

Les relations fourmis-plantes en Amérique tropicale*

Bruno Corbara¹, Céline Leroy^{2,3}, Jérôme Orivel³,
Alain Dejean⁴ & Thibaut Delsinne⁵

¹ LMGE (UMR CNRS 6023), Université Clermont Auvergne, Clermont-Ferrand

² AMAP (UMR-IRD 123), Montpellier

³ EcoFoG CNRS, Kourou

⁴ Ecolab, Université de Toulouse, CNRS, INPT, UPS, Toulouse

⁵ Société d'Histoire Naturelle Alcide d'Orbigny, Aubière

Résumé

Les « plantes à fleurs » (Angiospermes) et les fourmis (Formicidae) dont la diversification s'est produite parallèlement au Crétacé, sont conjointement impliquées dans nombre de relations dont certains mutualismes originaux. En tant qu'ingénieurs de l'écosystème autogènes, les plantes fournissent des habitats diversifiés et complexes aux fourmis qui, en tant qu'ingénieurs allogènes, ont des actions sur les sols se répercutant sur les plantes. Mais les interactions les plus remarquables sont celles, positives ou négatives, diffuses ou étroites, que plantes et fourmis entretiennent directement ou par l'intermédiaire d'autres êtres vivants. Ces interactions sont le résultat de processus co-évolutifs qui reposent sur des « complémentarités écologiques fonctionnelles » entre plantes autotrophes et sessiles et animaux hétérotrophes et mobiles, même si les caractéristiques de superorganismes des fourmis ont contribué à ce que leur co-évolution avec les plantes aboutisse à des scénarios totalement originaux, sans équivalents avec ceux impliquant des insectes non sociaux. Les fourmis se nourrissent de végétaux, directement (fruits par exemple) ou indirectement (feuilles via leur association avec un champignon ; sève via des Hémiptères producteurs de miellat). Ces interactions trophiques indirectes sont à l'origine de comportements originaux, associés à la culture d'un champignon chez les Attini ou à la trophobie chez de nombreuses fourmis. En plus du miellat, les fourmis arboricoles se nourrissent de nectars produits par des nectaires extra-floraux qui résultent d'une co-évolution diffuse plantes-fourmis : les fourmis gagnent alors accès à une source importante d'énergie et les plantes visitées bénéficient d'une protection contre les herbivores. Pour assurer les besoins des plantes en azote, les relations trophiques plantes-fourmis sont parfois « inversées » dans les quelques cas de carnivorie chez les plantes ou lorsque les fourmis approvisionnent ces dernières (myrmécotrophie). Par ailleurs, suite à une co-évolution plus étroite, les relations plantes-fourmis ont pu aboutir à des scénarios de mutualisme myrmécophyte-fourmi à plante. Dans ce cas, les fourmis sont hébergées dans les structures préformées (domaties) d'une plante qui souvent leur fournit nectar extra-floral et corps nourriciers. La plante y gagne en protection contre les herbivores, éventuellement contre les plantes compétitrices et bénéficie parfois de myrmécotrophie. Outre le recours à des mécanismes de défense « sur place », une autre conséquence de la non mobilité des plantes est la nécessité pour ces dernières de s'appuyer sur des vecteurs de propagation des diaspores (pollen et graines). Si les fourmis sont rarement pollinisatrices (myrmécogamie), nombre d'entre elles sont d'excellentes disséminatrices de graines (myrmécochorie). La co-évolution plante-fourmi se traduit dans ce dernier cas par l'existence, au niveau des graines, de structures attractives pour les fourmis : les élaïosomes. Certaines fourmis attirées par les graines de certaines plantes épiphytes les incorporent dans les parois de leurs nids arboricoles, initiant ainsi des jardins de fourmis. Enfin, la coévolution plantes-fourmis a non seulement modifié la morphologie et la physiologie des plantes (domaties, trichomes absorbants, nectaires extra-floraux, corps nourriciers), mais aussi la morphologie (pattes, cuticule), la physiologie (venins) et le comportement (techniques de prédation, vol plané) des fourmis arboricoles.

* Cet article est la version française, adaptée, du Chapitre « Relaciones entre Hormigas y Plantas en los neotropicos » de l'ouvrage « Hormigas de Colombia » (Fernández F., Guerrero R. et Delsinne T. (Eds.), 2017, Publ. Universidad Nacional de Colombia (Biblioteca José Jerónimo Triana), Bogotá, Colombia.

1. Introduction :

Même circonscrit à la région Néotropicale, le thème des interactions plantes-fourmis est beaucoup trop vaste pour que nous soyons exhaustifs en quelques pages. Il a par ailleurs été traité dans des publications de synthèse (dont : Beattie 1985 ; Rico-Gray & Oliveira 2007) qui citent de nombreux travaux relatifs aux Néotropiques et a déjà fait l'objet, dans une « Introducción a las hormigas de la región Neotropical », d'une synthèse en langue espagnole (Delabie *et al.* 2003). Si le présent Chapitre n'a pu échapper à des redondances avec cette dernière, il en est surtout un complément qui introduit quelques résultats nouveaux et repositionne le thème dans la perspective plus vaste des interactions plantes-animaux. Nous ne considérerons ici que les Angiospermes (les « plantes à fleurs »), même si des interactions originales existent entre les fourmis et d'autres plantes, en particulier les Ptéridophytes.

Les fourmis (famille des Formicidae) sont des Hyménoptères eusociaux (Hölldobler & Wilson, 1990, 2009) dont les ouvrières sont aptères et qui, pour la plupart des espèces, vivent avec leur couvain dans un nid stable, exploitant leur environnement selon un scénario de fourragement autour d'un point central (« central place foraging »). Sous les tropiques, eu égard à la relative stabilité annuelle du climat et de l'accessibilité des ressources alimentaires (végétales et animales), les fourmis sont (tout comme les plantes) actives en permanence. Leur régime alimentaire s'il peut dans certains cas être spécialisé, est souvent diversifié et inclut notamment des glucides d'origine végétale et des protéines obtenues par prédation d'arthropodes. Les fourmis manifestent un indéniable succès écologique sous les tropiques. Elles peuvent représenter jusqu'à 15% de la totalité de la biomasse animale, voire plus de 90% des individus et la moitié de la biomasse en arthropodes dans la canopée des forêts tropicales. Dans la forêt amazonienne, la masse sèche de l'ensemble des fourmis est estimée à environ quatre fois celle de tous les vertébrés terrestres (Hölldobler & Wilson 1994).

À l'origine, toutes les fourmis étaient des prédateurs ou des détritivores terricoles. Leur diversification s'est produite, parallèlement à celle des Angiospermes, à partir du milieu du Crétacé (soit il y a environ 100 Ma) et leur dominance écologique est avérée à partir de l'Eocène (50 Ma), avec l'existence de la grande majorité des sous-familles et des genres actuels. La diversification des Angiospermes a conduit à la formation d'habitats plus complexes au niveau du sol et de la litière et a été suivie par une augmentation de l'abondance et de la diversité des proies disponibles pour les fourmis terricoles. La radiation des Angiospermes est également considérée comme ayant déterminé la diversification de la plupart des insectes phytophages ; parmi ces derniers, les hémiptères suceurs de sève présentent de nombreux taxons qui entretiennent des relations mutualistes avec les fourmis (Delabie 2001, Wilson & Hölldobler 2005, Moreau *et al.* 2006, Brady *et al.* 2006).

2. Plantes et fourmis ingénieurs de l'écosystème

Les plantes et les fourmis peuvent agir en tant qu'ingénieurs de l'écosystème, à savoir des espèces qui, directement ou indirectement, changent les ressources des autres espèces et, ce faisant, modifient, maintiennent ou créent des habitats. Parmi les ingénieurs de l'écosystème, on distingue les ingénieurs autogènes qui changent l'environnement « via leurs propriétés physiques » et les ingénieurs allogènes qui « modifient leur environnement en transformant des matériaux vivants ou non vivants d'un état physique à un autre, par voie mécanique ou autre » (Jones *et al.* 1994).

2.1. Les plantes ingénieurs autogènes de l'écosystème et leurs effets sur les fourmis

Les plantes et en particulier les espèces arborescentes peuvent être considérées comme des ingénieurs autogènes de l'écosystème : elles structurent l'environnement (humidité, température, luminosité) et, par conséquent, déterminent la distribution et l'abondance des ressources accessibles. À l'exception des Dorylinae ou fourmis nomades/légionnaires, les fourmis vivent dans un nid stable qu'elles construisent et qui renferme le couvain. Elles exploitent donc leur environnement dans une situation de fourragement autour d'un point central. Dans ce contexte, les plantes leur procurent des habitats de grande complexité structurale (canopée, litière, complexes racinaires) et leur fournissent

des aires de fourragement, des sites de nidification (arboricoles et terricoles) et des matériaux de construction.

