

UNE GUEPE SOCIALE ASSOCIEE A LA FOURMI ARBORICOLE *DOLICHODERUS BIDENS* (DOLICHODERINAE)

Bruno CORBARA¹, Alain DEJEAN² & Jérôme ORIVEL³

¹ LAPSCO, Université Blaise Pascal, CNRS UPRES-A 6024
34, Avenue Carnot, F-63037 Clermont-Ferrand Cedex, France
corbara@srpvsy.univ-bpclermont.fr

² LET, Université Paul Sabatier, CNRS UMR 5552
118, Route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex, France

³ LEEC, Université Paris-Nord, CNRS UPRES-A 7025
Av. J.-B. Clément F-93430 Villetaneuse, France

Résumé: Sous les tropiques, le choix d'un site de nidification par les guêpes est soumis à la pression sélective des prédateurs, en particulier de la part de certaines fourmis. Paradoxalement, pour se protéger de ces dernières, les guêpes peuvent rechercher à nidifier à proximité des nids arboricoles d'autres fourmis. Sur la base de recherches menées en Guyane française, nous avons montré que la guêpe sociale *Protopolybia emortualis* (Polistinae) présentait une grande affinité pour la fourmi *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae). Les fourmis s'installent en premier sur l'arbre support. Un essaim de *P. emortualis* construit ensuite son nid, suspendu par quelques pédicelles, sous une feuille à proximité immédiate d'une calie de la société de *D. bidens*. Les fourmis bâtissent alors l'enveloppe en carton fin d'une calie supplémentaire, par-dessus le nid de guêpes; puis les guêpes renforcent la structure en construisant des piliers reliant l'enveloppe de leur nid à celle de la calie des fourmis. Les avantages réciproques des fourmis et des guêpes sont discutés.

Mots-clés: Site de nidification, *Protopolybia*, *Dolichoderus*.

Abstract: A social wasp associated with the arboricolous ant *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae).

In the tropics, the choice of a nesting site by wasps is subject to selective pressure from predators and particularly from ants. One way that wasps are able to protect themselves is, paradoxically, by searching for nesting sites near certain arboreal ant nests. Based on our investigations conducted in French Guiana, it appears that the wasp *Protopolybia emortualis* (Polistinae) shows a great affinity for the ant *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae). The ants install themselves prior to the association. A swarm of *P. emortualis* builds its nest, suspended by several pedicels under a leaf, extremely close to a nest of *D. bidens*. The ants build then a carton nest above the wasps nest and the wasps reinforce the entire structure by building new pilars linking their nest and the carton of the ants nest. The relative advantages for the ants and the wasps are discussed.

Key words: Nidification site, *Protopolybia*, *Dolichoderus*.

INTRODUCTION

Chez les guêpes, l'architecture des nids et le choix d'un site de nidification ont subi la pression évolutive des conditions climatiques d'une part, et des prédateurs d'autre part. En réponse aux conditions climatiques, les nids de guêpes se situent préférentiellement de préférence à l'intérieur de cavités naturelles (troncs d'arbres ou falaise), sous des abris naturels (feuilles de certains arbres) ou artificiels (constructions humaines). Sous les tropiques, la pression de prédation est surtout le fait des fourmis

contre lesquelles les guêpes doivent pouvoir défendre leur couvain mais aussi de certains vertébrés (oiseaux, singes ou chauve-souris).

Les guêpes tropicales utilisent un certain nombre de techniques de construction qui leur permettent de contrer les fourmis (voir revue de ROSS & MATTHEWS, 1991; CORBARA et coll. 1999). Ainsi, les Polistinae construisent des nids pourvus d'un pédicelle qu'elles recouvrent constamment de substances repulsives aux fourmis; elles peuvent également utiliser des "pédicelles" déjà disponibles dans l'environnement, l'épave d'une plante par exemple en choisissant de construire leur nid à l'extrémité d'une telle structure (DEJEAN et coll., 1998). D'autres espèces protègent leur nid en le recouvrant d'une enveloppe protectrice et certains nids de guêpes sont pourvus à la fois d'un pédicelle et d'une enveloppe. En Amérique, ces protections sont la plupart du temps inopérantes pour contrer les attaques massives des Ecitonines ou army ants (GOTWALD, 1995). Une autre façon de se protéger, qui semble efficace contre ces raids, est, paradoxalement, de rechercher la proximité de certains nids de fourmis arboricoles dans le choix du site de nidification.

