

LA PARABIOSE DANS LES JARDINS DE FOURMIS.

ORIVEL J., ERRARD C. & DEJEAN A.

*Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, URA CNRS 667, Université Paris-Nord,
Av. J.B. Clément, 93430 Villetaneuse.*

Résumé: L'analyse de 324 jardins de fourmis dans une zone de lisière en Guyane française a permis de déterminer deux nouveaux cas de parabiose. La Myrmicinae *Crematogaster limata parabiatica*, fréquemment associée à *Camponotus femoratus* (Formicinae), a été trouvée avec deux Ponerinae: *Pachycondyla goeldii* et *Odontomachus mayi*. L'étude des relations entre arbres support et fourmis montre que l'installation des jardins ne se fait pas au hasard pour la majorité des espèces. De même, la composition floristique en épiphytes varie en fonction de l'espèce de fourmi. L'influence de chacune des espèces de fourmis montre que les jardins résultent d'une action combinée. La capacité des deux Ponerinae à transporter et à planter les graines d'épiphytes révèle également leur implication dans la construction des jardins parabiotes. La parabiose s'apparente donc plutôt à un mutualisme qu'à un parasitisme.

Mots-clés: *jardins de fourmis, parabiose, épiphytes, arbres support, Ponerinae.*

Abstract: Parabiosis in ant gardens.

The analysis of 324 ant gardens in an area of forest edge in French Guiana enabled the determination of two new cases of parabiosis. The myrmicine ant *Crematogaster limata parabiatica*, frequently associated with *Camponotus femoratus* (Formicinae), was found with two ponerines: *Pachycondyla goeldii* and *Odontomachus mayi*. A study of the relationship between supporting trees and ants showed that the installation of the gardens on supporting bushes is not random for most of the ant species. In the same way, the presence of each epiphyte species varied as a function of the ant species. The two ponerine ants are able to transport and plant the epiphyte seeds. So, parabiosis is more a mutualistic than parasitic relationship.

Key words: *ant-gardens, parabiosis, epiphytes, supporting trees, Ponerinae.*

INTRODUCTION

Les jardins de fourmis constituent l'une des plus complexes associations plantes - fourmis (Buckley, 1982). Découverts par Ule (1901) en Amérique tropicale, ils résultent d'un mutualisme entre des fourmis arboricoles et des épiphytes. Leur structure caractéristique est un nid en carton sur lequel se développent les épiphytes. Les espèces d'épiphytes et de fourmis

recensées dans les jardins sont peu nombreuses en comparaison avec le nombre d'espèces néotropicales.

L'origine des jardins a très tôt été l'objet de controverses. Pour Ule (1905, 1906), ce sont les fourmis qui induisent les jardins en ramenant les graines d'épiphytes dans leur nid, alors que pour Wheeler (1921), l'épiphyte précède les fourmis. Cependant, la forte attirance des fourmis envers les fruits et surtout les graines des épiphytes (Madison, 1979; Davidson, 1988), due à des composés attractifs présents sur les graines (Seidel *et al.*, 1990; Davidson *et al.*, 1990) sont en faveur de l'hypothèse d'Ule.

Dans les jardins, deux, voire trois espèces de fourmis peuvent vivre en association. Ces associations, ou parabioses, correspondent à un type de colonie mixte naturelle où les espèces partagent le même nid, mais gardent leur couvain séparé (Forel, 1898). Toutes les parties du nid sont accessibles aux deux espèces, qui cohabitent généralement sans agressivité, mais chacune peut aussi vivre seule.

D'après les premiers auteurs ayant étudié la parabiose, cette relation est mutualiste. Les deux espèces peuvent partager les mêmes pistes chimiques (Forel, 1898), exploiter les mêmes sources de nourriture et effectuer des trophallaxies interspécifiques (Wheeler, 1921). Toutefois, selon Swain (1980) les relations ne sont pas totalement amicales. Ainsi, durant le fourragement, une compétition existe, aboutissant à l'exclusion de l'espèce de petite taille. Le bénéfice de l'association résiderait pour cette dernière dans la protection apportée par l'autre espèce (Wheeler, 1921; Weber, 1943).

Le but de cette recherche a été de déterminer l'influence respective de chaque espèce de fourmi sur la composition floristique des jardins lors des associations parabiologiques.