Par exemple, certaines fourmis arboricoles construisent un nid souterrain en se servant de la base des arbres comme support. C'est le cas de *Paraponera clavata* dont la large entrée du nid se signale par une paroi de terre parallèle à la base du tronc de l'arbre qu'elle exploite, et d'*Ectatomma tuberculatum* dont le nid s'ouvre sur l'extérieur par un tube disposé contre le tronc et élaboré à partir de fibres végétales (Delabie, 1990). D'autres espèces nidifient au milieu des racines des épiphytes sans qu'il y ait de relation spécifique plante-fourmis ; ce scénario est à différencier de celui des jardins de fourmis, lorsque des fourmis initient l'installation de certains épiphytes (Corbara & Dejean 1996 ; voir ci-dessous § 8.). Les parties mortes des plantes (écorces, tiges, troncs, fruits secs, etc.) sont très souvent habitées de façon opportuniste par des fourmis. En Guyane, ce scénario a pu constituer le point de départ d'une interaction originale entre la Gentianaceae *Chelonanthus alatus* et des *Pseudomyrmex*. Cette plante pionnière constitue des patches d'individus apparentés d'âges différents. Les tiges ligneuses creuses qui se maintiennent en place quelques années après la mort des individus sont souvent habitées par des *P. gracilis*. Ces dernières, qui exploitent les nectaires péri-floraux situés sur les pétales et les sépales des fleurs d'individus de *C. alatus* voisins, protègent ainsi des herbivores les organes reproducteurs des descendantes de la plante morte qui les héberge (Dejean *et al.* 2011). Enfin les plantes fournissent une très grande diversité de matériaux aux fourmis, en particulier des fibres qui permettent la construction de nids en carton comme chez de nombreux *Azteca*, *Dolichoderus* ou *Crematogaster* arboricoles (Hansell 2005; Corbara 2005).

2.2. Les fourmis ingénieurs allogènes de l'écosystème et leurs effets sur les plantes

Certaines fourmis terricoles peuvent être considérées, par leur action sur les sols, comme des ingénieurs allogènes des écosystèmes (Jones *et al.* 1994; Cuddington *et al.* 2007) et l'impact sur les plantes est fort probable, même si peu d'études sont disponibles. Par exemple au Costa Rica, Perfecto & Vandermeer (1993) ont estimé que les *Atta cephalotes* pouvaient entièrement retourner le sol d'un site en 200 ans. En Guyane Française, McKey *et al.* (2010) ont montré que des terrains surélevés d'origine agricole précolombienne persistaient jusqu'à nos jours, en raison de l'activité de certains ingénieurs de l'écosystème dont des termites Nasutitermitinae et des fourmis, en particulier *Ectatomma brunneum* et *Acromyrmex octospinosus*, favorisant ainsi une végétation qui se développe sur des sites non inondés.

3. Plantes et fourmis dans le réseau des espèces

Comme le soulignait déjà Charles Darwin dans *l'Origine des espèces* « (...) plantes et animaux, fort éloignés les uns les autres dans l'échelle de la nature, sont reliés entre eux par un réseau de relations complexes » (Darwin, 1859). Depuis Darwin, les interactions plantes-animaux ont fait l'objet de nombreuses études (pour une synthèse récente en anglais voir Herrera & Pellmyr 2002; en langue espagnole, Medel *et al.* 2009). Ces relations peuvent être négatives ou positives. Elles sont négatives lorsqu'elles se font à l'avantage d'une espèce sur une autre (l'herbivorie par exemple) et positives lorsque les deux espèces en tirent un bénéfice réciproque (par exemple une abeille pollinise une fleur qui lui procure du nectar). Ces interactions peuvent être non spécifiques (l'abeille *Apis mellifera* pollinise un très grand nombre de plantes à fleurs qui peuvent également être pollinisées par d'autres insectes) ou étroites, suite à des processus co-évolutifs entre un nombre réduit d'espèces et correspondent alors à de véritables mutualismes. Ces processus, qui s'appuient sur la sélection naturelle sont désormais expliqués dans le cadre de théories co-évolutives comme celle de la « Reine Rouge » (Van Valen, 1973).

Les fourmis entretiennent une grande variété de relations avec les Angiospermes (dorénavant désignées par « les plantes » dans le présent article). Dans certains cas, ces relations sont similaires à celles qui impliquent d'autres animaux (par exemple certaines fourmis consomment des graines) et ne s'en différencient que sur une dimension quantitative, liée à l'importance numérique des fourmis. Certaines relations sont entièrement opportunistes, mais les plus intéressantes résultent de processus co-évolutifs qui, à leur terme actuel, ont abouti à des interactions

plutôt diffuses (par exemple entre fourmis arboricoles et arbres en général) ou étroites, avec des mutualismes impliquant un nombre d'espèces très limité (myrmécophytes, jardins de fourmis). Les fourmis ont également co-évolué avec d'autres êtres vivants (hémiptères suceurs de sève ; champignons associés aux Attini coupeuses de feuilles) avec lesquels elles entretiennent des relations mutualistes qui les relient aux plantes.

Les caractéristiques des fourmis liées à leur qualité de « superorganismes » (Hölldobler & Wilson, 2009) (longévité des sociétés, effectifs élevés, existence de castes morphologiques, etc.) la stabilité spatio-temporelle de leurs nids et, sous les tropiques, une activité intense tout au cours de l'année, ont forcément contribué à ce que les processus co-évolutifs avec les plantes aboutissent à des scénarios originaux (*i.e.* qui n'existent pas avec des insectes non sociaux). Par ailleurs, contrairement aux abeilles et aux guêpes sociales, les ouvrières des fourmis sont aptères, d'où des contacts longs et réitérés avec un substrat végétal qui ont certainement contribué à l'établissement de ces processus co-évolutifs. À noter que les termites, également eusociaux et aux castes non reproductrices aptères, n'ont pas développé de scénarios co-évolutifs comparables avec les végétaux, sans doute en raison d'un régime alimentaire déjà très spécialisé.

Nonobstant leurs caractéristiques propres, les interactions entre fourmis et plantes peuvent se lire dans un cadre plus général qui servira de fil directeur aux paragraphes suivants et qui met en exergue deux caractéristiques fondamentales qui opposent (sauf rares exceptions) le Règne végétal et le Règne animal : (1) les plantes sont des êtres autotrophes pour le carbone alors que les animaux sont hétérotrophes et (2) les plantes sont sessiles alors que les animaux sont généralement mobiles. Ces deux oppositions permettent en effet de comprendre les « complémentarités écologiques fonctionnelles » qui ont orienté les processus co-évolutifs entre les plantes et les animaux (et donc les fourmis). Exprimé en termes simples, par exemple, les consommateurs ont besoin des producteurs pour se nourrir et les producteurs (immobiles) peuvent avoir besoin des consommateurs (mobiles) pour leur assurer, par procuration, certaines formes de mobilité et/ou de protection.

4. Les fourmis se nourrissent à partir des plantes.

Grâce à la photosynthèse, les végétaux (les producteurs primaires) fabriquent des molécules organiques (sucres) à partir du dioxyde de carbone (CO₂) atmosphérique et de l'eau disponible dans le sol. Les animaux se procurent les molécules organiques dont ils ont besoin au détriment des végétaux, soit directement pour les herbivores (les consommateurs primaires), soit indirectement pour les carnivores (les consommateurs secondaires). Dans ce contexte, les fourmis (souvent à la fois herbivores et carnivores) se nourrissent de plantes soit directement, soit indirectement (sève via le miellat produit par des insectes ; feuilles ou autres parties des plantes via un champignon dans le cas des fourmis champignonnistes).

4.1. Exploitation directe.

Les fourmis se nourrissent directement sur les plantes en exploitant, entre autres, des fruits et des graines, des liquides sucrés dont ceux produits par des nectaires extrafloraux (voir 6.1) et pour certaines espèces, des corps nourriciers (voir 6.3).

Les fourmis franchement granivores dites aussi moissonneuses, représentées en Amérique tropicale par le genre *Pogonomyrmex*, se rencontrent essentiellement dans les milieux arides (Rico-Gray & Oliveira 2007) ; notons la présence sur une grande partie de l'Amérique du Sud, y compris en Amazonie, de la « moissonneuse » *Pogonomyrmex naegeli* dont on ne sait en fait pratiquement rien du régime alimentaire. Néanmoins, également sous les tropiques humides, des fourmis peuvent collecter des graines pour se nourrir. Au Costa-Rica, Levey & Barnes (1993) ont montré que *Pheidole nebulosa* et *Ph. nigricula* participaient à la dispersion des graines de deux Melastomataceae du sous-bois, *Miconia nervosa* et *M. centrodesma*. Ces *Pheidole* récupèrent les graines dans les excréments de frugivores. Elles les stockent dans leur nid (des branches en décomposition) pour s'en nourrir ultérieurement. Les graines gardent un pouvoir de germination pendant une longue période et

certaines qui vivent plus longtemps que la colonie pourront germer. Les *Pheidole* sont donc ici à la fois des prédatrices de graines et des disséminatrices (dites dans ce cas « secondaires »). C'est aussi le cas de nombreuses *Solenopsis* et *Attini* qui modifient de cette façon la végétation des environs de leur nid (Delabie *et al.* 2003). L'interaction négative (la prédation des graines) peut donc faire place à une interaction positive (la dissémination). Nous verrons plus loin dans quelles conditions les fourmis peuvent être de bonnes disséminatrices (voir 7.2).

Sous les tropiques, les substances liquides d'origine végétale représentent une part importante de l'alimentation de nombreuses fourmis. Au cours de leur histoire évolutive, le développement de la vie arboricole s'est accompagné d'une transition d'un régime alimentaire « carnivore » à « herbivore » et l'abondance actuelle des espèces arboricoles reflète leur position de consommateurs primaires. Les analyses du ratio isotopique $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, indicateur de la position trophique d'un organisme, le confirment chez nombre d'entre elles. Cette caractéristique, étonnante pour des insectes jusqu'à récemment considérés comme principalement prédateurs, est due à deux sources alimentaires très riches en sucres (mais qui contiennent aussi des produits azotés) et disponibles en grande quantité dans le milieu arboricole (Davidson & Patrell-Kim 1996; Davidson 1997) : le nectar extra-floral (voir 6.1) et le miellat (voir ci-dessous 4.2).