Chez la Polistinae *Protopolybia emortualis* (de Saussure), RICHARDS (1978) observe une affinité avec certaines fourmis et rapporte que : "the nests (...) are built on the leaf of a tree inhabited by ants of the genus *Dolichoderus*. The ants build very similar looking pockets beneath the leaves." Dans cette étude, réalisée en Guyane française, nous montrons que l'association entre cette guêpe et la Dolichodérine *Dolichoderus bidens* va beaucoup plus loin, le nid des guêpes pouvant être localisé à l'intérieur même du nid des fourmis.

MATERIEL ET METHODES

La fourmi. En Guyane Française, *Dolichoderus bidens* (= *Hypoclinea bidens*) fait partie des fourmis arboricoles fréquentes dans les zones de forêt secondarisée. C'est une Dolichoderinae de taille moyenne (env. 1cm) connue pour construire dans les arbres des nids polycaliques (DELABIE et coll., 1991), les ouvrières utilisant les feuilles de leur arbre-support pour la construction des calies. Pour bâtir ces nids, les ouvrières utilisent de la pulpe de bois qu'elles récoltent, parfois au niveau du sol, sur des troncs d'arbres morts; certains nids étant construits à partir de plusieurs feuilles voisines. Les nids composant une société sont situés sur les feuilles d'une ou plusieurs branches d'un même arbre ou d'arbres différents dont le feuillage s'interpénètre. *D. bidens* s'alimente surtout à partir de miellat produit par des Homoptères exploités à distance des nids (DELABIE et coll., 1991). Quand l'arbre est perturbé, les ouvrières émettent un signal d'alarme sonore en frappant leur abdomen contre le support (feuille ou carton du nid).

La guêpe. *Protopolybia* Ducke est un genre composé de petites guêpes néotropicales, qui appartiennent à une tribu, celle des Epiponini, qui fondent toutes de nouvelles sociétés par essaimage (CARPENTER, 1993). *Protopolybia emortualis* était considérée jusqu'à présent comme une espèce peu commune, non encore répertoriée en Guyane Française (CARPENTER, comm. pers.).

Ce travail a été réalisé au cours de plusieurs missions de terrain réalisées de 1996 à 1998, sur les territoires des communes de Sinnamary et Kourou en Guyane Française, le long des lisières d'un certain nombre de routes et de pistes. Sur ces différentes zones d'étude nous avons récolté systématiquement toutes les sociétés de *Dolichoderus bidens* présentes, en prenant soin de séparer et de numéroter les différents nids (calies) dans des sacs différents. Ce travail systématique avait comme premier objectif la recherche de myrmécophiles en particulier des coccinelles de l'espèce *Thalassa saginata* découvertes pour la première fois à l'intérieur de nids de *D. bidens* en 1995 (CORBARA et coll., 1999). D'autre part, un travail systématique de relevé des nids de guêpes a été réalisé sur deux sites de la même zone en 1996 : ainsi, nous avons pu noter tous les nids de guêpes présents à proximité immédiate des nids de *D. bidens*, c'est-à-dire sur la même branche que ces derniers.

RESULTATS ET DISCUSSION

L'inspection systématique des nids de *D. bidens* (n = 65 pour un total de 2585 calies) et l'inventaire exhaustif des nids de guêpes présents (N > 500) sur les lisières étudiées montrent que *P. emortualis* est presque exclusivement associée à la fourmi *D.*

bidens. Le Tableau I. montre qu'un seul guêpier a été trouvé sur un arbre occupé par la Dolichodérine *Dolichoderus omacanthus*. Tous les autres étaient localisés à proximité immédiate (n = 10) ou à l'intérieur (n = 23) d'une calie de *D. bidens*.