MATERIEL ET METHODES

Ce travail a été réalisé durant une mission à Petit Saut en Guyane française dans une zone de lisière de forêt, pendant le mois de Février 1995. Les relevés de tous les jardins de fourmis ont été accompagnés de l'identification des arbres supports, des épiphytes et des fourmis habitant les jardins. Les données ont été regroupées avec celles recueillies par A. Dejean et B. Corbara en juillet 1994 dans la même zone et sur la piste de Saint Elie à Sinnamary. Cette étude porte donc au total sur 324 jardins de fourmis.

Relations arbres support-fourmis et épiphytes-fourmis

Nous avons comparé à l'aide d'un test du χ^2 , la fréquence des arbustes qui constituent la lisière de forêt sur 2600 mètres (contrôle) avec la fréquence d'arbustes sur lesquels les jardins de fourmis sont installés.

D'autre part, afin de mettre en évidence de possibles différences dans la composition floristique des jardins et de voir l'influence de la parabiose, les fréquences des quatre principales espèces d'épiphyte (*Codonanthe calcarata*, *Aechmea mertensii*, *Anthurium gracile* et *Peperomia macrostachya*) ont été comparées en fonction de l'espèce de fourmi.

Transport de graines

Ce test a été réalisé sur 10 sociétés de *Pachycondyla goeldii* et 2 de *Odontomachus mayi*, élevées dans des nids artificiels en plâtre, communiquant avec une aire de chasse de 30 x 25

cm. Outre l'alimentation classique (miel et proies), les graines de deux espèces d'épiphytes (*Aechmea mertensii* et *Anthurium gracile*) ont été proposées dans ces aires de chasse. Les expériences ont été réalisées en fonction de la disponibilité des graines, c'est à dire en fonction de la fructification des épiphytes au laboratoire.

RESULTATS

Espèces de fourmis

Quatre espèces de fourmis habitent les jardins dans la zone d'étude (Tableau 1). La Myrmicinae *Crematogaster limata parabiotica* est la plus fréquente. Le plus souvent elle vit en parabiose avec l'une des trois autres espèces recensées (86% des nids qu'elle occupe). Il s'agit d'une espèce polygyne, à nids polycaliques construits en carton et correspondant à la définition de "dominante" (i.e., espèce dont les sociétés de forts effectifs sont territoriales aux niveaux intra- et interspécifique) (Davidson, 1988; Davidson *et al*, 1988).

Camponotus femoratus est également assez fréquente et se trouve en parabiose avec *Cr. l. parabiotica* dans 76.6% des nids qu'elle habite. Elle est aussi polygyne, polycalique et capable de construire des nids en carton.

Les deux autres espèces sont des Ponerinae dont les sociétés, de taille moyenne, peuvent être polycaliques. *Pachycondyla goeldii*, qui niche le plus souvent seule, vit en parabiose avec *Cr. l. parabiotica* dans 1.9% des cas, alors qu' *Odontomachus mayi* a toujours été trouvée en parabiose.

Espèce seule	% de jardins	Parabioses	% de jardins
<i>Cr. l. parabiotica</i>	7.1	<i>Cr. l. parabiotica</i> + <i>C. femoratus</i>	37.3
<i>C. femoratus</i>	11.4	<i>Cr. l. parabiotica</i> + <i>P. goeldii</i>	1.9
<i>P. goeldii</i>	38	<i>Cr. l. parabiotica</i> + <i>O. mayi</i>	4.3

Tableau 1 : Principales espèces de fourmis habitant les jardins.
(nombre total de jardins = 324).

Table 1: Principal ant species living in the ant gardens.
(total number of gardens = 324).

Relations arbres support - fourmis

L'installation des jardins sur les arbres support n'est pas aléatoire pour trois espèces de fourmis sur quatre (Fig. 1) : *P. goeldii*, *Cr. l. parabiotica* et l'association *C. femoratus* / *Cr. l. parabiotica*. Chaque espèce de fourmi est associée préférentiellement à certaines essences d'arbre, plutôt qu'à d'autres. Seule *C. femoratus* semblerait s'installer indifféremment sur les arbres disponibles.

Le *Vismia sessilifolia*, qui ne représente que 7 % des arbres de lisière, supporte 25.6% des jardins de fourmis. Il vient en tête dans trois cas sur quatre.

