbivorous insects on tropical vegetation: A search for enemy-free space and time. *Australian Journal of Ecology* 24, 477–483.
- Parr CL, 2008. Dominant ants can control assemblage species richness in a South African savanna. *Journal of Animal Ecology*. 77: 1191-1198.
- Parr CL, Chown SL. 2001. Indicator and bioindicator sampling: testing pitfall and Winkler methods with ants in a South African savanna. *Journal of Insect Conservation* 5, 27-36.
- Peng R, and Christian K. 2005. Integrated pest management in mango orchards in the Northern Territory Australia, using the weaver ant, *Oecophylla smaragdina* (Hymenoptera: Formicidae) as a key element. *International Journal of Pest Management*. . 51: 149-155.
- Perfecto I, and Castiñeiras A. 1998. Deployment of the predaceous ants and their conservation in agroecosystems, In P. Barbosa (ed.) Conservation Biological Control. *Academic Press, San Diego, CA*, pp. 269-289.
- Philpott SM, Armbrecht I. 2006. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology* 31: 369- 377.
- Putman RJ. 1994. Community ecology. Chapman & Hall, London.
- Quézel P, et Médail F. 2003. Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen - Edit. *Scientifiques et médicales Elsevier SAS*, Paris, 571p.
- Retana J. and Cerdà X. 2000. Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia* (Berl.) 123, 436- 444.
- Ricklefs RE, and Schluter D. 1993. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, Chicago.
- Sacantanis KB. 1951. L'élevage permanent de *Ceratitis capitata* Wied sur banane. Compte rendu des séances de la société de biologie de France. *Tome CXLV*. pp. 1 – 802.
- Sala OE, Chapin FSI, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A. et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Schupp EW, and Feener DH. 1991. Phylogeny, lifeform and habitat-dependence of ant-defended plants in Panamanian forest. Pages 175-197 in *Ant/Plant Interactions*, D. K. Cutler & C. Huxley, eds. Oxford University Press, Oxford.
- StatSoft Inc, 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.
- Travis JL, Barret BC, and Narjisse H. 2002. Based conservation and local benefits: the case of Argan oil in Morocco. *Ecological Economics*, 41, 125-144.
- Torres JA. 1982. Biological control and the possible use of ants in biological control of insects. *Science-Ciencia* 9, 39–44.
- Van Mele P. 2008. A historical review of research on the weaver ant *Oecophylla* in biological control. *Agricultural For Entomology*. 10:13-22.
- Way MJ, and Khoo KC. 1992. Role of ants in pest management. *Annual Review of Entomology*. 37, 479-503.
- Zar JH, 1998. Biostatistical Analysis, fourth ed., *Prentice Hall*, London, 929 pp.

Figure captions

Figure 1. Ant richness (S), abundance (Ntot), diversity (H) and Evenness (J) (means values \pm S.E.) during the four sampling periods. For all variables except Ntot, there was no significant difference between sites and data were therefore regrouped. Different letters denote significant differences $P < 0.05$.

Figure 2. Comparison of Diversity curves of the coastal (Boutazarte) and semi-continental (Lahsinate) sites in each sampling season. Values are the Shannon diversity index mean (error bars: SD) from 50 randomizations of sample order. Observed Shannon's diversity (H) is given for each sample season in the two sites.

Figure 3. Sample-based rarefaction curves of the coastal (Boutazarte) and semi-continental sites (Lahssinate) in each season of sample (sample order was randomized 50 times). The values are the expected richness function Mao Tau and their 95% CI. Observed richness (S) is given for each sample season in the considered sites.

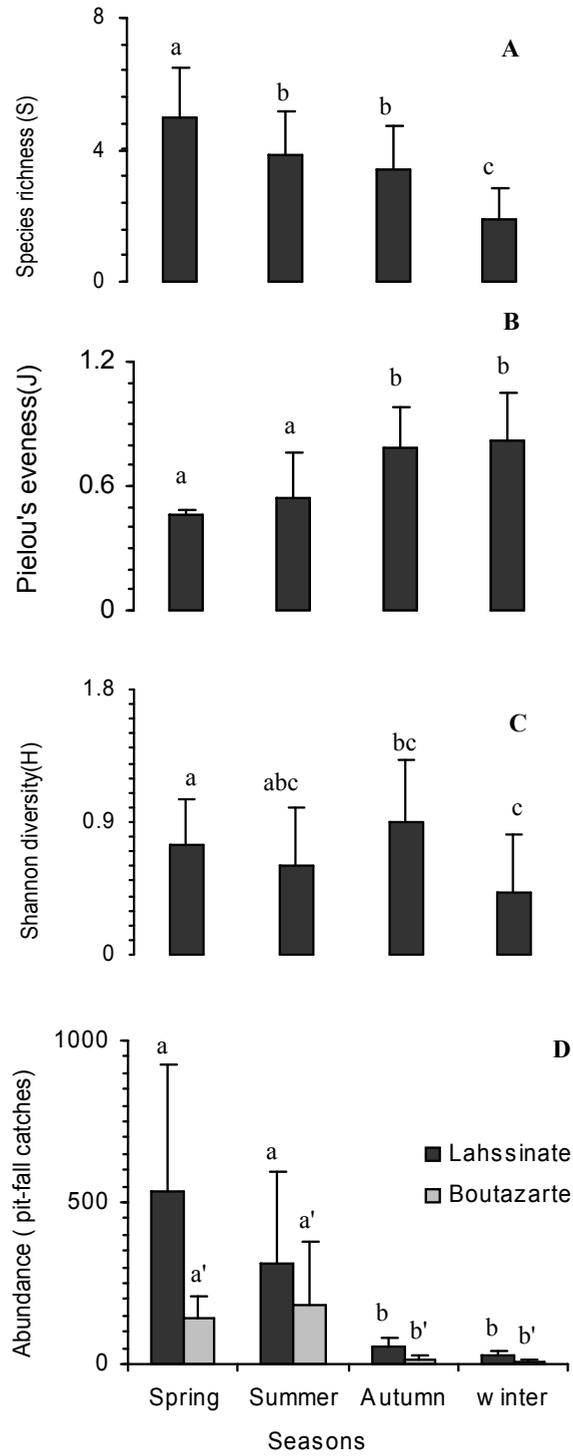


Figure 1.

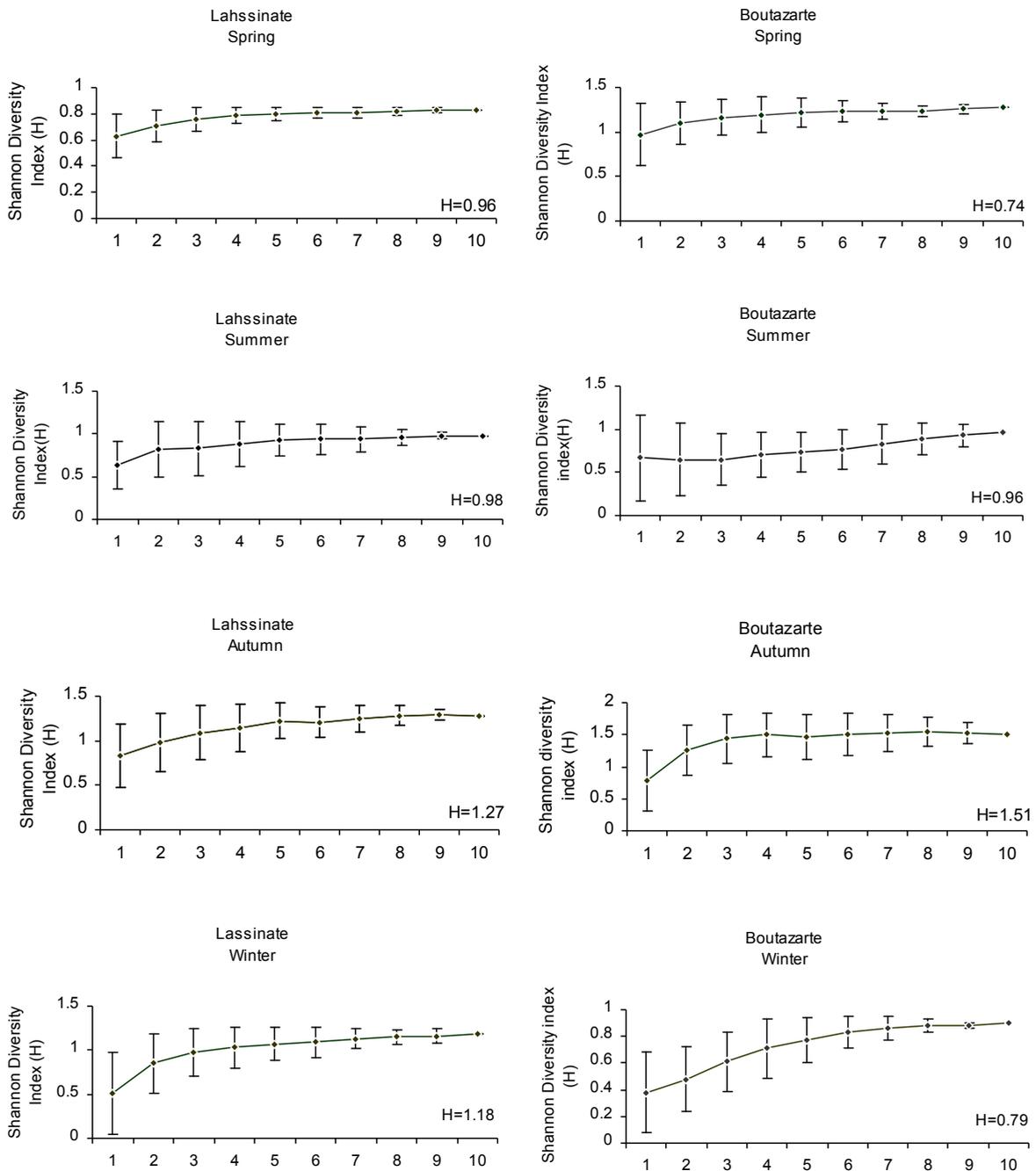


Figure 2.

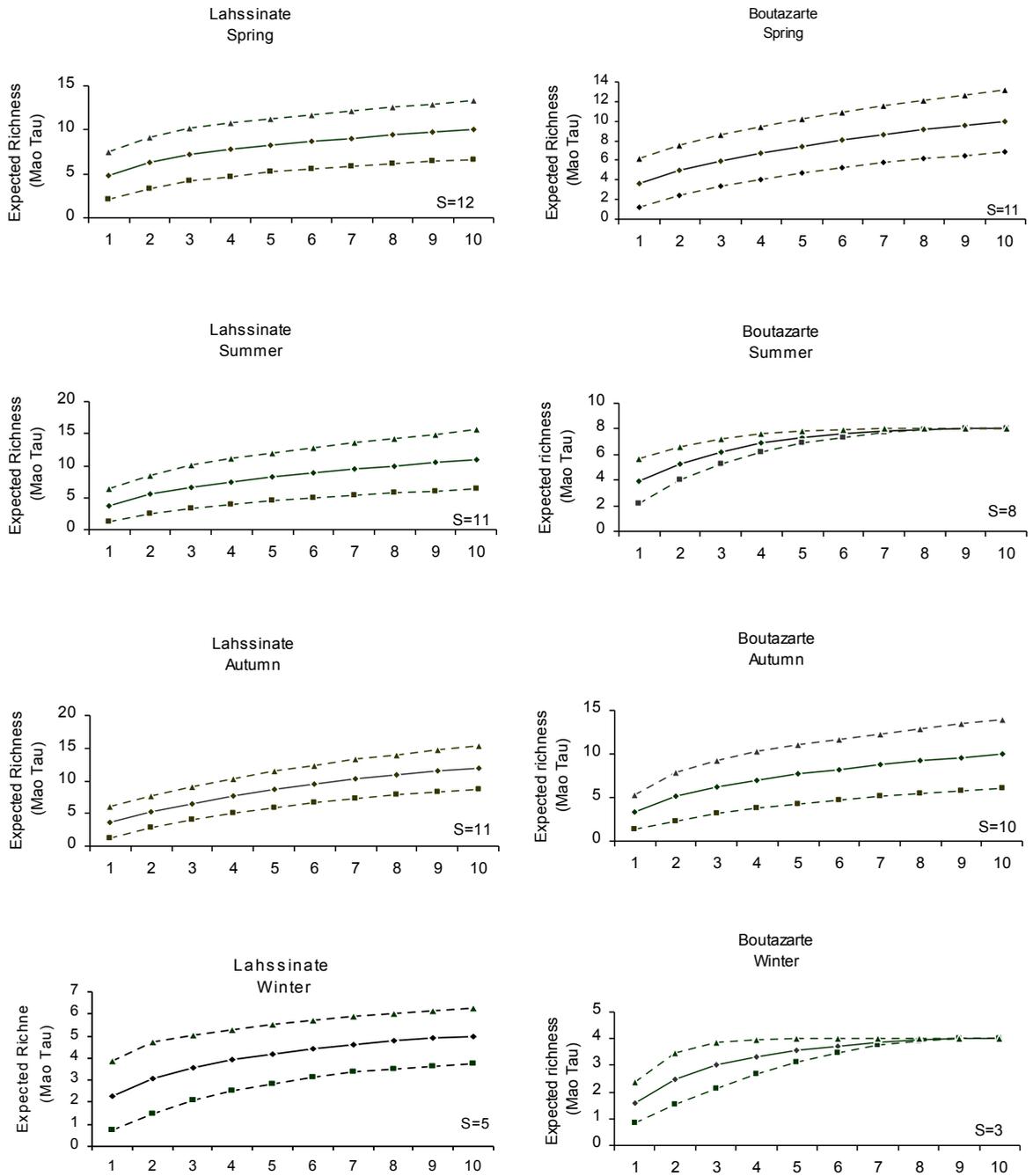


Figure 3

Table 1. Characteristics of the study sites (Boutazarte (Bout) and Lahssinate (Lah)) in the Essaouira argan forest.

<i>Site</i>	<i>Activity Entropy</i>	<i>Distance from coast (km)</i>	<i>Canopy cover %</i>	<i>Litter size (mm)</i>	<i>Type of grounds</i>	<i>physiognomy arganeraie</i>	<i>Average spacing between trees (m)</i>	<i>Height trees average (m)</i>
Bout	medium	6	55	60	Sandy	Arganeraie forest	3-20	7
Lah	important	50	30	40	loamy stony	Arganeraie orchard	5-40	9

Table 2. ANOVA GLM repeated measure test effects of sampling site, season and their interaction effects on ant species richness, abundance, diversity and evenness in the tow considered sites in the Argan forest.

Response variable	Source	df	F	P
Richness (S)	Site	1	2.043	0.157
	Season	3	18.615	0.000
	Season* Site	3	0.422	0.738
Total ant captures (N)	Site	1	18.226	0.000
	Season	3	24.053	0.000
	Season* Site	3	4.802	0.004
Shannon diversity (H)	Site	1	0.196	0.660
	Season	3	5.566	0.002
	Season* Site	3	1.172	0.326
Evenness (E)	Site	1	0.949	0.333
	Season	3	15.069	0.000
	Season* Site	3	1.046	0.378

Table 3. Mean ant species contribution to average dissimilarities (determined by SIMPER) among seasons and study sites and ant species catches (C), percentage (%) and mean abundance in the coastal (Boutazarte) and the semi-continental (Lahssinate) sites in the Moroccan Argan forest.

Subfamilies	Species	Dissimilarity contribution %		Boutazarte		Lahssinate	
		Season	Site	C	Mean abundance	C	Mean abundance
		Myrmicinae	<i>Aphaenogaster praedo</i>	2.25	2.11	42	1.26
	<i>Aphaenogaster ssp.senilis</i>	3.01	3.40	38	1.14	130	1.42
	<i>Aphaenogaster theryi</i>	0.25	0.21	5	0.15	4	0.04
	<i>Messor picturatus maura</i>	0.25	0.25	3	0.09	64	0.70
	<i>Messor vaucheri</i>	1.28	1.43	7	0.21	219	2.39
	<i>Messor capitatus</i>	0.45	0.60	3	0.09	16	0.17
	<i>Monomorium subopacum</i>	42.64	40.05	2263	67.84	4540	49.49
	<i>Crematogaster scutellaris algerica</i>	0.49	0.33	10	0.30	3	0.03
Formicinae	<i>Cataglyphis erigens</i>	0.72	0.56	13	0.39	6	0.07
	<i>Cataglyphis albicans vaucheri</i>	3.87	2.99	200	6.00	40	0.44
	<i>Cataglyphis viatica</i>	1.41	1.33	17	0.51	103	1.12
	<i>Camponotus lateralis</i>	0.96	1.00	5	0.15	68	0.74
Dolichoderinae	<i>Tapinoma simrothi</i>	21.83	23.73	730	21.88	3907	42.59

Table 4

R-values of pairwise (ANOSIM, Analysis of Similarities) comparison of the ant species composition sampled during the four seasons in the littoral and semi-continental sites of study at Essaouira Argan forest.

	<i>Summer</i>	<i>Spring</i>	<i>Autumn</i>
Winter	R ₃ =0.5028	R ₅ =0.5308	R ₂ =0.04791
Summer	-	R ₁ =0.06488	R ₄ =0.321
Spring	-	-	R ₆ =0.4131

R close to zero indicates low dissimilarity while R values closer to 1 indicate high dissimilarity.

For all pairwise ANOSIM tests corresponding p were < 0.001.

CHAPITRE IV

EFFET DE LA PREDATION DES FOURMIS ET DES
FACTEURS ABIOTIQUES SUR MORTALITE DES
LARVES DE *C. CAPITATA*, DANS LA FORET DE
L'ARGANIER AU SOUD OUEST DU MAROC

CHAPITRE IV

EFFET DE LA PREDATION DES FOURMIS ET DES FACTEURS ABIOTIQUES SUR MORTALITE DES LARVES DE *C. CAPITATA*, DANS LA FORET DE L'ARGANIER AU SUD OUEST DU MAROC

Dans le cadre de la recherche sur les implications des fourmis sur les populations de la Cératite dans l'arganeraie, il est indispensable de connaître les fourmis prédatrices potentielles, évaluer l'importance de leur taux de la prédation attribué à chacune d'elles et comprendre les mécanismes du processus de cette interaction. Les données écologiques émanant de cette étude pourraient être d'une grande importance dans le choix des espèces les plus efficaces dans la régulation des populations de la mouche méditerranéenne des fruits. La détermination des espèces responsables de la prédation des larves de la Cératite peut contribuer dans les études biologiques et/ou écologiques et comportementales de base qui sont nécessaires avant toute décision qui sera prise lors de tout programme de lutte biologique envisagé par l'utilisation des ennemies naturelles.

L'objet de cette étude, étant la détermination des espèces prédatrices et de quantifier la mortalité des larves de la Cératite due aux différents facteurs biotiques et abiotiques sous la frondaison des arganiers dans la région d'Essaouira dans deux sites décrits précédemment (cf. Matériels et Méthodes). Sur 260 larves du 3^{ème} stade larvaire prédisposées à tester expérimentalement sous les arbres en période de maturation des fruits de l'arganier. La mortalité des larves comptait pour 47% où deux causes de mortalité majeures ont été identifiées chez les larves : les facteurs abiotiques, essentiellement à la température élevée du sol (22 %), et les facteurs biotiques qui sont dus à la prédation par les fourmis et les araignées (20 %). Quatre espèces de fourmis sont responsables de 94% de prédation des larves de *C. capitata*. *M. subopacum* qui, fourrage activement sous les arbres, était de loin le prédateur le plus efficace par ses piqûres efficaces qui immobilisent rapidement la proie soutenue aussi par sa stratégie de recrutement sur courte distance de ses congénères les plus proches une fois la larve de *C. capitata* est repérée.

This article was downloaded by: [Naamani, Khalid]

On: 27 December 2010

Access details: Access Details: [subscription number 921422507]

Publisher Taylor & Francis

Informa Ltd Registered in England and Wales Registered Number: 1072954 Registered office: Mortimer House, 37-41 Mortimer Street, London W1T 3JH, UK



Biocontrol Science and Technology

Publication details, including instructions for authors and subscription information:

<http://www.informaworld.com/smpp/title~content=t713409232>

Effect of ant predation and abiotic factors on the mortality of medfly larvae, *Ceratitis capitata*, in the Argan forest of Western Morocco

Abderrahim El Keroumi^a; Khalid Naamani^a; Abdallah Dahbi^b; Isabel Luque^c; Ana Carvajal^c; Xim Cerda^c; Raphaël Boulay^{cd}

^a Laboratory of Biotechnologies and Plant Resources Valorisation, Faculty of Sciences Semailia, Marrakesh, Morocco ^b Laboratory ELMAR (Ecologie Littorale et Marine), Cadi Ayyad University, Poly-disciplinary Faculty, Safi, BP, Morocco ^c Estacion Biológica de Donana, CSIC, Seville, Spain ^d Department of Animal Biology, Faculty of Sciences, University of Granada, Granada, Spain

Accepted uncorrected manuscript posted online: 19 April 2010

Online publication date: 19 April 2010

To cite this Article El Keroumi, Abderrahim, Naamani, Khalid, Dahbi, Abdallah, Luque, Isabel, Carvajal, Ana, Cerda, Xim and Boulay, Raphaël (2010) 'Effect of ant predation and abiotic factors on the mortality of medfly larvae, *Ceratitis capitata*, in the Argan forest of Western Morocco', *Biocontrol Science and Technology*, 20: 7, 751 – 762

To link to this Article: DOI: 10.1080/09583151003734651

URL: <http://dx.doi.org/10.1080/09583151003734651>

PLEASE SCROLL DOWN FOR ARTICLE

Full terms and conditions of use: <http://www.informaworld.com/terms-and-conditions-of-access.pdf>

This article may be used for research, teaching and private study purposes. Any substantial or systematic reproduction, re-distribution, re-selling, loan or sub-licensing, systematic supply or distribution in any form to anyone is expressly forbidden.

The publisher does not give any warranty express or implied or make any representation that the contents will be complete or accurate or up to date. The accuracy of any instructions, formulae and drug doses should be independently verified with primary sources. The publisher shall not be liable for any loss, actions, claims, proceedings, demand or costs or damages whatsoever or howsoever caused arising directly or indirectly in connection with or arising out of the use of this material.

RESEARCH ARTICLE

Effect of ant predation and abiotic factors on the mortality of medfly larvae, *Ceratitis capitata*, in the Argan forest of Western Morocco

Abderrahim El Keroumi^a, Khalid Naamani^{a*}, Abdallah Dahbi^b, Isabel Luque^c, Ana Carvajal^c, Xim Cerda^c and Raphaël Boulay^{c,d}

^aLaboratory of Biotechnologies and Plant Resources Valorisation, Faculty of Sciences Semlalia, 40000, Marrakesh, Morocco; ^bLaboratory ELMAR (Ecologie Littorale et Marine), Cadi Ayyad University, Poly-disciplinary Faculty, Route Sidi Bouzid BP 4162–46000, Safi, Morocco; ^cEstacion Biológica de Donana, CSIC, Avenida Americo Vesputio s/n, 41092, Seville, Spain; ^dDepartment of Animal Biology, Faculty of Sciences, University of Granada, Campus de Fuentenueva 18071, Granada, Spain

(Received 7 September 2009; returned 28 October 2009; accepted 26 February 2010)

The Argan *Argania spinosa* (L.) Skeels (Ericales: Sapotaceae) is an endemic and emblematic tree growing in the centre and the southwest of Morocco. Argan fruits are frequently infested by the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* Wied (Diptera: Tephritidae). To date, no control program has been undertaken in the Argan forest. This research is the first investigation of natural mortality factors of *C. capitata* larvae in the Argan forest. The study was conducted at two localities near the city of Essaouira with different climatic conditions. Observations were conducted using 260 late instar larvae which were individually deposited on the ground, under fruiting host trees, where they naturally fall to find a suitable pupation site. Overall, 42% of the larvae died before being able to burrow into the ground, irrespectively of the location. Larval survival and their likelihood of burrowing decreased with increasing ground temperature, as 53% of all the larvae deaths occurred at temperatures over 48°C. However, at lower ground temperature, predation by ants and spiders accounted for 47% of all mortality. Four species of ants carried out 94% of the captures. *Monomorium subopacum* Mayr (Hymenoptera: Formicidae), which frequently forages under Argan trees, was by far the most efficient predator, due to a powerful sting that rapidly immobilizes the prey. Our results suggest that the burrowing performance of larvae is constrained by high thermal conditions and the presence of ant predators at lower temperatures.

Keywords: *Ceratitis capitata*; *Argania spinosa*; ants; predation; biological control

Introduction

In economic terms, the Mediterranean fruit fly or medfly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann 1824), is probably the most important fruit pest among the Tephritidae (Aluja and Mangan 2008). In the Argan forest, *C. capitata* is the sole representative species of the Tephritidae (Naamani 2004). Its destructive capacity is favored by its wide geographical distribution (EPPO 2004), rapid dispersion (Papadopoulos, Carey, Katsoyannos, and Kouloussis 1996; Papadopoulos, Katsoyannos, and Nestle 2003) and adaptation to various climates (Putruelle 1998). This very polyphagous and

*Corresponding author. Email: naamani@ucam.ac.ma

cosmopolitan fly attacks over 300 plant species, of which many are fruit crops (Liquidó, Shinoda, and Cunningham 1991). Medfly larvae feed on fruit pulp, which they exit at the last instar to find a suitable pupation site in the ground. This stage, during which they are no longer protected inside the fruit, is possibly the most risky for flies which are subject to high mortality due to abiotic and biotic factors.

