

MODULE D'INITIATION À LA RECHERCHE

Les interactions entre *Tachia guianensis* et les fourmis



Année 2005

## SOMMAIRE

<b>RÉSUMÉ .....</b>	<b>2</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>3</b>
<b>INTRODUCTION .....</b>	<b>4</b>
<b>MATÉRIEL ET MÉTHODES.....</b>	<b>5</b>
<b>Répartition des myrmécophytes .....</b>	<b>6</b>
<b>Etude des <i>Tachia</i> récoltés .....</b>	<b>6</b>
Relation <i>Tachia</i> -fourmis.....	6
Analyse du pourcentage d'azote et du delta <sup>15</sup> N.....	7
Protection biotique contre les termites .....	7
<b>RÉSULTATS .....</b>	<b>8</b>
<b>Répartition des myrmécophytes .....</b>	<b>8</b>
<b>Etude des <i>Tachia</i> récoltés .....</b>	<b>9</b>
<i>Tachia</i> vierges et <i>Tachia</i> habités .....	9
Relation <i>Tachia</i> -fourmis.....	9
Analyse du pourcentage d'azote et du delta <sup>15</sup> N.....	12
Protection biotique contre les termites .....	12
<b>DISCUSSION .....</b>	<b>13</b>
<b>Répartition des myrmécophytes .....</b>	<b>13</b>
<b>Etude des <i>Tachia</i> récoltés .....</b>	<b>13</b>
<i>Tachia</i> vierges et <i>Tachia</i> habités .....	13
Relation <i>Tachia</i> -fourmis.....	13
Analyse d'azote et du delta <sup>15</sup> N .....	14
Protection biotique contre les termites .....	14
<b>Perspectives.....</b>	<b>14</b>
<b>Remerciements .....</b>	<b>15</b>
<b>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....</b>	<b>16</b>

## RÉSUMÉ

D'après Benson (1985), *Tachia guianensis* (Gentianaceae) est supposé être un myrmécophyte car cette plante abrite des fourmis, cependant cette hypothèse n'a encore jamais été vérifiée. Si c'était le cas, cette plante recevrait de la part des fourmis une protection contre les herbivores et/ou un approvisionnement en nutriments. Dans cette étude, nous avons d'abord établi la répartition de *Tachia* par rapport à celle d'autres myrmécophytes avérés: *Tococa guianensis* et *Maieta guianensis* (Mélastomataceae), *Cordia nodosa* (Boraginaceae) et *Hirtella physophora* (Chrysobalanaceae). Nous avons montré que, bien qu'il soit présent à tous les niveaux, *Tachia* se développe préférentiellement à mi-pente des collines des environs de Petit Saut en Guyane Française, tout comme *Cordia* et *Maieta*. Par contre, *Tococa* est plutôt une plante de bas de colline alors qu'*Hirtella* est une plante de sommet de colline. Le tout indique des différences dans les exigences en eau. Par ailleurs, *Tachia*, bien représenté à tous les étages, pourrait être un refuge pour les fourmis associées aux autres myrmécophytes. Les *Tachia* vierges de fourmis sont sensiblement moins fréquents que ceux abritant des fourmis. Nous n'avons pas réussi à mettre en évidence la myrmécotrophie (*i.e.* approvisionnement de la plante en nutriments par ses fourmis associées). Les individus inhabités ayant apparemment un feuillage sain, nous n'avons pas d'argument pour dire que les fourmis protègent le feuillage des individus habités. De plus, le *Tachia*, comme les autres Gentianaceae, bénéficie d'une protection chimique contre les herbivores. Le seul argument permettant de dire qu'il s'agit effectivement d'un myrmécophyte concerne l'attaque par l'intérieur par des termites dont l'action est létale, les individus habités par des fourmis étant protégés. Toutefois, des travaux futurs devraient être effectués pour rendre compte de ce phénomène et démontrer si la présence des fourmis est nécessaire pour empêcher les termites de détruire la plante.

**MOTS-CLÉS :** *Tachia guianensis*, myrmécophyte, mutualisme, myrmécotrophie

## ABSTRACT

According to Benson (1985), *Tachia guianensis* (Gentianaceae) is supposed to be a myrmecophyte because it shelters ants. However, this hypothesis has never been checked yet. If it was the case, this plant would receive from ants a protection against herbivorous insects and/or a supply in nutrients. In this study, we first established the distribution of *Tachia* according to this of other true myrmecophytes: *Tococa guianensis* and *Maieta guianensis* (Melastomataceae), *Cordia nodosa* (Boraginaceae) and *Hirtella physophora* (Chrysobalanaceae). We showed that, although it grows at all levels on the hills surrounding Petit Saut in French Guiana, *Tachia* is most frequent at mid-slope as *Cordia* and *Maieta*. On the contrary, *Tococa* grows down hills and *Hirtella* on the top of hills. These results indicate differences in hydric needs. As *Tachia* is well represented at all levels of hills, it could be a refuge for ants associated with the other myrmecophytes. *Tachia* devoid of associated ants are appreciably less frequent than the habited ones. We did not succeed to demonstrate an obvious myrmecotrophy (*i.e.* plant supplying in nutrients by its associated ants). As the inhabited individuals have a healthy foliage, we have not arguments to say that ants protect their foliage. Moreover, *Tachia*, such as other Gentianaceae, benefits from a chemical protection against herbivorous. The only argument enabling us to say that *Tachia* is trully a myrmecophyte concerns the lethal termites attack from the interior of the plant, the individuals inhabited by ants being protected. Future sutdies should be done in order to give an account of this phenomenon and to demonstrate whether the ants presence should not be necessary to prevent termites from destroying the plant.