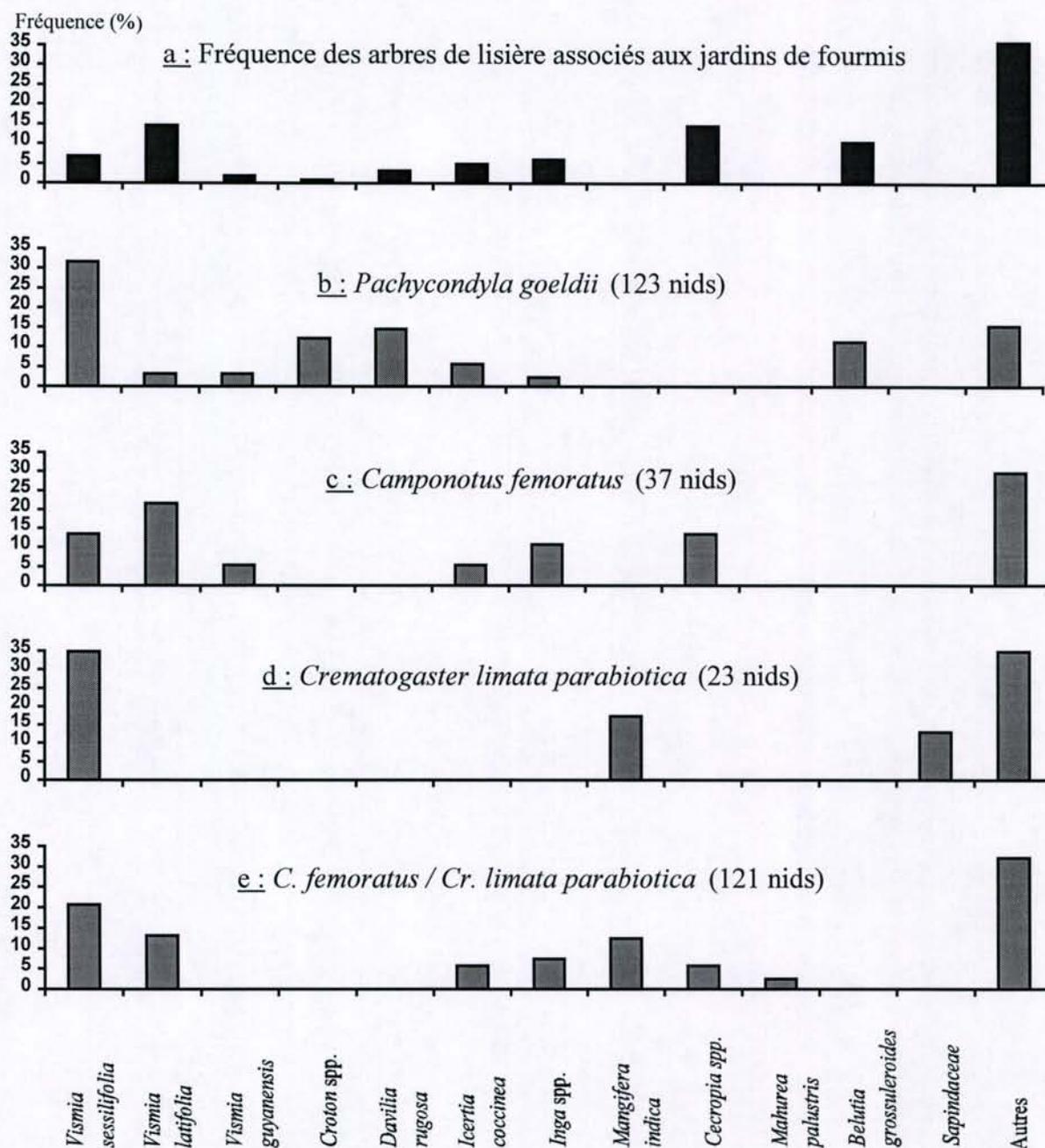


Fig. 1 : Relation entre les arbres support et les quatre espèces de fourmis étudiées. Comparaisons statistiques avec une série contrôle (a) correspondant à la distribution des arbustes le long d'un échantillon de 2600m de lisière : *P. goeldii* : $\chi^2 = 412.18$; 8 d.d.l.; $P < 10^{-6}$. *Cr. l. parabiatica* : $\chi^2 = 19.7$; $P < 9.10^{-4}$. *C. femoratus* / *Cr. l. parabiatica* : $\chi^2 = 44.57$; 5 d.d.l.; $P < 10^{-6}$. *C. femoratus* : $\chi^2 = 9.5$; 6 d.d.l.; $P < 0.15$; N.S.