Ants constitute an important component of forest ecosystems (Wilson 1990; Folgarait 1998). Due to their wide distribution, abundance and predominance in many terrestrial biotopes, ants have a substantial ecological impact on the evolution and population dynamics of other sympatric species (Carroll and Janzen 1973; Finnegan 1974; Gotwald 1986; Hölldobler and Wilson 1990). They are a major cause of mortality of many arthropods, including medflies (Carroll and Risch 1990; Way and Khoo 1992; Perfecto and Castineiras 1998; Van Mele, Vayssières, Van Tellingén, and Vrolijk 2007). Pemberton and Willard (1918) reported that the ant *Pheidole megacephala* (Hymenoptera: Formicidae) was responsible for more than 80% of the attacks on immature tephritids in Hawaii. More contemporary authors have also shown that ants are a common predator causing substantial reduction of fruit fly populations (Bateman 1976; Wong, McInnis, Nishimoto, Ota, and Chang 1984; Eskafi and Kolbe 1990; Thomas 1993, 1995; Hodgson, Sivinski, Quintero, and Aluja, 1998; Aluja, Sivinski, Rull and Hodgson 2005). Nevertheless, in spite of their importance as a potential biological control agent (Yang 1982), ants remain relatively underestimated in biological control programs, and many aspects of their impact on fruit pests are still unclear. This is partly due to the fact that too few studies have analyzed their impact on regulating phytophagous populations.

The Argan, *Argania spinosa* L. (Skeels 1911) of the Sapotaceae family is an endemic and emblematic tree of central and southwest Morocco. It covers an area estimated at more than 800,000 ha (Ayad 1989). The Argan is a tree of great ecological and socioeconomic importance, constituting the last barrier against the open desert, which poses a serious threat to Southern Morocco. In the Souss region, especially, the Argan forest is surrounded by large citrus orchards. The medfly frequently infests Argan fruits as a support for larval development (Sacantani 1957). Therefore, the Argan forest may represent an enormous potential reservoir for the proliferation and dissemination of this species to other fruiting plants (Debouzie and Mazih 1999). No study has yet been undertaken to evaluate the success of the *C. capitata* during its biological cycle in the Argan forest biotope and to highlight the potential causes of natural mortality, including ants, which can affect the population dynamics of this species. Our goal is to estimate the success of *C. capitata* larvae in finding a pupation site and quantifying their mortality rate caused by both biotic and abiotic factors. The contribution of the Argan forest myrmecofauna to medfly larval mortality was quantified and behavioral interactions between larvae prey and their predator ants were described.

Material and methods

Field site

Our study was carried out in the Argan forest of Essaouira in Western Morocco (Figure 1), in May, 2006, at the beginning of the Argan maturation season, when the highest number of *C. capitata* can be observed on the fruits in the Arganeraie. This

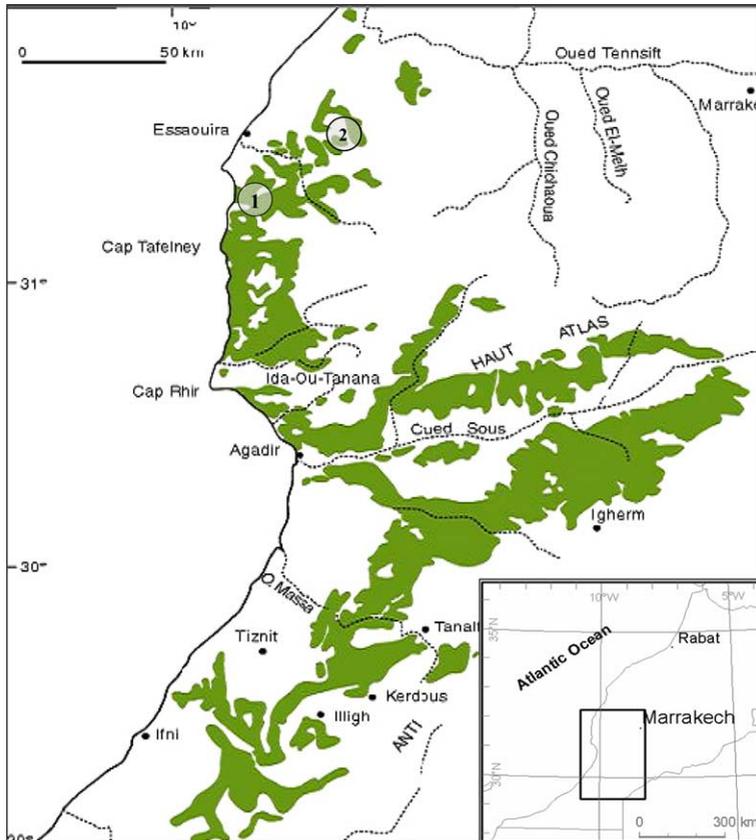


Figure 1. Geographic distribution of the Argan field in the centre and southwest of Morocco with the two field stations near the city of Essaouira: Boutazarte site (1) on the littoral and Lahssinate site (2) in the continent.

region has a pronounced Mediterranean, arid climate with dry, hot summers and relatively cool winters. Precipitations average 300 mm/year, concentrated in the winter.

The study was conducted at two localities about 50 km apart, which differed in terms of their vegetation and distance from the coast. These populations were chosen because they are representative of the Argan forest distribution range. The Boutazarte site, is located 20 km south of Essaouira city on the littoral band and is directly exposed to oceanic influences that reduce year-round variations in temperature. The Argan forest at this locality is relatively dense with 4–8 m high trees every 3–20 m. The understory is composed of sparse woody plants (*Chamaerops humilis* L., *Ziziphus lotus* L.) and cultivated cereals (*Hordeum vulgare* L., *Triticum* spp. L.).

The Lahssinate site, is located 40 km east of Essaouira city and is under semi-continental influence. The sparse forest is composed of 6–10 m high Argan trees separated by gaps of 5–40 m. Vegetation between Argan trees includes olive trees (*Olea europaea*), vines (*Vitis vinifera*), common fig (*Ficus carica* L.) and cactus (*Opuntia ficus indica* Mill.). At both sites litter does not exceed 3–4 cm.

Data collection

Observations were carried out in the two sites from 08:00 to 18:00 h during 2 weeks in late spring 2006, coinciding with the natural peak of emergence of medfly third instar larvae. Third larval instars of *C. capitata* are easily distinguishable (8–9 mm in length, anterior buccal carina and anterior spiracles nearly straight on dorsal of tubule row). Because the larvae used in our experiments were collected just before emergence from infested Argan fruits obtained in the respective study sites we assume their behavior is similar to that of larvae naturally searching for pupation sites. Larvae were deposited on the ground under 10 trees at each location, reproducing the normal exit of the larvae from the fruits and fall to the ground. All trees were of similar size and at least 10 m apart. During the 30 min following the release of the larvae we recorded whether they burrowed or died. Two causes of death were identified: predation by terrestrial arthropods (ants and spiders) and heat shock (when the larva rapidly died after a few convulsions). The time to either event (burrowing, apparent heat shock and predation by arthropod) was also noted, as well as the predator species attacking the medfly. Particular attention was paid to the predatory behavior of the ant *Monomorium subopacum*, this being the main source of biotic mortality. Burrowing success *versus* either cause of mortality was noted in relation to ground temperature, ground texture and sun exposure. Ground temperature was measured with an Electronic thermometer (with Stainless Steel Probe for High-Temp. Sensing – Effective measuring area, 40–50 mm from the tip) at the beginning of each bioassay. Ground texture (sandy, soft, with sand predominance; or argillaceous, hard, with clay predominance) and sun exposure were determined visually by each experimenter before releasing the larvae.

Data analysis

Statistics were conducted using the R software (R Development Core Team 2009). The proportion of larvae that succeeded in burrowing into the ground or that died from heat shock or from an attack by arthropods was compared between field stations by means of a Pearson Chi-square test. Larval survival time was also analyzed as a function of ground texture, sun exposure, ground temperature, field site and tree, using Cox proportional hazards regression model (Crawley 2007). Generalized linear models were then used to test the main effects of ground texture, sun exposure, ground temperature, field site and tree within field site on the probability of burrowing *vs.* death and on death by arthropod attack *vs.* death by heat shock. For proportions, the binomial error distribution and Logit link function were used. For time to burrowing, heat shock and predation by arthropod, the normal error distribution was used with the identity link function.

Results

At both localities, all larvae deposited under Argan trees either rapidly burrowed into the ground or died from heat shock or from an attack by arthropods, but none remained more than 30 min alive on the ground. The probability of either event occurring (burrowing, heat shock or attack by arthropods) was not significantly different between study sites (Table 1; Pearson Chi-square: $\chi^2 = 0.78$, $df = 2$,

Table 1. Main larval fate of *C. capitata* larvae after their experimental release under Argan trees at the Boutazarte site and the Lahssinate site.

	Boutazarte	Lahssinate	Total
Burial	72 (55.38)	79 (61.54)	151 (58.46)
Death by heat shock	31 (23.85)	27 (20.00)	58 (21.92)
Predation by arthropods	27 (20.77)	24 (18.46)	51 (19.62)

Values are of events with percentages in parentheses.

$P=0.678$). Statistical analyses of the effect of ground temperature, sun exposure, ground texture, field station and individual Argan tree on larval survival are listed in Table 2. The Cox model first indicated that survival time decreased significantly with ground temperature and did not depend on other factors. Generalized linear models then provided additional information on factors affecting the probability of and time to death (that is, the probability of not burrowing). The probability of death did not differ between localities or trees within study field station (Table 2; GLM 1). The time to death, irrespective of the cause, differed significantly between trees within site field station, but not between localities. Ground conditions greatly affected the probability of death vs. burrowing. Thus, larvae succeeded in burrowing more frequently and more rapidly on sandy than on argillaceous ground (Probability of success: 68.79 vs. 45.87%, respectively; Time to burrowing: 3.40 ± 0.43 min vs. 8.07 ± 1.38 min (mean \pm SE), respectively). Burrowing was also more frequent in shade than under direct sun exposure (77.55 vs. 36.97%, respectively), although the time until burrowing did not differ significantly according to sun exposure (4.44 ± 0.55 min vs. 5.87 ± 1.33 min (mean \pm SE), respectively). Finally, the probability of death increased significantly with ground temperature (dotted line and filled diamonds in Figure 2). While larval death was recorded at all temperatures, no larvae survived when the ground temperature exceeded 48°C. The time until burrowing was not significantly affected by ground temperature.

The 42% of larvae that did not burrow within 30 min eventually died of two major causes: heat shock (22%) and predation by arthropods (20%). Among the larvae that did not survive, the probability of predation by arthropods decreased significantly with ground temperature and was higher in shade than under direct sun exposure (62.67 vs. 30.30%, respectively). All attacks except one were recorded below 48°C (open triangles in Figure 2), while over this threshold all deaths were due to heat shock. The probability of predation by arthropods did not vary significantly between the Boutazarte and the Lahssinate sites, but varied significantly between trees within each locality. Nor did the probability of predation vary significantly between soft and hard ground.

Ants captured 94% of the larvae that did not burrow into the ground or die from heat shock, whereas spiders attacked the remaining 6%. More than 70% of the attacks occurred during the first 5 min after larvae were released on the ground and, on average, when attacks occurred they were recorded after only 5.90 ± 1.09 min (mean \pm SE; $N=51$). The time to arthropod attack only differed significantly between trees within field stations but not according to type of ground, sun exposure, ground temperature or the field station.

Table 2. Statistical models employed to test the effects of G (ground texture: sandy vs. argillaceous), E (sun exposure: shade vs. sun), T (ground temperature: continuous variable), S (field station: Lahssinate site vs. Boutazarte site) and A(S) (release site: individual Argan tree in study station) on the survival time, the probability of death and the time to death within 30 min.

Model	Response variable	Predictors	χ^2	df	P
Cox' model	Survival time	G	1.10	1	0.29
		E	0.00	1	0.99
		T	36.22	1	<0.0001
		S	2.29	1	0.13
		A(S)	0.01	45	0.75
GLM1 (Binomial error distribution; Logit link function)	Probability of death vs. burrowing	G	14.02	1	<0.001
		E	42.74	1	<0.001
		T	38.29	1	<0.001
		S	0.94	1	0.332
		A(S)	58.87	45	0.058
GLM2 (Normal error distribution; Identity link function)	Time to burrowing	G	16.56	1	<0.001
		E	0.77	1	0.379
		T	2.79	1	0.095
		S	0.37	1	0.541
		A(S)	72.72	44	0.004
GLM3 (Binomial error distribution; Logit link function)	Probability of death by heat shock vs. attack by arthropod	G	0.11	1	0.739
		E	10.06	1	0.002
		T	45.84	1	<0.001
		S	0.98	1	0.322
		A(S)	34.93	18	0.009
GLM4 (Normal error distribution; Identity link function)	Time to attack by arthropod	G	0.14	1	0.713
		E	1.28	1	0.258
		T	0.96	1	0.327
		S	3.23	1	0.072
		A(S)	58.81	16	0.001

Only four ant species were involved in all the attacks on medfly larvae: *Monomorium subopacum*, *Tapinoma simrothi*, *Cataglyphis viatica* and *Messor picturatus maura*. Among these ant species, attacks by *M. subopacum* and *T. simrothi* were by far the most frequent (more than 95% of all the ant attacks), although this differed slightly between localities. Hence, at Lahssinate, *M. subopacum* and *T. simrothi* accounted for 43 and 52% of the attacks, respectively, while at Boutazarte they were responsible for 88 and 8% of the captures, respectively (Yates corrected Chi-square: $\chi^2 = 9.50$, $df = 2$, $P = 0.002$).

Ant species did not react in the same manner after an encounter with a larva. Predation efficiency of *M. subopacum*, which could be defined as the probability of a worker having discovered a larva corresponding to an attack and a capture, was clearly higher than that of *T. simrothi* (Figure 3; Yates Chi-square: $\chi^2 = 12.1$, $df = 1$, $P = 0.005$). Indeed, *T. simrothi* workers attacked only 56% of the larvae they discovered ($N = 25$), whereas *M. subopacum* foragers attacked almost all the larvae

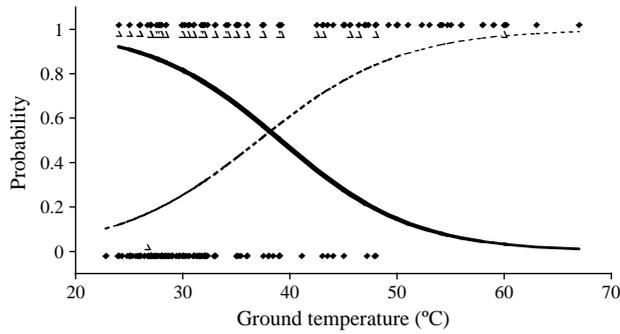


Figure 2. The fate of *C. capitata* larvae as a function of ground temperature below Argan trees. Filled diamonds show the observed fate for all fly larvae (1 – death, top of graph; 0 survival, bottom of graph). The respective GLM predicted values (dotted line) show that the probability of death increases significantly with ground temperature. Open triangles show the observed fate of fly larvae due to predation by arthropods (1 – death, top of graph; 0 escape, bottom of graph) vs. other events (0). The GLM predicted values (plain line) indicate that the probability of predation by arthropods decreases with temperature.

they encountered (97%, $N=33$). Six encounters were observed between medfly larvae and other arthropods (other than *M. subopacum* and *T. simrothi*), giving rise to an attack in five cases.

Detailed behavioral observations indicated that numerous workers of *M. subopacum* and *T. simrothi* foraged under Argan trees. Workers seemed to forage haphazardly and to detect larvae by antennal contact. *M. subopacum* responded almost immediately, seizing the larva in its mandible and stinging it. Larvae sometimes got free of ants by jumping aside, but were often caught and stung again. Fights never lasted more than 4 min and always resulted in the immobilization of the larva. Thereafter, the *M. subopacum* worker temporarily released its prey and recruited up to 20 nestmates to help transport it to the nest. In the case of *T. simrothi*,

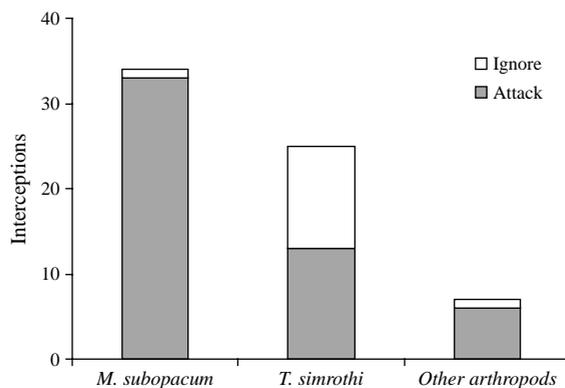


Figure 3. Number of attacks of medfly larvae after being discovered by *Monomorium subopacum*, *Tapinoma simrothi* and other arthropods.

whose workers lack a sting, they had to immobilize their prey by multiple bites. This strategy, however, was much less efficient, and *C. capitata* larvae often succeeded in escaping.

Discussion

The results of this study showed that the mortality of *C. capitata* larvae deposited on the ground under Argan host trees in the area of Essaouira is due to biotic and abiotic factors. Searching for a suitable site for pupation in the ground constitutes the most risky step in the development of *C. capitata* larvae. According to our observations, more than half of the larvae deposited on the ground at both sites succeeded in burrowing. However, larval success depended on environmental factors. On sandy ground, larvae gained protection more quickly than on argillaceous ground. In the latter case, larvae had to spend more time burrowing, which increased the probability of being encountered by a predator. A similar result was found by Aluja et al. (2005) in the Mexican fruit fly *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae), whose time until burrowing varies between populations according to the abundance of organic matter.

Our results also indicate that the possibility of burrowing depends on the risk of death by heat shock or predation, as suggested by Thomas (1995). According to this author, at low predation pressure, larvae spend more time (up to 1 h) searching for the best pupation site than when predation pressure is high. In our study, larvae either burrowed within 5 min or, most often, they died from heat or predation. Therefore, rapid burrowing behavior is probably a response to the risks of predation and other environmental pressures. Even after burrowing, however, medfly larvae and pupae can still be subject to other ground predators. Eskafi and Kolbe (1990) found 34 and 47% mortality in coffee and citrus orchards of *C. capitata* pupae caused by ground predators. This high predation rate was mostly due to eight species of rove beetles and other coleopterans.

In addition to ground texture, two abiotic factors increased larval death under host trees. The major convulsions shown by medfly larvae suggests ground temperature and the exposure to solar rays induced a thermal stress that caused larval dehydration. Both factors have already been reported as main causes of mortality of tephritid immature stages (Serit and Tan 1990; Hennessey 1994; Thomas 1995; Urbaneja et al. 2006). In our study, when ground temperature exceeded 48°C, larval death was in fact certain, irrespective of ground texture; in a laboratory study Gazit, Rossler, Wang, Tang, and Lurie (2004) observed that at 48°C all (300 individuals) the third instar larvae died within 15 min. Interestingly, low temperatures are also known to induce mortality, not only of the larvae, but also of the nymphs (Eskafi and Fernandez 1990; Serit and Tan 1990; Urbaneja et al. 2006). The result of our experiment adds to these studies, suggesting that extreme temperature could be a major mortality factor for exposed larvae, especially in arid climates. Once burrowed, larvae may still die from desiccation or heat shock although ground temperature probably decreases rapidly with depth from ground surface.

At lower temperatures, predation by arthropods was the main source of mortality. Overall, ants caused 20% of the total mortality of the *Ceratitidis* larvae under Argan trees. Two species, *M. subopacum* and *T. simrothi* were responsible for

the majority of captures. However, the former was much more efficient than the latter. First, *M. subopacum* is one of the most abundant species under Argan trees (El Keroumi unpublished data), allowing a rapid discovery of prey. Second, this species is an important predator that systematically responds to prey detection by an attack (this study). Third, like the majority of the Myrmicinae ants, *M. subopacum* has a powerful venom that contains a complex mixture of 17-carbon alkaloids (Jones, Zottig, Robertson, and Snelling 2003) able to immobilize larvae in a few seconds. By contrast, *T. simrothi* lacks venom and often 'loses' the prey. In effect, this species is known mostly as an aphid-tender ant that rears Homoptera on plants to collect their honeydew. *C. viatica*, however, is an omnivorous, large-size species that is certainly capable of easily transporting *C. capitata* larvae. Its weak contribution in larval predation may be because *Cataglyphis* are mostly scavengers that rarely capture prey alive. They prefer to forage in sunny open gaps rather than in tree shade, which reduce their chances of finding the prey under Argan trees. Similarly, *Messor picturatus maura* is a granivorous species that forages in open habitats (Cagniant and Espadaler 1998), mostly among trees, which explains why it was responsible for only 4% of the predation. Overall, these results confirm previous findings in Hawaii and Guatemala orchards, where several ants (*P. megacephala*, *S. geminata*, *Linepithema humile*) were identified as serious predators of various fruit flies (Pemberton and Willard 1918; Wong et al. 1984; Eskafi and Kolbe 1990). Ants are also responsible for predation on larvae of other Tephritidae, such as *Anastrepha* spp. in Mexico (Aluja et al. 2005), the apple fruit fly *Rhagoletis pomonella* and the olive fly *Bactrocera oleae* (Allen and Hagley 1990; Bressan-Nascimento 2001; Orsini, Kent, Karen, and Erik 2007).

Biotic and abiotic factors of mortality, such as thermal stress and predation pressure, could induce adaptations of larval behavior to reduce mortality risks. However, anti-predator behaviors of phytophagous immature stages, such as tephritid fruit flies, are poorly known compared to adults (White 2000). An important means of escaping predation could be to adapt the pupation rhythm to avoid hours of maximum ground temperature, on the one hand, and maximum predator activity on the other hand. Future studies should include nocturnal patterns of larval emergence from fruit and the role of birds in predation. According to our observations, ants played an important role in predation of *C. capitata* larvae under Argan trees. The proportion of attacked larvae was different between the two study sites. While ant population structure, their specific richness and their abundance in each biotope seem to be preeminent factors explaining their contribution in larvae predation under trees, *M. subopacum* appears to be the most effective ant species in predation. This characteristic can justify its interest as a potential agent in a possible biological control program. This predator species, which seems to be well adapted in the field under trees, is likely to play a key role in the regulation of *Ceratitis* populations in the Argan forest, as in the neighboring citrus orchards. The conservation of habitat favorable to *M. subopacum* and the periodic release of colonies in the Argan forest could potentially increase its contribution to predation of kmedfly larvae. In depth studies on the ecology, behavior and structure of ant populations in the Argan forest will be important to biological and integrated pest management of this fruit fly in this region of Morocco.

Acknowledgements

We thank Professor J.H. Delabie (Itabuna, Brazil) and Professor H. Cagniant (Toulouse, France) for ant identification and Dr A. Bakri (Marrakech, Morocco), and two anonymous reviewers for helpful comments on a previous version of this article. We were assisted by Mrs Jacqueline Minett for English editing and by Mr David Aragones for illustrations and figures. This work was funded by Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI – PCI program, Moroccan-Spanish cooperation projects A3478/05 and A/4774/06). It was conducted with the authorization of the Essaouira Directorate of Waters and Forests.

References

- Allen, W.R., and Hagley, E.A. (1990), 'Epigeal Arthropods as Predators of Mature Larvae and Pupae of the Apple Maggot (Diptera: Tephritidae)', *Environnemental Entomology*, 19, 309–312.
- Aluja, M., and Mangan, R.L. (2008), 'Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) Host Status Determination: Critical Conceptual, Methodological, and Regulatory Considerations', *Annual Review of Entomology*, 53, 473–502.
- Aluja, M., Sivinski, J., Rull, J., and Hodgson, P.J. (2005), 'Behavior and Predation of Fruit Fly Larvae (*Anastrepha* spp.) (Diptera: Tephritidae) after Exiting Fruit in Four Types of Habitats in Tropical Veracruz, Mexico', *Environnemental Entomology*, 34, 1507–1516.
- Ayad, A. (1989), Présentation générale de l'arganeraie. Formation forestière continue, thème «L'arganier», Station de Recherches Forestier Agadir, 13–17 mars. pp. 9–17.
- Bateman, M.A. (1976), 'Fruit Flies', in *Studies in biological control*, ed. V.L. Delucchi, Cambridge, UK: Cambridge University Press, pp. 11–49.
- Bressan-Nascimento, S. (2001), 'Emergence and Pupal Mortality Factors of *Anastrepha obliqua* (Macq.) (Diptera: Tephritidae) Along Fruiting Season of Host *Spondia dulcis* L.', *Neotropical Entomology*, 30, 207–215.
- Cagniant, H., and Espadaler, X. (1998), 'Le genre *Messor* au Maroc (Hymenoptera: Formicidae)', *Annales de la Société Entomologique de France*, 33, 419–434.
- Carroll, C.R., and Janzen, D.H. (1973), 'Ecology of Foraging by Ants', *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 231–257.
- Carroll, C.R., and Risch, S. (1990), 'An Evaluation of Ants as Possible Candidates for Biological Control in Tropical Annual Agroecosystems', in *Agroecology: Researching the Ecological Basis for Sustainable Agriculture*, ed. S.R. Gliessman, New York: Springer Verlag, pp. 30–46.
- Crawley, M.J. (2007), *The R Book*, Chichester, England: Wiley.
- Debouzie, D., and Mazih, A. (1999), 'Argan (Sapotaceae) Trees as Reservoirs for Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) in Morocco', *Environmental Entomology*, 28, 53–60.
- EPP0 (2004), *European and Mediterranean plant protection organization*, Distribution maps of quarantine pests for Europe *Ceratitis capitata*. http://www.eppo.org/WORLDWIDE/RPPOs/oepp_eppo.htm
- Eskafi, F.M., and Fernandez, A. (1990), 'Larval and Pupal Mortality of Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) from Interaction of Soil, Moisture and Temperature', *Environmental Entomology*, 19, 1666–1670.
- Eskafi, F.M., and Kolbe, M.M. (1990), 'Predation on Larval and Pupal *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) by the Ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) and other Predators in Guatemala', *Environmental Entomology*, 19, 148–153.
- Finnegan, R.J. (1974), 'Ants as Predators of Forest Pests', *Entomophaga*, 7, 53–59.
- Folgarait, P.J. (1998), 'Ant Biodiversity and Its Relationship to Ecosystem Functioning: A Review', *Biodiversity and Conservation*, 7, 1221–1244.
- Gazit, Y., Rossler, Y., Wang, S., Tang, J., and Lurie, S. (2004), 'Thermal Death Kinetic of Egg and Third Instar Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae)', *Economic Entomology*, 97, 1540–1546.
- Gotwald, W.H. (1986), 'The Beneficial Economic Role of Ants', in *Economic Impact and Control of Social Insects*, ed. S.B. Vinson, New York: Praeger, pp. 290–313.