4.2. Exploitation indirecte des plantes via l'exploitation des hémiptères.

Les hémiptères (pucerons, cochenilles, membracides, etc.) sont des insectes pourvus d'un appareil buccal dit suceur-piqueur dont la morphologie leur permet de percer l'épiderme des plantes pour atteindre les vaisseaux de la sève dont ils se nourrissent exclusivement. Ce régime alimentaire est très carencé en certains nutriments essentiels (des acides aminés par exemple). Pour se les procurer en quantité suffisante, les hémiptères ingèrent des doses énormes de sève dont ils rejettent une grande partie de l'eau et des sucres excédentaires. Ces excréments liquides appelés miellat constituent pour nombre de fourmis une source très importante de glucides (Delabie 2001).

Les fourmis transportent les hémiptères sur les parties de la plante les plus favorables pour accéder à la sève (jeunes bourgeons foliaires, etc.), les protègent des attaques de leurs prédateurs et parasitoïdes et leurs construisent parfois des abris en carton. La présence d'hémiptères en abondance peut être nuisible pour une plante, ou au contraire bénéfique, lorsque le prélèvement de sève reste modéré et que par ailleurs les fourmis protègent la plante des herbivores.

4.3. Exploitation indirecte des plantes via un champignon : les *Attini* champignonnistes

La culture d'un champignon dans un but alimentaire est connue chez les termites Macrotermitinae, chez certains Coléoptères (les « ambrosia beetles », dont une espèce est considérée comme eusociale), chez l'abeille sans dard brésilienne *Scaptotrigona depilis* (Menezes *et al.* 2015) et chez les fourmis *Attini* champignonnistes, lesquelles sont exclusivement américaines (voir Ward *et al.* 2015 pour le nouveau sens élargi donné aux *Attini*). Chez les *Attini* champignonnistes, l'association symbiotique avec un champignon permet de bénéficier des enzymes qu'il produit, ceux-ci transformant la cellulose et la lignine des plantes en sucres assimilables. Le champignon se présente sous forme de « meules » qui ressemblent à des éponges entretenues dans des loges distinctes du nid souterrain. Les fourmis se nourrissent en partie (et leurs larves exclusivement) des structures produites lors de la croissance des hyphes du champignon, les gongylidia. Le champignon qui est disséminé par les jeunes fondatrices lorsqu'elles quittent leur nid-mère, est constamment approvisionné en fragments végétaux divers, entretenu et protégé par les ouvrières. Chez les genres *Atta* et *Acromyrmex*, le champignon est nourri à partir de fragments de feuilles et d'herbes découpées dans la végétation, ce qui leur a valu le nom de « fourmis coupeuses de feuilles » (Hölldobler & Wilson, 2011). Les différentes castes morphologiques d'ouvrières sont impliquées dans la maintenance du champignon. Chez les *Atta* par exemple, les ouvrières medias découpent des fragments de feuilles dans les arbres. D'autres medias les rapportent au nid où les ouvrières minores découpent les morceaux de feuilles en plus petits fragments. Elles répartissent cette matière

organique à la surface du jardin de champignon qu'elles fertilisent de plus avec leurs excréments liquides. Les minors récoltent les gongyliidia et les distribuent aux larves.

Les Attini champignonnistes maintiennent leur champignon symbiotique dans des chambres dont la température et l'humidité ambiantes sont propices à la prolifération de bactéries et à celle d'autres champignons. Les ouvrières arrachent les fragments de leur champignon symbiotique qui sont infectés et utilisent des antibiotiques produits par leurs glandes métapleurales contre certaines bactéries. Elles hébergent par ailleurs, dans des micro-cryptes localisées au niveau de leur cuticule, des bactéries symbiotiques qui limitent la croissance des champignons indésirables (Hölldobler & Wilson 2011).

5. Une relation « inversée »

Les plantes étant sessiles doivent se procurer toutes leurs ressources sur place : lumière solaire, CO₂ dans l'air, eau et sels minéraux dans le sol. La pauvreté du sol en azote (ou parfois l'éloignement du sol dans le cas des épiphytes) limite souvent leurs possibilités de développement. Au cours de leur évolution, les plantes ont acquis des stratégies pour se procurer de l'azote qui peuvent impliquer une forme de relation avec d'autres êtres vivants, que celle-ci soit positive et dans certains cas mutualiste (présence de bactéries fixatrices de l'azote atmosphérique dans des nodules racinaires) ou négative (dans le cas des plantes carnivores). Ainsi, les fourmis sont souvent les proies privilégiées des plantes carnivores ; dans d'autres circonstances, elles peuvent contribuer à la nutrition de certaines plantes : on parle alors de myrmécotrophie.

5.1. Plantes « carnivores », « proto-carnivores » et « saprophytes assistées »

Du fait de leur importance numérique et du comportement exploratoire des fourrageuses, les fourmis constituent une partie non négligeable des proies des plantes carnivores. C'est le cas par exemple chez les *Heliamphora* (Sarraceniaceae) endémiques des hauts-plateaux guyanais (Mc Pherson 2007).

Chez les Bromeliaceae à réservoir d'eau, considérées comme des « saprophytes assistés » (Benzing 1990), la plante récupère, grâce à des trichomes foliaires spécialisés, des nutriments en solution dont la disponibilité est liée aux détritiques entrants dans le réservoir (litière, cadavres d'arthropodes) et aux organismes aquatiques (dégradation des détritiques par les microorganismes, production d'excréments par les macroorganismes). Certaines de ces broméliacées qui présentent une architecture et des dispositifs leur permettant de piéger de nombreux insectes, sont considérées comme des « protocarnivores » et sont à distinguer des plantes carnivores vraies (comme les *Heliamphora*) qui produisent elles-mêmes des enzymes digestives (Givnish *et al.* 1984). *Brocchinia reducta*, broméliacée endémique des hauts-plateaux des Guyanes qui produit une odeur attractive et dont la partie interne des feuilles est recouverte d'une cire glissante, piège en majorité des fourmis. Les feuilles de *Catopsis berteroniana* sont couvertes d'une poudre blanche qui engluie les pattes des insectes qui, lorsqu'ils chutent dans un réservoir d'eau, les empêche d'en ressortir. Sur un inselberg de Guyane nous avons observé que les insectes ainsi piégés sont essentiellement des fourmis (BC & CL, pers. obs.). D'autres Bromeliaceae à réservoirs, bien que dépourvues de dispositifs de capture, récupèrent indirectement un grand nombre de fourmis : chez *Aechmea mertensii* qui ne pousse que sur des jardins de fourmis (voir § 8), le prédateur aquatique de plus haut niveau trophique des réservoirs, la larve du Diptère *Toxorhynchites haemorroidalis* (Diptera, Culicidae), se nourrit à 46,7% de fourmis capturées à l'interface eau-air (Dézerald *et al.* 2015).

5.2. Myrmécotrophie.

Les fourmis qui vivent au contact des plantes et surtout de leurs racines (épiphytes), leur fournissent parfois indirectement des nutriments (via leurs excréments et/ou divers matériaux transportés) qu'il s'agisse d'une association plante-fourmi opportuniste ou mutualiste (cf les jardins de fourmis §8). La myrmécotrophie est également observée chez des plantes qui présentent des structures absorbantes (notamment des trichomes) au niveau de parties d'origine non racinaires (feuilles, tiges...), visitées

par des fourmis résidentes qui y déposent des excréments et ou déchets divers. La présence de ces structures résulte d'un processus co-évolutif avec les fourmis qui a abouti par ailleurs à d'autres modifications morphologiques et physiologiques (cf ci-dessous 6.3)

6. Les plantes nourrissent (et hébergent) les fourmis qui les protègent

Les plantes, sessiles, ont développé au cours de leur co-évolution avec les herbivores de nombreux dispositifs et stratégies de défense « sur place ». Notons que sous les Néotropiques, les Attini champignonnistes coupeuses de feuilles ont sans doute contribué aux pressions sélectives ayant renforcé certaines de ces défenses anti-herbivores.

Les défenses peuvent être mécaniques (épines, poils), basées sur l'émission de substances collantes (résines, latex) ou sur la production de substances toxiques. Elles peuvent également reposer sur une association avec des animaux (i) via l'émission de molécules d'alarme qui attirent des prédateurs ou des parasites de l'herbivore (Dicke & Baldwin 2010) ou (ii) en hébergeant des prédateurs dans des structures préformées (à l'instar des acarodomaties accueillant des acariens prédateurs d'acariens herbivores).

Les fourmis arboricoles illustrent parfaitement la stratégie de « défense par procuration » des arbres (i) en protégeant ceux dont elles exploitent le nectar extra-floral de façon non spécifique et (ii) par leur implication dans des mutualismes très étroits entre « plantes à fourmis » (ou myrmécophytes) et « fourmis à plante ».

