

## L'ACTION DES FOURMIS SUR UN MUTUALISME FIGUIERS/POLLINISATEURS

**B. Schatz, M. Hossaert-McKey**Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive – CNRS, 1919 route de Mende,  
34293 Montpellier Cedex 5, France

## RESUME

Le mutualisme obligatoire de pollinisation entre le figuier méditerranéen (*Ficus carica*) et son pollinisateur spécifique (*Blastophaga psenes*) est la cible d'une grande variété d'espèces allant des parasites spécialisés (*Philotrypesis caricae*) aux fourrageurs opportunistes, comme les fourmis. Nous décrivons ici la communauté de fourmis présentes ainsi que leurs sources d'attraction sur le figuier *F. carica*. Nous distinguons une guildes d'espèces attirées vers les sources sucrées (figues ouvertes, miellat de différents homoptères) et une autre guildes prédatrice de pollinisateurs du figuier et composée de deux espèces co-dominantes *Crematogaster scutellaris* et *Pheidole pallidula*. Des tests de prédation réalisés en laboratoire montrent que les ouvrières de *C. scutellaris* capturent 100% des pollinisateurs *B. psenes* offerts, et aucun des parasites *P. caricae* offerts. Nous discutons de l'impact des fourmis sur le mutualisme figuiers-pollinisateurs.

MOTS-CLES: Communauté de fourmis, mutualisme, prédation, milieu méditerranéen

## INTRODUCTION

Les mutualismes sont souvent impliqués dans un réseau complexe d'interactions antagonistes qui influencent fortement les processus co-évolutifs. Identifier et évaluer l'impact des différents facteurs biotiques qui stabilisent, maintiennent ou déstabilisent ces mutualismes se révèle important dans la compréhension de l'influence exercée par ce type de réseau d'interactions. Cette thématique est ici étudiée sur le mutualisme obligatoire de pollinisation entre le figuier méditerranéen (*Ficus carica*) et son pollinisateur spécifique (*Blastophaga psenes*), qui est la cible d'une grande variété d'espèces allant des parasites spécialisés (comme *Philotrypesis caricae*) aux fourrageurs opportunistes (Anstett et coll., 1997), comme les fourmis. Celles-ci sont en effet connues pour constituer un facteur potentiellement important de la dynamique évolutive du mutualisme figuiers-pollinisateurs (Compton & Robertson, 1988; Zachariades, 1994; Dejean et coll., 1997; Cushman et coll., 1998). Parmi les arthropodes et les autres invertébrés associés aux figuiers, l'impact des consommateurs de graines ou de fruits est bien connu, alors que beaucoup moins d'études concernent leur impact sur les pollinisateurs (Bronstein, 1988). L'activité prédatrice des fourmis sur les pollinisateurs est connue chez différentes espèces de figuiers, mais leur action globale semble dépendre du système étudié (Frank, 1983; Bronstein, 1988; Compton & Robertson, 1988; Zachariades, 1994; Dejean et coll., 1997; Dalecky et coll., 2002). Le but de cette étude est de décrire la communauté de fourmis associée aux figuiers méditerranéens et d'examiner son action pendant la période d'émergence des pollinisateurs.

## MATERIEL ET METHODES

*Le cycle biologique de l'interaction figuiers/pollinisateurs*

Dans cette interaction mutualiste obligatoire, le cycle biologique du pollinisateur débute par un maintien des insectes (stade larvaire) dans les figues des figuiers mâles (*F. carica* est fonctionnellement dioïque) au cours de la période hivernale. Fin avril, les pollinisateurs adultes émergent de ces figues en traversant l'ostiole (trou empli de bractées situé à l'apex de la figue), puis ils entrent dans d'autres figues mâles du même arbre pour y pondre. Fin juin/mi-juillet, ils émergent à nouveau et vont polliniser les figues des arbres femelles. Enfin, une fraction d'entre eux émerge fin-juillet et entrent à nouveau dans des figues mâles pour

assurer la maintenance de la population pour l'année suivante (Kjellberg et coll., 1987; Jousselin et coll., 2001).

