

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

MUTUALISME FOURMIS PUCERONS  
ET GUILDE APHIDIPHAGE ASSOCIÉE :  
LE CAS DE LA PRÉDATION FURTIVE.

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

BENOIT GUÉNARD

JANVIER 2007

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## REMERCIEMENTS

Au cours de ces deux années d'études, j'ai reçu le soutien et l'aide de nombreuses personnes sans qui ce travail aurait été beaucoup plus pénible, pour ne pas dire impossible. Afin de souligner la reconnaissance que j'ai pour eux, je tiens donc à les remercier ici personnellement et chaleureusement.

En premier lieu, je souhaiterais remercier mon directeur, Éric Lucas, pour m'avoir permis de mener à bien ce projet et pour avoir toléré, parfois avec humour l'envahissement spatial de mes sujets d'expérience. Je souhaite le remercier également pour la confiance et la liberté qu'il m'a accordé pour définir et réaliser cette étude, malgré les nombreuses exigences de mes pensionnaires. Finalement, merci pour l'écoute et les nombreux conseils que j'ai pu trouver auprès de lui autant dans nos discussions biologiques, philosophiques ou encore géographiques (spécialement sur la Bretagne !).

Je souhaite remercier mon co-directeur, André Francoeur, pour l'accueil qu'il a su me faire dans son laboratoire de Chicoutimi et les connaissances qu'il a partagé sur notre passion commune. Cette rencontre, bien que trop courte à mon goût, m'a permis de découvrir cette discipline essentielle, mais trop souvent négligée par les approches de la biologie moderne, qu'est la taxonomie.

Merci également aux réviseurs de mon proposé de recherche : Jacques Brodeur et Denis Réale pour les corrections de mon travail et les conseils qu'ils m'ont donnés. Par avance, je tiens à remercier les examinateurs de mon mémoire : Tim Work et Emma Despland pour le temps et les conseils qu'ils vont apporter à mon travail final. Merci également à Conrad Cloutier pour son aide dans l'identification des pucerons récoltés sur le terrain. Une étude nécessite également un financement qui a été apporté ici par les bourses du CRSNG découverte.

La partie terrain de cette étude n'aurait pas été possible sans le soutien de l'équipe de l'IRDA de St-Bruno. Merci à Daniel Cormier, Josselin, Jacques et Franz.

L'intérêt des études graduées ne se limite pas aux connaissances acquises sur son propre sujet, mais aussi aux rencontres et discussions que l'on a avec les autres étudiants, professeurs et groupes de recherche. J'ai eu la chance d'évoluer dans un laboratoire très dynamique et je souhaite remercier tous ses membres.

Comme toujours, certaines personnes vous touchent plus que d'autres et je souhaiterais leur rendre hommage. Pour toutes les discussions, les rires et les visions que nous partageons, merci à Julien, Kim, Simon, Guillaume, Julie, Amandine et à Christophe. Merci à mes amis du labo avec qui j'ai partagé tant de discussions, rires et parfois quelques verres. À Sam, Claudio, Nathalie, Annabelle et Franz. Merci. Je souhaite de tout cœur qu'on se retrouvera, je ne sais dans quel pays...

Il est également important de savoir qu'on a le soutien de ces proches, et j'ai toujours eu la chance d'avoir cette certitude. Je tiens donc à remercier mon frère Jérôme, sa femme Stéphanie et ma petite nièce Loreena. Je tiens à souligner la compréhension et le courage de mon père pour son soutien indéfectible malgré le fait de voir ses enfants si loin. Merci.

Enfin, à celle qui a partagé ma vie et ce travail pendant ces deux années et à qui je dois plus que quiconque l'aboutissement de ce travail. À Marie Pierre, merci.

## AVANT PROPOS

Ce mémoire comprend une introduction, trois chapitres rédigés sous forme d'article et une conclusion générale en français. Je suis le premier auteur des trois articles qui seront par la suite traduits en anglais puis soumis pour publication à des revues scientifiques. Mon directeur Éric Lucas et mon co-directeur André Francoeur, en seront deuxième et troisième auteurs, respectivement. J'ai préparé puis réalisé les études de terrain ainsi que les expériences de laboratoire. Je me suis également occupé de l'installation et du maintien de plusieurs élevages nécessaires à mes expériences. Par la suite, je me suis occupé du classement des données, puis de leurs analyses statistiques. Enfin, j'ai rédigé les trois articles présentés ici avec l'aide des corrections de mon directeur Éric Lucas. L'identification des fourmis a été réalisée par André Francoeur et celle des pucerons par Conrad Cloutier, ce qui explique sa présence comme quatrième auteur sur l'article du chapitre 2. Dans un souci de clarté, un glossaire comprenant quelques termes récurrent au sein de ce travail a été incorporé au point 6 de l'introduction.

## TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
RÉSUMÉ .....	ix
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
1) LE MUTUALISME .....	1
2) LES FOURMIS COMME MODÈLE D'ÉTUDE DU MUTUALISME .....	6
3) L'IMPACT DU MUTUALISME SUR LES ORGANISMES « NON MUTUALISTES ».....	13
4) BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES .....	21
5) OBJECTIFS DE CETTE ÉTUDE .....	26
6) GLOSSAIRE .....	28
CHAPITRE 1: LE MUTUALISME FOURMIS-PUCERONS, QUELS FACTEURS DÉTERMINENT LE NIVEAU D'ENTRETIEN DES FOURMIS EN MILIEU NATUREL?.....	30
CHAPITRE 2: IMPACT DU MUTUALISME FOURMIS PUCERONS SUR LA GUILDE APHIDIPHAGES EN MILIEU NATUREL .....	51
CHAPITRE 3: LA PRÉDATION FURTIVE, UNE STRATÉGIE EFFICACE POUR EXPLOITER LES COLONIES DE PUCERONS ENTRETENUES PAR LES FOURMIS? .....	80
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	109
BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE .....	115

## LISTE DES FIGURES

### Chapitre 1

Figure 1.1 Nombre moyen de pucerons par colonie en fonction des espèces étudiées .....	48
Figure 1.2 Nombre moyen de pucerons par fourmi en fonction des espèces de pucerons étudiées.....	48

### Chapitre 2

Figure 2.1a Fréquence relative des différents assemblages d'ennemis naturels en fonction de la plante étudiée.....	74
Figure 2.1b Abondance relative des différents assemblages d'ennemis naturels en fonction de la plante étudiée.....	74
Figure 2.2a Nombre de prédateurs furtifs en fonction du ratio pucerons par fourmi sur chardon.....	75
Figure 2.2b Nombre de prédateurs furtifs en fonction du ratio pucerons par fourmi sur pommier.....	75
Figure 2.3 Pourcentage de sites d'asclépiade retrouvés avec ennemis naturels en fonction de la présence de fourmis.....	75
Figure 2.4a Fréquence relative des différents assemblages d'ennemis naturels en fonction de la présence des fourmis.....	76
Figure 2.4b Abondance relative des différents assemblages d'ennemis naturels en fonction de la présence des fourmis.....	76

### Chapitre 3

Figure 3.1 Pourcentage de persistance des différents prédateurs avec fourmis. (A) Larve d' <i>A. aphidimyza</i> et deuxième stade larvaire d' <i>H. axyridis</i> . B) Larve d' <i>A. aphidimyza</i> et quatrième stade larvaire d' <i>H. axyridis</i> .....	102
---	-----

Figure 3.2 Première disparition entre (A) les larves d' <i>A. aphidimyza</i> (prédateur furtif) et deuxième stade larvaire d' <i>H. axyridis</i> (prédateur actif), (B) Larves d' <i>A. aphidimyza</i> (prédateur furtif) et quatrième stade larvaire d' <i>H. axyridis</i> (prédateur actif).....	103
Figure 3.3 Pourcentage de persistance à travers le temps des quatrièmes stades larvaires mobiles et immobiles d' <i>H. axyridis</i> .....	104
Figure 3.4 Première disparition entre les quatrièmes stades larvaires mobiles et immobiles d' <i>H. axyridis</i> .....	104
Figure 3.5 Nombre d'attaques et de palpations des fourmis sur les quatrièmes stades larvaires mobiles et immobiles d' <i>H. axyridis</i> .....	105
Figure 3.6 Pourcentage des différents comportements observés des fourmis envers les quatrièmes stades larvaires mobiles et immobiles d' <i>H. axyridis</i> .....	106

## LISTE DES TABLEAUX

### Chapitre 1

Tableau 1.1 Espèces, plantes hôtes, nombre de sites et périodes de présence des différents pucerons étudiés.....	46
Tableau 1.2 Effet du nombre de pucerons sur l'indice d'entretien des fourmis.....	46
Tableau 1.3 Effet de la date sur le nombre de fourmis retrouvées au sein des colonies des différentes espèces de pucerons étudiées.....	46
Tableau 1.4 Effet de la distance sur le nombre de fourmis retrouvées au sein des colonies des différentes espèces de pucerons étudiées.....	47
Tableau 1.5 Tableau de régression multiple sur différentes variables influençant le nombre de fourmis que l'on retrouve au sein des colonies de pucerons.....	47

### Chapitre 2

Tableau 2.1 Répartition des colonies de pucerons entretenues par des fourmis en fonction de l'hôte et de leur période de présence .....	71
Tableau 2.2 Ensemble des colonies de pucerons étudiées avec plante hôte associée, date et présence ou non de fourmis.....	72
Tableau 2.3 Richesse et proportion de l'abondance relative des différents ennemis naturels retrouvés au sein de colonies de pucerons avec et sans fourmis .....	73

### Chapitre 3

Tableau 3.1 Pourcentage de persistance des différents prédateurs en relation avec le temps et la présence des fourmis.....	101
--	-----

## RÉSUMÉ

Le mutualisme est une relation ubiquiste qui est étudiée sérieusement par les écologistes depuis les années 70. Les fourmis, de part leur rôle écologique au sein des écosystèmes, ont développé des relations de mutualisme avec de nombreux organismes et fournissent donc un modèle intéressant pour l'étude de cette interaction. La relation développée avec des herbivores de l'ordre des Homoptères et plus particulièrement les pucerons a été bien étudiée. Divers bénéfices pour les pucerons ont ainsi été mis en évidence, et il semble que la protection contre les ennemis naturels soit le bénéfice majeur retiré de cette association. Cependant, quelques ennemis naturels, surtout parmi les parasitoïdes, ont été identifiés comme étant capables d'exploiter les colonies de pucerons malgré la présence de fourmis par des mécanismes physiologiques, morphologiques ou comportementaux.

Cette étude se divise en trois sections. Le premier chapitre explore les facteurs qui influencent le nombre de fourmis que l'on retrouve au sein des colonies de pucerons. Le nombre de pucerons est alors le principal facteur déterminant le nombre de fourmis que l'on rencontre sur les colonies de pucerons. La date, souvent reliée au nombre de pucerons, influence également le nombre de fourmis. Ce chapitre montre aussi qu'il existe une hiérarchie dans l'entretien des différentes espèces de pucerons rencontrées. Le second chapitre étudie la composition de la guildes aphidiphage que l'on retrouve sur les colonies de pucerons en présence de fourmis. L'ensemble de ces ennemis naturels est divisé en trois guildes distinctes en fonction de leur comportement de prédation : les prédateurs actifs qui déclenchent des réactions défensives chez leurs proies et dont les mouvements sont rapides, les prédateurs furtifs qui ne déclenchent pas de réaction défensive chez leur proie et dont les mouvements sont réduits, et enfin les parasitoïdes qui pondent sur ou dans leur proie. Nous avons alors postulé que les prédateurs furtifs et les parasitoïdes seront dominants au sein des colonies entretenues. Les prédateurs actifs sont alors les plus affectés quels que soit le système plante-pucerons étudié. À l'inverse, les prédateurs furtifs sont dominants au sein de ces communautés sur le chardon et le pommier. Les parasitoïdes sont eux dominants sur asclépiade. L'exclusion des prédateurs actifs par les fourmis semble alors privilégier les ennemis naturels plus vulnérables comme les prédateurs furtifs ou les parasitoïdes. Le troisième chapitre étudie la capacité d'un prédateur furtif, *Aphidoletes aphidimyza*, à se maintenir au sein de colonies de pucerons entretenues par les fourmis, ainsi que l'impact du mouvement sur ce maintien. La présence de fourmis n'affecte pas le maintien du prédateur furtif contrairement au prédateur actif, *Harmonia axyridis*. La comparaison entre les larves mobiles et immobiles du prédateur actif montre alors que le mouvement semble affecter l'agressivité des fourmis envers les ennemis naturels.

Cette étude explore donc diverses facettes de la relation de mutualisme fourmis-pucerons, ainsi que l'impact de cette interaction sur les ennemis naturels associés aux pucerons. Plusieurs questions évolutives, qui nécessiteront des études complémentaires pour y répondre, sont alors soulevées par ces résultats.

Mots-clés : mutualisme, trade off coûts-bénéfices, comportement de prédation, guildes aphidiphage, prédation furtive, mouvements, zone libre d'ennemi.

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les interactions intraspécifiques ou interspécifiques entre les organismes que sont la prédation, la compétition et le commensalisme ont depuis toujours suscité l'intérêt des biologistes (Boucher *et al.* 1982). En revanche, bien que les relations de mutualisme soit connue dès le 19<sup>ème</sup> siècle, leur étude approfondie a été laissée de côté pendant une bonne partie du 20<sup>ème</sup> siècle essentiellement pour des raisons idéologiques (Boucher *et al.* 1982). Il faut donc attendre les années 70 pour que les écologistes se penchent sur le mutualisme. Au cours des trente dernières années, le mutualisme est alors apparu comme une interaction forte et ubiquiste au sein des différents écosystèmes, supposant même que toutes les espèces sur la planète sont impliquées dans au moins une relation de mutualisme, et souvent même plusieurs (Bronstein 2001). Cette interaction participe donc pleinement à la distribution, les comportements et l'évolution des organismes impliqués (Bergstrom *et al.* 2003, Bronstein *et al.* 2004), mais affecte également les organismes qui interagissent avec les partenaires de ce mutualisme (Messina 1981, Bronstein 2001).

### 1) Le mutualisme

#### a. Définition, évolution et importance au sein des écosystèmes.

Le **mutualisme** est défini comme une interaction entre espèces qui se révèle être bénéfique pour les deux partenaires (Boucher *et al.* 1982). Cela va d'une interaction diffuse et indirecte à des relations hautement imbriquées en passant par des associations de coévolution (non obligatoire) entre les organismes. Le mutualisme est souvent un échange de biens et de services et se traduit typiquement par l'acquisition de nouvelles capacités par au moins l'un des partenaires (Herre *et al.* 1999, Bronstein *et al.* 2004). Des études théoriques suggèrent que le mutualisme est restreint à des situations où le coût de maintien de ce système est faible pour chacun des participants et où les bénéfices sont relativement importants (Bristow 1991b).

Évolutivement, plusieurs théories se basant sur différents modèles essayent d'expliquer l'évolution et le maintien du mutualisme dans les écosystèmes. Les principaux modèles utilisés sont ceux du dilemme du prisonnier, de dynamique des populations, des marchés biologiques (« biological market »), d'évolution de la virulence (Hoeksema et Bruna 2000), du Roi Rouge (« Red King effect ») (Bergstrom et Lachmann 2003). Je ne rentrerai pas en détail pour chacun de ces modèles qui ont tous leurs atouts et leurs limites et qui sont du domaine de la biologie évolutive. Cependant, pour la majorité de ses modèles, l'approche économique entre **les coûts** et **les bénéfices** perçus par chacun des partenaires sont à l'origine du maintien du mutualisme entre les différents protagonistes. Il est alors intéressant de remarquer que le glissement du mutualisme vers une autre forme d'interaction, qu'elle soit antagoniste comme dans le cas du parasitisme ou « neutre » comme dans le cas du commensalisme, peut s'effectuer sur des échelles de temps qui ne sont pas forcément très longues, mais dépendent de facteurs externes. Ainsi, une modification des conditions biotiques ou abiotiques permet le passage pour un organisme d'une interaction de mutualisme avec un partenaire à une relation de parasitisme avec ce même partenaire (Hoeksema et Bruna 2000). Cette dualité potentielle peut d'ailleurs s'observer chez les mycorhizes qui sont tantôt des partenaires de mutualisme avec les plantes, tantôt des parasites en fonction des conditions du milieu (Johnson *et al.* 1997, Bidartondo 2005). Le positionnement d'un partenaire potentiel le long d'un **continuum parasitisme – mutualisme** est alors le résultat d'une balance dans les échanges (Hoeksema et Bruna 2000). Selon Bergstrom et collaborateurs (2003), afin de déterminer l'ensemble des échanges entre les partenaires, il s'agit de définir quatre points importants. (i) L'importance du bénéfice perçu par l'un des partenaires de sa participation et qui peut, selon les cas, fluctuer du presque nul à l'extrême inverse où tout son « fitness » est déterminé par le mutualisme (dans le cas de mutualisme obligatoire). (ii) L'importance de l'investissement pour chaque partenaire qui peut alors varier de presque nul à très important; l'investissement pouvant être fixe ou variable au cours du temps. Il peut également être très différents pour chacun des

partenaires, les différentes espèces mutualistes variant alors dans la qualité des services bénéfiques qu'elle fournit à l'autre, on parle alors d'asymétrie de l'investissement; ou alors l'investissement peut être similaire pour les deux partenaires, on parle alors d'investissement symétrique. Il faut toutefois noter que la plupart des mutualismes sont asymétriques (Hoecksema et Bruna 2000). (iii) Le coût de la défection, il s'agit des conséquences pour un partenaire de la défection du second, celle-ci peut alors être de négligeable à fatale. (iv) Le potentiel de la sanction, certaines espèces sont capables d'imposer un coût substantiel à leur partenaire (ex : prédation du partenaire), d'autres par contre ont peu d'occasion d'influencer négativement l'association. Ce dernier point considéré dans le modèle des marchés biologiques, suppose plusieurs rencontres entre les partenaires.

Les variations dans les coûts et bénéfices perçus peuvent apparaître sur de faibles échelles temporelles à cause de facteurs comme (1) la présence ou l'abondance d'un troisième protagoniste influençant l'un ou les deux partenaires, (2) la variation de la densité des hôtes disponibles, (3) la variation dans la disponibilité des ressources, et (4) la modification des conditions abiotiques (Herre *et al.* 1999). Les bénéfices, comme les coûts, peuvent être définis au niveau de l'individu en terme de valeur adaptative pour l'organisme ou au niveau de la population grâce à l'utilisation de modèles tels que les équations de Lotka-Volterra (Boucher *et al.* 1982).

Le mutualisme est une interaction que l'on retrouve dans l'ensemble des écosystèmes terrestres et marins et chez tous les règnes d'organismes. En ce sens, on peut parler d'ubiquité géographique et évolutive du mutualisme (Boucher *et al.* 1982, Hoecksema et Bruna 2000, Bergstrom *et al.* 2003). Cependant, il est intéressant de noter que la fréquence de rencontre au sein d'associations communes est très différente en fonction de l'écosystème considéré. Ainsi la pollinisation entre plantes et animaux, très fréquente au sein des écosystèmes tropicaux, l'est beaucoup moins dans les zones tempérées où beaucoup de plantes assurent leur pollinisation par le vent. De la même manière, les plantes myrmécophytes, c'est-à-dire abritant des

colonies de fourmis, sont presque toutes exclusivement retrouvées au niveau des zones tropicales. Cependant, quelque soit le patron de distribution considéré, il ne fait aucun doute que le mutualisme s'avère comme l'une des interactions écologiques importantes dans **l'organisation des communautés** et la **diversité** de nombreux taxa (Boucher *et al.* 1982).

b. Les formes de mutualisme.

Les formes de mutualismes rencontrés peuvent être très diverses et plusieurs distinctions apparaissent nécessaires. Premièrement, il s'agit de différencier le mutualisme direct dans lequel les organismes interagissent physiquement et le mutualisme indirect où les deux organismes bénéficient de la présence de l'autre sans qu'il n'y ait de contact direct entre les organismes (Boucher *et al.* 1982). Le mutualisme peut également être symétrique ou asymétrique, comme nous l'avons vu précédemment, en terme de bénéfices reçus ou d'investissement des différents partenaires (Hoecksema et Bruna 2000, Bergstrom *et al.* 2003). Le nombre d'espèces impliquées peut être plus ou moins important en fonction des espèces auxquelles on s'intéresse. Lorsque deux espèces sont impliquées, on parle alors de monophylie ; c'est le cas pour les *Cecropia* qui sont protégés par une espèce de fourmis du genre *Azteca* en échange de nourriture et d'un logis. On parle d'oligophylie, lorsque le nombre d'espèces impliquées est compris entre trois et cinq. Et enfin de polyphylie lorsque le nombre d'espèces impliquées est supérieur à 5 (Boucher *et al.* 1982).

Si l'on considère les différents bénéfices ou services dispensés au sein de cette interaction, il convient alors de différencier quelques formes différentes (Boucher *et al.* 1982, Bergstrom *et al.* 2003).

- **Le transport, la dispersion des graines et la pollinisation.**  
De manière générale, il s'agit d'un échange de nourriture qui est fournit contre un transport des individus ou des gamètes. Citons, comme exemples, le cas de la fourmi *Lasius flavus* transportant certains pucerons radicales sur des sites plus

riches en ressources (Way 1963), les dispersions de graines par les fourmis (myrmécochorie) (Beattie 1985), ou la dispersion de gamètes (le pollen) par les abeilles.

- **La protection.** L'un des partenaires fournit en échange de nourriture une protection contre un organisme antagoniste du second (prédateur ou compétiteur), ou contre des conditions environnementales défavorables (ex : lichen).
- **La nutrition et le nettoyage.** L'un des partenaire fournit de la nourriture en échange de nourriture (cas des mycorhizes ou des bactéries symbiotiques), la nourriture reçue est alors différente de celle fournie; de protection (cas de nombreuses espèces de plantes ou d'insectes envers les fourmis), de nettoyage (cas de certains poissons entre eux, ou d'oiseaux envers des grands mammifères).
- **Le partage d'informations.** Des agrégations interspécifiques bénéficient aux diverses espèces présentes par une vigilance ou une défense commune et partagée (Bergstrom *et al.* 2003).

Bien sûr, cette liste n'est pas exhaustive et les formes de mutualismes étant très diverses, d'autres pourraient y être incorporées.

Enfin, les différents partenaires peuvent être plus ou moins dépendants de la relation qui les attache aux autres. Certaines espèces seront donc incapables de se développer ou de survivre pendant une partie ou l'intégralité de leur cycle de vie. Dans ce cas, on parle de **mutualisme obligatoire**. Le terme symbiose souvent employé pour définir ce genre de relation mérite cependant de ne pas être restreint au seul cas du mutualisme, mais à l'ensemble des relations où il existe une dépendance d'un organisme pour un autre, ce qui inclut de fait le parasitisme et correspond alors très bien au continuum mutualisme–parasitisme dont nous avons parlé précédemment (Bronstein *et al.* 2004). Le mutualisme obligatoire peut concerner les deux partenaires ou ne concerner qu'une espèce sur les deux impliquées, l'autre étant dans une

situation de mutualisme facultatif. La distribution géographique et écologique d'un organisme interagissant dans une relation de mutualisme obligatoire sera donc très fortement influencée par la présence de son partenaire. À l'inverse, le **mutualisme facultatif** présente des partenaires dont la survie n'est pas directement dépendante de la présence du second. Les contraintes sont alors plus faibles, mais les mécanismes de coévolution n'ayant pas forcément agît, les bénéfices perçus peuvent alors être moindres (Boucher *et al.* 1982, Bronstein *et al.* 2004).

## 2) Les fourmis comme modèle d'étude du mutualisme

### a. Les fourmis et la dominance écologique grâce aux trophobiontes

Les fourmis (Hyménoptères : Formicidés), depuis leur apparition au Crétacé il y a 100 à 120 millions d'années, se sont répandues sur la quasi-totalité de la planète. Aujourd'hui, près de 12 000 espèces de fourmis sont répertoriées (Antbase.org), réparties dans 11 (Hölldobler et Wilson 1990) à 21 sous-familles (Antweb.org) et dans près de 300 genres, nombre d'espèces restant encore à être découvertes (Hölldobler et Wilson 1990; Wilson 1987). Leurs rôles dans les écosystèmes terrestres sont très variés, elles agissent comme prédateurs, herbivores et détritivores et participent à un grand nombre d'associations avec des plantes et d'autres insectes. Elles sont, à leur tour, consommées par divers prédateurs spécialistes, incluant des reptiles, des mammifères, des araignées, des insectes et sont des hôtes de diptères et d'hyménoptères parasitoïdes (Hölldobler et Wilson 1990). Elles interviennent également dans la pollinisation (Way et Khoo 1992), la dispersion de plantes (Boucher *et al.* 1982 ; Hölldobler et Wilson 1990) et le brassage du sol (Hölldobler et Wilson 1990; Way et Khoo 1992 ; Samways 1997; Folgarait 1998). Enfin, elles interviennent aussi dans la modification des caractéristiques chimiques du sol en favorisant l'apport d'éléments nutritifs comme le phosphore et le potassium,

provenant de la décomposition de la matière organique résultant de leurs activités (Baxter et Hole 1967).

Lorsque l'on parle de mutualisme, il est difficile de passer à côté de la famille des Formicidés tant les exemples d'associations avec d'autres organismes sont nombreux et divers dans les formes qu'ils peuvent alors prendre. On sait ainsi que les fourmis ont développées des relations de mutualismes avec des bactéries, des champignons (Currie 2003, Aron et Passera 2005) et avec plus de 465 espèces de plantes de 52 familles différentes (Beattie 1985, Stadler *et al.* 2003). Mais, c'est avec les insectes que l'on dénombre aujourd'hui le plus grand nombre d'associations, car près de 10 000 espèces d'insectes sont connues pour avoir des relations obligatoires avec les fourmis (Schonrogge *et al.* 2000, Aron et Passera 2005). Bien que toutes ne soient pas forcément des relations de mutualisme, deux groupes d'insectes sont très bien connus pour leur relation de trophobiose avec les fourmis : les Homoptères et certains Lépidoptères à partir desquels elles collectent le miellat ou le nectar (Delabie 2001, Pierce 2002, Stadler *et al.* 2003). Les principales familles avec lesquelles on les retrouve sont les Aphididés, Cercopidés, Cicadellidés, Coccidés, Fulgoridés, Membracidés, Pseudococcidés et des Psyllidés (Schultz et McGlynn 2000, Buckley 1987b), et aussi des chenilles de papillons de la famille des Lycaenidés qui produisent une solution sucrée pour les fourmis à partir de leur glandes à miel (Anderson et McShea 2001, Pierce *et al.* 2002). Les associations entre les fourmis et les Homoptères peuvent être hautement spécialisées. Si la survie du partenaire est impossible sans la présence des fourmis, on parle de myrmécophile obligatoire ; dans les cas les plus répandus où le partenaire peut survivre sans la présence des fourmis, on parle alors de myrmécophile facultative (Stadler *et al.* 2001, Katayama et Suzuki 2003a).

Il semble que la **dominance écologique** des communautés de fourmis peut être corrélée à l'accès aux ressources riches en hydrates de carbone (Holway *et al.* 2002). Les insectes vivants constituent des sources riches en protéines et en calories,

mais coûteuses en énergie par leur capture et leur localisation incertaine dans le temps et dans l'espace. Les espèces de fourmis dites prédatrices complètent leur diète carnivore par des cadavres et/ou par des sécrétions d'Homoptères: le miellat (Carroll et Janzen 1973). Quand les proies sont rares, les fourmis maintiennent alors de larges populations d'Homoptères pour obtenir du miellat. La protection des fourmis permet parfois à certains Homoptères, comme ceux sur le hêtre, d'atteindre un seuil critique et dommageable (Way et Khoo 1992). De la même façon, les relations de mutualismes entre les fourmis et les Homoptères sont répandues dans les écosystèmes agricoles et peuvent être désastreuses pour le contrôle biologique des Homoptères. Des espèces comme *Solenopsis invicta* Buren se retrouvent même en serres à s'approvisionner sur les colonies de pucerons (Kaplan et Eubanks 2002).

L'**approvisionnement** des fourmis est un processus collectif composé d'individus aussi bien que de comportements intégrant les groupes. Selon l'espèce de fourmis, la taille, la densité et de la qualité de la nourriture, l'éclaireur peut communiquer des informations au nid à propos de sa localisation et du recrutement additionnel de fourrageurs. La communication induit la coopération entre les ouvrières durant la recherche et la récupération de la nourriture et sert de mécanisme de contrôle au niveau de la réponse d'approvisionnement pour la colonie (Traniello 1989). La distribution des ressources, leur abondance et la composition influencent le taux d'acquisition des ressources pour une stratégie d'approvisionnement donnée (Roulston et Silverman 2002). Le temps de recherche local est plus facilement conditionné par la nourriture sous forme d'hydrates de carbone (miellat) que par les protéines (insectes fraîchement tués). Le pourcentage de fourrageurs au sein d'une colonie varie en fonction de l'espèce (Traniello 1989), mais de manière générale, environ 10% des ouvrières sont à l'extérieur du nid pour des activités d'approvisionnement (Folgarait 1998).

#### b. La relation fourmis- pucerons

Beaucoup d'espèces de fourmis, des sous-familles des Myrmicines, Dolichoderines et Formicines (McLain 1980, Hölldobler et Wilson 1990) ainsi que de quelques Ponerines (Schultz et McGlynn 2000) se nourrissent du miellat produit par les pucerons (McLain 1980). Les **interactions fourmis-pucerons** sont sans aucun doute anciennes : des pucerons associés à *Iridomyrmex goepperti* Wheeler, datant au moins de l'Oligocène (50 millions d'années), ont été retrouvés dans de l'ambre de la Baltique (Hölldobler et Wilson, 1990). Actuellement, l'association avec des fourmis apparaît très commune chez les populations de pucerons dans les régions tempérées de l'hémisphère nord, mais elle reste pratiquement limitée à celles-ci (Delabie 2001). Dans ces régions, la plupart des pucerons sont entretenus par des fourmis des genres *Formica*, *Lasius*, ou *Myrmica* (Stadler et Dixon 1999). Cependant, Bristow (1991b) notait que seul un quart des 479 espèces de pucerons des montagnes Rocheuses entretenaient des relations myrmécophiles. Les pucerons sont alors associés de manières différentes avec les fourmis : l'association pouvant être obligatoire à facultative (Katayama et Suzuki 2003). Chez les pucerons d'Europe Centrale, un tiers des 157 espèces répertoriées à travers la littérature, présente une association **myrmécophile obligatoire**, un tiers comme **myrmécophile facultative** et un tiers n'est pas entretenu (Stadler *et al.* 2001). Le degré d'interaction dépend des espèces, de la compétition entre les pucerons, de la qualité de la plante hôte, de la distribution et du nombre de fourmis, des besoins nutritionnels des fourmis et du degré de pression des prédateurs (Katayama et Suzuki 2003, Stadler et Dixon 1999, Bristow 1991a, Stadler *et al.* 2003). Les associations pucerons-fourmis sont toutefois plus communes dans les écosystèmes forestiers que dans les écosystèmes herbacés et agricoles, mais les mécanismes mis en cause restent indéterminés (Bristow 1991b).

Les espèces myrmécophiles productrices de miellat semblent avoir des adaptations pour vivre avec les fourmis. Ainsi, les pucerons ont développé au moins quatre types d'adaptations morphologiques et/ou comportementales en réponse à l'entretien par les fourmis :

- Ils sécrètent du miellat en réponse à la palpation des fourmis (Way 1963, Kleinjan et Mittler 1975, Buckley 1987a).
- Ils s'agrègent en colonies denses minimisant le territoire d'élevage des fourmis, ce qui facilite la défense et la collecte de miellat. Cette agrégation est liée à l'entretien des fourmis et non à l'optimisation des sites de nourriture (Way 1963, Bristow 1984).
- Ils émettent une phéromone d'alarme en présence d'organismes étrangers (Nault 1976).
- Ils restent sur la plante si une phéromone d'alarme est émise plutôt que de sauter de la plante. La sécrétion de phéromones d'alarme chez les pucerons induit généralement un comportement de fuite. Cependant chez les espèces myrmécophiles, on observe un regroupement des individus plutôt qu'une dispersion. Ces phéromones induisent également un comportement de défense des fourmis qui recherchent et attaquent alors les intrus (Buckley 1987a b, Hölldobler et Wilson 1990).

Pour les fourmis, la qualité et la quantité de miellat, la présence de la source de miellat, et l'effet de densité-dépendance comme la taille de la colonie de pucerons peuvent être très importants (Addicott 1979, Breton et Addicott 1992a, Sakata 1999, Stadler et Dixon 1999, Fisher *et al.* 2001, Katayama et Suzuki 2003, Renault *et al.* 2005, Crutsinger et Sanders 2005, Devigne et Detrain 2005). Ainsi, le nombre de fourmis visitant une plante augmente en relation avec la densité de pucerons. Les fourmis qui collectent le miellat essaient de trouver la source d'hydrates de carbone la plus proche du nid et la plus riche. La fréquence de visite d'une source plus riche est plus élevée que pour une source moins riche. De telles différences dans **l'attractivité** pour l'approvisionnement des fourmis peuvent être dues soit à un volume de miellat excrété plus important, soit à la présence d'acides aminés ou de sucres. Fisher *et al.* (2001) ont montré chez les ouvrières de *Lasius niger* L., qu'il existe une **hiérarchie** distincte entre les espèces de pucerons entretenues. Ainsi, le puceron *Metopeurum fuscoviride* Stroyan est entretenu plus intensément qu'*Aphis fabae* Scop. et

*Brachycaudus cardui* L.. Cela correspond aux différences dans la quantité de miellat excrété par ces pucerons. En effet, *M. fuscoviride* excrète quatre fois plus de miellat par unité de temps que *B. cardui* et six fois plus qu'*A. fabae* (Fisher *et al.* 2001). La **quantité** et la **qualité** du miellat sont responsables de la **hiérarchie** qui existe pour **l'entretien** des pucerons par les fourmis. Plus la qualité et la quantité du miellat sont importantes pour une espèce de puceron donnée et plus l'entretien par les fourmis sera important (Völkl *et al.* 1999).

Les pucerons retirent de nombreux bénéfices de leur entretien par les fourmis. Premièrement, en présence des fourmis, les pucerons ont de meilleurs taux de reproduction (Fisher *et al.* 2001), de croissance et de fécondité (El-Ziady et Kennedy 1956, Banks et Nixon 1958, El-Ziady 1960, Bristow 1984, Breton et Addicott 1992). Il y a plus de descendance pour chaque individu, ce qui augmente sa valeur adaptative; cet effet est cependant remis en cause par les découvertes récentes dans le cas d'*A. fabae* (Stadler et Dixon 1998). De plus, l'entretien par les fourmis augmente la survie moyenne des individus et la persistance des colonies de pucerons (Fisher *et al.* 2001).