6.1. Les nectaires extra-floraux

Les nectaires extra-floraux sont des glandes productrices de substances sucrées, de morphologie très variée, pouvant être localisées sur diverses parties des plantes (feuilles, pétioles, tiges, etc.) et que l'on distingue écologiquement (fonctionnellement) des nectaires floraux dont le rôle est de « récompenser » les pollinisateurs. Les nectaires extra-floraux sont considérés comme le résultat d'une co-évolution des plantes avec les fourmis et ont pour fonction d'attirer des ouvrières, par ailleurs souvent prédatrices et qui, par leur présence, excluent ou éliminent les arthropodes herbivores (Oliveira *et al.* 1987; Oliveira & Pie 1998). Les nectaires étant souvent présents sur toutes les feuilles d'un arbre, les fourmis sont amenées à explorer et exploiter l'ensemble de son feuillage. Certains nectaires dit péri-floraux, bien que localisés sur l'organe reproducteur de la plante, sont à considérer dans la catégorie des nectaires extra-floraux (voir ci-dessus 2.1, la Gentianacée *Cheloneanthus alatus*). Si les nectars extrafloraux sont riches en sucres (glucose, fructose, saccharose, etc.), ils peuvent également contenir, entre autres éléments, des acides aminés, des protéines et des vitamines (Bentley 1977).

6.2. Les mosaïques de fourmis arboricoles

Les fourmis dominent la faune arboricole des forêts tropicales en terme de biomasse et de nombre d'individus, sans doute en raison de leur accès aisé à une source de nourriture d'origine végétale (constituée par le nectar extrafloral et le miellat des hémiptères) qui, à leur échelle, est inépuisable (Hölldobler & Wilson 1994; Blüthgen *et al.* 2000, 2004; Delabie 2001, Davidson *et al.* 2003). Sur le plan quantitatif elles sont surtout représentées par des espèces considérées comme des « fourmis arboricoles dominantes » qui sont caractérisées par leurs colonies très populeuses, la capacité de construire leurs nids elles-mêmes et une forte agressivité territoriale intra- et interspécifique. Les territoires des différentes sociétés de fourmis arboricoles dominantes sont juxtaposés au niveau de la canopée, formant, si on observe la canopée projetée sur un plan horizontal, une véritable « mosaïque de fourmis » qui se superpose à la mosaïque végétale (voir les revues de Dejean *et al.* 2003, 2007). Les ouvrières de nombreuses fourmis dominantes déposent en permanence des marques chimiques pour délimiter des territoires reconnus comme tels et évités par leur compétitrices. Chez les espèces qui ne marquent pas de limites territoriales, la surveillance des ouvrières est constante ; cette dernière

est énergétiquement très coûteuse mais est rendue possible grâce à la disponibilité en nectar et miellat (Adams 1994).

Certaines espèces sont considérées comme co-dominantes lorsqu'elles partagent un territoire (Majer et al. 1994). Les autres fourmis arboricoles dont les colonies sont de faible effectif, les non-dominantes, sont parfaitement tolérées par les dominantes. Les fourmis dominantes protègent leur arbres hôtes activement en faisant fuir les insectes herbivores directement ou à travers leurs marquages territoriaux et aussi par leur comportement prédateur (voir 9.2).

6.3. Les myrmécophytes ou « plantes à fourmis » et les « fourmis à plante »

Les interactions opportunistes et non spécifiques des fourmis arboricoles dominantes avec leurs arbres supports représentent un premier palier dans l'évolution des associations entre plantes et fourmis. Le scénario le plus abouti parmi ces associations concerne certaines plantes tropicales désignées comme myrmécophytes ou « plantes à fourmis » qui vivent obligatoirement avec une (ou quelques) espèce(s) de fourmi(s) spécialiste(s), dites « fourmis à plante ». La spécificité et la fidélité de ces interactions reposent sur des spécialisations importantes, à la fois chez la plante et chez les fourmis. Du côté des plantes, la production de structures creuses ou domaties (du latin *domus*, maison) permettant le logement des sociétés de fourmis est un caractère fondamental.

Si les myrmécophytes néotropicaux sont généralement des arbres ou arbustes, le terme de myrmécophyte est souvent étendu à des épiphytes qui hébergent des fourmis arboricoles dans des structures préformées sans qu'il y ait véritable spécificité. Ces plantes que l'on peut également qualifier, de façon plus générique, de « myrmécophiles » (« qui aiment les fourmis ») se rencontrent chez les Orchidaceae et les Bromeliaceae. L'Orchidaceae *Myrmecophila christinae* des zones côtières du Yucatan (Mexique) possède des pseudobulbes creux qui peuvent servir de domaties permanentes à plusieurs espèces de fourmis telles que *Crematogaster brevispinosa*, *Camponotus* spp. et de domaties saisonnières à *Ectatomma tuberculatum* (Rico-Gray 1989b). Rico-Gray et al. (1989) ont montré expérimentalement, à l'aide de marqueurs radio-actifs, que les excréments et débris des fourmis nourrissaient la plante par myrmécotrophie. Les Bromeliaceae épiphytes des genres *Tillandsia* ou *Aechmea* peuvent également abriter de nombreuses espèces de fourmis arboricoles (Benzing 1970, Dejean et al. 1995, Chew et al. 2010, Feitosa et al. 2012). Chez *Aechmea bracteata*, lorsqu'un individu produit son inflorescence, la feuille centrale délimite, autour de la hampe florale, une loge en forme d'amphore parfaitement étanche et qui héberge quasi systématiquement des fourmis. Les *A. bracteata* se multiplient par bouturage sur un rhizome et forment des groupes d'individus d'âges différents. Lorsqu'une infrutescence commence à se dessécher, les fourmis résidentes de la loge centrale la désertent pour occuper celle entourant une jeune inflorescence produite par un individu voisin. Dans le Quintana Roo au Mexique, les loges d'*A. bracteata* accueillent essentiellement *Dolichoderus bispinosus* et *Neoponera villosa* (Dejean et al. 1995; Hénaut et al. 2014).

Pour ce qui est des arbres et arbustes myrmécophytes habités par de véritables « fourmis à plante », les domaties sont localisées selon les cas, au niveau du tronc, du pétiole, des stipules ou du limbe des feuilles, ce qui implique des modifications morpho-anatomiques importantes. En plus du logement, les myrmécophytes peuvent également fournir des aliments aux fourmis, qu'il s'agisse de nectar extrafloral et/ou de « corps nourriciers » qui couvrent tout ou partie des besoins de la colonie. Les fourmis à plante constituent un groupe particulier de fourmis arboricoles inféodées à une (ou parfois quelques) espèce(s) de myrmécophyte(s), ce qui suppose la capacité des reines fondatrices à reconnaître la plante hôte. Peu de travaux ont été réalisés jusqu'à présent sur ces facteurs de reconnaissance, mais il semble que des substances volatiles soient impliquées. Une fois la colonisation du myrmécophyte réalisée, la survie de l'association est dictée par la survie des partenaires. Si les fourmis bénéficient de nourriture fournie par la plante, elles n'en demeurent pas moins prédatrices. Les proies capturées fournissent une source principale ou complémentaire d'azote aux fourmis qui, en exerçant leur prédation sur le feuillage de leur plante hôte, contribuent à sa protection contre les insectes défoliateurs. Par ailleurs, les fourmis à plante sont souvent capables de percevoir les blessures infligées par des herbivores à leurs plantes hôtes (sans doute via l'émission de

composés organiques volatils) et d'y répondre par le recrutement de congénères au niveau de la zone endommagée. De même, les fourmis à plantes protègent souvent leur myrmécophyte contre les lianes grimpantes (Janzen 1967) ou les plantes compétitrices (voir 6.4). Au-delà de ce rôle de protection, les fourmis à plante qui sont souvent nourries par leur myrmécophyte (nectaires), nourrissent ce dernier par myrmécotrophie en déposant leurs excréments et/ou des déchets divers (restes de proies, etc.) dans des domaties pourvues de trichomes absorbants. C'est le cas par exemple chez deux Melastomataceae, *Tococa guianensis* habité par des *Azteca* et *Maieta guianensis* habité par des *Pheidole* (Cabrera & Jaffe 1994; Solano & Dejean 2004).

Les sous-bois néotropicaux comptent de nombreuses espèces d'arbustes myrmécophytes notamment dans la famille des Melastomataceae (voir 9.2). Le cas de certains *Piper* (famille des Piperaceae) associés à des *Pheidole* est également remarquable. Au Costa-Rica *Piper cenocladium* héberge des *Pheidole bicornis* dans des domaties pétiolaires qui sont pourvues sur leur paroi interne de corpuscules perlés (« pearl bodies ») qui fournissent une alimentation complète aux fourmis (comprenant des glucides, des protéines et des lipides) mais qui ne s'activent qu'en présence de ces dernières (Risch & Rickson 1981).

Les arbres et arbustes myrmécophytes de lumière les plus fréquents sous les Néotropiques appartiennent aux genres *Vachellia* (famille des Fabaceae, Mimosoideae) et *Cecropia* (Cecropiaceae ; classé dans les Urticaceae par l'Herbarium de la Universidad Nacional, Bogota).

Les *Vachellia* (anciennement classés dans le genre *Acacia*) sont des arbres ou arbustes dont les domaties constituées d'épines renflées et creuses hébergent des *Pseudomyrmex* du groupe *ferrugineus* (Heil *et al.* 2005, 2009; Orona-Tamayo & Heil 2013). Les feuilles des *Vachellia* sont pourvues de nectaires extrafloraux qui fournissent des sucres aux *Pseudomyrmex* et, à l'extrémité des folioles de leurs feuilles composées, des corps nourriciers appelés « corps de Belt » (voir encadré 1) riches en protéines et en lipides.