#### *Présence des fourmis sur les figuiers*

Cette étude a été réalisée sur 29 figuiers situés dans la plantation du CEFE (Montpellier, France). Nous avons relevé le nombre d'individus de chaque espèce présent sur trois parties de l'arbre : le tronc ( $n = 29$ ), une des branches principales ( $n = 29$ ) et les rameaux terminaux ( $n = 649$  ; nombre moyen de rameaux examinés par arbre :  $22.4 \pm 7.5$ ). Ce relevé a été effectué pendant la période d'activité maximale des pollinisateurs, c'est-à-dire entre 09h30 et 12h30. Nous avons également noté si les fourmis exploitaient une source (sucrées ou protéique) au moment de l'observation.

Nous avons poursuivi cette étude sur l'espèce *Crematogaster scutellaris*, qui s'est révélée dominante dans cette plantation de figuiers. Nous avons établi son rythme d'activité en comptant les individus présents entre 08h30 and 17h30 (sur une période de 10 min/h). Nous avons également établi la séquence des comportements prédateurs adoptés par *C. scutellaris* lors de confrontations avec des pollinisateurs (*B. psenes*) ou avec des parasites (*P. caricae*) réalisées à la surface de figues réceptives.

## RESULTATS

#### *Présence de fourmis sur les figuiers*

*Crematogaster scutellaris* et *Pheidole pallidula* sont les deux espèces dominantes présentes sur les figuiers, où elles représentent 71.5% des fourmis observées (Tab. 1). Les ouvrières de *C. scutellaris* sont fréquemment observées fourrageant sur les feuilles et les figues. Cette espèce niche souvent à la base du tronc ou dans les parties mortes des branches. Les échanges d'ouvrières (ou même de couvain) entre différents nids suggèrent l'existence de colonies polydomiques occupant plusieurs arbres. Plusieurs espèces peuvent également nicher à la base du tronc (*P. pallidula*, *Plagiolepis pygmaea*) ou dans les parties mortes des branches et des rameaux (*Camponotus lateralis*, *Leptothorax rabaudi*, *Formica truncorum*). D'autres espèces (*Cataglyphis cursor*, *Camponotus piceus*, *Camponotus aethiops*, *Messor barbarus*) sont également présentes sur les différentes parties du figuiers, mais nichent au sol. Observées sur tous les arbres, les fourmis sont plutôt présentes au niveau des rameaux. Les ouvrières de *C. scutellaris* représentent 65.1% des fourmis observées sur les figues durant la période d'émergence des pollinisateurs (20.2% pour *P. pallidula* et 11.0% pour *C. piceus*). Leur nombre est corrélé positivement avec le nombre d'ouvrières de *C. lateralis* ( $r = 0.812$ ;  $P < 0.001$ ; 27df), mais il est corrélé négativement avec celui des autres espèces ( $r = 0.570$ ;  $P < 0.005$ ; 27df).

Les sources d'attraction des fourmis varient selon l'espèce considérée et la présence des autres arthropodes sur l'arbre (Tab. 1). Une analyse en composante principale basée sur l'occurrence des différentes espèces et des sources alimentaires (où le premier axe explique plus de 84% de la variation), nous permet de distinguer deux guildes de fourmis, à savoir les collectrices de substances sucrées et les prédatrices de pollinisateurs. Les trois sources sucrées rencontrées sur les figuiers (les aphides [*Empoasca vitis*], les coccides [*Coccus hesperidum*] et les figues ouvertes) attirent les espèces opportunistes (*C. piceus*, *C. cursor* et *C. aethiops*), ainsi que *C. scutellaris* (43 ouvrières ont été localement observées sur 34 coccides). La présence de pollinisateurs est quant à elle fortement associée à celle de leurs prédateurs, qui correspond surtout à la présence de *C. scutellaris* et à un moindre niveau de *P. pallidula*. La présence de *C. scutellaris* est également fortement associée à celle de *C. lateralis*, même si aucun comportement agressif interspécifique n'a été observé.