**KEYWORDS:** *Tachia guianensis*, myrmecophyte, mutualisme, myrmecotrophy

# L'INTÉRACTION ENTRE *TACHIA GUIANENSIS* (GENTIANACEAE) ET LES FOURMIS

## INTRODUCTION

Un myrmécophyte est une plante qui abrite un nombre limité d'espèces de fourmis dans des structures creuses appelées domaties pouvant être des poches foliaires, des épines, des racines ou des branches creuses. Les myrmécophytes peuvent aussi bien être des épiphytes que des géophytes (Heil & Mc Key, 2003 ; Solano & Dejean, 2004). Dans cette association, les fourmis reçoivent de la nourriture sous forme de corps nourriciers et de nectar sécrété par les nectaires extrafloraux ainsi qu'un abri (site de nidification). En ce qui concerne la plante, les bénéfices ne sont pas toujours évidents mais les fourmis protègent généralement leur hôte de ses ennemis naturels : les plantes concurrentes, les plantes grimpantes, les champignons pathogènes et les insectes herbivores (Janzen, 1966 ; Fiala *et al.*, 1994 ; Gaume & Mc Key, 1998 ; Renner & Ricklefs, 1998 ; Heil & McKey, 2003). Pourtant, certaines études sur des myrmécophytes n'ont pas permis de mettre en évidence que les fourmis fournissent à leur plante une protection biotique adéquate (Rashbrook *et al.*, 1992 ; Zachariades & Midgley, 1999 ; Mody & Lisenmair, 2004). La plante peut aussi recevoir indirectement des nutriments de la part des fourmis : on parle de myrmécotrophie. Ainsi les fourmis peuvent participer à la nutrition (notamment azotée) de la plante quand elles stockent des déchets qui, en se décomposant, libèrent des nutriments directement assimilables par la plante. Il a même été montré que la plante peut parfois différencier des structures particulières afin de faciliter cette absorption. La myrmécotrophie a davantage été montrée dans le cas d'épiphytes myrmécophytes (Treseder *et al.*, 1995) et jusqu'à présent elle a peu été mise en évidence dans le cas des géophytes myrmécophytes (Sager *et al.*, 2000 ; Fischer *et al.*, 2003 ; Solano & Dejean, 2004).

Dans les régions néotropicales, plusieurs myrmécophytes partagent les mêmes aires de répartition alors que plusieurs espèces de fourmis plus ou moins mutualistes se répartissent entre les différentes espèces de myrmécophytes (Fonseca, 1996). D'après Benson (1985), *Tachia guianensis* (Aubl., Hist. Pl. Guine 75, 1775) (Gentianaceae) est supposé être un myrmécophyte. Cependant, cette hypothèse n'a encore jamais été vérifiée bien qu'il ait été rapporté que de nombreuses espèces de fourmis peuvent nicher dans la tige principale creuse de cette plante. Ce ne serait pas la première fois que des fourmis vivraient dans la tige principale creuse d'une plante myrmécophyte, c'est aussi le cas de nombreux *Cecropia* (Cecropiaceae) et *Macaranga* (Euphorbiaceae). Ces plantes ont des prostoma en zones de moindre épaisseur et peu lignifiée permettant aux fourmis de creuser une ouverture (Beattie & Hughes, 2002). Toutefois, certains myrmécophytes à domaties caulinaires n'ont pas de prostoma, comme les *Barteria fistulosa* (Passifloraceae) (Janzen, 1972).

Dans cette étude, nous nous proposons de vérifier si *Tachia guianensis* est une plante myrmécophyte en contrôlant, dans un premier temps, si la grande majorité des individus abrite réellement des fourmis. Si oui, nous pouvons nous demander quelles espèces et si leur distribution ne varie pas en fonction de la zone (plus ou moins humide) où pousse la plante hôte, cette dernière pouvant partager des espèces de fourmis avec les autres myrmécophytes.

Comme les associations fourmis-myrmécophytes sont des mutualismes (associations à bénéfices réciproques), nous devons donc dégager quels sont les avantages que les deux partenaires peuvent obtenir. Les fourmis bénéficient au moins du gîte. Elles pourraient aussi recevoir de la nourriture, ce qu'il faudrait vérifier. Toutefois, notre étude s'est focalisée sur les bénéfices que *Tachia* pourrait tirer de l'association. Il nous faudra donc vérifier si *Tachia* bénéficie d'une protection de la part des fourmis associées et/ou d'un apport de nutriments. Nous savons, d'après des études phytochimiques, que toutes les Gentianaceae possèderaient des séco-iridoïdes (composés les plus amers connus) et certaines tribus, notamment la tribu Helieae (dont le *Tachia* fait partie), possèderaient des xanthones (composés phénoliques anti-bactériens et/ou anti-fongiques) (Carpenter *et al.*, 1969 ; Rezende *et al.*, 1973 ; Meszáros, 1994 ; Jensen *et al.*, 2002). Il semblerait cependant que ces plantes ne contiennent pas d'alkaloïdes (toxines constituant une défense chimique des végétaux pour lutter contre les phytophages). Aucune Gentianaceae n'est très toxique, mais c'est à cause leur amertume extrême qu'elles sont rarement consommées par les phytophages. Ainsi, même sans fourmis, le *Tachia* serait capable de « se défendre seul » contre les herbivores en utilisant des répulsifs puissants. D'autres myrmécophytes fabriquent des produits anti-insectes, mais bénéficient d'une protection de la part de leurs fourmis associées contre les plantes compétitrices mais aussi certains insectes défoliateurs. C'est le cas du *Barteria fistulosa* (Passifloraceae) qui produit des alkaloïdes, mais ses principaux ennemis sont des chenilles du genre *Acrea* adaptées à ces alkaloïdes. La fourmi spécifiquement associée à cette plante, *Tetraponera aethiops*, a donc un rôle protecteur important (Janzen, 1972). Dans cette étude, nous n'avons pas étudié la protection biotique des fourmis contre les phyllophages, le feuillage des *Tachia* inhabités semblant toujours intact. Nous avons donc cherché à savoir si les fourmis participaient à la nutrition du *Tachia* via la myrmécotrophie, le bénéfice pour *Tachia* étant alors l'apport de nourriture par les fourmis.

## **MATÉRIEL ET MÉTHODES**

Le travail de terrain et les prélèvements d'échantillons ont été effectués dans la forêt tropicale primaire entourant la station Petit Saut en Guyane française (05°03'39"N, 53°02'36"W) durant la période du 14 Décembre 2004 au 5 Janvier 2005.