Les *Cecropia* sont des arbres de zone pionnière à croissance très rapide dont le tronc et les branches creux constituent une succession de loges hébergeant des fourmis qui la plupart du temps appartiennent au genre *Azteca* (avec quelques cas d'association avec la Formicinae *Camponotus balzani* et des Ponerinae comme *Neoponera fisheri* et *N. luteola*; Bonato *et al.* 2003 ; Mackay & Mackay 2010). La base des pétioles des grandes feuilles des *Cecropia* myrmécophytes est pourvue d'une structure appelée trichilium où sont produits des corps nourriciers appelés « corps de Müller » (voir encadré 1), riches en glycogène, protéines et lipides (Rickson 1971). Certains *Cecropia* présentent également sur la face inférieure de leurs feuilles des corpuscules perlés, riches en lipides et protéines. La protection effective des *Cecropia* contre les herbivores a été démontrée de façon élégante pour ce qui concerne *Cecropia peltata*. Ce *Cecropia* perd son association avec les fourmis, au nord de son extension géographique, là où la pression d'herbivorie due aux Attini champignonnistes coupeuses de feuilles diminue (Janzen 1973 ; Rickson 1977).

La découverte des myrmécophytes

La compréhension des mutualismes plantes-fourmis doit beaucoup à des observations et travaux réalisés en Amérique tropicale. On attribue les premières mentions écrites de l'existence de myrmécophytes à Marcgravius qui en 1648 signale la présence de fourmis dans les branches de cecropias au Brésil et à Francisco Hernandez qui en 1651 au Mexique décrit le « Huitzmaxalli » (l'acacia *Vachellia cornigera*) dont il pense que les épines « engendrent » des fourmis (Jolivet 1996).

Mais les premiers à saisir la nature des relations entre plantes et fourmis et leur intérêt pour la compréhension des processus évolutifs sont des naturalistes voyageurs du XIXème siècle qui se situent dans la lignée de Darwin. En 1874 dans « The Naturalist in Nicaragua », l'anglais Thomas Belt comprend que les *Pseudomyrmex* des acacias ont un rôle défensif et que la plante leur fournit gîte et nourriture (Belt 1874). Il décrit les nectaires extra-floraux et les corps nourriciers qui porteront ensuite son nom. Un peu plus tard au Brésil, l'immigrant allemand Fritz Müller décrit le même type d'association entre les *Cecropia* et les fourmis *Azteca* qui les habitent et qui s'alimentent de corps nourriciers désormais appelés « corps de Müller » (Müller 1876). Ce n'est qu'en 1967 au Costa-Rica

que Daniel Janzen démontrera de façon expérimentale qu'il existe un mutualisme obligatoire entre les *Pseudomyrmex* et les acacias : débarrassés de leurs fourmis, ces derniers subissent d'important dégâts de la part des folivores et se font envahir par des lianes (Janzen 1967).

6.4. Les « Jardins du diable », (« Chacros del diablo »)

Dans l'ouest amazonien, alors que la forêt est caractérisée par une importante diversité végétale, sur certaines formations surnommées « jardins du diable » par les indiens Yasunis (« chacros del diablo » ; également « supay chacras ») ne poussent que des myrmécophytes appartenant à une seule voir deux espèces parmi les suivantes : *Clidemia heterophylla*, *Tococa guianensis* (Melastomataceae), *Cordia nodosa* (Boraginaceae) et *Duroia hirsuta* (Rubiaceae). En Equateur et au Pérou, des *Myrmelachista* qui habitent les poches foliaires des *Tococa* et *Clidemia* détruisent la végétation environnante en mordant les nervures des feuilles (Morawetz *et al.* 1992; Renner & Ricklefs 1998). Au Pérou, les *Myrmelachista schumanni*, qui habitent les tiges creuses de *Duroia hirsuta* détruisent systématiquement, à l'aide d'acide formique, toutes les plantules à proximité de leur plante-hôte, laissant ainsi le terrain au bénéfice exclusif de ces dernières. Néanmoins ceci a un coût : la pression d'herbivorie est plus forte sur les jardins du diable qu'en dehors, sans doute en raison de la concentration de ressources que représentent localement les placettes de *Duroia* (Frederickson & Gordon 2007). Néanmoins, selon des travaux récent réalisé dans le parc de Yasuni en Equateur, les *D. hirsuta* habités par des *M. schumanni* et situés dans les îlots monospécifiques poussent deux fois plus vite que les pieds isolés sous la canopée (Báez 2016).

Enfin, tout récemment en Guyane Française, Salaz-Lopez *et al.* (2016) ont découvert des jardins du diable à *Cordia nodosa* habités par une *Myrmelachista* non encore identifiée, à plus de 2000 km de leur aire de répartition équatorienne et péruvienne.

7. Les fourmis, agents de dispersion des diaspores

Chez les plantes, êtres sessiles, des vecteurs de dispersion des diaspores sont nécessaires à un bon brassage des gènes au sein des populations et à un bon recrutement des plantules. Si les plantes se contentent parfois de vecteurs physiques (vent, eau), le pollen et les graines sont très souvent dispersés par des animaux pollinisateurs ou disséminateurs.

Les fourmis qui sont rarement pollinisatrices, sont pour certaines d'entre elles d'excellentes disséminatrices.

7.1. Les fourmis et la pollinisation

Comparativement à d'autres Hyménoptères, excellents pollinisateurs, comme les Apoïdae, les fourmis sont aptères (et se déplacent donc sur de plus courtes distances) et présentent un corps beaucoup moins poilu (moins apte donc à capter les grains de pollen). Par ailleurs, les fourmis sécrètent au niveau de leur glande métapleurale des antibiotiques qui perturbent l'émission du tube pollinique (Hull & Beattie 1988). Pour ces raisons, les fourmis sont généralement de mauvais agents pollinisateurs.

Les pollinisateurs sont généralement attirés sur les fleurs par la présence de nectaires floraux : les grains de pollen s'accrochent au pollinisateur pendant qu'il collecte le nectar. De nombreuses plantes présentent des dispositifs pour interdire l'accès de ces nectaires aux fourmis, mauvaises pollinisatrices, comme par exemple des rangées de poils ou des surfaces collantes qui servent de barrières et qui sont sans effet sur des bons pollinisateurs volants comme les abeilles.

7.2. Les fourmis et la dispersion des graines

De la même façon que les nectaires floraux attirent des insectes qui seront les vecteurs du transport à distance du pollen, les graines de nombreuses plantes sont pourvues d'un appendice appelé élaïosome qui est très attractif pour les fourmis. Comme le souligne l'étymologie du terme (*elaïos*, huile et *soma*, corps), les élaïosomes sont généralement riches en composés lipidiques ce qui attire

souvent des fourmis prédatrices qui ainsi participent à la dispersion des graines. Les fourmis qui récoltent les graines à la source, les transportent jusqu'à leur nid, y consomment les élaïosomes puis rejettent les graines à l'extérieur. À l'issue de ce processus, les graines ont été transportées à distance de leur lieu de production : il s'agit ici de myrmécochorie active. Les élaïosomes qui ne jouent aucun rôle dans la germination (*a contrario* dans certains cas la graine germe mieux en leur absence) existent, avec des origines anatomiques variées, chez plus de 80 familles de plantes réparties sur tous les continents (hors Antarctique).

8. Les jardins de fourmis

La présence de nids de fourmis dans le complexe racinaire de plantes épiphytes est courante (voir 2.2). Cependant, dans la plupart des cas, il ne s'agit pas de jardins de fourmis. Nous avons défini ces structures comme des associations fourmis-épiphytes, initiées par des fourmis et résultant de l'incorporation par ces dernières de graines de certaines espèces épiphytes dans les parois de leur nid riche en humus (Corbara & Dejean 1996, Corbara *et al.* 1999, Orivel & Leroy 2011). À ce jour le processus a uniquement été décrit en détails chez la Ponerinae *Neoponera goeldii* en Guyane Française. Plusieurs reines fondatrices (fondation dite pléométrique) choisissent un arbuste de pleine lumière, y construisent un petit nid en « carton » riche en humus assez peu résistant et incorporent dans les parois de celui-ci des graines appartenant à quelques espèces d'épiphytes. Ces graines germent rapidement, produisent en abondance des racines qui envahissent et renforcent les parois du nid qu'elles arriment à la branche support. Alors que les effectifs de leur société s'accroissent, les ouvrières continuent d'approvisionner régulièrement le nid-jardin en matière organique et en graines (Delabie 1991 ; Corbara & Dejean 1996 ; Orivel *et al.* 1998).

D'autres travaux ont montré que les fourmis récoltent spécifiquement les graines de ces épiphytes car celles-ci sont particulièrement attractives. Outre un élaïosome, certaines graines présentent en surface des substances volatiles que l'on retrouve dans les composés glandulaires des fourmis tels que le methyl 6-methylsalicylate (6-MMS) (Seidel *et al.* 1990; Youngsteadt *et al.* 2009) connu comme phéromone de piste chez d'autres espèces. Les partenaires, fourmis et épiphytes, tirent avantage de leur association: les plantes bénéficient de disséminateurs performants pour leurs graines et de protecteurs efficaces vis-à-vis des herbivores. Les fourmis acquièrent un site de nidification dont la durée de vie dépasse celle de toute structure qu'elles pourraient construire seules ou trouver préformée sur des arbres pionniers.