- Hennessey, M.K. (1994), 'Depth of Pupation of Caribbean Fruit Fly in Soils in the Laboratory', *Environnemental Entomology*, 23, 1119–1123.
- Hodgson, P.J., Sivinski, J., Quintero, G., and Aluja, M. (1998), 'Depth of Pupation and Survival of Fruit by (*Anastrepha* spp.: Tephritidae) Pupae in a Range of Agricultural Habitats', *Environmental Entomology*, 27, 1310–1314.
- Hölldobler, B., and Wilson, E.O. (1990), *The Ants*, Harvard, MA: Harvard University Press Cambridge.
- Jones, T.H., Zottig, V.E., Robertson, H.G., and Snelling, R.R. (2003), 'The Venom Alkaloids from some African *Monomorium* Species', *Journal of Chemical Ecology*, 29, 2721–2727.
- Liquido, N.J., Shinoda, L.A., and Cunningham, R.T. (1991), 'Host Plants of the Mediterranean Fruit fly (Diptera: Tephritidae): An Annotated World Review', *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America*, 77, 1–52.
- Naamani, K. (2004), Étude de l'Entomofaune de l'Arganier (*Argania spinosa* (L). Skeels) et de la bio-écologie de son ravageur *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptère: Tephritidae) dans la région d'Essaouira (Maroc). Thèse de Doctorat. *Département de Biologie, Faculté des Sciences Semlalia, Marrakech*, pp. 223.
- Orsini, M.O., Kent, M.D., Karen, R.S., and Erik, H.N. (2007), 'Mortality of Olive Fruit Fly Pupae in California', *Biocontrol Sciences and Technology*, 17, 1360–0478.
- Papadopoulos, N.T., Carey, J.R., Katsoyannos, B.I., and Kouloussis, N.A. (1996), 'Overwintering of the Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) in Northern Greece', *Annals of the Entomological Society of America*, 89, 526–534.
- Papadopoulos, N.T., Katsoyannos, B.I., and Nestle, D. (2003), 'Spatial Autocorrelation Analysis of a *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) Adult Population in a Mixed Deciduous Fruit Orchard in Northern Greece', *Environmental Entomology*, 39, 319–326.
- Pemberton, C.E., and Willard, H.F. (1918), 'A Contribution to the Biology of Fruit-Fly Parasites in Hawaii', *Agricultural Research*, 15, 419–465.
- Perfecto, I., and Castineiras, A. (1998), 'Deployment of the Predaceous Ants and Their Conservation in Agroecosystems', in *Conservation Biological Control*, ed. P. Barbosa, New York: Academic Press, pp. 269–289.
- Putruelle, M.T.G. (1998), Estudios bioecológicos de *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae): influencia de la temperatura sobre el estado larvario, dinámica poblacional y validación de un modelo epidemiológico para predecir su fenología. PhD Thesis. Dep Produccion Vegetal, ETSIA. Universidad Politécnica de Valencia. 200 pp.
- R Development Core Team (2009), *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Sacantanis, K.B. (1957), 'La forêt d'arganier le plus grand foyer de *Ceratitis capitata* Wied connu au monde', *Bulletin du Laboratoire d'Entomologie Agricole. Filippo Silvestre, Portici*, 15, 1–53.
- Serit, M., and Tan, K.H. (1990), 'Immature Life Table of a Natural Population of *Dacus dorsalis* in a Village Ecosystem', *Tropical Pest Management*, 36, 305–309.
- Thomas, D.B. (1993), 'Survivorship of the Pupal Stages of the Mexican Fruit Fly *Anastrepha ludens* (Loew) (Diptera: Tephritidae) in an Agricultural and a Non-Agricultural Situation', *Economic Entomology*, 28, 350–362.
- Thomas, D.B. (1995), 'Predation on the Soil Inhabiting Stages of the Mexican Fruit Fly', *Southwestern Entomologist*, 20, 61–71.
- Urbaneja, A., Garcia-Mari, F., Tortosa, D., Navarro, C., Vanaclocha, P., and Castanera, P. (2006), 'Influence of Ground Predators on the Survival of the Mediterranean Fruit Fly Pupae, *Ceratitis capitata*, in Spanish Citrus Orchards', *BioControl*, 51, 611–626.
- Van Mele, P., Vayssieres, F., Van Tellingen, E., and Vrolijk, J. (2007), 'Effects of an African Weaver Ant, *Oecophylla longinoda*, in Controlling Mango Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) in Benin', *Journal of Economic Entomology*, 100, 695–701.
- Way, M.J., and Khoo, K.C. (1992), 'Role of Ants in Pest Management', *Annual Review of Entomology*, 37, 479–503.
- White, I.M. (2000), 'Morphological Features of the Tribe Dacini (Dacinae): Their Significance to Behavior and Classification', in *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*, eds. M. Aluja and A. Norrbom, Boca Rato, FL: CRC Press, pp. 505–533.

- Wilson, E.O. (1990) *Success and Dominance in Ecosystems: The Case of the Social Insects*, Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany, 104 pp.
- Wong, T.T.Y., McInnis, D.O., Nishimoto, J.I., Ota, A.K., and Chang, V.C.S. (1984), 'Predation of the Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) by the Argentine Ant (Hymenoptera: Formicidae) in Hawaii', *Journal of Economic Entomology*, 77, 1454–1458.
- Yang, P. (1982), 'Biology of the Yellow Citrus Ant, *Oecophylla smaragdina* and its Utilization against Citrus Insect Pests', *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 3, 102–105.

CHAPITRE V

ETUDE DES RYTHMES D'ACTIVITE DE *MONOMORIUM*
SUBOPACUM (FORMICIDAE) ET CELUI DE
L'EMERGENCE DES LARVES DE LA MOUCHE DES
FRUITS *CERATITIS CAPITATA* (TEPHRITIDAE) AU
LABORATOIRE ET SUR LE TERRAIN DANS
L'ARGANERAIE DE LA REGION D'ESSAOUIRA

CHAPITRE V

ETUDE DES RYTHMES D'ACTIVITE DE *MONOMORIUM SUBOPACUM* (FORMICIDAE) ET DE L'EMERGENCE DES LARVES DE LA MOUCHE DES FRUITS *CERATITIS CAPITATA* (TEPHRITIDAE) AU LABORATOIRE ET SUR LE TERRAIN

L'étude de la diversité et de la dynamique de la phénologie saisonnière des peuplements de fourmis dans l'arganeraie et la quantification de leur taux de prédation sur les larves de la Cératite sous les arganiers a permis la mise au point de l'importance de *M. subopacum* laquelle a montré sa dominance écologique et son efficacité dans la prédation d'une importante population de larves de la mouche *C. capitata*. Dans le but d'approfondir la recherche sur les applications et la contribution de cette espèce dans le contrôle biologique, nous étions amené à aborder l'étude des rythmes d'activité des ces espèces antagonistes dans le but de visualiser les moments de rencontre entre le prédateur et la proie, déterminer le degré de leur synchronisation et les facultés d'adaptation afin de démontrer les éléments interactifs qui interviennent dans ce processus et s'assurer d'un meilleur contrôle des population de la Cératite. L'organisation des rythmes circadiens du *M. subopacum* et celui de l'émergence des larves de la Cératite sont traitées dans ce chapitre, car l'étude de cette organisation serait d'une grande importance et doit être prise en considération dans tout programme de lutte biologique impliquant *M. subopacum*.

**Recherche sur la synchronisation du rythme d'émergence des larves de
Ceratitis capitata (Tephritidae) et celui de l'activité de son prédateur
Monomorium subopacum (Formicinae) dans l'arganeraie (Maroc)**

Abderrahim El Keroumi^a, Khalid Naamani^a, Xim Cerdà^c, Raphaël Boulay^{c,d} and Abdallah Dahbi^b

^aLaboratory of Biotechnologies, Biochemistry, Valorisation and Protection of Plants, Cadi Ayyad University, Faculty of Sciences Semlalia, Marrakesh, Morocco.

^bELMAR Laboratory, Cadi Ayyad University, Polydisciplinary Faculty, Safi, Morocco.

^cEstacion Biológica de Doñana, CSIC, Seville, Spain.

^dDepartment of Animal Biology, University of Granada, Granada, Spain

Corresponding author:

Abderrahim El Keroumi, Laboratory of Biotechnologies, Biochemistry, Valorisation and Protection of Plants, Faculty of Sciences Semlalia, P.B: 2390, Marrakesh 40000, Morocco

Email: kabderahim@gmail.com

Tel: 00 (212) 68 58 89 73

Fax: 00 (212) 5 24 43 74 12

Résumé

L'étude des relations comportementales entre la fourmi prédatrice *Monomorium Subopacum* et la larve proie de la Cératite, revêt une importance significative dans la compréhension de la relation entre ces 2 espèces antagonistes et de l'organisation de leurs niches temporelles et spatiales. La présente étude vise à mettre en évidence les rythmes circadiens d'activité de *M. subopacum* et la dynamique d'émergence des larves de la Cératite à l'échelle du nycthémère dans l'arganeraie de la région d'Essaouira. L'émergence des larves a été suivie sur le terrain (conditions naturelles) et au laboratoire dans les conditions constantes de température et de photopériode. Le rythme d'activité des fourmis quand à lui été analysé sur le terrain.

Les résultats ont montré qu'en photopériode naturelle, l'émergence des larves présente un rythme unimodal. En condition de lumière ou d'obscurité continues, le rythme est relativement perturbé. Ces perturbations paraissent plus accentuées en lumière continue, mais dans les deux cas la rythmicité d'émergence est maintenue, ce qui évoque la composante endogène du rythme. Quant à l'activité de *M. Subopacum*, les résultats recueillis montrent un rythme d'activité bimodal avec un pic principal à la levée du jour et un deuxième moins important en fin d'après midi.

Par ailleurs, la concordance entre la phase principale de fourragement de *M. subopacum* et la phase de l'émergence des larves illustre le rôle de ce chevauchement temporel dans l'activité des deux espèces comme une adaptation évolutive qui organise dans le temps la relation de prédation. Une interdépendance proie/prédateur pourrait expliquer l'existence de la synchronisation spatio-temporelle des rythmes circadiens de l'activité des deux espèces antagonistes sous les arbres d'arganiers.

Mots clés : Rythme circadien - Emergence de larve - *M. Subopacum* - Arganier - *Ceratitis capitata* - Maroc.

Abstract:

The study of the behavioral relationships between *Monomorium subopacum* predator ant and Ceratite larva prey is of significant importance in understanding the relation between these antagonistic species and the organization of their temporal and spatial niches. This study aims to highlight the circadian rhythm activity of *M. subopacum* and *Ceratitis capitata* larva emergence from argan fruit across nycthemeron in argan forest of Essaouira region. The emergence of the larvae was monitored in the field (natural conditions) and in the laboratory under constant temperature and photoperiod conditions; however, ant activity rhythm was analyzed in the field. In natural photoperiod, the larval emergence showed a unimodal activity rhythm. Nevertheless, under continuous light and darkness conditions, larval emergence rhythm was relatively disturbed ever more when it was exposed to continuous light than under darkness. But the rhythmic trend in the rate of emergence was kept during the nycthemeron evoking the endogenous component of its nature. The results showed that *M. Subopacum* was of bimodal rhythmic activity with a main peak at dawn and a second smaller one in late afternoon. Moreover, the correlation between the main phase foraging activity of *M. subopacum* and Ceratite larval emergence highlights the role of the time overlap in the activity of both species as an evolutionary adaptation that holds over time the relationship of predation. Interdependence prey/predator could explain the existence of spatio-temporal synchronization of circadian rhythms in the activity of the two antagonistic species.

Key words: Circadian rhythm - Larva emergence - *M. Subopacum* – Argan tree - *Ceratitis capitata* - Morocco

Introduction

Sous l'action des contraintes écologiques, en l'occurrence les variations périodiques des facteurs de l'environnement (alternance jour/nuit et cycles associés), les êtres vivants ont développé des phases d'activité et de repos impliquant les adaptations comportementales, physiologiques et écologiques. Théoriquement, l'organisation temporelle du rythme chez les organismes, constitue un élément important dans la structure des communautés et une composante principale dans la coexistence et des interactions proies/prédateurs (Richards 2002, Wiens *et al.*, 1986). Bien que l'organisation des différentes tranches du temps d'activité chez les organismes n'a pas fait l'objectif principal des études écologiques des communautés, plusieurs recherches ultérieures ont montré la signification écologique de cette organisation temporelle, essentiellement dans les associations proie/prédateur (Kenagy, 1973, Kunz, 1973), et chez les espèces sympatriques compétitrices (Alanara *et al.* 2001, Fenn & MacDonald, 1995). Les rythmes circadiens de l'activité représentent de ce fait, une dimension principale qui doit être prise en compte dans l'analyse des interactions trophiques intra et interspécifiques. Une activité synchrone (entraînant une bonne coïncidence phénologique) apparaît comme une condition de base dans le fonctionnement des associations proie-prédateur et dont la prise en considération dans les programmes de lutte biologique revêt une importance indéniable. En effet, la coïncidence temporelle s'avère aussi nécessaires que la coïncidence spatiale pour comprendre la rencontre et la synchronisation des activités entre le ravageur et son ennemi naturel. En effet, avec l'aide des données sur la dynamique de populations de ces derniers, l'étude et l'identification de leurs caractéristiques écologiques, leur rythme biologique et les interactions entre les espèces et leur milieu et les conséquences sur la structuration des populations, est très souhaitable à connaître et constitue une condition incontournable pour la réussite des programmes de contrôle biologique des ravageurs. L'identification des rythmes circadiens permet de fournir les données nécessaires sur les périodes journalières d'activité, la détermination des moments de vulnérabilité des ravageurs cibles et par conséquent le temps convenable de traitement approprié afin d'accroître son efficacité et rationaliser sa gestion. Appréhender les paramètres qui caractérisent l'organisation des rythmes biologiques des espèces dans l'installation des projets de contrôle biologique, permettrait également la réduction des coûts en diminuant les quantités nécessaires d'agents de lutte lors des périodes de faible activité et de prévenir les moments de développement des résistances aux traitements appliqués, ou prévoir un programme étendu de lutte pour augmenter l'efficacité, garantir le contrôle et préserver les organismes auxiliaires dans l'écosystème.

Le rôle des rythmes circadiens d'activité dans le fonctionnement et l'évolution des peuplements des espèces sympatriques, a été souligné dans différents systèmes biologiques (Daan, 1981). Chez la mouche des fruits *Dacus tryoni* (Diptera : Tephritidae) par exemple, les rythmes circadiens sont à la base de la synchronisation de l'activité sexuelle des individus, ce qui augmente la probabilité de rencontre entre les partenaires (Hawking, 1993 ; Theron, 1984). Le rôle de ces rythmes d'activité a été évoqué également dans les relations de compétition (Schoener, 1974 ; Pianka, 1978), dans les interactions proies-prédateurs et insectes pollinisateurs de divers plantes (Curio, 1976 ; Daan, 1981). Cependant, si l'aspect causal des rythmes d'activité a fait l'objet de nombreuses recherches en chronobiologie, leur aspect fonctionnel à l'échelle de la communauté reste peu étudié. Probablement, il fera l'objet de préoccupations futures du fait de son importance dans la caractérisation des interactions entre les organismes et leur rôle dans les écosystèmes comme le prouvent les investigations assez récentes en chronobiologie (Pahl-Wostl, 1990 ; Mitchell et Arthur, 1990).

Le rythme d'activité chez les organismes est généralement d'origine endogène régulé par l'horloge biologique, elle-même entraînée par un signal externe lui permettant d'anticiper le contrôle des événements qui caractérisent l'environnement. Le signal peut être un synchronisateur d'origine abiotique comme la température, le photopériodisme, l'humidité ou tout autre facteur du milieu qui peut déterminer les heures de l'activité de fourragement des espèces d'un biotope déterminé. Le signal qui déclenche l'expression rythmique peut être aussi d'origine biotique comme la compétition entre espèces qui exploitent les mêmes ressources du milieu tel est le cas des fourmis dominantes et subordonnées qui fourragent le plus souvent à des heures différentes pour éviter des compétitions conflictuelles (Baroni Urbani et Aktac, 1981 ; McCluskey, 1987, Cros *et al.* 1997 ; Cerda *et al.*, 1997). Cette activité du rythme des fourmis pourrait faire l'objet d'une réponse à la disponibilité d'une ressource alimentaire, tel est le cas d'*Ectatomma ruidum* qui fourrage dans les conditions naturelles de la forêt néotropicale humide de la Guadeloupe. Les ouvrières spécialisées de cette espèce sortent de leur nid quelques dizaines de minutes avant la tombée du jour, alors que leurs congénères le regagnent en masse. Elles se dirigent vers les orchidées sauvages ne possédant pas la fonction d'attirer les insectes pollinisateurs, mais sont porteuses d'organes sécréteurs de nectar extra floral distribué sur les feuilles, les bourgeons ou les fruits dont la sécrétion augmente brusquement en fin de journée. Les fourmis ouvrières, participant dans la protection de la plante contre les ravageurs et éventuellement dans la pollinisation, sont fidèles pendant plusieurs jours à la même orchidée et se trouvent présentes de façon rythmique à la tombée de la nuit (Passera et Aron, 2005).

Sous les arbres d'arganier, la disponibilité des larves de la Cératite comme proies pourrait être conçue comme un signal qui régule le fourragement des fourmis en la même période de la journée, et constitue un facteur de succès de rencontre entre la proie et le prédateur. Cette concordance aura un impact direct dans le contrôle de la relation trophique et peut fournir un fondement écologique de base qui pourrait justifier la coïncidence phénologique entre les deux antagonistes. La nécessité de prendre en compte les rythmes biologiques de l'activité journalière dans les interactions des espèces a été soulignée par Chambers (1977) et Vinson (1981) comme facteur qui peut avoir des répercussions sur la structure des populations (structure génétique, spatiale, etc.). Cependant, ce champ d'investigation reste peu étudié probablement à cause de la difficulté des études chronobiologiques qui demandent un suivi en continu sur plusieurs jours, de l'activité des espèces aussi bien sur le terrain qu'au laboratoire. En l'occurrence, dans la forêt d'arganier, aucune donnée n'est disponible jusqu'à nos jours, concernant l'analyse des rythmes d'activité des fourmis et la dynamique d'émergence des larves. L'objectif de notre présent travail, vise à la mise en évidence du rythme circadien de fourragement des fourmis de *M. subopacum* et celui de la dynamique de l'émergence des larves de *C. capitata* qui se développent dans le mésocarpe des fruits de l'arganier. La caractérisation et l'analyse du rythme de l'émergence des larves matures (L3) de la Cératite, la détermination de la nature interne ou externe de leur organisation temporelle d'émergence ainsi que la concordance de son rythme circadien avec celui de l'activité de *M. subopacum*, permettra la compréhension de la signification écologique de l'interaction entre ces deux espèces et de fournir plus de données sur l'utilité et le succès de *M. subopacum* dans le contrôle des populations de *C. capitata*.

Matériels et Méthodes

1. Site d'étude

Les arganiers sous lesquels on a effectué le suivi ont été choisis dans le site de Boutazarte, lieu représentatif de l'arganeraie de la région. Il est situé sur la bande littorale de l'arganeraie d'Essaouira à 16 km à vol d'oiseau au sud de la ville d'Essaouira (N : 31 00219°, W : 009 67 397°) à une altitude de 89m et éloigné du littoral d'une dizaine de km. Cette zone est caractérisée par un climat de type Méditerranéen semi-aride à hiver tempéré (Emberger, 1955), avec une période hivernale humide et froide entre les mois de septembre à mars et une période estivale sèche et chaude le reste de l'année. Les précipitations caractérisées par une forte variabilité inter-annuelle (Peltier, 1982), enregistrent une moyenne de 300 mm/an, dont celles maximales sont situées entre les mois de novembre et février. Le mois le plus froid et humide est

celui de janvier et le mois le plus chaud est en août. L'importante humidité relative dépassant toujours 75% (Bellichi 1998 ; Delannoy, 1980), caractérise cette bande littorale. Le sol est essentiellement sableux, avec souvent des cultures annuelles d'orge. Le sous-bois est très diversifié en plantes annuelles abondantes surtout au printemps, ce qui l'expose à un pâturage saisonnier intense. L'Arganeraie est une mosaïque de pieds à cime plus ou moins haute avec une formation de type arganeraie-forêt en certains endroits, en d'autres, la forêt est claire, et forme localement des associations avec le thuya, *Tetraclinis articulata* (Vahl), *Ceratonia siliqua*, et *Olea maroccana* essentiellement vers l'intérieur du continent.

2. Quantification des rythmes

Le rythme journalier de l'activité de fourragement des ouvrières de *M. subopacum* et celui de l'émergence des larves proies ont été quantifiés à l'échelle du nyctémère que sur le terrain pour les premiers, par contre, pour les seconds, le suivi a été reconduit sur le terrain et au laboratoire dans les conditions contrôlées. Ceci nous a permis de déterminer les heures de la journée au cours desquels serait possible le chevauchement des rythmes d'activité et la rencontre entre les larves proie et la fourmi prédatrice.

A. Rythme d'activité de fourragement de *M. subopacum*

Le principe de mesure du rythme d'activité locomotrice de *M. subopacum* sous les arbres d'arganier consiste à déterminer en des intervalles de temps réguliers l'activité de fourragement durant le nyctémère. L'activité horaire de ces ouvrières a été suivie et quantifiée autour de trois nids choisis sous trois arbres d'arganier durant la journée, l'une au début et une autre vers la fin du mois de juin. Cette période coïncide avec celle de la maturation des fruits d'arganier et la présence en grand nombre des larves L3 de la cératite qui sortent pour effectuer la nymphose au sol à partir des fruits tombés au sol ou encore situés sur l'arbre.

L'activité des ouvrières fourrageuses concerne la sortie du nid, la découverte d'une ressource alimentaire, le recrutement des congénères et le transport de la nourriture à la fourmilière. Lors de nos observations, nous avons remarqué que l'ensemble de l'aire autour du nid est exploité dans la stratégie de fourragement et de recrutement. Chaque fourrageuse en sortant du nid, suit un trajet particulier, une fois l'une d'elles découvre une source alimentaire (en général une larve de Cératite), elle fait recours au comportement de recrutement de ses congénères les plus proches. La fourrageuse immobilise la proie par l'injection du venin à travers de nombreuses morsures, puis à l'arrivée des autres fourrageuses, elles découpent la proie et effectuent un transport collectif au

nid. Etant donné les caractéristiques de fourragement de *M. subopacum* sous les arganiers et l'état des fourmilières relativement peuplées qui en découle, le rythme d'activité de chaque colonie a été quantifié durant 5 min toutes les heures du nyctémère en procédant au comptage, à l'aide d'un compteur manuel, des individus entrant et sortant du nid, dans l'espace d'1/4 du cercle de 100 cm de diamètre ayant pour centre l'entrée du nid. Au fur et à mesure, Les températures ambiantes sous les arbres ont été prélevées à chaque heure de la journée.