Fig. 1: Relation between supporting trees and the four species of ants. Statistical comparisons with a control series (a) corresponding to the distribution of bushes along a sample of 2600m of forest edge: *P. goeldii* : $\chi^2 = 412.18$; 8 d.d.l.; $P < 10^{-6}$. *Cr. l. parabiatica* : $\chi^2 = 19.7$; $P < 9.10^{-4}$. *C. femoratus* / *Cr. l. parabiatica* : $\chi^2 = 44.57$; 5 d.d.l.; $P < 10^{-6}$. *C. femoratus* : $\chi^2 = 9.5$; 6 d.d.l.; $P < 0.15$; N.S.

Relations épiphytes - fourmis

L'analyse de 272 jardins de fourmis a permis de recenser 15 espèces d'épiphytes (Tableau 2). Quatre espèces (*C. calcarata*, *A. mertensii*, *A. gracile* et *P. macrostachya*) représentent 82% des épiphytes. Les trois premières espèces, connues comme étant les plus fréquentes dans les jardins de fourmis (Madison, 1979; Kleinfeldt, 1986) sont associées à toutes les espèces de fourmis recensées dans les jardins. Une étude de l'influence des fourmis sur la composition floristique des jardins qu'elles occupent a été effectuée à partir de ces quatre espèces d'épiphyte.

	Pourcentage de chaque épiphyte						TOTAL
	<i>P. goeldii</i>	<i>C. femoratus</i>	<i>Cr. l. para.</i>	<i>P. goel./</i>	<i>C. femo./</i>	<i>O. mayi/</i>	
				<i>Cr. l. para</i>	<i>Cr. l. para</i>	<i>Cr. l. para</i>	
<i>Codonanthe calcarata</i>	19.6	33.3	26.4	25	37.2	22.8	30.9
<i>Aechmea mertensii</i>	59.8	13.3	18.4	41.7	14.6	20	25.4
<i>Peperomia macrostachya</i>	2.8	35	15.8		23.3		17.6
<i>Anthurium gracile</i>	14.9	3.3	10.5	8.3	5.9	8.6	8.1
<i>Philodendron myrmecophyllum</i>		13.4	7.9	25	7.9	14.3	7.7
<i>Clusia</i> sp.			10.5		2.8	8.6	2.8
<i>Epidendrum schomburgkii</i>	1.9					14.3	1.4
<i>Markea formicarum</i>		1.7			1.2		0.8
Autres	1		10.5		7.1	11.4	5.3
Nb de jardins	79	32	20	6	121	14	272

Tableau 2 : Composition floristique des jardins en fonction de l'espèce de fourmi.

Table 2: Floristic composition of the gardens in terms of the ant species.

Comparaison des jardins habités par une seule espèce de fourmi :

La composition floristique des jardins dépend de l'espèce de fourmi (Fig. 2).

C. calcarata et *P. macrostachya* sont plutôt associés à *C. femoratus* (63 et 66%) (ce dernier est pratiquement absent des jardins de *P. goeldii*); *A. mertensii* à *P. goeldii* (96%); *A. gracile* n'est pas associé préférentiellement à l'une des trois espèces de fourmis.