## **Répartition des myrmécophytes**

Dans un premier temps, nous avons observé la distribution du *Tachia* à l'échelle de la colline. Pour avoir une idée des proportions, nous avons travaillé sur 4 plantes myrmécophytes en plus du *Tachia*: *Tococa guianensis* et *Maieta guianensis* (Mélastomataceae), *Hirtella physophora* (Chrysobalanaceae) et *Cordia nodosa* (Boraginaceae). Pour les comptages, nous avons choisi de travailler uniquement sur des collines (sept collines). Nous avons tenu compte de l'effectif en fonction de l'étage collinéen en définissant 3 étages : le bas (noté étage A), la mi-pente (noté étage B) et le sommet (noté étage C). Les cinq espèces de myrmécophytes ont été comptées simultanément, à partir d'un point initial, le comptage s'arrêtant quand l'effectif d'une des plantes atteignait 30 individus. Nous avons aussi vérifié si *Tachia* était distribué uniformément sur la colline ou plutôt de façon hétérogène.

## **Etude des *Tachia* récoltés**

Dans un deuxième temps, nous avons récolté des *Tachia* adultes et sains à chaque étage sur les collines où les comptages ont été effectués (167 au total). Nous n'avons pris ni les plantes trop jeunes, ni les plantes mortes ou mourantes (malades car infestées de termites ; nous nous en sommes aperçus pendant l'étude). Nous n'avons récupéré des plantes récoltées que les tiges principales ; les tiges latérales ayant été laissées sur place et « replantées » afin de permettre des repousses de la plante. La base de la plante donne dans presque tous les cas une à trois repousses (expériences préliminaires sur plus de 30 cas).

## **Relation *Tachia*-fourmis**

Après la récolte, nous avons ouvert les tiges au laboratoire. Cela nous a permis de récupérer les colonies de fourmis qui y vivaient ainsi que leurs déchets (quand le *Tachia* était habité). Nous avons aussi récupéré d'autres insectes y vivant tels que des Mélipones (abeilles sans dard), des larves xylophages, des fourmis ailées (reines fondatrices ?) ainsi que des colonies entières de termites. Nous avons pu donc définir 2 types de *Tachia* : les *Tachia* vierges de fourmis et les *Tachia* habités. Parmi ces derniers, les fourmis ont été identifiées au niveau des morpho-espèces ou de l'espèce dans certains cas.

## **Analyse du pourcentage d'azote et du delta<sup>15</sup>N**

L'azote existe sous 2 formes stables (non radioactives), le <sup>14</sup>N et le <sup>15</sup>N, et la composition isotopique en azote des tissus d'un animal reflète le ratio isotopique de la nourriture qu'il absorbe, avec un enrichissement en <sup>15</sup>N de 3 à 5‰ à chaque niveau trophique (DeNiro & Epstein, 1981; Vanderklift & Ponsard, 2003). Comme le  $\delta^{15}\text{N}$  des tissus de la plante reflète la source d'azote, si les fourmis approvisionnent réellement les plantes en nutriments à travers les déchets qu'elles déposent dans la tige principale, les plantes habitées par les fourmis devraient être plus riches en <sup>15</sup>N que les plantes inhabitées.

Nous avons prélevé des apex de *Tachia* vierges (inhabités) et de *Tachia* habités. Nous appelons *Tachia* vierges ceux n'ayant jamais été habités par des fourmis. Pour les identifier, nous vérifions s'il y a des trous d'entrée et si le canal médullaire de la tige principale présente des compartiments construits par les fourmis dans les entre-nœuds (c'est le cas d'*Azteca*, de *Pachycondyla* et de *Pheidole*). Même s'ils n'existent plus, ils laissent des traces noires qui constituent la preuve d'une occupation antérieure de la tige par les fourmis. Ce sont les jeunes lames foliaires d'apex qui ont été récoltées (excepté les jeunes feuilles en formation), puis déshydratées et homogénéisées, constituant ainsi les échantillons de plantes.

Tous ces prélèvements ont ensuite été lyophilisés sur place en Guyane. Nous avons ainsi pu obtenir le pourcentage d'azote et la quantité d'azote <sup>15</sup> des apex de *Tachia*, des fourmis et de leurs déchets. Les échantillons ont été constitués à partir de plantes vierges et habitées. Des échantillons de fourmis et de déchets déposés dans la tige centrale creuse par certaines espèces de fourmis ont été collectés, déshydratés et homogénéisés pour comparer leur contenu en azote. Les pourcentages en atome d'azote ont été analysés à partir d'1 mg de ces échantillons déshydratés à l'aide d'un chromatographe en phase gazeuse avec un détecteur catharométrique intégré.

Afin d'évaluer si les déchets apportaient des nutriments à la plante, nous avons mesuré les rapports ( $\delta^{15}\text{N}$ ) des échantillons de 5 mg de lames de feuille d'apex de plantes vierges et habitées. Nous avons comparé 9 individus habités et 10 inhabités. Les analyses chimiques ont été effectuées au « Scottish Crop Research Institute », Department of Chemistry, Stable Isotope Unit, Invergowrie, Dundee, DD2 5DA, Grande Bretagne. Chaque échantillon a été analysé à l'aide d'un ratio isotopique d'un spectromètre de masse qui a été recalibré toutes les 10 mesures (les valeurs du  $\delta^{15}\text{N}$  étant données à une précision de plus ou moins 0,1‰).

## **Protection biotique contre les termites**

Nous avons remarqué au cours de notre récolte sur le terrain qu'un nombre non négligeable de *Tachia* était morts ou mourants à cause de l'invasion de termites par le canal médullaire. Ces

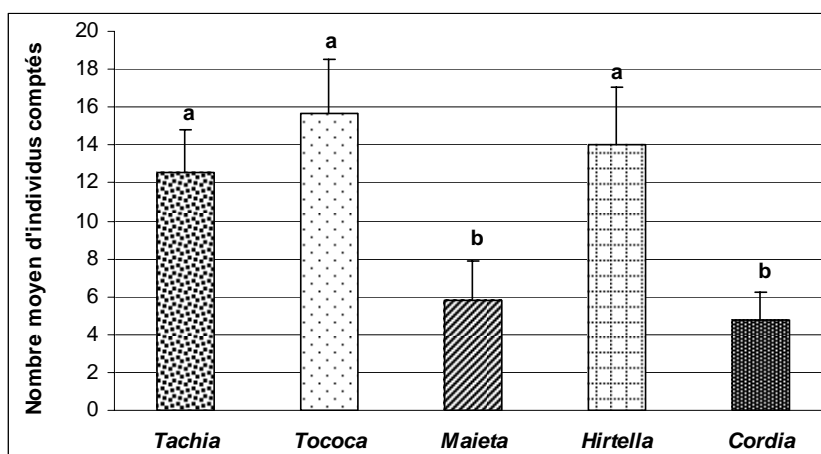


*Tachia*, nous ne les avons pas récoltés. Lors de l'ouverture des tiges de *Tachia* récoltés, nous avons parfois trouvé des colonies entières de termites occupant en général la majorité de la tige principale.