Les espèces de fourmis initiatrices de jardins sont en nombre très limité, tout comme les plantes qu'ils hébergent. Parmi ces dernières, on trouve surtout des Araceae (*Anthurium* et *Philodendron*), des Bromeliaceae (*Aechmea*), des Gesneriaceae (*Codonanthe*) et Piperaceae (*Peperomia*); parfois des Moraceae (*Ficus*) et des Solanaceae (*Markea*).

Les jardins de fourmis: une polémique historique

Le débat sur la nature des jardins de fourmis a duré près d'un siècle. Le naturaliste allemand Ernst Ule est le premier à avoir décrit de telles associations au Brésil et à les avoir nommées « jardins de fourmis » (« Ameisengarten » en allemand) (Ule 1901). Pour Ule, les fourmis sont les premières arrivantes, à l'origine de l'installation des épiphytes d'où cette appellation très significative. Le grand spécialiste de fourmis du début du XXème siècle, William Morton Wheeler ne croyait pas à ce scénario, considérant que les fourmis ne pouvaient arriver que secondairement (Wheeler 1921). Ce n'est que dans les années 1980/90 que la validité de l'hypothèse de Ule a été démontrée de façon définitive (Davidson 1988; Corbara & Dejean 1996; Orivel *et al.*, 1998).

En Guyane Française, outre *Neoponera goeldii*, trois espèces de fourmis sont impliquées dans la genèse de jardins, *Odontomachus mayi* et *Camponotus femoratus*/*Crematogaster levior* qui vivent ensemble en parabiose. Sur les jardins qui hébergent la Bromeliaceae à réservoir *Aechmea mertensii*, selon les fourmis qui initient l'association, *N. goeldii* ou la parabiose *C. femoratus*/*C.levior*, la morphologie et la physiologie de la plante seront modifiées ; de la même façon, la structure spécifique et fonctionnelle

des réseaux trophiques d'organismes aquatiques présents dans les réservoirs d'eau de la broméliacée sera différente, eux-mêmes modifiant en cascade la nutrition de la plante (Cérégino *et al.* 2010, 2011; Leroy *et al.* 2009a, 2009b, 2012, 2013).

9. Adaptations des fourmis à la vie arboricole

Qu'elles soient diffuses ou étroites, les interactions entre fourmis et plantes se traduisent chez ces dernières par l'existence de structures (nectaires extra-floraux, domaties, élaïosomes, etc.) qui résultent de processus co-évolutifs. Ces derniers sont également responsables de nombreuses adaptations morphologiques et comportementales chez les fourmis qui mènent une vie arboricole.

9.1. Adaptations morphologiques et physiologiques

Les importantes variations climatiques journalières (de température et d'humidité) enregistrées au niveau de la canopée forestière impliquent des mécanismes de résistance de la part des fourmis arboricoles. L'architecture des nids arboricoles ne permet généralement pas de tamponner ces conditions climatiques extrêmes, contrairement aux nids terricoles qui permettent de maintenir une amplitude thermique plus ou moins constante et un gradient d'humidité favorable. Ainsi les fourmis arboricoles résistent plus longtemps à la dessiccation que les fourmis du sol, et ce indépendamment de leur taille, grâce à des substances cuticulaires lipidiques qui limitent l'évaporation (Hood & Tschinkel 1990). Les fourmis arboricoles sont par ailleurs pourvues de griffes et d'aréoles aux extrémités de leurs pattes ce qui leur permet de s'agripper solidement aux feuilles.

Chez de nombreuses espèces, la possession d'un venin ayant des effets paralysants rapides peut également se concevoir comme une adaptation au milieu arboricole (Orivel & Dejean 2010). La possession d'un venin induisant une paralysie forte et rapide permet d'immobiliser des proies qui, si elles échappaient, seraient définitivement perdues. Une telle tendance existe de la même façon chez les araignées arboricoles ne construisant pas de toiles-pièges, et qui se retrouvent face aux mêmes contraintes pour la capture de proies.

Enfin, l'importance de l'azote comme facteur limitant le développement des fourmis arboricoles induit une préférence de celles-ci, lorsqu'elles en ont le choix, pour les sources de nourriture protéique. La limitation par l'azote implique aussi une limitation des investissements dans des structures anatomiques riches en protéines. On observe ainsi chez les sous-familles de fourmis ayant une forte proportion d'espèces strictement arboricoles (Formicinae, Dolichoderinae et Myrmicinae), une réduction de l'épaisseur de la cuticule et la production de venins non-protéiques. C'est aussi parmi ces fourmis que se retrouvent la majorité des espèces dites dominantes territoriales.

9.2. Adaptations comportementales

En réponse à l'imprévisibilité des proies dans la canopée et à leurs capacités à s'échapper en se laissant tomber, en sautant ou en s'envolant, les fourmis arboricoles ont développé des stratégies de prédation particulières, basées sur la chasse en groupe à l'affût. Lorsque la proie est détectée puis saisie par une fourmi, d'autres ouvrières, recrutées par l'émission d'une phéromone ou bien par les vibrations engendrées par la capture, vont elles-mêmes saisir la proie et contribuer à l'écarteler. Chez les espèces dont les ouvrières sont de petite taille, le venin est utilisé, alors que chez les autres l'écartèlement de la proie suffit à la maîtriser et à la tuer. Cette technique permet de maximiser les chances de succès, les ouvrières coordonnant leur activité et se postant aux endroits les plus propices pour capturer des proies bien plus grosses qu'elles.

Les *Azteca lanuginosa* du Brésil, qui chassent ainsi par affût collectif et écartèlement des proies, viennent à bout des plus grandes d'entre elles en formant des « chaînes de traction » constituées de plusieurs ouvrières se tenant les unes aux autres et tirant conjointement dans la même direction (Morais 1994).

En Guyane Française, les *Azteca andreae* se disposent par milliers, côte à côte, espacées d'un à deux millimètres, le long de la bordure, sur la face inférieure des feuilles de leur *Cecropia* hôte. Dès qu'une proie se pose à proximité, les ouvrières les plus proches se précipitent sur la proie et la traînent

rapidement vers le bord. La proie ramenée sur la face inférieure de la feuille, y est écartelée. Les *A. andreae* capturent ainsi des proies pouvant atteindre le poids de 13350 ouvrières, en raison de l'« effet Velcro » réalisés par les griffes des ouvrières sur la microstructure duveteuse de la surface foliaire (Dejean *et al.* 2010).

Les *Allomerus decemarticulatus* qui vivent en association avec le myrmécophyte de sous-bois *Hirtella physophora* ne se contentent pas de capturer des proies sur le feuillage par écartèlement. Leurs ouvrières construisent à la surface des branches de leur arbuste support une structure qui sert de piège et qui leur permet de capturer de grandes proies. Pour construire ce piège, les *A. decemarticulatus* utilisent les trichomes de la plante qu'elles découpent et organisent pour former une galerie le long des tiges. Cette galerie est recouverte par les fourmis de matériaux divers dont les restes de proies (cuticules...) que leurs larves ne peuvent consommer. Le piège est solidifié par la croissance des filaments d'un champignon ascomycète appartenant à l'ordre des Chaetothyriales qui se nourrit de ces restes de proie et qui redistribue des nutriments à la plante. L'association est donc tripartite : myrmécophyte-fourmi-champignon (Dejean *et al.* 2005, Leroy *et al.* 2011). Une association similaire moins étudiée, impliquant le myrmécophyte *Cordia nodosa* et la fourmi *Allomerus octoarticulatus* et la construction d'un piège par cette dernière, a également été mise en évidence en Guyane Française.

En raison de la structure du milieu arboricole et de l'absence d'ailes chez les ouvrières de fourmis, toute chute peut être fortement préjudiciable aux ouvrières. Les risques de prédation et l'absence de marquages territoriaux au sol réduisent fortement la probabilité de retrouver leur colonie. Certaines fourmis arboricoles ont développé une technique de vol plané qui, en cas de chute, leur permet de regagner leur arbre d'origine avec une forte probabilité. Il s'agit d'une descente dirigée durant laquelle les fourmis utilisent essentiellement leurs pattes (avant ou arrière selon les genres) pour se diriger vers le tronc. Ce comportement s'est développé chez certaines espèces diurnes, dotées d'une bonne vision et chez lesquelles chaque individu est un investissement relativement coûteux pour la colonie (Yanoviak *et al.* 2011).

Conclusion

En raison notamment de sa géographie fort variée, l'Amérique tropicale présente une exceptionnelle biodiversité que ne démentent pas les données concernant les plantes à fleur et celles relatives aux fourmis. Suite à des millions d'années de co-évolution entre fourmis et plantes à fleurs, le continent sud-américain et l'Amérique centrale présentent des scénarios très originaux de mutualismes entre ces êtres vivants qui, pour reprendre les termes de Charles Darwin sont « *fort éloignés les uns les autres dans l'échelle de la nature* ». Les néotropiques ont toujours été et seront encore un terrain d'investigation privilégié pour ce qui concerne l'étude des relations plantes-fourmis. De nouvelles modalités de ces relations restent sans doute à y découvrir, en particulier dans certaines régions jusqu'alors peu prospectées.

Remerciements

Les auteurs remercient le Dr Jacques Delabie (CEPEC-CEPLAC, Itabuna, Brazil) pour sa relecture constructive.

Références

- Adams E.S., 1994. Territory defense by the ant *Azteca trigona*: maintenance of an arboreal ant mosaic. *Oecologia* 97:202–208.
- Báez S., Donoso D., Queenborough S., Jaramillo L., Valencia R. & Dangles O. 2016. Ant mutualism increases long-term growth and survival of a common Amazonian tree, *The American Naturalist*, 188 (5), in press.
- Beattie A.J., 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge, University Press.
- Belt T., 1874. *The naturalist in Nicaragua*, John Murray, London.
- Bentley B.L., 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:407–427.