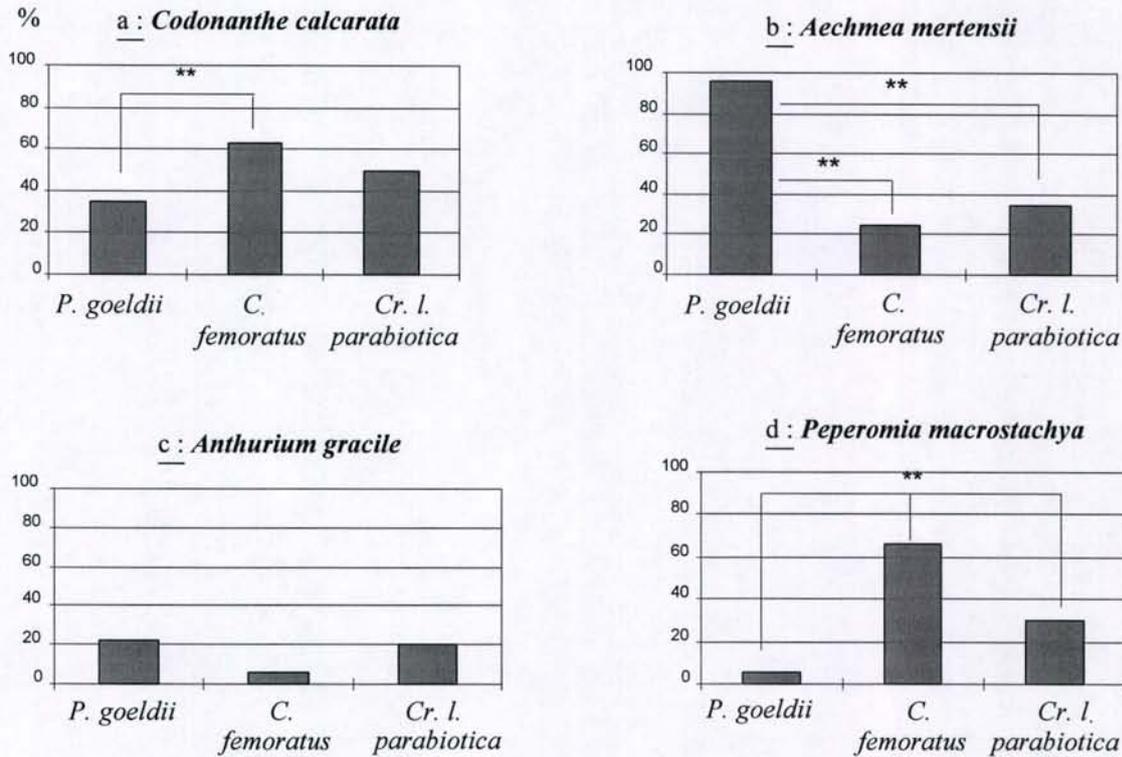


Fig. 2 : Fréquences des quatre principales espèces d'épiphyte dans les jardins habités par une seule espèce de fourmi. Nombre de jardins : *P. goeldii* = 79; *C. femoratus* = 32; *Cr. l. parabiatica* = 20.

Fig. 2: Frequences of the four principal epiphyte species in the gardens inhabited by one ant species. Number of gardens: *P. goeldii* = 79; *C. femoratus* = 32; *Cr. l. parabiatica* = 20.

Comparaisons statistiques significatives : Significant statisticals comparissons :

C. calcarata : *P. goeldii* vs *C. femoratus* $\chi^2 = 11.12$; $P = 9.10^{-4}$.

A. mertensii : *P. goeldii* vs *C. femoratus* $\chi^2 = 28.94$; $P < 10^{-4}$.

P. goeldii vs *Cr. l. parabiatica* $\chi^2 = 14.47$; $P = 10^{-4}$.

P. macrostachya : *P. goeldii* vs *C. femoratus* $\chi^2 = 47.79$; $P < 10^{-4}$.

P. goeldii vs *Cr. l. parabiatica* $\chi^2 = 10.28$; $P = 0.0013$.

C. femoratus vs *Cr. l. parabiatica* $\chi^2 = 6.2$; $P = 0.013$.

Parabiose entre *C. femoratus* et *Cr. l. parabiatica* :

Cette parabiose est fréquente (121 nids, soit 37.3% des jardins), *C. femoratus* et *Cr. l. parabiatica* nichant seules dans respectivement 32 (11.4%) et 20 (7.1%) jardins.

En comparant le taux de présence des quatre épiphytes les plus fréquents entre les jardins où *C. femoratus* et *Cr. l. parabiatica* vivent seules ou en parabiose, on constate les faits suivants. *C. calcarata* est plus fréquent lors des parabioses que lorsque l'une ou l'autre espèce de fourmi occupe seule un jardin. Par contre, pour les trois autres épiphytes, le taux de présence dans les jardins en parabiose est intermédiaire par rapport à ceux des jardins de chaque espèce de fourmi seule.