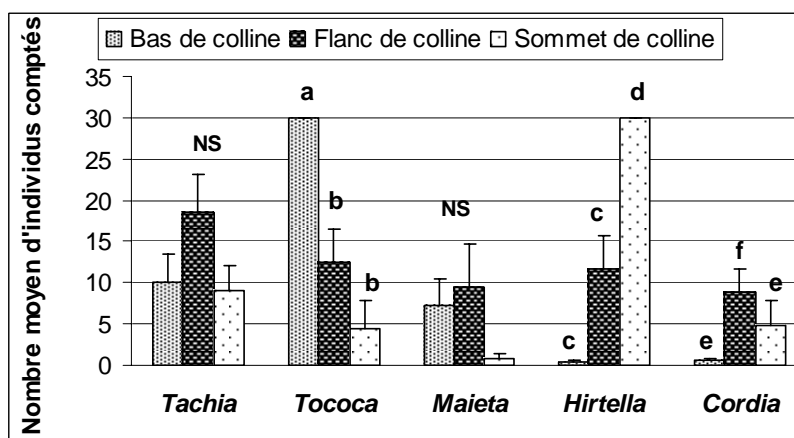
## RÉSULTATS

### Répartition des myrmécophytes

En moyenne il y a au total plus de *Tachia*, de *Tococa* et d'*Hirtella* qu'il n'y a de *Maieta* et de *Cordia* (Fig.1). Mais quand on fait des comparaisons 2 à 2 entre chaque espèce de leur répartition, on s'aperçoit que toutes sont significativement différentes celle de *Tococa* et *Cordia* et celle de *Tococa* et *Maieta*.



**Figure 1** : Moyenne  $\pm$  erreur-type des effectifs des 5 myrmécophytes comptés à l'échelle de la colline, les 3 étages collinéens confondus (*Tachia* N=264, *Tococa* : N=329, *Maieta* : N=121, *Hirtella*: N=294, *Cordia*: N=100). Comparaison statistique: ANOVA ( $P < 0.05$ ) et post-hoc de Newman. Des lettres différentes indiquent une différence significative ( $P < 0.05$ ) ; des lettres identiques indiquent une différence non significative ( $P > 0.05$ ).



**Figure 2** : moyenne  $\pm$  erreur-type des effectifs des 5 myrmécophytes comptés en fonction de l'étage collinéen (*Tachia* N=264, *Tococa* : N=329, *Maieta* : N=121, *Hirtella*: N=294, *Cordia*: N=100). Comparaison statistique: test

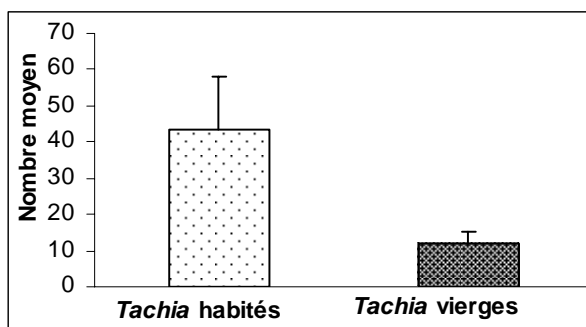
de Kruskal-Wallis : *Tachia* ( $P>0.05$ ), *Maieta* ( $P>0.05$ ), *Tococa* ( $P<0.001$ ), *Hirtella* ( $P<0.001$ ) et *Cordia* ( $P<0.05$ ). Pour les comparaisons deux à deux : test de Mann-Whitney.

La répartition moyenne des myrmécophytes varie également en fonction de l'étage collinéen (Fig.2). Chaque espèce semble avoir une localisation préférentielle (Fig.2). Bien que *Tachia* ait clairement une localisation préférentielle au niveau du flanc, la différence de répartition entre les 3 étages n'est pas significative (Fig.2).

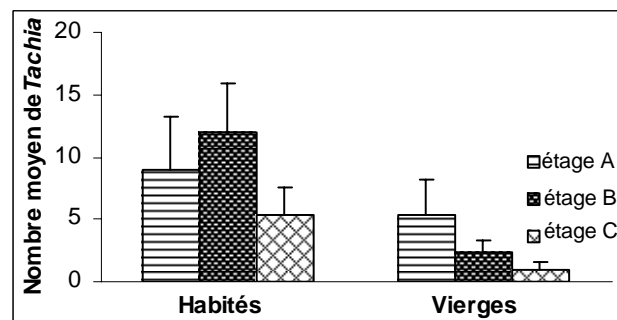
## Etude des *Tachia* récoltés

### *Tachia* vierges et *Tachia* habités

Les *Tachia* habités sont significativement plus fréquents que les *Tachia* vierges (Fig. 3), ceci restant vrai pour les étages collinéens B et C (Fig. 4).



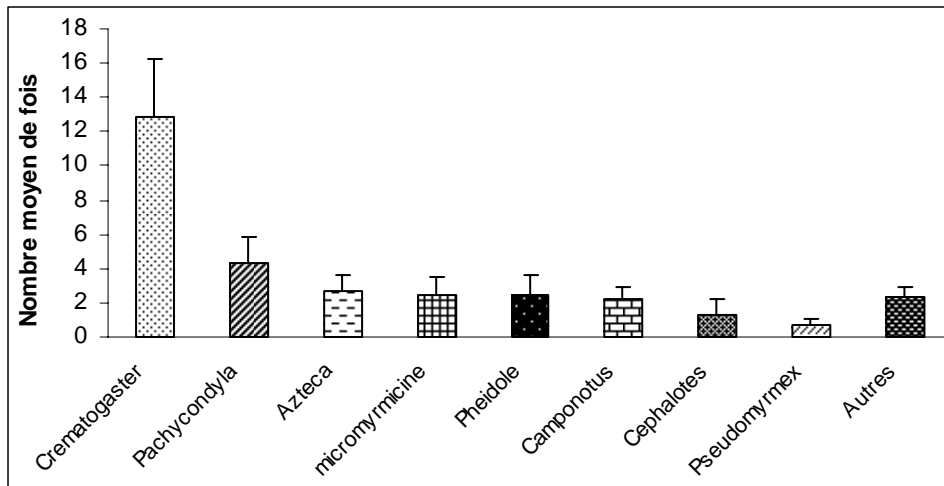
**Figure 3 :** Effectifs des *Tachia* vierges et habités. (N=167). Comparaison statistique: Mann-Whitney ( $P<0.01$ ).



