

Les Fourmis et les Plantes, un exemple de coévolution

par Pierre Jolivet

De plus en plus, les Fourmis suscitent l'intérêt des scientifiques, tant par la diversité des espèces que par les ingénieuses adaptations qu'elles développent pour favoriser leur survie.

L'auteur nous relate ici sa découverte passionnante des rapports étroits qui lient des fourmis très particulières à des végétaux non moins étonnants.

Les Fourmis, comme les Papillons, sont toujours les premières amours des entomologistes. Très tôt cependant, j'ai trahi ces penchants, attiré irrésistiblement par les *Timarcha*, les "Crache-sang" des prairies, alors abondants partout avant l'arrivée en masse des pesticides. Ma rencontre avec les Fourmis date de 1968-69, en Nouvelle-Guinée, alors australienne, suite à l'observation de végétaux extraordinaires, les myrmécophytes épiphytes, les *Myrmecodia* et les *Hydnophytum*. Elles poussaient sur les *Casuarina* à l'entrée de l'Université où j'enseignais et, entre deux cours, je montais sur une échelle et je les observais. Ces plantes sont creusées comme du gruyère et habitées par les petites fourmis *Iridomyrmex*, agressives malgré leur petite taille. Alors, revenu à mes premiers penchants, je me suis remis à l'étude des fourmis et de leurs maisons vivantes, les plantes myrmécophiles, en Thaïlande, au Vietnam, en Malaisie, à Bornéo et aussi en Afrique, puis en Amérique, au Brésil et au Venezuela.

Ce qui m'a surtout frappé, sous les Tropiques, c'est l'adaptation extraordinaire de ces plantes envers les fourmis. Celle des fourmis envers les plantes est moins visible morphologiquement. Elle existe pourtant, tels ces *Colobopsis* qui bouchent avec leur tête aplatie l'entrée des tiges creuses qui leur servent d'abris. L'adaptation des fourmis aux plantes est surtout comportementale, mais le mutualisme est quasi-parfait entre les deux règnes.

La coévolution ou évolution simultanée, par actions réciproques, des plantes et des fourmis a dû s'accomplir sur des millions d'années et a dû débiter probablement au Mésozoïque avec l'apparition des fourmis. Toutes les recherches sérieuses de ces dix dernières années, essentiellement anglo-saxonnes, concluent sans exception à l'effi-



Triplaris caracasana Cham. (Polygonaceae) en fleurs au Venezuela. Cet arbre abrite dans ses entre-nœuds, les féroces fourmis *Pseudomyrmex* qui piquent dès le moindre atouchement de l'arbre. (Cliché P. Jolivet).



Le nid ouvert des féroces fourmis *Pseudomyrmex* à l'intérieur des entre-nœuds d'une tige de *Triplaris pyramidalis* Jacq. en Amazonie. (Cliché P. Jolivet).



Acacia sphaerocephala Schul. & Cham. présentant des épines stipulaires habitées par des fourmis *Pseudomyrmex*. Les extrémités de folioles modifiées en corps bertiens sont récoltées et mangées par les fourmis. On observe aussi les nectaires extrafloraux près de la base du pétiole (d'après Schimper, 1888).



Détail de la tige de *Macaranga triloba* montrant les stoma ou points d'entrée des fourmis, ainsi que les stipules. (Cliché P. Jolivet).



Tige de *Macaranga triloba* (Reinwardt) présentant des stipules rouges qui portent des trophosomes ou corps beccariens. A Singapour, la fourmi *Crematogaster borneensis* (André) vit à l'intérieur des tiges. (Cliché P. Jolivet).

cacité du système, car sans la plante la fourmi ne peut survivre et sans la fourmi, la plante meurt à plus ou moins brève échéance. On peut choisir quelques exemples pris chez les plantes les plus caractéristiques. Les jardins de fourmis, autre forme de coopération, attireront également notre attention, car l'association, longtemps contestée, existe bel et bien et reste très performante, la plante attirant la fourmi et la fourmi semblant planter réellement le jardin.