Espèces	Espèce qui nichent dans le figuier	Abondance (nombre d'individus et leur fréquence)	Sources sucrées		Prédation de pollinisateurs <i>B. psenes</i>		
			Colle de miellat	Collecte sur les figues ouvertes	Vols alimentaires dans les toiles d'araignées	Nombre de pollinisateurs capturés	Individus observés en attente devant l'ostiole
<i>Crematogaster scutellaris</i>	oui	1683 (57.4)	++++	*	+	++++	+++
<i>Pheidole pallidula</i>	oui	518 (17.7)			+	++	+
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	oui	221 (7.5)					
<i>Camponotus lateralis</i>	oui	173 (5.9)					
<i>Camponotus aethiops</i>	non	133 (4.5)	++	+			
<i>Camponotus piceus</i>	non	122 (4.2)	+	+		+	+
<i>Cataglyphis cursor</i>	non	82 (2.8)	++	+			
<i>Messor barbarus</i>	non	1 (0.0)					
<i>Leptothorax rabaudi</i>	oui						
<i>Formica truncorum</i>	oui						

**Tableau 1:** Les différentes espèces présentes, avec leur abondance (en nombre d'individus observés sur l'arbre entier et leurs pourcentages de présence) et leur participation à la collecte de substances sucrées et/ou à la prédation des pollinisateurs *B. psenes* (en nombre d'individus observés réalisant un des comportements décrits). (\*: valeurs inférieures à 10 ; \*\*: valeurs entre 10 et 20 ; \*\*\*: valeurs entre 20 et 50 ; \*\*\*\*: valeurs supérieures à 50)

#### Prédation des pollinisateurs

Bien que deux espèces viennent voler les pollinisateurs dans les toiles d'araignées, la capture des pollinisateurs s'effectue principalement par prédation directe (Tab. 1). Celle-ci intervient surtout après une embuscade devant l'ostiole d'une figue d'un arbre mâle (Tab. 1) ou parfois lors d'une recherche plus systématique sur les figues, les feuilles, ou les rameaux des arbres femelles. Toutes les espèces ramènent les proies capturées une par une. Les ouvrières de *C. scutellaris* capturent plus de pollinisateurs que les autres espèces de fourmis (Tab. 1) ; elles effectuent également plus d'embuscades devant l'ostiole et entrent parfois leur tête dans l'ostiole pour capturer parfois un pollinisateur (6 succès sur 22 tentatives).

En focalisant le reste de l'étude sur *C. scutellaris*, nous avons pu mettre en évidence que le rythme d'activité des ouvrières, ainsi que le pic du nombre des ouvrières ramenant au nid un pollinisateur capturé, connaissent leurs valeurs maximales entre 10h30 et 12h30, une période qui correspond au pic d'émergence des pollinisateurs. Des estimations graphiques nous ont permis d'estimer que, sur un figuier, une colonie de *C. scutellaris* capture en moyenne 600 pollinisateurs par jour, avec un maximum de 120 proies/h entre 10h30 et 12h30. Impliquant 1600 visites quotidiennes du figuier exploité, la proportion moyenne d'ouvrières revenant avec un pollinisateur capturé est donc de 36.4%. Nous n'avons jamais observé d'ouvrières de *C. scutellaris* ramenant un parasite *P. caricae* capturé.