Les populations de pucerons prospèrent lorsqu'elles sont protégées par les fourmis, grâce à la **protection face aux prédateurs externes**, aux parasitoïdes et au climat ainsi qu'à une meilleure hygiène fournie par les fourmis. Les taux de prédation et de parasitisme étant bien plus faibles, les bénéfices de la relation d'entretien peuvent alors être considérables (El-Ziady et Kennedy 1956, Way 1963, Ratchke *et al.* 1967, Bradley et Hinks 1968, Buckley 1987a, Stadler *et al.* 2001, Stadler et Dixon 2005). Par exemple, le bénéfice le plus couramment cité chez *A. fabae* est la protection qu'apportent les fourmis face aux prédateurs naturels (Stadler et Dixon 1998). Ainsi, en champs les colonies entretenues survivent 4 semaines de plus que les colonies non entretenues (Stadler et Dixon 1999). Comme nous le verrons plus loin, cette défense ne fonctionne cependant pas avec tous les prédateurs (Buckley 1987a, Seibert 1992). La pression de prédation est alors un facteur important balançant et renforçant la relation de mutualisme (Yao *et al.* 2000). La survie des colonies de

pucerons et leur longévité est alors similaire lorsque l'on compare des colonies de pucerons protégées physiquement contre l'ensemble des ennemis naturels et des colonies entretenues par les fourmis (Müller et Godfray 1999).

Cependant, les **bénéfices** retirés par les pucerons sont **variables** en fonction de la taille de la colonie et du degré de myrmécophilie. Ainsi, les bénéfices de l'effet d'entretien restent plus faibles pour des colonies de fortes densités que pour des colonies de faibles densités; **l'effet positif des fourmis décroît avec l'augmentation de la densité des pucerons** (Addicott 1979, Cushman et Addicott 1991, Breton et Addicott 1992). Chez *A. fabae*, cette baisse s'observe pour des populations de pucerons supérieures à 30 individus par pousse (Banks 1962, Banks et Macaulay 1967, Breton et Addicott 1992). Pour le puceron, le bénéfice individuel est fonction de la densité de fourmis qui entretiennent les colonies par individu. Plus le nombre de fourmis par puceron est grand et plus les bénéfices pour les individus sont importants (Sakata 1999, Morales 2000).

Les fourmis présentent des mouvements lents et délibérés envers les pucerons qui ressemblent à ceux délivrés envers leur couvain, mais cette sollicitude se change parfois en un comportement agressif. Les pucerons peuvent être tués lorsqu'ils présentent un comportement suspect, comme des **mouvements violents ou rapides** (Way 1963, Addicott 1979, Buckley 1987a,b), ou lorsqu'ils fournissent du miellat en excès par rapport aux besoins de la colonie de fourmis (Rosengren et Sundström 1991). Ainsi, cela a entraîné une sélection d'espèces de pucerons placides pour les relations mutualistes (Way 1963, Bristow 1991b). Il semblerait que les fourmis font la différence entre les trophobiontes et les proies normales grâce aux mouvements lents des premiers, lesquels rappellent ceux du couvain de la fourmi, alors que les intrus sont normalement plus actifs ou plus agités (Way 1963, Delabie 2001). Au contraire, d'autres affirment que c'est l'odeur qui détermine ce comportement des fourmis (Way 1963). Les pucerons fournissent donc une source importante de sucres aux fourmis, mais ils leur fournissent aussi des protéines quand ceux-ci sont mangés par les fourmis ou lorsqu'elles consomment les cadavres (Way 1963).

La prédation des trophobiontes par les fourmis, quand les populations deviennent trop importantes, représente un coût direct (Sakata et Hashimoto 2000, Anderson et McShea 2001). Ainsi, les fourmis déposent des marques sur les pucerons qui sont entretenus par la colonie pour savoir quels sont les pucerons qui doivent être prédatés. Ce comportement éviterait d'obtenir des populations trop grandes qui seraient alors dommageables pour la plante (Addicott 1979, Dixon 1985, Buckley 1987a). D'autres coûts pour les pucerons, comme la compétition intra et interspécifiques (Buckley 1987b, Bristow 1991b, Cushman et Addicott 1991, Rosengren et Sundström 1991, Sakata 1999, Sakata et Hashimoto 2000, Fisher *et al.* 2001), les coûts d'assimilation de composés secondaires (Buckley 1987a), les coûts de production de miellat (Stadler et Dixon 1999, Stadler *et al.* 2001, Larsen *et al.* 2001, Yao et Akimoto 2001, Stadler *et al.* 2002) ou les coûts de la myrmécophilie obligatoire en absence de fourmis (Buckley 1987a, Bristow 1991b, Stadler *et al.* 2002) ont également été répertoriés.

### **3) L'impact du mutualisme sur les organismes « non mutualistes »**

#### **a. Les organismes affectés par les fourmis**

Les prédateurs ont une action très forte sur le contrôle des populations de pucerons. Leur efficacité dépend de leur capacité dans la recherche de proies, de leur capacité à détruire beaucoup de pucerons rapidement et de leur habileté à trouver les pucerons cachés dans les aspérités de la plante. Ces habiletés dépendent du prédateur et de son stade de croissance (Banks 1962, Tiles et Wood 1982). Afin de se nourrir, les prédateurs ont alors développé des mécanismes comportementaux complexes pour trouver, choisir et consommer leurs proies (Milbrath *et al.* 1993). Plusieurs groupes de prédateurs peuvent contrôler les populations de pucerons : les Coccinellidés, les Forficulidés, les Carabidés, les Chrysopidés, les Hémérobiidés, les Cécidomyidés, les

Syrphidés, les Anthocoridés, les Miridés, les Nabidés, les Pentatomidés (Banks 1962, Loughridge and Luff 1983, Stechmann *et al.* 1996, Schmidt 2003), des araignées, etc. (Cushman et Whitham 1989, Cushman et Addicott 1991). Les ennemis naturels, par la pression de prédation qu'ils exercent sur les pucerons, peuvent alors réguler les populations aphidiennes ou même empêcher l'implantation des populations dans certaines zones (Müller et Godfray 1999).

Cependant, l'évolution des comportements de fourragement et de prédation des ennemis naturels n'est pas uniquement déterminée par les caractéristiques des proies qu'ils exploitent. Ces prédateurs peuvent également rencontrer des compétiteurs ou des ennemis naturels associés à leur proie (Milbrath *et al.* 1993). C'est le cas par exemple dans des interactions comme la **prédation intragilde** où un prédateur encoure le risque de devenir lui même une proie lorsqu'il rencontre un autre prédateur exploitant la même ressource que lui, mais pouvant potentiellement également s'attaquer à lui. Afin d'éviter cette interaction négative, plusieurs mécanismes défensifs tels que l'évitement spatial ou temporel, le camouflage, la fuite, une morphologie ou une physiologie spécifique se sont mis en place (Lucas 2005).

Cependant, au sein du système aphidiphage, la fourmi est l'un des insectes qui rentre le plus souvent en conflit avec de nombreuses espèces d'ennemis naturels et peut alors affecter la guildes d'ennemis naturels au profit des populations de pucerons. En effet, les fourmis chassent ou expulsent les ennemis naturels quand ils exploitent les colonies de pucerons (Fisher *et al.* 2001), que ce soit des prédateurs comme les nabides, *Nabis americanoferus* Carayon (Larsen *et al.* 2001), certaines chrysopes, *Chrysopa majuscula* Banks (Bartlett 1961), ou des parasitoïdes (Hübner 2000, Hill et Hoy 2002). Le nombre de prédateurs à proximité des colonies d'Homoptères décline alors sensiblement en présence de fourmis (Fritz 1982). Il faut noter que le degré de protection des fourmis dépend du type de prédateur et du nombre de fourmis présentes par puceron (Banks 1962). Dans le cadre d'expérience réalisée par Hübner (2000), deux types de comportement chez les fourmis étaient observés, certaines se

déplaçaient sur la tige de la plante tandis que d'autres étaient postées sur les feuilles à proximité des colonies de pucerons pour les défendre contre les intrus, ces dernières étant appelées « gardiennes » (Hübner 2000). Cet entretien peut alors venir interférer avec les moyens de lutte biologique utilisés pour contrôler les Homoptères ravageurs (Stechmann *et al.* 1996).

De nombreuses espèces de coccinelles sont des prédateurs de pucerons, que ce soit au stade adulte ou larvaire. Les adultes, mobiles, peuvent voler sur des kilomètres, déposant leurs oeufs sur un nombre varié d'espèces de plantes, souvent là où les pucerons sont abondants (McLain 1980, Crawley 1992). Il est reconnu que l'insecte qui entre le plus souvent en conflit avec la coccinelle est sans doute la fourmi (Bristow 1984, Majerus 1994, Majerus *et al.* 2005). Les fourmis semblent alors avoir un impact conséquent sur les populations et les comportements des coccinelles. À titre d'exemple, prenons le fait que les mouvements tranquilles des coccinelles adultes et leurs habitudes de rester protégées quand elles sont attaquées, seraient des adaptations pour attaquer les pucerons entretenus par des fourmis (Way 1963). Ou encore, le cas de certaines coccinelles du genre *Coccinella* qui suivraient les pistes de fourmis pour repérer les colonies de pucerons (Sloggett et Majerus 2000). Les fourmis n'attaquent pas les coccinelles comme des proies, mais pour défendre les colonies de pucerons ; dans le cas de *L. niger*, les ouvrières n'attaquent pas les coccinelles lorsqu'elles sont sur le territoire des fourmis à l'exception des colonies de pucerons (Way 1963). Les réponses des fourmis varient en fonction des études et des espèces présentes, mais de manière générale, les coccinelles sont attaquées par les fourmis (Way et Khoo 1992, Sloggett et Majerus 2000).

Différents cas d'attaques, conduisant à la fuite ou à la mort de l'individu, sur des larves et des adultes ont été rapportés dans la littérature (Majerus 1994). Ainsi, on peut citer comme espèces : *Coccinella septempunctata* (L.), *Adalia bipunctata* (L.) (Banks 1962), *Propylea quatuordecimpunctata* L. (El-Ziady et Kennedy 1956), *Hippodamia convergens* Guérin-Ménéville (Bartlett 1961). Les résultats concernant le retrait ou l'attaque des œufs par les fourmis sont plus équivoques (Majerus *et al.*

2005). Certaines études montrant un retrait partiel des œufs par les fourmis lorsqu'ils sont situés à proximité des colonies de pucerons (Banks 1962, Tiles et Wood 1982), alors que d'autres montrent une indifférence des fourmis envers ces derniers (El-Ziady et Kennedy 1956). De manière générale, il semble que les assemblages de Coccinellidae soient grandement affectées par la présence du mutualisme fourmis-pucerons et les capacités de prédation des coccinelles en sont alors grandement affectées. Dans une expérience de Slogett et Majerus (2000), seules trois des six espèces étudiées se nourrissaient sur les colonies de pucerons entretenues par les fourmis, lorsque les populations de pucerons étaient faibles. Pour les larves de *C. septempunctata* et *A. bipunctata*, les taux de prédation sur les colonies sans fourmis sont compris entre 70 et 90%, alors que sur les colonies avec fourmis la prédation est quasi nulle et les larves sont tuées ou chassées (Banks 1962).

Les études de Rathcke (1967) et Majerus (1994) sur le comportement des fourmis à l'égard des coccinelles ont montré que celles-ci n'étaient pas très agressives lorsque les coccinelles sont à distance des colonies de pucerons. Les fourmis se contentent alors de tapoter les coccinelles avec leurs antennes. Cependant, si une coccinelle se rapproche des colonies de pucerons, les fourmis l'attaquent. Elles lui mordent alors les pattes ou les élytres, lui jettent de l'acide formique (dans le cas de Formicines), ou la poussent ou tirent pour tenter de la rejeter en dehors de la plante. A partir du moment où une fourmi a initié l'attaque, d'autres viennent alors la rejoindre. Chaque fourmi persiste dans le combat entre 30 et 60 secondes, mais dû au renforcement continu de renforts, la coccinelle est alors soumise à une attaque durant plusieurs minutes (Majerus 1994). Le comportement agressif des fourmis après le départ de la coccinelle se prolonge encore pendant 2 minutes en moyenne. Les fourmis poursuivent souvent la coccinelle qu'elles ont mise en fuite. Chez les coccinelles qui arrivent à proximité des colonies de pucerons entretenues par les fourmis, seulement 4% des coccinelles arrivent à manger un puceron et 10% arrivent à manger un puceron sur la plante hôte, mais à distance de la colonie principale. Cela

se compare aux 56 % de coccinelles qui arrivent à manger au moins un puceron sur les plantes hôtes où les colonies de pucerons sont sans fourmis (Majerus 1994).

b. Les organismes qui se sont adaptés au mutualisme fourmis-pucerons

Le mutualisme peut représenter pour des organismes qui lui sont extérieurs un système intéressant à exploiter et duquel il est possible de tirer un certain nombre d'avantages (Bronstein 2001). Certains parasitoïdes et prédateurs ont ainsi développé la capacité d'exploiter les colonies de pucerons entretenues par les fourmis en développant des **caractéristiques morphologiques, physiologiques et/ou comportementales** variées pour exploiter ces ressources tout en échappant aux fourmis ou pour ne pas les alarmer (Hübner 2000). Ainsi, peu de prédateurs et de parasitoïdes spécialisés peuvent éviter d'être attaqués par les fourmis (Dixon 1973). C'est le cas pourtant chez le parasitoïde *Lysiphlebus hirticornis* Mackauer, qui est capable de circonvenir aux attaques des fourmis par imitation chimique (Fisher *et al.* 2001).

Certains prédateurs utilisent des stratégies complexes pour déjouer la défense des fourmis (Way 1963, Milbrath *et al.* 1993) comme le forficule, *Forficula auricularia* L., dont l'activité essentiellement nocturne est efficace pour réduire les populations de pucerons, car les fourmis sont moins actives durant la nuit (Fisher *et al.* 2001). D'autres, comme les punaises ternes, sont souvent observées dans les colonies de pucerons, spécialement dans les grosses colonies où elles embusquent les pucerons à la périphérie de la colonie. Des mirides se tiennent à proximité des colonies de pucerons et se ruent sur les pucerons lorsque les fourmis s'éloignent. Elles percent alors un puceron et le mangent jusqu'à ce qu'une fourmi approche. Les mirides s'enfuient quand les fourmis sont trop proches, soit à environ 3cm (Bishop et Bristow 2001).

La coccinelle *Coccinella magnifica* Redtenbacher n'est pas attaquée par les fourmis et est considérée comme une espèce myrmécophile ; elle a des associations

connues avec des espèces des genres *Formica*, *Myrmica* et *Camponotus*. Lorsqu'une fourmi rencontre cette coccinelle à proximité d'une colonie de pucerons, il y a alors plusieurs palpations antennaires, puis la fourmi passe et ignore la coccinelle. Cette dernière mange alors des pucerons avec peu d'interférence de la part des fourmis. Dans un test présentant plusieurs espèces de coccinelles, seule cette espèce est épargnée par les fourmis. Cette immunité est valable pour les adultes comme pour les larves. Il est possible que la coccinelle émette alors des sécrétions qui imitent soit l'odeur des fourmis, soit un autre objet qui n'excite pas les fourmis et les pucerons, soit qui imitent l'odeur des pucerons directement. Il se peut aussi que la sécrétion désoriente la fourmi (Majerus 1994).

Certains prédateurs éviteraient également les attaques à cause de leurs **mouvements lents** ou de leur **camouflage** (Way 1963, Hübner 2000, Stadler *et al.* 2001). Il a été remarqué par Nixon (1951 dans Way 1963 et Burns 1973) que la larve de la coccinelle *Hyperaspis proba proba* Say, contrairement à l'adulte, a un déplacement lent et est couverte de sécrétions soyeuses. Celle-ci n'est pas attaquée par les fourmis et serait ignorée à cause de ses mouvements lents et de ses sécrétions soyeuses (Burns 1973). Völkl (2001) montre dans une étude que certaines espèces de parasitoïdes peuvent apprendre de leurs rencontres avec les fourmis et subissent moins d'attaques au fur et à mesure des rencontres en développant des mouvements de plus en plus lents.

Le **camouflage** peut être observé chez des parasitoïdes comme *Lysiphlebus cardui* Marshall, le principal parasitoïde d'*A. fabae*, qui se camoufle ou adopte un **comportement cryptique** afin de passer outre la protection des fourmis (Hübner 2000). Plusieurs espèces de chrysopes se servent également du camouflage pour échapper à la vigilance des fourmis. À ce titre, on peut citer *Chrysopa slossomae* Banks, qui se camoufle en se parant de parties de pucerons (Hölldobler et Wilson 1990) et *Chrysopa carnea* Steph., où certaines larves se couvrent le corps de cadavres ou de mues de pucerons (Banks 1962). Les soies qui couvrent alors le corps des larves servent de camouflage et aussi peut-être de barrière physique contre les

attaques de fourmis. Au cours d'une étude vérifiant les différences de comportements de deux chrysopes, l'une spécialiste, *C. slossonae*, et l'autre généraliste, *Chrysopa quadripunctata* Burmeister, toutes deux se nourrissant sur des colonies de pucerons entretenues par des fourmis, il est apparu que le prédateur spécialiste, a tendance à utiliser davantage le camouflage comme défense contre les fourmis, alors que le prédateur généraliste a plutôt tendance à favoriser l'utilisation de l'immobilité (Milbrath *et al.* 1993).

### c. Bénéfices de cette adaptation

La **zone libre d'ennemi** ou niche sans prédateur est définie comme un espace au sein duquel la vulnérabilité d'une espèce à un ou plusieurs ennemis est réduite ou supprimée. Les espèces qui coexistent et survivent au sein d'une communauté, par définition, ont trouvé suffisamment de niches libres d'ennemis pour supporter leur population (Jeffries et Lawton 1984). Les fourmis entretiennent des Homoptères producteurs de miellat et agressent les autres arthropodes, incluant les prédateurs de ces Homoptères, créant alors des niches sans prédateur pour les Homoptères (Bishop et Bristow 2003). Les fourmis fournissent malgré elles une zone libre d'ennemi si un prédateur ou un parasitoïde profite de la protection des fourmis, tout en se nourrissant de pucerons et surtout en n'étant pas attaqué par les fourmis. C'est le cas du parasitoïde, *Lysiphlebus sp.*, une guêpe aphididé, qui n'est pas attaquée par les fourmis, mais qui peut exploiter les colonies de pucerons (Völkl 1992).

Au sein des guildes de prédateurs aphidiphages, certains de ces prédateurs sont soumis à une forme particulière de prédation. En effet, un prédateur aphidiphage va attaquer et se nourrir d'un autre prédateur de pucerons. Ce type de prédation est appelé **prédation intragilde** (Lucas *et al.* 1998, Lucas 2005). Il a été montré par Kaneko (2003a) que les zones libres d'ennemis créées par les fourmis *L. niger* ou *Pristomyrmex pungens* Mayr sur les colonies du pucerons *A. gossypii* confèrent alors au parasitoïde *Lysiphlebus japonicus* Ashmead, qui est toléré par les fourmis, une diminution de la prédation intragilde par *Harmonia axyridis* Pallas et de

l'hyperparasitisme. La **prédation intragilde** est donc directement affectée par le rôle que jouent les fourmis en formant des **zones libres d'ennemi** pour certains prédateurs spécialisés au complexe fourmis-pucerons.

#### d) La prédation furtive

Chez les arthropodes, différents comportements ou stratégies de prédation peuvent être observés. Certains, comme les araignées ou les larves de fourmillions utilisent des pièges pour réduire le mouvement de leurs proies et ainsi les capturer. D'autres, comme certaines punaises, préfèrent la chasse à l'affût et conserver l'immobilité en attendant qu'une proie passe à proximité et la capturer (Hagler *et al.* 2004). Les parasitoïdes quand à eux sont dépendants d'un hôte dans lequel la larve va être pondue par la femelle, puis va se développer jusqu'à son éclosion, entraînant du même coup la mort de l'hôte (Brodeur et Rosenheim 2000). Cependant, le comportement de prédation qui semble être le plus courant est celui d'une prédation active où le prédateur va parcourir une zone donnée pour rencontrer ses proies de manières aléatoires ou à l'aide de mécanismes olfactifs. Le prédateur va alors provoquer chez la proie qu'il exploite une réaction de défense. C'est le cas de nombreux prédateurs aphidiphages parmi les Coccinellidae, les Chrysopidae, les Syrphidae. Cependant, dans tous les cas de figures présentées précédemment, et particulièrement dans le cas de la prédation active, la proie avant sa capture ou pendant celle-ci présente une réaction défensive. Il existe cependant un autre cas plus particulier de prédation, qualifié de **prédation furtive** (Lucas et Brodeur 2001), où la réaction défensive de la proie est absente ou très faible et où le prédateur vit au sein des colonies de proies qu'il exploite. Cette stratégie de prédation a été décrite chez la cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza* Rondani. Ce prédateur présente la particularité de vivre au sein des colonies de pucerons qu'il exploite sans être détecté par les proies qu'il consomme, après les avoir paralysé à l'aide d'une toxine qu'il injecte au moment de la morsure. Ces déplacements sont très lents, si bien que la larve paraît immobile à l'observateur. De plus, des comportements de camouflage ont été

observés, l'insecte se couvrant d'exuvies ou de pucerons morts sur le corps. Il semble également que cette stratégie permet à la larve une protection face aux prédateurs intraguildes en bénéficiant de l'effet de dilution que lui procure la colonie de pucerons (Lucas et Brodeur 2001). Le reste de la biologie de la cécidomyie sera détaillé plus loin.

#### **4) Biologie et écologie des espèces étudiées**

Cette section présente les principaux organismes qui ont été étudiés en laboratoire. De nombreux autres organismes ont également été retrouvés en champ et leur biologie est exposée si nécessaire dans les différents chapitres les concernant.

##### *a. Lasius niger*

*Lasius niger* L. est une fourmi de taille moyenne (4 mm), monomorphique, communément retrouvée dans les habitats ouverts des Îles Britanniques, de l'Europe et de certaines parties d'Asie (Hopkins et Thacker 1999), bien qu'on puisse également la retrouver en forêt (Wilson 1955, Seifert 1992). Cette espèce connue dans le Nord-ouest et quelques états du centre du continent Nord Américain (Wilson 1955, Seifert 1992) a été découverte dans l'est du continent Nord Américain très récemment (Francoeur 2005). Cette étude est d'ailleurs la première à faire état d'un écosystème où on la retrouve comme espèce dominante dans cette région. Les reines forment de nouvelles colonies par haplomérose (fondation indépendante et solitaire) dans des milieux ouverts et où par la suite les ouvrières fourrageront au-dessus du sol (Hopkins et Thacker 1999). Les nids sont creusés dans le sol et une partie des particules extraites sont placées au dessus du sol, formant alors un monticule pouvant atteindre 50 cm de hauteur (Wilson 1955, Seifert 1992). La longévité d'un nid peut être assez importante, car la longévité de la reine est estimée à plus de 20 ans

(Hölldobler et Wilson 1990). Les nids peuvent abriter plus de 10 000 individus. C'est l'une des espèces les plus communément rencontrées en présence de pucerons (El Ziady et Kennedy 1956, Stadler et Dixon 1998, Hopkins et Thacker 1999, Sakata 1999, Völkl *et al.* 1999, Fischer *et al.* 2001). *Lasius niger* est connue pour être une espèce agressive que ce soit envers les insectes ou envers les myrmécologistes (Seifert 1992).

#### b. Les pucerons

Les pucerons sont des insectes suceurs de plantes qui existent partout à travers le monde, bien que le plus grand nombre d'espèces se retrouvent dans les régions tempérées, où peu de plantes en sont exemptes (Douglas 1997, Bristow 1991a). Il existe des espèces de pucerons vivant sur les parties supérieures de la plante et d'autres qui vivent sur les racines. Durant la saison estivale, les populations de pucerons sont constituées uniquement de femelles et la reproduction parthénogénétique leur confère une extraordinaire capacité de développement de population (Crawley 1992). Ils possèdent alors un temps de développement rapide et ont une vie reproductive longue ce qui leur permet de produire de nombreuses générations successives (Dixon 1977), résultant alors rapidement en des populations très abondantes. Si bien qu'on peut en compter jusqu'à 2000 millions par acre (= 0,4 hectare) vivant sur les parties supérieures des plantes. Les racines en supportent parfois jusqu'à 260 millions (Douglas 1997). Durant l'été, les pucerons forment de grandes agrégations, où chaque génération est confrontée aux différentes pressions de sélection : qualité de la plante, compétition intra et inter-spécifique, effet de la température, âge de la population, pressions de prédation et entretien par les fourmis (Stadler et Dixon 1999, Stadler *et al.* 2002, Crawley 1992). Les jeunes feuilles et les bourgeons des plantes sont des sources riches en nutriments pour les pucerons qui exploitent les acides aminés de ces structures (Dixon 1977). Les pucerons produisent alors une quantité importante de miellat, excrétion hautement concentrée en sucres (Stadler et Dixon 1999).

*Aphis fabae* Scopoli est une espèce holocyclique, à cycle de vie annuel complet, alternant entre la reproduction sexuée et la reproduction parthénogénétique. De plus, c'est une espèce hétéroécique, c'est-à-dire qu'elle alterne entre deux gammes de plantes hôtes durant son cycle vital. L'hôte primaire, souvent une plante ligneuse, est principalement colonisé de l'automne au printemps. C'est sur cet hôte que le puceron se reproduit sexuellement afin de produire les oeufs qui passeront l'hiver et donneront les premières générations printanières. L'hôte secondaire est celui vers lequel les pucerons migrent au printemps et s'établissent jusqu'à l'automne. Sur cet hôte, la reproduction est parthénogénétique (Douglas 1997, Fischer *et al.* 2001). Enfin, c'est une espèce polyphage possédant un spectre étroit d'hôtes primaires : le fusain d'Europe *Euonymus europaeus* L. (Dixon 1977), la viorne obier *Viburnum opulus* L. (Douglas 1997), et les pruniers *Prunus* spp (Fischer *et al.* 2001). *A. fabae* quitte ces plantes en juin pour coloniser ses hôtes secondaires que sont la fève *Vicia faba* L., le haricot *Phaseolus vulgaris* L., la betterave sucrière *Beta vulgaris* L., la carotte *Daucus carota* L., la pomme de terre *Solanum tuberosum* L., l'artichaut *Cynara scolymus* L. et de nombreuses autres plantes herbacées (plus d'une centaine) comme la Tanaisie vulgaire *Tanacetum vulgare* L. (Dixon 1977) ou le chardon des champs *Cirsium arvense* Scop. (Stadler et Dixon 1998). Beaucoup de ces plantes sont utilisées de façon éphémère ou à certains stades spécifiques du cycle de vie (Douglas 1997).

*A. fabae* se nourrit sur les parties supérieures de la plante comme les bourgeons et les inflorescences (Fischer *et al.* 2001). Il peut sévèrement endommager les plants de haricots en limitant la croissance, en diminuant le rendement et en altérant la qualité des graines. Une population relativement petite de ces pucerons a peu d'effet sur la formation de la fleur ou son développement, les dommages sont causés quand les populations sont importantes, ce qui induit un flétrissement ou une chute prématurée des gousses immatures (Banks et Macaulay 1967). Une réduction de 86% du nombre de graines par plant de *V. fabae* ainsi qu'une réduction de 45% du poids moyen des graines ont été rapportées lors de sévères infestations par *A. fabae*

(Dixon 1985). Un hectare de culture de haricots peut permettre la production de 4000 millions d'ailés d'*A. fabae*, ainsi, même si les pucerons sont petits, cela représente un poids équivalent à celui d'un éléphant. La croissance optimale de développement du puceron se situe à 25 degrés. Il peut donc devenir très abondant dans les cultures agricoles (Dixon 1985).

*Aphis fabae* se retrouve souvent en champ entretenu par les fourmis (Stadler et Dixon 1998) et s'avère plus attractif que la plupart des autres espèces d'Aphididés (Flanders 1951). De nombreuses études ont d'ailleurs été réalisées avec cette espèce, concernant son association avec les fourmis (El Ziady et Kennedy 1956, El Ziady 1960, Banks et Nixon 1958, Banks 1962, Banks et Macaulay 1967, Stadler et Dixon 1998, Stadler et Dixon 1999, Völkl *et al.* 1999, Fischer *et al.* 2001, Woodring *et al.* 2004). Dans le cas d'*A. fabae*, la régulation des populations est due premièrement à la prédation par les insectes, surtout par les coccinelles (Dixon 1985). Par ses qualités de croissance, de facilité de maintien en laboratoire et d'associations avec les fourmis, particulièrement *L. niger*, cette espèce a été retenue pour le troisième chapitre de cette étude.

### c. La cécidomyie : *Aphidoletes aphidimyza*

*Aphidoletes aphidimyza* Rondani est un Diptère Nématocère de la famille des Cécidomyidés, très répandu à travers le monde. On le rencontre en Amérique du Nord, en Europe, en Asie et au Moyen-Orient (Bouchard et Tourneur 1981). On le retrouve dans la nature dans différents écosystèmes naturels et agricoles sur des crucifères, la pomme de terre, le coton, le bleuet et dans les vergers de pommiers entre autre. Les cécidomyies sont holométaboles, avec trois à quatre stades larvaires (Lucas 1998). Le cycle d'*A. aphidimyza* est complété entre 15 à 20 jours à 23 degrés. Le développement larvaire est de 5,5 jours en moyenne et le temps complet de la nymphose est de 9,5 jours. Une centaine d'œufs sont produits en moyenne par une femelle (Bouchard *et al.* 1981, Bouchard *et al.* 1988).

*A. aphidimyza* est un prédateur spécifique des pucerons dans son stade de développement larvaire et s'attaque à plus de 60 espèces de pucerons (Harris 1973). Il est utilisé en serres, en champs et en vergers (Morse et Croft 1987). La femelle repère puis dépose ses oeufs à proximité des colonies de pucerons. Après l'éclosion, les larves s'introduisent au sein des colonies de pucerons. À l'éclosion, les larves de premier stade détectent leurs proies sur une surface de 2,7 cm<sup>2</sup> (Wilbert 1973). Le temps de recherche et d'attaque est d'environ une demi-minute pour un puceron larvaire localisé à l'autre extrémité d'une feuille (Milne 1960) et l'autonomie moyenne des larves de premier stade est d'environ 63 mm sans nourriture (Wilbert 1973). La localisation est principalement olfactive, grâce au miellat, mais la vision, par la forme des pucerons, intervient également (Wilbert 1974 chez Lucas 1998 et Bouchard et Tourneur 1981). La larve possède des pièces buccales spécialisées pour percer les téguments du puceron et elle lui injecte une toxine paralysante, puis aspire les fluides corporels du puceron (Lucas et Brodeur 2001). Lorsqu'elle attaque une proie, la larve introduit ses pièces buccales à la jonction tibia-fémur, à la partie sterno-pleurale de l'abdomen, au thorax ou aux antennes et perce les membranes intersegmentaires (Bouchard *et al.* 1982). Ses mandibules possèdent des bordures à l'aspect de harpon qui lui servent probablement à causer la blessure initiale et à maintenir la proie par la suite (Harris 1973). La larve injecte alors une toxine dans la proie qui dissout son contenu corporel en dix minutes (Bouchard et Tourneur 1981). Par la suite, la larve aspire l'intérieur du corps de sa proie. La digestion dure de quelques minutes à 24 heures (Malais et Ravensberg 1993). Lorsque les pucerons sont disponibles en excès, la larve en tue alors plus qu'elle en a besoin ; ces proies sont alors non consommées (Harris 1973).

Les larves sont souvent couvertes d'exuvies ou de corps de pucerons morts ou paralysés. Cela sert de camouflage, comme il a déjà été observé chez la chrysope. En absence de nourriture, elles adoptent une posture immobile. Leur déplacement est lent, elles approchent de leur proie par des mouvements de reptation très délicats puis neutralisent le puceron en injectant la toxine paralysante, ce qui désactive

immédiatement les défenses des victimes. Les larves ingèrent le contenu du puceron sur place sans stimuler d'augmentation des défenses des pucerons aux alentours, ni provoquer l'excrétion de phéromones d'alarme chez les autres pucerons à proximité. Cependant, les cécidomyies provoquent chez un certain nombre de pucerons un arrêt momentané de leur nutrition et se retirent un peu plus loin, mais la cohésion générale au sein des pucerons est maintenue dans la plupart des colonies où *A. aphidimyza* est introduit. Cette tactique correspond à **la prédation furtive** (Lucas et Brodeur 2001).

Les prédateurs d'*A. aphidimyza* sont mal connus, et aucune fourmi n'a encore été observée comme étant un prédateur potentiel (Milne 1960). Cependant, les oeufs et les larves d'*A. aphidimyza* confinés au sein des colonies de pucerons sont **vulnérables à la prédation intragilde**, dû entre autre aux coccinelles et chrysopes (Lucas *et al.* 1998).

## 5) Objectifs de cette étude

Ce mémoire se divise en trois chapitres qui ont tous pour base le modèle fourmis-pucerons mais qui diffèrent par leur approche et les questions qu'ils soulèvent. Les chapitres 1 et 2 ont été réalisés sur le terrain et favorisent une approche descriptive du système en conditions naturelles. Ces deux chapitres sont issus d'un même ensemble de données. Le chapitre 3 s'oriente vers une approche expérimentale réalisée en laboratoire où un certain nombre de paramètres ont pu être contrôlés.

Le **premier chapitre** se limite à **l'étude du mutualisme fourmis – pucerons**. En se basant sur une diversité de relations entre cinq espèces de pucerons et une espèce de fourmis, ce chapitre vise à étudier quels sont les facteurs qui déterminent le nombre de fourmis que l'on retrouve dans l'entretien des colonies de pucerons. Cette partie se base également sur la mise en place d'un **gradient ou hiérarchie**

**d'entretien** entre les différentes espèces de pucerons à partir d'un niveau d'entretien observé du nombre de pucerons par fourmis. Conformément à l'étude de Fischer

(2001), nous supposons alors que, sur le terrain, les niveaux d'entretien moyen des espèces de pucerons seront différents en fonction des espèces de pucerons rencontrées. De plus, le nombre de fourmis exploitant les pucerons devrait être dépendant du nombre de pucerons au sein des colonies entretenues et de la distance entre le nid et la colonie. Ce chapitre s'inscrit dans l'étude des facteurs influençant les coûts et bénéfices perçus au sein d'une relation de mutualisme.

Nous l'avons vu, les fourmis interfèrent avec de nombreux ennemis naturels. Cependant, certaines espèces ont également développé des stratégies ou des comportements pour exploiter les colonies de pucerons malgré la présence de fourmis et en retirent même parfois des avantages autre que l'exploitation de la ressource, comme la protection contre leurs propres ennemis naturels ou une réduction des interactions négatives avec d'autres prédateurs comme la prédation intragilde. Le mutualisme fourmis-pucerons semble donc modifier la guildes aphidiphage par la présence des espèces rencontrées, mais également par une modification des interactions entre les divers ennemis naturels. Les chapitres deux et trois vont donc se pencher sur l'impact du mutualisme fourmis-pucerons sur les guildes aphidiphages et l'adaptation de certains prédateurs pour exploiter cette ressource.