Les myrmécophytes

On appelle myrmécophyte ou plante myrmécophile, une plante qui offre aux fourmis un logement naturel utilisé comme nid et souvent aussi comme nourriture sous des formes diverses : trophosomes ou corps nourriciers, perlules, nectaires extra-floraux, fruits comestibles, arilles des graines, tissus médullaires, gouttelettes huileuses. En échange, les fourmis défendent la plante contre les défoliateurs et les épiphytes, l'enrichissent en azote par leurs déjections et leurs déchets, cadavres, élaguent les lianes et les mauvaises herbes, disséminent les graines.

Alors que l'on recense 450 phanérogames carnivores, appartenant à 9 familles et 6 ordres de plantes différents dans le monde, on connaît 466 myrmécophytes appartenant à 53 familles de plantes. Leur diversité est très grande car elle va des Fougères épiphytes néotropicales et asiatiques (1 famille), aux Conifères américains (1 *Podocarpus*), aux Monocotylédones (7 familles dont les Broméliacées et les Orchi-

dées) et enfin, aux Dicotylédones (43 familles). La plupart de ces plantes sont vivaces et la quasi-totalité des myrmécophytes est tropicale avec une exception : un *Acacia* au Texas. Il est, en effet, nécessaire que les fourmis qui vivent à l'intérieur de ces plantes puissent échapper au froid hivernal des régions tempérées.

Il est certain que peu d'espèces de myrmécophytes nourrissent réellement les fourmis ou du moins leur fournissent à la fois logement et nourriture. Le cas est connu où la plante fournit même le glycogène, substitut appréciable des proies capturées (*Cecropia*). Généralement, la plante fournit les sucres sous forme de nectaires extra-floraux ou même floraux. Souvent, les fourmis se contentent d'élever des Coccides à l'intérieur des tiges et ces insectes leur apportent le sucre nécessaire.

L'évolution vers le myrmécophilisme s'est

produite dans de nombreuses familles de plantes, très souvent et par convergence. Elle a ainsi produit des formations très différentes mais finalement aboutissant au même résultat : une association à bénéfices réciproques entre fourmis et plantes. On ne peut que comparer cette évolution à celle des plantes carnivores, dont seulement quelques familles sont liées taxinomiquement, mais qui ont produit un grand nombre de solutions indépendantes pour la capture des proies animales. Dans les deux cas, on a parfois abouti à l'urne et dans les deux cas l'enrichissement en matières azotées sur sol pauvre est en jeu. Dans un seul cas cité et encore à vérifier, la plante a uni la myrmécophilie et la prédation ; c'est à Bornéo, chez un *Nepenthes*. On peut donc supposer que les fourmis qui vivent dans le pétiole de l'urne de *Nepenthes bicalcarata* sont immunisées contre le piège aqueux de l'urne.

Qui s'y frotte...

Les *Triplaris*, ces Polygonacées arborescentes qui, en Amazonie, bordent les affluents de l'Amazone, sont habitées par les féroces *Pseudomyrmex*. Voici le récit d'un voyage effectué en Amazonie en 1848 par Richard Schomburgk. Il n'est pas exagéré et j'en ai rapporté des souvenirs cuisants moi-même en 1988. Les botanistes fuient l'arbre et en ramènent peu d'échantillons.

"N'étant pas familier avec l'arbre et ses formidables habitants les fourmis, et ignorant les gesticulations d'avertissement de mon guide, j'essayai de couper une des branches, quand des milliers de ces insectes surgirent d'une des petites ouvertures rondes des entre-nœuds me couvrant complètement et dans la plus grande furie saisirent ma peau avec leurs mâchoires et, vomissant un liquide blanc, enfoncèrent leurs

terribles mandibules dans mes muscles. Les fourmis des parties coupées de la branche tombée et des milliers d'autres sortirent des ouvertures de la tige et tombèrent en pluie dans le bateau puisque toute la colonie avait été éveillée par les mouvements de l'arbre. Quelques forts coups de rames emmenèrent le bateau hors du voisinage de l'arbre et en un clin d'œil l'équipage tout entier fut dans l'eau, car, seulement ainsi, nous pûmes échapper au combat sauvage des fourmis. Même les singes domestiques et les perroquets ne furent pas épargnés. Les premiers se libérèrent de leurs cordes et sautèrent dans l'eau après nous. Je dois confesser qu'ensuite une horreur secrète m'envahissait à chaque fois que nous passions sous ces arbres".