La séquence des comportements prédateurs de *C. scutellaris* employés face aux pollinisateurs *B. psenes* ou aux parasites *P. caricae* débute par une détection à distance, une ouverture des mandibules et une tentative de saisie rapide. Les pollinisateurs, qui tentent parfois de s'enfuir en sautant à courte distance, semblent assez faciles à capturer car

tous les individus offerts ont été capturés ( $n = 100$ ). Les ouvrières de *C. scutellaris* effectuent plusieurs saisies de la proie (sûrement pour assurer sa mise à mort), ainsi que des mouvements lents de l'abdomen et parfois des dépôts de piste chimique pendant le début du transport de la proie. Les parasites sont plus efficaces pour s'échapper à l'approche du prédateur en s'envolant rapidement vers un autre rameau ou un autre arbre. Les fourmis ne s'intéressent pas ou peu à ces proies, et les évitent parfois. Les parasites ( $n = 50$ ) n'ont été jamais capturés par les fourmis au cours de ces tests réalisés à la surface des figues.

## DISCUSSION

Le figuier méditerranéen *Ficus carica* est depuis longtemps un modèle classique de mutualisme obligatoire de pollinisation (Kjellberg et coll., 1987; Anstett et coll., 1997; Jousselin et coll., 2001). Cependant, la présence de fourmis est rarement reportée et leur effet potentiel sur les pollinisateurs est ignoré dans la plupart des études. Notre étude montre que plusieurs espèces de fourmis sont présentes sur les figuiers. Leur écorce épaisse et la présence de parties mortes dans les branches principales ou les rameaux offrent des sites de nidification à plusieurs espèces (ici, six espèces nicheuses), comme l'avait mentionné Soulié (1961) pour *C. scutellaris*.

Les figuiers offrent plusieurs sources sucrées stables comme le miellat d'homoptères et les figues ouvertes ainsi que des sources plus saisonnières comme les pollinisateurs (et leurs parasites) ou les graines dans les figues tombées au sol. Pour la période observée, nous avons ainsi pu distinguer une guildes d'espèces opportunistes collectant les différentes sources sucrées et une autre guildes d'espèces prédatrices de pollinisateurs. Cette dernière est essentiellement composée des deux espèces co-dominantes, *C. scutellaris* et *P. pallidula* sur les figuiers, qui sont également co-dominantes dans d'autres biotopes comme les pinèdes ou les chênaies (Cammel et coll., 1996; Way et coll., 1997). Le comportement agressif et l'utilisation de phéromone d'alarme par *C. scutellaris* expliquent que sa présence est associée à une diminution de celle des autres espèces de fourmis (Soulié, 1961; Way et coll., 1997). *Camponotus lateralis* constitue néanmoins une exception puisqu'elle imite la forme, la taille et la couleur de *C. scutellaris*, et est connue pour fourrager dans les mêmes zones avec pas ou peu d'hostilité interspécifique (Kaudewitz, 1955; Soulié, 1961).

Cette étude montre également que le nombre important de pollinisateurs capturés par une colonie de *C. scutellaris*, et à des taux similaires à ceux observés sur des figuiers tropicaux (Zachariades, 1994; Dejean et coll., 1997). Les ouvrières de *C. scutellaris* focalisent leur activité pendant la période d'émergence des pollinisateurs, réalisent des embuscades devant l'ostiole des figues, et entrent même leur tête dans l'ostiole pour y capturer des proies supplémentaires, similairement à ce qui est observé chez des espèces tropicales prédatrices (Schatz & Wcislo, 2001). En capturant les pollinisateurs et pas les parasites, les ouvrières de *C. scutellaris* sont à même d'influencer la dynamique évolutive de la pollinisation du figuier. Néanmoins, des expériences complémentaires concernant l'effet global des fourmis sont nécessaires pour déterminer si l'effet négatif du prélèvement de pollinisateurs parmi la population abondante présente sur les figuiers n'est pas contrebalancé par l'effet positif de l'éloignement des parasites vers les arbres sans fourmis prédatrices. La communauté d'hyménoptères présentée ici offre la possibilité d'analyser la pression biotique exercée sur la dynamique évolutive du mutualisme figuiers-pollinisateurs.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions M. C. Anstett, F. Kjellberg et D. McKey pour leurs commentaires, D. Leroux pour son aide de terrain, ainsi qu'E. Roncin (LET, Toulouse) et D. Matile-Ferrero (MNHN, Paris) pour leur aide dans l'identification des fourmis et des homoptères, respectivement.