B. Rythme d'émergence des larves de *Ceratitis capitata* à partir des fruits d'arganier

Le rythme de sortie des larves des fruits d'arganier a été étudié au laboratoire et dans les conditions de terrain afin de mettre en évidence son organisation temporelle, ses caractéristiques et la détermination de la nature de son expression (exogène ou endogène).

a. Rythme d'émergence des larves au laboratoire

Le but de l'étude du rythme des larves au laboratoire, consiste à vérifier la persistance des rythmes circadiens (rythmes qui durent environ 24 heures) indépendamment des cycles naturels de lumière et d'obscurité. Cette étude a été réalisée dans les conditions de photopériode naturelle puis dans les conditions d'obscurité permanente et enfin, en présence de la lumière continue. Ainsi, des fruits d'arganier issus de plusieurs arbres et donc préalablement exposés à la ponte de la Cératite, ont été récoltés au mois de juin dans le site de Boutazarte. Au laboratoire, les fruits récoltés ont été répartis équitablement en trois lots avec 3 répétitions, chaque lot contient 2 Kg, maintenus à 26°C ± 2°C. Ces lots ont été traités comme suit :

- 1 - Le lot 1 a été déposé dans les conditions naturelles de photopériode.
- 2 - Le lot 2 a été déposé à l'obscurité continue.
- 3 - Le lot 3 a été déposé en présence d'une lumière continue.

Le suivi du rythme d'émergence a été effectué toutes les heures, sur chacun des 3 lots de façon continue jusqu'à l'épuisement des émergences (absence total des larves L3).

b. Rythme d'émergence des larves des fruits sur le terrain.

Le rythme d'émergence des larves a été aussi étudié "in situ" sous les arganiers de Boutazarte dans les conditions naturelles du milieu de développement de la Cératite. Trois bacs de 2 kg de fruits chacun ont été déposés sous les arbres. Les larves émergées seront comptabilisées en continue toutes les heures durant 48 heures. La température ambiante sous les arbres a été notée au bout de chaque heure.

3. Analyse de données

A. Rythme d'activité de *M. subopacum*

A partir des données brutes du suivi de l'activité des fourrageuses des colonies sur le terrain, la moyenne de l'activité horaire de chaque colonie a été effectuée par le calcul du pourcentage d'individus actifs par heure par rapport à l'effectif total des ouvrières actives durant la journée. A partir de ces taux horaires, deux catégories de courbes ont permis de représenter le rythme d'activité des fourmis de chaque colonie.

- Courbes brutes d'activité

C'est l'expression des données brutes qui représentent l'activité horaire des individus des colonies choisis au début et à la fin de la période de nos observations. L'interprétation de ces courbes nous permet de déterminer les phases d'activité ou d'inactivité de la colonie.

- Courbe moyenne de l'activité journalière

A partir des données brutes de l'activité, la moyenne arithmétique de l'effectif des fourrageuses par colonie et par journée durant la période du suivi a été calculée pour chaque heure du nyctémère. La représentation graphique de ces valeurs permet d'obtenir une courbe moyenne d'activité sur 24 heures. Cette représentation n'a de sens que si les individus montrent une activité similaire entre les différentes colonies durant les jours du suivi de l'activité (rythmicité nette), ce qui était le cas pour *M. subopacum*.

- Taux d'activité

Ce paramètre quantifie l'intensité de l'activité horaire de la colonie, il est calculé en rapportant le nombre de fourrageuses actives à chaque heure de la journée au nombre total de celles actives pendant 24h. Il permet de différencier les heures de la journée selon l'importance de l'activité des ouvrières durant le nyctémère.

B. Rythme de l'émergence des larves de la Cératite à partir des fruits d'arganier

- Courbes brutes

La représentation graphique du rythme de l'émergence a été effectuée par le calcul des moyennes arithmétiques des émergences comptabilisées sur les 3 bacs de chaque lot. Les émergences horaires au laboratoire ont duré 17 jours, leurs courbes brutes n'ont concerné que les 13 premiers jours, car elles sont de plus en plus faibles au terme du suivi.

- Courbes moyennes des émergences des larves

A partir des données brutes, la moyenne arithmétique par heure des émergences est calculée sur 24h pour les différents traitements et la moyenne des émergences horaires par jour est calculée à partir des répétitions par lot.

- Taux des émergences des larves

Le taux moyen d'émergence des larves à partir des fruits d'arganier est calculé par heure pour les différents traitements durant le nyctémère (à l'obscurité ou à la lumière continue ou en photopériode naturelle) par rapport aux émergences totales de la journée pour les 3 répétitions de chaque lot traité.

Dans le but de comparer les périodes homogènes des émergences des larves durant le nyctémère sous les différentes conditions expérimentées, nous avons subdivisé la journée en 4 périodes selon les rythmes des émergences. L'analyse de la variance "ANOVA" à un facteur suivi du test Post-hoc (test à posteriori) et du test " B de Tukey " a été utilisée pour individualiser les groupes d'heures homogènes des émergences au cours de la journée. La corrélation entre les rythmes des différents traitements, a été réalisée par le test des rangs de Spearman. Les données ont été analysées à l'aide de SPSS v.10.

Résultats

- **Mise en évidence des rythmes d'activité de *M. subopacum* sous les arbres d'arganier.**

Courbe brute d'activité

Au niveau de chaque colonie, les courbes brutes d'activité horaire de fourrageage au début et à la fin du mois de juin, montrent une rythmicité dans l'activité des fourrageuses observées chez les 3 colonies (Figure 1) et une stabilité des rythmes par le profil des courbes relativement semblable chez les 3 colonies. Ceci nous a permis l'élaboration de la courbe moyenne de l'activité horaire journalière.

Courbe moyenne d'activité

La représentation graphique de l'activité horaire moyenne journalière des fourrageuses est calculée en effectuant pour chaque heure, la moyenne arithmétique des individus qui sortent et qui rentrent dans les 3 colonies prises en compte dans les deux occasions d'observation au début et à

la fin du mois. La courbe d'activité moyenne sur 24h, montre un profil d'activité qui varie au cours de la journée et caractérise *M. subopacum* comme une espèce majoritairement diurne avec une activité bimodale : un pic principal entre 6h et 11h et un autre secondaire entre 16h et 21h (Figure 2).

Le taux d'activité par heure qui correspond à la fois à la durée et à l'intensité de l'activité moyenne de fourragement sous les arganiers montre, que la phase d'activité matinale étalée entre 6h et 11h, représente presque la moitié (48.64%) de l'activité totale moyenne observée durant la journée dont 40% est notée entre 6h et 10h. Ce paramètre permet de distinguer les individus selon que leur activité est plus ou moins précoce (Chassé et Théron, 1988). Le maximum d'activité a été enregistré entre 8h et 9h avec un taux de 9,13% de l'activité journalière. Pendant les heures de cette phase, la température moyenne était de 26°C. La deuxième phase commence à partir de 16h et se prolonge jusqu'à 21h avec un taux d'activité total de 20.65% de l'activité totale moyenne du jour. Le taux maximal d'activité horaire était de 5.55% enregistré entre 19h et 20h. La température moyenne notée durant cette période est de 34°C. Entre midi et 16h, l'activité des fourmis est nulle, la température moyenne enregistrée pendant cette phase était de 41.5°C. La température moyenne maximale était de 42.5°C enregistrée à 14h (Figure 3).

Mise en évidence du rythme de l'émergence des larves de la cératite

- Courbes brutes des émergences des larves.

Les courbes brutes des émergences horaires sur 48h dans les conditions du terrain (Figure 4) ou au laboratoire dans les conditions de photopériode naturelle (Figure 5), montrent la présence d'une nette rythmicité des sorties de larves. Ce rythme est unimodal, les sorties des larves s'effectuent massivement aux premières heures de la journée et sont quasiment absentes durant le reste du nyctémère aussi bien au laboratoire que sur le terrain. Notons que la température au laboratoire de $26 \pm 2^\circ\text{C}$ alors que sur le terrain, durant les 2 jours du suivi, la température moyenne de la nuit était de 18.3°C (entre 19h et 6h), et celle du jour était de 28.9°C

La ressemblance marquée observée au niveau du rythme journalier des émergences horaires de chacun des lots permet l'élaboration des courbes moyennes des taux des émergences. Cela permet de visualiser l'intensité des émergences en fonction des heures de la journée.

- Taux horaire moyen journalier des émergences

Le profil de la représentation graphique de l'émergence des larves au laboratoire dans les conditions de photopériode naturelle (Figure 6), montre un seul pic matinal (pic unimodal) au

cours duquel s'effectue la majorité des sorties journalières des larves (82.74% de la totalité des émergences moyenne par jour). La fréquence des émergences est faible au début entre 4h et 5h, progressivement, elle s'intensifie et montre son pic entre 5h et 6h avec une acrophase moyenne (amplitude) de 29.51% du total des moyennes des émergences horaires journalières, puis décline à 20.25% entre 6h et 7h et continue à diminuer progressivement jusqu'à 11h. Cette activité reste quasiment nulle jusqu'à 4h du jour qui suit. Par conséquent, la période entre 6h et 7h représente l'heure médiane de l'émergence des larves des fruits d'arganier (le moment de la journée auquel 50% des émergences journalières sont réalisées).

Sur le terrain, la courbe des moyennes horaires des émergences par jour (Figure 7), a montré que les larves concentrent également leur émergence lors de la phase matinale située entre 4h et 11h où le taux atteint 70.53% de toutes les émergences du jour. Ainsi, les sorties débutent faiblement vers 4h du matin, puis s'intensifient et atteignent leur maximum entre 5h et 6h avec une acrophase de 23.20%, déclinent entre 6h et 7h à 20% du total de l'émergence moyenne par jour. La période entre 6h et 7h représente l'heure médiane de l'émergence des larves. La sortie des larves continue à diminuer progressivement jusqu'à 10h et reste quasiment absente au cours du reste du nycthémère.

Comparaison des rythmes des émergences dans les différentes conditions de laboratoire

La figure 8 présente les données brutes du rythme journalier des émergences des larves dans les différentes conditions d'éclairage. En éclairage continu, les émergences sont réparties relativement sur toutes les heures presque avec la même fréquence et forment un plateau maintenu sur plusieurs heures de la phase matinale, ce qui marque relativement une perturbation du rythme comparée au cas de la photopériode naturelle.

La rythmicité des sorties de larves dans les conditions d'obscurité continue, montre une phase matinale sous forme de plateau avec une perturbation du rythme moins importante que celle observée dans les conditions de lumière continue mais plus proche que celle observée en photopériode naturelle.

Tenant en considération la période de la journée des pics des émergences, nous avons divisé le nycthémère en 4 tranches d'heures équitables afin de visualiser les sous-groupes de périodes homogènes des sorties de larves durant la journée. Le Tableau 1 illustrant les résultats du test Post-Hoc, permet d'individualiser 2 périodes homogènes en fonction des heures de l'émergence, la première entre 4 et 10h et une autre relative au reste du nycthémère lors de la photopériode naturelle et lors de l'exposition à l'obscurité continue. En condition de lumière continue, les

émergences s'effectuent en 3 périodes homogènes, une période s'individualise entre 4 et 10h rappelant le cas de la photopériode naturelle et l'obscurité continue, mais durant le reste du nyctémère deux autres périodes apparaissent, l'une entre 9 et 21h et une autre intéresse le reste du nyctémère.

Les résultats du test de corrélation de rang de Spearman des émergences (Tableau 2), montrent un degré de liaison significative entre les moyennes des émergences par heure de la journée comparées deux à deux pour les différents traitements.

Nature du rythme de l'émergence des larves des fruits d'arganier

- Emergence en lumière continue :

Dans les conditions de lumière continue, les émergences des larves sont distribuées presque tout au long de la journée avec une légère augmentation entre 4h et 10h, décrivant une rythmicité perturbée, où sont concentrées 33.57% du total des émergences moyennes journalières (vs 82.74% en photopériode naturelle). L'acrophase à peine de 7.36% (vs 29.51% en photopériode naturelle), enregistrée entre 5h et 6h est l'heure médiane des émergences située entre 9h et 10h. La moyenne de larves émergées par heure durant cette période est de 6.71 ± 0.47 . La sortie des larves est notée aussi durant le reste de la journée mais avec une faible moyenne de 3.50 ± 0.81 par heure (Figure 8).

- Emergence à l'obscurité continue :

Le profil des émergences décrit un pic unimodal qui s'amplifie progressivement entre 4h et 5h, atteint son amplitude maximale entre 5h et 6h du matin, avec 16.14% du total des émergences journalières. Après 6h, les émergences diminuent graduellement jusqu'à 12h. Au total, 76.70% des sorties sont effectuées pendant la phase de ce pic avec une moyenne de 17 ± 4.6 larves par heure. Durant le reste du nyctémère les sorties sont faibles avec en moyenne de 1.44 ± 0.82 larves par heure. Le cumule des émergences du jour atteint plus de 50% entre 7h et 8h qui constitue l'heure médiane des émergences (Figure 9).

Synchronisation du rythme d'activité des ouvrières de *M. subopacum* et celui d'émergence des larves de *Ceratitis capitata* sous l'arganier

Le résultat de l'activité de *M. subopacum* et celui de l'émergence des larves de la Cérartite sur le terrain, nous a permis de comparer le degré de concordance des rythmes d'activité entre les deux espèces. L'émergence des larves s'effectue massivement dans les conditions naturelles entre 4h et

11h, le pic est atteint entre 5 et 6h. Les ouvrières de *M. subopacum* sont actives durant cette même période du jour avec un pic principal de leur phase d'activité situé entre 7h et 8h. On note donc un léger déphasage entre les deux rythmes de l'ordre d'une heure environ (Figure 9).

Discussion

Rythme d'activité de *M. subopacum* sous les arbres d'arganier

L'organisation de l'activité de fourrage de cette espèce au cours d'une journée de fourrage est majoritairement diurne avec un rythme d'activité bimodal caractérisé par deux phases d'importance inégales : une phase matinale d'activité principale qui commence avec la levée du jour jusqu'à midi et une phase secondaire qui débute vers 16h jusqu'à 21h. En dehors de ces périodes, les fourmis maintiennent une activité de fourrage réduite minimale sous les arganiers en évitant totalement la sortie du nid lorsqu'elles régnaient les hautes températures. En effet, les fourmis sont caractérisées par leurs activités spécifiques de fourrage. Certaines espèces sont actives jour et nuit, d'autre le sont durant toute ou une partie limitée de la photo ou la scotophase (McCluskey and Soong, 1979 ; Hölldobler and Wilson, 1990), ce qui traduit la présence d'une flexibilité durant le nyctémère en fonction de la rythmicité de l'activité, caractérisant ainsi le type plurimodale, bi ou unimodale. Ce comportement peut être d'une grande importance dans la mesure où il intervient dans l'adaptation des espèces aux conditions de l'environnement qui peuvent avoir des changements rapides ou progressifs, car en général, chez les fourmis, il est connu que leur activité est contrôlée par les divers facteurs environnementaux (Hölldobler et Wilson, 1990). Chez plusieurs espèces de fourmis rouges du bois, des études chronobiologiques ont montré que dans les conditions naturelles, les fourmis de ce groupe sont généralement diurnes, mais en fonction des saisons et lors du changement des conditions météorologiques, une importante activité nocturne peut être observée (Bruyn et Kruk-de Bruin, (1972) ; Rosengren, (1977) ; et North (1987, 1993). Tel est le cas chez plusieurs espèces d'insectes, les rythmes d'activité chez les fourmis peuvent être associés à l'alternance du jour et de la nuit, des cycles associées de lumière/obscurité, d'humidité et de température, comme cela a été établie chez des ouvrières de l'espèce *Formica rufa* (McCluskey, 1965, 1979 ; Rosengren, 1986 ; North, 1987) et aussi chez d'autres espèces sur des colonies entières. Le rythme d'activité chez les organismes, peut être aussi ajusté par la disponibilité des ressources alimentaires qui exploitent les indices ou les signaux, afin d'anticiper les changements de température et de luminosité comme cela a été soulevé chez les abeilles par Forel (1910) et Buttell-Reepen (1900) ou du comportement des prédateurs et des proies chez d'autres insectes (Aluja *et al.*, 2005; Thomas, 1995). Une

contribution de l'expérience ou l'apprentissage des individus, pourrait aussi constituer une source d'expression de l'organisation temporelle comme cela a été démontrée chez les insectes sociaux (Cruden *et al.*, 1983 ; Harrison et Breed, 1987). Chez les espèces animales, la plupart des activités alimentaires impliquent des mouvements d'un lieu de repos vers des zones d'alimentation, et les rythmes journaliers peuvent être liés aux rythmes des proies elles-mêmes. Chez *M. subopacum*, prédateur majeur des larves de la Cératite (El keroumi *et al.*, 2010), l'existence d'une organisation temporelle rythmique de l'activité durant le nyctémère, pourrait être liée à la disponibilité des larves hôtes de *C. capitata* sous les arbres en cette saison de mûrissement des fruits. Les différents facteurs environnementaux peuvent aussi constituer des éléments de l'organisation des périodes d'activité et de repos des fourmis comme nous l'avons constaté lors de cette recherche, où les températures maximales à la mi-journée semblent empêcher la sortie des fourrageuses de *M. subopacum*.

Rythme de l'émergence des larves à partir des fruits d'arganier

L'émergence des larves de la Cératite à partir des fruits est échelonnée sur plusieurs jours du fait que les fruits sont réceptifs aux piqûres de plusieurs femelles dont les pontes sont échelonnées sur une vingtaine de jours, ce qui crée un chevauchement de générations (Naamani *et al.* 2004). L'émergence des larves montre un rythme horaire journalier très net puisque les sorties s'effectuent toujours au moment de l'apparition de la lumière au début de la journée. Le rythme des émergences est unimodal avec une seule phase matinale où se localise la majorité des sorties journalières, cette période commence presque une à deux heures avant l'apparition de la lumière du jour et se continue jusqu'à 10h. Dans le reste du nyctémère, les sorties sont quasiment nulles. D'après d'autres recherches effectuées sur d'autres Tephritidae, Aluja (2005) *et al.*, ont trouvé que cette même période est celle préférée pour la sortie des larves d'*Anastrepha spp.* qui parasitent les fruits de *Psidium guajava* (Myrtales: Myrtaceae), avec des émergences entre 4h et 8h. Les facteurs qui déclenchent l'émergence des larves de cette espèce en cette période de la journée reste méconnu, mais la température, l'humidité relative de l'air et les premiers rayons lumineux de l'aube, pourraient constituer des stimuli qui déclenchent la sortie des larves durant la période la plus froide et la plus humide de la journée.

Il est peu probable que cette rythmicité de l'émergence soit la conséquence d'un éventuel rythme de ponte des mouches mères, compte tenu de la variabilité de la durée du développement larvaire. Bien que cela nécessite une étude approfondie, le rythme d'émergence des larves à partir des fruits est sans doute le résultat d'une organisation rythmique similaire à celles qui déterminent les rythmes comportementaux chez d'autres organismes (Saunders, 1982). En effet, la quasi-absence

d'émergences pendant la plus grande partie du nyctémère, suggère que la sortie des larves des fruits n'est possible que pendant quelques heures de la journée. Ce phénomène de tout ou rien appelé "gating event" par Pittendrigh (1966), a été décrit chez de nombreuses espèces d'insectes (Saunders, 1982). La localisation des émergences lors d'une période du jour, se passe comme si les larves n'avaient que quelques heures en cette période de la journée pour émerger ; si elles ne réalisent pas en ce moment, elles doivent alors attendre un jour supplémentaire pour effectuer l'émergence et achever leur cycle biologique de développement.

Nature du rythme d'émergence des larves

La nature circadienne du rythme a été mise en évidence par des expériences de libre cours sans pour autant analyser les mécanismes physiologiques sous-jacents. La seule persistance du rythme en absence d'agents d'entraînement est suffisante pour démontrer sa nature endogène (Bünning, 1967 ; Brady, 1974 ; Saunders, 1982). Le rythme naturel peut être de nature exogène entièrement dépendant du signal extérieur, ou endogène engendré par un stimulateur interne qui fonctionne comme une horloge biologique. Plusieurs facteurs peuvent influencer les rythmes circadiens chez les organismes (rythme qui persiste en libre cours : conditions de lumière, de température, ou d'humidité, etc., constantes avec une période proche de 24h). Les facteurs exogènes peuvent être abiotiques, notamment les conditions climatiques : température (Cardé *et al.*, 1975; Lance *et al.*, 1988 ; Pawson et Petersen, 1990), humidité ou luminosité (Brower, 1991 ; Pawson et Petersen, 1990), biotiques comme la présence d'hôtes, proies, ou de prédateurs (Kaiser *et al.*, 1987; Forsse *et al.*, 1992), la disponibilité ou la qualité de la ressource alimentaire (Jones et Gubbins, 1978), l'activité d'autres espèces du même ou de différents niveaux trophiques et qui constituent des stimuli perçus par l'animal pouvant influencer son activité et son comportement.

L'effet de la température sur le rythme de l'émergence des larves des fruits d'arganier a fait l'objet d'un suivi à une température constante de $26^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ et à photopériode naturelle dans les conditions de laboratoire. Les résultats ont montré que le profil du rythme des sorties des larves n'est pas affecté, et que la phase d'émergence s'est allongée d'une heure (la phase s'achève à 11h vs 10h en conditions de température sur le terrain). Ce résultat montre que la température a un faible effet sur le changement du rythme d'émergence.

Les émergences en photopériode naturelle sont effectuées en deux groupes de périodes (sous-ensembles d'heures), individualisant une période entre 4 et 10h représentée par le pic du rythme des émergences et une deuxième période concernant le reste du nyctémère. Par contre, l'exposition des larves à la lumière continue, montre une nette perturbation de l'acrophase et du profil du rythme des émergences. L'amplitude du pic est beaucoup plus réduite et la sortie des

larves est presque maintenue à la même fréquence le long du nyctémère avec une légère augmentation observée durant la phase principale matinale. Ce traitement n'a pas éliminé le rythme de l'émergence des larves, mais il a induit une perturbation dans son organisation en agissant sur l'acrophase de son pic et sur la distribution horaire des sorties durant la journée. En effet, en présence d'une lumière continue, les émergences par heure sont effectuées au cours de la journée selon 3 groupes de périodes (sous-ensembles d'heures) significativement homogènes, dont l'un est enregistré entre 4 et 10h, renfermant la période du pic du rythme matinal des émergences, rappelant celui observé dans le cas de traitement en photopériode naturelle et en obscurité continue. Dans ce dernier cas, le rythme d'émergence des larves garde une certaine organisation rythmique mais non aussi marquée que celle observée en présence de la photopériode naturelle au laboratoire ou sur le terrain, car le rythme possède une acrophase réduite et une phase d'émergence plus allongée. Les émergences sont effectuées selon 2 groupes de périodes, l'un incluant les heures du pic du rythme des émergences tel que celui observé en situation de photopériode naturelle. Le rythme d'émergence a montré une corrélation positive significative entre les émergences horaires des différents cas de traitements, en lumière et en obscurité continues et en photopériode naturelle. Cela, indique une certaine conservation de la rythmicité de l'émergence des larves à partir des fruits en libre cours (température et photopériode), ce qui permet d'évoquer la nature interne de cette oscillation où le rôle de l'oscillateur endogène n'est pas masqué par l'influence des variations des facteurs environnementaux externes et n'a eu des conséquences que sur le profil de l'émergence horaire des larves. L'importance des facteurs endogènes sur le profil des rythmes des émergences des adultes observé dans la nature est d'ailleurs connue chez plusieurs espèces, dont la mouche tsé-tsé *Glossina morsitans* (Brady et Crump, 1978). Les principales modifications observées dans cette étude concernaient la disparition du pic qui concentre les sorties de larves pendant une courte période en cas de photopériode naturelle. Le rythme circadien paraît donc peu sensible aux stimuli expérimentés. Si la quantité des émergences montre des variations considérables entre les différentes conditions, la phase et le profil du rythme sont généralement peu affectés et tendent à garder un rythme presque homogène sous les différentes conditions.

Synchronisation des rythmes

La comparaison des rythmes d'activité de *M. subopacum* et celui des émergences des larves de la Cératite, montre une nette synchronisation entre eux. Cette concordance des phases entre les deux rythmes est en accord avec la fonction trophique qu'exerce *M. subopacum*, et où il lui serait plus avantageux le fourrage à la recherche de nourriture au moment où les larves proies sont

disponibles. Durant la phase d'activité, le pic des émergences des larves arrive à son maximum une heure environ en avance sur celui de *M. subopacum*. Ce déphasage caractérise la relation trophique entre proie et prédateur et incarne probablement le temps nécessaire pour une meilleure concordance entre espèces. D'après d'autres recherches effectuées au Mexique sur d'autres diptères issus de la même Famille que la Cératite, Thomas (1995), avait établie que les larves nouvellement émergées des fruits hôtes de la mouche *Anastepha spp* peuvent mettre plus d'une heure avant de trouver un site propice pour s'enterrer. En effet, le délai nécessaire pour trouver un site convenable à la pupaison est fonction d'autres facteurs du milieu, tel le type du sol, de la pression ou le risque de la prédation.

Selon Daan (1981), les rythmes d'émergence chez les insectes pourraient avoir un rôle dans la limitation de la prédation des adultes nouvellement émergés qui sont particulièrement vulnérables : si un prédateur a une capacité de prédation limitée à un certain nombre de proies pendant un temps donné, il capture moins d'individus que s'ils sont disponibles tout au long de la journée. Les rythmes journaliers d'émergence peuvent ainsi constituer un facteur limitant des conséquences de la prédation (Fagerström et Wiklund, 1982).

Conclusion

Sous les arganiers à la saison du mûrissement des fruits, la fourmi *M. subopacum* montre une activité diurne selon un rythme bimodale durant la journée avec une phase matinale principale et une phase moins importante qui débute vers 16h et se continue jusqu'au début de la nuit. L'activité est presque nulle au moment des températures excessives de la journée.