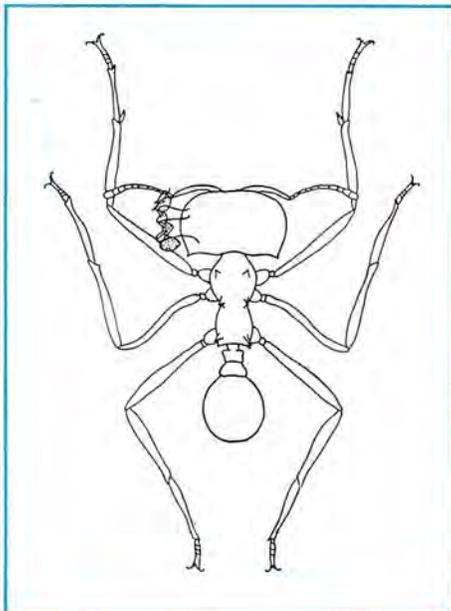
En Amérique

La flore américaine est certainement la plus riche en myrmécophytes. Citons certaines Orchidées et Broméliacées qui logent leurs fourmis dans les pseudo-bulbes (Orchidées) ou les cavités basales des feuilles (Broméliacées). Des trous d'entrée (stoma) existent naturellement ou sont creusés. Toutes ces plantes sont épiphytes. Certains *Piper* (Pipéracées) sont remarquables car ils produisent des trophosomes (corps nourriciers) riches en lipides à l'intérieur de cavités pétiolaires qui nourrissent fourmis et larves.

Les corps nourriciers ne sont produits qu'en présence des fourmis, mais un Coléoptère prédateur a réussi à décoder le système et produit lui-même les trophosomes si les fourmis sont absentes. Chez les *Cecropia* (Cécropiacées), arbustes de la repousse secondaire en Amérique tropicale, toujours associés aux fourmis (surtout *Azteca*), un phénomène semblable se produit, mais moins net, en montagne, dans les îles Caraïbes, en Afrique et en Asie quand ils sont importés.

Il y a perte partielle ou totale des corps nourriciers quand la pression exercée par les fourmis manque. Les tiges des *Cecropia* sont colonisées par les *Azteca* ou autres fourmis, qui y élèvent des Coccides et dévorent les corps mülleriens produits sur des coussinets situés sur le pétiole (*trichilia*). Ces corps mülleriens, riches en glycogène, sont aussi dévorés par une quantité d'araignées et d'insectes, notamment les Coléoptères Chrysomélides du genre *Coelomera*.

Comme les reines de fourmis, les femelles de certaines espèces de *Coelomera* percent



Une ouvrière naine d'*Atta*, la fourmi coupe-feuilles, procède à la toilette d'un soldat (d'après N.A. Weber).



Coupe médiane de tubercules entrés de *Myrmecodia schlechteri* Valetou, Rubiacée épiphyte sur *Casuarina nodiflora* en Nouvelle Guinée. On peut observer les cavités occupées par les fourmis et quelques racines internes. Les épines (racines modifiées caractéristiques du genre) sont visibles autour du tubercule. (Cliché P. Jolivet).

la tige en un point de moindre résistance, le prostoma, afin d'y pondre leurs œufs.

Les *Triplaris*, ces Polygonacées arborescentes qui bordent les cours d'eau de l'Amazonie, abritent les féroces *Pseudomyrmex* qui se jettent sur l'intrus au moindre attouchement des branches. La tige est creusée avec des points d'entrée à chaque entre-nœud. Citons aussi les *Acacia* (Légumineuses) d'Amérique centrale dont certaines espèces produisent des nectaires extra-floraux, des corps de Belt ou beltiens, qui abritent les fourmis à l'intérieur de leurs épines creuses (stipules), les *Tococa* et autres Mélastomatacées arbustives qui abritent des fourmis dans les poches foliaires, les *Cordia* (Ehrétiacés) qui présentent une poche subnodale à fourmis, certaines Solanacées, etc.

En Afrique

Ces plantes, pour autant qu'elles soient connues, présentent généralement de moins bonnes adaptations que leurs "sœurs" américaines.