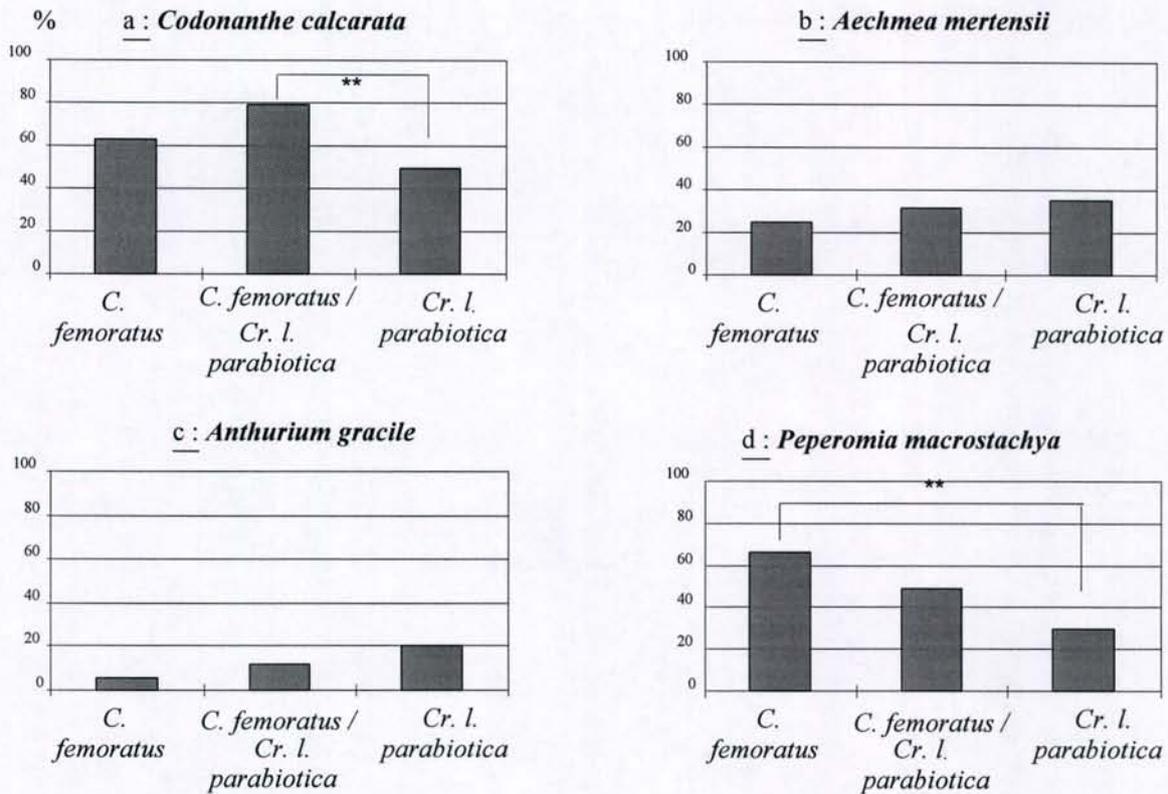


Fig. 3 : Comparaison de la fréquence des quatre principales espèces d'épiphyte entre les jardins parabiotiques à *C. femoratus* et *Cr. l. parabiotica* et ceux de chaque espèce seule. Nombre de jardins : *C. femoratus* = 32; *Cr. l. parabiotica* = 20; *C. femoratus* / *Cr. l. parabiotica* = 121.

Fig 3: Comparison of the frequency of the four principals epiphytes species between the gardens inhabited by *C. femoratus* and *Cr. l. parabiotica* and those by this species alone. Number of gardens: *C. femoratus* = 32; *Cr. l. parabiotica* = 20; *C. femoratus* / *Cr. l. parabiotica* = 121.

Comparaisons statistiques significatives : Significant statisticals comparisons:

C. calcarata : *C. femoratus* vs *C. femoratus*/*Cr. l. parabiotica* $\chi^2 = 5.44$, $P=0.019$.

P. macrostachya : *C. femoratus* vs *Cr. l. parabiotica* $\chi^2 = 6.2$; $P = 0.013$.

Les autres cas de parabioses entre *Cr. l. parabiotica* et les deux Ponerinae, *P. goeldii* et *O. mayi*, sont nouveaux. Cependant, leurs faibles fréquences (respectivement 1.9 et 4.3%) ne permettent pas d'émettre de conclusions quant à l'influence de chaque espèce sur la composition floristique des jardins. De plus *O. mayi* n'a pas été trouvée seule.

Toutefois, il est intéressant de constater que dans les jardins occupés par *Cr. l. parabiotica* et *P. goeldii* en parabiiose, la fréquence des épiphytes est intermédiaire par rapport aux cas où ces fourmis vivent seules.