Les émergences des larves de la mouche sous les arganiers comme au laboratoire, montrent une organisation temporelle suivant un rythme unimodale au cours du nyctémère dont le pic débute lors de l'apparition des premiers rayons lumineux et se continue jusqu'à 11h, puis restent quasiment absentes au cours du reste de la journée.

La température et la photopériode sont parmi les facteurs d'entraînements environnementaux externes les plus connues pouvant influencer les rythmes circadiens chez différents organismes. La manipulation de ces facteurs dans le cas des émergences des larves au laboratoire, a montré qu'en photopériode naturelle, la température induit un changement insignifiant du rythme des émergences alors que la photopériode exerce des changements relativement importants sur leur rythmicité. Cela est plus marqué lors d'une exposition permanente à la lumière continue que lors d'une exposition à une obscurité continue. Les deux traitements nous ont permis de constater une certaine action de ce facteur externe (la lumière) sur l'expression du rythme.

La comparaison entre le rythme des émergences des larves proies et celui de l'activité locomotrice de leur espèce prédatrice majeure, montre une synchronisation marquée entre les deux pics d'activité avec un déphasage d'environ une heure. Cette concordance de rythmes peut être conçue comme une stratégie de limitation de la prédation des larves nouvellement émergées par les fourmis. Par ailleurs, le temps de déphasage entre les deux pics matinaux de l'activité et qui coïncide avec le temps de recherche que pourraient passer les larves à la recherche d'un site convenable de pupaison, cet intervalle pouvait constituer le meilleur délai pour *M. subopacum* dans sa recherche des larves et assurer son contrôle durant cette coexistence. Ces études montrent que les rythmes circadiens d'activité ont une signification écologique beaucoup plus importante que les simples réponses directes aux facteurs externes. Ils reflètent en effet, une organisation temporelle des comportements signe d'une adaptation aux variations périodiques de l'environnement. L'intérêt d'un déterminisme endogène est à relier à la prévisibilité de l'environnement, permettant aux organismes une réponse anticipée aux variations périodiques externes (Enright, 1970).

L'oscillation endogène détermine donc, plus ou moins directement, la chronologie des comportements et assure leur synchronisation avec les facteurs auxquels ils sont censés répondre (présence éphémère de nourriture, conditions abiotiques favorables, activité d'un congénère, etc.).

Remerciements

Les auteurs remercient le *CNERS* (centre national des études et recherches sahariennes) pour son soutien, la Direction des Eaux et Forêts d'Essaouira ainsi que les habitants de la région pour leur aide durant les nuits de suivis sur le terrain, notamment *Lhaj Abdellah Louali* et *Mohamed Oubela*.

Références bibliographiques

- Alanara A, Burns MD, Metcalfe NB. (2001). Intraspecific resource partitioning in brown trout: the temporal distribution of foraging is determined by social rank. *J. Anim. Ecol.* 70:980–86.
- Aluja, M., Sivinski, J., Rull, J. and Hodgson, P.J. (2005). Behavior and predation of fruit fly larvae (*Anastrepha* spp.) (Diptera: Tephritidae) after exiting the fruit in four types of habitats in tropical Veracruz, Mexico. *Environ. Entomol.* 34(6): 1507-1516
- Baroni Urbani, C., Aktaş, N. (1981). The competition for food and circadian succession in the ant fauna of a representative Anatolian semi-steppic environment. *Mitt. Schw. Ent. Ges.*, 54:33-56.
- Bellichi A. 1998. Les régimes pluviométriques du Maroc du Centre-ouest, Méditerranée n° 1, Aix en Provence, p. 5-10. 73, 39–43.
- Brower J.H. (1991). Influence of light on dispersal of *Trichogramma pretiosum* in a warehouse. In *Trichogramma and other egg parasitoids*, Les colloques de l'INRA ndeg. 56
- Buttel-Reepen H von (1900). Sind die Bienen Reflexmaschinen ? Leipzig
- Kaiser L., Pham-Delegue M.H., Hawlitzky N., Masson C. (1987) Comportement de recherche et d'oviposition de *Trichogramma maidis* Pint. et Voeg. (Hym. : Trichogrammatidae) : analyse quantitative en conditions contrôlées. *C. R. Acad. Sci. Paris*, ser III, 305: 95-99.
- Cardé R.T., Comeau A., Baker T.C. et Roelofs W.L. (1975). Moth mating periodicity : temperature regulates the circadian gate. *Experientia.*, 31: 46-48.
- Cerdá, X. & Retana, J. (1997). Links between worker polymorphism and thermal biology in a thermophilic ant species. *Oikos* 78, 467–474.
- Chambers D.L. (1977). Quality control in mass rearing. *Ann. Rev. Entomol.*, 22: 289-308.
- Cruden, R.W., S.M. Hermann & S. Peterson. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution, p. 80-125. In B. Bentley & T. Elias (eds.). *The biology of nectars*. Columbia, New York, USA.
- Curio E. (1976). *The ethology of predation*. Springer Verlag, New York. Cros, S., Retana, J. & Cerdá, X. (1997) Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. *Ecoscience* 4, 269–278.
- Daan S. (1981). Adaptive daily strategies in behavior. In : *Handbook of behavioral neurobiology – 4 Biological rhythms*. Aschoff J. Ed. Plenum Press, New York, 275-298.
- De Bruyn GJ, Krick-de Bruin M. (1972). The diurnal rhythm in population of *Formica polyctena* Forst. *Journal of Ekologia Polska* 20: 1-127.

- Delannoy H. 1980. Remarques sur les brouillards d'été dans quelques stations côtières du Maroc atlantique. *Méditerranée* 4:37-48.
- El Keroumi A., Naamani K., Dahbi A., Luque I., Carvajal A., Cerda X., Boulay R., 2010. Effect of ant predation and abiotic factors on the mortality of medfly larvae, *Ceratitis capitata*, in the Argan forest of Western Morocco. *Journal of Biocontrol Science and Technology*, Vol. 20: 751- 762.
- Emberger L., (1925 a). A propos de la distribution géographique de l'Arganier. *Bull. Soc. Hist. Nat. Et Phys. Du Maroc*. 4, 7 : pp. 151 – 153.
- Enright J. T. (1970). Ecological aspects of endogenous rhythmicity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 221-238.
- Fagerström T. et Wiklund C. (1982). Why do males emerge before females ? Protandry as a mating strategy in male and female butterflies. *Oecologia*, 52: 164-166.
- Fenn MGP, MacDonald DW. (1995) Use of middens by red foxes: risk reverses rhythms of rats. *J. Mammal.* 76(1):130–36.
- Forel A. (1910). *Das Sinnesleben der Insekten*. E. Reinhardt, Munich
- Forsse E., Smith S. M., Bouchier R. S. (1992) Flight initiation in the egg parasitoid *Trichogramma minutum*: effects of ambient temperature, mates, food and host eggs. *Ent. Exp. Appl.* 62: 147-154
- Harrison J. M., Breed M. D. (1987) Temporal learning in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Physiol. Entomol.* 12: 317-320.
- Hawking F. (1973). Circadian rhythms of parasites. In : *Biological aspects of circadian rhythms*. Mills J.N. Eds. *Plenum Press, Londres*, 153-188.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990). *The Ants* (Harvard Univ. Press, Cambridge, MA).
- Jones M.D.R., Gubbins S.J. (1978) Changes in the circadian flight activity of the mosquito *Anopheles gambiae* in relation to insemination, feeding and oviposition. *Physiol. Entomol.* 3: 213-220.
- Kenagy GJ. (1973). Daily and seasonal patterns of activity and energetics in a heteromyid rodent community. *Ecology* 54(6):1201–19.
- Kunz TH. (1973). Resource utilization: temporal and spatial components of bat activity in central Iowa. *Journal of Mamm.* 54(1):14–32.
- Lance D.R., Odell T.M., Mastro V.C. et Schwalbe C.P. (1988). Temperature mediated programming of activity rhythms in male gypsy moths (Lepidoptera: Lymantriidae): implications for sterile male technique. *Environ. Entomol.*, 17: 649-653.

- Mc Cluskey, E. S., Soong, S.-M. A. (1979). Rhythm variables as taxonomic characters in ants. *Psyche* 86 : 91- 102.
- McCluskey, E.S., (1987). Circadian rhythm in the tropical ant *Ectatomma* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 94, 245–251.
- McCluskey ES. (1965). Circadian rhythms in male ants of five diverse species. *Science* 150:1037–1039
- Mitchell P. et Arthur W. (1990). Resource turnover time and consumer generation time as factors affecting the stability of coexistence: an experiment with *Drosophila*. *Journal of Anim. Ecol.*, 59: 121-133.
- North RD. (1987). Circadian rhythms of locomotors activity in individual workers of the wood ants *Formica rufa*. *Physiologicol Entomology* 12: 445-454.
- North RD. (1993). Entrainment of the circadian rhythms of locomotors activity by temperature. *Animal Bihavior* 45: 393-397.
- Pahl-Wostl C. (1990). Temporal organization: a new perspective on the ecological network. *Oikos*, 58: 293-305.
- Passera, L., Aron, S. (2005). Les Fourmis: Comportement, Organisation Sociale et évolution. *NRC Research Press*, Canada. 480 pp.
- Pawson B.M., Petersen J.J. (1990). Temperature preference and effects of photoperiod on oviposition behavior of five Pteromalid wasps (Hymenoptera : Pteromalidae) using house fly (Diptera : Muscidae) pupae hosts. *Environ. Entomol.* 19: 1452-1456.
- Peltier J.P., (1982). La végétation du bassin versant de l'Oued Souss (Maroc). Thèse de Doctorat Es Science, Univ. Sc. Grenoble, 201 p.
- Pianka E.R. (1978). *Evolutionary Ecology*. Second Edition. Harper & Row, New York, 397pp.
- Richards SA. (2002). Temporal partitioning and aggression among foragers; modeling the effects of stochasticity and individual state. *Behav. Ecol.* 13(3):427–38.
- Rosengren R, Fortelius W (1986) Light:dark induced activity rhythms in *Formica* ants (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol Gen* 11:221–228.
- Rosengren R. (1977 a). -- Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). I. Age polyethism and topographic traditions. *Act. Zool Fenn.*, 149, 1-30.
- Schoener T.W. (1983). Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.*, 122: 240-285.
- Saunders D.S. (1982). *Insect clocks*. Second Edition. Pergamon press 409 p.
- Théron A 1984. Early and late shedding patterns of *Schistosoma mansoni* cercarie: ecological significance in transmission to human and murine hosts. *Journal of Parasitol* 70: 652-655.

- Thomas, D. B. (1995). Predation on the soil inhabiting stages of the Mexican fruit fly. *Southwest. Entomol.* 20: 61-71.
- Vinson, S. B. (1981). Habitat location, pp. 51-78. In: D. A. Nordlund, R. L. Jones and W. J. Lewis, eds. *Semiochemicals, their role in pest control*. John Wiley, New York. Jones R.L. & Lewis W.J. Eds. *John Wiley & Sons, New York*, 51-77.
- Wiens JA, Addicot JF, Case TJ, Diamond J. (1986). Overview: the importance of spatial and temporal scale in ecological investigation. In *Community Ecology*, ed. J. Diamond, TJ Case, pp. 145–53. New York: Harper & Row

Figures et Tableaux :

- Figure 1. Rythme d'activité horaire journalière de 3 colonies de *M. subopacum* au début (A) et à la fin (B) du mois de juin.
- Figure 2. Rythme d'activité de *M. Subopacum* suivi sous les arganiers au début et à la fin du mois de juin.
- Figure 3. Taux d'activité horaire moyen des fourrageuses des 3 colonies au mois de juin de *M. subopacum* sous les arganiers.
- Figure 4. Rythme d'émergence des larves de *C. capitata* sur le terrain; représentation graphique des données brutes des émergences.
- Figure 5. Rythme des émergences horaires des larves à partir des fruits d'argan en photopériode naturelle dans les conditions de laboratoire (Représentation graphique des données brutes des émergences).
- Figure 6. Taux horaire moyen journalier des émergences des larves en photopériode naturelle dans les conditions du laboratoire.
- Figure 7. Taux moyen journalier de l'émergence des larves de la Cératite à partir des fruits sous les arganiers.
- Figure 8. Emergence horaire moyen journalière des larves des fruits exposés à la lumière continue, à l'obscurité continue et en photopériode naturelle, les barres représentent les écart-types.
- Figure 9. Concordance des rythmes horaires moyens journaliers de l'émergence de larves de *C. capitata* et celui de l'activité des fourmis de *M. subopacum*.
- Tableau 1. Périodes homogènes des émergences de larves à partir des fruits d'arganier durant le nyctémère. (^a : utilise la taille d'échantillon de la moyenne harmonique = 6,00).
- Tableau 2. Coefficients de corrélation de Rangs de Spearman comparant le degré de liaison des émergences horaires des larves sous les différentes conditions d'expérimentation.

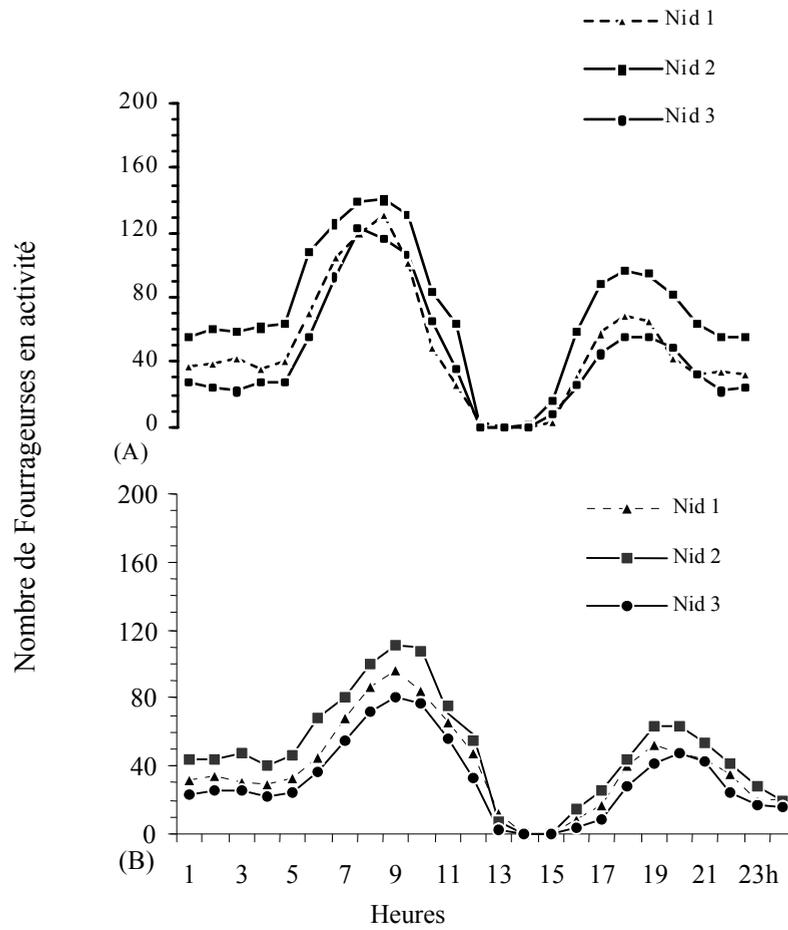


Figure 1. Rythme de l'activité horaire journalière de 3 colonies de *M. subopacum* au début (A) et à la fin (B) du mois de Juin

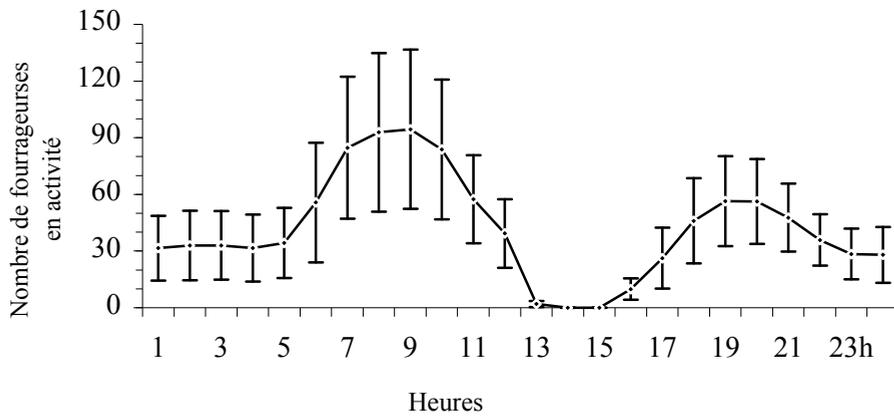


Figure 2. Rythme de l'activité horaire moyenne de *M. subopacum* suivi sous les arganiers au début et à la fin du mois de juin.

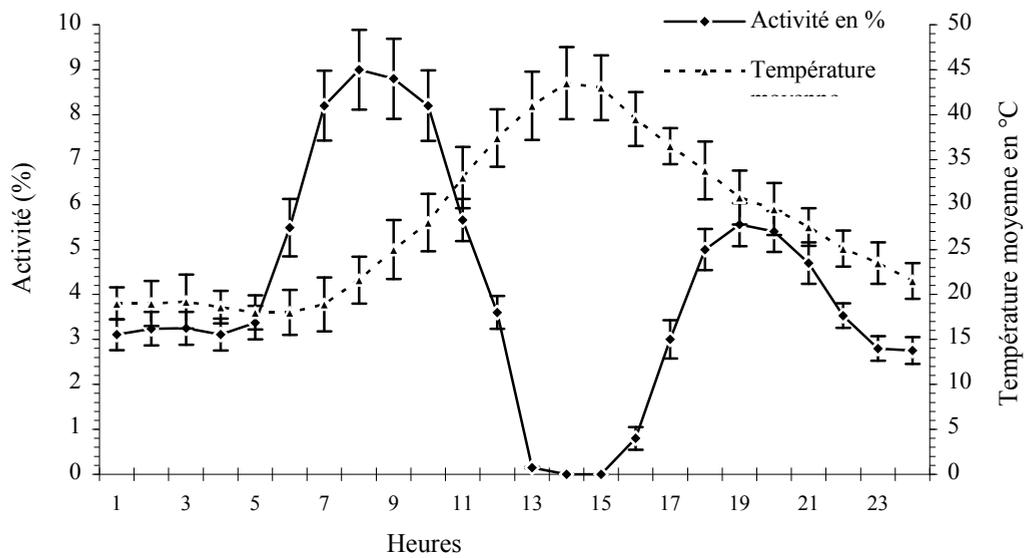


Figure 3. Taux moyen de l'activité horaire des fourrageuses des 3 colonies de *M. subopacum* sous les arganiers au mois de juin

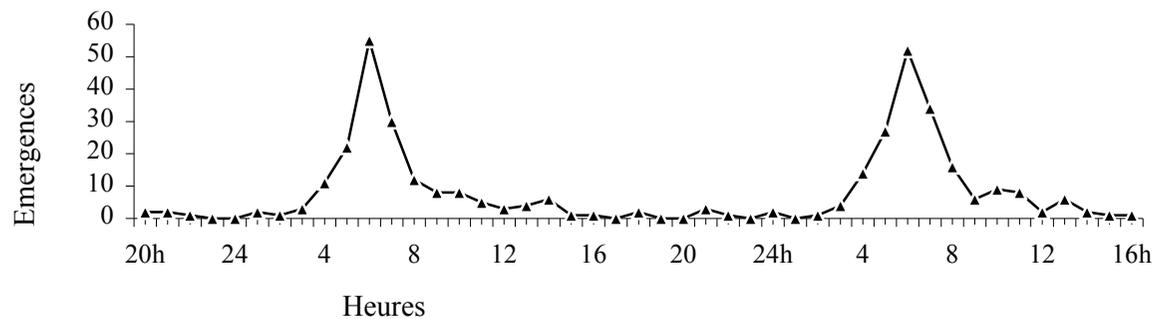


Figure 4. Rythme d'émergence des larves de *C. capitata* sur le terrain (données brutes).

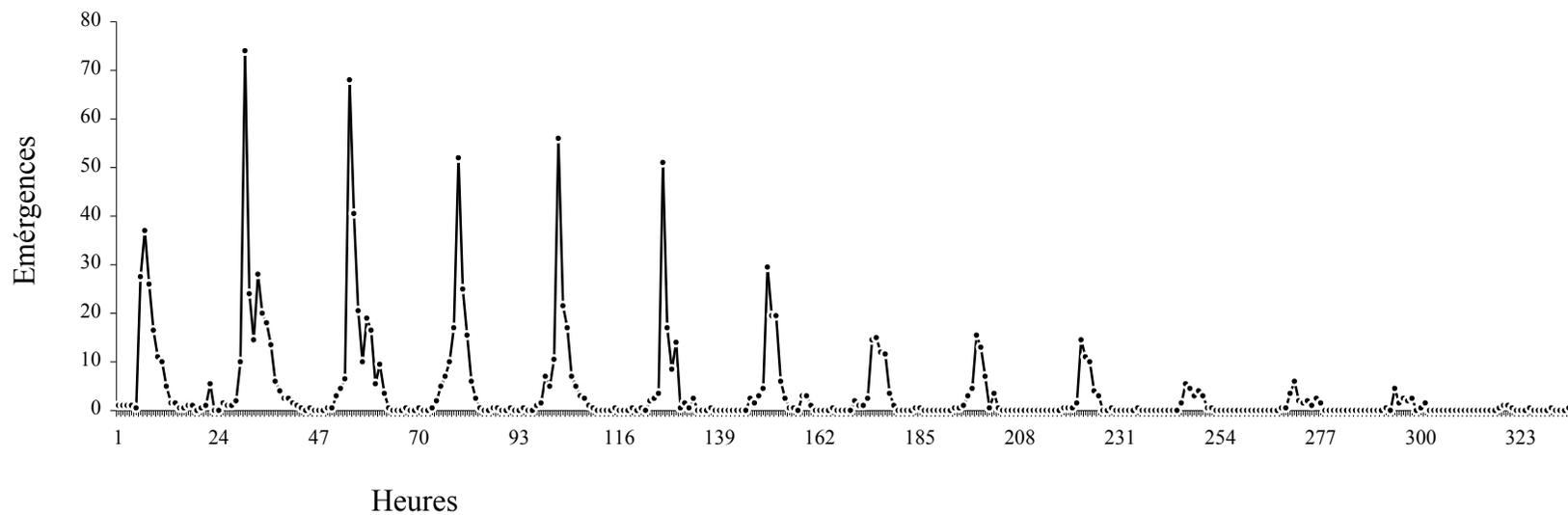


Figure 5. Rythme des émergences horaires des larves à partir des fruits d'arganier en photopériode naturelle dans les conditions de laboratoire (Données brutes).

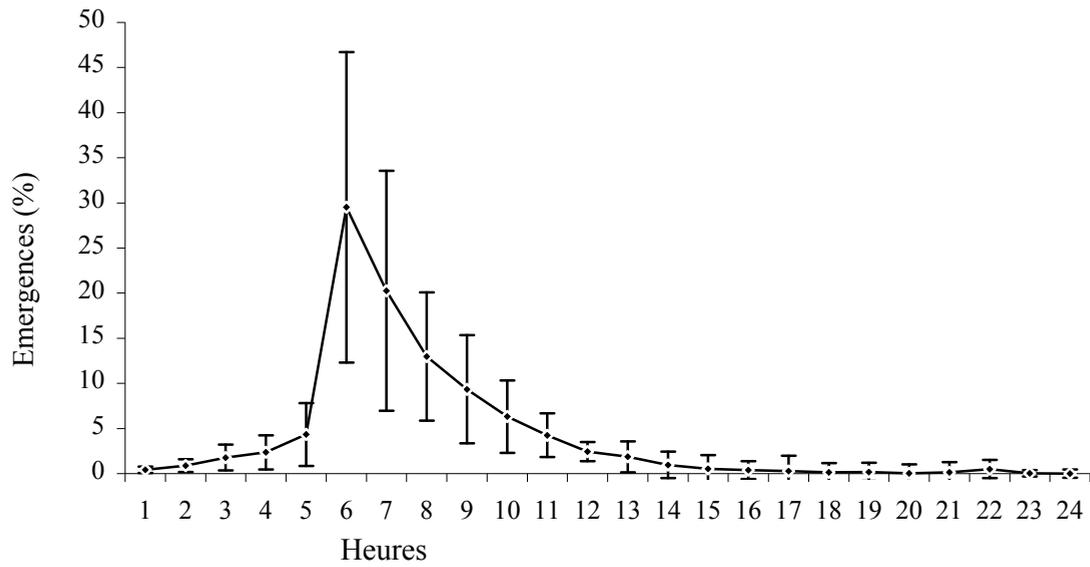


Figure 6. Taux horaire moyen journalier des émergences des larves en photopériode naturelle dans les conditions du laboratoire.