On ne connaît absolument rien des myrmécophytes malgaches qui pourtant existent. Les *Acacia* de l'Est africain ont des épines stipulaires habitées par des *Crematogaster* mais ne produisent pas de corps nourriciers. Les *Barteria* (Passifloracées) sont habitées par des fourmis très agressives, les

Pachysima, qui les défendent et nettoient les mauvaises herbes aux alentours de l'arbre. On peut ajouter quelques autres familles, telles que les Verbénacées, les Rubiacées chez lesquelles on rencontre des myrmécophytes confirmées. En réalité, peu d'études ont été faites sur les myrmécophytes africaines.

En Asie

En Asie tropicale, en Nouvelle-Guinée et en Australie tropicale, des plantes myrmécophiles ultra-spécialisées ont évolué. Outre des Fougères, des Palmiers à *ochrea* habités, des Orchidées, des Légumineuses, des Mélastomatacées, des Verbénacées, ce sont les Euphorbiacées, les Asclépiadacées et les Rubiacées chez lesquelles l'on rencontre les plantes les plus spécialisées.

Parmi les Euphorbiacées, ce sont les *Endospermum* et surtout les *Macaranga* qui ont fourni le plus d'adaptations. En Asie du Sud-Est, sur environ une trentaine d'espèces, quatorze espèces de *Macaranga* sont habitées par des fourmis, surtout des *Crematogaster*. Ce sont *M. hypoleuca*, *M. triloba* et autres qui, outre les Coccides de l'intérieur de la tige, fournissent les corps beccariens situés dans les bractées rouges ou sur les jeunes feuilles selon les espèces. Parmi les Asclépiadacées, on peut surtout citer les *Dischidia* qui présentent toutes les formes de feuilles mais ont également



"Jardin de fourmis", nid aérien couvert de jeunes pousses de plantes amenées à l'état de graines par les fourmis. (D'après Ule, 1906, modifié par L.H. Henry).

abouti à des urnes très compliquées chez certaines espèces qui absorbent les excréments et les cadavres des fourmis : *Dolichoderus*, *Crematogaster* et *Iridomyrmex*, grâce à des racines internes. Diverses fourmis vivent à l'intérieur des *Dischidia*. Parmi les Rubiacées myrmécophiles de l'Asie du Sud-Est, les *Myrmecodia*, les *Hydnophytum* et quatre ou cinq autres genres apparentés, abritent de nombreuses fourmis, en particulier les *Iridomyrmex*. Chez ces épiphytes, l'axe hypocotyle enflé devait constituer originellement un réservoir d'eau. Il s'est adapté aux fourmis et forme un nid naturel qui se développe, même sans fourmi. Ce nid est extrêmement compliqué avec des chambres spécialisées pour les excréments (latrines) et les cadavres, avec des verrues et racines internes absorbantes, des chambres à couvain. J'ai étudié en détail la biologie de ces plantes et de leurs hôtes, les *Iridomyrmex*, qui peuvent à l'occasion se montrer extrêmement agressives. Curieusement, ces étranges Rubiacées épiphytes et myrmécophiles ont un système de ventilation et de climatisation (pores et cellules alvéolaires) qui ressemble étrangement aux conduits d'aération des termitières australiennes. La climatisation est fournie aux fourmis par la nature chez les *Myrmecodia* alors qu'elle est due à une construction très élaborée chez les Termites.

Des jardins de fourmis

Les jardins de fourmis sont surtout connus en Amérique tropicale mais ils commencent à être découverts en Asie. Ils sont cependant moins parfaits et ont été peu étudiés. A Madagascar, des jardins analogues existent, ils n'ont jamais été décrits

scientifiquement. C'est Ule, un botaniste allemand, qui les observa en 1901. Son interprétation, alors qualifiée de "finaliste", a été beaucoup critiquée, mais semble de plus en plus se confirmer à la suite de récents travaux américains dont une partie n'a pas encore été publiée (Seidel & al., 1990-1991). Au Brésil, les jardins de fourmis, sont des boules de terre autour d'arbustes, construits à diverses hauteurs au-dessus du sol et sur lesquels pousse toute une flore de petites plantes (Aracées, Broméliacées, Pipéroniacées, Solanacées, Gesnériacées, etc.). Il n'y a pas, sauf exception chez quelques Solanacées, de domaties ou chambres habitées sur ces plantes, mais un nid est établi par diverses fourmis vivant, ou non, en parabiose, *Camponotus*, *Crematogaster*, *Azteca*, *Solenopsis*. Le nid est constitué à l'intérieur de racines en corbeille provenant de certaines plantes préadaptées, en quelque sorte, à l'établissement du nid. On a longtemps discuté sur le transport de graines d'épiphytes sur le nid de carton par les fourmis. Or, ce comportement semble être confirmé, car des graines de plantes non apparentées miment le couvain des fourmis par l'odeur, ce qui incite les Hyménoptères à les entreposer dans des chambres d'incubation où elles germent. Le système est utile aux deux partenaires : une communauté d'épiphytes obtient ainsi des substances azotées, la dispersion des graines et la défense tout en fournissant aux fourmis une trame adéquate pour établir un nid, du nectar floral et extrafloral, des pulpes de fruits, des arilles de graines. La division du travail s'établit entre fourmis parabolites.