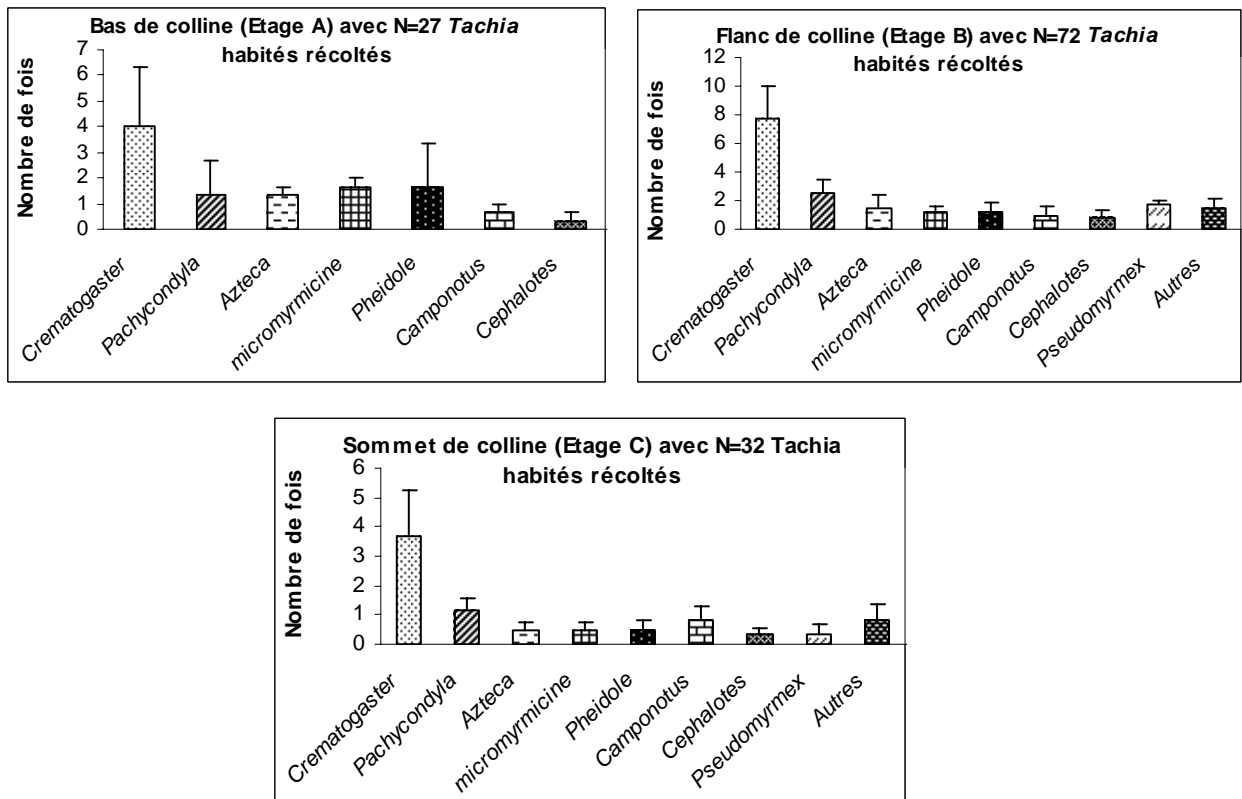
**Figure 4 :** moyenne  $\pm$  erreur-type des effectifs de *Tachia* vierges et habités en fonction de l'étage collinéen (N=167). Comparaison statistique : Mann-Whitney : étage A ( $P>0.05$ ), étages B et C ( $P<0.05$ ).

### Relation *Tachia*-fourmis

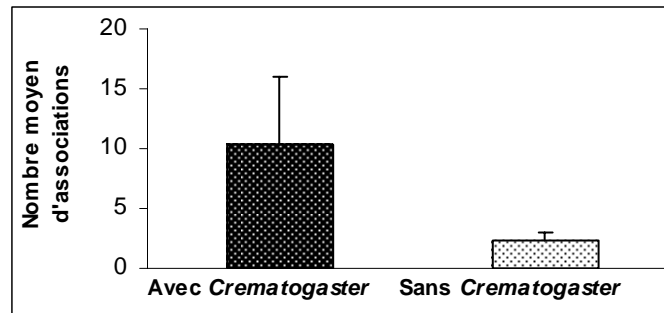
Les 3 genres les plus fréquemment trouvés sont *Crematogaster*, *Pachycondyla* et *Azteca* (Fig. 5). Les *Crematogaster* sont significativement plus fréquentes que les autres genres, la différence de fréquence entre les autres genres n'est pas significative. La même tendance se retrouve quand on prend en compte chacun des étages des collines (Fig. 6).



**Figure 5 :** Fréquence des genres de fourmis trouvés dans *Tachia* (moyenne  $\pm$  erreur-type des effectifs) (N=131 *Tachia* habités récoltés). Comparaison statistique pour *Crematogaster*, *Pachycondyla*, *Azteca*, *Pheidole* et micromyrmicine: ANOVA ( $P < 0.001$ ) et post-hoc de Tuckey ( $P < 0.01$  pour les comparaisons *Crematogaster*-autres et  $P > 0.05$  pour toutes les autres comparaisons).



**Figure 6 :** Fréquence des genres de fourmis trouvés dans *Tachia* en fonction de l'étage collinéen (moyenne  $\pm$  erreur-type des effectifs). Comparaison statistique pour *Crematogaster*, *Pachycondyla*, *Azteca*, *Pheidole* et micromyrmicine: pour les étages A, B et C : Kruskal-Wallis ( $P > 0.05$ ).