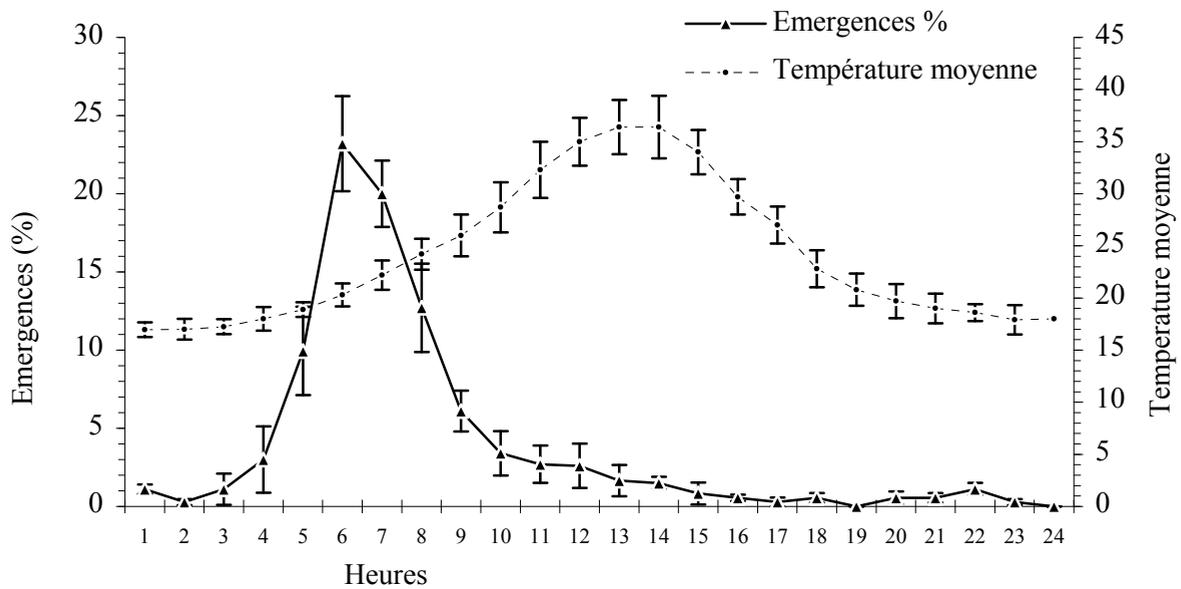


Figure 7. Taux moyen journalier de l'émergence des larves de la Cératite à partir des fruits d'arganier dans les conditions de terrain sous les arganiers.

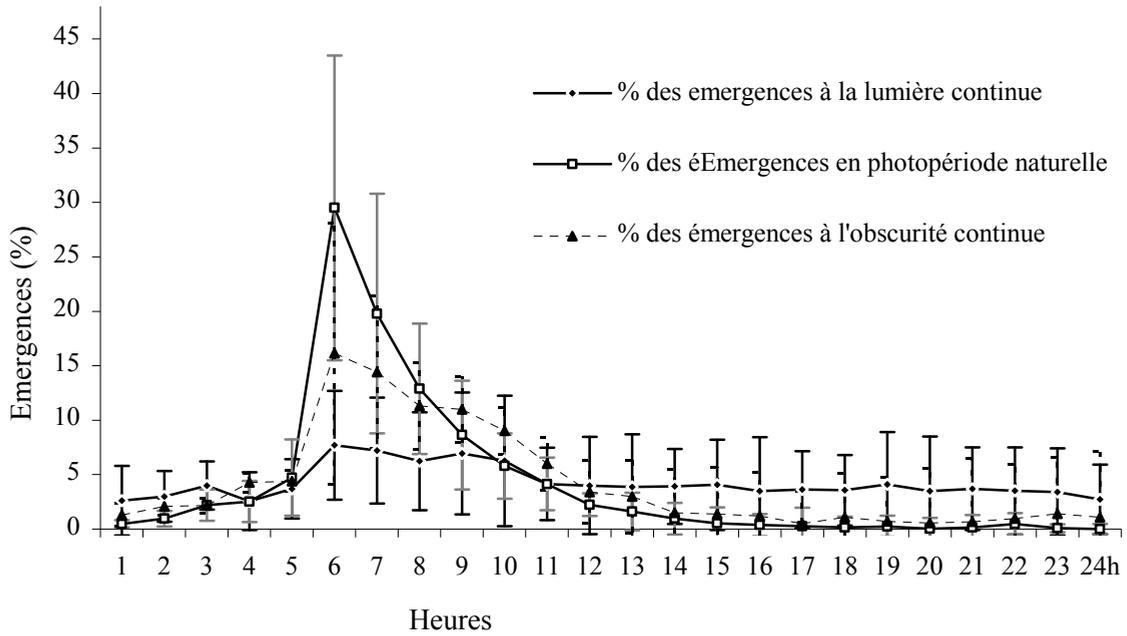


Figure 8. Emergence horaire moyen journalière des larves des fruits exposés à la lumière continue, à l'obscurité continue et en photopériode naturelle (les barres représentent les écarts-types).

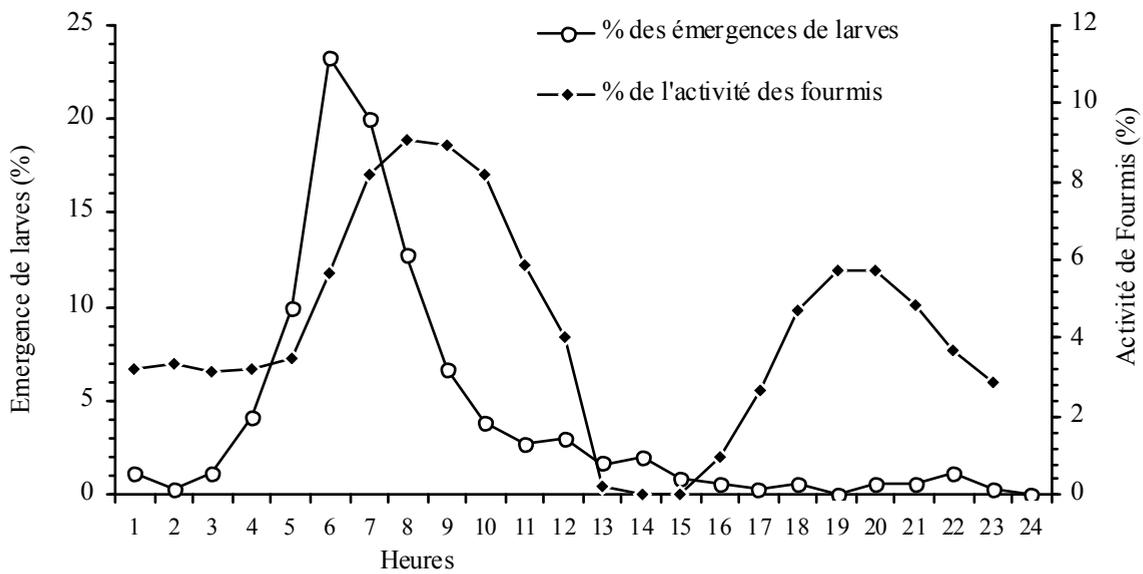


Figure 9. Concordance des rythmes horaires moyens journaliers de l'émergence de larves de *C. capitata* et celui de l'activité de *M. subopacum*.

Tableau 1. Périodes homogènes des émergences de larves à partir des fruits d'arganier durant le nycthémère.

Test B de Tukey ^a		N	Sous-groupe pour alpha = 0.05		
Traitement expérimental	Tranches d'heures		1	2	3
Photopériode naturelle	16 à 22h	6	0,20		
	10 à 16h	6	1,17		
	22 à 4h	6	1,63		
	4 à 10h	6		14,09	
Obscurité continue	16 à 22h	6	1,21		
	10 à 16h	6	1,87		
	22 à 4h	6	2,17		
	4 à 10h	6		10,76	
Lumière continue	22 à 4h	6	3,02		
	10 à 16h	6		5,57	
	16 à 22h	6		5,65	
	4 à 10h	6			7,10

(^a : utilise la taille d'échantillon de la moyenne harmonique = 6,00).

Tableau 2. Coefficients de corrélation de Rangs de Spearman comparant le degré de liaison des émergences horaires des larves sous les différentes conditions d'expérimentation.

Variabes	Photopériode naturelle	Lumière continue
Photopériode naturelle	-	-
Lumière continue	0,29*	-
Obscurité continue	0,536**	0,49**

- * Corrélations significatives marquées à $p < 0,05$

- ** Corrélations significatives marquées à $p < 0,01$

**DISCUSSION, CONCLUSIONS GENERALES ET
PERSPECTIVES**

DISCUSSION, CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

I- Discussion

Les travaux de recherche exposés dans ce mémoire ont été conduits principalement dans un cadre expérimental mais s'attachent cependant à proposer des résultats scientifiques qui permettent l'instauration d'une base de donnée comme outil d'aide à la décision aux aménageurs et aux décideurs dans le but de prendre en compte l'écologie des espèces dans leurs pratiques professionnelles de gestion des écosystèmes lors de la conduite de la lutte contre les phytophages. Ils sont adressés également aux agriculteurs afin de mieux comprendre le rôle des fourmis dans la protection contre les ravageurs des cultures entre autre, la Cératite et leur utilisation potentielle comme une alternative viable respectueuse de l'environnement devant l'incapacité des méthodes chimiques largement contestées à cause de leurs effets néfastes sur l'équilibre de l'écosystème et la santé humaine.

Les fourmis sont considérées parmi les espèces indispensables pour le fonctionnement des écosystèmes, car plusieurs études réalisées dans différents systèmes agro-forestiers montrent que ce sont des prédateurs «clés» au sein de la communauté des arthropodes (Floren *et al.*, 2002 ; Risch et Carroll 1982). Elles jouent un rôle indéniable dans la régulation des communautés d'arthropodes nuisibles en particuliers chez les mouches ravageuses des fruits (Berghoff *et al.* 2003 ; Hirosawa *et al.* 2000 ; Way et Khoo, 1992 ; Carroll and Risch 1990). Malgré leur rôle primordial, les fourmis n'ont jamais fait l'objectif principal dans la recherche scientifique dans plusieurs écosystèmes dont l'arganeraie qui constitue un grand réservoir naturel de la prolifération et de la dissémination de la mouche *C. capitata*.

Par cette recherche, on a essayé de montrer certains aspects de l'interaction entre les peuplements des fourmis et les populations de *C. capitata* dans le but de mettre au point le rôle des fourmis et leur implication dans le contrôle des populations de la Cératite dans l'arganeraie. Ces aspects ont intéressé :

- 1- L'identification des différents peuplements de fourmis de l'arganeraie, montrer leur diversité, leur abondance et leur dynamique de population saisonnière.
- 2- La quantification de la mortalité des larves de la Cératite due aux fourmis et aux facteurs abiotiques dans l'arganeraie.
- 3- L'étude des cycles circadiens de l'activité de l'espèce prédatrice *M. subopacum* et celui de l'émergence des larves de la Cératite à partir des fruits d'arganier.

Les résultats de ces différents aspects écologiques ont été discutés pour pouvoir définir la contribution et les limites de l'efficacité des fourmis prédatrices comme agent potentiel de

contrôle des parasites de l'arganeraie, identifier les moyens qu'elles déploient et les facteurs pouvant influencer le choix de leurs intégration dans les éventuels programmes de lutte biologique ou intégrée dans l'arganeraie ou dans les régions limitrophes vulnérables aux attaques de la Cératite.

1) Les peuplements de fourmis, diversité, abondance et dynamique de population spatio-saisonnière dans l'arganeraie

A l'issu de nos échantillonnages par la technique des pot-pièges, treize espèces de fourmis colonisent l'espace sous la frondaison des arganiers. Ce résultat est en cohérence avec celui rapporté dans des études similaires entamées dans la région méditerranéenne. On note dans ce sens que Cerdá *et al.*, (2009) ont inventorié 14 espèces de fourmis dans un verger d'agrumes en Espagne, alors que dans d'autres habitats naturels, cet effectif se situe entre 6 et 15 espèces (Retana et Cerdá, 2000). Le même nombre d'espèces a été également trouvé par Castracani *et al.* (2010) dans certains habitats de la réserve naturelle de Castelporziano (Italie). Notre méthodologie d'échantillonnage semble être suffisamment adéquate puisque les courbes d'accumulation des espèces de fourmis collectées atteignent leur plateau (asymptote horizontale) sur les 10 arbres choisis comme unités d'échantillonnage dans chaque site d'étude. Mais, nos échantillons ne concernaient que les fourmis présentes dans l'espace sous la frondaison des arganiers, un inventaire exhaustif couvrant les autres niches écologiques pourrait sans doute augmenter la richesse spécifique des fourmis dans l'arganeraie. Toutefois, la composition de la communauté des fourmis méditerranéennes semble être relativement pauvre comparée aux écosystèmes équatoriaux car la biodiversité dans notre région est affectée généralement par d'intenses perturbations anthropiques qui altèrent l'équilibre écologique des systèmes naturels dans la région méditerranéenne (Sala *et al.*, 2000).

Deux espèces de fourmis qui sont *Monomorium subopacum* (54.34%) et *Tapinoma simrothi* (37,06%), dominant l'ensemble des autres espèces puisqu'elles représentent la majorité des captures, leur présence est presque commune dans toutes les unités d'échantillonnage (arbres) dans les deux sites et lors de chaque saison. Elles sont identifiées comme les majeurs prédateurs responsables des 92% de la prédation des larves de la Cératite sous les arganiers (El Keroumi *et al.* 2010). Le caractère dominant est aussi montré chez les espèces du genre *Monomorium* par Delabie *et al.* (2000), qui les rangent parmi les vrais omnivores sur le sol ou sur la litière dans les pâturages clairs de la forêt tropicale atlantique de Bahia au Brésil.

L'impact des fourmis dominantes sur les espèces subordonnées constitue souvent un sujet de controverse, comme en est l'exemple, dans le sud-est de l'Australie où l'effet de la dominance de la Dolichoderine *Iridomyrmex purpureus* semble être limitée aux espèces ayant les mêmes fonctions écologiques (Gibb & Hochuli 2003). Dans la région méditerranéenne, Cerdá et al. (1998), suggéraient que le comportement de recherche des ressources alimentaires chez les espèces de fourmis subordonnées était similaire dans des parcelles où différentes espèces dominent en indiquant l'absence de l'action de celles dominantes sur les subordonnés. Cependant, il est presque établie maintenant que les espèces dominantes affectent profondément le succès et la structure des espèces subordonnées sympatriques et peuvent induire l'extinction de leur compétiteurs, tel est le cas évoqué dans la savane sud-africaine par Parr (2008), et dans une forêt arbustive de la région méditerranéenne de l'Espagne (Retana et Cerdá 2000), où les interactions concurrentielles des espèces dominantes représentent la force majeure de la structuration de la communauté. Probablement, une situation similaire pourrait régner dans l'arganeraie, où les communautés de fourmis sont fortement influencées par la présence des espèces dominantes particulièrement l'espèce *M. subopacum*. Dans le cas de la dominance d'une ou de quelques espèces de fourmis, Hölldobler et Wilson (1990) ont préconisé la règle de «dominance-appauvrissement», qui stipulent l'existence d'une relation négative entre la richesse spécifique et le degré de dominance dans la communauté.

a- Effet de l'habitat sur la structure des communautés de fourmis

La richesse et la diversité spécifique annuelle ne montrent pas de différence significative entre le site de Boutazarte dans l'arganeraie-forêt présentant plus de complexité et de niches écologiques (offre de plus de diversité d'habitats, de refuges et des ressources alimentaires) et le site de Lahssinate dans la zone semi-continentale interne. Par ailleurs, même un habitat plus structuré et plus complexe pourrait ne pas fournir les meilleures conditions environnementales pour tous les groupes des différents organismes. Cependant, une situation inverse est décrite par Retana et Cerdá (2000), dans la région méditerranéenne, où la grande complexité de l'habitat affecte négativement la présence des espèces de fourmis et leur prospérité.

Concernant l'abondance totale, les individus sont plus fréquents dans la zone semi-continentale que dans celle littorale. Diverses combinaisons de caractéristiques écologiques et climatiques complexes pourraient générer l'hétérogénéité de l'habitat et des éléments qui affectent sa productivité et la structure des communautés mais sans être suffisantes pour

affecter sa composition en espèces. L'humidité de l'air relativement élevée dépassant souvent 75% (Delannoy, 1980) dans le site de Boutazarte ou le surpâturage par exemple, aurait un effet sur la réduction de l'abondance des espèces de fourmis dans la bande littorale. Cependant, cette diminution y compris celle de *M. subopacum*, n'affecte pas le taux de prédation des larves de *C. capitata* entre les deux sites (El Keroumi et al. 2010).

b- Effet de la saisonnalité sur la structure des communautés de fourmis.

L'abondance totale, la richesse (sauf entre l'été et d'automne), et l'équitabilité de la communauté des fourmis sous les arganiers, montrent une saisonnalité marquée. Dans les deux sites, 12 espèces de fourmis ont été observées en été, contre cinq seulement en hiver. La variabilité des habitudes alimentaires des fourmis en fonction des saisons au cours de l'année, affecte la structure de la communauté en réaction aux variations climatiques qui agissent sur la disponibilité des ressources alimentaires. Des facteurs tels que la température et la disponibilité en eau dans l'environnement peuvent généralement être considérés comme des facteurs centraux dans la régulation de l'activité des fourmis, car ils affectent la biomasse végétale globale et définissent les besoins physiologiques, des espèces et donc agissent sur l'organisation temporelle de la structure de la communauté (Andersen, 1983) telle la température qui a été soulignée comme principal facteur de stress abiotique régulant la structure des fourmis communautaires en Australie (Andersen, 1995). Dans celles méditerranéennes, les variations saisonnières suivent les fluctuations de température (Cerdá *et al.*, 1998) qui régulent l'abondance et le comportement des fourmis dominantes, et donc déterminent largement la dynamique concurrentielle au sein des communautés. Dans cette étude, la phénologie saisonnière des communautés de fourmis est beaucoup plus importante que la variation faunistique entre les deux sites étudiés en dépit de leur régime climatique spécifique. Ce résultat illustre l'importance de la saisonnalité dans la structuration des communautés de fourmis de l'arganeraie et reste comparable à celui trouvé par Izhaki *et al.* (2003) dans la forêt de Pins en Floride, lorsqu'il a démontré que l'effet des cycles naturels saisonniers sur la composition de la communauté de fourmis a été plus marqué que celui des perturbations dues au feu. Lors de notre recherche, on a relevé que le pic des captures de fourmis sous les arganiers a été observé au printemps et en été. Or, cette dernière période coïncide avec la maturation des fruits de l'arganier et probablement cette augmentation d'effectif serait due à la grande disponibilité des larves de *C. capitata*.

2) Quantification de la mortalité des larves de la Cératite par les fourmis et les facteurs abiotiques dans l'arganeraie

Dans l'objectif d'explorer les différents prédateurs et de quantifier leur importance dans la prédation, les larves de la Cératite ont été exposées expérimentalement sous les arganiers. L'observation a intéressé 3 événements chez les larves : l'enterrement, la mort sous l'action des facteurs abiotique ou la prédation par les fourmis ou tout autre arthropode. Les résultats montrent que 56% des larves ont réussi à s'enterrer. Cet événement dépend de facteurs environnementaux particulièrement le type du sol. Sur un sol sableux, les larves s'enterrent plus rapidement que sur celui argileux. Dans ce dernier cas, les larves ont dû passer plus de temps à chercher un site de pupaison convenable, ce qui augmente la chance de leur prédation. Un résultat similaire a été signalé au Mexique par Aluja *et al.*, (2005) chez la mouche des fruits *Anastrepha spp.* (Diptera: Tephritidae), dont le temps d'enterrement dépend de l'abondance de la matière organique dans le sol ou comme il a été suggéré par Thomas (1995), il dépend de la pression de la prédation ou du risque de la dessiccation sous les hautes températures du sol. Selon ce même auteur, à de faibles pressions de prédation, les larves passent plus de temps (jusqu'à 1h) à la recherche d'un site convenable pour la pupaison.

Lors de notre recherche, on a relevé que si les larves arrivent à s'enterrer, le processus est réalisé dans les cinq premières minutes ou bien pour la plupart, la mort survient sous l'effet du choc thermique ou par la prédation. Par conséquent, l'enterrement rapide est probablement une adaptation comportementale des larves en présence d'une prédation forte ou en présence des conditions environnementales précaires en l'occurrence les fortes chaleurs. Bien qu'après l'enterrement, les nymphes peuvent être sujettes à la prédation, car la recherche menée par Eskafi et Kolbe (1990), a trouvé que 34 à 47% de la mortalité de la Cératite dans les vergers d'agrumes est due aux prédateurs dans le sol. Ce taux de prédation élevé est principalement attribuable à huit espèces de Coléoptères Staphylinidae. La haute température du sol et la prédation ont été déjà signalées comme causes principales de mortalité lors des stades immatures des Tephritidae (Serit et Tan 1990; Hennessey 1994; Thomas, 1995; Urbaneja *et al.*, 2006). Lors de notre expérimentation, quand la température du sol dépasse 48°C, la mort des larves devient certaine, indépendamment de la texture du sol, telle qu'il a été démontré dans une étude au laboratoire menée par Gazit *et al.* (2004) où ils ont exposé des larves du troisième stade à 48°C (300 individus) et ont noté leur mortalité au bout de 15 minutes. Les basses températures sont également connues comme cause de mortalité, non seulement des larves, mais aussi des nymphes (Eskafi et Fernandez, 1990; Serit et Tan, 1990; Urbaneja *et al.*, 2006).

Lors de nos investigations, on a constaté qu'en présence d'une température basse, la prédation par les arthropodes a été la principale source de mortalité des larves. Globalement, les fourmis sont responsables de 20% de la mortalité totale des larves de la Cératite réalisée essentiellement par deux espèces : *M. subopacum* et *T. simrothi* qui ont été responsables de la majorité des captures. Toutefois, le premier était beaucoup plus efficace que le second à cause des raisons suivantes : *M. subopacum* est l'une des espèces les plus abondantes sous les arbres d'arganier, permettant une découverte rapide de la proie. Cette espèce est également un prédateur performant par sa capacité de détection systématique des proies et comme la majorité des Myrmicinae, Cette espèce est reconnue par son venin puissant qui contient un mélange complexe de 17 alcaloïdes de carbone (Jones, Zottig, Robertson et Snelling 2003) qui est en mesure d'immobiliser les larves en quelques secondes. En revanche, *T. simrothi* manque de venin et «perd» souvent la proie. Elle est reconnue principalement par son activité de récolte du miellat des pucerons. L'autre espèce *Cataglyphis viatica*, est une fourmi elle aussi impliquée dans la prédation des larves de la Cératite et capable de transporter facilement les larves du fait de sa grande taille, mais sa faible contribution dans la prédation des larves peut être due à ses caractéristiques omnivores et charognard ne capturant les proies vivantes que rarement et son fourragement s'effectue dans les endroits dégagés et ensoleillés, loin des frondaisons des arbres. Egalement, l'espèce *Messor picturatus Maura* est une espèce granivore du groupe des moissonneuses, qui fourrage dans des habitats ouverts ce qui explique sa faible contribution dans la prédation des larves de la Cératite (4%).

Globalement, ces résultats confirment fortement ceux antérieurs qui montrent le rôle important de plusieurs espèces de fourmis (*P. megacephala*, *Linepithema humile*, *Pheidole megacephala*, *Solenopsis geminata*, et *Ocophila smaragdina*) qui ont été identifiées comme de véritables prédateurs des mouches de fruits divers (Pemberton et Willard, 1918; Wong *et al.*, 1984; Eskafi et Kolbe, 1990). Les fourmis sont aussi connues comme étant des prédateurs majeurs des larves d'autres Tephritidae, telles que *Anastrepha spp.* au Mexique (Aluja *et al.*, 2005.), la mouche des pommes *Rhagoletis pomonella* et la mouche de l'olivier *Bactrocera oleae* (Allen et Hagley 1990; Bressan-Nascimento 2001; Orsini *et al.*, 2007).