Finalement, ces plantes myrmécophiles, de mieux en mieux connues à présent, représentent une forme de mutualisme très efficace. Evidemment la protection apportée par les fourmis à la plante n'est pas absolue. Beaucoup d'insectes herbivores contournent la défense, d'autres rompent le mutualisme, mais le système fonctionne bien dans l'ensemble. ■

L'auteur

Docteur ès-sciences, Pierre Jolivet est l'un des meilleurs spécialistes mondiaux des Coléoptères Chrysomélidés, mais il s'intéresse à tous les insectes et leur a consacré plusieurs ouvrages et des centaines d'articles. Son dernier livre "Curiosités entomologiques" vient d'être publié aux Editions Chabaud.

Les Fourmis dans le monde

D'après Wilson (1988), il y a actuellement 8 804 espèces de fourmis décrites dans le monde et on estime qu'il y a en réalité vingt mille espèces vivantes. Elles sont présentes partout sauf au Groënland et en Antarctique. Dans la région arctique, elles aident à la pollinisation des plantes. L'origine des fourmis se perd dans la nuit des temps et, si on connaît déjà des *Ecophylles* ou fourmis tisseuses du Kenya depuis le Miocène inférieur avec des sous-castes comme aujourd'hui, ce système social compliqué est beaucoup plus ancien que trente millions d'années. Les fourmis sont apparues au Mésozoïque, il y a beaucoup plus de cent millions d'années, au temps des Dinosaures, et sans cesse on recule les limites de leur apparition sur terre, sans doute à la fin du Jurassique ou au début du Crétacé. Les fourmis sont certainement les insectes les plus performants, les plus répandus et ceux dont la biomasse est la plus importante surtout sous les tropiques.

Les fourmis sont tantôt nuisibles, tantôt utiles aux plantes. Parmi les nuisibles (en réalité, il s'agit d'une rupture d'un équilibre ancien du à la généralisation de la monoculture), citons les *Atta* ou fourmis champignonnistes qui, en Amérique, sucent le jus des plantes mais coupent aussi feuilles, fleurs, fruits ou l'herbe des prairies pour les transporter dans leur nid. Elles cultivent ensuite sur ce compost spécialement traité un champignon spécialisé, pas toujours très bien connu. Ce sont surtout les larves qui se nourrissent du champignon, les adultes l'utilisent comme appoint mais profitent des enzymes qui les aident à digérer la cellulose.

Les fourmis moissonneuses sont dans certaines conditions préjudiciables à la dissémination des graines, mais parfois la favorisent car elles soustraient ces graines aux rongeurs et certaines d'entre elles germent. Les *Ecophylles* ou fourmis tisseuses collent les feuilles des arbustes avec la soie sécrétée par leurs larves et y établissent leur nid. Pour un dommage souvent minime, elles protègent très bien l'arbre contre ses défoliateurs. Par la myrmécochorie, certaines fourmis disséminent les graines et sont utiles à la plante, car elles ne mangent pas ces graines mais seulement les corpuscules comestibles ou élaïosomes. Les fourmis sont de piètres pollinisatrices et beaucoup de plantes "cherchent" par tous les moyens à les repousser, mais quelques unes sont adaptées à la pollinisation par les fourmis, comme, chez certaines Orchidées australiennes qui le font par pseudocopulation.

Pour en savoir plus

Tous ces thèmes ont été traités dans mon livre "Les Fourmis et les Plantes" paru en 1986 (Ed. Boubée) et surtout dans "Ants and Plants", sous presse aux Etats-Unis, qui est une édition mise à jour du premier et considérablement augmentée.