Le **second chapitre** étudie l'impact du mutualisme fourmis-pucerons sur les **guildes d'ennemis naturels aphidiphages** qui se retrouvent autour et au sein des colonies de pucerons entretenues par les fourmis en milieu naturel. À partir d'une distinction se basant sur trois types de comportements de prédation différents, l'étude compare les capacités des différents assemblages présents au sein de la guildes aphidiphage à exploiter les colonies de pucerons entretenues, et évalue comment le **niveau d'entretien** des pucerons par les fourmis affecte les différents ennemis naturels. Au cours de cette expérience, nous voulons également vérifier la présence sur le terrain au sein des colonies de pucerons entretenues par les fourmis du prédateur furtif *A. aphidimyza*. Ce chapitre s'inscrit dans l'étude des facteurs

influençant les coûts et bénéfices perçus d'une relation de mutualisme, ainsi que dans l'étude d'organismes adaptés à l'exploitation du mutualisme.

Enfin, le **troisième chapitre** pose l'hypothèse que le **prédateur furtif**, *A. aphidimyza* est apte à se maintenir au sein des colonies de pucerons entretenues par les fourmis contrairement à un **prédateur actif**. Le comportement de prédation d'*A. aphidimyza*, ne déclenchant pas de réaction défensive chez les pucerons, associé à ses mouvements lents, laisse supposer que ce prédateur serait exempt d'attaque de la part des fourmis. Cependant, afin de différencier l'effet du **mouvement** sur l'**agressivité des fourmis**, nous posons également l'hypothèse qu'un prédateur actif rendu immobile, contrairement à un mobile ne sera pas agressé par les fourmis. Ce chapitre s'inscrit dans l'étude d'organismes adaptés à l'exploitation du mutualisme.

## 6) Glossaire

**Assemblage fonctionnel**: ensemble d'espèces qui partagent au moins une caractéristique commune. Dans cette étude, il s'agit d'un comportement de prédation similaire.

**Communauté**: assemblage d'organismes qui sont associé au sein d'un environnement commun et qui interagissent les uns avec les autres au sein de relations auto-régulante et auto-soutenante (d'après Hickman *et al.* 1984).

**Guilde**: ensemble des taxa d'une communauté qui utilisent des ressources similaires (nourriture ou espace) et qui peuvent rentrer en compétition les uns avec les autres, indifféremment des différentes techniques utilisées pour acquérir les ressources (d'après Polis *et al.* 1989).

**Indice d'entretien**: paramètre indiquant l'intensité d'entretien des fourmis et qui est indépendant de la taille de la colonie de pucerons. Cet indice est égal au nombre de pucerons divisé par le nombre de fourmis. Par conséquent, plus cet indice est petit et plus les soins reçus par les pucerons sont importants. L'indice d'entretien est aussi appelé ratio de densité de pucerons par fourmi (d'après Sakata 1999 et Fischer *et al.* 2002).

**Mutualisme:** interaction entre des espèces qui est bénéfique pour chacun des protagonistes (d'après Boucher *et al.* 1982).

**Prédation furtive:** type de prédation où le prédateur vit au sein des colonies de proies qu'il exploite et ne provoque pas ou peu de réactions défensives chez ces dernières (d'après Lucas et Brodeur 2001).

**Prédation intragilde** (intraguild predation ou IGP): événement de prédation où le membre d'une guilda consomme un autre membre de cette même guilda (d'après Lucas 2005).

**Trophobionte :** insecte qui fournit du miellat aux fourmis (d'après Wilson et Holldöbler 1990).

**Zone libre d'ennemi** (enemy free space) : mode de vie qui réduit ou élimine la vulnérabilité d'une espèce face à une ou plusieurs espèces d'ennemis naturels. Par définition, les espèces qui coexistent et survivent au sein d'une communauté ont trouvé suffisamment de zones libre d'ennemi pour supporter leurs populations (d'après Jeffries et Lawton 1984).

## CHAPITRE 1

### LE MUTUALISME FOURMIS-PUCERONS, QUELS FACTEURS DÉTERMINENT LE NIVEAU D'ENTRETIEN DES FOURMIS EN MILIEU NATUREL ?

Benoit Guénard, André Francoeur et Éric Lucas.

## Résumé

Les fourmis ont développé des relations de mutualisme avec des organismes aussi variés que des bactéries, des plantes, des champignons ou encore des insectes. Parmi ceux-ci, l'ordre des Homoptères, et plus particulièrement les pucerons, sont connus pour offrir une source de nourriture grâce au miellat en échange de bénéfices variés tel que la protection contre les ennemis naturels ou l'augmentation du taux de reproduction. Cependant, un certain nombre de coûts reliés à cette relation ont pu être mis en évidence pour les pucerons. Chez les fourmis, le trade-off coûts bénéfices apparaît moins clairement et une étude des facteurs influençant leur présence et leur abondance apparaît alors nécessaire. L'hypothèse que le niveau d'entretien des colonies de pucerons par les fourmis est dépendant du nombre de pucerons, de la distance entre la colonie et le nid et de la date est alors posée. Le suivi de 5 espèces de pucerons associées aux fourmis en milieu naturel a été réalisé sur une période de trois mois. Il apparaît alors que l'indice d'entretien diffère entre les différentes espèces de pucerons. Le nombre de pucerons présents au sein des populations et la période semblent être les facteurs principaux du recrutement des fourmis que l'on rencontre au sein des colonies aphidiennes. Ces deux facteurs sont parfois corrélés entre eux, les populations de pucerons ayant tendance à augmenter pendant la saison. L'effet de la distance, mis en évidence par certaines études précédentes, s'avère plus discutable. Dans le cas présent, l'augmentation de la distance entre la colonie de pucerons et la fourmilière semble être un facteur affectant négativement le nombre de fourmis uniquement dans le cas de l'espèce de pucerons qui est la moins bien entretenue. L'exploitation par les fourmis des colonies de pucerons ne semble donc pas être aléatoire, mais l'expression de certains facteurs.

**Mots-clés :** mutualisme fourmis pucerons, trade-off coûts-bénéfices, hiérarchie d'entretien, relation taille-dépendance.

## Introduction

Les fourmis ont développé de nombreuses relations de mutualisme avec des organismes aussi variés que des bactéries, des plantes, des champignons ou d'autres insectes (Beattie 1985, Hölldobler et Wilson 1990, Passera et Aron 2005). La relation de mutualisme avec les pucerons (Homoptera) est l'une des plus étudiées. Les fourmis récoltent une sécrétion riche en glucides, produite par le puceron, appelé miellat, en échange de laquelle elles fournissent différents services aux pucerons. Bien que la protection des pucerons contre divers ennemis naturels soit reconnue comme le bénéfice majeur (Way 1963, Stadler et Dixon 2005), il existe également une influence directe des fourmis sur la reproduction des pucerons (El-Ziady et Kennedy 1956, Stadler et Dixon 1999, Stadler *et al.* 2002). Cependant, seul un quart des espèces de pucerons sont généralement retrouvées au sein de mutualisme avec les fourmis (Bristow 1991). Cela est dû au fait qu'il existe des coûts associés au mutualisme comme la compétition interspécifique, l'adaptation physiologique, la dépendance spatiale et temporelle aux fourmis, la prédation par les fourmis et par certains ennemis naturels spécialisés (Stadler et Dixon 2005).

Si les relations de coûts bénéfiques entre fourmis et pucerons sont complexes, les facteurs internes et externes qui influencent ce mutualisme ne le sont pas moins. Ainsi, pour la fourmi, le nombre d'individus que l'on retrouve au sein d'une colonie de pucerons varie en fonction de plusieurs facteurs. Tout d'abord, on peut distinguer des facteurs propres aux fourmis elles-mêmes. Il existe une variation saisonnière dans le nombre de fourmis qui entretiennent les colonies de pucerons (Addicott 1979). La présence de couvain et plus spécifiquement de couvain royal, ainsi que la présence de reproducteurs adultes, modifie également les besoins en glucides et protéines des fourmis (Banks et Macaulay 1967, Fischer *et al.* 2001). Une plus forte mobilisation d'ouvrières sur les sources de sucrose est alors observée lorsque la colonie comprend du couvain au sein du nid (Portha *et al.* 2002). Quelques études ont également mesuré l'impact de la distance entre la fourmilière et la colonie de pucerons. Cependant, les résultats observés sont parfois contradictoires, certaines études démontrant un effet de

la distance (Wimp et Whitham 2001), alors que d'autres ne trouvent aucun effet pour ce facteur (Crutsinger et Sanders 2005). Les conditions météorologiques peuvent également affecter le fourragement des fourmis sur les colonies de pucerons (Fischer *et al.* 2001).

Le nombre de fourmis que l'on retrouve au sein des colonies aphidiennes est aussi affecté par des facteurs liés aux pucerons exploités. Pour une même espèce de puceron, il existe une densité dépendance entre le nombre de pucerons et le nombre de fourmis que l'on retrouve (Addicott 1979, Breton et Addicott 1992a, Sakata 1999, Renault *et al.* 2005, Crutsinger et Sanders 2005, Devigne et Detrain 2005). Cependant, en observant le nombre de fourmis par puceron, Breton et Addicott (1992a) ont montré que cet indice était plus fort chez les petites populations de pucerons que chez les grandes populations. L'âge des individus composant la colonie de pucerons influence aussi la présence des fourmis. Ainsi, les colonies composées de pucerons de jeune stade, produisant une quantité moindre de miellat par individu, possèdent alors un indice d'entretien par les fourmis supérieur aux colonies composées de pucerons plus âgés (Fischer *et al.* 2002). Il semble également que la qualité de la plante hôte modifie la production de miellat par les pucerons, influençant alors le recrutement des fourmis (Breton et Addicott 1992b).

La qualité et la quantité du miellat produit par les pucerons sont très importants dans la régulation du fourragement des fourmis sur une colonie aphidienne (Völkl *et al.* 1999, Woodring *et al.* 2004). Ces différences semblent alors reposer sur la valeur du miellat produit par les pucerons, en fonction de la quantité produite mais aussi de la qualité de celui-ci, avec une préférence des fourmis pour certains composés comme le tréhalose ou le mélézitose. Certaines espèces seront alors préférées à d'autres. Il existe ainsi des variations dans le nombre de fourmis ou dans le niveau d'entretien d'une colonie de pucerons en fonction de l'espèce entretenue (Fischer *et al.* 2001).

Au cours de cette étude, nous avons mesuré sur le terrain différentes variables portant sur cinq espèces de pucerons associées à la fourmi *Lasius niger* L. Nous

allons alors tenté de mettre en évidence quels facteurs influencent le nombre de fourmis que l'on retrouve au sein des colonies aphidiennes sur le terrain. 1) Tout comme dans l'étude de Fischer *et al.* (2001), nous nous attendons à retrouver une hiérarchisation de l'entretien entre les différentes espèces de pucerons entretenues par les fourmis. Certaines espèces devraient alors être entretenues plus intensivement que d'autres. Le calcul d'un ratio de densité du nombre de pucerons par fourmi que nous appellerons par la suite « indice d'entretien » nous permettra de montrer la préférence des fourmis (Sakata 1999, Fischer *et al.*, 2002). 2) Nous pensons également retrouver un effet de densité dépendance entre le nombre de fourmis retrouvées à entretenir les colonies et le nombre de pucerons présents au sein des colonies : le nombre de fourmis augmentant en fonction de l'augmentation du nombre de pucerons. 3) Enfin, nous pensons que la distance entre le nid et les colonies entretenues devraient également influencer le nombre de fourmis qui entretiennent les colonies de pucerons. Plus la distance séparant le nid à la colonie de pucerons sera grande et plus le nombre de fourmis exploitant la colonie devrait être faible.

### **Matériel et méthodes**

#### *Site d'étude, observation et identification des individus :*

Les observations ont été menées pendant l'été 2004 au sein du parc du Mont Saint-Bruno (Québec), dans un verger abandonné depuis 1998. Aucun pesticide n'y a été appliqué depuis au moins 5 ans. La composition végétale ressemble donc à une structure de type prairie avec quelques arbres matures clairsemés, ainsi que quelques repousses de jeunes arbres sur les lisières de la forêt avoisinante. Plusieurs espèces de plantes ont été suivies afin de trouver des colonies de pucerons entretenues par les fourmis sur pommier, poirier, asclépiade, chardon et peuplier. Les pommiers et poiriers étaient pour la plupart des arbres âgés de plusieurs dizaines d'années dont la taille dépassait généralement les 4 mètres. Les peupliers étaient de jeunes pousses ne

dépassant pas 1,50 mètres et dont les repousses provenaient sans doute de la forêt avoisinante. Les asclépiades et chardons, plantes herbacées se retrouvaient dans les parties herbeuses essentiellement constituées de Graminées. Ces plantes avaient une taille comprise entre 0,6 et 1,5 mètres.

Du 1<sup>er</sup> juin au 31 août, avec une fréquence de deux semaines, les colonies de pucerons entretenues par les fourmis étaient inspectées. Lorsqu'une colonie était découverte, celle-ci était identifiée à l'aide d'un ruban rouge pour permettre son suivi au cours des prochains relevés et un numéro lui était attribué. Pendant cette période, toutes les deux semaines, une centaine de sites, choisis aléatoirement, étaient inspectés. Au début de l'expérience, cependant, ce nombre ne fût pas atteint à cause de la rareté des colonies de pucerons. Au début de chaque nouveau relevé, les sites déjà découverts précédemment étaient inspectés en premier, puis lorsque certaines colonies de pucerons avaient disparu, de nouveaux sites étaient recherchés afin de conserver un nombre approximatif de 100 colonies étudiées. Pour chaque relevé, le nombre de fourmis se trouvant sur la colonie de pucerons ou dans sa proximité immédiate (environ 10 cm autour) était estimé visuellement. Ensuite, une approximation du nombre de pucerons pour chacune des espèces présentes était faite. Les plantes hôtes ainsi que la date pour chacun des relevés étaient notées. Lorsque la fourmilière était localisée, la distance séparant celle-ci de la colonie de pucerons était mesurée. Cette mesure incluait également la distance parcourue par les fourmis sur la plante jusqu'à la colonie de pucerons.

L'identification des espèces de fourmis a été réalisée par le Dr André Francoeur de l'Université du Québec à Chicoutimi et l'identification des pucerons par le Dr Conrad Cloutier de l'Université Laval.

#### *Traitement des données et analyses statistiques :*

Pour la majorité des sites recensés, seule une espèce de pucerons fût retrouvée sur la plante hôte. Cependant, dans le cas de l'asclépiade, il est arrivé que deux espèces soient trouvés en présence de fourmis. Les populations de ces deux espèces

étant intimement mêlées, nous avons considéré que pour chaque espèce de pucerons était inféodé le nombre de fourmis correspondant au pourcentage de l'espèce considérée sur l'ensemble des deux populations. Soit  $F$  le nombre de fourmis,  $N1$  le nombre d'individus de l'espèce 1 de pucerons et  $N2$  de l'espèce 2, alors  $F1$  correspondant au nombre de fourmis inféodées de l'espèce 1 est  $F1 = F * N1 / (N1 + N2)$ . Ce traitement est possible car au sein des colonies mixtes, le niveau d'entretien des deux espèces est similaire à celui de l'espèce « préférée » (Fischer *et al.* 2001).

Dans un premier temps, nous avons comparé les tailles des populations entre les différentes espèces de pucerons à l'aide d'analyse de variance. Nous avons ensuite calculé l'indice d'entretien par les fourmis pour chaque espèce de puceron. Cet indice représente le nombre de pucerons divisés par le nombre de fourmis et fournit un indice sur le niveau d'entretien des pucerons par les fourmis. Cet indice (où son inverse) a été utilisé à plusieurs reprises et se base sur le fait que le nombre de fourmis présentes suit une relation linéaire positive avec le nombre de pucerons (Addicott 1979, Breton et Addicott 1992, Fischer *et al.* 2001, 2002, Sakata 1999). En comparant les niveaux moyens d'entretien entre les différentes espèces à l'aide d'une analyse de variance, nous avons déterminé la préférence des fourmis pour les différentes espèces.

Afin de vérifier l'existence d'une corrélation entre le nombre de pucerons et l'indice d'entretien, nous avons dans un premier temps vérifié la normalité des valeurs. Au besoin, les valeurs étaient transformées en absence de normalité. Par la suite, une corrélation a été réalisée entre le nombre de pucerons et l'indice d'entretien.

Afin de déterminer quels facteurs déterminent le nombre de fourmis que l'on retrouve au sein des colonies de pucerons, nous avons réalisé des régressions multiples en Stepwise pour chaque espèce de pucerons retrouvée portant sur les variables suivantes : nombre de pucerons, date et distance. Dans un premier temps nous nous sommes assurés de l'indépendance des variables. Si des interactions entre deux variables étaient effectives, nous avons intégré cette dernière dans le modèle

final. Pour chaque espèce de puceron, nous avons donc évalué les interactions entre le nombre de pucerons et la date. Pour la date, nous avons considéré que l'unité de base était le jour. Le premier relevé en date du 8 juin est donc le jour 1, puis le dernier relevé du 31 août est le jour 85. Nous avons aussi évalué les interactions entre le nombre de pucerons et la distance. La distance étant fixe dans le temps, le calcul de l'interaction avec la période n'est pas nécessaire.

### Résultats

Au cours de cette étude, six espèces de pucerons réparties sur cinq plantes différentes ont été retrouvées en présence de fourmis. Il s'agit d'*Aphis pomi* de Geer, *Aphis gossypii* Glover, *Aphis nerii* Boyer de Fonscolombe, *Brachycaudus* sp., *Chaitophorus* sp. et *Chaitophorus* sp. (cf. *populicola* Thomas) (Tab 1). L'ensemble de ces colonies a été retrouvé associées avec la fourmi *L. niger*. Le puceron *Chaitophorus* sp. (cf. *populicola*) ne sera pas considéré dans les résultats étant donné le faible nombre de sites où il a été retrouvé.

#### *Nombre moyen de pucerons en fonction de l'espèce de puceron*

L'espèce qui présente le nombre moyen de pucerons le plus élevé au sein des colonies est *Brachycaudus* sp. avec  $597 \pm 40,5$  individus (Fig. 1). C'est ensuite *A. nerii* qui a le plus d'individus avec  $297,6 \pm 32,2$ , puis *A. gossypii* avec  $182,6 \pm 17,2$  individus et enfin, *A. pomi* et *Chaitophorus* sp. qui ont des niveaux de population similaire avec respectivement  $71,9 \pm 9,4$  et  $50,9 \pm 40,1$  individus.

#### *Indice d'entretien moyen en fonction de l'espèce de puceron*

Les indices d'entretien moyen ont été calculés pour chacune des espèces (Fig. 2). L'espèce qui présente l'indice d'entretien le plus faible est *A. pomi* avec  $9,35 \pm 1$  pucerons par fourmi. *Chaitophorus* sp. et *Brachycaudus* sp. ont un indice d'entretien

similaire avec respectivement  $14,45 \pm 5$  et  $15,75 \pm 8,7$  pucerons par fourmi. L'indice d'entretien d'*A. gossypii*, avec  $16,26 \pm 1,8$  pucerons par fourmi, est similaire à ces deux espèces, mais diffère d'*A. pomi*. Enfin l'indice d'entretien d'*A. nerii* se distingue des autres espèces, le nombre moyen étant de  $36,11 \pm 3,3$  pucerons par fourmi. Nous pouvons décrire une préférence du type *Aphis pomi*  $\geq$  *Chaitophorus* sp., *Brachycaudus* sp.  $\geq$  *Aphis gossypii*  $>$  *Aphis nerii*

#### *Effet du nombre de pucerons sur l'indice d'entretien*

Pour l'ensemble des espèces testées, il existe une corrélation entre le nombre de pucerons et l'indice d'entretien ( $r^2 \geq 0.25$ ,  $P < 0.05$ ) (Tab. 2), plus le nombre de pucerons que comporte une colonie de pucerons est important et plus l'indice d'entretien des fourmis est élevé.

#### *Effet du nombre de pucerons, de la période et de la distance sur le nombre moyen de fourmis*

Avant de réaliser la régression multiple en Stepwise, il faut vérifier si en fonction de l'espèce étudiée, il n'existe pas de corrélation entre les différents facteurs à l'étude. La distance et la période sont deux facteurs indépendants l'un de l'autre. Il faut cependant tester la corrélation entre le nombre de pucerons et la période, ainsi qu'entre le nombre de pucerons et la distance.

#### Corrélation entre le nombre de pucerons et la période

Il existe une corrélation entre le nombre de pucerons et la période chez deux espèces : *A. pomi* ( $df=406$ ,  $r^2=0.12$ ,  $P < 0.0001$ ) et *Chaitophorus* sp. ( $df=14$ ,  $r^2=0.27$ ,  $P=0.045$ ) (Tab. 3). Les nombres de pucerons moyens sont alors plus élevés chez ces deux espèces en fin de saison qu'à son début. L'interaction entre ces deux facteurs étant effective, elle sera donc à considérer pour ces espèces dans le modèle général de la régression multiple.

### Corrélation entre le nombre de pucerons et la distance

Le nombre de mesures avec *Brachycaudus* sp. étant insuffisante ( $n=4$ ), la corrélation n'a pas été réalisée. Seule l'espèce *A. nerii* présente une corrélation entre le nombre de pucerons et la distance ( $df=20$ ,  $r^2=0.19$ ,  $P=0.05$ ) (Tab 4). Le nombre moyen de pucerons diminue alors avec la distance qui sépare la colonie de pucerons entretenue de la fourmilière. L'interaction entre ces deux facteurs sera donc à considérer pour cette espèce dans le modèle général de la régression multiple.

### Régression multiple au pas à pas

Pour *A. gossypii*, il ressort que deux facteurs influencent le nombre de fourmis que l'on retrouve sur les colonies, il s'agit du nombre de pucerons ( $df=121$ ,  $r^2=0.68$ ,  $P<0.0001$ ) et de la période de l'année ( $df=121$ ,  $r^2=0.70$ ,  $P=0.02$ ). La distance n'intervient pas dans le nombre de fourmis retrouvées (Tab 5).

Pour *A. nerii*, trois facteurs expliquent le nombre de fourmis que l'on retrouve au sein des colonies de pucerons entretenues, il s'agit de la période de l'année ( $Df=18$ ,  $R^2=0.41$ ,  $P=0.002$ ) puis du nombre de pucerons ( $df=18$ ,  $r^2=0.66$ ,  $P=0.002$ ) et enfin de la distance ( $df=18$ ,  $r^2=0.70$ ,  $P=0.15$ ). L'augmentation de la distance, tout comme l'avancement dans la saison, diminue le nombre de fourmis que l'on retrouve au sein des colonies. À l'inverse, l'augmentation du nombre de pucerons est suivie par une augmentation du nombre de fourmis.

Pour *A. pomi*, il ressort que l'interaction entre la période et le nombre de puceron est le facteur qui explique le nombre de fourmis que l'on retrouve sur les colonies de pucerons ( $df=144$ ,  $r^2=0.54$ ,  $P<0,0001$ ). La distance n'a pas d'effet sur le nombre de fourmis.

Pour *Brachycaudus* sp., il ressort que le nombre de pucerons est le facteur principal expliquant le nombre de fourmis que l'on retrouve sur les colonies de pucerons ( $df=20$ ,  $r^2=0.39$ ,  $P=0.002$ ). La distance et la période n'interviennent pas dans le nombre de fourmis retrouvées.

Pour *Chaitophorus* sp., il ressort que l'interaction entre la période et le nombre de puceron est le facteur qui explique le nombre de fourmis que l'on retrouve sur les colonies de pucerons ( $df=13$ ,  $r^2=0.66$ ,  $P=0.005$ ).

### Discussion

Au cours de cette étude, la fourmi *L. niger* a maintenu une relation de mutualisme avec six espèces de pucerons différentes, distribuées sur les parties supérieures de cinq plantes différentes.

Les densités de populations des différentes espèces sont différentes. On remarque que les colonies de *Brachycaudus* sp. sont les plus abondantes, suivies de celles d'*A. nerii*, puis d'*A. gossypii* et enfin d'*A. pomi* et *Chaitophorus* sp. qui présentent toutes deux des densités similaires. Il est alors intéressant de comparer les densités de populations rencontrées avec leur indice d'entretien respectif par les fourmis. L'indice d'entretien peut être perçu comme un indice présentant la préférence des fourmis pour les différentes espèces entretenues (Fischer *et al.* 2001, Woodring *et al.* 2004). Conformément à notre hypothèse, trois espèces présentent des niveaux d'entretien similaires et supérieurs aux autres: *A. pomi*, *Chaitophorus* sp. et *Brachycaudus* sp.; *Aphis gossypii* possède un indice d'entretien similaire aux deux dernières espèces, mais différent d'*A. pomi*. Enfin, *A. nerii* possède l'indice d'entretien le plus faible. Plusieurs études ont montré que l'indice d'entretien ou préférence des fourmis pour une espèce de puceron était lié à la composition et la quantité du miellat produit par une espèce de puceron (Völkl *et al.* 1999, Fischer *et al.* 2001, Fischer et Shingleton 2001, Woodring *et al.* 2004). Bien que nous n'ayons pas mesuré les quantités et les compositions des miellats produits par les différentes espèces, nous pensons que le miellat est également le facteur déterminant la préférence. Dans cette étude, les différences qui apparaissent au niveau de l'entretien par les fourmis ne semblent pas être liées à la densité des populations de pucerons étudiées. En effet, *Brachycaudus* sp. qui présente la densité de population la plus

élevée est l'espèce qui présente l'un des plus faibles indices d'entretien. À l'inverse, *A. nerii* qui possède une densité de pucerons élevée est l'espèce avec l'indice d'entretien le plus fort. Rappelons qu'un indice d'entretien faible correspond à une protection plus importante par les fourmis. *Aphis pomi* et *Chaitophorus* sp. qui possèdent les densités de populations les plus faibles sont pourtant parmi les trois espèces préférées par les fourmis.

Pour l'ensemble des espèces à l'étude, l'indice d'entretien s'élève proportionnellement avec le nombre de pucerons que contient la colonie. L'augmentation du nombre de pucerons dans la colonie n'est donc pas suivie d'une augmentation proportionnellement identique du nombre de fourmis, ce qui se traduirait alors par un indice d'entretien stable. Toutes les espèces montrant cette tendance, cela semble donc être relié à une croissance plus rapide des populations de pucerons, par rapport au nombre de fourmis allouées. De manière générale, les petites colonies de pucerons ont un indice d'entretien plus faible que les colonies de grande taille et devraient donc bénéficier davantage du mutualisme avec les fourmis; c'est ce qui a été démontré par Addicott (1979) et Breton et Addicott (1992).

Pour une même espèce de puceron, plusieurs facteurs affectent le nombre de fourmis que l'on rencontre dans l'entretien des pucerons. Ainsi, au cours de notre étude, le nombre de pucerons et la période de la saison semblent être les facteurs prépondérants dans le recrutement du nombre de fourmis que l'on retrouve au sein des colonies de pucerons. Ces résultats rejoignent alors ceux obtenus par d'autres études réalisées précédemment (Addicott 1979, Breton et Addicott 1992a, Sakata 1999, Renault *et al.* 2005, Crutsinger et Sanders 2005, Devigne et Detrain 2005).

Pour toutes les espèces étudiées, le nombre de pucerons est l'un des facteurs prépondérant dans le nombre de fourmis que l'on retrouve au niveau de l'entretien. Les colonies de pucerons possédant une population plus importante attireront plus de fourmis au sein de la relation de mutualisme, la quantité de miellat à collecter étant alors plus importante (Fisher et Shingleton 2001, Fischer *et al.* 2002, Mailleux *et al.* 2003). Cependant, malgré un nombre de fourmis plus important sur les grandes

colonies, l'indice moyen d'entretien est quant à lui plus fort, ce qui signifie alors pour l'espèce de puceron entretenue une diminution du bénéfice obtenu des fourmis, comme par exemple une protection plus faible contre les ennemis naturels (Breton et Addicott 1992) et un nombre moyen de stimulations directes par les fourmis réduit (Banks et Nixon 1958). Pour les pucerons *Chaitophorus* sp. et *A. pomi*, l'interaction des deux facteurs que sont le nombre de pucerons et la période affecte positivement le nombre de fourmis retrouvées au sein des colonies. Il faut alors noter qu'il existe chez ces espèces une augmentation du nombre moyen de pucerons par colonie au cours de la saison. L'effet du nombre de pucerons sur le recrutement des fourmis est bien connu (Addicott 1979, Breton et Addicott 1992a, Sakata 1999, Renault *et al.* 2005, Crutsinger et Sanders 2005, Devigne et Detrain 2005) et l'augmentation de la population de pucerons correspond alors à une augmentation du volume de miellat disponible pour les fourmis (Fisher et Shingleton 2001, Fischer *et al.* 2002, Mailleux *et al.* 2003). La réponse des fourmis se traduit alors par un nombre plus important d'ouvrières fourrageant sur les colonies.

La période influence également le nombre de fourmis. Ainsi chez *A. nerii*, alors que le nombre de pucerons reste constant au cours de la saison au sein des colonies, le nombre de fourmis les entretenant diminue, les colonies étant plus exploitées au mois de juillet qu'au mois d'août. La période de l'année a un effet négatif sur le nombre de fourmis, indépendamment du nombre de pucerons. Deux hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer ce phénomène. Premièrement, le nombre de fourmis diminue à cause d'une modification des besoins des fourmis en fin de saison, suite à la fin de la croissance du couvain ou après l'essaimage des reproducteurs (Banks et Macaulay 1967, Fischer *et al.* 2001). Cependant, étant donné que l'espèce de fourmi suivie, *L. niger*, est la même au sein des diverses relations de mutualisme et occupant un même milieu, cette observation aurait dû être faite sur l'ensemble des espèces de pucerons. Une deuxième hypothèse peut alors être posée. *Aphis nerii* est l'espèce dont l'indice d'entretien par les fourmis est le plus fort et donc l'espèce la moins préférée par les fourmis. On peut alors suggérer que les

fourmis trouvant des sources de glucides plus riches et plus attractives que celles perçues de l'entretien d'*A. nerii* préféreront exploiter d'autres ressources. Par exemple, l'entretien pour des espèces comme *A. gossypii*, également présente sur asclépiade et dont certaines colonies ont pu être retrouvées à proximité d'*A. nerii*, dont l'indice moyen d'entretien est plus faible auront peut être la préférence des fourmis. Des cas de compétitions indirects où les fourmis orientaient leur entretien vers une espèce plutôt qu'une autre ont déjà été observés (Sakata 1999, Fischer *et al.* 2001). Des effets de la période sont également retrouvés chez *A. gossypii*, cependant, dans ce cas, l'avancement de la saison semble alors se traduire par une augmentation du nombre de fourmis sur les colonies de pucerons, sans que cela soit lié à une augmentation du nombre de pucerons.

L'effet négatif de la distance sur le nombre de fourmis est perceptible uniquement chez *A. nerii* sur les 5 espèces étudiées. De manière générale, ces résultats rejoignent ceux de Crutsinger et Sanders (2005) sur l'absence de réponse des fourmis face à la distance, contrairement à d'autres études (Wimp et Whitham 2001). Ces résultats contradictoires soulèvent alors plusieurs questions. En effet, la distance n'ayant un impact que pour une seule espèce, cette réponse est-elle alors modulée par la distance parcourue, les plus grandes distances favorisant alors des niveaux d'entretien différents? Nos résultats laissent penser que non. Dans le cas d'*A. nerii*, la distance moyenne parcourue est relativement faible avec 2,6 m et dont les extrêmes s'étalent de 1 à 4 m. Cependant, les colonies d'espèces comme *A. pomi* et *A. gossypii* sont en moyenne séparées des nids des fourmis de 5,6 et 3,7 m, avec un maximum de 9 mètres et ne sont pas affectés par l'effet de la distance sur le recrutement des fourmis. Pour Wimp et Whitham (2001), les distances parcourues par la fourmi *Formica propinqua* Creighton étaient alors comprises entre 1 et 15 m sur 15 sites autour d'un seul nid. La baisse du nombre de fourmis était également associée à une baisse du nombre de pucerons à mesure que la distance augmentait. Les fourmis issues d'un même nid ont alors le choix entre plusieurs colonies d'une même espèce de pucerons, orientant alors préférentiellement leur entretien vers les colonies les plus

proches. Il a été montré que la distance peut être perçue comme un facteur augmentant les risques de prédation ou de rencontre avec un prédateur potentiel ou de compétiteur potentiel comme des fourmis issues d'un autre nid. Pendant le fourragement, les fourmis évaluent alors les coûts-bénéfices d'une ressource afin d'optimiser les gains et de limiter les pertes et favorisent alors la ressource dont le bénéfice global est le plus important (Passera et Aron 2005). Dans l'étude de Crutsinger et Sanders (2005), la fourmi *Formica obscuripes* Forel ne montre pas de différence dans le nombre de fourmis allouées pour des distances s'espçant de 1 à 7 m (Comm. Pers. Crutsinger). Il nous semble alors que la distance peut être un facteur important lorsque la fourmilière a le choix entre des sources multiples de nourriture, et aura alors tendance à sélectionner les sites les moins dangereux. Ce qui va dans le sens de la baisse d'entretien d'*A. nerii*, qui semble être une ressource moins bénéfique pour les fourmis que les autres espèces de pucerons. À l'inverse, *A. pomi* qui est l'espèce dont les distances moyennes parcourues sont les plus importantes, est également celle qui semble être préférée par les fourmis. L'effet de la distance serait donc à mettre en relation directe avec la préférence des fourmis pour une espèce de puceron donnée.

Il est également important de prendre en considération l'espèce de fourmi étudiée, si l'on s'intéresse à l'effet de la distance. En effet, chez les espèces de fourmis polymorphiques, il existe une corrélation entre la distance parcourue pour fourrager et la taille de la tête, ainsi que le poids total de la fourmi. Plus la distance parcourue est importante, et plus la taille moyenne des ouvrières est importante. Ce cas de figure a été observé chez des *Formica* du groupe *rufa*, dont fait parti *F. propinqua* (Jurgensen *et al.* 2005) pour des distances allant de 1 à 16 m (Woodring *et al.* 2004). On peut donc penser que pour une quantité de nourriture similaire, les fourmis fourrageant sur une zone éloignée seront moins nombreuses que celles qui fourragent à une distance plus proche du nid. Cela explique peut être les données observées par Wimp et Whitham (2001) où les fourmis sont affectées par la distance qui séparent le nid de la colonie de pucerons. L'utilisation du nombre de fourmis

comme indicateur révèle alors une baisse de l'entretien des pucerons, mais pas nécessairement d'une baisse de leur exploitation.

En conclusion, le nombre de fourmis que l'on rencontre au sein des colonies de pucerons semble être déterminé par plusieurs facteurs dont les principaux sont l'espèce de puceron entretenue, la densité de population de pucerons et la période de l'année. L'effet de la distance semble être plus complexe et des études approfondies sur ce sujet mériteraient alors d'être réalisées. Cependant, si différents facteurs interviennent et s'opposent parfois les uns aux autres, ils ne sont que l'expression de contraintes s'appliquant aux fourmis, induisant alors que contrairement à l'idée trop rapidement adoptée, il pourrait également avoir des coûts d'entretien des colonies de pucerons pour les fourmis. Coûts qui passent généralement pour faibles dans les études du mutualisme fourmis-pucerons (Bristow 1991, Stadler et Dixon 2005). Il serait également intéressant de l'étudier dans le cas des effets de la croissance d'une colonie de fourmis sur l'entretien des pucerons. En effet, l'âge d'une colonie, mais également sa production en nouveaux individus reproducteurs et non reproducteurs doivent influencer son activité de fourragement et donc les relations mises en places avec les divers trophobiontes.