**Figure 7 :** moyenne ( $\pm$  erreur-type) de la fréquence des associations interspécifiques faisant intervenir le genre *Crematogaster* (N=38). Comparaison statistique : test U de Mann-Whitney ( $P > 0.05$ )

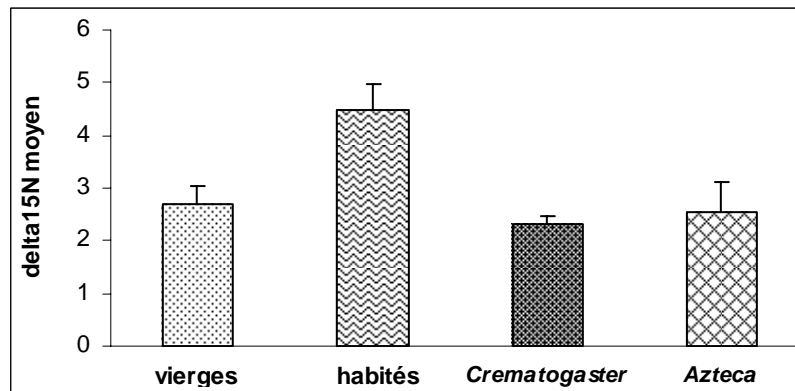
**Tableau 1 :** résultats de l'identification des espèces de fourmis trouvées dans *Tachia*

<b>MYRMECINAE</b>		
<i>Crematogaster longispina</i>	<i>Crematogaster brasiliensis</i>	<i>Crematogaster tenuicula</i>
<i>Pheidole</i> sp.1	<i>Pheidole</i> sp.2	<i>Pheidole</i> sp.3
<i>Pheidole</i> sp.4	<i>Pheidole</i> sp.5	<i>Pheidole</i> sp.6
<i>Pheidole</i> sp.7		
<i>Solenopsis</i> sp.1	<i>Solenopsis</i> sp.2	<i>Solenopsis</i> sp.3
<i>Solenopsis</i> sp.4		
<i>Cephalotes opacus</i>	<i>Cephalotes placidus</i>	
<i>Nesomyrmex tristani</i>		
<i>Wasmannia auropunctata</i>		
<i>Allomerus</i> sp.1		
<i>Cardiocondyla</i> sp.1		
<b>DOLICHODERINAE</b>		
<i>Azteca</i> sp.1 (proche <i>Constructor</i> )	<i>Azteca</i> sp.2 (complexe <i>muelleri</i> )	<i>Azteca</i> sp.3
<b>PSEUDOMYRMECINAE</b>		
<i>Pseudomyrmex tenuis</i>		
<b>FORMICINAE</b>		
<i>Camponotus novogranadensis</i>	<i>Camponotus crassus</i>	<i>Camponotus bidens</i>
<i>Camponotus atriceps</i>	<i>Camponotus</i> sp.1 ( <i>myrmobranchis</i> )	<i>Camponotus</i> sp.2 ( <i>myrmaphaenus</i> )
<i>Camponotus</i> sp.3	<i>Camponotus</i> sp.4 ( <i>hypercolobopsis</i> )	
<i>Brachymyrmex</i> sp.1		
<b>PONEROMORPHES</b>		
<i>Pachycondyla unidentata</i>	<i>Pachycondyla cavinodis</i>	<i>Pachycondyla striatinodis</i>
<i>Pachycondyla cremata</i>		

Le tableau 1 nous montre que 3 espèces de *Crematogaster* et d'*Azteca* ont été trouvées. Plusieurs espèces de *Pachycondyla*, de *Camponotus*, de *Pheidole*, de *Cephalotes* et de *Solenopsis*

ont aussi été trouvées. Ces espèces n'étaient présentes que lors d'associations interspécifiques avec d'autres fourmis.

### Analyse du pourcentage d'azote et du delta<sup>15</sup>N



**Figure 8** : moyenne  $\pm$  erreur-type du  $\delta N^{15}$  des apex des *Tachia* vierges et habités par les genres *Crematogaster* et *Azteca*. (N=19). Comparaison statistique : Kruskal-Wallis (P>0.05).

Le  $\delta N^{15}$  des apex des *Tachia* vierges et habités n'est pas significativement différent (Fig.8). On peut quand même regarder si un genre de fourmis en particulier n'aurait pas une influence positive sur le  $\delta N^{15}$  de la plante (Fig.9). Si on s'intéresse aux *Tachia* habités par les genres de fourmis les plus fréquents (*Crematogaster* et *Azteca*), on voit que la différence entre le  $\delta N^{15}$  des apex de *Tachia* vierges et habités n'est pas significative non plus. On ne voit pas donc pas de tendance prononcée.

### Protection biotique contre les termites

Nous avons trouvé des plantes hébergeant uniquement des termites mais aussi des plantes hébergeant à la fois des fourmis et des termites. Quand les *Tachia* contenaient à la fois des termites et des fourmis, la colonie de termites était beaucoup moins développée que dans les plantes sans fourmis. Le nombre de plantes récoltées infestées par les termites n'est pas négligeable puisqu'il s'élève à 6% (sur 167 *Tachia* récoltés, une dizaine contenait des termites).

## DISCUSSION

### Répartition des myrmécophytes

On a donc pu voir que la distribution de chaque myrmécophyte varie en fonction de l'étage collinéen. La fréquence du *Tococa* a tendance à diminuer avec la hauteur de la colline alors que celle de l'*Hirtella* augmente avec la hauteur. On a donc deux tendances inversées dépendant des conditions environnementales, en particulier les exigences hydriques de la plante. Le *Tachia* peut occuper tous les étages d'une colline mais sa fréquence est supérieure à l'étage intermédiaire, comme celle de *Maieta* (rare au sommet des collines) et de *Cordia* (rare au pied des collines). Ces résultats, en dehors de ceux inédits concernant *Tachia*, confirment ceux de Solano *et al.* (2003).

### Etude des *Tachia* récoltés

#### *Tachia* vierges et *Tachia* habités

Nous avons pu voir que les *Tachia* habités sont significativement plus nombreux que les *Tachia* vierges et ceci est apparemment indépendant de l'étage collinéen. Il y a donc une relation entre le *Tachia* et les fourmis, mais il reste encore à déterminer de quel type d'association il s'agit. Pour cela nous allons tenter de voir s'il s'agit d'une relation mutualiste et donc si le *Tachia* peut être considéré comme une plante myrmécophyte, ou si les fourmis sont des opportunistes.