3) L'étude des cycles circadiens de l'activité de *M. subopacum* et celui de l'émergence des larves de la Cératite à partir des fruits d'arganier

- Rythme d'activité de *M. subopacum* sous les arbres de l'arganier

L'activité de fourragement de *M. subopacum* est majoritairement diurne avec un rythme bimodal caractérisé par deux phases d'importances inégales : une phase matinale

d'activité principale qui commence avec la levée du jour (entre 5h et 6h) jusqu'à midi et une phase secondaire (entre 16h et 22h). En dehors de ces périodes, les fourmis maintiennent une activité de fourragement réduite minimale, en évitant totalement la sortie du nid lorsqu'il régnait les hautes températures de la mi-journée. En effet, les fourmis sont caractérisées par leurs activités spécifiques de fourragement. Certaines espèces sont actives jour et nuit, d'autre le sont durant toute ou une partie limitée de la photophase ou la scotophase (Mc Cluskey and Soong, 1979 ; Hölldobler and Wilson, 1990), ce qui traduit la présence d'une flexibilité durant le nyctémère en fonction de l'organisation de l'activité caractérisant ainsi le type plurimodale, bi ou unimodale. Ce comportement peut être d'une grande importance dans la mesure où il intervient dans l'adaptation des espèces aux conditions de l'environnement qui peuvent avoir des changements rapides ou progressifs, car en général, chez les fourmis, il est connue que l'activité est contrôlée par les divers facteurs environnementaux (Hölldobler et Wilson, 1990). Chez plusieurs espèces de fourmis rouges du bois, des études chronobiologiques ont été entreprises par Bruyn et Kruk-de Bruin (1972), Rosengren (1977) et North (1987 et 1993) et ont montré que dans les conditions naturelles, les fourmis de ce groupe sont généralement diurnes, mais en fonction des saisons et lors du changement des conditions météorologiques, une importante activité nocturne peut être observée. Comme chez plusieurs insectes, les rythmes d'activité chez les fourmis peuvent être associés à l'alternance du jour et de la nuit, des cycles associées de lumière/obscurité, d'humidité et de température, comme cela a été établie par North (1987) chez des ouvrières de l'espèce *Formica rufa* (McCluskey 1965, 1979 ; Rosengren 1986). Rosengren (1977) a montré que les rythmes circadiens qui persistent sous l'action de facteurs d'entrainements constants de photopériode, de température ou d'autres facteurs environnementaux, sont de nature endogène. Le rythme d'activité chez les organismes qui utilisent les indices ou les signaux pour la recherche des ressources alimentaires, peut être aussi ajusté afin d'anticiper les changements de température et de luminosité comme ceci a été soulevé chez les abeilles par Forel (1910) et Buttel-Reepen (1900). Une contribution de l'expérience ou l'apprentissage des individus pourrait aussi constituer une source d'expression de l'organisation temporelles telle qu'elle a été démontrée chez les insectes sociaux comme les abeilles et les fourmis (Cruden et al., 1983 ; Harrison et Breed, 1987). Chez les espèces animales, la plupart des activités alimentaires impliquent des mouvements d'un lieu de repos vers des zones d'alimentation, et les rythmes journaliers peuvent être liés aux rythmes des proies elles-mêmes. Chez l'espèce *M. subopacum*, prédateur majeur des larves de la Cératite, l'existence d'une organisation temporelle rythmique de l'activité durant le nyctémère, pourrait être liée à la disponibilité des

larves hôtes de *C. capitata* sous les arbres en cette saison de mûrissement des fruits comme elle pourrait être liée aux conditions de température qui empêchent la sortie des fourmis au moment où les températures sont maximales à la mi-journée.

- Rythme de l'émergence des larves sous les arbres d'arganier

L'émergence des larves de la Cératite montrent un rythme horaire journalier très net puisque les sorties s'effectuent toujours au moment de l'apparition de la lumière au début de la journée. Le rythme des émergences est unimodal avec une seule phase matinale où se localisait la majorité des sorties journalières. Cette période commence presque 1 heure avant l'apparition de la lumière du jour et se continue jusqu'à 10h, pendant le reste du nyctémère les sorties sont quasiment nulles. Chez d'autres Tephritides, Aluja (2005) et *al.* ont trouvé que cette même période est celle préférée pour la sortie des larves d'*Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae) se développant sur les fruits hôtes de *Psidium guajava* (Myrtales: Myrtaceae), avec des émergences entre 4h et 8h du matin. Le facteur qui déclenche l'émergence des larves en cette période de la journée reste méconnu, mais la température, l'humidité relative de l'air et les premiers rayons lumineux de l'aube, pourraient constituer un stimulus qui déclenche la sortie des larves durant cette période qui est la plus froide et la plus humide de la journée.

Il est peu probable que cette rythmicité soit la conséquence d'un éventuel rythme de ponte des mouches mères compte tenu de la variabilité de la durée du développement larvaire. Bien que cela nécessite une étude approfondie, le rythme d'émergence des larves à partir des fruits serait sans doute le résultat d'une organisation rythmique qui peut être ou non différente de celle qui détermine les autres rythmes comportementaux connus chez différents organismes (Saunders, 1982). En effet, la quasi-absence d'émergences pendant la plus grande partie du nyctémère, suggère que la sortie des larves des fruits n'est possible que pendant quelques heures de la journée. Ce phénomène de tout ou rien appelé "gating event" par Pittendrigh (1966), a été décrit chez de nombreuses espèces d'insectes comme chez la drosophile (Saunders, 1982). La localisation des émergences lors d'une période matinale, se passe comme si les larves n'avaient que quelques heures en cette période de la journée pour émerger ; si elles ne le réalisent pas en ce moment, elles doivent alors attendre un jour supplémentaire pour effectuer l'émergence et achever leur cycle biologique de développement.

- Nature du rythme d'émergence des larves

Leur rythme naturel peut être de nature exogène, entièrement dépendant du signal extérieur, ou endogène engendré par un stimulateur interne qui fonctionne comme une horloge biologique. Plusieurs facteurs peuvent influencer les rythmes circadiens chez les organismes (rythme qui persistent en libre cours : conditions de lumière, de température, ou d'humidité, etc., constantes avec une période proche de 24h). Les facteurs exogènes peuvent être abiotiques, notamment les conditions climatiques : température (Cardé *et al.*, 1975; Lance *et al.*, 1988 ; Pawson et Petersen, 1990), humidité ou luminosité (Brower, 1991 ; Pawson et Petersen, 1990), biotiques comme la présence d'hôtes, proies, ou de prédateurs (Kaiser *et al.*, 1987; Forsse *et al.*, 1992), la disponibilité ou la qualité de la ressource alimentaire (Jones et Gubbins, 1978), l'activité d'autres espèces du même ou de différents niveaux trophiques et qui constituent des stimuli perçus par l'animal pouvant influencer son activité et son comportement.

L'effet de la température sur le rythme de l'émergence des larves des fruits d'arganier a été suivi sur un lot de fruits sous une température constante de $26^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ et à photopériode naturelle dans les conditions de laboratoire. Les résultats montrent que le profil du rythme des sorties des larves n'est pas affecté, et que la phase d'émergence s'est allongée d'une heure (la phase s'achève à 11h vs 10h dans les conditions de température ambiante sur le terrain). Ce résultat montre que le changement des températures entre le milieu naturel et le laboratoire a induit un faible effet sur l'organisation du rythme d'émergence.

Par contre l'exposition des larves à la lumière continue, montre une nette perturbation de l'acrophase et du profil du rythme des émergences. L'amplitude du pic matinal est beaucoup plus réduite, la sortie des larves diminue par la suite et reste presque maintenue à la même fréquence le long du nyctémère. Ce traitement n'a pas éliminé la rythmicité des émergences, mais il a induit une perturbation dans son organisation en agissant sur l'acrophase de son pic et sur la distribution horaire des sorties durant la journée. En effet, en présence d'une lumière continue, les émergences par heure sont effectuées au cours de la journée selon 3 groupes de périodes (sous-ensembles d'heures) significativement homogènes, dont l'un est enregistré entre 4 et 10h, regroupant également la période du pic du rythme matinal des émergences, rappelant celui observé dans le cas de traitement en photopériode naturelle et en obscurité continue. Dans ce dernier cas, le rythme d'émergence des larves garde une certaine organisation rythmique mais non aussi marquée que celle observée en présence de la photopériode naturelle au laboratoire ou sur le terrain, car le rythme possède une acrophase réduite et une phase d'émergence plus allongée. Les émergences sont

effectuées selon 2 groupes de périodes, l'un incluant les heures du pic du rythme des émergences tel que celui observé en situation de photopériode naturelle.

Le rythme d'émergence a montré une corrélation positive significative entre les émergences horaires des différents cas de traitements, en lumière et en obscurité continues et en photopériode naturelle. Cela, indique une certaine conservation de la rythmicité de l'émergence des larves à partir des fruits en libre cours (température et photopériode), ce qui permet d'évoquer la nature interne de cette oscillation où le rôle de l'oscillateur endogène n'est pas masqué par l'influence des variations des facteurs environnementaux externes et n'a eu des conséquences que sur le profil de l'émergence horaire des larves. L'importance de ce facteur endogène sur le profil des rythmes des émergences des adultes observé dans la nature est d'ailleurs connue chez plusieurs espèces, dont la mouche tsé-tsé *Glossina morsitans* (Brady et Crump, 1978). Les principales modifications observées dans cette étude concernaient la modification du pic qui concentre les sorties de larves pendant une courte période en cas de photopériode naturelle, le rythme circadien paraît donc peu sensible aux stimuli expérimentés. Si le nombre des émergences montre des variations considérables entre les différentes conditions, la phase et le profil du rythme sont généralement peu affectés et tendent à garder un rythme presque homogène sous les différentes conditions.

- Synchronisation des rythmes

L'analyse du rythme d'activité de *M. subopacum* et celui des émergences des larves de la Cératite à partir des fruits hôtes d'arganier, montre une nette concordance entre eux. La synchronisation des phases entre les deux rythmes est en accord avec la fonction trophique qu'exerce *M. Subopacum*; le prédateur majeur des larves de la Cératite dans l'arganeraie et, il lui serait donc plus avantageux le fourragement à la recherche de nourriture au moment où les larves proies sont disponibles.

Durant la phase d'activité, le pic des émergences des larves arrive à son maximum en avance d'une heure environ sur celui de *M. subopacum*. Ce déphasage qui caractérise la relation trophique entre proie et prédateur et incarne probablement le temps nécessaire pour une meilleure concordance des délais de rencontres entre les fourrageuses et les larves proies. Ce déphasage ne serait pas le seul élément intervenant dans les relations hétérotypiques, car chez d'autres diptères de la même famille de la Cératite, Thomas (1995), avait établie au Mexique que les larves nouvellement émergées appartenant à la mouche des fruits *Anastepha spp*, peuvent mettre plus d'une heure avant de trouver un site propice pour s'enterrer, sans négliger que ce délai dépend également d'autres facteurs du milieu, tel que le type du sol, sa

composition organique et la pression ou le risque de la prédation dans le milieu (El Keroumi *et al.* 2009; Aluja, 2005; Thomas, 1995).

L'existence de ce déphasage serait considéré comme une stratégie intervenant dans les relations entre espèces. Selon Daan (1981), le rythme d'émergence chez les insectes pourrait avoir un rôle dans la limitation de la prédation des adultes nouvellement émergés qui sont particulièrement vulnérables : si un prédateur a une capacité de prédation limitée à un certain nombre de proies pendant un temps donné, il capture moins d'individus s'ils sont tous disponibles au même moment de la journée que s'ils sont présents tout le temps. Les rythmes journaliers d'émergence peuvent ainsi constituer un facteur limitant des conséquences de la prédation (Fagerström et Wiklund, 1982).

II- Conclusion générale

Notre travail s'est attaché à éclaircir trois aspects écologiques de l'interaction des peuplements de fourmis et de la population de la Cératite sous les arganiers pour appréhender les attributs de base influençant les mécanismes de fonctionnement justifiant la régulation potentielle de la Cératite à l'aide des fourmis.

D'abord, la prospection et la dynamique de phénologie saisonnière et spatiale des fourmis dans deux biotopes de l'arganeraie nous a révélé que treize espèces qui fourragent sous les arganiers. La richesse annuelle de la communauté ne montre pas de différence entre la zone littorale et celle semi-continentale, contrairement à l'abondance et à l'équitabilité qui variaient considérablement entre les deux biotopes, les fourmis étant plus abondantes dans la zone semi-continentale que dans l'autre littorale. La dynamique saisonnière en terme d'abondance, richesse, diversité et régularité varient significativement en fonction des saisons au cours de l'année. L'espèce *M. subopacum* est la plus dominante numériquement suivi de *T. simrothi*, toutefois, la collecte de la première espèce a été notée sous tous les arbres et durant toutes les saisons. Les variations faunistiques de la communauté d'une saison à l'autre a été beaucoup plus importante que celles observées entre les deux biotopes indépendamment de leurs régimes de perturbations naturelles et anthropiques. L'activité de fourragement des fourmis paraît importante pendant le printemps et l'été, en particulier la fréquence de *M. subopacum* qui semble être corrélée avec la disponibilité importante des larves comme source de nutrition organique dans un domaine aride et relativement pauvre tel que celui de l'arganier. En plus de ces fluctuations, d'autres facteurs interviennent dans cette répartition tels les perturbations biotiques et abiotiques, les effets du micro-habitat, compétition

interspécifique, activité anthropique et les pratiques agricoles qui pourraient avoir un rôle dans la structure et la dynamique des fourmis.

En second lieu, on a abordé l'identification des espèces de fourmis prédatrices et la quantification du taux de mortalité occasionné par les facteurs biotiques et abiotiques sous les arganiers. En effet, l'exposition expérimentale des larves sous les arganiers a montré que les fourmis sont les principaux prédateurs des larves de la Cératite et sont responsables de 20% de la mortalité où quatre espèces de fourmis (*M. subopacum*, *T. simrothi*, *Cataglyphis viatica* et *Messor picturatus maura*) y sont impliquées, *M. subopacum* est la plus active d'entre elles. Les ouvrières de *M. subopacum* agissent immédiatement après la détection des larves par contact antennaire direct en saisissant la larve par les mandibules et en la piquant de façon répétitive permettant l'immobilisation de la larve grâce au venin qu'elles sécrètent. Les fourmis transportent collectivement la proie au nid après un recrutement de courte distance des congénères les plus proches.

Enfin, la mise en évidence et la comparaison des rythmes circadiens de l'activité de *M. subopacum* et de l'émergence des larves de la Cératite à la saison du murissement des fruits, nous a révélé que *M. subopacum* montre une activité diurne rythmique bimodale durant la journée avec une phase matinale principale et une phase moins importante entre 16h et 22h. L'activité est presque nulle au moment des hautes températures de la mi-journée. L'émergence des larves de la mouche sous les arganiers comme au laboratoire montre une organisation temporelle rythmique unimodale au cours du nyctémère avec un pic qui commence lors de l'apparition des premiers rayons lumineux et qui se continue jusqu'à 11h du matin, puis reste quasiment absente au cours du reste de la journée.

La température et la photopériode sont parmi les facteurs d'entrainements environnementaux externes les plus connues influençant les rythmes circadiens chez les différents organismes. Le test de ces facteurs dans le cas des émergences des larves au laboratoire, a montré la nature interne du rythme de l'émergence toutefois l'expression de cette composante comportementale chez la Cératite est fortement influencée par les facteurs externes de l'environnement en particulier l'exposition à la lumière continue. La comparaison entre le rythme des émergences des larves proies et celui de l'activité locomotrice des fourrageuses de *M. subopacum*, montre une synchronisation marquée entre les deux pics d'activité avec un déphasage d'environ une heure. Cette concordance de rythmes peut être conçue comme une adaptation pour la limitation de la prédation des larves nouvellement émergées. Par ailleurs, le temps de déphasage entre les deux pics d'activité des deux antagonistes et qui coïncide avec le temps de recherche que pourraient passer les larves pour

trouver un site convenable de pupaison, souligne le meilleur contrôle des délais de la coexistence dans le milieu des fourrageuses de *M. Subopacum* pour rencontrer les larves proies. Ces études montrent que les rythmes circadiens d'activité ont une signification écologique beaucoup plus importante que les simples réponses directes aux facteurs externes. Ils reflètent en effet, une parfaite organisation temporelle des comportements qui soulignent une meilleure adaptation aux variations périodiques de l'environnement. L'intérêt d'un déterminisme endogène est interprété en terme de préparation, à relier à la prévisibilité de l'environnement, permettant aux organismes une réponse anticipée aux variations périodiques externes (Enright, 1970). L'oscillation endogène détermine donc, plus ou moins directement, la chronologie des comportements et assure leur synchronisation avec les facteurs auxquels ils sont censés répondre (présence éphémère de nourriture, conditions abiotiques favorables, activité d'un congénère, etc.).

III- Perspectives

A l'issue de ce travail, des interrogations restent en suspens et mériteraient une recherche complémentaire pour une compréhension plus approfondie des mécanismes de fonctionnement du système arganier/fourmis/Cératite, du rôle des fourmis dans le contrôle des populations de la Cératite et de leur importance dans les éventuels projets de lutte biologique contre les phytophages, comme par exemple :

- Quel est l'impact des fourmis sur les pupes de la Cératite sous les arganiers ?
- Dans l'arganeraie de la région d'Agadir, des inspections préliminaires ont montré la présence de 19 espèces de fourmis. Parmi ces espèces additionnelles existe-il d'autres prédatrices et quel serait leur rôle dans le contrôle de la Cératite ?
- Quelle est la nature de l'attractivité et quels sont les stimuli biologiques ou chimiques éventuels qui dirigent la reconnaissance entre les larves de *C. capitata* et leurs fourmis prédatrices ?
- Quel est l'effet potentiel de la saisonnalité sur les rythmes d'activité circadienne du comportement des fourmis sous les arganiers.
- Pour évaluer l'efficacité et les contraintes éventuelles dans le fonctionnement d'un projet de lutte par l'utilisation de *M. subopacum*, des tests expérimentaux sur de petites parcelles de terrain enrichies par des reines fondatrices de cette espèce pourraient être d'un grand intérêt pour confirmer l'utilisation effective de cette espèce comme agent de la lutte biologique contre la mouche méditerranéenne des fruits.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

- Adler, F.R., LeBrun E.G., and Feener Jr D.H., 2007. Maintaining diversity in an ant community: modelling, extending, and testing the discovery-dominance tradeoff. *American Naturalist* 169: 323–333.
- Agosti, D., Johnson, N.F., 2005. Editors Antbase. *www.antbase.org* Version (05/2010).
- Andersen, A. N. 1992. Regulation of "momentary" diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *American Naturalist* 140:401-420.
- Allen, W.R., and Hagley, E.A., 1990. Epigeal Arthropods as Predators of Mature Larvae and Pupae of the Apple Maggot (Diptera: Tephritidae), *Environnemental Entomology*, 19, 309–312.
- Aluja, M., Sivinski, J., Rull, J., and Hodgson, P.J. (2005), 'Behavior and Predation of Fruit Fly Larvae (*Anastrepha* spp.) (Diptera: Tephritidae) after Exiting Fruit in Four Types of habitats in Tropical Veracruz, Mexico', *Environnemental Entomology*, 34, 1507–1516.
- Andersen AN. 1983b. Species diversity and temporal distribution of ants in the semi-arid mallee region of northwestern Victoria. *Australian Journal of Ecology* 8, 127–137.
- Andersen, A.N., and Patel, A.D., 1994. Meat ants as dominant members of Australian ant communities: an experimental test of their influence on the foraging success and forager abundance of other species. *Oecologia* 98: 15-24.
- Andersen AN. 1995b. Measuring more of biodiversity: genus richness as a surrogate for species richness in Australian ant faunas. *Biological Conservation* 73, 39–43.
- Ansfield S., Elias N.V. et Lytton-Hitchins J.A., 2003. ants as egg predators of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in Australian crops. *Australian Journal of Entomology* 42: 349-351.
- Armbrecht, I., 2003. Diversity and function of leaf litter ants in Colombian coffee agroecosystems. PhD, University of Michigan, Ann Arbor, Australia.
- Ayad A., 1989 : Présentation générale de l'Arganeraie. Formation forestière continue, thème "l'arganier", station de recherches forestières, Agadir, 13 – 17 mars, pp : 9 – 17.
- Back E.A., and Pemberton C.E., 1918b. The Mediterranean fruit fly. *USDA Bulletin* 640.

- Balachowsky A. S., 1950. Sur l'origine de la mouche des fruits (*Ceratitis capitata* Wied). C.R. Acad. Agr. Fr. 1950, XXXVI, n° 9, p. 359.
- Balachowsky A.S. et Mesnil L., 1935. Les insectes nuisibles aux plantes cultivées leurs moeurs, leur destruction. Ed. *Busson*, Paris, T. 1, 627 p.
- Bani-Aameur F, 2000 a. Phenological phases of *Argania spinosa* (L.) Skeels flower. *Forest. Genetics* 7: 333-338.
- Barouni Urbani C., 1989. Phylogeny and behavioural evolution in ants, with a discussion of the role of behaviour in evolutionary processes. *Ethol. Ecol. Evol.*, 1 : 137-168.
- Barouni Urbani C., Bolton B., Word P. S., 1992. The internal Phylogeny of Ants (Hymenoptera: Formicidae). *Syst. Entomol.*, 17 : 301- 329.
- Beattie A.J., et Hughes L., 2002. Ant-plant interactions. In: Herrera CM, Pellmyr O (eds) Plant-animal interactions. Blackwell, Oxford, pp 211–235.
- Beattie A.J., Turnbull C., Hough T., Jobson S., Knox R.B., 1985. The vulnerability of pollen and fungal spores to ant secretions: evidence and some evolutionary implications. *American Journal of Botany* 72:606-614.
- Benlahbil S., Bani-Aameur F. 1999 a. La pollinisation de l'arganier est surtout entomophile. In : F. Bani-Aameur (éd.). Colloque international sur les ressources végétales : L'arganier et les plantes des zones arides et semi-arides. Faculté des Sciences d'Agadir 23-25 avril 1998: 119-120.
- Benson W.W., 1985. Amazon ant-plants. In: Prance G.T., Lovejoy T.E., (eds) Key environments. Amazonia. Pergamon Press, Oxford. xiv + 442 p., pp 239-266.
- Bentley B., 1977. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). *J. Ecol.* 65 : 27-38.
- Benziane T., Abbassi M. and Bihi T. 2003. Evaluation of two IPM methods to control main pests in citrus orchards. Evaluation de deux méthodes de lutte intégrée contre les ravageurs en vergers d'agrumes. *J. Applied Entomology* 127(1): 51-63.
- Benzyane M., 1985 : le rôle socio-économique et environnemental de l'Arganier. Actes journées d'études sur l'Arganier. Essaouira. 29 – 30 sept. 12 – 23 p.
- Berghoff SM, Maschwitz U, Linsenmair KE., 2003. Influence of the hypogaeic army ants *Dorylus* (*Dichthadia*) *laevigatus* on tropical arthropod communities. *Oecologia* 135:149-157.

- Bodenheimer F.S., 1951. The mediterranean fruit fly (*C. capitata* Wied.) in : Citrus Entomology in the Middle east. Uitgeverij Dr. W. Junk S., Gravenhage, pp. 87 – 161.
- Bolton, B., 2003. Synopsis and Classification of Formicidae. Memoirs of the American Entomological Institute, Vol. 71. Gainesville, FL. 370 pp.
- Bonizzoni, M., Malacrida, A.R., Guglielmino, C.R., Gomulski, L.M., Gasperi, G., & Zheng, L., 2000. Microsatellite polymorphism in the Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata*. *Insect Molecular Biology*, 9, 251-261.
- Boudy P., 1951. Economie forestière nord-africaine, II: Monographie et traitement des essences forestières, Larose, Paris, Fasc I: 382-414; III: Description forestière du Maroc, *Stat. de rech. forest. Maroc*, Rabat, pp. 190-219.
- Boudy P., 1952 : Guide du forestier en Afrique du Nord. *La maison Rustique*, Paris : p. 185 – 194.
- Boudy P., 1958. Economie forestière nord-africaine. Paris, *Larose*, 3 tomes (1948, 1950 et 1958).
- Boulos L., 1983. Médicinal plants of North-Africa. Référence Publications Inc. 218 st. Clair River Drive, Box 344 Algonac, Michigan 48001.
- Bressan-Nascimento, S., 2001. Emergence and Pupal Mortality Factors of *Anastrepha obliqua* (Macq.) (Diptera: Tephritidae) Along Fruiting Season of Host *Spondia dulcis* L., *Neotropical Entomology*, 30, 207_215.
- Brogdon, W. G. et McAllister, J. C. 1998. Insecticide resistance and vector control. *Emergence of infectious diseases* 4: 605-613.
- Brown E.S., 1959. Immature nutfall of coconuts in the Solomon Islands. II. Changes in ant populations and their relation to vegetation. *Bull. Entomol. Res.* 50:523-558.
- Buren W.F., Whitcomb W.H., 1977. Ants of citrus: some considerations. *Proc Int Soc Citriculture* 2"496-498.
- Cabrera M., et Jaffe K., 1994. A trophic mutualism between the myrmecophytic elastomataceae *Tococa guianensis* Aublet and an Azteca ant species. *Ecotropicos* 72:1-10.
- Carroll, C.R., et Janzen D.H., 1973. Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Ecol. Systematics* 4: 231-257.
- Carroll C.F., 1974. The community ecology of tropical arboreal ants. Ph D Thesis, University of Chicago.

- Carroll, C.R., Risch, S.J., 1990. An evaluation of ants as possible candidates for biological control in tropical annual agroecosystems. In: Gliessman, S.R. (Ed.), *Agroecology: Researching the Ecological Basis for Sustainable Agriculture*. Ecological Studies and Synthesis, vol. 78. Springer-Verlag, New York, pp. 30–46.
- Causse R., 1974. Influence du sex-ratio sur le nombre d'accouplements dans une population de *Ceratitis capitata* (Diptera, Trypetidae). *Ann. Zool. Ecol. Anim.* 6 (4): 499-502.
- Cayol J.P.; Causse R.; Louis C.; Barthes J., 1994. Medfly *Ceratitis capitata* as a rot vector in laboratory conditions. *J. Applied Entomology* 117, 338-343.
- Cerda, X., J. Retana, and S. Cros. 1997. Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *J. Anim. Ecol.* 66: 363-374.
- Cerdà X, Retana J, and Manzaneda A. 1998. The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia* (Berl.) 117, 404- 412.
- Cerdá X, Retana J., 2000. Alternative strategies by thermophilic ants to cope with extreme heat: individual versus colony level traits. *Oikos* 89:155–163
- Cerdá X., Palacios R., Retana J., 2009. Ant community structure in citrus orchards in the Mediterranean basin: impoverishment as a consequence of habitat homogeneity. *Environmental Entomology*, 38: 317-324.
- Colwell RK, and Huston MA., 1991. Conceptual framework and research issues for species diversity at community level. Page 37-71. In: Solbrig, O.T. (Ed.), *From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity*. *International Union of Biological Sciences*, Paris, France.
- Colwell RK, and Coddington JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. B. 345, 101-118.
- Connell, H.J., 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310
- Crawley, M.J., 2007. *The R Book*, Chichester, England: Wiley. Debouzie, D., and Mazih, A., 1999. 'Argan (Sapotaceae) Trees as Reservoirs for Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) in Morocco. *Environmental Entomology*. 28, 53_60.