Espèce de puceron	Plante hôte	Nombre de relevés	Période de présence
<i>Aphis pomi</i>	Pommier et poirier	407 (384 + 23)	8 juin au 31 août
<i>Aphis gossypii</i>	Asclépiade	122	14 juillet au 31 août
<i>Aphis nerii</i>	Asclépiade	35	27 juillet au 31 août
<i>Brachycaudus</i> sp.	Chardon	22	30 juin au 31 août
<i>Chaitophorus</i> sp.	Peuplier	15	8 juin au 31 août
<i>Chaitophorus</i> sp. (cf. <i>populicola</i> )	Peuplier	5	15 juin au 31 août

Tab 1.1 : Espèces, plantes hôtes, nombre de sites et périodes de présence des différents pucerons étudiés.

Espèce de pucerons	df	$r^2$	Valeur de $P$	Equation
<i>A. nerii</i>	34	0,38	<0,0001	$Y = 2,01X + 0,09$
<i>A. pomi</i>	406	0,43	<0,0001	$Y = 5,78X + 0,05$
<i>A. gossypii</i>	121	0,37	<0,0001	$Y = 9,12X + 0,02$
<i>Chaitophorus</i> sp.	14	0,52	<b>0,0025</b>	$Y = 6,36X + 0,16$
<i>Brachycaudus</i> sp.	21	0,25	<b>0,019</b>	$Y = 12,21X + 0,01$

Tab 1.2: Effet du nombre de pucerons sur l'indice d'entretien des fourmis. Dans les équations, Y représente l'indice d'entretien et X la densité de pucerons.

Espèce de pucerons	df	$r^2$	Valeur de $P$
<i>A. nerii</i>	34	0,04	0,21
<i>A. pomi</i>	406	0,12	<0,0001
<i>A. gossypii</i>	121	0,004	0,48
<i>Chaitophorus</i> sp.	14	0,27	<b>0,045</b>
<i>Brachycaudus</i> sp.	21	0,16	0,07

Tab 1.3: Effet de la date sur le nombre de fourmis retrouvées au sein des colonies des différentes espèces de pucerons étudiées. Les valeurs significatives apparaissent en gras.

Espèce de pucerons	df	$r^2$	Valeur de P
<i>A. nerii</i>	20	0,19	<b>0,05</b>
<i>A. pomi</i>	144	0,02	0,08
<i>A. gossypii</i>	73	0,007	0,46
<i>Chaitophorus</i> sp.	14	0,11	0,22

Tab 1.4: Effet de la distance sur le nombre de fourmis retrouvées au sein des colonies des différentes espèces de pucerons étudiées.

Espèce de puceron	Facteurs	Seq SS	$r^2$	Cp	P
<i>A. nerii</i>	Log Nombre de pucerons	5,69	0,66	4,34	<b>0,002</b>
	Distance	0,89	0,70	4,09	0,15
	Date	9,19	0,41	16,71	<b>0,002</b>
	Log Nombre de pucerons * Distance	/	/	/	0,31
<i>A. pomi</i>	Log Nombre de pucerons	/	/	/	<b>&lt;0,0001</b>
	Distance	/	/	/	0,59
	Date	/	/	/	<b>0,0002</b>
	Log Nombre de pucerons * Date	77,99	0,54	3,29	<b>&lt;0,0001</b>
<i>A. gossypii</i>	Log Nombre de pucerons	58,55	0,68	6,40	<b>&lt;0,0001</b>
	Distance	/	/	/	0,60
	Date	2,17	0,70	2,28	<b>0,02</b>
<i>Chaitophorus</i> sp.	Log Nombre de pucerons	/	/	/	<b>0,01</b>
	Distance	/	/	/	0,59
	Date	/	/	/	<b>0,01</b>
	Log Nombre de pucerons * Date	6,29	0,66	3,31	<b>0,005</b>
<i>Brachycaudus</i> sp.	Log Nombre de pucerons	13,51	0,39	1,81	<b>0,002</b>
	Date	/	/	/	0,38

Tab 1.5: Tableau de régression multiple sur différentes variables influençant le nombre de fourmis que l'on retrouve au sein des colonies de pucerons .

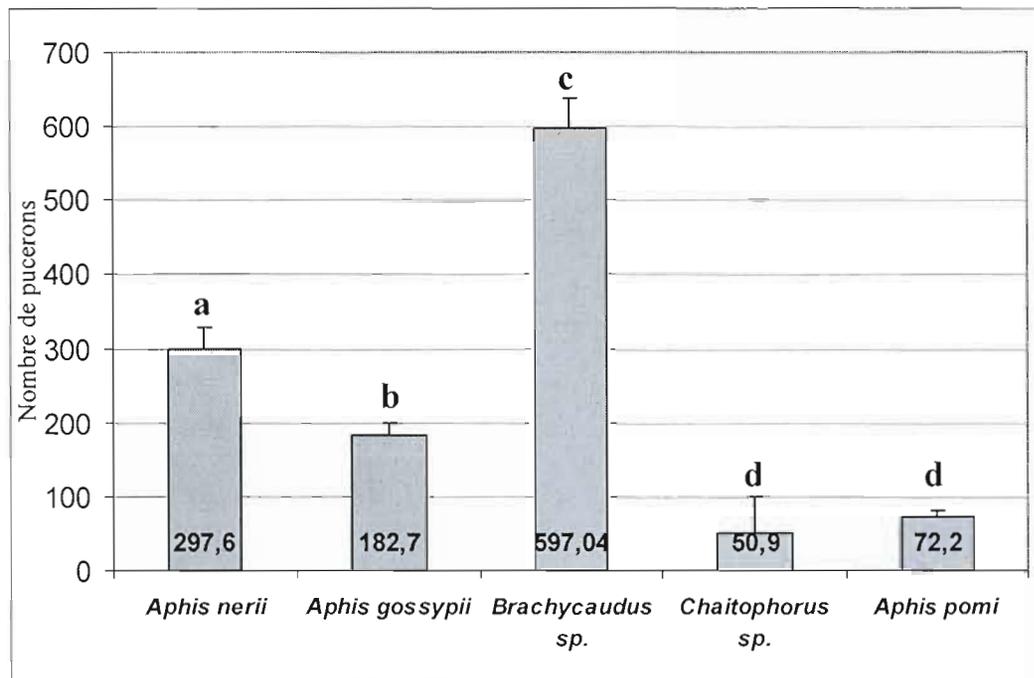


Fig. 1.1 : Nombre moyen de pucerons par colonie en fonction des espèces étudiées.

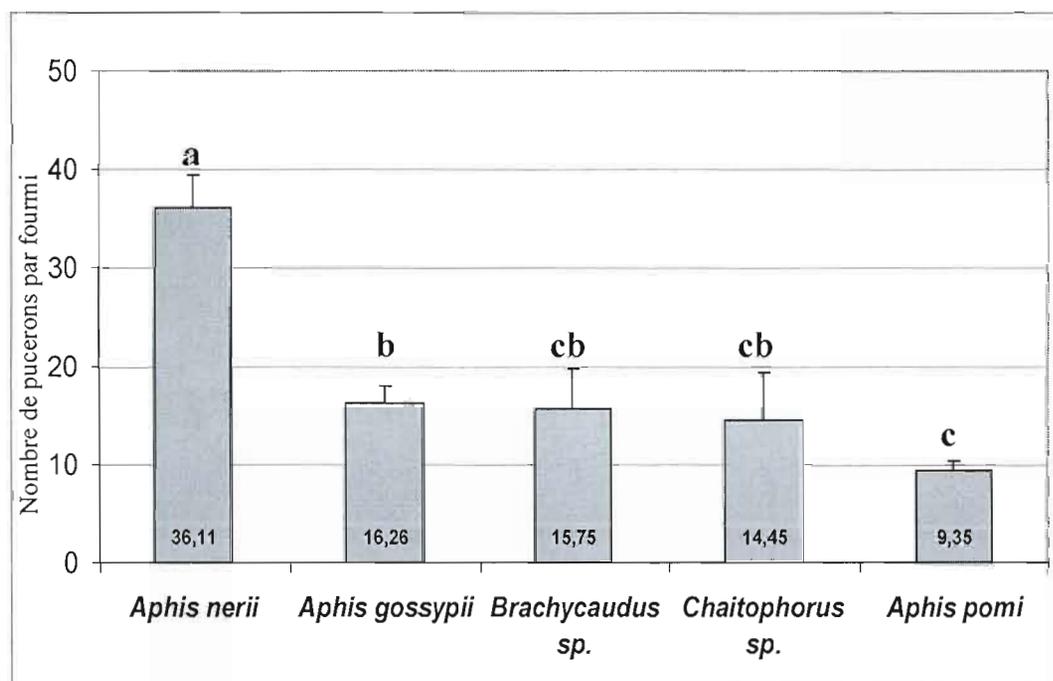


Fig. 1.2 : Nombre moyen de pucerons par fourmi en fonction des espèces de pucerons étudiées.

## Références

- Addicott J. F. 1979** A multispecies aphid-ant association: density dependence and species-specific effects. *Can. J. Zoolog.* 57: 558-569.
- Banks C. J. and H. L. Nixon. 1958.** Effects of the ant, *Lasius niger* L., on the feeding and excretion of the bean aphid, *Aphis fabae* Scop. *J. Exp. Biol.* 35: 703-711.
- Banks C. J. and E. D. M. Macaulay 1967** Effects of *Aphis fabae* Scop. and of its attendant ants and insect predators on yields of field beans (*Vicia fabae* L.). *Ann. Appl. Biol.* 60: 445-453.
- Beattie A. J., 1985** The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, New York.
- Breton L. M. and J. F. Addicott 1992a** Density-dependent mutualism in an aphid-ant interaction. *Ecology* 73: 2175-2180.
- Breton L. M. and J. F. Addicott 1992b** Does host-plant quality mediate aphid-ant mutualism? *Oikos* 63: 253-259.
- Bristow C. M., 1991** Why are so few aphids ant-tended?, pp. 104-119. In C. R. Huxley and D. F. Cutler [eds.], *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford. xviii + 601 p.
- Crutsinger G. M. and N. J. Sanders 2005** Aphid-tending ants affect secondary users in leaf shelters and rates of herbivory on *Salix hookeriana* in a coastal dune habitat. *Am. Midl. Nat.* 154: 296-304.
- Devigne C. and C. Detrain 2005** Foraging responses of the aphid tending ant *Lasius niger* to spatio-temporal changes in aphid colonies *Cinara cedri*. *Acta Zool. Sinica* 51: 161-166.
- El-Ziady S. and J. S. Kennedy 1956** Beneficial effects of the common garden ant, *Lasius niger* L., on the black bean aphid, *Aphis fabae* Scopoli. *Proc. R. Entomol. Soc. London Ser. A Gen. Entomol.* 31: 61-65.
- Fischer M. K., K. H. Hoffmann and W. Völkl 2001** Competition for mutualists in an ant-homopteran interaction mediated by hierarchies of ant attendance. *Oikos* 92: 531-541.
- Fischer M. K. and A. W. Shingleton 2001** Host plant and ants influence the honeydew sugar composition of aphids. *Funct. Ecol.* 15: 544-550.
- Fischer M. K., W. Völkl, R. Schopf and K. H. Hoffmann 2002** Age-specific patterns in honeydew production and honeydew composition in the aphid *Metopeurum fuscoviride*: implications for ant-attendance. *J. Insect Physiol.* 48: 319-326.
- Hölldobler B. and E. O. Wilson 1990** *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Jurgensen M. F., A. J. Storer and A. C. Risch 2005** Red wood ants in North America. *Ann. Zool. Fennici* 42: 235-242.

- Mailleux, A. C., J. L. Deneubourg, and C. Detrain. 2003.** Regulation of ants' foraging to resource productivity. *Proc. R. Entomol. Soc. London* 270.
- Passera L. and S. Aron 2005** Les fourmis: comportement, organisation sociale et évolution. Les presses scientifiques du CNRC, Ottawa.
- Portha S., J. L. Deneubourg and C. Detrain 2002** Self-organized asymmetries in ant foraging: a functional response to food type and colony needs. *Behav. Ecol.* 13: 776-781.
- Renault C. K., L. M. Buffa and M. A. Delfino 2005** An aphid-ant interaction: effects on different trophic levels. *Ecol. Res.* 20: 71-74.
- Sakata H. 1999** Indirect interactions between two aphid species in relation to ant attendance. *Ecol. Res.* 14: 329-340.
- Stadler B. and A. F. G. Dixon 1999** Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily? *Ecol. Entomol.* 24: 363-369.
- Stadler B. and A. F. G. Dixon 2005** Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 36: 345-372.
- Stadler B., A. F. G. Dixon and P. Kindlmann 2002** Relative fitness of aphids: effects of plant quality and ants. *Ecol. Lett.* 5: 216-222.
- Völkl W., J. Woodring, M. K. Fischer, M. W. Lorenz and K. H. Hoffmann 1999** Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences. *Oecologia* 118: 483-491.
- Way M. J. 1963** Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 8: 307-344.
- Wimp G. M. and T. G. Whitham 2001** Biodiversity consequences of predation and host plant hybridization on an aphid-ant mutualism. *Ecology* 82: 440-452.
- Woodring J., R. Wiedemann, M. K. Fischer, K. H. Hoffmann and W. Völkl 2004** Honeydew amino acids in relation to sugars and their role in the establishment of ant-attendance hierarchy in eight species of aphids feeding on tansy (*Tanacetum vulgare*). *Physiol. Entomol.* 29: 311-319.

## CHAPITRE 2

IMPACT DU MUTUALISME FOURMIS-PUCERONS SUR LA GUILDE APHIDIPHAGE EN MILIEU  
NATUREL.

Benoit Guénard, André Francoeur, Conrad Cloutier et Éric Lucas

## Résumé

Les effets du mutualisme fourmis-pucerons ne se limitent pas uniquement à ses protagonistes, mais se répercutent également sur les ennemis naturels qui exploitent les populations aphidiennes. Certaines espèces, essentiellement parmi les parasitoïdes ont déjà été identifiées comme étant capables d'exploiter cette ressource en présence des fourmis. Trois assemblages fonctionnels d'ennemis naturels ont été différenciés en fonction de leur comportement : les prédateurs actifs, les prédateurs furtifs et les parasitoïdes. Nous pensons alors que les parasitoïdes et les prédateurs furtifs devraient être observés en plus grand nombre que les prédateurs actifs. En suivant différentes espèces de pucerons associées aux fourmis, ainsi que les ennemis naturels présents, cette étude vise à identifier la structure de la guildes aphidiphage, ainsi que certains facteurs qui la déterminent. Les prédateurs actifs sont les plus affectés par les fourmis, ceux-ci étant faiblement représentés au sein des systèmes étudiés. À l'inverse, les prédateurs furtifs sont dominants sur chardon et pommier, alors que les parasitoïdes sont dominants sur asclépiade. Le nombre de pucerons présents au sein des colonies est l'un des critères affectant l'abondance des ennemis naturels observés, mais l'indice d'entretien des pucerons par les fourmis semble également affecter l'abondance des parasitoïdes et en fonction de la plante, les prédateurs furtifs. Enfin, l'exclusion des prédateurs actifs par les fourmis peut avoir des conséquences sur la survie et l'abondance des autres ennemis naturels.

**Mots-clés :** mutualisme fourmis-pucerons, guildes aphidiphage, comportement de prédation, prédation, prédation furtive.

## Introduction

Le mutualisme est une interaction qui s'étend au-delà des protagonistes qu'elle met en jeu, et se répercute sur les organismes qui vivent à proximité (Messina 1981, Bronstein 2001). Ceci s'applique particulièrement au sein du mutualisme impliquant les fourmis et d'autres organismes (Schultz et McGlynn 2000, Wimp et Whitham 2001). Parmi les relations de mutualisme qui se sont développées entre les fourmis et de nombreuses familles d'Homoptères comme les Aphidae, les Coccidae, les Membracidae, les Pseudococcidae (Way 1963, Buckley 1987, Stadler et Dixon 2005), l'interaction fourmi-pucerons est sans doute la plus étudiée. Plusieurs bénéfices sont accordés aux pucerons au sein de cette relation : meilleure reproduction, persistance des colonies et hygiène ; mais le bénéfice majeur attribué est la protection contre les ennemis naturels (Way 1963, Bristow 1984, Buckley 1987, Stadler et Dixon 2005). Cette protection permet alors un développement du nombre de pucerons plus important au sein des colonies et également une persistance plus longue au cours du temps des colonies avec fourmis par rapport à celles qui en sont dépourvues (Banks et Macaulay 1967, Bishop et Bristow 2003). Cette protection des pucerons par les fourmis a été démontrée par plusieurs études face à différents prédateurs comme les larves et adultes d'Anthocoridae, de Miridae, de Coccinellidae et les larves de Chrysopidae, (Banks 1962, Rathcke 1967, Bishop et Bristow 2003, Katayama et Suzuki 2003), ou encore face à des parasitoïdes (Völkl 1992, Kaneko 2003).

Cependant, beaucoup de ces résultats demeurent des études expérimentales qui sont effectuées en laboratoire ou qui sont réalisées sur de courtes durées, quelques jours, voire quelques semaines. En revanche, peu d'études concernent les relations fourmis-pucerons et la guildes d'ennemis naturels associée sur le terrain pendant de longues périodes de temps (Stadler et Dixon 2005). De plus, si les études précédentes se sont penchées sur l'aspect aphidien de la protection par les fourmis, peu se sont

attardées sur les facteurs qui influencent la présence des ennemis naturels au sein des colonies entretenues.

Dans un premier temps, au cours de cette étude, nous avons caractérisé les différentes associations fourmis-pucerons que l'on pouvait retrouver au sein d'un écosystème de type « prairie » nord-américaine. Par la suite, nous avons évalué la fréquence des différents insectes aphidiphages en fonction du système à l'étude. Au cours d'une de leur étude, Wimp et Whitham (2001) différenciaient parmi les différentes espèces aphidiphages qu'ils rencontraient deux groupes distincts d'ennemis naturels en fonction du caractère généraliste ou spécialiste des prédateurs et parasites. Pour chacun des cas, l'effet des fourmis semblait alors différent, les fourmis ayant un impact plus important sur les généralistes que sur les spécialistes. De notre côté, nous adoptons une distinction en fonction de critères comportementaux. Nous avons alors séparé les ennemis naturels en trois assemblages distincts, basés sur le comportement de prédation. (1) Les prédateurs actifs, insectes qui se nourrissent de manière active au sein des proies qu'ils exploitent, exemple : *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae). Les déplacements au sein des populations exploitées sont visibles et provoquent généralement des mécanismes défensifs chez la proie comme des excréments de phéromones d'alarme ou la dispersion des individus. (2) Les prédateurs furtifs, insectes qui se nourrissent au sein des colonies des proies qu'ils exploitent, mais qui ne provoquent pas de réactions défensives significatives chez ces dernières ; exemple : *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera, Cecidomyiidae) (Lucas et Brodeur 2001). (3) Les parasitoïdes, insectes dont la larve est pondue dans le corps du puceron et qui conduit à la mort de ce dernier, exemple : *Lysiphlebus cardui* (Hymenoptera, Aphidiidae). Nous avons donc évalué l'importance de ces différents assemblages au sein des systèmes rencontrés. Cependant, à partir d'études précédentes, nous formulons l'hypothèse que les prédateurs que nous qualifions d'actifs seront les plus affectés négativement par la présence des fourmis.

Par la suite, nous avons évalué quels critères semblaient déterminant pour la présence et l'abondance des différents types d'ennemis naturels. Katayama et Suzuki (2003) ont montré que la protection des colonies de pucerons était influencée par l'agressivité et la mobilité de l'espèce de fourmi qui entretient la colonie. De notre côté, nous pensons que pour une même espèce de fourmi, l'efficacité de protection sera influencée par le nombre d'individus des deux organismes interagissant au sein du mutualisme. L'indice d'entretien qui correspond au nombre moyen de pucerons qu'une fourmi « entretient », est un indice qui tient compte du nombre de fourmis présentes, mais également du nombre de pucerons. Un indice similaire a déjà été calculé par Fischer *et al.* (2001, 2002) pour évaluer l'intensité de l'entretien par les fourmis. L'indice d'entretien relatif par les fourmis est le nombre de fourmis divisé par le nombre de pucerons. Le calcul de cet indice repose sur le fait que le nombre de fourmis que l'on retrouve au sein des colonies de pucerons suit une corrélation positive et linéaire avec le nombre de pucerons (Fischer *et al.* 2001, Mailleux *et al.* 2003). Pour Breton et Addicott (1992), plus la densité de fourmis par Homoptère est élevée et plus les Homoptères bénéficient des fourmis. Nous pensons donc que plus une fourmi possède de pucerons à surveiller, et plus on peut s'attendre à ce que la protection face aux ennemis naturels soit faible, c'est à dire que le nombre d'ennemis naturels présents au sein de la colonie sera important. Finalement nous avons comparé l'impact de la présence ou de l'absence de fourmis sur la distribution des ennemis naturels au sein d'un système donné.

## Matériels et méthodes

### *Site d'étude, observation et identification des individus*

Les observations ont été menées pendant l'été 2004 au sein du parc du Mont Saint-Bruno (Québec), dans un verger de pommier et poirier, abandonné depuis 1998. Aucun pesticide n'y a été appliqué depuis au moins 5 ans. La composition végétale

ressemble donc à une structure de type prairie, avec quelques arbres matures clairsemés, ainsi que quelques repousses de jeunes arbres sur les lisières de forêt avoisinante. Plusieurs espèces de plantes ont été suivies afin de trouver des colonies de pucerons entretenues par les fourmis : pommier, poirier, asclépiade, chardon et peuplier. Les pommiers et poiriers étaient pour la plupart des arbres âgés de plusieurs dizaines d'années dont la taille dépassait les 4 m de hauteur. Les peupliers étaient de jeunes pousses ne dépassant pas 1,50 m et dont les repousses provenaient sans doute de la forêt avoisinante. Les asclépiades et chardon, des plantes herbacées, étaient dans les parties herbeuses essentiellement constituées de Graminées. Ces plantes avaient une taille comprise entre 0,6 et 1,5 m.

Du 1<sup>er</sup> juillet au 31 août, avec une fréquence de deux semaines, les colonies de pucerons étaient inspectées. Lorsqu'une colonie était découverte, celle-ci était identifiée à l'aide d'un ruban rouge pour permettre son suivi au cours des prochains relevés. Pendant cette période, toutes les deux semaines, une centaine de sites, choisis aléatoirement, était inspectée. Au début de l'expérience, cependant, ce nombre ne fût pas atteint à cause de la rareté des colonies de pucerons. Au début de chaque nouveau relevé, lorsque certaines colonies de pucerons avaient disparues, de nouveaux sites étaient recherchés afin de conserver un nombre constant de colonies étudiées. Pour chaque relevé, le nombre de fourmis se trouvant sur la colonie de pucerons ou dans sa proximité immédiate (environ 10 cm autour) était estimé visuellement. Ensuite, une estimation du nombre de pucerons pour chacune des espèces présentes était réalisée visuellement. Puis, le nombre, le stade et les espèces des différents ennemis naturels était notés. Enfin, les caractéristiques de la plante, espèce, taille et phénologie étaient notées. Pendant les observations, le nombre de contact avec la plante était minimal afin de perturber le moins possible le système.

Plus tard, de la fin août à la mi-septembre, nous avons relevé des colonies de pucerons non entretenues par les fourmis, essentiellement sur asclépiade. Nous avons donc relevé les mêmes paramètres afin d'effectuer des comparaisons sur asclépiade entre colonies avec et sans fourmis.

Quelques spécimens ont été prélevés pour identification. Dans le cas des fourmis et des pucerons, il s'agissait d'individus situés à la périphérie des colonies. L'identification des espèces de fourmis a été réalisée par le Dr André Francoeur de l'Université du Québec à Chicoutimi et l'identification des pucerons par le Dr Conrad Cloutier de l'Université Laval. En ce qui concerne les ennemis naturels, seuls certains groupes comme les Coccinellidae et les Cécidomyidae ont été identifiés à l'espèce. Les autres prédateurs ont été identifiés au niveau du genre ou de la famille. Les parasitoïdes n'ont pas été identifiés, le prélèvement des momies ayant perturbé le système à l'étude.

#### *Traitement des données et analyses statistiques*

Dans le cas où plusieurs espèces de pucerons étaient présentes sur la même plante, mêlées les unes aux autres, il était difficile de connaître avec exactitude le nombre de fourmis inféodées à chaque espèce. Dans ce cas, nous avons attribué à chaque espèce de puceron, le pourcentage de fourmis correspondant au pourcentage représenté par chaque espèce de pucerons dans l'ensemble des pucerons rencontrés sur la plante. Bien qu'il puisse exister des différences dans l'amplitude de l'entretien des espèces de pucerons par les fourmis lorsque les colonies sont distinctes, au sein des colonies mixtes, le niveau d'entretien des deux espèces reste similaire à celui de l'espèce « préférée » (Fisher *et al.* 2001).

Nous avons ensuite calculé la fréquence à laquelle les ennemis naturels ont été retrouvés en fonction des plantes. Par la suite, nous avons séparé les ennemis naturels en trois groupes fonctionnels en fonction de leur comportement de prédation : les prédateurs actifs, les prédateurs furtifs et les parasitoïdes. Nous avons alors calculé la fréquence et l'abondance respectives de ces trois assemblages fonctionnels au sein des différents systèmes plantes - pucerons.

Afin de préciser quels facteurs déterminaient le nombre des ennemis naturels que l'on retrouvait au sein des populations de pucerons entretenues, nous avons mesuré le nombre de pucerons et le nombre de fourmis, puis calculé l'indice

d'entretien. Par la suite, nous avons procédé à des régressions multiples sur les différentes espèces de pucerons lorsque le jeu de données permettait de le faire. Si nécessaire, nous avons trié les données en classe afin de pouvoir procéder à la régression multiple. Par la suite, nous avons raffiné cette étude en travaillant avec le ou les facteurs ressortis comme étant déterminants au cours du traitement précédent, puis en considérant chaque type d'ennemis naturels : prédateurs actifs, prédateurs furtifs et parasitoïdes. Nous avons recherché des corrélations en fonction des types d'ennemis naturels sur l'ensemble des plantes, puis au sein de chaque plante.

Enfin, nous avons comparé l'effet de la présence ou de l'absence des fourmis sur les guildes aphidiphages que l'on retrouve au sein des colonies de pucerons sur asclépiade. Une comparaison plus fine considérant les groupes fonctionnels des prédateurs a été effectuée à l'aide de table de contingence. Puis, à l'aide du test de Wilcoxon, nous avons comparé le nombre moyen de pucerons, le nombre moyen d'ennemis naturels, ainsi que le nombre moyen d'ennemis naturels par puceron, c'est à dire le risque pour un puceron de se faire attaquer, entre les colonies avec et sans fourmis. Enfin, nous avons étudié la composition et la diversité des ennemis naturels au sein des colonies de pucerons avec et sans pucerons. Nous avons utilisé le logiciel JMP 4 pour réaliser nos tests statistiques.

## Résultats

Les colonies de pucerons ont été observées sur différentes plantes : pommier, poirier, asclépiade, chardon et peuplier (Tab. 1). Une seule espèce de fourmi, *Lasius niger* L. s'activait à entretenir les pucerons régulièrement. La découverte de sa présence à l'est de l'Amérique du Nord est très récente (Francoeur 2005).

*Occurrence des ennemis naturels au sein des colonies de pucerons avec fourmis selon la plante*

La proportion de sites avec des ennemis naturels au sein de colonies de pucerons entretenues par les fourmis s'avère différente en fonction de la plante. Ainsi, sur le chardon,  $82,60 \pm 8,1\%$  des sites étudiés comprenaient au moins un ennemi naturel de puceron au sein de la colonie. Sur asclépiade, ce chiffre est plus faible ( $42,10 \pm 4,1\%$ ), mais demeure supérieur à celui du peuplier ( $10 \pm 6,9\%$ ) et du pommier ( $7 \pm 1,3\%$ ). Aucun ennemi naturel n'a été retrouvé sur le poirier. On peut donc établir un gradient de la proportion de sites avec ennemis naturels en fonction des plantes étudiées : chardon > asclépiade > peuplier et pommier > poirier.

*Abondance relative des trois assemblages fonctionnels selon la plante en présence de fourmis*

Pour la suite, le nombre de sites disponibles nous forçant à restreindre les observations à trois plantes : le chardon, le pommier et l'asclépiade. On remarque des différences dans la distribution entre les trois types d'ennemis naturels en fonction des plantes.

Nous avons évalué la fréquence relative des différents types d'ennemis naturels au sein des colonies de pucerons en présence de fourmis (Fig. 1a). Les prédateurs furtifs se révèlent les ennemis naturels les plus abondants sur chardon et pommier, représentant respectivement  $73,7 \pm 10\%$  et  $78,6 \pm 8\%$ . Les prédateurs actifs arrivent second avec  $26,3 \pm 10\%$  sur chardon et  $14,3 \pm 6,9\%$  sur pommier. Les parasitoïdes, absents sur chardon, représentent  $7,1 \pm 4,5\%$  sur pommier. Le patron de distribution sur asclépiade est différent de celui rencontré sur chardon et pommier (Table de contingence,  $P < 0.0001$ ,  $r^2 = 0,66$ ). Les parasitoïdes sont très largement majoritaire avec  $84,1 \pm 4,7\%$ , les prédateurs furtifs viennent alors en seconde position avec  $12,7 \pm 4,3\%$  et les prédateurs actifs représentent  $3,2 \pm 2,2\%$ .

Si l'on observe l'abondance relative des divers ennemis naturels sur les différentes plantes, on observe le même patron que précédemment (Fig.1 b). Les

prédateurs furtifs représentent  $97,9 \pm 3,4 \%$ , (276 individus) sur chardon, et  $90 \pm 5,9\%$  (54 individus) sur pommier. Les prédateurs actifs sont second sur chardon avec  $2,1 \pm 3,4\%$  et sur pommier avec  $6,7 \pm 4,9\%$ , puis finalement les parasitoïdes sur pommier,  $3,3 \pm 3,5\%$ , aucun n'étant présent sur chardon. Sur asclépiade, on observe une dominance des parasitoïdes qui représentent  $93,2 \pm 3,2\%$  (301 individus), puis des prédateurs furtifs  $4 \pm 2,5\%$  et actifs  $2,8 \pm 2,1\%$ .

*Impact de l'indice d'entretien sur la présence des parasitoïdes et des prédateurs furtifs au sein des colonies de pucerons avec fourmis*

Des régressions multiples ont été produites en fonction des différents groupes d'ennemis naturels en considérant l'ensemble des systèmes sur lesquels ces derniers étaient présents. Pour les prédateurs actifs, aucune des variables entre le nombre de pucerons, de fourmis et le ratio pucerons par fourmi ne ressort comme significatif sur le nombre de prédateurs que l'on retrouve. Le faible nombre de sites avec prédateurs actifs pourrait expliquer ce résultat. Pour les parasitoïdes, le nombre de pucerons ( $P=0,008$ ) et le ratio pucerons par fourmi ( $P<0,0001$ ) sont positivement corrélés avec le nombre de parasitoïdes que l'on retrouve au sein des populations de puceron. Pour les prédateurs furtifs, le nombre de prédateurs furtifs est positivement corrélés avec le nombre de pucerons ( $P<0,0001$ ) et le nombre de fourmis ( $P<0,0001$ ) que l'on retrouve au sein des colonies. Le ratio pucerons par fourmi ne semble pas affecter le nombre de prédateurs furtifs que l'on retrouve au sein des colonies. Cependant, les prédateurs furtifs sont présents sur deux plantes différentes ; nous avons alors comparé l'effet de l'indice d'entretien pour ces deux plantes. Il apparaît alors qu'entre le chardon et le pommier, deux tendances différentes s'observent. La première, sur chardon, montre une absence de l'effet du ratio sur l'abondance des prédateurs furtifs ( $P=0.72$ ,  $r^2= 0,01$ ) (fig. 2a) et la seconde, sur pommier, montre qu'il existe une corrélation positive ( $P=0.01$ ,  $r^2= 0,24$ ) entre l'indice d'entretien des fourmis et le nombre de prédateurs furtifs que l'on retrouve au sein des colonies entretenues (fig. 2b).

*Abondance des différents assemblages d'ennemis naturels retrouvés sur asclépiade en présence et en absence de fourmis*

La distribution des colonies de pucerons avec ou sans fourmis n'a pas été homogène au cours de la saison. En effet, les colonies de pucerons présentant un mutualisme facultatif sans fourmis sont inexistantes en début de saison. Alors que la plupart des espèces sont présentes de juin ou juillet en présence des fourmis jusqu'à septembre au cours de notre expérience, les colonies de pucerons sans fourmis ont été inexistantes avant la fin août (Tab. 2).

Il a donc été impossible pour de nombreuses espèces de pucerons de comparer les colonies avec et sans fourmis. Cependant, sur asclépiade, plusieurs colonies de pucerons ont pu être observées sans fourmis. Les comparaisons se limiteront donc à ce système.

Lorsque l'on compare les colonies de pucerons sur asclépiade et la présence d'ennemis naturels en fonction de la présence ou non de fourmis, on remarque que sur  $78,6 \pm 4,5\%$  des sites sans fourmis, on retrouve au moins un ennemi naturel présent au sein de la colonie de pucerons (Fig. 3). Cette proportion est nettement inférieure en présence de fourmis, où elle n'est que de  $41,1 \pm 4,1\%$  sur les sites avec les deux espèces de pucerons et de  $43,6 \pm 8\%$  sur les sites avec *A. nerii* ( $P < 0,0001$ ;  $r^2 = 0,11$ ). Les fourmis semblent donc jouer un rôle sur la présence des ennemis naturels au sein des colonies de pucerons.

La répartition des différents assemblages d'ennemis naturels apparaît également très différente en fonction de la présence ou de l'absence des fourmis. La fréquence de rencontre des prédateurs actifs au sein de la guildes des ennemis naturels est alors la plus importante sur les sites où les fourmis sont absentes, ce groupe étant présent sur  $90 \pm 3,3\%$  des sites. Les parasitoïdes, quant à eux, dans ce système représentent  $8,6 \pm 3,1\%$ , la proportion des prédateurs furtifs est alors très faible (Fig. 4a). Cette tendance est similaire au niveau de l'abondance ; les prédateur actifs, les

plus nombreux, représentent  $86,6 \pm 4,2\%$  (232 individus), les parasitoïdes représentent  $12,3 \pm 4,1\%$  et enfin les prédateurs furtifs avec  $1,1 \pm 1,3\%$ .