#### Relation *Tachia*-fourmis

La variété d'espèces de fourmis associées au *Tachia* va à l'encontre de l'hypothèse d'une relation étroite entre cette plante et un nombre limité d'espèces de fourmis. Cependant il semblerait qu'il y ait une association préférentielle entre *Tachia* et les *Crematogaster*. Mais comment interpréter cette « préférence »? On pourrait dire que les *Tachia* sont des plantes généralistes avec des associations préférentielles. Nous avons également souvent trouvé des associations interspécifiques de fourmis au sein d'une même plante. Il pourrait aussi être envisageable que *Tachia* soit en association spécifique avec les *Crematogaster* et que toutes ou la plupart des autres espèces de fourmis ne soient que des opportunistes profitant du *Tachia* comme refuge. Ainsi, toutes les combinaisons sont envisageables, allant de l'opportunisme à une forme élémentaire de mutualisme.

## **Analyse d'azote et du delta<sup>15</sup>N**

Les résultats ne montrent pas une différence significative entre la quantité de N<sup>15</sup> des apex de *Tachia* vierges et celle des apex de *Tachia* habités. Ainsi nous ne sommes pas en mesure de mettre en évidence une myrmécotrophie pour cette plante, tout comme c'était le cas pour *Hirtella physophora* et *Cordia nodosa* associés à des fourmis *Allomerus* soupçonnées d'approvisionner leurs plantes associées en nutriments (Benson, 1985 ; Solano & Dejean, 2004).

## **Protection biotique contre les termites**

Ainsi, le *Tachia* ne bénéficierait ni d'une protection biotique par les fourmis contre les phyllophages, ni de myrmécotrophie. Cependant nous avons pu observer un nombre non négligeable de *Tachia* morts ou mourants infestés de termites ; nous avons aussi remarqué que sur tous les *Tachia* récoltés, très peu de *Tachia* habités par des fourmis contenaient des termites, la plupart du temps les termites vivant dans des *Tachia* vierges de fourmis. Ceci nous laisse penser que les fourmis pourraient protéger le *Tachia* contre l'installation des termites, qui semblent être les seuls animaux capables de menacer fortement la survie de la plante. Les termites sont des ravageurs de Monocotylédones, particulièrement en Afrique centrale avec *Microtermes subhyalinus* causant d'importants dégâts sur la canne à sucre et le maïs (Mora *et al.*, 1996). Dans ce cas, comme pour le *Tachia* dans cette étude, l'infestation des plantes qui passe par le canal médullaire de la tige principale est discrète au départ, expliquant pourquoi nous n'avons pas envisagé cette hypothèse dès le départ.

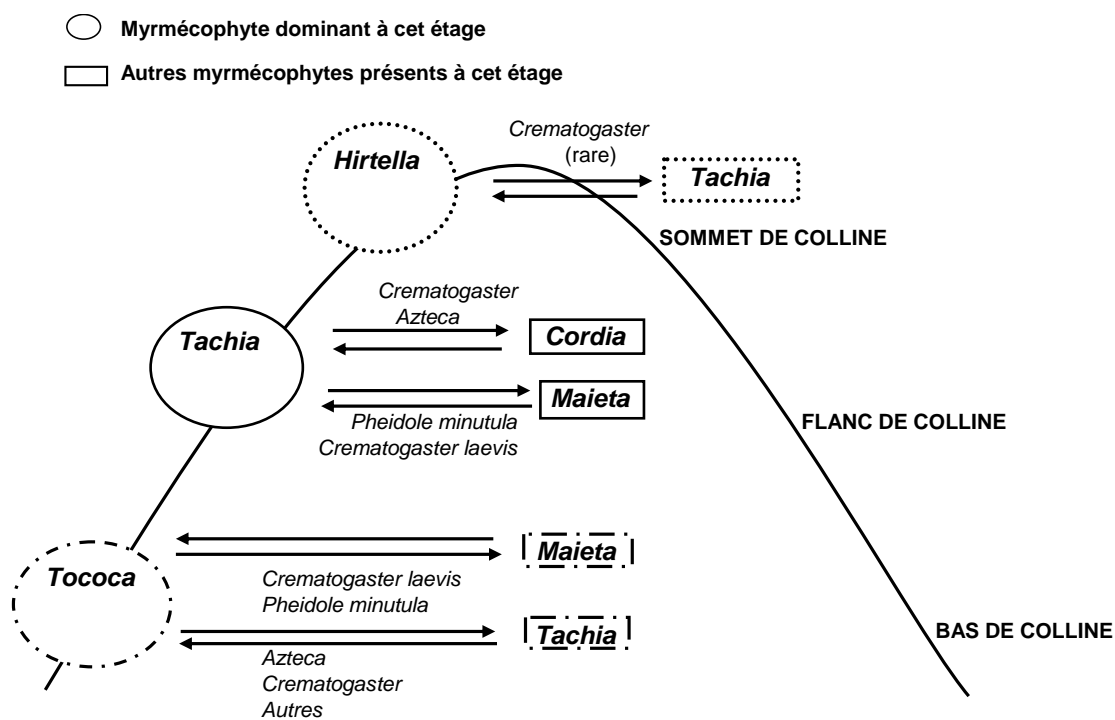
L'hypothèse d'un « myrmécotrophisme » étant réfutée par ce travail, orienter une recherche vers la protection biotique de *Tachia* contre les termites doit être envisagée sérieusement dans le futur. L'identification des termites est nécessaire, l'espèce incriminée s'attaquant à du matériel végétal vivant, ce qui n'est pas fréquent (les termites généralement se nourrissent de bois, de litière ou d'humus). Si on considère la protection de la plante par les fourmis face aux termites, on peut considérer que l'association *Tachia*-fourmis est à bénéfices réciproques. Ainsi, l'hypothèse selon laquelle *Tachia* est un myrmécophyte n'est pas encore totalement écartée.

## **Perspectives**

Lors de la récolte des *Tachia*, nous avons prélevé des « gouttelettes » de résine solidifiée au niveau de la division de la tige principale en tiges latérales secondaires. Nous avons pensé que cette résine pourrait éventuellement être une sécrétion nutritive destinée aux fourmis (mécanisme similaire aux corps nourriciers et au nectar extrafloral destinés à nourrir les fourmis mutualistes

dans les autres relations myrmécophytes-fourmis). Cependant nous ne connaissons pas encore la composition de cette substance. S'il s'avérait qu'elle soit effectivement produite pour nourrir les fourmis, nous aurions un argument supplémentaire du mutualisme *Tachia*-fourmis montrant que le *Tachia* attire les fourmis par différents moyens.