- Cros, S., Retana, J. et Cerda, X., 1997. Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. *Ecoscience* 4, 269-278.
- Das G.M., 1959. Observations on the association of ants with coccids of tea. *Bull. Entomol. Res.* 50:437-482.
- Davidson D.W., Longino J.T., et Snelling R.R., 1988. Pruning of host plant neighbors by ants: *an experimental approach*. *Ecology* 69:801-808.
- Davidson D.W., et McKey D.B., 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera Research* 2:13-83.
- Davidson D. W., 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biol. J. Linn. Soc.* 61:153– 81.
- Davidson, D. W., 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology*, 23: 484-490.
- De Meyer, M., Copeland, R.S., Wharton, R.A., & McPherson, B.A., 2004. On the geographic origin of the Medfly *Ceratitidis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *In* Proceedings of the 6th International Fruit Fly Symposium, pp. 45-53, Stellenbosch, South Africa.
- Delabie JHC, Agosti D, Do Nascimento IC., 2000. Sampling effort and choice of Methods. *In*: Agosti D, Majer JD, Alonso LE, Schultz TR, editors. *Ants: Standard Methods for measuring and monitoring biodiversity. Biological Diversity Handbook Series*, pp.145–154.
- Delannoy H. 1980. Remarques sur les brouillards d'été dans quelques stations côtières du Maroc atlantique. *Méditerranée* 4:37-48.
- Di Giusto B., Anstett M.C., Dounias E., et McKey D., 2001. Variation in the effectiveness of biotic defence: the case of an opportunistic ant-plant protection mutualism. *Oecologia* 129:367–75.
- Driouchi A., 1990. Evaluation économique des pertes causées par la mouche méditerranéenne des fruits: Cas de l'économie agricole Tunisienne Rapport de mission d'un expert consultant *AIEA/FAO*. Division de l'assistance technique et de la coopération, 22p
- Dupin A., 1949. L'arganier survivant de la flore tertiaire, providence du sud marocain, Elevage et cultures.
- El Keroumi A., Naamani K., Dahbi A., Luque I., Carvajal A., Cerda X., Boulay R., 2010. Effect of ant predation and abiotic factors on the mortality of medfly larvae,

- Ceratitis capitata*, in the Argan forest of Western Morocco. *J. Biocontrol Science and Technology*, Vol. 20: 751- 762.
- El Yousfi Sidi Mohamed, La dégradation forestière dans le sud marocain. Exemple de l'arganeraie d'Admine (Souss) entre 1966 et 1986, Mémoire de 3e cycle, Agronomie option Eaux et Forêts, Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, Rabat, 1988.
- El-Haidari, H.S. 1981. The use of predator ants for control of date palm insects pests in the Yemen Arab Republic. *Date Palm Journal* 1, 129-132.
- Emberger L., 1925a. A propos de la distribution géographique de l'Arganier. *Bull. Soc. Hist. Nat. Et Phys. Du Maroc*. 4, 7 : pp. 151 – 153.
- Emberger L., 1938. Les arbres du Maroc et comment les reconnaître. Larose, éditeurs, Paris, 318 p.
- EPPO, 2004. European and Mediterranean plant protection organization, Distribution maps of quarantine pests for Europe *Ceratitis capitata*. http://www.eppo.org/WORLDWIDE/RPPOs/oepp_eppo.htm
- Eskafi F. M., and Fernandez A., 1990. Larval-pupal mortality of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) from interaction of soil, moisture, and temperature. *Environ. Entomol.* 19: 1666-1670.
- Eskafi, F.M., and Kolbe, M.M., 1990. 'Predation on Larval and Pupal *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) by the Ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) and other Predators in Guatemala. *Environmental Entomology*, 19, 148_153.
- Fekri, A. 1993. Contribution à l'étude hydrogéologique et hydrogéochimique de la zone synclinale d'Essaouira (Bassin synclinal d'Essaouira). 3rd cycle dissert.
- Fellah H., 1996. Contribution à l'étude de la bioécologie de la mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Weidemann (Diptera :Tephritidae) sur fruits d'été. Mémoire de fin de cycle de spécialisation de L'INAT
- Fellers J. H., 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* 68:1466-1478 .
- Ferradous A, Bani-Aameur F, Dupuis P. 1996 Climat stationnel, phénologie et fructification de l'arganier. Actes de l'Institut agronomique et vétérinaire. Hassan II 17 : 51-60
- Floren A, Biun A, Linsenmair KE., 2002. Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. *Oecologia* 131:137–44

- Garcia C.E., 1935. A field study on the citrus green bug *Rhynchocori serratus* Donovan. Philippine. *J. Agric* 6:311-325.
- Gazit, Y., Rossler, Y., Wang, S., Tang, J., and Lurie, S. (2004), 'Thermal Death Kinetic of Egg and Third Instar Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae). *Economic Entomology*, 97, 1540-1546.
- Gibb H, and Hochuli DF. 2003. Colonisation by a dominant ant facilitated by anthropogenic disturbance: effects on an ant assemblage composition, biomass and resource use. *Oikos* 103: 469-478.
- Giladi I., 2006. Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. *Oikos* 112:481-492.
- Greenslade P.J.M., 1971. Interspecific competition and frequency changes among ants in Solomon Islands coconut plantations. *J. App. Ecol.* 8 : 323-352.
- Grimaldi D., Agosti D., et Carpenter J. M., 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera : Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *Am. Mus. Novitates*, 3208 : 1-43.
- Groff G.W., Howard C.W., (1925) The cultured citrus ant of South China. *Lingnaam Agric. Res* 2:108-114.
- Gullan, P.J., 1997. Relationships with ants. Ch. 1.4.8. pp. 351-373. In: Ben-Dov, Y. and Hodgson, C.J., (Eds). *Soft Scale Insects - Their Biology, Natural Enemies and Control. Elsevier Science B.V., Amsterdam.*
- Haber W.A., Frankie G.W., Baker H.G., Baker I., et Koptur S., 1981. Ants like flower nectar. *Biotropica* 13:211-214.
- Harris E.J., 1984: Laboratory studies on courtships and meeting in the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wied.), These. Uni. Manchester. 230 p.
- Heil M. and McKey D., 2003. Protective Ant-Plant Interactions as Model Systems in Ecological and Evolutionary Research. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34:425-53.
- Hendrichs, J., Robinson, A.S., Cayol, J.P., & Enkerlin, W., 2002. Medfly areawide sterile insect techniques programmes for prevention, suppression or eradication: the importance of mating behavior studies. *Florida Entomologist*, 85, 1-13.
- Hennessey, M.K. (1994), 'Depth of Pupation of Caribbean Fruit Fly in Soils in the Laboratory', *Environmental Entomology*, 23, 1119-1123.
- Hensley S.D., Long W.H., Roddy L.R., McCormick W.J., Concienne E.J., 1961. Effect of insecticides on the predaceous arthropod fauna of Louisiana sugarcane fields. *J. Econ. Entomol.* 54:146-149.

- Hirosawa H, Higashi S, Mohamed M., 2000. Food habits of *Aenictus* army ants and their effects on the ant community in a rain forest of Borneo. *Insectes Sociaux* 47:42-49.
- Hölldobler, B., and E.O. Wilson. 1990. The ants. *Belknap Press*, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Hölldobler, B., E. Wilson. 1994. Journey to the Ants. Cambridge, Massachusetts: *Belknap Press of Harvard University Press*.
- Human, K. G., and D. M. Gordon. 1996. Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia* (Berl.) 105: 405-412.
- Huxley C. R., 1991. Ants and plants: a diversity of interactions. In: Huxley CR, Cutler DF Oxford University Press, Oxford, 601p.
- IAEA, 1995. Economic evaluation of damage caused by, and methods of control of, the Mediterranean Fruit Fly in the Maghreb. An analysis covering three control options, including the sterile insect technique. *IAEA-TECDOC-830*, pp 64. Vienna.
- Izhaki I. Levey DJ. Silva WR. 2003. Effects of prescribed fire on an ant community in Florida pine savanna. *Ecological Entomology* 28, 439–448.
- Janzen D.H., 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20:249-275.
- Janzen D.H., 1974. Epiphytic myrmecophytes in Sarawak: mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica* 6 : 237-259.
- Jones, T.H., Zottig, V.E., Robertson, H.G., and Snelling, R.R., 2003. The Venom Alkaloids from some African *Monomorium* Species. *Journal of Chemical Ecology*, 29, 2721_2727.
- Kajat, A., Breymeyer, A., Petal, J. 1971. Productivity investigation of two types of meadow in the Vistula Valley. XI. Predatory arthropods. *Ekol. Pol.* 19:223-33.
- Khoo, B. & Ho, C.T.. 1992. The influence of *Dolichoderus thoracicus* (Hymenoptera: Formicidae) on losses due to *Helopeltis thievora* (Heteroptera: miridae). Black pod disease, and mammalian pests in cocoa in Malaysia. *Bulletin of Entomological Research.*, 82, 485-91.
- Khoo, K.C. & Chung, G.F., 1989. Use of the black cocoa ant to control mirid damage in cocoa. *The Planter (Kuala Lumpur)*, 65, 370-383.

- Kusnesov, N. 1957. Numbers of species of ants in faunae of different latitudes. *Evolution*, 11: 298-299.
- Leston D., 1973. The ant mosaic-tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *Pans* 19 : 311-341.
- Leston D., 1978. A neotropical ant mosaic. *Ann Entomol Soc Am* 71 : 64 -653.
- Lévieux J., 1966. Traits généraux du peuplement en Fourmis terricoles d'une savane de côte d'Ivoire. *C. R. Acad. Sci. Paris Serie D.262* : 1583- 1585.
- Liquido, N.J., Shinoda, L.A., and Cunningham, R.T., 1991. Host Plants of the Mediterranean Fruit fly (Diptera: Tephritidae): An Annotated World Review', *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America*, 77, 1_52.
- M'hirit O., 1989. L'Arganier, une espèce fruitière forestière à usage multiple. Formation Forestière continue. Thème : "l'Arganier", station de recherches forestières, Agadir, 13 – 17 mars, 1989. p. 31 – 57.
- Machart, H. & Leston, D., 1969. Predators of *Distantiella theohroma*. *Report of the Cocoa Research Institute, Ghana Tafo*, pp. 1967-1968.
- MacMahon J.A., Mull J.F., et Crist T.O., 2000 Harvester ants (*Pogonomyrmex spp.*): their community and ecosystem influences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31 : 265-291.
- Magurran, A.E. 1988 Ecological Diversity and its Measurement. *Croom-Helm*, London.
- Majer J. D., 1976c. The influence of ants and ant manipulation on the cocoa farm fauna. *J. Appl. Ecol.* 13:157-175.
- Magurran AE. 2004. Measuring Biological Diversity, *Blackwell Publishing, Oxford*, 192 pp.
- Majer J.D., 1976b. The ant mosaic in Ghana cocoa farms: further structural considerations. *Journal of Applied Ecology* 13:145-155.
- Majer J.D., 1976a. The maintenance of the ant mosaic in Ghana cocoa farms. *J Appl Ecol* 13:123-144.
- Maddison P.A., and Bartlett B.Y., 1989. A contribution towards the zoogeograph of the Tephritidae. In. A.S. Robinson & G. G.Hooper (ed). *Fruit flies, their biology, natural enemies and control*. Elsevier, Amsterdam, vol.3A : 27-35pp.
- Mansfield S. Elias N.V. & Lytton-Hitchins J.A., 2003. Ants as egg predators of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in Australian cotton crops. *Australien Journal of Entomology* 42: 349-351.

- Mazih A., 1992 : Recherches sur l'écologie de la mouche méditerranéenne des fruits, *Ceratitis capitata* wiedmann (Diptera, Tephritidae), dans l'Arganeraie de la plaine du Souss (Maroc). *Thèse d'Etat es. sc. Inst. Agr. et Vet. Hassan II. Dep. Zool. Agadir.* 159 p.
- McGregor, A.J. & Moxon, J.E., 1985. Potential for biological control of tent building species of ants associated with *Phytophthora palmivora* pot rot of cocoa in *Papua New Guinea*. *Annals of Applied Biology*, 107, 271-277.
- Mennani A., B. Blavoux, M. Bahir, Y. Bellion, M. Daniel; (2001). Apports des analyses chimiques et isotopiques à la connaissance du fonctionnement des aquifères plio-quaternaires et turonien de la zone synclinale d'Essaouira (MAROC). *Journal of African Earth Sciences*, mars 2001.
- Méto A., 1952 Observations préliminaires faites sur l'arganier à l'Oued Cherrate et à Dar Askraoui en vue de sélections généalogiques. *Ann. Rech. Forest. (Rabat), rapport annuel* : 201-215.
- Méto A., 1952 Observations préliminaires faites sur l'arganier à l'Oued Cherrate et à Dar Askraoui en vue de sélections généalogiques. *Ann. Rech. Forest. (Rabat), rapport annuel* : 201-215.
- Montoya O., J. M., 1984 El argan (*Argania spinosa* (L.) Skeels). Potencial silvopastoral y de repoblacion en Espana. *Anales del Institu Nacional de Investigaciones Agrarias, Série Forestal* 8 : 141-152.
- Moreau, C.S., Bell, C.D., Vila, R., Archibald, S.B. et Pierce. N.E. 2006. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. *Science* (Washington D. C.), 312, 101–104. myrmecochory. *Oikos* 112:481-492.
- Naamani, K., 2004. Étude de l'Entomofaune de l'Arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels) et de la bio-écologie de son ravageur *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptère: Tephritidae) dans la région d'Essaouira (Maroc). Thèse de Doctorat. Département de Biologie, Faculté des Sciences Semlalia, Marrakech, pp. 223.
- Negro A.A., Hensley S.D., 1969. Evaluation of certain biological control agents of the sugarcane borer in Louisiana. *J. Econ. Entomol.* 62:1008-1013
- OILB-Srop, 1973. Statuts. Bulletin SROP, 1973/1, 25 p.
- Orsini, M.O., Kent, M.D., Karen, R.S., and Erik, H.N., 2007. Mortality of Olive Fruit Fly Pupae in California, *Biocontrol Sciences and Technology*, 17, 1360_0478.

- Parr C.L., Andersen A.N., Sinclair B.J., Gaston K.J., et Chown S. L., 2005. Convergence, constraint, and competition in ant assemblages: a cross-continental and modelling approach. *American Naturalist* 165, 481-494.
- Parr CL., 2008. Dominant ants can control assemblage species richness in a South African savanna. *Journal of Animal Ecology*. 77: 1191-1198
- Passera L., et Aron S., 2005. Les fourmis: comportement, organisation sociale et évolution. *Les Presses scientifiques du CNRC*, Ottawa, Canada.
- Pavan M., 1959. Attività per la lotta biologica con formiche del gruppo *Formica rufa* contro gli insetti dannosi alle foreste. *Min. Agric. For. Coll. Verde* 4:1-80.
- Peltier J.P., 1982 : la végétation du bassin versant de l'Oued Souss (Maroc). Thèse de Peltier, J. P., 1986. L'étage de végétation infra-méditerranéen dans le Sous. *Doc. phytosoc., N.S.* 10(1) : 437-454. Camerino.
- Pemberton, C.E., and Willard, H.F., 1918. A Contribution to the Biology of Fruit-Fly Parasites in Hawaii. *Agricultural Research*, 15, 419_465.
- Peng, R.K., Christian, K. and Gibb, K. 1997. Distribution of the green ant, *Oecophylla smaragdina* (F.) (Hymenoptera: Formicidae), in relation to native vegetation and the insect pests in cashew plantations in Australia. *International Journal of Pest Management*, 43, 303-211.
- Peng, R.K., Christian, K. and Gibb, K. 1998. Locating queen ant nests in *Oecophylla smaragdina* (F.) colonies. *Insectes Sociaux*, 45, 477-480.
- Peng, R.K., Christian, K. and Gibb, K. 2002. Biological control of *Amblypelta spp* (Hemiptera: Coreidae) using *Oecophylla smaragdina* (Hymenoptera: Formicidae)- progress, prospects and challenges. *Acta Horticulturae*, 575, 495 - 502.
- Petal, J., 1978. The role of ants in ecosystems. Pp. 293–325 in Brian, M. V. (ed.). Production ecology of ants and termites. Cambridge University Press, Cambridge
- Philpott S.M. & Armbrecht I., 2006. Biodiversity in tropical Agro-forest and the ecological role of ants and ant biodiversity in predatory function. *Ecological Entomology* 31: 369-377.
- Quilici, S., Duyck, P.F., Rousse, P., Gourdon, F., Simiand, C., & Franck, A., 2005. La mouche de la pêche sur mangue, goyave, etc. A La Réunion, évolution des recherches et des méthodes de lutte. *Phytoma*, 584, 44-47.

- Quilici, S., 1989. Aménagement de la lutte chimique contre les mouches des fruits à La Réunion. *In* Fruit flies of economic importance (ed R. Cavalloro), pp. 515-524. Balkema, Rotterdam.
- R Development Core Team, 2009. R: A Language and Environment for Statistical Computing, *R Foundation*
- Raignier, A. et Boven, van J.K.A., 1955. Étude taxonomique, biologique et biométrique des *Dorylus* du sous-genre *Anomma* (Hymenoptera Formicidae). *Annales du Musée Royal du Congo Belge. Tervuren. Sciences Zoologiques. Serie, 2*, 1–359.
- Rico-Gray V., Oliveira P., 2007. The ecology and evolution of ant-plant interactions. The Rieuf P., 1962. Les champignons de l'arganier. *Cah. Rech. Agron., n° 15*.
- Risch, S. J., Carroll, C. R., 1982. The ecological role of ants in two Mexican agroecosystems. *Oecologia* 55:114-19.
- Room M.P., 1975. Relative distributions of ant species in cocoa plantations in Papua New Guinea. *Journal of Applied Ecology* 12:47-62.
- Rousse, P., Harris, E.J., & Quilici, S., 2005. *Fopius arisanus*, an egg pupal parasitoid of Tephritidae. Overview. *Biocontrol News and Informations*, 26, 59N-69N.
- Sacantanis K. B., 1951. Influence de l'humidité sur l'incubation des oeufs de la mouche des fruits, *Ceratitis capitata* Wied. 9ème Congrès Int. *Entomol-Amsterdam*. 1: 460-464pp.
- Sacantanis K. B., 1957. La forêt d'Arganier le plus grand foyer de *Ceratitis capitata* Wied connu au monde. *Bol – Labo. Ent. Agr. Filippo Silvestri. Pottici*, 15 : 1 – 53 p.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ., 2000. Biodiversity — global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.
- Savolainen, R. and Vepsäläinen, K., 1989. Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. - *Oikos* 56: 3-16.
- Schmitz O.J., 2000. Combining field experiments and individualbased modeling to identify the dynamically relevant organizational scale in a field system. *Oikos* 89:471–484.
- Schoener T. W., 1983. Field experiments on interspecific competition. *Am Nat* 122:240-285.
- See Y.A. & Khoo K.C., 1996. Influence of *Dolichoderus throacicus* (Hymenoptera: Formicidae) on cocoa pod damage by *Conopomorpha cramerella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in Malaysia. *Bulletin of Entomological Research*, 86, 467- 474.

- Seguy E., 1950. La biologie des Diptères. *Encyclopédie entomologique*. Ed. Paul Chevalier. Paris VI, p. 609.
- Sheppard W. S., Steck G. J. et Mc Pheron B. A., 1992. Geographic populations of the medfly may be differentiated by mitochondrial DNA variation. *Experientia* 48 (1992). *Birkhäuser Verlag*. CH- 4010, Basel / Switzerland.
- Smith K. G. V., 1989. An introduction to the immature stages of British flies; Diptera larvae, with notes on eggs, puparia and pupae. Handbooks for the identification of British insects 10 (14), 280 pp. *Royal Entomological Society of London*, London, Royaume-Uni.
- Smith, R.R., Mittler, T.E. and Smith, C.N., 1973. *History of Entomology*. *Annual Reviews Inc.*, Palo Alto, 517pp.
- Solano P.J., Dejean A., 2004. Ant-fed plants: comparison between three geophytic myrmecophytes. *Biological Journal of the Linnean Society* 83:433-439.
- Stapley, I.H., 1973. Insect pests of coconuts in the Pacific Region. *Outlook on Agriculture*, 7, 17-22.
- StatSoft Inc, 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *Am. Nat* 133: 240-256.
- Steyn J.J., 1954. The pugnacious ant (*Anoplolepis custodiens* Smith) and its relation to the control of citrus scales of *Lotaba*. *Mere Entomol Soc S Afr* 3: 1096.
- Strickland, A.H., 1951. The entomology of swollen shoot of cacao I. The insect species involved, with notes on their biology. *Bulletin of Entomological Research*, 41, 725-748.
- Thomas, D.B., 1995. 'Predation on the Soil Inhabiting Stages of the Mexican Fruit Fly. *Southwestern Entomologist*, 20, 61_71.
- Tobin JE. 1995. Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. In *Forest Canopies*, ed. MD Lowman, NM Nadkarni, pp. 129–47. San Diego, CA: Academic
- Travis J. L., Barret B. C., and Narjisse H., 2002 Based conservation and local benefits: the case of argan oil in Morocco. *Ecological Economics*, 41: 125-144 *University of Chicago Press*, Chicago and London.
- Urbaneja A., Garcia-Mari F., Tortosa D., Navarro C., Vanaclocha P., and Castanera P., 2006. Influence of ground predators on the survival of the Mediterranean fruit fly pupae, in Spanish Citrus orchards. *Bio Control* 51, pp. 611-626.

- Van Mele Paul and Ho Van Chien, 2004. Farmers, Biodiversity and Plant Protection: developing a learning environment for sustainable tree cropping systems. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 2(1): 67-76
- Vélez, M., Bustillo, A.E. & Posada, F., 2003. Depredación de *Hypothenemus hampei* por *Solenopsis geminata* y *Gnamptogenys* sp. (Hymenoptera: Formicidae). Libro de Resúmenes XXX Congreso, p. 26. *Sociedad Colombiana de Entomología, Cali, Universidad Autónoma, Bolivia.*
- Wang, C., M. Aboul El-Nour, and G. W. Bennett. 2008. Survey of pest infestation, asthma, and allergy in low-income housing. *J. Community Health* 33: 31-39.
- Way, M.I. and Khoo, K.C., 1989. Relationships between *Helopeltis theobromae* damage and ants with special reference to Malaysian cocoa smallholdings. *Journal of Plant Protection in the Tropics*, 6, 1-11.
- Way, M.I. and Khoo, K.C., 1992. Role of ants in pest-management. *Annual Review of Entomology*, 37, 479-503.
- Way, M.I., 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annual Review of Entomology*, 8, 307-344.
- White, I.M. & Elson-Harris, M.M., 1992. Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics. C.A.B. *International, Wallingford, UK.*
- Williams, G. M., and H. M. Linker, M. G. Waldvogel, R. B. Leidy, and C. Schal. 2005. Comparison of conventional and integrated pest management programs in public schools. *J. Econ. Entomol.* 98: 1275-1283.
- Wilson E.O. & Hölldobler B., 2005. The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 102: 7411-7414.
- Wilson E.O. et Taylor R. W., 1967. The ants of Polynesia (Hymenoptera: Formicidae) *Pacific Ins. Mon.*, 14: 1-109.
- Wilson, E.O., 1971. The Insect Societies. The Belknap *Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.*, 548 pp.
- Wilson, E. O. 1987. Causes of ecological success: the case of the ants. *Journal of Animal Ecology* 56: 1-9.
- Wilson, E.O., 1990. Success and Dominance in Ecosystems. The case of the social insects. *Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany.*
- Wilson, E.O., 1992. Social insect as dominant organisms. In *Biology and Evolution of Social Insects.* (J. Billen Ed.) Leuven University Press, Leuven Belgium, pp. 1-7.

- Wong, T.T.Y., McInnis, D.O., Nishimoto, J.I., Ota, A.K., and Chang, V.C.S., 1984. Predation of the Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) by the Argentine Ant (Hymenoptera: Formicidae) in Hawaii. *Journal of Economic Entomology*, 77, 1454_1458.
- Zaïdi H., 1974. Méthode d'éclosion en milieu liquide et ses conséquences sur l'amélioration de l'élevage massif de *Ceratitis capitata* Wied (Diptère, Trypetidae). Mémoire de fin d'études du cycle de spécialisation de l'INAT, pp39.
- Zaoug B., 1993. Contribution à l'étude de la dynamique des populations de la mouche de l'olivier *Dacus oleae* (Diptère, Tephritidae) dans la région du Haouz de Marrakech (Maroc). Thèse 3ème cycle, Fac. Sc. Semlalia, Marrakech, Maroc. 99 p.
- Zar JH, 1998. Biostatistical Analysis, fourth ed. *Prentice Hall*, London, 929 pp.