Au sein des systèmes avec fourmis, que ce soit avec les deux espèces de pucerons considérées ou avec uniquement *A. nerii*, ce sont les parasitoïdes que l'on observe sur la majeure partie des sites avec respectivement  $84,6 \pm 3\%$  et  $61,1 \pm 7,9\%$ . Les prédateurs actifs sont alors retrouvés sur  $10,8 \pm 2,6\%$  des sites pour les deux espèces de pucerons considérées et sur  $27,8 \pm 7,3\%$  des sites avec *A. nerii*. Le nombre de prédateurs furtifs reste faible avec  $4,6 \pm 1,7\%$  et  $11,1 \pm 5,1\%$  respectivement sur l'ensemble des sites et sur ceux avec uniquement *A. nerii*. Les différences entre les groupes s'avèrent alors significatives ( $P < 0,0001$ ;  $r^2 = 0,31$ ). Le patron est similaire au niveau de l'abondance, les parasitoïdes sont les plus abondants avec les deux pucerons,  $93,2 \pm 3,3\%$  (300 individus), ou avec seulement *A. nerii*,  $90,1 \pm 7,5\%$  (118 individus). Les prédateurs furtifs et actifs offrent des valeurs quasi similaires. En considérant les deux pucerons, les prédateurs furtifs représentent  $4,3 \pm 2,6\%$  et les prédateurs actifs représentent  $2,5 \pm 2\%$ . Avec uniquement *A. nerii*, les prédateurs furtifs représentent  $6,9 \pm 6,3\%$  et les prédateurs actifs  $3,1 \pm 4,3\%$  ( $P < 0,0001$ ;  $R^2 = 0,53$ ).

*Effet de la présence des fourmis sur l'abondance des pucerons, des ennemis naturels et du nombre d'ennemis naturels par puceron*

Sur les sites avec fourmis, le nombre de pucerons moyen composant la colonie est de 214,9 pucerons alors que ce chiffre est de 226,2 en absence de fourmis ; on observe alors une différence significative (Wilcoxon test,  $z = -2.16$ ,  $P = 0.03$ ). Le nombre d'ennemis naturels, quant à lui demeure similaire malgré la présence de fourmis avec en moyenne 4,18 ennemis naturels en présence de fourmis contre 3,94 ennemis naturels en absence de fourmis (Wilcoxon test,  $z = 1.9$ ,  $P = 0.06$ ). Par contre, on observe une grande différence entre le nombre d'ennemis naturels par puceron entre les sites avec et sans fourmis, la moyenne étant de 0,26 ennemis

naturels par puceron en absence de fourmi contre 0,06 en présence de fourmis (Wilcoxon test,  $z = 2.7$ ,  $P = 0.006$ ).

#### *Effet de la présence des fourmis sur la richesse des différents ennemis naturels*

En comparant les richesses spécifiques des sites sans et avec fourmis, on remarque qu'au moins 13 espèces d'ennemis naturels, dont 7 espèces de Coccinellidae, ont été retrouvées au sein des colonies de pucerons sans fourmis (Tab. 3). Notons également la présence de 3 familles d'Hémiptères. Au sein des colonies de pucerons avec fourmis, la richesse spécifique est moins importante, seules 6 espèces différentes d'ennemis naturels ont été retrouvées. La différence est surtout visible chez les prédateurs actifs, où seulement deux espèces de Coccinellidae ont été retrouvées et aucune famille d'Hémiptères.

Chez les prédateurs actifs, toutes les espèces de coccinelles et d'hémiptères retrouvées étaient à l'état adulte. À l'inverse, les chrysopes et le prédateur furtif *A. aphidimyza* ont toujours été retrouvés à l'état de larves; chez ces espèces, seules les larves se nourrissent de pucerons. Les parasitoïdes ont été observés presque uniquement à l'état de momies.

### **Discussion**

Plusieurs études ont montré que l'un des bénéfices majeurs pour les pucerons résultant de leur relation de mutualisme avec les fourmis est la protection contre les ennemis naturels, de nombreuses espèces étant alors incapables de se maintenir au sein des colonies entretenues (Way 1963, Bristow 1984, Buckley 1987, Stadler et Dixon 2005). Cependant, plusieurs espèces d'ennemis naturels parmi les prédateurs ou les parasitoïdes ont développé des stratégies pour exploiter les colonies de pucerons en présence de fourmis (Majerus 1994, Hübner 2000, Fisher *et al.* 2001, Stadler *et al.* 2001). Au cours de cette étude en milieu naturel portant sur l'ensemble

des insectes de la guildes aphidiphage, ces deux ensembles ont pu être retrouvés. Les différents systèmes étudiés ne présentent cependant pas nécessairement les mêmes caractéristiques. Ainsi, la proportion de sites où a pu être retrouvé au moins un insecte aphidiphage apparaît plus faible sur les plantes arbustives (peuplier) et arborescentes (pommier et poirier) que sur les plantes herbacées (chardon et asclépiade). Le chardon se révèle une plante où la fréquence de rencontre avec un ennemi naturel est très élevée avec plus de 80 %. Dans le cas du poirier, le faible nombre de réplicats (N=23) explique peut-être l'absence totale d'ennemi naturel retrouvé.

La composition des assemblages qui forment la guildes aphidiphage est également très différente en fonction des plantes à l'étude. Ainsi, la fréquence de rencontre et l'abondance des trois guildes que nous avons différencié, prédateurs actifs, prédateurs furtifs et parasitoïdes montrent des répartitions inégales en fonction des plantes. Les prédateurs furtifs sont dominants sur le pommier et le chardon, que ce soit en terme de proportion de sites occupés ou en terme d'abondance au sein des ennemis naturels retrouvés. Les prédateurs actifs se classent alors second par leur fréquence et leur abondance au sein des sites avec ennemis naturels. Les parasitoïdes, totalement absent sur pommier, se retrouvent en faible nombre sur chardon. À l'inverse, sur asclépiade, ils dominent largement la guildes par leur présence et leur abondance, alors que les prédateurs actifs et furtifs, retrouvés sur quelques sites, présentent des abondances respectives faibles. Selon le système étudié, les prédateurs furtifs et les parasitoïdes semblent donc être les ennemis naturels les plus communs au sein des colonies de pucerons en présence de fourmis. Au cours d'une étude en verger de pommiers, Brown (2004) identifiait que le prédateur furtif *A. aphidimyza* était l'espèce d'ennemi naturel la plus fréquente. Des espèces de prédateurs actifs appartenant aux familles des Chrysopidae et des Coccinellidae étaient également abondantes. Les parasitoïdes étant presque totalement absent. En comparant avec les groupes rencontrés au cours de cette étude, les prédateurs actifs représentent alors dans l'étude de Brown près de 57,5% de l'abondance des ennemis naturels contre

42,5% pour les prédateurs furtifs sur pommier. Il faut mettre ces chiffres en relation avec les 90% de prédateurs furtifs et les 7% de prédateurs actifs rencontrés sur cette plante au cours de notre étude. Ces deux résultats sont donc différents. Il faut alors noter que l'étude de Brown comporte une très forte majorité de colonies de pucerons sans fourmis (97%), et ne différencie pas les colonies de pucerons avec et sans fourmis. Il trouve d'ailleurs une très forte corrélation entre la présence des fourmis et celle d'*A. aphidimyza* (Brown 2004), ce qui va dans le sens de nos résultats.

Dans le cas de l'asclépiade où les parasitoïdes sont très dominants en présence de fourmis, les données ont pu être comparées avec des colonies de pucerons sans fourmis. On remarque alors que les fréquences et les abondances respectives des divers ennemis naturels sont très différentes des sites avec fourmis. Les fourmis ont donc un impact réel sur les assemblages d'ennemis naturels que l'on retrouve au sein des colonies de pucerons. Nos résultats s'accordent avec ceux obtenus par plusieurs études analysant la protection des pucerons par les fourmis (Banks 1962, Yao *et al.* 2000, Fisher *et al.* 2001, Kaneko 2003a). Les prédateurs actifs sont alors les plus affectés par la présence des fourmis, ces derniers semblant être exclus. Des groupes comme les Chrysopidae ou les Phymatidés qui représentent près de 25% des ennemis naturels en absence de fourmis sont complètement absents lorsque les fourmis sont présentes. Cette ségrégation apparaît également très nette dans le cas des Coccinellidae alors que seulement deux espèces sont retrouvées en présence de fourmis, représentant alors moins de 2% des ennemis naturels, alors que sept espèces sont retrouvées au sein des colonies de pucerons sans fourmis pour représenter près de 60,5% des ennemis naturels retrouvés. Cette baisse est particulièrement impressionnante dans le cas de la coccinelle *H. axyridis*, qui à elle seule représente plus du quart des ennemis naturels et qui est totalement absente en présence de fourmis. En ce qui concerne *C. septempunctata*, des attaques de fourmis ont été observées sur le terrain, mettant en fuite l'insecte. L'action perturbatrice des fourmis sur les coccinelles est connue, et malgré la présence de coccinelles au sein des écosystèmes tout au long de la saison, ces dernières ne semblent pas pouvoir exploiter

les colonies de pucerons (Sloggett et Majerus 2000). À l'inverse, les parasitoïdes semblent vraiment être favorisés par la présence des fourmis, ceux-ci représentant plus de 95% des ennemis naturels retrouvés en leur présence. Chez plusieurs espèces de parasitoïdes, il a été montré que ceux-ci avaient la capacité de pondre au sein des colonies de pucerons entretenues par les fourmis grâce à des mécanismes physiologiques (Völkl et Mackauer 1993, Dettner et Liepert 1994) ou comportementaux (Völkl 2001). Mais, il faut noter également que la forte diminution du nombre de prédateurs actifs, comme les Coccinellidae, peut réduire le taux de prédation intraguilde, améliorant ainsi la survie d'ennemis naturels plus vulnérables comme les parasitoïdes (Kaneko 2003b) ou les prédateurs furtifs (Lucas *et al.* 1998). La forte domination du nombre de parasitoïdes que l'on rencontre en présence de fourmis et à l'inverse de leur très faible nombre en absence de ces dernières, est un phénomène déjà observé par Kaneko (2003b) où le nombre de parasitoïdes est presque nul en absence de fourmis alors que celui-ci est important en leur présence; les fourmis protégeant les parasitoïdes de la prédation intraguilde.

Tout au long de cette étude, de nombreux prédateurs actifs appartenant aux familles des Coccinellidae, Chrysopidae ou Syrphidae ont pu être observés au sein du système dès le mois de Juin (obs. personnelle), les résultats sur colonies de pucerons avec fourmis montrent alors que ces insectes ont peu accès à ces ressources, sans doute chassés par les fourmis. L'hypothèse d'une véritable ségrégation de la part des fourmis, se confirme par les données rencontrées dans la littérature et par nos études réalisées en laboratoire (Banks 1962, Banks et Macaulay 1967, Wimp et Whitham 2001, Guénard *et al.* chap. 3). Il est reconnu que les prédateurs actifs ont un impact plus important que les parasitoïdes (Bradley et Hinks 1968, Fischer *et al.* 2001). Ainsi, malgré la présence de quelques ennemis naturels au sein des colonies entretenues par les fourmis, le bénéfice du mutualisme pourrait tout de même être maintenu pour les pucerons. Le cas de la cécidomyie reste encore mal connu, mais il semblerait que la prédation totale de cet insecte ne soit pas très élevée, celui-ci consommant de 10 à 100 pucerons pour accomplir son développement (Nijveldt

1988) Il est alors possible que la pression de prédation exercée par cet insecte ne constituerait pas un facteur de risque trop grand dans la disparition des populations aphidiennes.

Les facteurs qui influencent l'abondance des différents types d'ennemis naturels au sein des colonies de pucerons entretenues par les fourmis sont différents en fonction du groupe considéré. Pour les prédateurs actifs, le faible nombre de sites où ces derniers ont été retrouvés ne permet pas de conclure sur les différentes variables. Cependant, nous pouvons penser que la présence même des fourmis affecte leur présence sur les colonies de pucerons. Pour les prédateurs furtifs, le nombre de pucerons et le nombre de fourmis sont positivement corrélés au nombre d'individus que l'on retrouve au sein des colonies. Plus le nombre de pucerons est grand et plus le nombre de fourmis le sera également (Addicott 1979, Breton et Addicott 1992, Sakata 1999, Renault *et al.* 2005), mais représentera aussi une ressource alimentaire plus importante à exploiter pour les ennemis naturels. Pour les parasitoïdes, le nombre de pucerons et l'indice d'entretien sont positivement corrélés avec le nombre d'individus que l'on retrouve au sein des colonies. L'effet de la taille de la colonie de pucerons est bien connu pour attirer plus d'ennemis naturels à cause d'une production de kairomones plus importante par le biais du miellat (Mackauer et Völkl 1993, Choi 2004). L'effet de l'indice d'entretien est intéressant, car cet indice nous fournit une indication sur le degré de protection de la colonie de pucerons par les fourmis. Plus cet indice est faible, et plus la protection par les fourmis est efficace. On observe alors que plus le ratio augmente, et moins la protection par puceron s'avère efficace, ce qui se traduit par un nombre de momies de parasitoïdes plus important. Les femelles ont alors plus de facilité à pondre lorsque le ratio reste élevé, car la fréquence de rencontres avec les fourmis doit être plus faible. Des mécanismes d'évitement des fourmis par les femelles parasitoïdes à l'aide de comportements de fuite ou d'immobilité ont déjà été mis en évidence (Völkl 2001). Pour les pucerons, Addicott (1979) a montré que les petites populations étaient celles pour lesquelles le bénéfice est maximum au sein du mutualisme. Le ratio du nombre de pucerons par fourmi au

sein de ces colonies est alors plus faible que pour les grosses colonies, le nombre de pucerons augmentant bien plus rapidement que le nombre de fourmis allouées à l'entretien des colonies. L'augmentation de la taille des colonies de pucerons diminue alors la protection apportée par les fourmis, ce qui augmente alors le risque de parasitisme.

Sur l'ensemble des sites étudiés, le ratio du nombre de pucerons par fourmi, ne semble pas être un facteur affectant le nombre de prédateurs furtifs que l'on retrouve. L'effet protecteur des fourmis est alors indépendant du nombre d'individus d'*A. aphidymiza* retrouvé, ce qui peut laisser présager d'une capacité à survivre au sein des colonies de pucerons entretenues (Guénard *et al.* chap. 3). Cependant, l'étude du ratio comme facteur influençant le nombre d'individus rencontrés au sein des colonies de pucerons a permis de différencier des réponses différentes entre les systèmes sur chardon et sur pommier. Sur une plante glabre comme le pommier, on observe alors un impact du ratio sur l'abondance des cécidomyies au sein des colonies de pucerons. À l'inverse, sur une plante pubescente comme le chardon aucun effet du ratio n'est visible sur l'abondance des cécidomyies. Bien que des études complémentaires soient nécessaires pour renforcer ces résultats, il apparaît possible que la pubescence de la plante influence le maintien et l'abondance des prédateurs furtifs au sein des colonies de pucerons entretenues par les fourmis. L'effet de la pubescence sur le succès de prédation ou de survie des proies est bien connu (Lucas et Brodeur 1999, Lucas *et al.* 2004, Styrsky *et al.* 2006). Cependant, il est également possible que cette variabilité soit due au fait que les espèces de pucerons impliquées sont différentes, ce qui a un impact sur leur densité et leur agrégation sur la plante.

Sur asclépiade, le nombre moyen de pucerons par colonie est différent en fonction de la présence ou non des fourmis. Celui-ci est alors plus élevé en absence de fourmis qu'en leur présence. Cette valeur contredit ce que l'on rapporte dans la littérature (Wimp et Whitham 2001). Bien que nos résultats ne permettent pas de répondre à cette question, plusieurs hypothèses peuvent être avancées. Il a été montré que les fourmis pouvaient agir comme un agent régulateur des populations

d'homoptères qu'elles entretenaient par la prédation de certains individus ou en laissant une partie de la population libre de protection contre les ennemis naturels. Cela a alors pour effet de maintenir les populations à un niveau plus bas (Pontin 1978, Kaneko 2003a). Cependant, il nous semble également qu'un biais méthodologique peut expliquer ce résultat. En effet, le suivi des colonies entretenues a débuté dès l'apparition des premières populations d'*A. nerii*, contrairement à celles sans fourmis qui sont apparues bien plus tard dans la saison. La taille des colonies avec fourmis comprend donc de jeunes populations, alors que les colonies sans fourmis issues sans doute de l'abandon par ces dernières comptent déjà des populations matures. À l'inverse, on ne retrouve aucune différence significative dans le nombre d'ennemis naturels que l'on retrouve au sein des colonies d'*A. nerii* en présence ou en absence de fourmis, mais les espèces impliquées ne sont pas les mêmes. Cependant, le nombre d'ennemi naturel par puceron est significativement supérieur en absence de fourmis. Ce dernier indice montre alors que le risque pour un puceron d'être attaqué est quatre fois plus important en absence de fourmis.

En conclusion, l'impact des fourmis sur les ennemis naturels montre des effets différents en fonction des espèces considérées et des caractéristiques propres à la relation de mutualisme entre les fourmis et les pucerons. Les prédateurs actifs semblent être les ennemis naturels les plus affectés par la présence de fourmis, alors qu'au contraire les prédateurs furtifs et les parasitoïdes semblent même être avantagées par la présence de fourmis. Des résultats similaires ont été rapportés par Wimp et Whitham (2001) d'après une différenciation de la guildes aphidiphage entre spécialiste ou généraliste. Les prédateurs actifs retrouvés ici (Coccinellidae, Chrysopidae, Phymatidae) peuvent être considéré comme des généralistes, ne se nourrissant pas uniquement de pucerons. À l'inverse, les parasitoïdes aphidiphages sont généralement des spécialistes, tout comme les prédateurs furtifs, tel qu'*A. aphidimyza*, qui se nourrissent uniquement de pucerons (Bouchard *et al.* 1981). Deux hypothèses adaptatives pourraient être avancées en fonction d'une pression de sélection exercée par les fourmis ou par les ennemis naturels. Les ennemis naturels

spécialistes, étant fortement dépendant de la ressource qu'ils exploitent, vont rentrer en conflit avec les fourmis plus fréquemment pour l'exploitation des pucerons que les prédateurs généralistes qui peuvent se tourner vers d'autres sources de nourriture. Cette pression a sélectionné les ennemis naturels spécialistes à des adaptations de différentes natures pour exploiter les colonies de pucerons entretenues. Une seconde hypothèse serait qu'étant donné que les prédateurs actifs sont exclus des populations aphidiennes avec fourmis, certains prédateurs furtifs et parasitoïdes parmi les plus vulnérables, face à des pressions telles que la compétition ou la prédation intragilde ont pu trouver au sein du système de mutualisme fourmis pucerons, des zones libre d'ennemi et se sont adaptés à leur exploitation.

<b>Plantes</b>	<b>Espèces de pucerons</b>	<b>Nombre de sites sites échantillonnés</b>	<b>Date</b>
<b>Pommier</b>	<i>Aphis pomi</i> de Geer	384	8 juin au 31 août
<b>Asclépiade</b>	<i>Aphis gossypii</i> Glover	122	14 juillet au 31 août
	<i>Aphis nerii</i> Boyer de Fonscolombe	35	27 juillet au 31 août
	<i>Brachycaudus</i> sp.	3	14 juillet au 27 juillet
<b>Chardon</b>	<i>Brachycaudus</i> sp.	19	30 juin au 31 août
<b>Poirier</b>	<i>A. pomi</i>	23	15 juin au 18 août
<b>Peuplier</b>	<i>Chaitophorus</i> sp.	15	8 juin au 31 août
	<i>Chaitophorus</i> sp. (cf. <i>populicola</i> )	5	15 juin au 31 août

Tableau 2.1: Répartition des colonies de pucerons entretenues par les fourmis en fonction de l'hôte et de leur période de présence.

Espèces	Nombre de sites	Présence de fourmis	Espèce de plante	Période d'échantillonnage
<i>Aphis nerii</i>	35	Oui	Asclépiade	27 juillet au 31 août
	76	Non	Asclépiade	16 septembre
<i>A. pomi</i>	386	Oui	Pommier	8 juin au 31 août
	21	Oui	Poirier	16 juin au 17 août
	3	Non	Pommier	31 août
<i>A. gossypii</i>	122	Oui	Asclépiade	14 juillet au 31 août
<i>Chaitophorus</i> sp.	14	Oui	Peuplier faux-tremble	8 juin au 31 août
<i>Brachycaudus</i> sp.	19	Oui	Chardon	30 juin au 31 août
	3	Oui	Asclépiade	14 au 27 juillet
	1	Non	Chardon	30 juin
<i>Chaitophorus</i> sp. (cf. <i>populicola</i> )	5	Oui	Peuplier faux tremble	16 juin au 31 août

Tableau 2.2 : Ensemble des colonies de pucerons étudiées avec plante hôte associée, date et présence ou non de fourmis.

Espèces d'ennemis naturels	Abondance relative (%)	
	Absence de fourmis	Présence de fourmis
<b>Parasitoïdes total</b>	<b>12,41</b>	<b>95,54</b>
<b>Prédateurs furtifs total</b>	<b>1,13</b>	<b>1,91</b>
<i>Aphidoletes aphidimyza</i>	1,13	1,59
<i>Leucopsis</i> sp.	0,00	0,32
<b>Prédateurs actifs total</b>	<b>86,47</b>	<b>2,55</b>
<i>Coccinella septempunctata</i>	7,52	1,59
<i>Coccinella trifasciata</i>	12,03	0,00
<i>Coleomegilla maculata</i>	1,13	0,00
<i>Propylea quatuordecimpunctata</i>	11,28	0,32
<i>Harmonia axyridis</i>	24,44	0,00
<i>Hippodamia variegata</i>	3,76	0,00
<i>Chilocorus stigma</i>	0,38	0,00
Chrysopidae	15,41	0,00
Syrphidae	0,00	0,64
Miridae	0,75	0,00
Pentatomidae	0,75	0,00
Phymatidae	9,02	0,00
<b>Richesse en espèces retrouvées</b>	<b>13</b>	<b>6</b>

Tableau 2.3 : Richesse et proportion de l'abondance relative des différents ennemis naturels retrouvés au sein de colonies de pucerons avec et sans fourmis.

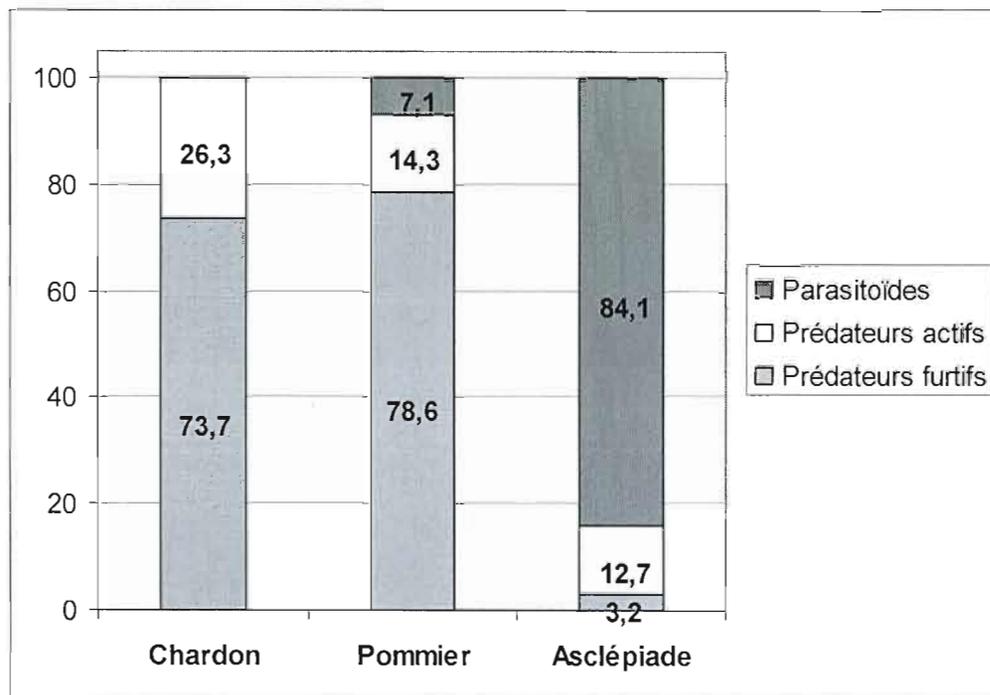


fig. 2.1a Fréquence relative des différents assemblages fonctionnels d'ennemis naturels en fonction de la plante étudiée.

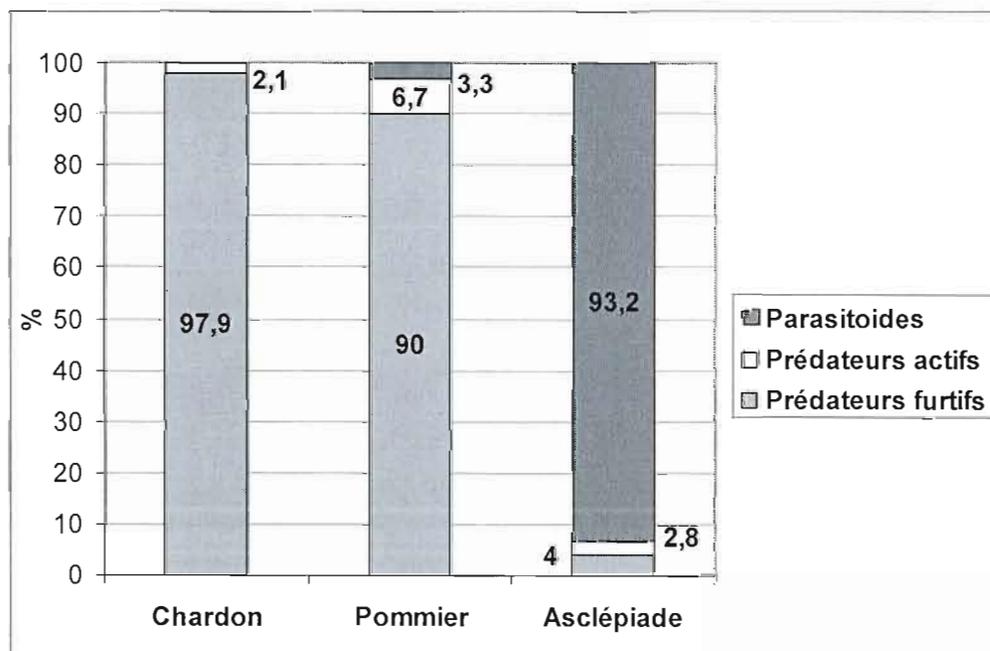


fig. 2.1b Abondance relative des différents assemblages fonctionnels d'ennemis naturels en fonction de la plante étudiée.

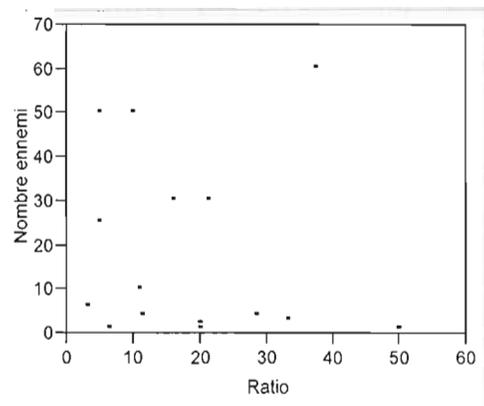


fig. 2.2a Nombre de prédateurs furtifs en fonction du ratio pucerons par fourmi sur chardon ( $P= 0.72$ ,  $r^2= 0,01$ ).

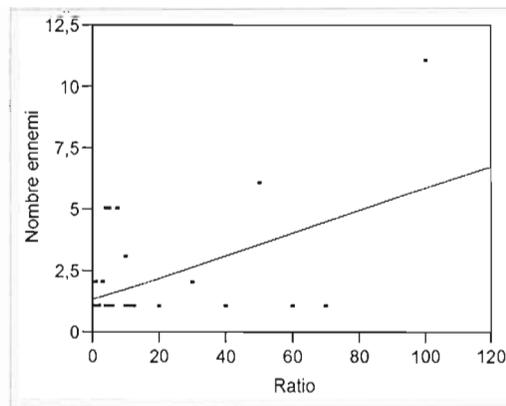


fig. 2.2b Nombre de prédateurs furtifs en fonction du ratio pucerons par fourmi sur pommier ( $P= 0.01$ ,  $r^2= 0,24$ ).

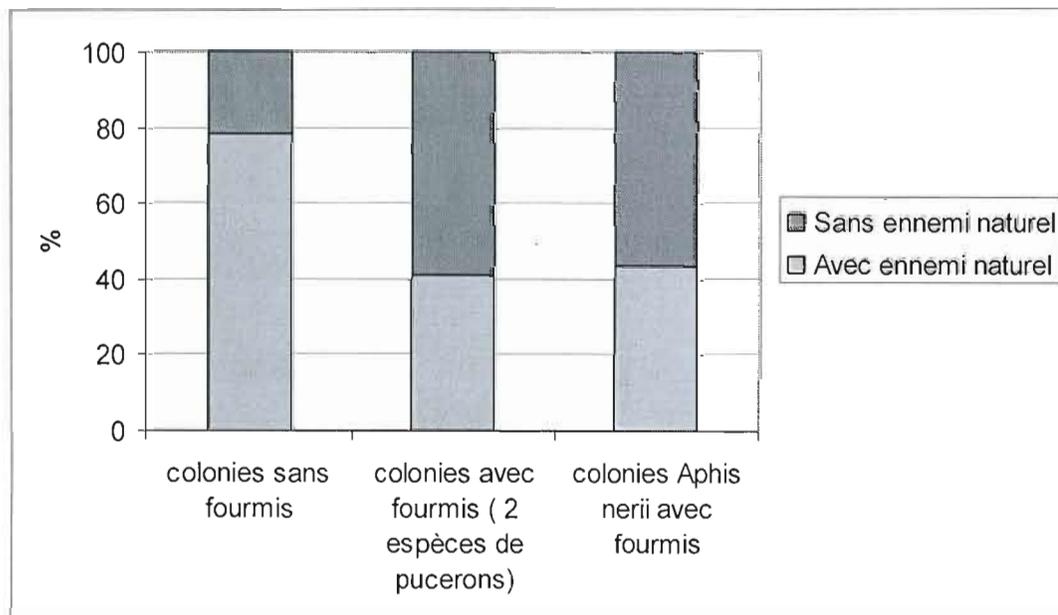


Fig. 2.3 Pourcentage de sites d'asclépiade retrouvés avec ennemis naturels en fonction de la présence de fourmis

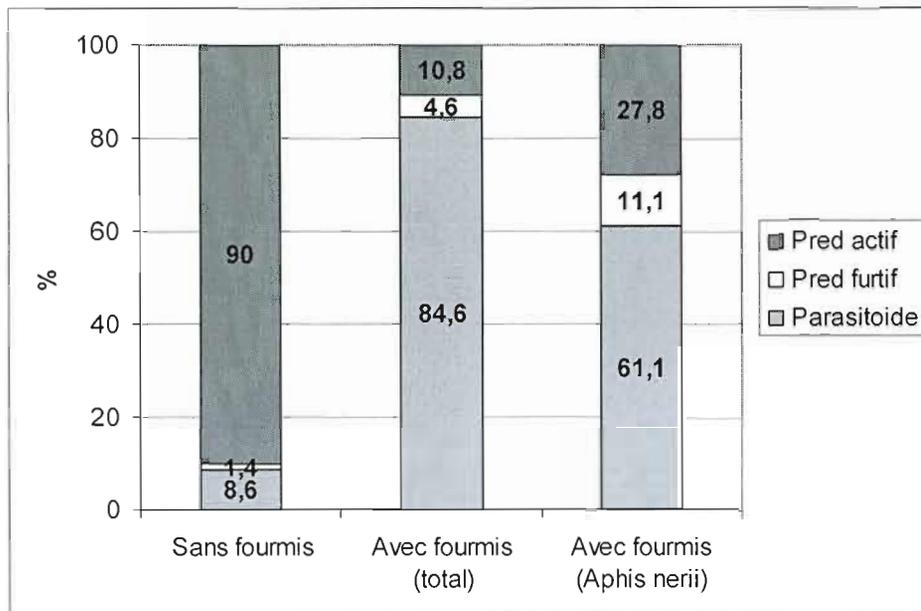


Fig. 2.4a. Fréquence relative des différents assemblages d'ennemis naturels en fonction de la présence des fourmis.

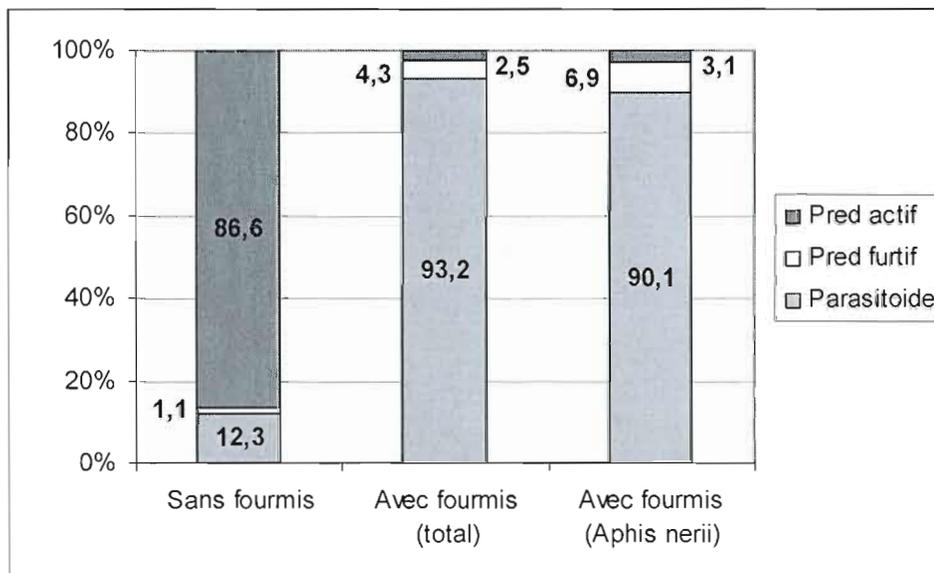


Fig. 2.4b. Abondance relative des différents assemblages d'ennemis naturels en fonction de la présence des fourmis.