Il y a un autre point qu'il serait intéressant d'éclaircir dans le futur : il semble exister des relations interspécifiques entre les différents myrmécophytes d'une même colline (Solano *et al.*, 2003). Cependant ces relations semblent complexes et difficiles à comprendre et à mettre en évidence. Il existerait des échanges de fourmis entre les différents myrmécophytes d'une même colline. Ainsi la diversité des espèces de fourmis de *Tachia* pourrait, en partie, dériver de ces « migrations » de reines de fourmis d'une espèce de plante à l'autre lors des essaimages. Voici les échanges possibles de fourmis entre les 5 myrmécophytes utilisés lors des comptages à l'échelle de la colline (Fig.10). Ceci reflèterait, une fois de plus, que les interactions plantes-plantes et plantes-animaux ne sont pas statiques, ce sont des évènements dynamiques en perpétuelle évolution dans le temps et dans l'espace.



**Figure 10 :** Echanges potentiels de fourmis entre les différents myrmécophytes d'une même colline.

## Remerciements

Je remercie tout d'abord le professeur Alain Dejean qui m'a guidée, conseillée et encadrée tout au long de ce projet et m'a ainsi permis de le mener à bien. Cette étude m'a permis une approche d'écologie chimique à travers les interactions plantes-fourmis. De plus, ce stage m'a fait



entrevoir à quoi ressemble le milieu de la recherche, et cela m'a confortée dans l'idée et l'envie que j'ai de travailler dans le futur dans la recherche en écologie. Pour moi ce stage a été très enrichissant.

Je tiens également à remercier le professeur Jacques Delabie (Laboratoire d'Evolution et Diversité Biologique, Université Toulouse 3) pour son aide permettant la distinction des morpho-espèces de fourmis et l'identification de certaines espèces. Il m'a également initiée aux techniques de montage, ce qui fut très instructif et surtout passionnant.

Je remercie aussi Pierre Uzac (étudiant en Master 1 d'écologie) qui, sur le terrain en Guyane, m'a beaucoup aidée pour la récolte des *Tachia* ainsi que pour les manipulations de laboratoire telles que le prélèvement des apex des *Tachia* ainsi que celui des fourmis vivant à l'intérieur et de leurs déchets. Il m'a également aidé à la lyophilisation de certains échantillons à la suite des prélèvements.

Enfin, je tiens à remercier Andrea Dejean pour la correction de l'abstract.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Beattie AJ, Hughes L (2002). Ant-plant interactions. In Herrera CM & Pellmyr O (eds). Plant-animal interactions: an evolutionary approach. Oxford, Blackwell Science, PP.211-235.
- Benson WW (1985). Amazonian ant-plants. In Prance GT, Lovejoy TE, (eds). New York, Pergamon Press, PP.239–266.
- Carpenter I, Locksley HD, Scheinmann F (1969). Xanthones in higher plants: biogenetic proposals and a chemotaxonomic survey. *Phytochemistry*, 8: 2013-2026.
- Fiala B, Grunsky H, Maschwitz U, Lisenmair KE (1994). Diversity of ant-plant interactions—protective efficacy in *Macaranga* species with different degrees of ant association. *Oecologia*, 97: 186-192.
- Fonseca CR, Ganade G (1996). Asymetries, compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *Journal of animal ecology*, 65: 339-347.
- Gaume L, McKey D (1998). Protection against herbivores of the myrmecophyte *Leonardoxa africana* by its principal ant inhabitant *Aphomomyrmex afer*. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 321: 593-601.
- Heil M, McKey D (2003). Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology, Systematics and Evolution*, 34: 425-553.
- Janzen DH (1969). Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20: 249-275.

- Janzen DH (1972). Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rain forest. *Ecology*, 53: 885-892.
- Jensen SR, Shripsema J (2002). Chemotaxonomy and pharmacology of Gentianaceae. In: L. Struwe & V. A. Albert, editors. *Gentianaceae – systematics and natural history*. Cambridge University Press, PP.573-632.
- Meszáros S (1994). Evolutionary significance of xanthones in Gentianaceae: a reappraisal. *Biochemical Systematics and Ecology*, 22: 85-94.
- Mody K, Lisenmair KE (2004). Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not necessary herbivory. *Ecological Entomology*, 29: 217-225.
- Mora P, Rouland C, Renoux J (1996). Foraging, nesting and damage caused by *Microtermes subhyalinus* (Isoptera: Termitidae) in a sugarcane plantation in the Central African Republic. *Bulletin of Entomological Research*, 86: 387-395.
- Rashbrook VK, Compton SG, Lawton JH (1992). Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. *Ecology*, 73: 2167-2174.
- Fischer RC, Wanek W, Richter A, Mayer V (2003). Do ants feed plants? A <sup>15</sup>N labelling study of nitrogen fluxes from ants to plants in the mutualism of *Pheidole* and *Piper*. *Journal of Ecology*, 91: 126-134.
- Renner SS, Ricklefs RE (1998). Herbicidal activity of domatia-inhabiting ants in patches of *Tococa guianensis* and *Clidemia heterophylla*. *Biotropica*, 30: 324-327.
- Rezende, CMADM, Gottlieb OR (1973). Xanthones as systematic markers. *Biochemical Systematics and Ecology*, 1: 111-118.
- Sagers CL, Ginger SM, Evans RD (2000). Carbon and nitrogen isotopes trace nutrient exchange in ant-plant mutualism. *Oecologia*, 123: 582-586.
- Treseder KK, Davidson DW, Ehleringer JR (1995). Absorption of ant-provided carbon dioxide and nitrogen by a tropical epiphyte. *Nature*, 375: 137-139.
- Solano PJ, Dejean A (2004). Ant-fed plants : comparison between three geophytic myrmecophytes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83: 433-439.
- Solano PJ, Durou S, Corbara B, Quilichini A, Cerdan P, Belin-Depoux M, Delabie JHC, Dejean A (2003). Myrmecophytes of the understory of French Guianian rainforests : their distribution and their associated ants. *Sociobiology*, 41: 605-614.
- Zachariades C, Midgley JJ (1999). Extrafloral nectaries of South African Proteaceae attract insects but do not reduce herbivory. *African Entomology*, 7: 67-76.