Nid de <i>D.b.</i>	Localisation	Arbre-support	Nb de calies	Nid de <i>P.e.</i>	Observations
Db96-6	Paracou	Lecytidaceae	97	Pe1	occupé/dans calie
				Pe2	aband./dans calie
Db96-7	Paracou	<i>Acacia mangium</i> (plantation)	18	Pe3	occupé/près calie
Db96-8	Paracou	<i>Vismia sessilifolia</i>	66	Pe4	occupé/dans calie
Db96-12	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	178	Pe5	occupé/dans calie
				Pe6	aband./dans calie
				Pe7	occupé/dans calie
Db96-14	Petit-Saut	<i>Vismia</i> sp.	46	Pe8	occupé/dans calie
Db97-1	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	134	Pe9	occupé/dans calie
				Pe10	aband./dans calie
				Pe11	aband./dans calie
				Pe12	traces + piliers/dans calie
				Pe13	aband./dans calie
Db97-2	Petit-Saut	<i>Vismia latifolia</i>	7	Pe14	aband./dans calie
Db97-5	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	124	Pe15	occupé/dans calie
Db97-8	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	5	Pe16	occupé/près calie
Db97-9	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	3	Pe17	occupé/dans calie
Do97-1	Petit-Saut	<i>V. sessilifolia</i> <i>D. omacanthus</i> + <i>Davillia rugosa</i>		Pe18	occupé/sur territoire
Db97-13	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	27	Pe19	occupé/près calie
Db97-14	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	2	Pe20	occupé/près calie
Db98A-1	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	21	Pe21	occupé/dans calie
Db98A-2	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	22	Pe22	occupé/dans calie
Db98A-3	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	47	Pe23	occupé/près calie
Db98A-4	Petit-Saut	arbre non id. + <i>D. rugosa</i> + <i>Scleria secans</i>	172	Pe24	occupé/dans calie
Db98A-5	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	53	Pe25	occupé/dans calie
				Pe26	occupé/en construct. près calie
Db98B-2	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	76	Pe27	occupé/dans calie
Db98B-10	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	24	Pe28	traces/calie aband.
Db98B-15	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	169	Pe29	occupé/près calie
Db98B-16	Petit-Saut	<i>Ficus</i> sp. (aceae)	103	Pe30	occupé/dans calie
Db98B-21	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	18	Pe31	occupé/dans calie
Db98B-22	Petit-Saut	<i>Vismia sessilifolia</i>	30	Pe32	occupé/dans calie
Db98B-23	Petit-Saut	<i>Bellutia grossularioides</i>	20	Pe33	occupé/dans calie

Tableau I. Localisation des nids de *Protopolybia emortualis*.

Table 1. Location of the nests of *P. emortualis*.

Sur le plan comportemental, nous avons pu observer qu'en cas d'alarme provoquée (coups portés sur l'arbre support), les guêpes présentes à la surface des calies rentraient à l'intérieur de celles-ci, alors que les fourmis sortaient en grand nombre, et

frappaient le substrat de leur abdomen. Les guêpes n'attaquent l'observateur que lorsque l'intégrité de la calie est menacée par ce dernier.

Ces résultats nous permettent de suggérer le scénario suivant concernant la mise en place de cette relation :

Etape 1 : Les guêpes, capables de repérer les sociétés polycaliques de *D. bidens*, construisent leur propre nid sous une feuille libre, à proximité immédiate d'un nid déjà existant de fourmis. A noter l'importance probable de l'arbre-support qui appartient souvent à l'espèce *Vismia sessilifolia* (Hypericaceae) (Tableau I).

Etape 2 : Les fourmis élaborent une enveloppe de papier feutre au dessus du nid des guêpes de la même façon qu'elles procèdent habituellement pour construire un nid. Elles laissent un trou de sortie, en général près du pétiole quand il s'agit d'un nid réalisé sur une seule feuille, parfois plusieurs issues quand le nid est constitué de plusieurs.

Etape 3 : Les guêpes construisent des "piliers" entre la surface extérieure de l'enveloppe de leur nid et la face intérieure de la feuille de papier feutre construite par les fourmis. Ces piliers sont de même nature apparente que les pédicelles qui suspendent le nid de guêpes au limbe de la feuille et ressemblent aux sécrétions salivaires décrites chez d'autres *Protopolybia* (CARPENTER & WENZEL, 1989).

Etape 4 : Les guêpes ayant un nid protégé par une enveloppe, il est peu probable que les fourmis y pénètrent. Par contre, les fourmis peuvent parfaitement se déplacer sur l'enveloppe externe du nid des guêpes sans déranger ces dernières ; les deux espèces peuvent ainsi cohabiter sans réellement interférer.