## Références

- Addicott J. F. 1979.** A multispecies aphid-ant association: density dependence and species-specific effects. *Can. J. Zool.* 57: 558-569.
- Banks C. J. 1962.** Effect of the ant, *Lasius niger*, on insects preying on small populations of *Aphis fabae* Scop. on bean plants. *Ann. Appl. Biol.* 50: 669-679.
- Banks C. J. and E. D. M. Macaulay. 1967.** Effects of *Aphis fabae* Scop. and of its attendant ants and insect predators on yields of field beans (*Vicia fabae* L.). *Ann. Appl. Biol.* 60: 445-453.
- Bishop D. B. and C. M. Bristow. 2003.** Effects of the presence of the allegheny mound ant (Hymenoptera: Formicidae) in providing enemy-free space to myrmecophilous aphid and soft scale populations. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 96: 202-210.
- Bouchard D., J. C. Tourneur and R. O. Paradis. 1981.** Bio-écologie d'*Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae) prédateur du puceron du pommier, *Aphis pomi* DeGeer (Homoptera: Aphididae). *Ann. Soc. Entomol. Québec* 26: 119-130.
- Bradley G. A. and J. D. Hinks. 1968.** Ants, aphids, and jack pine in Manitoba ants. *Can. Entomol.* 100: 40-50.
- Breton L. M. and J. F. Addicott. 1992.** Density-dependent mutualism in an aphid-ant interaction. *Ecology* 73: 2175-2180.
- Bristow C. M. 1984.** Differential benefits from ant attendance to two species of Homoptera on New York ironweed. *J. Anim. Ecol.* 53: 715-726.
- Bronstein J. L. 2001.** The exploitation of mutualisms. *Ecol. Lett.* 4: 277-287.
- Brown M. W. 2004.** Role of aphid predator guild in controlling spirea aphid populations on apple in West Virginia, USA. *BioControl.* 29: 189-198.
- Buckley R. C. 1987a.** Interactions involving plants, Homoptera, and ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 111-135.
- Buckley R. C. 1987b.** Ant-plant-homopteran interactions. *Adv. Ecol. Res.* 16: 53-85.
- Choi M. Y., Roitberg B. D., Shani A., Raworth D. A. and G. H. Lee. 2004.** Olfactory response by the aphidophagous gall-midge, *Aphidoletes aphidimyza* to honeydew from green peach aphid, *Myzus persicae*. *Entomol. Exp. et Appl.* 111: 37-45.
- Dettner K. and C. Liepert. 1994.** Chemical mimicry and camouflage. *Annu. Rev. Entomol.* 39: 129-154.
- Fischer M., K. H. Hoffmann and W. Völkl. 2001.** Competition for mutualists in an ant-homopteran interaction mediated by hierarchies of ant attendance. *Oikos* 92: 531-541.
- Fischer M., W. Völkl, R. Schopf and K. H. Hoffmann. 2002.** Age-specific patterns in honeydew production and honeydew composition in the aphid *Metapeurum fuscoviride*: implications for ant-attendance. *J. Insect Physiol.* 48: 319-326.

- Francoeur A. 2005.** On the Nearctic distribution of *Lasius niger*. Notes from underground. **11** (1): 18. <http://www.notesfromunderground.org/issue11-1/fieldobs/lasiusdist.html>
- Hübner G. 2000.** Differential interactions between an aphid endohyperparasitoid and three honeydew-collecting ant species: a field study of *Alloxysta brevis* (Thomson) (Hymenoptera: Alloxystidae). *J. Insect Behav.* 13: 771-784.
- Kaneko S. 2002.** Aphids-attending ants increase the number of emerging adults of the aphid's primary parasitoid and hyperparasitoids by repelling intraguild predators. *Entomol. Sci.* 5: 131-146.
- Kaneko S. 2003a.** Impacts of two ants, *Lasius niger* and *Pristomyrmex pungens* (Hymenoptera: Formicidae), attending the brown citrus aphid, *Toxoptera citricidus* (Homoptera: Aphididae), on the parasitism of the aphid by the primary parasitoid, *Lysiphlebus japonicus* (Hymenoptera: Aphidiidae), and its larval survival. *Appl. Entomol. Zool.* 38: 347-357.
- Kaneko S. 2003b.** Different impacts of two species of aphid-attending ants with different aggressiveness on the number of emerging adults of the aphid's primary parasitoid and hyperparasitoids. *Ecol. Res.* 18: 199-212.
- Katayama N. and N. Suzuki. 2003.** Bodyguard effects for aphids of *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) as related to the activity of two ant species, *Tetramorium caespitum* Linnaeus (Hymenoptera: Formicidae) and *Lasius niger* L. (Hymenoptera: Formicidae). *Appl. Entomol. Zool.* 38: 427-433.
- Lucas É., D. Coderre and J. Brodeur. 1998.** Intraguild predation among aphid predators characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology* 82: 3246-3250.
- Lucas É. and J. Brodeur. 1999.** Oviposition site selection by the predatory midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Environ. Entomol.* 28:622-627.
- Lucas É. and J. Brodeur. 2001.** A fox in sheep's clothing: furtive predators benefit from the communal defense of their prey. *Ecology* 82: 3246-3250.
- Lucas É., C. Labrecque and D. Coderre. 2004.** *Delphastus catalinae* and *Coleomegilla maculata lengi* (Coleoptera: Coccinellidae) as biological control agents of the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). *Pest Manag. Sci.* 60:1073-1078.
- Mackauer M. and W. Völkl. 1993.** Regulation of aphid populations by aphidiid wasps: does parasitoid foraging behaviour or hyperparasitism limit impact? *Oecologia* 94: 339-350.
- Mailleux A. C., J. L. Deneubourg and C. Detrain. 2003.** Regulation of ants' foraging to resource productivity. *Proc. R. Soc. Lond.* 270: 1609-1616.
- Majerus M. E. N. 1994.** Ladybirds. Harper Collins Publishers, London.
- Messina F. J. 1981.** Plant protection as a consequence of an ant-membracid mutualism: interactions on goldenrod (*Solidago* sp.). *Ecology* 62: 1433-1440.
- Nijveldt W. 1988.** Cecidomyiidae.. In A.K Minks, P. Harrewijn et W. Helle. *World Crop Pests, Aphids.* Elsevier Science Publishers. New York. Vol. 2B: 271-277.

- Pontin A. J. 1978.** The numbers and distribution of subterranean aphids and their exploitation by the ant *Lasius flavus* Fabr. *Ecol. Entomol.* 3: 203-207.
- Rathcke B., C. L. Hamrum and A. W. Glass. 1967.** Observations on the interrelationships among ants, aphids and aphid predators. *Mich. Entomol.* 1: 169-173.
- Renault C. K., L. M. Buffa and M. A. Delfino. 2005.** An aphid-ant interaction: effects on different trophic levels. *Ecol. Res.* 20: 71-74.
- Sakata H. 1999.** Indirect interactions between two aphid species in relation to ant attendance. *Ecol. Res.* 14: 329-340.
- Schultz T. R. and T. P. McGlynn. 2000.** Interactions of ants with other organisms, p. 35-44. In: Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso and T. R. Schultz (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for ants.* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Sloggett J. J. and M. E. N. Majerus 2000.** Aphid-mediated coexistence of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) and the wood ant *Formica rufa*: seasonal effects, interspecific variability and the evolution of a coccinellid myrmecophile. *Oikos* 89: 345-359.
- Stadler B., K. Fiedler, T. J. Kawecki and W. W. Weisser. 2001.** Costs and benefits for phytophagous myrmecophiles: when ants are not always available. *Oikos* 92: 467-478.
- Stadler B. and A. F. G. Dixon. 2005.** Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 36: 345-372.
- Styrsky J. D., I. Kaplan and M. D. Eubanks. 2006.** Plant trichomes indirectly enhance tritrophic interactions involving a generalist predator, the red imported fire ant. *BioControl* 36: 375-384.
- Völkl W. 1992.** Aphids or their parasitoids, who actually benefits from ant attendance? *J. Anim. Ecol.* 61: 273-281.
- Völkl W. 2001.** Parasitoid learning during interactions with ants: how to deal with an aggressive antagonist. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 135-144.
- Völkl W. and M. Mackauer. 1993.** Interactions between ants and parasitoids wasps foraging for *Aphis fabae* spp. *Cirsiiacanthoidis* on thistles. *J. Insect. Behav.* 6: 301-312.
- Way M. J. 1963.** Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 8: 307-344.
- Wimp G. M. and T. G. Whitham. 2001.** Biodiversity consequences of predation and host plant hybridization on an aphid-ant mutualism. *Ecology* 82: 440-452.
- Yao I., H. Shibao and S. Akimoto. 2000.** Costs and benefits of ant-attendance to the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. *Oikos* 89: 3-10.

## CHAPITRE 3

### LA PRÉDATION FURTIVE, UNE STRATÉGIE EFFICACE POUR EXPLOITER LES COLONIES DE PUCERONS ENTRETENUES PAR LES FOURMIS ?

Benoit Guénard, André Francoeur et Éric Lucas

## Résumé

La protection contre les ennemis naturels du puceron est généralement reconnue comme le bénéfice majeur que l'on retire de la relation de mutualisme fourmi-puceron. Cependant, plusieurs ennemis naturels ont développé des adaptations morphologiques, physiologiques ou comportementales pour ne pas être attaqués par les fourmis et être en mesure d'exploiter cette ressource. Notre hypothèse est que la cécidomyie, *Aphidoletes aphidimyza*, prédateur aphidiphage furtif, est en mesure d'exploiter les colonies de pucerons entretenues par les fourmis grâce à son absence de mouvement apparent. Plusieurs expériences ont été réalisées pour évaluer le maintien de ce prédateur en présence de fourmis et pour comparer son maintien dans les colonies à celui de prédateurs actifs (larve de la coccinelle *Harmonia axyridis*).

Nos résultats montrent que les fourmis n'affectent pas significativement les larves de la cécidomyie, contrairement au prédateur actif, *H. axyridis* dont les larves de stade 2 et 4 sont victimes de comportements agressifs de la part des fourmis. À l'inverse, les larves mortes de stade 4, donc immobiles, sont moins attaquées par les fourmis que les larves vivantes. La prédation furtive, caractérisée par une absence de réaction chez la proie et par un déplacement très lent, semble donc être un mécanisme permettant de déjouer la vigilance des fourmis. L'absence de mouvements apparents semble être l'une des composantes principales permettant d'expliquer ces résultats. La capacité d'exploiter cette ressource conférerait alors à ce prédateur divers avantages dont la protection contre ces propres ennemis naturels (intra ou extraguildes), une compétition plus faible et une ressource de meilleure qualité.

**Mots-clés :** prédation furtive, mutualisme fourmis pucerons, comportement de prédation, mouvements, guildes aphidiphage.

## Introduction

De nombreuses espèces d'insectes incluant des Lycaenidae (Lepidoptera), des Membracidae, des Coccidae, des Pseudococcidae et des Aphididae (Homoptera) sont connues pour être des trophobiontes (Way 1963, Messina 1981, Buckley 1987b, Pierce *et al.* 2002). Au sein de ces relations mutualistes, les pucerons fournissent aux fourmis par le biais du miellat, riche en hydrates de carbone et en acides aminés une ressource facile d'accès et relativement constante spatialement et temporellement (Bristow 1991). Ils reçoivent en retour des bénéfices variés de la part des fourmis (Hölldobler et Wilson 1990).

Plusieurs bénéfices ont pu être démontré pour les pucerons comme un meilleur taux de reproduction, une fécondité plus élevée (El-Ziady et Kennedy 1956, Banks et Nixon 1958, El-Ziady 1960, Fischer *et al.* 2001), une meilleure longévité, une persistance plus longue des colonies aphidiennes (Fischer *et al.* 2001), une meilleure protection contre les pathogènes (Buckley 1987b) et surtout contre les ennemis naturels (El-Ziady et Kennedy 1956, Banks 1962, Way 1963, Stadler *et al.* 2001). Au sein des guildes aphidiphages, la plupart des prédateurs (Anthocoridae, Chrysopidae, Coccinellidae, Nabidae, Syrphidae, Thomisidae, ...) et des espèces de parasitoïdes (Aphidiidae) sont régulièrement attaquées par les fourmis (El-Ziady et Kennedy 1956, Bartlett 1961, Banks 1962, Fischer *et al.* 2001, Larsen *et al.* 2001, Hübner 2000, Renault *et al.* 2005, Völkl 2001, Hill et Hoy 2003).

Cependant, il existe certains ennemis naturels qui exploitent les colonies de pucerons entretenus malgré la présence de fourmis. Il s'agit alors de différencier deux catégories. Premièrement, les insectes qui évitent le contact avec les fourmis, que ce soit spatialement comme chez certains Miridae (Bishop et Bristow 2001) ou temporellement comme chez les Forficulidae, leur période d'activité étant inverse à celle des fourmis (Fischer *et al.* 2001). Deuxièmement, les ennemis naturels qui sont en contact avec les fourmis, mais qui ne sont pas attaqués par ces dernières grâce à diverses adaptations : morphologiques comme chez certaines coccinelles adultes, telle

*Myzia oblongoguttata* (L.) (Majerus *et al.* 2005), physiologiques en excréant des substances répulsives, inhibitrices ou de camouflage comme chez les parasitoïdes *Lysiphlebus cardui* (Marshall) (Völkl 1992, Dettner et Liepert 1994) et *Lysiphlebus hirticornis* Mackauer (Fischer *et al.* 2001) ou chez la coccinelle *Coccinella magnifica* Redtenbacher (Majerus 1994), comportementales comme des mouvements lents ou des comportements de camouflage comme chez *L. cardui* (Hübner 2000) ou chez la chrysope *Chrysopa slossonae* Banks (Milbrath *et al.* 1993).

Les mécanismes qui sont à l'origine de l'attaque des ennemis naturels par les fourmis semblent être reliés à plusieurs facteurs. Le mouvement d'un organisme semble être un élément majeur dans la détection de ce dernier par les fourmis. Il a ainsi été montré que, chez un certain nombre d'espèces de fourmis, la localisation des proies s'effectuait grâce aux mouvements de ces dernières (Way 1963). Ainsi, les *Formica* du groupe *rufa* possède une bonne vision et sont attirées par les proies en mouvements jusqu'à une distance de 9 à 10 cm (Sudd 1967). En ce qui concerne les ennemis naturels, les prédateurs présentant des mouvements lents ou des comportements de camouflage ne sont pas attaqués par les fourmis (Way 1963). Bartlett (1961), en disposant des prédateurs morts au sein de colonies de pucerons entretenues, remarque que ceux-ci ne sont pas attaqués. À l'inverse, au sein d'une colonie entretenue, les pucerons qui présentent des mouvements rapides ou anormaux sont attaqués par les fourmis (Way 1963).

Les pucerons contribuent également au mécanisme défensif par l'excrétion de phéromones d'alarme qui vont agir sur les fourmis, et augmenter leur agressivité et leur recherche à l'égard des ennemis naturels (Nault *et al.* 1976). Par la suite, il a été remarqué que les espèces de pucerons myrmécophiles ont tendance à émettre ces phéromones d'alarme à un niveau de stimulation plus faible que chez les espèces qui ne sont pas entretenues (Buckley 1987b).

La cécidomyie, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Cecidomyiidae : Diptera), est un prédateur spécialiste de pucerons que l'on retrouve à l'état naturel en Amérique du Nord et qui est utilisé dans les programmes de lutte biologique. Ce prédateur a été

décrit comme ayant un comportement de prédation spécifique, appelé prédation furtive (Lucas et Brodeur 2001). Ce comportement est caractérisé par une prédation qui ne déclenche pas de réaction défensive chez la proie. De plus, il a été noté que ce prédateur montrait des mouvements lents pour approcher sa proie, puis injectait une toxine paralysante dès la morsure. Seul le stade larvaire de la cécydomyie se nourrit de pucerons. Son développement larvaire va d'ailleurs se dérouler complètement au sein de la colonie de pucerons, sur une période de 7 jours (Bouchard et Tourneur 1981).

Grâce à son comportement particulier de prédation furtive, la cécydomyie devrait pouvoir exploiter les colonies de pucerons entretenues par les fourmis, contrairement aux autres prédateurs, dont nous qualifieront le comportement d'actif (présence de réaction défensive chez la proie et de mouvements rapides). Notre première hypothèse est que le prédateur furtif, *A. aphidimyza*, va présenter un taux de maintien identique au sein des colonies de pucerons avec et sans fourmis. Au contraire, les prédateurs actifs, provoquant une réponse chez la proie, et qui présente également une activité mobile importante, seront fortement affectés par la présence des fourmis. Notre seconde hypothèse stipule que le mouvement est un facteur prépondérant dans la détection et l'identification d'un intrus par les fourmis au sein de la colonie de pucerons. La réponse des fourmis envers un prédateur qui est normalement attaqué devrait donc différer si celui-ci est rendu immobile.

## Matériels et méthodes

### Organismes

Une fourmilière de *Lasius niger* L. avec environ 5000 ouvrières, la gyne et du couvain a été collectée pendant l'été 2004. La colonie a été installée dans un laboratoire à température constante (22 degrés Celsius) et placée dans un contenant en plastique relié à d'autres bacs par des tubes de plastiques de 2 cm de diamètre. Les bacs étaient ouverts pour permettre les manipulations, et les fourmis ne pouvaient

s'échapper grâce à une bande de colle de marque Tanglefoot. Une aire de chasse permettant d'installer 12 plants en même temps fût installée. Des colonies de pucerons de l'espèce *Aphis fabae* Scop. ont été maintenues en laboratoire sur des plants de gourgane (*Vicia faba* L.). Les colonies de pucerons sont denses et situées au niveau de la tige et sur la partie inférieure des feuilles de la plante. Cette espèce de puceron entretient une relation de myrmécophilie facultative avec les fourmis, et cette relation est bien connue avec *L. niger* (El-Ziady 1956, Banks et Nixon 1958). *Lasius niger* est connue pour être une espèce au déplacement rapide et au comportement agressif envers les ennemis naturels de pucerons (El-Ziady et Kennedy 1956, Banks et Macaulay 1967, Kaneko 2003a, Katayama et Suzuki 2003). Les espèces de fourmis agressives sont connues pour fournir une meilleure protection aux Homoptères entretenus contre les ennemis naturels (Burns 1973, Bristow 1984).

La colonie de fourmis était mise à jeun 48 heures avant le début de l'expérience pour s'assurer d'un besoin en glucides et d'un entretien efficace des fourmis sur les colonies de pucerons.

Plusieurs prédateurs ont été utilisés au cours des expériences : un prédateur de type furtif et deux prédateurs que nous qualifierons «d'actif» (par opposition à furtif) : 1) Le prédateur de type furtif dont le comportement de prédation n'est pas détecté et ne déclenche pas de réaction défensive chez la proie qu'il exploite (Lucas et Brodeur 2001). Dans le cas d'*A. aphidimyza* (Cecidomyiidae : Diptera) dont la larve de type vermiforme mesure près de 3 mm (Bouchard *et al.* 1981), les déplacements se caractérisent par des mouvements très lents, à peine perceptibles (Lucas et Brodeur 2001). 2) Le prédateur de type actif, avec une recherche active des proies, provoque une réaction défensive chez sa proie. L'organisme choisi est la coccinelle asiatique, *Harmonia axyridis* Pallas (Coccinellidae : Coleoptera), aux stades larvaires 2 et 4. Les larves de type campodéiforme mesurent environ 3,5 mm au stade 2 et entre 7,5 et 10,7 mm au stade 4 (Koch 2003).

### **Effet de la présence des fourmis sur la persistance des prédateurs**

Ces expériences se sont déroulées du mois d'octobre à novembre 2004. Les plants de gourgane ont été préparés de sorte qu'ils aient des colonies comprises entre 300 et 500 pucerons. Par la suite, sur chaque plant un seul prédateur a été introduit sur la partie supérieure du plant, soit le prédateur furtif *A. aphidimyza*, soit le prédateur actif *H. axyridis* de stade 2 ou 4. Trente minutes après l'introduction du prédateur sur le plant, 25 plants ont été introduits dans l'aire de chasse des fourmis, et 25 n'ont pas été mis en présence des fourmis. De 6 à 8 plants étaient alors introduits simultanément dans l'aire de chasse des fourmis. Le début de l'expérience correspond alors au premier entretien par les fourmis sur la colonie de pucerons.

- Observations : Afin de s'assurer de la présence du prédateur des observations ont été faites après 1, 2 et 24 heures. Au bout de chaque période, le prédateur était recherché visuellement et si nécessaire à l'aide d'une petite loupe grossissante (10X). Les larves de coccinelles étaient facilement repérables par leur taille. Pour les larves de cécidomyies, ces dernières se déplaçant peu, la recherche s'effectuait surtout autour de la zone de dépôt initial. En cas d'absence supposée, le plant était retiré pour être inspecté dans son intégralité avec découpe des différentes parties. Si une erreur était commise, le plant n'était alors pas considéré comme significatif dans les résultats.

- Black-box data : La présence ou l'absence de chaque prédateur en fonction de la présence ou de l'absence des fourmis a été notée au différents temps, puis ont été analysées à l'aide d'une table de contingence, avec test de Pearson, basée sur la présence ou de l'absence pour chaque prédateur en fonction de la présence ou non des fourmis.

### **Comparaison de la persistance des prédateurs actifs et furtifs en présence de fourmis**

Cette expérience a pour but de comparer le maintien de différents prédateurs au sein des colonies de pucerons avec fourmis et d'observer si l'un des deux est exclu du plant plus rapidement par les fourmis.

Afin de comparer les deux types de prédateurs entre eux, nous avons cherché à réduire les effets externes propres au système. Pour ce faire, les plants ont été sélectionnés deux à deux en fonction, de leur taille, de leur surface foliaire et de l'importance des colonies de pucerons. Au besoin, nous avons modifié les plants ou les tailles des colonies de pucerons pour les équilibrer entre les deux plants appariés. Les pucerons se trouvant sur la partie supérieure des plants étaient alors favorisés, de manière à obtenir des colonies comprises entre 300 et 500 individus.

L'étape suivante consistait à introduire l'un des deux prédateurs sur la partie supérieure du plant. Deux combinaisons de prédateur furent réalisées :

- Larve âgée d'*A. aphidimyza* – Larve d'*H. axyridis* stade 2.
- Larve âgée d'*A. aphidimyza* – Larve d'*H. axyridis* stade 4.

Après une période de 30 minutes, les plants ont été introduits dans l'aire de chasse des fourmis. Un total de 12 plants étaient donc introduits, 6 avec des larves de cécidomyies et 6 avec des larves de coccinelles soit de stade 2 ou de stade 4. Dans un cas pour la combinaison cécidomyie-coccinelle de stade 4 seul 10 plants ont été introduits, 5 avec *A. aphidimyza* et 5 avec *H. axyridis*. Au moins 17 réplicats de chaque combinaison ont été réalisés.

- Observations : Après l'introduction du système plant-pucerons-prédateur, une observation minutieuse des plants était effectuée pour observer le premier comportement d'entretien des fourmis sur la colonie de pucerons. Ce premier contact fourmi-puceron représente le temps zéro. Après 1 heure, 2 h et 24 h, suivant le début de l'expérience, la présence ou l'absence du prédateur était notée.

- Black-box data : Dans cette expérience, les taux de maintien des différents prédateurs, qui correspondent à la proportion d'individus restant sur les plants, de

chaque combinaison ont été comparés entre eux avec une table de contingence et par la suite, des comparaisons avec les résultats de l'expérience précédente ont ensuite été effectuées, de la même manière.

Afin de déterminer si les attaques des fourmis s'orientent plutôt vers un prédateur plutôt que vers un autre, nous avons considéré pour chaque temps et pour chaque paire de plant la présence ou l'absence du prédateur sur le plant. Cela a permis de savoir pour chacune des paires quel prédateur avait été retiré ou mis en fuite en premier. Trois scénarios pouvaient se présenter pour une période considérée : 1) l'un des deux prédateurs avait disparu pendant cette période, 2) les deux prédateurs avaient disparu ce qui dans ce cas ne permet pas de différencier une attaque préférentielle des fourmis, 3) aucun des deux prédateurs n'avait disparu, dans ce cas, il s'agissait de considérer la période suivante si possible. Par la suite, un test de t apparié fût réalisé pour révéler pour chaque période les différences dans l'attaque des fourmis sur les deux types de prédateurs. Pour le test, seul le cas de figure avec l'un des deux prédateurs disparus a été considéré.

### **Influence du mouvement sur la persistance des prédateurs en présence de fourmis**

Cette fois, on veut vérifier si le mouvement du prédateur a une influence sur l'agressivité des fourmis présente sur les colonies de pucerons. La préparation des plants et des colonies de pucerons est similaire à celle énoncée dans l'expérience précédente. Pour ce faire, des larves de coccinelle de stade 4 d'*H. axyridis* furent utilisées. Nous avons retenu ce type de larves parce que l'agressivité des fourmis envers elles est bien connue (Kaneko 2002). Des larves vivantes « mobiles » et des larves mortes (par congélation) « immobiles » ont été utilisées.

La méthodologie utilisée est similaire à celle de l'expérience précédente. La larve mobile est placée sur le plant 30 minutes avant que le système plante-pucerons ne soit introduit dans l'aire de chasse des fourmis. Une fois, ce délai écoulé, les plants sont placés dans l'aire de chasse des fourmis. Dès l'introduction du plant, les larves

immobiles sont placées sur la partie supérieure d'une feuille à proximité d'une colonie de pucerons (environ 1 à 2 cm), au niveau de l'apex du plant. Le temps zéro de l'expérience correspond au premier entretien des colonies de pucerons par une fourmi. Un total de 23 réplicats fût réalisé.

- Observations : La présence ou l'absence de chacun des types de prédateurs fût notée après 1, 2, 3, 4 et 24 heures. De plus, au cours de la première heure de l'expérience, les comportements des fourmis face aux larves de coccinelles ont été observés et notés. Les larves étant de grande taille, leurs déplacements et comportement étaient facilement observables.

- Black-box data : Le maintien des larves en fonction de leur état pour les différentes périodes considérées, ainsi que les différents types de comportements des fourmis ont été analysés à l'aide de table de contingence. Des tests de t appariés ont été réalisés pour vérifier quel type de prédateur était exclu en premier.

## Résultats

Dans toutes les expériences effectuées, l'entretien par les fourmis *L. niger* des pucerons *A. fabae* s'est réalisé au cours de la première heure après l'introduction des plants avec pucerons dans l'aire de chasse. Ce premier entretien était alors suivi par un recrutement et un entretien plus fort effectué par plusieurs fourmis.

### Effet de la présence des fourmis sur la persistance des prédateurs

1- CCD Pour les cécidomyies (N=25), les taux de maintien en absence de fourmis sont de 92% après 2 heures et de 72% après 24 heures (tab. 1) et de 88% et 48% respectivement après 2 heures et 24 heures en présence de fourmis. La comparaison des deux lots montre qu'il n'existe pas de différence significative après 2 heures ( $r^2=0.007$ ,  $P=0.637$ ) et 24 heures ( $r^2=0.045$ ,  $P=0.083$ ).

Les cécidomyies se situent généralement au sein des colonies de pucerons, parfois sous les pucerons et leurs mouvements ne sont pas directement perceptibles.

Aucune attaque des fourmis n'a été observée pendant les observations sur ce prédateur. La présence des fourmis ne semble pas modifier le maintien des prédateurs furtifs au sein des colonies de pucerons

2- COCC-2 En absence de fourmi, pour les larves de coccinelle de stade 2, les taux de maintien sont de 100% après 2 heures et de 96% après 24 heures et de 48% et 20% respectivement après 2 heures et 24 heures en présence de fourmis. Des différences significatives entre les deux lots sont perceptibles après 2 heures ( $r^2=0.396$ ,  $P<0.001$ ) et 24 heures ( $r^2=0.509$ ,  $P<0.001$ ).

3- COCC IV Pour les larves de stades 4, les taux de maintien sont de 96% après 2 heures et de 80% après 24 heures et de 24% et 8% respectivement après 2 heures et 24 heures en présence de fourmis. Des différences significatives entre les deux lots sont perceptibles après 2 heures ( $r^2= 0,465$ ,  $P<0.001$ ) et 24 heures ( $r^2=0.432$ ,  $P<0.001$ ).

On remarque que la présence de fourmis semble affecter le maintien des larves de stade 2 et 4 de la coccinelle comparativement aux colonies de pucerons sans fourmis. Plusieurs observations ont alors révélées que les larves de coccinelles quittaient le plant à cause des attaques des fourmis.

Ces attaques sont souvent initiées par une ouvrière seule, puis d'autres fourmis viennent renforcer ce phénomène. La réaction de la larve de coccinelle se traduit souvent par un comportement d'immobilisme au début de l'attaque, puis par une course rapide vers les extrémités de la plante pour fuir ses agresseurs. La larve exécute plusieurs déplacements le long de la tige pour quitter la plante, mais, lorsque celle-ci arrive au niveau du sol, elle remonte rapidement le plant. Ce n'est qu'au bout de plusieurs rencontres agressives avec les fourmis que la larve quitte définitivement le plant, une fois arrivée à la base de la tige. Dans certains cas, la larve entourée de fourmis se laisse tomber du plant.

## **Comparaison de la persistance des prédateurs actifs et furtifs en présence de fourmis**

### **a) Larves de Cecidomyidae et de 2<sup>ème</sup> stade de Coccinellidae**

Pour les larves de cécidomyies et les larves de stade 2 de la coccinelle, les taux de maintien sont respectivement de 100% et 67% après 1 heure, de 83% et 44% après 2 heures et enfin de 50% et 11% au terme des 24 heures (Fig. 1a). Des différences significatives ressortent alors dès la première heure ( $r^2=0.293$ ,  $P=0.007$ ), et se confirment à deux heures ( $r^2=0.130$ ,  $P=0.015$ ) et à 24 heures ( $r^2=0.153$ ,  $P=0.011$ ). Le prédateur de type furtif présente un maintien plus élevé que le prédateur actif.

Les larves de stade 2 de la coccinelle sont toujours expulsées en premier. Après 1 heure, 6 larves ayant été expulsé, soit 33% du total, alors qu'aucune larve de cécidomyie ne l'a été. Ce patron se reproduit à deux heures avec 10 larves de coccinelles expulsées (56%) et aucune larve de cécidomyie, et à 24 heures avec 13 larves expulsées (72%) contre toujours aucune pour la cécidomyie (Fig. 2a). Trois combinaisons sont inconnues, les 2 types de larves ayant été retirées entre 2 heures et 24 heures, ce qui représente 17 % du total des réplicats. Les larves de stade 2 sont donc attaquées plus rapidement que les larves de cécidomyies pour 1 heure ( $r^2=0.384$ ,  $P=0.045$ ), pour 2 heures ( $r^2=0.384$ ,  $P=0.098$ ) et pour 24 heures ( $r^2=0.372$ ,  $P=0.003$ ).

### **b) Larves de Cecidomyidae et de 4<sup>ème</sup> stade de Coccinellidae**

Pour les larves de cécidomyies et les larves de stade 4 de la coccinelle, les taux de maintien sont respectivement de 100 % et 65 % après 1 heure, de 100 % et 24 % après 2 heures et enfin de 65 % et 0 % au terme des 24 heures (Fig. 1b). Les différences statistiques ressortent dès la première heure ( $r^2=0.303$ ,  $P=0.007$ ), et se confirment à deux heures ( $r^2=0.590$ ,  $P<0.001$ ) et 24 heures ( $r^2=0.484$ ,  $P<0.001$ ). Le prédateur furtif présente un maintien plus élevé que le prédateur actif.

Les larves de stade 4 de la coccinelle sont toujours expulsées en premier. Après 1 heure, 6 larves étaient expulsées, soit 35% du total, alors qu'aucune larve de

cécidomyie ne l'a été. Ce patron se reproduit à deux heures avec 12 larves de coccinelles expulsées (71%) et aucune larve de cécidomyie, et à 24 heures avec 13 larves expulsées (76%) contre toujours aucune pour la cécidomyie (Fig. 2b). Deux combinaisons sont inconnues, les 2 types de larves ayant été retirées entre 2 heures et 24 heures, ce qui représente 11% du total des réplicats. Les larves de stade 4 sont donc attaquées plus rapidement que les larves de cécidomyies pour 1 heure ( $r^2=0.383$ ,  $P=0.045$ ), 2 heures ( $r^2=0.384$ ,  $P=0.005$ ) et 24 heures ( $r^2=0.372$ ,  $P=0.003$ ).

La première attaque n'a jamais été dirigée contre le prédateur furtif mais toujours envers le prédateur actif, qu'il s'agisse des larves de coccinelle de stade 2 ou 4.

### **Influence du mouvement sur la persistance des prédateurs en présence de fourmis**

**Résultats en Black box.** Le maintien des larves d'*Harmonia axyridis* de stade 4 diffère en fonction du statut mobile ou immobile de la larve (mobile vs immobile).

Dès la première heure, la différence de maintien est constatée, le pourcentage de maintien étant respectivement pour les mobiles de 70% et de 96% pour les immobiles. Cette tendance se poursuit jusqu'à la fin de l'expérience, avec des pourcentages de maintien de 35% pour les mobiles et de 87% pour les immobiles après 2 heures, puis de 26% contre 87% après 3 heures, de 22% contre 82% après 4 heures, et finalement de 3% contre 44% après 24 heures. Pour l'ensemble des périodes considérées, nous constatons des différences significatives entre le maintien des larves mobiles et celui des larves immobiles (Fig. 3).

Après 1 heure, aucune différence significative n'est perceptible ( $r^2=0.139$ ,  $P=0.106$ ), car, sur un total de 23 combinaisons, 7 larves mobiles et une immobile furent retirées, soit 30% et 4% du total des combinaisons (Fig. 4). À partir de 2 heures, une différence significative apparaît entre les deux traitements ( $r^2=0.129$ ,  $P=0.029$ ), 13 mobiles et 2 immobiles ont été retirées, soit 57% et 9% du total des combinaisons. Après 3 heures, 15 mobiles (65%) et 2 immobiles (9%) ont été retirées

( $r^2=0.145$ ,  $P=0.015$ ). Après 4 heures, 16 mobiles (70%) et 2 immobiles (9%) ont été retirées ( $r^2=0.153$ ,  $P=0.011$ ). Après 24 heures, 17 mobiles (74%) et 4 immobiles (17%) ont été retirées ( $r^2=0.084$ ,  $P=0.033$ ).

**Observations.** Les deux comportements suivants des fourmis ont été observés : 1) des palpations, comportements exploratoires qui se traduisent par des palpations antennaires de la part des fourmis sur le sujet présenté; 2) des agressions, comportements agressifs, regroupant trois types différents: des mordillements légers, des tirages du prédateur et enfin des attaques à l'aide des mandibules ou de projections d'acide formique.

Ces séquences comportementales se manifestaient de trois manières possibles les palpations seules, les attaques seules, ou alors pouvait être couplés, la palpation entraînant une attaque.

Sur un total de 17 combinaisons observées (une mobile face à une immobile), 27 palpations ont pu être observées sur les larves mobiles contre 47 chez les larves immobiles ( $r^2=0.014$ ,  $P=0.097$ ). Le nombre moyen de palpations est alors de 1.6 pour les larves mobiles et de 2.8 pour les larves immobiles ( $\chi^2=1.055$ ,  $P=0.304$ ). Les larves mobiles sont significativement plus attaquées que les larves immobiles, 45 agressions contre 8 ( $r^2=0.113$ ,  $P<0.001$ ) (Fig. 5), pour un nombre moyen d'attaques de 2.6 sur les larves mobiles contre 0.5 sur les larves immobiles ( $\chi^2=11.337$ ,  $P<0.001$ ).

Les résultats suivants présentent une analyse plus fine des différents comportements observés sur chaque type de larves. D'une part, les comportements exprimés seuls, comme une attaque ou une palpation, et d'autre part les comportements exprimés ensembles, soit une palpation directement suivie d'une attaque par la fourmi (la larve est alors reconnue comme un ennemi potentiel). On observe alors une différence significative dans l'ensemble des comportements chez les deux types de larves ( $r^2=0.235$ ,  $P<0.001$ ) (Fig 6).

Si l'on compare chaque comportement exprimé par les fourmis en fonction du type de larve présenté, on obtient que sur un total de 17 réplifications dans chaque

groupe, le nombre d'attaques directes est plus important envers les larves mobiles qu'envers les larves immobiles, les moyennes respectives sont de 2 et 0.29 (Wilcoxon test,  $z=3.3$ ,  $P<0.001$ ). Le nombre d'attaque après palpation est également plus important, avec en moyenne 0.65 pour les larves mobiles contre 0.17 pour les larves immobiles (Wilcoxon test,  $z=2.2$ ,  $P=0.027$ ). Il existe une tendance en ce qui concerne le nombre de palpations ne déclenchant pas d'attaque : le nombre semble plus élevé chez les larves immobiles avec en moyenne 2,6 palpations que chez les larves mobiles avec 0.9 palpations (Wilcoxon test,  $z=-1.9$ ,  $P=0.056$ ).