Transport de graines

La capacité des deux ponerines à transporter et à planter les graines d'épiphytes dans leurs jardins montre qu'il ne s'agit pas d'espèces qui habitent des jardins conquis comme c'est le cas

des autres Ponerinae qui peuvent y être rencontrés. Les graines transportées sont intégrées au carton construit par les fourmis, où elles germent rapidement ensuite.

O. mayi, bien que n'ayant pas été trouvée seule, est donc capable d'induire des jardins.

Fourmi	Graines	Nombre	% de transport	P
<i>P. goeldii</i>	<i>Aech. mertensii</i>	130	61	$< 10^{-4}$
<i>P. goeldii</i>	<i>Anth. gracile</i>	182	66	$< 10^{-4}$
<i>O. mayi</i>	<i>Aech. mertensii</i>	12	100	0.0025
<i>O. mayi</i>	<i>Anth. gracile</i>	22	68	4.10^{-4}

Tableau 3 : Pourcentages de transport de graines.

Table 3: Percentages of seeds transport.

DISCUSSION

L'étude des relations arbres support - fourmis montre que certaines essences sont attractives pour les fourmis et en particulier *V. sessilifolia*. L'hypothèse de produits attractifs est envisageable. Dejean (1990) et Dejean *et al* (1992) ont démontré que l'installation des fourmis arboricoles (*Oecophylla longinoda*, *Tetramorium aculeatum* et *Pachycondyla villosa*) ne se fait pas au hasard sur les plantes support, mais que deux facteurs interviennent. D'une part, une attraction génétiquement déterminée des reines fondatrices et des ouvrières vers certaines plantes plutôt que vers d'autres et d'autre part, un facteur dépendant de l'environnement dans lequel les individus se sont développés, c'est à dire la plante support.

L'application d'un tel système aux fourmis habitant les jardins pourrait permettre d'expliquer en partie la formation des sociétés en parabiose. Cependant, à part le *V. sessilifolia*, les arbres supportant les jardins de fourmis diffèrent en fonction de l'espèce de fourmi. L'hypothèse de la formation des sociétés parabiotes sur la base d'une attraction vers certaines essences d'arbres identiques plutôt que vers d'autres, ne peut donc pas être validée.

L'influence de la parabiose sur la composition floristique des jardins, montre qu'ils ne sont pas l'oeuvre d'une seule des deux espèces de fourmis, mais qu'ils résultent d'une action combinée. En effet, les principaux épiphytes ont une fréquence intermédiaire à celle des jardins habités par l'une et l'autre espèce de fourmi. L'hypothèse de Davidson (1988), (*Cr. l. parabiota* pourrait être un parasite persistant de *C. femoratus*) ne se confirme pas. Son influence sur la composition floristique et sa capacité à vivre seule montrent qu'elle participe à la "plantation" du nid, voire à sa construction.

Cette étude met en évidence un phénomène nouveau, des Ponerinae peuvent vivre en parabiose avec *Cr. l. parabiota*. En 1912, Mann avait déjà observé une association entre *O. mayi* et *Dolichoderus debilis* (que l'on retrouve aussi en parabiose avec *Cr. l. parabiota*). Malheureusement son observation ne portait que sur un seul nid et n'a jamais été confirmée.

La capacité des deux Ponerinae à transporter et planter des graines dans leurs jardins constitue une vérification expérimentale des observations de Dejean *et al* (1995) qui ont noté que toutes les étapes entre nid en carton et jardin de fourmi bien développé se rencontrent chez *P. goeldii* (avec une étape où de nombreuses plantules d'épiphytes émergent du carton constituant le nid initial). D'autres Ponerinae (*Odontomachus haematodus*, *Anochetus emarginata*) sont connues pour habiter des jardins de fourmis, mais il s'agit de jardins conquis et non construits (Kleinfeldt, 1986; Davidson, 1988).

La Myrmicinae *Cr. l. parabiatica* se trouve au centre d'un système où elle s'associe avec plusieurs espèces ne s'associant pas entre elles (ou très rarement), il s'agit de *C. femoratus* (Formicinae), *Solenopsis parabiatica* (Myrmicinae), *Dolichoderus debilis* et *D. bispinosus* (Dolichoderinae) (Forel, 1898; Mann, 1912; Wheeler, 1921; Weber, 1943; Dejean *et al*, 1995a). D'après nos résultats, cette fourmi semble donc être une spécialiste de la vie en parabiose puisqu'elle peut aussi s'associer avec des Ponerinae.