Les guêpes sont actives dans l'établissement de l'association, en ce sens où elles participent au choix d'un site localisé à proximité immédiate des calies près de *D. bidens* (Etape 1), et où elles consolident la structure mixte nid de guêpes-nid de fourmis par la construction de piliers (Etape 3). Les fourmis sont également actives dans l'établissement de l'association en bâtissant au-dessus du nid de guêpes (Etape 2).

Les guêpes tireraient de cette association une protection contre les fourmis prédatrices de leur couvain, ce qui suppose, d'une part, que les *D. bidens* soient inoffensives pour les *P. emortualis* - ce qui semble bien être le cas - et, d'autre part, qu'elles soient effectivement efficaces contre les autres fourmis. On sait que les *D. bidens* savent se protéger des fourmis champignonistes (JUTSUM et coll., 1981) ; leur efficacité envers les Ecitonines reste à démontrer. Par ailleurs, les guêpes bénéficieraient également d'une protection contre les prédateurs qui repèrent les guépriers à vue. Le nid de guêpes, lorsqu'il est terminé et donc recouvert de son enveloppe, peut aisément passer, même à courte distance, pour un nid de *D. bidens*, *a fortiori* lorsqu'il est situé à proximité d'une société de *D. bidens* (Etape 1). Lorsqu'il est dissimulé à l'intérieur d'un nid de *D. bidens* (Etapes 2 et 3), le camouflage est total.

Les fourmis pourraient bénéficier en retour de la protection des guêpes même si cela est moins évident. En effet, d'après nos observations, les guêpes sont peu agressives, elles n'attaquent un perturbateur (l'observateur) que lorsque celui-ci s'en prend violemment au nid de fourmis qui abrite leur propre nid. De ce fait, elles peuvent éventuellement décourager la présence destructrice d'un Vertébré sur la branche qui supporte la société de *D. bidens*.

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié d'un soutien exceptionnel du CNRS/Sciences de la Vie pour la mission 1996. Il a été réalisé au cours de la campagne Radeau des cimes/Océan Vert 1996 : un grand merci à toute l'équipe organisatrice pour son aide sur le site de Paracou. Nos remerciements à Philippe Cerdan (Laboratoire HYDRECO/EDF) pour son soutien logistique sur le site de Petit-Saut, à Francis Hallé (Université de Montpellier II) pour l'identification des plantes, à James Carpenter (American Museum of Natural History, New York) pour l'identification des guêpes et à Bertrand Schatz pour sa relecture constructive.

REFERENCES

- CARPENTER, J.M., 1993. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera) : two views of Africa and South America. In : P. Goldblatt (Ed.). *Biological relationships between Africa and South America*. Yale Univ. Press, New Haven, pp. 139-155.
- CARPENTER J.M. & J.W. WENZEL, 1989. Synonymy of the genera *Protopolybia* and *Pseudochartergus* (Hymenoptera : Vespidae; Polistinae). *Psyche* 96 : 177-186.
- CORBARA B., DEJEAN A. & P. CERDAN, 1999. Une coccinelle myrmécophile associée à la fourmi arboricole *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, 12, 171-179.
- CORBARA B., TINDO M. & DEJEAN A., 1999. Les relations entre fourmis arboricoles et guêpes sociales sous les tropiques. *L'Année Biologique*, 38, 1-17.
- DEJEAN A., CORBARA, B. & J. M. CARPENTER, 1998. Nesting site selection by wasps in the Guianese rain forest. *Insectes Sociaux*, 45, 33-41.
- DELABIE J.H.C, BENTON F.P., de MEDEIROS M.A., 1991. La polydomie chez les Formicidae arboricoles dans les cacaoyères du Brésil : optimisation de l'occupation de l'espace ou stratégie défensive ? *Actes Coll. Ins. Soc.*, 7, 173-178.
- GOTWALD H.G. Jr, 1995. *Army ants. The biology of social predation*. Cornell Univ. Press, Ithaca, 302 pp.
- JUTSUM A.R., CHERRETT, J.M. and M. FISHER, 1981. Interactions between the fauna of citrus trees in Trinidad and the ants *Atta cephalotes* and *Azteca* sp. *J. Appl. Ecol.* 18 : 187-195.
- RICHARDS O.W. , 1978. The social wasps of the Americas excluding the Vespinae. *Brit. Mus (Nat. Hist.) London*. vii + 580 pp.
- ROSS K.G. & R.W. MATTHEWS, 1991. *The social biology of wasps*, Comstock, Cornell Univ. Press, Ithaca.