### Discussion

Les résultats de cette étude montrent que le prédateur furtif, *A. aphidimyza*, ne serait pas affecté par la présence des fourmis au sein de colonies de pucerons, contrairement aux prédateurs actifs comme les larves de la coccinelle *H. axyridis*. Ces dernières sont d'ailleurs toujours les premières à être mises en fuite. Il semble également que les mouvements d'un prédateur influencent l'identification par les fourmis d'un ennemi naturel au sein des colonies de pucerons.

Certains éléments caractéristiques de la prédation furtive laissaient penser que ce comportement de prédation particulier pouvait permettre la survie de la cécidomyie au sein des colonies de pucerons entretenues par les fourmis. Ainsi, l'absence de réaction défensive chez la proie d'*A. aphidimyza*, et de l'ensemble de la colonie de pucerons (Lucas et Brodeur 2001) semblait indiquer qu'un premier échelon défensif de la relation pucerons-fourmis était désactivé. En effet, Nault et collaborateurs (1976) avaient démontré le rôle des phéromones d'alarme émises par les pucerons pour alerter les fourmis de la présence d'un ennemi naturel et permettre la protection de la colonie.

D'autres aspects restaient cependant à être démontrés. Le prédateur furtif présente un maintien similaire au sein des colonies de pucerons avec et sans fourmis. Dans les deux cas, on observe tout de même une diminution du nombre de larves

présentes, surtout après 24 heures. Il est à noter que les larves âgées de cécidomyies présentent un comportement d'expulsion du plant pour effectuer leur nymphose au niveau du sol (Bouchard *et al.* 1981). Cependant, même si aucune attaque n'a été observée, on ne peut pas exclure totalement ce comportement de la part des fourmis. À l'inverse, les prédateurs actifs, sont très affectés par la présence de fourmis sur les colonies de pucerons; les attaques de fourmis ayant été observées à de nombreuses reprises. Pour y faire face, les larves de coccinelles semblent adopter un comportement où elles limitent leurs mouvements et se tiennent à l'écart des colonies de pucerons sur les extrémités foliaires. Lorsqu'une fourmi inspecte la larve par des palpations, cela peut déclencher un mouvement des pattes ou un comportement de fuite. Ces mouvements provoquent alors une séquence d'attaques chez la fourmi, qui est souvent rejointe par d'autres ouvrières qui se trouvent à proximité. Les résultats obtenus sont en accord avec des résultats précédents sur l'attaque d'*H. axyridis* par *L. niger* (Kaneko 2002), la coccinelle étant incapable de se maintenir sur des colonies de pucerons entretenues par des fourmis.

Le maintien est également différent entre les prédateurs actifs et furtifs. La cécidomyie montre alors un maintien bien plus élevé que les larves de coccinelles. On remarque également, que les larves de coccinelles sont expulsées des plants assez rapidement après le début de l'entretien des pucerons par les fourmis. La première mise en fuite ou expulsion du prédateur par les fourmis est toujours orientée vers le prédateur actif. Ce résultat pourrait être dû à la mobilité plus grande des larves de coccinelles qui possèdent un déplacement plus rapide pour quitter le plant en descendant le long de la tige ou en sautant du plant. Cependant un comportement de fuite, par le saut, existe également chez la larve de cécidomyie (Milne 1960). La fuite des larves de coccinelles ne se produit pas après la première attaque des fourmis mais suite à de multiples attaques, les larves évitant de quitter le plant lorsque cela est possible. Il semble alors que la disparition d'un prédateur sur un plant résulte d'un processus de détection et d'attaques des fourmis sur le prédateur et pas uniquement de fuite par le prédateur.

Par sa forme, sa taille et son absence de défense, la larve de cécidomyie représente une proie potentielle facile pour les fourmis qui n'auraient alors aucun problème pour la saisir, contrairement aux larves de coccinelles plus volumineuses, mais surtout armées d'épines protectrices le long du corps qui rend difficile la saisie par les mandibules. Cette étude montre que le prédateur qui paraît le plus vulnérable est en réalité celui qui se maintient le mieux au sein des colonies de pucerons entretenues par les fourmis.

L'expérience avec les larves de stade 4 d'*H. axyridis* mobiles et immobiles montre bien que le mouvement a un rôle prépondérant dans la détection et l'attaque du prédateur. L'absence de différence significative au niveau du nombre de palpations par les fourmis sur les larves de stade 4 d'*H. axyridis*, laisse penser que les larves mobiles et immobiles sont détectées comme suspectes par les fourmis au sein des colonies de pucerons. L'absence de mouvement ne semble donc pas être un élément suffisant pour éviter le contact avec les fourmis. On peut alors suggérer deux hypothèses différentes pour expliquer cette situation. 1) Basée sur une détection active des intrus par les fourmis, les larves mobiles ou immobiles sont détectées par un mécanisme autre que le mouvement, tel que la perception des formes ou par une signature chimique (Way 1963). 2) Basée sur une détection passive, les contacts avec les fourmis sont le résultat de rencontres aléatoires liées aux déplacements permanents des fourmis sur le plant (Nixon dans Way 1963).

Cependant, l'étude des interactions agressives et des comportements des fourmis suivant la palpation indique des différences dans l'identification des larves en fonction de leur mobilité. En effet, le nombre d'agressions sur les larves mobiles s'avère plus important que sur les larves immobiles. Si la détection d'un individu suspect ne semble pas liée à la mobilité, à l'inverse, son identification comme intrus y semble liée. La forme des deux types de larves étant identique, ce facteur peut donc être éliminé. De plus, si l'identification était de nature physiologique, on devrait retrouver un nombre d'attaques similaires, les larves mortes étant fraîchement tuées, on peut supposer que les signatures chimiques cuticulaires entre les individus morts et

vivants sont semblables. Il semble donc que le facteur physiologique n'intervienne pas à ce niveau. Il est à noter qu'aucun comportement de saignée réflexe n'a été observé sur les larves vivantes. De la même manière, le nombre de palpations ne provoquant pas de réactions agressives chez les fourmis est différent entre les deux types de larves, les fourmis présentant ce comportement de manière plus fréquente sur les larves immobiles. Le nombre d'attaques directes est également plus fort sur les larves mobiles qu'immobiles. Ce comportement des fourmis est une attaque enclenchée sans que le prédateur ne soit palpé. Il semble donc que là encore le mouvement en soit la cause. En étudiant les comportements d'apprentissage et d'oviposition de parasitoïdes du genre *Pauesia*, Völkl (2001) remarque que les fourmis ne présentent pas de comportement agressif envers les individus immobiles ou ayant des mouvements lents. À l'inverse, les fourmis attaquent les parasitoïdes présentant des mouvements rapides. Il note plus tard que les parasitoïdes développent au cours d'apprentissage des mouvements lents qui n'alertent pas les fourmis (Völkl 2001). L'importance du mouvement est bien connu chez les fourmis. Son rôle est connu dans la capture des proies chez plusieurs sous-familles comme les Ecitoninae (Hölldobler et Wilson 1990), les Formicinae comme les *Oecophylla* (Dejean *et al.* 1990) ou les *Formica* du groupe *rufa* (Sudd 1967). Au sein du mutualisme fourmis pucerons, les pucerons qui présentent des mouvements rapides seraient attaqués par les fourmis, ce qui aurait alors sélectionné des espèces de pucerons aux comportements placides (Way 1963, Addicott 1979, Buckley 1987a).

Cependant, cette étude ne permet pas d'exclure certains éléments pouvant être d'importance pour la détection des ennemis naturels des pucerons par les fourmis. L'un des facteurs qui n'a pas été étudié ici est celui de la taille, la larve d'*A. aphidimyza* étant plus petite que la larve de stade 2 d'*H. axyridis*. Cependant, il ne semble pas avoir de différence entre les deux stades larvaires de la coccinelle. Ce facteur apparaît donc comme secondaire. Le même cas se pose également avec les formes des larves : vermiformes pour les larves de la cécidomyie et campodéiforme pour les coccinelles. On ne peut donc pas exclure ces paramètres dans le rôle qu'ils

pourraient jouer dans la détection du prédateur par les fourmis. Le rôle chimique est bien connu chez de nombreux parasitoïdes pour éviter les attaques des fourmis (Völkl 1992, Dettner et Liepert 1994), bien que celui-ci ne nous semble pas intervenir dans l'attaque des larves de stade 4 mortes et vivantes de la coccinelle asiatique, nous ne sommes pas en mesure de l'éliminer chez la cécidomyie. Une étude spécifique concernant le profil cuticulaire chez cet insecte serait donc nécessaire.

La possibilité pour un prédateur comme *A. aphidimyza* d'exploiter des colonies de pucerons entretenues par les fourmis présente plusieurs avantages. En effet, la guildes des aphidiphages comprend de nombreuses espèces d'insectes prédateurs et parasitoïdes (Brodeur et Rosenheim 2000), cependant, les fourmis empêchent un grand nombre d'ennemis naturels d'exploiter cette ressource alimentaire (Way 1963, Fischer *et al.* 2001). La compétition interspécifique pour les quelques espèces qui arrivent à le faire est donc moins importante. De plus, les colonies de pucerons entretenues se révèlent souvent plus grandes que celles qui ne le sont pas (Stadler *et al.* 2001, Renault *et al.* 2005). elles présentent des proies de meilleure qualité (moins de pathogènes, pucerons se nourrissant sur des parties plus intéressantes de la plante) (Buckley 1987b) pour le prédateur. Dans le cas de la cécidomyie, on a montré que la larve est soumise à de la prédation intragilde par les Coccinellidae et les Chrysopidae (Lucas *et al.* 1998). Nos résultats montrent que les larves d'*H. axyridis* ne peuvent exploiter efficacement les colonies de pucerons en présence de fourmis. On peut donc penser que le taux de prédation intragilde en sera réduit. Ce raisonnement peut d'ailleurs s'étendre à l'ensemble des ennemis naturels présentant un comportement de prédation intragilde et avec lesquels les fourmis interfèrent lorsqu'ils exploitent cette ressource alimentaire. On peut considérer que pour un prédateur furtif, comme *A. aphidimyza*, la colonie de pucerons entretenue par les fourmis constitue une zone libre d'ennemi. Un phénomène identique a déjà été démontré par Kaneko (2003a) entre le parasitoïde *Lysiphlebus japonicus* Ashmead et ses hyperparasitoïdes au sein de colonie d'*Aphis gossypii* Glover entretenu par *L. niger* et *Pristomyrmex pungens* Mayr (Kaneko 2003b).

A cause de sa faible mobilité, la larve d'*A. aphidimyza* vit sur la même plante au cours de son développement larvaire et reste même restreinte à la colonie de pucerons dans laquelle elle se trouve (Mansour 1976). C'est donc la femelle, qui au moment de l'oviposition, joue un rôle crucial dans la survie des futures larves. Il a été démontré que la femelle sélectionnait des sites préférentiels en terme de nourriture ou de configuration de la plante pour la survie des larves (Mansour 1976). Une hypothèse basée sur un évitement temporel des fourmis par les adultes d'*A. aphidimyza* peut être énoncée. En effet, les fourmis dans les régions tempérées sont moins actives, voire inactives pendant la nuit, cette période est justement celle utilisée par la femelle d'*A. aphidimyza* pour ovipositer (Bouchard *et al.* 1981). Il y aurait donc un évitement temporel.

Les résultats de cette étude viennent confirmer les observations connues sur la survie des cécidomyies au sein des colonies de pucerons entretenues par les fourmis en milieu naturel (Guénard *et al.*, chap. 2, Frechette *et al.*, in prep.). La prédation furtive pourrait donc fournir un avantage en présence de fourmis contrairement à la prédation avec un mode de recherche actif. Des recherches complémentaires, avec utilisation d'autres prédateurs pourraient compléter cette étude. Ainsi, le Chamaemyiidée, *Leucopsis* sp. que l'on retrouve au sein des colonies de pucerons, pourrait posséder un comportement furtif proche d'*A. aphidimyza* (obs. pers.), la caractérisation de son mode de prédation et l'étude de cet insecte au sein de colonies de pucerons avec fourmis pourrait confirmer notre hypothèse. La localisation et la survie des larves étant liées à l'oviposition de la femelle, il serait intéressant d'étudier l'influence des fourmis sur son comportement de ponte.

Enfin, la présence de prédateurs ou de parasitoïdes capables d'exploiter les colonies de pucerons en présence de fourmis diminue le bénéfice perçu par les pucerons de la relation de mutualisme à laquelle ils participent avec les fourmis (Stadler et Dixon 2005). Cependant la prédation par les parasitoïdes est considérée comme plus faible que celle exercée par les prédateurs (Bradley et Hinks 1968, Fisher *et al.* 2001). *Aphidoletes aphidimyza* peut également être considéré comme un

prédateur modéré, se nourrissant de 10 à 100 pucerons au cours de son développement larvaire (Nijveldt 1988). Cette prédation modérée pourrait alors permettre aux colonies de pucerons de rester suffisamment importante pour conserver leur attrait pour les fourmis (Addicott 1979, Breton et Addicott 1992a, Sakata 1999, Renault *et al.* 2005) et, ainsi, sauvegarder cette zone libre d'ennemi naturel. De plus, dans le cas de la cécidomyie, il semble que les pucerons contribuent également à un effet de dilution face aux éventuels prédateurs (Lucas et Brodeur 2001). L'étude des différents facteurs influençant le trade-off, coûts-bénéfices, au sein de ce système permettrait alors d'établir les conditions optimales pour la survie de la cécidomyie.

Type de prédateurs	% maintien après 2 heures			% maintien après 24 heures		
	sans fourmis	avec fourmis	Valeur de <i>P</i>	sans fourmis	avec fourmis	Valeur de <i>P</i>
<i>A. aphidimyza</i>	92 ±5,5	88 ±6.6	0.637	72 ±9.2	48 ±10.2	0,083
<i>H. axyridis</i> st. 2	100	48 ±10.2	< 0.001	96 ±4	20 ±8.2	< 0.001
<i>H. axyridis</i> st. 4	96 ±4	24 ±8.7	< 0.001	80 ±8.2	8 ±5.5	< 0.001

Table 3.1 : Pourcentage de persistance des différents prédateurs en relation avec le temps et la présence des fourmis.

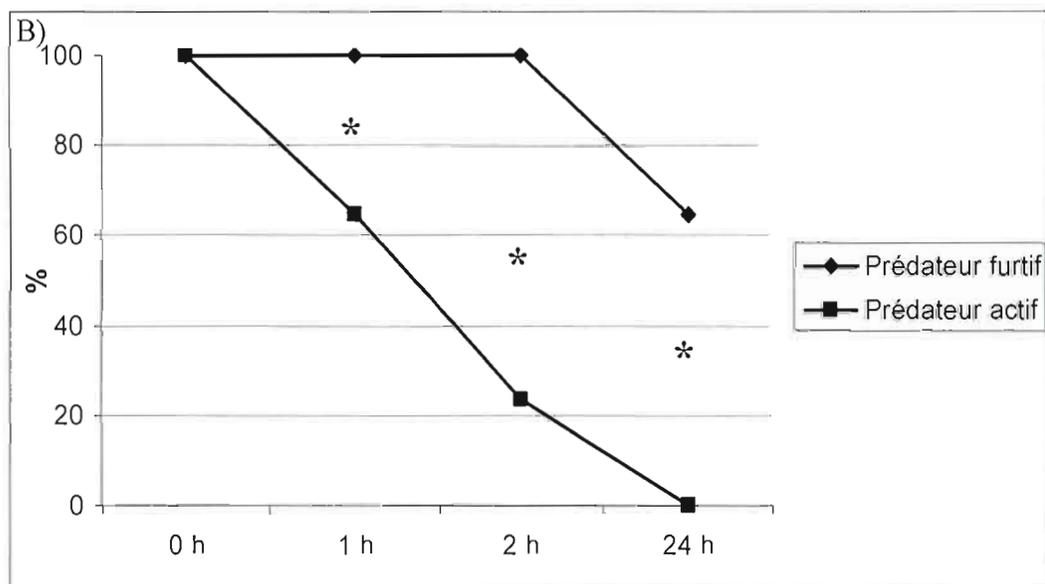
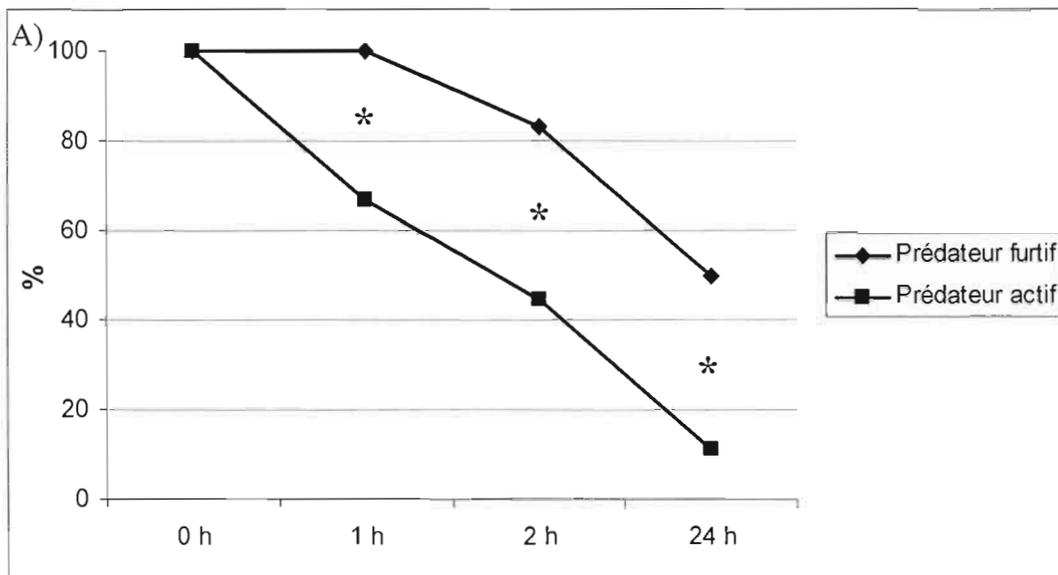


Fig 3.1: Pourcentage de persistance des différents prédateurs avec fourmis. (A) Larve d'*A. aphidimyza* et deuxième stade larvaire d'*H. axyridis*. B) Larve d'*A. aphidimyza* et quatrième stade larvaire d'*H. axyridis*.

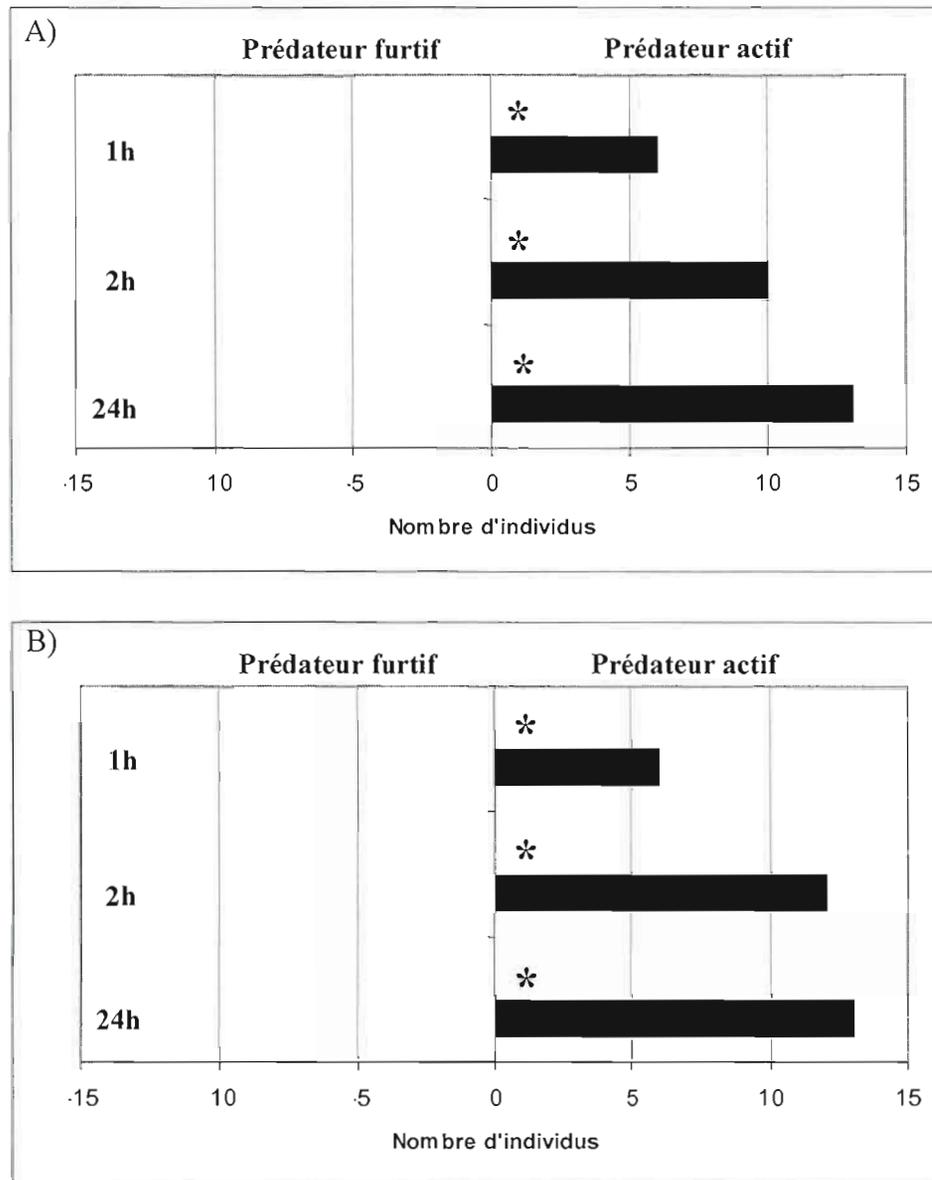


Fig 3.2: Première disparition entre (A) les larves d'*A. aphidimyza* (prédateur furtif) et deuxième stade larvaire d'*H. axyridis* (prédateur actif), (B) Larves d'*A. aphidimyza* (prédateur furtif) et quatrième stade larvaire d'*H. axyridis* (prédateur actif).

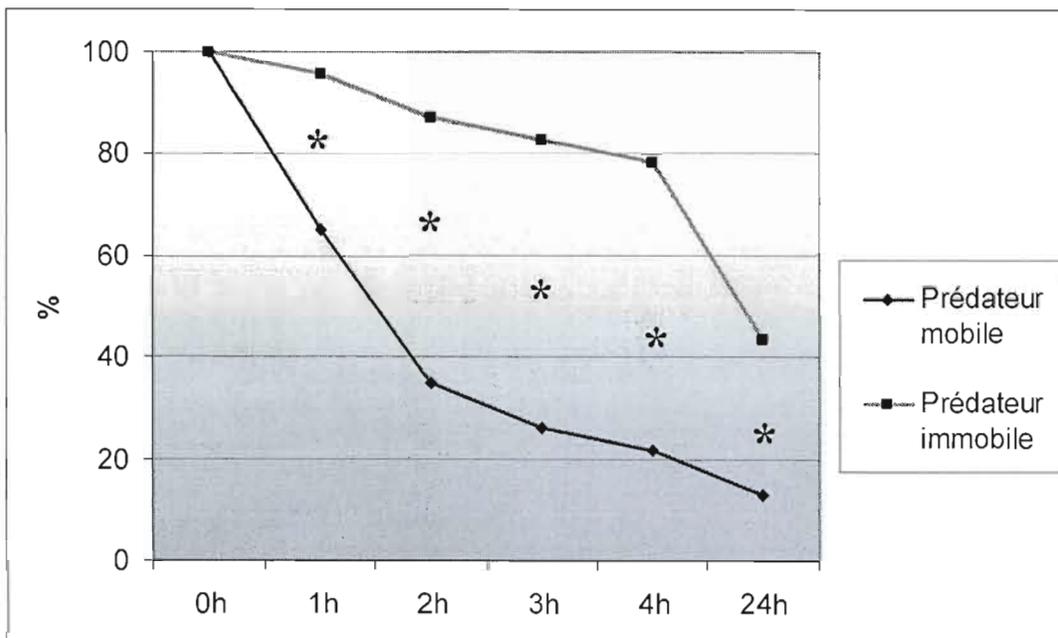


Fig 3.3 : Pourcentage de persistance à travers le temps des quatrièmes stades larvaires mobiles et immobiles d'*H. axyridis*.

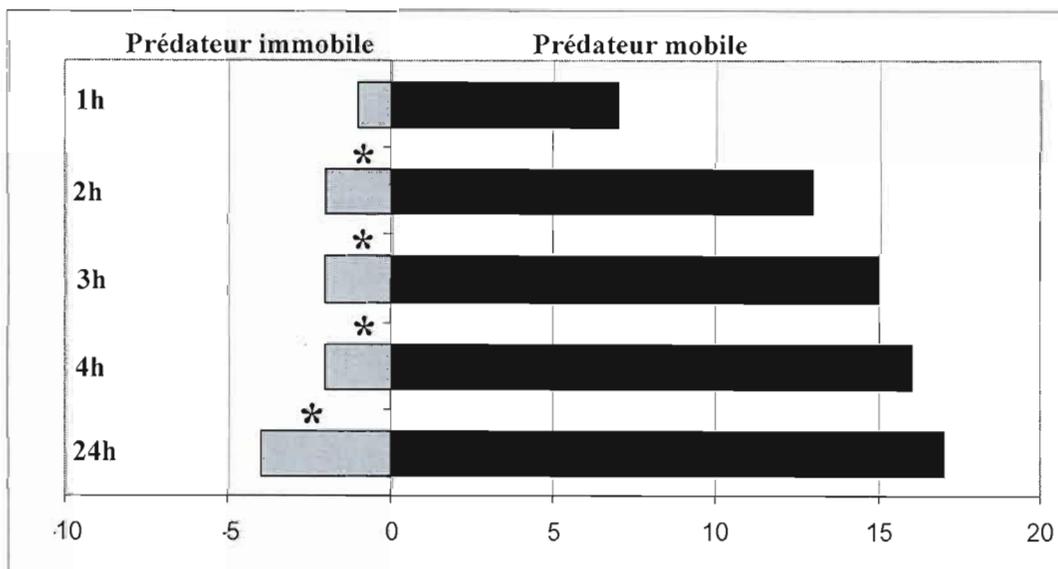


Fig 3.4 : Première disparition entre les quatrièmes stades larvaires mobiles et immobiles d'*H. axyridis*.

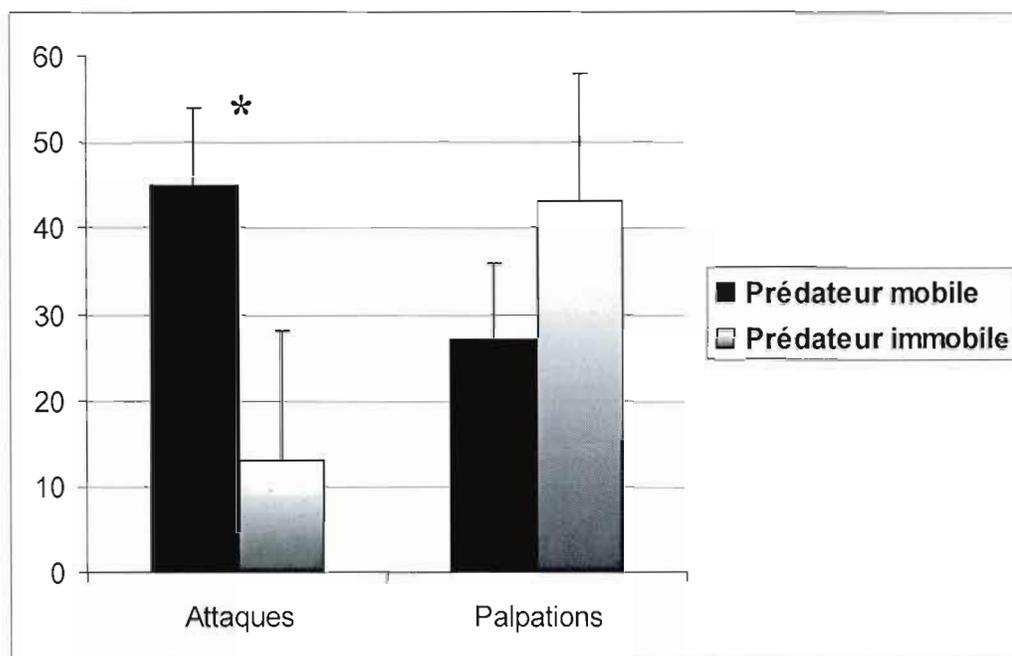


Fig 3.5: Nombre d'attaques et de palpations des fourmis sur les quatrièmes stades larvaires mobiles et immobiles d'*H. axyridis*.

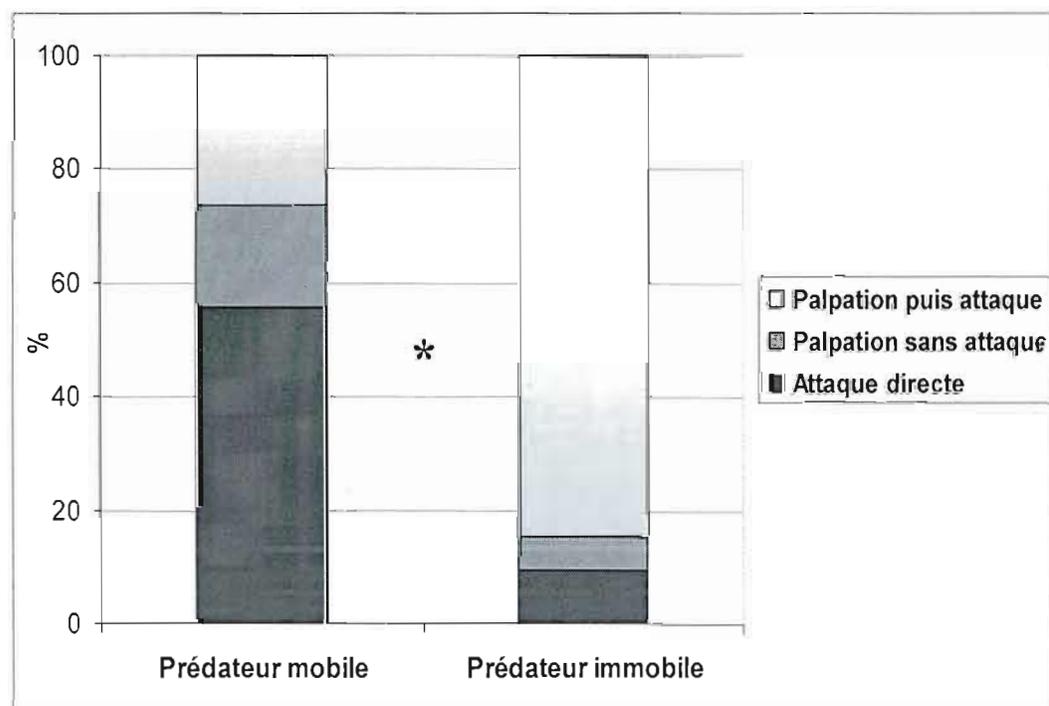


Fig 3.6 : Pourcentage des différents comportements observés des fourmis envers les quatrièmes stades larvaires mobiles et immobiles d'*H. axyridis*.

## Références :

- Addicott J.F. 1979.** A multispecies aphid-ant association: density dependence and species-specific effects. *Can. J. Zool.* 57: 558-569.
- Banks C. J. 1962.** Effect of the ant, *Lasius niger*, on insects preying on small populations of *Aphis fabae* Scop. on bean plants. *Ann. Appl. Biol.* 50: 669-679.
- Banks C. J. and H. L. Nixon. 1958.** Effects of the ant, *Lasius niger* L., on the feeding and excretion of the bean aphid, *Aphis fabae* Scop. *J. Exper. Biol.* 35: 703-711.
- Banks C. J. and E. D. M. Macaulay. 1967.** Effects of *Aphis fabae* Scop. and of its attendant ants and insect predators on yields of field beans (*Vicia fabae* L.). *Ann. appl. Biol.* 60: 445-453.
- Bartlett B. R. 1961.** The influence of ants upon parasites, predators, and scale insects. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 54: 543-551.
- Bishop D. B. and C. M. Bristow. 2001.** Effect of allegheny mount ant (Hymenoptera: Formicidae) presence on homopteran and predators populations in Michigan jack pine forests. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94: 33-40.
- Bouchard D., J. C. Tourneur and R. O. Paradis. 1981.** Bio-écologie d'*Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae) prédateur du puceron du pommier, *Aphis pomi* DeGeer (Homoptera: Aphididae). *Ann. Soc. Entomol. Québec* 26: 119-130.
- Bradley G. A. and J. D. Hinks. 1968.** Ants, aphids and jackpine in Manitoba. *Can. Entomol.* 100: 40-50.
- Breton L. M. and J. F. Addicott. 1992.** Density-dependent mutualism in an aphid-ant interaction. *Ecology* 73: 2175-2180.
- Bristow C. M. 1984.** Differential benefits from ant attendance to two species of Homoptera on New York ironweed. *J. Anim. Ecol.* 53: 715-726.
- Bristow C. M. 1991.** Why are so few aphids ant-tended?, pp. 104-119. *In* C. R. Huxley and D. F. Cutler [eds.], *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford. xviii + 601 p.
- Brodeur J. and J. A. Rosenheim. 2000.** Intraguild interactions in aphid parasitoids. *Entomol. Exp. Appl.* 97: 93-108.
- Buckley R. C. 1987a.** Interactions involving plants, Homoptera, and ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 111-135.
- Buckley R. C. 1987b.** Ant-plant-homopteran interactions. *Adv. Ecol. Res.* 16: 53-85.
- Burns D. P. 1973.** The foraging and tending behavior of *Dolichoderus taschenbergi* (Hymenoptera: Formicidae). *Can. Entomol.* 105: 97-104.
- Dejean A., B. Corbara and J. Oliva Rivera. 1990.** Mise en évidence d'une forme d'apprentissage dans le comportement de capture des proies chez *Pachycondyla* (= *Neoponera*) villosa (Formicidae, Ponerinae). *Behaviour* 115: 175-187.