Dans les sociétés mixtes naturelles, la parabiose constitue un stade intermédiaire entre la plésiobiose (nids juxtaposés sans communications entre les chambres et les individus) et la xénobiose (une espèce vivant dans le nid de l'autre se déplace librement et sollicite des trophallaxies de l'hôte; exemple : *Formicoxenus* / *Myrmica* (Lenoir *et al*, 1992). Elle diffère de la plésiobiose par la possibilité qu'ont les deux espèces d'accéder à toutes les parties du nid. Il ne s'agit pas non plus d'une association obligatoire telle que la xénobiose, chaque espèce gardant son odeur spécifique (Orivel, 1995) et ayant la capacité de vivre seule.

REFERENCES

- BUCKLEY, R.C., 1982. Ant-plant interactions: a world review. In: *Ant-plant interactions in Australia* (R.C. Buckley, Ed.), Dr W. JUNK publishers, The Hague, pp. 111-141.
- DAVIDSON, D.W., 1988. Ecological studies of neotropical ant gardens. *Ecology*. 69:1138-1152.
- DAVIDSON, D.W., LONGINO, J.T., SNELLING, R.R., 1988. Pruning of host plant neighbors by ants: an experimental approach. *Ecology*. 69:801-808.
- DAVIDSON, D.W., SEIDEL, J.L., EPSTEIN, W.W., 1990. Neotropical ant gardens II. Bioassays of seed compounds. *J. Chem. Ecol.* 16:2993-3013.
- DEJEAN, A., 1990. Influence de l'environnement pré-imaginal et précoce dans le choix du site de nidification de *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Fabr.) (Formicidae, Ponerinae). *Behav. Proc.* 21:107-125.
- DEJEAN, A., CORBARA, B., SNELLING, R.R., BELIN, M., 1995. Les jardins de fourmis de Guyane française: relations entre arbres supports, épiphytes et fourmis. *Acta Bot. Gall. Sous presse*.
- DEJEAN, A., DJIETO LORDON, C., NGNOKAM, S., 1992. Les relations plantes-fourmis : nouvel aperçu. *Mém. Soc. R. Belge Ent.* 35:563-567.
- FOREL, A., 1898. La parabiose chez les fourmis. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 34:380-384.
- KLEINFELDT, S.E., 1986. Ant-gardens: mutual exploitation. In: *Insects and the plants surface* (B. Juniper & T.R.E. Southwood, Eds.), Edward Arnold, London, pp. 283-294.

- LENOIR, A., ERRARD, C., FRANCOEUR, A., LOISELLE, R., 1992. Relations entre la fourmi parasite *Formicoxenus provancheri* et son hôte *Myrmica incompleta*. Données biologiques et éthologiques (Hym. Formicidae). *Ins. Soc.* 39:81-97.
- MADISON, M., 1979. Additional observations on ant gardens in Amazonas. *Selbyana*. 5:107-115.
- MANN, W.M., 1912. Parabiosis in Brazilian ants. *Psyche*. 19:36-41.
- ORIVEL, J., 1995. La parabiose dans les jardins de fourmis : relations plantes - fourmis et reconnaissance coloniale. *Mémoire D.E.A. Univ. Paris XIII*. 25 pp.
- SEIDEL, J.L., EPSTEIN, W.W., DAVIDSON, D.W., 1990. Neotropical ant gardens I. Chemical constituents. *J. Chem. Ecol.* 16:1791-1816.
- SWAIN, R.B., 1980. Trophic competition among parabiotic ants. *Ins. Soc.* 27:377-390.
- ULE, E., 1901. Ameisengärten in amazonasgebiet. *Engler's Bot. Jahrb.* 30:45-52.
- ULE, E., 1905. Wechselbeziehungen zwischen ameisen und pflanzen: nach einer arbeit von A. Forel über die von mir im amazonas-gebiet gesammelten ameisen. *Flora*. 94:491-497.
- ULE, E., 1906. Ameisenpflanzen. *Engler's Bot. Jahrb.* 37:335-352.
- WEBER, N.A., 1943. Parabiosis in neotropical "ant gardens". *Ecology*. 24:400-404.
- WHEELER, W.M., 1921. A new case of parabiosis and the "ant gardens" of British Guiana. *Ecology*. 2:89-103.