- Benzing DH., 1970. An investigation of two bromeliad myrmecophytes: *Tillandsia butzii* Mez, *T. caput-medusae* E. Morren, and their ants. Bulletin of the Torrey Botanical Club 97: 109–115.
- Benzing D.H., 1990. *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Blüthgen N., Verhaagh M., Goitia W., Jaffé K., Morawetz W. & Barthlott W., 2000. How plant shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and hemipteran honeydew. *Oecologia* 125: 229-240.
- Blüthgen N., Stork N.E. & Fiedler K., 2004. Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos* 106:344–358
- Bonato V., Cogni R. & Venticinque E.M., 2003. Ants nesting on *Cecropia purpurascens* (Cecropiaceae) in Central Amazonia: influence of tree height, domatia volume and food bodies. *Sociobiology* 42: 719-727.
- Brady, S. G., Schultz, T. R., Fisher, B. L. & Ward, P. S. , 2006. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:18172–18177.
- Cabrera M. & Jaffé K., 1994. A trophic mutualism between the myrmecophytic Melastomataceae *Tococa guianensis* Aublet and an *Azteca* ant species. *Ecotropicos* 7 : 1-10.
- Céréghino R., Leroy C., Carrias J.-F., Pelozuelo L., Segura C., Bosc C., Dejean A. & Corbara B. 2011. Ant-plant mutualisms promote functional diversity in phytotelm communities. *Functional Ecology* 25, 954-963.
- Céréghino R., Leroy C., Dejean A. & Corbara B. 2010. Ants mediate the structure of phytotelm communities in an ant-garden bromeliad. *Ecology* 91: 1549-1556
- Chew T., De Luna E., & González D. 2010. Phylogenetic relationships of the pseudobulbous *Tillandsia* species (Bromeliaceae) inferred from cladistic analyses of ITS 2, 5.8S Ribosomal RNA Gene, and ETS Sequences. *Systematic Botany* 35(1): 86-95.
- Corbara B. 2005. *Les constructions animales*, Delachaux et Niestlé, Paris.
- Corbara B. & Dejean A. 1996. Arboreal nest building and ant-garden initiation by a ponerine ant. *Naturwissenschaften* 83: 227-230.
- Corbara B, Dejean A. & Orivel J. 1999. Les « jardins de fourmis », une association plantes-fourmis originale. *L'Année Biologique* 38: 73-89.
- Cuddington K., Byers J.E., Wilson W.G. & Hastings A. 2007. *Ecosystem engineers. Plants to Protists*, Associated Press.
- Darwin C, 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray.
- Davidson D.W., 1988. Ecological studies of neotropical ant-gardens. *Ecology* 69 :1138-1152.
- Davidson, D. W. 1997. The role of resource imbalance in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:153-181.
- Davidson, D.W. & Patrell-Kim L. 1996. Tropical arboreal ants: why so abundant ? in: A.C. Gibson (Ed.) *Neotropical Biodiversity and Conservation*. Los Angeles: Mildred E. Mathias Botanical Garden, University of California, 127-140.
- Davidson D.W., Cook S.C., Snelling R.R. & Chua T.H., 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300:969–972.
- Dejean A., Corbara B., Fernandez F. & Delabie J.H.C., 2003. Mosaicos de hormigas arboreas en bosques y plantaciones tropicales. In : *Introduccion a las hormigas de la region Neotropical*. F. Fernandez (Ed.), Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, (Colombia), 149-158.
- Dejean A., Corbara B., Leponce M. & Orivel J., 2007. Ants of rainforest canopies : the implications of territoriality and predatory behavior. *Functional Ecosystems and Communities* 2: 105-120.
- Dejean A., Corbara B., Leroy C., Roux O., Céréghino R., Orivel J. & Boulay R., 2010. Arboreal ants use the “Velcro® principle” to capture very large prey. *PloS ONE* 5:e11331.
- Dejean A., Corbara B., Leroy C., Delabie J.H.C., Rossi V. & Céréghino R., 2011. Inherited biotic protection in a Neotropical pioneer plant. *PLoS ONE* 6: e18071.
- Dejean A., Olmsted I. & Snelling R.R. 1995. Tree-epiphyte-ant relationships in low inundated forest of Sian Ka'an biosphere reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica* 27: 57-70.
- Dejean A., Solano P., Ayroles J., Corbara B. & Orivel J. 2005. Arboreal ants build traps to capture prey. *Nature* 434, p. 973.

- Delabie J.H.C. 1990. The ant problems of cocoa farms in Brazil, In : Applied Myrmecology: A World Perspective. R. K. Vander Meer, K. Jaffe and A. Cedeño (Ed.), Westview Press, Boulder (CO) USA, 555-569.
- Majer J.D., Delabie J.H.C. & Smith M.R.B. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms, *Biotropica* 1994, 26(1): 73-83.
- Delabie J.H.C. 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neotropical Entomology* 30(4): 501-516
- Delabie J.H.C., Ospina M. & Zabala G. 2003. Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. In : Introducción a las hormigas de la región Neotropical. F. Fernandez (Ed.), Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, 167-180.
- Dézerald O., Céréghino R., Corbara B., Dejean A. & Leroy C. 2015. Temperature : diet interactions affect survival through foraging behavior in a bromeliad-dwelling predator. *Biotropica* 47(5): 569-578.
- Dicke M. & Baldwin I.T. (2010). The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the 'cry for help'. *Trends in Plant Sciences* 15: 167–175.
- Feitosa R.M., Lacau S., Da Rocha W.D., Oliveira A.R. & Delabie J.H.C. 2012. A giant new arboreal species of the ant genus *Anochetus* from Brazil (Formicidae, Ponerinae). *Annales de la Société Entomologique de France* 48(3-4): 253-259.
- Fowler H. G. 1993. Herbivory and assemblage structure of myrmecophytous understory plants and their associated ants in the central Amazon. *Insectes Sociaux* 40:137-145.
- Frederickson M.E. & Gordon D.M.. 2007. The devil to pay: a cost of mutualism with *Myrmelachista schumanni* ants in "devil's gardens" is increased herbivory on *Duroia hirsuta* trees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:1117–1123.
- Givnish T.J., Burkhardt E.L., Happel R.E. & Weintraub J.D., 1984. Carnivory in the bromeliad *Brocchinia reducta*, with a cost/benefit model for the general restriction of carnivorous plants to sunny, moist, nutrient poor habitats. *American Naturalist* 124 : 479-497.
- Hansell M., 2005. *Animal architecture*, Oxford University Press, Oxford UK.
- Heil M., Rattke J. & Boland W., 2005. Postsecretory hydrolysis of nectar sucrose and specialization in ant/plant mutualism. *Science* 308: 560–563.
- Heil M., Gonzalez-Teuber M., Clement L.W., Kautz S., Verhaagh M. & Bueno J.C.S., 2009. Divergent investment strategies of *Acacia* myrmecophytes and the coexistence of mutualists and exploiters. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 106: 18091–18096
- Hénaut Y., Corbara B., Pélozuelo L., Azémar F., Céréghino R. & Dejean A., 2014. A tank bromeliad favors spider presence in a neotropical inundated forest. *PloS One* 9(12): e114592.
- Herrera C.M. & Pellmyr O., 2002. *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. Blackwell, Oxford UK.
- Hölldobler B. & Wilson E.O., 1990. *The ants*. Springer-Verlag.
- Hölldobler B. & Wilson E.O., 1994. *Journey to the ants*. Belknap Press of the Harvard University Press, Cambridge, USA.
- Hölldobler B. & Wilson E.O., 2009. *The superorganism: The beauty, elegance and strangeness of insect societies*. W.W. Norton & Cie.
- Hölldobler B. & Wilson E.O., 2011. *The leafcutter ants: civilization by instinct*. W.W. Norton & Cie.
- Hood W.G. & Tschinkel W.R., 1990. Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. *Physiological Entomology* 15: 23–25.
- Hull D.A. & Beattie A.J., 1988. Adverse effects on pollen exposed to *Atta texana* and other North American ants : implication for ant pollination. *Oecologia* 75 :153-155.
- Janzen D.H., 1967. Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *University of Kansas Science Bulletin* 47: 315–558.
- Janzen DH, 1973. Dissolution of mutualism between *Cecropia* and its *Azteca* ants. *Biotropica* 5(1):15-28.
- Jolivet P., 1996. *Ants and plants: an example of coevolution*. Leiden, the Netherlands: Backhuys.
- Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373–386.
- Leroy C., Carrias J.-F., Corbara B., Pélozuelo L., Dézerald O., Brouard O., Dejean A. & Céréghino R., 2013. Mutualistic ants contribute to tank-bromeliad nutrition. *Annals of Botany* 112: 919-926.
- Leroy C., Corbara B., Dejean A. y Céréghino R., 2009a. Ants mediate foliar structure and nitrogen acquisition in a tank-bromeliad. *New Phytologist* 183: 1124-1133.