## REFERENCES

- Anstett, M.-C., Hossaert-McKey, M. & Kjellberg, F. (1997) Figs and fig pollinators: evolutionary conflict in a coevolved mutualism. *Trends Ecology & Evolution* 12, 94-99.
- Bronstein, J.L. (1988) Predators of fig wasps. *Biotropica* 20, 215-219.
- Cammel, M.E., Way, M.J. & Paiva, M.R. (1996) Diversity and structure of ant communities associated with oak, pines, eucalyptus and arable habitats in Portugcoll. *Insectes sociaux* 43, 37-46.
- Compton, S.G. & Robertson, H.G. (1988) Complex interactions between mutualisms: ants tending homopterans protect fig seeds and pollinating wasps. *Ecology* 69, 1302-1305.
- Cushman, J.H., Compton, S.G., Zachariades, C., Ware, A.B., Nefdt, R.J.C. & Rashbrook, V.K. (1998) Geographic and taxonomic distribution of a positive interaction: ant-tended homopterans indirectly benefit figs accross southern Africa. *Oecologia* 116, 373-380.
- Dalecky, A., Kerdelhué, C., Johnson, S., Razafindratsita V.R., Grassi, C., Razafiarimalala, A.C., Overdoff, D. & Rasplus, J.Y. (2002) Malagasy *Ficus* (Moraceae) and associated fauna. *The Natural History of Madagascar* (ed. by S. Goodman & J. Benstead), in press, University of Chicago Press.
- Dejean, A., Bourgoïn, T. & Gibernau, M. (1997) Ant species that protect figs against other ants: result of territoriality induced by a mutualistic homopteran. *Ecoscience* 4, 446-453.
- Frank, S.A. (1983) Theoretical and empirical studies of sex ratios, mainly in fig wasps. M.S. Thesis, University of Florida, Gainesville.
- Jousselin, E., Hossaert-McKey, M., Vernet, D. & Kjellberg, F. (2001) Egg deposition patterns of fig pollinating wasps: implications for studies on the stability of the mutualism. *Ecological Entomology* 26, 1-7.
- Kjellberg, F., Gouyon, P.H., Ibrahim, M., Raymond, M. & Valdeyron, G. (1987) The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators: a study of *Ficus carica* L. and *B. psenes* L. *Evolution* 41, 693-704.
- Kaudewitz, F. (1955) Zum Gastverhältnis zwischen *Crematogaster scutellaris* Ol. mit *Camponotus lateralis bicolor* Ol. *Aus dem Max-Planck-Institut*, 69-87.
- Schatz, B. & Wcislo, W.T. (1999) Ambush predation by the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae) on a sweat bee *Lasioglossum umbripenne* (Halictidae), in Panama. *Journal of Insect Behaviour* 12, 641-663.
- Soulié, J. (1961) Les nids et le comportement nidificateur des fourmis du genre *Crematogaster* d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Asie du sud-est. *Insectes sociaux* 8, 213-297.
- Thomas, D.W. (1988) The influence of aggressive ants on fruit removal in the tropical tree, *Ficus capensis*. *Biotropica* 20, 49-53
- Way, M.J., Cammel, M.E., Paiva, M.R. & Collingwood, C.A. (1997) Distribution and dynamics of the Argentine ant *Linepithema (Iridomyrmex) humile* (Mayr) in relation to vegetation, soil conditions, topography and native competitor ants in Portugcoll. *Insectes sociaux* 44, 415-433.
- Zachariades, C. (1994) Complex interactions involving the Cape fig, *Ficus sur* Forsskål, and its associated insects. Thesis, Rhodes University, South Africa, 243 p.