- Leroy C., Corbara B., Dejean A. & Céréghino R., 2009b. Potential sources of nitrogen in an ant-garden tank-bromeliad. *Plant Signaling and Behavior* 4: 868-870.
- Leroy C., Corbara B., Pélozuelo L., Carrias J.-F., Dejean A. & Céréghino R., 2012. Ant species identity mediates reproductive traits and allocation in an ant-garden bromeliad. *Annals of Botany* 109: 145-152.
- Leroy C., Carrias J.-F., Corbara B., Pélozuelo L., Dézerald O., Dejean A., Brouard O., & Céréghino R., 2013. Mutualistic ants contribute to tank-bromeliad nutrition. *Annals of Botany*, 112: 919-926.
- Leroy C., Sejalon-Delmas N., Jauneau A., Ruiz-Gonzalez M.-X., Gryta H., Jargeat P., Corbara B., Dejean A. & Orivel J. 2011. Trophic mediation by a fungus in a tripartite ant-plant mutualism. *Journal of Ecology* 99: 583-590.
- Levey D.J. y Barnes M.M., 1993. Complex ant-plant interactions : rainforest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74 : 1802-1812.
- Mackay W.P. & Mackay E.E., 2010. The systematics and biology of the New World ants of the genus *Pachycondyla* (Hymenoptera : Formicidae). The Edwin Mellen Press.
- Majer J.D., Delabie J.H.C. & Smith M.R.B. 1994. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms, *Biotropica* 26(1): 73-83.
- McKey D., Rostain S., Iriarte J., Glaser B., Birk J.J. & Holst. I. 2010. Pre-Columbian agricultural landscapes, ecosystem engineers, and self-organized patchiness in Amazonia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 107: 7823-7828.
- McPherson S., 2007. Pitcher plants of the Americas. The McDonald & Woodward Publishing Company.
- Medel R., Aizen M.A. y Zamora R. (eds), 2009. *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, 399 p.
- Menezes C., Vollet-Neto A., Marsaioli A.J., Zampieri D., Cardoso Fontoura I., Ducati Luchessi A. & Imperatriz-Fonseca V.L. 2015. A Brazilian social bee must cultivate fungus to survive. *Current Biology* 25: 1-5.
- Morais H.C., 1994. Coordinated group ambush. A new predatory behavior in *Azteca* ants (Dolichoderinae). *Insectes Sociaux* 41 : 339-342.
- Morawetz W., Henzl M. & Wallnofer B, 1992. Tree killing by herbicide producing ants for the establishment of pure *Tococa occidentalis* populations in the Peruvian Amazon. *Biodiversity and Conservation* 1: 19-33.
- Moreau C.S., Bell C.D., Vila R., Archibald S.B. & Pierce N.E., 2006. Phylogeny of the ants diversification in the age of Angiosperms. *Science* 312: 101-104.
- Müller F., 1876. Über das Haarkissen am Blattstiel der Imbauba (*Cecropia*), das Gemüsebeet der Imbauba-Ameise. *Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft* 10: 281-286.
- Oliveira, P. S. & M. R. Pie. 1998. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 27(2): 161-176.
- Oliveira, P. S., A. F. da Silva & A. B. Martins. 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia* 74, 228-230.
- Orivel J. & Leroy C., 2011. The diversity and ecology of ant gardens (Hymenoptera: Formicidae; Spermatophyta: Angiospermae). *Myrmecological News* 14: 73-85.
- Orivel J. & Dejean A., 2001. Comparative effect of the venoms of ants of the genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Ponerinae). *Toxicon* 39: 195-201.
- Orivel, J., Dejean, A. & Errard, C. 1998. Active role of two ponerine ants in the elaboration of ant gardens. *Biotropica* 30: 487-491.
- Orona-Tamayo D. & Heil M., 2013. Stabilizing mutualisms threatened by exploiters: new insights from ant-plant research. *Biotropica* 45: 654-665.
- Perfecto I. y Vandermeer J., 1993. Distribution and turnover rate of a population of *Atta cephalotes* in a tropical rain forest in Costa Rica. *Biotropica* 25: 316-321.
- Renner S.S. & Ricklefs R.E, 1998. Herbicidal activity of domatia-inhabiting ants in patches of *Tococa guianensis* and *Clidemia heterophylla*. *Biotropica* 30: 324-327.
- Rickson, F. R., 1971. Glycogen plastids in Müllerian body cells of *Cecropia peltata* - a higher green plant. *Science* 173:344-347.
- Rickson, F. R., 1977. Progressive loss of ant-related traits of *Cecropia peltata* on selected Caribbean islands. *American Journal of Botany* 64(5):585-592.
- Rico-Gray V., 1989a. The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowlands. *Biological Journal of the Linnean Society* 38: 173-181.

- Rico-Gray V., 1989b. Effects of different ant species on the reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae). *Oecologia* 81 : 487-489.
- Rico-Gray V., Berber J.T., Thien L.B., Ellgaard E.G. & Toney J.J., 1989. An unusual animal-plant interaction : Feeding of *Schomburgkia tibicinis* by ants. *American Journal of Botany* 76 : 603-608.
- Rico-Gray V. & Oliveira P., 2007. The ecology and evolution of ant-plant interactions. Chicago: The University of Chicago Press. 331 p.
- Risch J. & Rickson F.R., 1981. Mutualism in which ants must be present before plants produce food bodies. *Nature* 291(5811):149-150.
- Salas-Lopez A., Talaga S. & Lalagüe H. 2016. The discovery of devil's gardens: an ant-plant mutualism in the cloud forests of the Eastern Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 32 : 264 – 268.
- Seidel J.L., Epstein W.W. & Davidson D.W., 1990. Neotropical ant gardens I. Chemical constituents. *Journal of Chemical Ecology* 16: 1791-1816.
- Solano P.J. & Dejean A., 2004. Ant-fed plants: comparison between three geophytic myrmecophytes. *Biological Journal of the Linnean Society* 83:433-43
- Ule E., 1901. Ameisengarten im Amazonasgebiet, Beiblatt zu den Botanischen Jahrbuchern 30 : 45-51.
- Van Valen L., 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1 : 1-30.
- Ward P.S., Brady S.G., Fisher B.L. & Schultz T.R., 2015. The evolution of Myrmicine ants : phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera : Formicidae). *Systematic Entomology* 40 : 61-81.
- Wheeler W.M., 1921. A new case of parabiosis and the 'ant gardens' of British Guiana, *Ecology* 2 : 89-103.
- Wilson E.O. & Hölldobler B., 2005. The rise of ants : a phylogenetic and ecological explanation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 102: 7411-7414.
- Yanoviak S.P., Munk Y. & Dudley R., 2011. Evolution and ecology of directed aerial descent in arboreal ants. *Integrative and Comparative Biology* 51: 944–956.
- Youngsteadt E., Alvarez Baca J., Osborne J. & Schal C., 2009. Species-specific seed dispersal in an obligate ant-plant mutualism. *Plos One* 4: e4335.

English Summary

Ant-plant relationships in the Neotropics

Ants (Formicidae) and flowering plants (Angiospermae) which both highly diversified during the Cretaceous, are jointly involved in a great number of interactions among which original mutualisms. As autogenic ecosystem engineers, plants provide a diversity of habitats to ants which, as allogenic ecosystem engineers are able to modify soil properties which in turn affect plants. However, the most remarkable positive or negative interactions between plants and ants are those they have established directly as well as indirectly (*i.e.* through other living beings). These interactions are for a great part the results of co-evolutionary processes linked to the «functional ecological complementarities» existing between sessile and autotrophic organisms (the plants) and mobile and heterotrophic ones (the animals). Moreover, the superorganismic dimension of the ants societies have led to totally original co-evolutionary scenarios without any known equivalent within non-social insects. Ants may feed on plants directly (*e.g.* on fruits) as well as indirectly (*e.g.* on leaves via the association with fungi ; on sap via honeydew excreted by hemipterans). Indirect trophic interactions have led to original behaviours associated with fungus cultivation in Attini or to trophobiosis in numerous ant species. Arboricolous ants not only feed on honeydew but also on different nectars secreted by extra-floral nectaries that witness a non-specific diffuse ant-plant co-evolution ; thus the ants have gained access to an important sources of glucidic energy and in turn the plants have benefited a protection against herbivores from patrolling ants. When it comes to nitrogen needs, trophic interactions between plants and ants are sometimes « reversed», in some carnivorous plants or when ants provide the plants with detritus (myrmecotrophy). Moreover, some co-evolutionary scenarii have resulted in specific « ant plants » (myrmecophytes)-« plant ants » interactions. In such associations, plant ants are sheltered in preformed vegetal structures (domatias) that characterize myrmecophytes, the latter providing the ants with extra-floral nectar and sometimes food bodies. The ant plants generally gain a high level of protection from their resident ants and sometimes benefits myrmecotrophy. As sessile organisms plants may rely on ants for their protection against herbivores, an other evolutionary consequence of plant immobility being they often rely on external vectors for the dispersion of their pollen grains and seeds. Ants are seldom pollinators (myrmecogamy) ; on the contrary, many species of ants are excellent seed dispersers (myrmecochory). In the latter case, the co-evolution between ants and plants sometimes resulted in the presence of specialized structures (elaiosomes) on the seeds, aiming at attracting ants. A limited number of arboricolous ant species specifically attracted by the seeds of a few epiphytic plants sew them in the walls of their arboricolous nests therefore initiating ant-gardens. The co-evolution between ants and plants not only modified the anatomy and physiology (*e.g.* domatias, absorbing trichomes, extra-floral nectaries, food bodies) of plants but also the morphology (*e.g.* legs, cuticle), physiology (venoms) and the behaviour (predation techniques, gliding flight) of arboricolous ants.