- Dettner K. and C. Liepert. 1994.** Chemical mimicry and camouflage. *Annu. Rev. Entomol.* 39: 129-154.
- El-Ziady S. 1960.** Further effects of *Lasius niger* L. on *Aphis fabae* Scopoli. *Proc. R. Entomol. Soc. London Ser. A Gen. Entomol.* 35: 30-38.
- El-Ziady S. and J. S. Kennedy. 1956.** Beneficial effects of the common garden ant, *Lasius niger* L., on the black bean aphid, *Aphis fabae* Scopoli. *Proc. R. Entomol. Soc. London Ser. A Gen. Entomol.* 31: 61-65.
- Fischer M., K. H. Hoffmann and W. Völkl. 2001.** Competition for mutualists in an ant-homopteran interaction mediated by hierarchies of ant attendance. *Oikos* 92: 531-541.
- Hill S. L. and M. A. Hoy. 2003.** Interactions between the red imported fire ant *Solenopsis invicta* and the parasitoid *Lipolexis scutellaris* potentially affect classical biological control of the aphid *Toxoptera citricida*. *Biol. Control* 27: 11-19.
- Hölldobler B. and E. O. Wilson. 1990.** The ants. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Hübner G. 2000.** Differential interactions between an aphid endohyperparasitoid and three honeydew-collecting ant species: a field study of *Alloxysta brevis* (Thomson) (Hymenoptera: Alloxystidae). *J. Insect Behav.* 13: 771-784.
- Kaneko S. 2002.** Aphids-attending ants increase the number of emerging adults of the aphid's primary parasitoid and hyperparasitoids by repelling intraguild predators. *Entomol. Sci.* 5: 131-146.
- Kaneko S. 2003a.** Impacts of two ants, *Lasius niger* and *Pristomyrmex pungens* (Hymenoptera: Formicidae), attending the brown citrus aphid, *Toxoptera citricidus* (Homoptera: Aphididae), on the parasitism of the aphid by the primary parasitoid, *Lysiphlebus japonicus* (Hymenoptera: Aphidiidae), and its larval survival. *Appl. Entomol. Zool.* 38: 347-357.
- Kaneko S. 2003b.** Different impacts of two species of aphid-attending ants with different aggressiveness on the number of emerging adults of the aphid's primary parasitoid and hyperparasitoids. *Ecol. Res.* 18: 199-212.
- Katayama N. and N. Suzuki. 2003.** Bodyguard effects for aphids of *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) as related to the activity of two ant species, *Tetramorium caespitum* Linnaeus (Hymenoptera: Formicidae) and *Lasius niger* L. (Hymenoptera: Formicidae). *Appl. Entomol. Zool.* 38: 427-433.
- Koch R. L. 2003.** The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *J. Insect Sci.* 3: 1-16.
- Larsen K. J., Stachle L. M. and E. J. Dotseth. 2001.** Tending ants (Hymenoptera: Formicidae) regulate *Dalbulus quinquevittatus* (Homoptera: Cicadellidae) population dynamics. *Environ. Entomol.* 30: 757-762.
- Lucas É and J. Brodeur. 2001.** A fox in sheep's clothing: furtive predators benefit from the communal defense of their prey. *Ecology* 82: 3246-3250.

- Lucas É., D. Coderre and J. Brodeur. 1998.** Intraguild predation among aphid predators characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology* 82: 3246-3250.
- Majerus M. E. N. 1994** Ladybirds. Harper Collins *Publishers*, London.
- Majerus M. E. N., J. J. Sloggett and J. L. Hemptinne. 2005.** Interactions between ants and aphidophagous and coccidophagous ladybirds. 14p. <http://www.net.sfsi.co.jp/shoko-travel/symposium/symPDF/S4/Majerus.pdf>
- Mansour M. H. 1976.** Some factors influencing egg laying and site of oviposition by *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Entomophaga* 21: 281-288.
- Messina F. J. 1981.** Plant protection as a consequence of an ant-membracid mutualism: interactions on goldenrod (*Solidago sp.*). *Ecology* 62: 1433-1440.
- Milbrath L. R., M. J. Tauber and C. A. Tauber. 1993.** Prey specificity in *Chrysopa*- an interspecific comparison of larval feeding and defensive behavior. *Ecology* 74: 1384-1393.
- Milne D. L. 1960.** The gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) of clover flower-heads. *Trans. R. Entomol. Soc. London* 112: 73-108.
- Nault L. R., M. E. Montgomery and W. S. Bowers. 1976.** Ant-aphid association: role of aphid alarm pheromone. *Science* 192: 1349-1351.
- Nijveldt W. 1988.** Cecidomyiidae. In: Minks AK, Harrewijn P, Helle W (eds) *World Crop Pests, Aphids* (vol 2B) Elsevier Science Publishers. New York. pp. 271-277
- Pierce N. E., M. F. Braby, A. Heath, D.J. Lohman, J. Mathew, D. B. Rand and M. A. Travassos. 2002.** The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annu. Rev. Entomol.* 47: 733-771.
- Renault C. K., L. M. Buffa and M. A. Delfino. 2005.** An aphid-ant interaction: effects on different trophic levels. *Ecol. Res.* 20: 71-74.
- Sakata H. 1999.** Indirect interactions between two aphids species in relation to ant attendance. *Ecol. Res.* 14: 329-340.
- Stadler B., K. Fiedler, T. J. Kawecki and W. W. Weïßer. 2001.** Costs and benefits for phytophagous myrmecophiles: when ants are not always available. *Oikos* 92: 467-478.
- Sudd J. H. 1967.** An introduction to the behaviour of ants. E. Arnold, London.
- Völkl W. 1992.** Aphids or their parasitoids, who actually benefits from ant attendance? *J. Anim. Ecol.* 61: 273-281.
- Völkl W. 2001.** Parasitoid learning during interactions with ants: how to deal with an aggressive antagonist. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 135-144.
- Way M. J. 1963.** Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 8: 307-344.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Afin de pouvoir définir les principes généraux qui caractérisent le fonctionnement du mutualisme au sein des écosystèmes, il est nécessaire au préalable d'acquérir la compréhension de son fonctionnement dans des cas individuels. Pour ce faire, nous avons donc besoin d'identifier les coûts et bénéfices pour chacun des partenaires impliqués et quels sont les facteurs qui influencent les variations de ces coûts et bénéfices (Herre *et al.* 1999). Cette étude a donc soulevé plusieurs aspects influençant le mutualisme entre les fourmis et les pucerons et les ennemis naturels exploitant une partie des ressources présentes au sein de ce mutualisme.

Dans un premier temps, l'étude de facteurs portant sur le recrutement des fourmis a permis de déterminer que l'entretien des pucerons est sous influence de variables temporelles et répond à la densité de population du partenaire que sont les pucerons. L'effet de la distance que l'on rencontre dans certaines études apparaît plus contrasté (Wimp et Whitham 2001). Plusieurs études ont ainsi mis en évidence que les fourmis avaient tendance à exploiter de manières plus intensives les sites se trouvant les plus proches du nid lorsqu'elles avaient le choix entre des sources de nourriture de valeur similaire (Devigne et Detrain 1999, Wimp et Whitham 2001, Devigne et Detrain 2005). Cependant, cela ne signifie pas que les fourmis ne fourragent pas à des distances éloignées du nid, mais seulement qu'elles ont tendance à favoriser les ressources les plus proches. Notre étude, ne fait pas de distinction entre des ressources à des distances différentes pour un même nid, mais a observé l'effet de la distance sur l'ensemble du comportement des fourmis sans prendre en considération l'éloignement des colonies de pucerons pour une même fourmilière. Il apparaît alors que sur l'ensemble des espèces étudiées, à l'exception d'*A. nerii*, aucune différence dans le recrutement des fourmis, ni dans le nombre de pucerons présents au sein des colonies n'a pu être identifiée.

Dans un deuxième temps, l'étude de la guildes des ennemis naturels aphidiphage a permis de montrer que même si le nombre et la diversité de prédateurs rencontrés au sein des colonies de pucerons entretenues par les fourmis reste faible, un certain nombre de parasitoïdes et de prédateurs furtifs semble avoir la faculté d'exploiter ces colonies. Les guildes aphidiphages ne sont donc pas affectées de la même manière par la présence des fourmis. En effet, il semble que les prédateurs actifs tel que les Coccinellidae, Chrysopidae ou certains Hémiptères soient fortement affectés par les fourmis, à l'inverse des parasitoïdes et des prédateurs furtifs. L'étude sur le terrain nous a permis de valider notre choix initial de travailler avec *A. aphimyza*, car ce prédateur a pu être rencontré au sein de colonies de pucerons entretenues par les fourmis. En effet, contrairement à d'autres prédateurs actifs, la larve de la cécidomyie se déplace très peu et le fait de la retrouver au sein de colonies entretenues est le résultat d'un maintien et d'une croissance de la larve au sein de la colonie depuis l'émergence de l'œuf pondu par la femelle. À l'inverse, dans le cas des Coccinellidés et des Chrysopidés, seuls des adultes et en faible nombre ont été retrouvés à proximité ou au sein des colonies de pucerons entretenues. Dans le cas des Chrysopidés, seules les larves sont prédatrices de pucerons, or aucune larve ne fût retrouvée en présence de fourmis. Dans le cas des Coccinellidés, plusieurs attaques directes des fourmis, se traduisant par la fuite du prédateur ont d'ailleurs pu être observées. Il semble donc bien que les larves de cécidomyie soient capables de survivre et de se développer en milieu naturel au sein de colonies de pucerons entretenues par *L. niger*, contrairement aux larves de prédateurs actifs, et même aux adultes. En ce qui concerne les parasitoïdes, quelques espèces appartenant aux genres *Lysiphlebus* et *Pauesia* (Aphidiidae) avaient déjà été identifiées comme capables de se maintenir au sein des colonies de pucerons entretenues (Völkl 1992, 2001, Kaneko 2003b), les femelles choisissant même préférentiellement les colonies avec fourmis (Völkl 1994). Cette étude a permis de mettre en évidence la présence de parasitoïdes au sein des colonies de pucerons entretenues par les fourmis et se développant sur asclépiade. Malheureusement, l'étude focalisant spécifiquement sur les prédateurs n'a

pas permis l'identification de ces derniers. Cette étude peut donc être un point de départ pour la recherche et l'identification de nouveaux parasitoïdes qui se développent au sein des colonies de pucerons entretenues par les fourmis, car les études citées précédemment furent réalisées en Europe ou en Asie, sur des systèmes plantes-pucerons différents.

Enfin, l'étude plus détaillée du cas de la prédation furtive par *A. aphidimyza* a permis de révéler la capacité de ce prédateur à se maintenir au sein des colonies de pucerons entretenues par les fourmis, contrairement à un prédateur actif comme *H. axyridis*. Un trait particulier de son comportement, son déplacement très lent, que l'on pourrait presque comparer à une immobilité apparente, tant ces mouvements sont discrets a été étudié en confrontant un prédateur actif immobile et mobile. Il est alors apparu que les fourmis présentent des réactions agressives plus fréquentes envers les prédateurs mobiles qu'envers les prédateurs immobiles. Ces derniers sont détectés par les fourmis par des palpations antennaires, mais elles ne présentaient par la suite que peu de comportements agressifs à leur égard. Les comportements observés des fourmis face aux prédateurs immobiles correspondent alors à ceux décrit par Ratchke (1967) et Majerus (1994) envers les coccinelles rencontrées par les fourmis à bonne distance des colonies de pucerons. Les fourmis se contentant alors de tapoter les coccinelles avec leurs antennes sans présenter de comportements agressifs. Cependant, si cette même coccinelle se rapprochait des colonies de pucerons, alors le comportement des fourmis se modifiait pour devenir agressif. L'absence de mouvement de la part d'un prédateur pourrait alors ne pas stimuler chez la fourmi de comportement agressif.

La question qui se pose désormais est de savoir si la prédation furtive est un comportement adaptatif pour l'exploitation de colonies de pucerons entretenues par les fourmis? En effet, les prédateurs furtifs sont « victimes » de prédation intragilde lorsque ces derniers exploitent des colonies de pucerons dépourvues de fourmis (Lucas *et al.* 1998). Leur faible déplacement et une absence quasi totale de défenses en font des proies vulnérables face à des prédateurs tel que les Coccinellidae ou les

Chrysopidae. Des résultats obtenus dans cette étude et d'autres antérieurs (Banks 1962, Banks et Macaulay 1967, Wimp et Whitham 2001, Katayama 2003, Majerus *et al.* 2005), permettent de constater qu'un grand nombre de prédateurs habitués à exploiter les colonies de pucerons, en sont alors incapables en présence de fourmis. La même situation fût observée pour le parasitoïde *L. japonicus* face à divers hyperparasitoïdes, la faculté d'exploiter des colonies de pucerons entretenues par les fourmis fournit alors une zone libre d'ennemi naturel. On peut alors penser qu'il en est de même pour *A. aphidimyza* face à différents prédateurs intraguïdes, les fourmis fournissant une zone libre d'ennemi naturel ou, du moins, réduisant les risques de prédation.

Je souhaiterais alors apporter une synthèse rapide sur le système fourmis-pucerons-cécidomyie qui m'amène sur une dernière hypothèse de travail pour l'avenir. Nous l'avons vu, le bénéfice majeur retiré par les pucerons du mutualisme avec les fourmis semble être la protection contre leurs ennemis naturels (Way 1963, Bradley et Hinks 1968, Wimp et Whitham 2001, Stadler et Dixon 2005). Cependant, le mutualisme est perçu comme un équilibre subtil entre deux partenaires percevant au final plus de bénéfices que de coûts de cette association, qu'elle soit lâche ou étroite (Hoecksema et Bruna 2000, Bergstrom *et al.* 2003). La spécialisation ou l'adaptation d'ennemis naturels pour contourner la défense des fourmis, et ainsi être en mesure d'exploiter les colonies de pucerons, représente donc un coût important pour les pucerons, dont l'efficacité du partenaire, ici les fourmis, fait défaut. Cependant, nous l'avons vu, l'ennemi naturel tire de cette adaptation un autre bénéfice que l'exploitation d'une ressource du mutualisme fourmis-pucerons, en étant protégé de ses propres ennemis naturels, la zone libre d'ennemi naturel. Il existe donc un trade-off pour le prédateur ou le parasitoïde exploitant les colonies de pucerons entretenues. En effet, si la pression de prédation, et donc les coûts indirects sur le mutualisme fourmis-pucerons sont trop importants, le mutualisme risque à terme de disparaître et donc de faire disparaître la zone libre d'ennemi naturel. Constatant que les parasitoïdes sont considérés comme des ennemis naturels dont l'impact sur les

populations est faible (Bradley et Hinks 1968, Fischer *et al.* 2001), et que la cécidomyie possède une prédation relativement faible, je crois qu'alors il est possible d'avancer plusieurs hypothèses :

- Pour se maintenir comme parasite, ou tricheur pour reprendre le terme de Bronstein (2001) d'une interaction de mutualisme, il est nécessaire dans le cas du mutualisme fourmis pucerons, que le tricheur soit un faible consommateur de ressources (de pucerons) afin de conserver les bénéfices indirects tels que la zone libre d'ennemi naturel.

Au niveau du comportement de ponte de la femelles, cela peut alors se traduire, chez ces deux individus de deux manières différentes qui supposent que l'organisme au niveau individuel ne soit pas un consommateur trop élevé. (1) Soit l'individu est un très faible consommateur, ce qui autorise alors la femelle à investir plusieurs pontes au sein (ou à proximité) d'une même ressource, cas des parasitoïdes (observation personnelle). (2) Soit l'individu est un consommateur de ressources assez important et dans ce cas la femelle a intérêt à investir une seule ou peu de pontes sur une ressource.

Un autre comportement relevé par Harris (1973) m'amène à soulever un questionnement. Au cours d'une étude sur la cécidomyie, cet auteur note que la larve, lorsqu'elle se retrouve au sein de colonies de pucerons dont la population est supérieure à ces propres besoins, tue alors plus de pucerons qu'elle n'a besoin sans les consommer. Ce comportement étrange, que l'on pourrait qualifier de « gaspillage » est intéressant, car la larve tuant ces proies par une injection de toxine, on peut alors considérer qu'il existe un coût métabolique à cette action. Je vois alors trois hypothèses pour expliquer un tel comportement. (1) La larve se permet de faire une sélection de proies envers certains individus qu'elle jugerait plus nourrissant, cependant les colonies de pucerons étant constituée de clones, on peut penser que génétiquement, ils ont tous une valeur nutritive à peu près équivalente et que seul la partie de la plante où ils se nourrissent pourraient alors favoriser des différences. (2) Les grosses colonies de pucerons attirent plus de prédateurs, car elles produisent plus

de miellat qui est souvent une kairomone pour les pucerons. Nous l'avons vu, la cécidomyie est victime de prédation furtive (Lucas *et al.* 1998), et le contrôle de la taille de la colonie pourrait alors diminuer les risques de rencontres et de prédation furtive avec d'autres prédateurs aphidiphages. Cependant, il a été montré en absence de fourmis que la larve de cécidomyie bénéficiait d'un effet de dilution et donc tirait plus avantage à se trouver au sein de grosses colonies de pucerons que de petites (Lucas et Brodeur 2001). (3) Enfin, si nous nous replaçons dans un contexte de mutualisme fourmis pucerons, nous avons vu que les colonies de pucerons de petites tailles bénéficiaient d'une protection accrue de la part des fourmis contre les ennemis naturels, ce qui dans le cas de la cécidomyie et de la zone libre d'ennemi dont elle pourrait bénéficier diminuerait alors ses chances de rencontre avec un prédateur intraguilde. En diminuant le nombre de pucerons au sein de la colonie, la cécidomyie augmenterait le niveau d'entretien moyen de la colonie de pucerons, favorisant donc l'exclusion de compétiteurs et de prédateurs intraguilides. Cette dernière hypothèse me paraît alors la plus probable, mais nécessiterait d'être étudiée plus avant pour être confirmée ou infirmée.

Ce travail aura donc tenté de répondre à quelques questions sur le mutualisme et certains « protagonistes » associés, cependant le nombre de niveaux trophiques impliqués et la complexité des interactions entre les différents acteurs ne permet pas d'avoir des réponses toujours très claires. Je crois cependant, qu'au final ce travail aura permis de soulever de nouvelles questions sur la dynamique du mutualisme au sein des écosystèmes et sur l'impact de celui-ci sur des acteurs extérieurs aussi bien au niveau écologique, qu'évolutif. Les études futures sur ce système devraient alors compléter les questions soulevées par cette étude et permettre une compréhension plus globale, pouvant éventuellement déboucher par la suite sur des applications en lutte biologique.

## BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- Addicott J. F. 1979.** A multispecies aphid-ant association: density dependence and species-specific effects. *Can. J. Zool.* 57: 558-569.
- Anderson C. and D. W. Mc Shea. 2001.** Intermediate-level parts in insect societies: adaptive structures that ants build away from the nest. *Insect. Soc.* 48: 291-301.
- Antbase.org** <http://antbase.org/> Agosti, D., and N. F. Johnson. Editors. 2005. Antbase. World Wide Web electronic publication. antbase.org, version (05/2005).
- Antweb.org** <http://www.antweb.org/>
- Banks C. J. 1962.** Effect of the ant, *Lasius niger*, on insects preying on small populations of *Aphis fabae* Scop. on bean plants. *Ann. Appl. Biol.* 50: 669-679.
- Banks C. J. and H. L. Nixon. 1958.** Effects of the ant, *Lasius niger* L., on the feeding and excretion of the bean aphid, *Aphis fabae* Scop. *J. Exper. Biol.* 35: 703-711.
- Banks C. J. and E. D. M. Macaulay. 1967.** Effects of *Aphis fabae* Scop. and of its attendant ants and insect predators on yields of field beans (*Vicia fabae* L.). *Ann. appl. Biol.* 60: 445-453.
- Bartlett B. R. 1961.** The influence of ants upon parasites, predators, and scale insects. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 54: 543-551.
- Baxter F. P. and F. D. Hole. 1967.** Ant (*Formica cinerea*) pedoturbation in a prairie soil. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 31: 425-428.
- Beattie A. J. 1985.** The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, New York.
- Bergstrom C. T. and M. Lachmann. 2003.** The Red King Effect: Evolutionary Rates and the Division of Surpluses in Mutualisms, pp. 16 pages. In P. Hammerstein [ed.], Genetic and cultural evolution of cooperation. MIT Press.
- Bergstrom C. T., J. L. Bronstein, R. Bshary, R. C. Connor, M. Daly, S. A. Frank, H. Gintis, L. Keller, O. Leimar, R. Noë and D. C. Queller. 2003.** Group Report: Interspecific Mutualism: Puzzles and Predictions, pp. 16 pages. In P. Hammerstein [ed.], Genetic and Cultural Evolution of Cooperation.
- Bidartondo M. I. 2005.** The evolutionary ecology of myco-heterotrophy. *New Phytol.* 167: 335-352.
- Bishop D. B. and C. M. Bristow. 2001.** Effect of allegheny mound ant (Hymenoptera: Formicidae) presence on homopteran and predators populations in Michigan jack pine forests. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94: 33-40.
- Bishop D. B. and C. M. Bristow. 2003.** Effects of the presence of the allegheny mound ant (Hymenoptera: Formicidae) in providing enemy-free space to

- myrmecophilous aphid and soft scale populations. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 96: 202-210.
- Bouchard D., J. C. Tourneur and R. O. Paradis. 1981.** Bio-écologie d'*Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae) prédateur du puceron du pommier, *Aphis pomi* DeGeer (Homoptera: Aphididae). *Ann. Soc. Entomol. Québec* 26: 119-130.
- Boucher D. H., S. James and K. H. Keeler. 1982.** The ecology of mutualism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 315-347.
- Bouchard D., J. G. Pilon and J.C. Tourneur. 1988.** Voracity of mirid, syrphid and cecidomyiid predators under laboratory conditions. Dans *ecology and effectiveness of aphidophaga* de Niemczyk E. et A.F.G. Dixon, 231-234.
- Bradley G. A. and J. D. Hinks. 1968.** Ants, aphids, and jack pine in Manitoba ants. *Can. Entomol.* 100: 40-50.
- Breton L. M. and J. F. Addicott. 1992.** Density-dependent mutualism in an aphid-ant interaction. *Ecology* 73: 2175-2180.
- Bristow C. M. 1984.** Differential benefits from ant attendance to two species of Homoptera on New York ironweed. *J. Anim. Ecol.* 53: 715-726.
- Bristow C. M. 1991a.** Are ant-aphid associations a tritrophic interaction? Oleander aphids and Argentine ants. *Oecologia* 87: 514-521.
- Bristow C. M. 1991b.** Why are so few aphids ant-tended?, pp. 104-119. In C. R. Huxley and D. F. Cutler [eds.], *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford. xviii + 601 p.
- Brodeur J. and J. A. Rosenheim. 2000.** Intraguild interactions in aphid parasitoids. *Entomol. Exp. Appl.* 97: 93-108.
- Bronstein J. L. 2001.** The exploitation of mutualisms. *Ecol. Lett.* 4: 277-287.
- Bronstein J. L., U. Dieckmann and R. Ferrière. 2004.** Coevolutionary Dynamics and the Conservation of Mutualisms. *Evolutionary Conservation Biology*,: 305-326.
- Buckley R. C. 1987a.** Interactions involving plants, Homoptera, and ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 111-135.
- Buckley R. C. 1987b.** Ant-plant-homopteran interactions. *Adv. Ecol. Res.* 16: 53-85.
- Burns D. P. 1973.** The foraging and tending behavior of *Dolichoderus taschenbergi* (Hymenoptera: Formicidae). *Can. Entomol.* 105: 97-104.
- Carroll C. R. and D. H. Janzen. 1973.** Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 231-257.
- Crawley M. J. 1992.** *Natural enemies*. Blackwell Publishing. 592p
- Crutsinger G. M. and N. J. Sanders. 2005.** Aphid-tending ants affect secondary users in leaf shelters and rates of herbivory on *Salix hookeriana* in a coastal dune habitat. *Am. Midl. Nat.* 154: 296-304.
- Currie C. R., B. Wong, A. E. Stuart, T. R. Schultz, S. A. Rehner, U. G. Mueller, G. H. Sung, J. W. Spatafora and N. A. Straus. 2003.** Ancient tripartite coevolution in the attine ant-microbe symbiosis. *Science* 299: 325.

- Cushman J. H. and T. G. Whitham. 1989.** Conditional mutualism in a membracid-ant association: temporal, age-specific, and density-dependent effects. *Ecology* 70: 1040-1047.
- Cushman J. H. and J. F. Addicott. 1991.** Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms, pp. 92-103. In C. R. Huxley and D. F. Cutler [eds.], *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford. xviii + 601 p.
- Delabie J. H. C. 2001.** Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neotrop. Entomol.* 30: 501-516.
- Devigne C. and C. Detrain. 1999.** Effet de la distance sur le recrutement alimentaire chez la fourmi *Lasius niger* (L.). *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 12 : 79-85.
- Devigne C. and C. Detrain. 2005.** Foraging responses of the aphid tending ant *Lasius niger* to spatio-temporal changes in aphid colonies *Cinara cedri*. *Acta Zool. Sinica* 51: 161-166.
- Dixon A. F. G. 1973.** Biology of aphids. The institute of Biology's. *Studies in Biology* number 44. 55p
- Dixon A. F. G. 1977.** Aphid ecology : life cycles, polymorphism and population regulation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8: 329- 353
- Dixon A. F. G. 1985.** Aphid ecology. Blackie and Son limited, New York. 157 p.
- Douglas A. E. 1997.** Provenance, experience and plant utilisation by the polyphagous aphid, *Aphis fabae*. *Entomol. Exp. Appl.* 83: 161-170.
- El-Ziady S. 1960.** Further effects of *Lasius niger* L. on *Aphis fabae* Scopoli. *Proc. R. Entomol. Soc. London Ser. A Gen. Entomol.* 35: 30-38.
- El-Ziady S. and J. S. Kennedy. 1956.** Beneficial effects of the common garden ant, *Lasius niger* L., on the black bean aphid, *Aphis fabae* Scopoli. *Proc. R. Entomol. Soc. London Ser. A Gen. Entomol.* 31: 61-65.
- Fischer M., K. H. Hoffmann and W. Völkl. 2001.** Competition for mutualists in an ant-homopteran interaction mediated by hierarchies of ant attendance. *Oikos* 92: 531-541.
- Fischer M., W. Völkl, R. Schopf and K.H. Hoffmann. 2002.** Age-specific patterns in honeydew production and honeydew composition in the aphid *Metopeurum fuscoviride*: implications for ant-attendance. *J. Insect Physiol.* 48: 319-326.
- Flanders S. E. 1951.** The role of the ant in the biological control of Homopterous insects. *Can. Entomol.* 83 (4): 93- 98.
- Folgarait P. J. 1998.** Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiver. Conser.* 7: 1221-1244.
- Francoeur A. 2005.** On the Nearctic distribution of *Lasius niger*. Notes from underground. 11 (1): 18. <http://www.notesfromunderground.org/issue11-1/fieldobs/lasiusdist.html>
- Fritz R. S. 1982.** An ant-treehopper mutualism: effects of *Formica subsericea* on the survival of *Vanduzea arquata*. *Ecol. Entomol.* 7: 267-276.

- Hagler J. R., C. J. Jackson, R. Isaacs and S. A. Machtley. 2004.** Foraging behaviour and prey interactions by a guild of predators on various lifestage of *Bemisia tabaci*. *J. Insect Sci.* 4: 1-13
- Harris K. M. 1973.** Aphidophagous Cecidoyiidae (Diptera): taxonomy, biology and assessments of field populations. *B. Entomol. Res.* **63**: 305-325.
- Herre E. A., N. Knowlton, U. G. Mueller and S. A. Rehner. 1999.** The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation. *Trends Ecol. Evol.* 14: 49-53.
- Hickman C. P., L. S. Roberts and F. M. Hickman. 1984.** Integrated principles of zoology. Seventh edition. Times Mirror/Mosby college publishing. St Louis. 1065 p.
- Hill S. L. and M. A. Hoy. 2003.** Interactions between the red imported fire ant *Solenopsis invicta* and the parasitoid *Lipolexis scutellaris* potentially affect classical biological control of the aphid *Toxoptera citricida*. *Biol. Control* 27: 11-19.
- Hoeksema J. D. and E. M. Bruna. 2000.** Pursuing the big questions about interspecific mutualism: a review of theoretical approaches. *Oecologia* 125: 321-330.
- Hölldobler B. and E. O. Wilson. 1990.** The ants. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Holway D. A., L. Lach, A. V. Suarez, N. D. Tsutsui and T. J. Case. 2002.** The causes and consequences of ant invasions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 181-233.
- Hopkins G. W. and J. I. Thacker. 1999.** Ants and Habitat Specificity in Aphids. *J. Insect Conser.* 3: 25-31.
- Hübner G. 2000.** Differential interactions between an aphid endohyperparasitoid and three honeydew-collecting ant species: a field study of *Alloxysta brevis* (Thomson) (Hymenoptera: Alloxystidae). *J. Insect Behav.* 13: 771-784.
- Jeffries M. J. and J. H. Lawton. 1984.** Enemy-free space and the structure of ecological communities. *Biol. J. Linn. Soc.* 23: 269-286.
- Johnson N. C., J. H. Graham and F. A. Smith. 1997.** Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism parasitism continuum. *New Phytol.* 135: 575-585.
- Kaneko S. 2003a.** Different impacts of two species of aphid-attending ants with different aggressiveness on the number of emerging adults of the aphid's primary parasitoid and hyperparasitoids. *Ecol. Res.* 18: 199-212.
- Kaneko S. 2003b.** Impacts of two ants, *Lasius niger* and *Pristomyrmex pungens* (Hymenoptera: Formicidae), attending the brown citrus aphid, *Toxoptera citricida* (Homoptera: Aphididae), on the parasitism of the aphid by the primary parasitoid, *Lysiphlebus japonicus* (Hymenoptera: Aphidiidae), and its larval survival. *Appl. Entomol. Zool.* 38: 347-357.

- Kaplan I. and M. D. Eubanks. 2002.** Disruption of Cotton Aphid (Homoptera: Aphididae)—Natural Enemy Dynamics by Red Imported Fire Ants (Hymenoptera: Formicidae). *Environ. Entomol.* 31: 1175-1183.
- Katayama N. and N. Suzuki. 2003.** Bodyguard effects for aphids of *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae) as related to the activity of two ant species, *Tetramorium caespitum* Linnaeus (Hymenoptera: Formicidae) and *Lasius niger* L. (Hymenoptera: Formicidae). *Appl. Entomol. Zool.* 38: 427-433.
- Kleinjan J. E. and T. E. Mittler. 1975.** A chemical influence of ants on wing development in aphids. *Entomol. Exp. Appl.* 18: 384-388.
- Larsen K. J., L. M. Staehle and E. J. Dotseth. 2001.** Tending ants (Hymenoptera: Formicidae) regulate *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae) population dynamics. *Environ. Entomol.* 30: 757-762.
- Loughridge A.H. and M.L. Luff. 1983.** Aphid predation by *Harpalus rufipes* (Degeer) (Coleoptera: Carabidae) in the laboratory and field. *J. Appl. Ecol.* 20 (2): 451-462.
- Lucas É. 2005.** Intraguild predation among aphidophagous predators. *Eur. J. Entomol.* 102: 351-364.
- Lucas É. and J. Brodeur. 2001.** A fox in sheep's clothing: furtive predators benefit from the communal defense of their prey. *Ecology* 82: 3246-3250.
- Lucas É., D. Coderre and J. Brodeur. 1998.** Intraguild predation among aphid predators characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology* 82: 3246-3250.
- Majerus M. E. N. 1994.** Ladybirds. Harper Collins Publishers, London.
- Majerus M. E. N., Sloggett J. J. and J. L. Hemptinne. 2005** Interactions between ants and aphidophagous and coccidophagous ladybirds. 14p. <http://www.net.sfsi.co.jp/shoko-travel/symposium/symPDF/S4/Majerus.pdf>
- Malais M. and W. J. Ravensberg. 1993.** Connaître et reconnaître : Mode de vie des ravageurs de serre et de leurs ennemis naturels. Koppert B.V. Berkel en Rodenrijs. Pays-Bas.
- McLain D. K. 1980.** Relationships among ants, aphids, and coccinellids on wild lettuce. *J. Georgia Entomol. Soc.* 15: 417-418.
- Messina F. J. 1981.** Plant protection as a consequence of an ant-membracid mutualism: interactions on goldenrod (*Solidago* sp.). *Ecology* 62: 1433-1440.
- Milbrath L. R., M. J. Tauber and C. A. Tauber. 1993.** Prey specificity in *Chrysopa*- an interspecific comparison of larval feeding and defensive behavior. *Ecology* 74: 1384-1393.
- Milne D. L. 1960.** The gall midges (Diptera, Cecidomyidae) of clover flower-heads. *Trans R. Entomol. Soc. London* 112: 73-108
- Morales M. A. 2000.** Mechanisms and density dependence of benefit in an ant-membracid mutualism. *Ecology* 81: 482-489.
- Morse J. G. and B. A. Croft. 1987.** Biological control of *Aphis pomi* of *Aphidoletes aphidimyza*; a predator-prey model. *Entomophaga* 32(4): 339-356.

- Müller C. B. and H. C. J. Godfray. 1999.** Predators and mutualists influence the exclusion of aphid species from natural communities. *Oecologia* 119: 120-125.
- Nault L. R., M. E. Montgomery and W. S. Bowers. 1976.** Ant-aphid association: role of aphid alarm pheromone. *Science* 192: 1349-1351.
- Passera L., and S. Aron. 2005.** Les fourmis: comportement, organisation sociale et évolution. Les presses scientifiques du CNRC, Ottawa.
- Pierce N. E., M. F. Braby, A. Heath, D. J. Lohman, J. Mathew, D. B. Rand and M. A. Travassos. 2002.** The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annu. Rev. Entomol.* 47: 733-771.
- Polis G. A., C. A. Myers and R. D. Holt. 1989.** The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each others. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 297-330.
- Rathcke B., C. L. Hamrum and A. W. Glass. 1967.** Observations on the interrelationships among ants, aphids and aphid predators. *Mich. Entomol.* 1: 169-173.
- Renault C. K., L. M. Buffa and M. A. Delfino. 2005.** An aphid-ant interaction: effects on different trophic levels. *Ecol. Res.* 20: 71-74.
- Rosengren R. and L. Sundström. 1991.** The interaction between red wood ants, *Cinara* aphids, and pines. A ghost of mutualism past?, pp. 81-91. In C. R. Huxley and D. F. Cutler [eds.], *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford. xviii + 601 p.
- Roulston T. H. and J. Silverman. 2002.** The effect of food size and dispersion pattern on Retrieval rate by the Argentine ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.* 15: 633-648.
- Sakata H. 1999.** Indirect interactions between two aphid species in relation to ant attendance. *Ecol. Res.* 14: 329-340.
- Sakata H. and Y. Hashimoto. 2000.** Should aphids attract or repel ants? Effect of rival aphids and extrafloral nectaries on ant-aphid interactions. *Popul. Ecol.* 42: 171-178.
- Samways M. J. 1997.** Ant dominants. *J. Insect Conser.* 1: 147-148
- Schonrogge K., J. C. Wardlaw, J. A. Thomas and G. W. Elmes. 2000.** Polymorphic growth rates in myrmecophilous insects. *Proc. R. Soc. Lond. Biol. Sci.* 267: 771-777.
- Schlutz T. R. and T. P. McGlynn. 2000.** The interactions of ants with other organisms. In: *Ants: Standart Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*, D. Agosti, J.D. Majer, L. Tennant de Alonso and T.Schultz (eds), Smithsonian institution, Washington, 35-44.
- Schmidt M. H., A. Lauer, T. Purtauf, C. Thies, M. Schaefer and T. Tscharntke. 2003.** Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270: 1905-1909.

- Seibert T. F. 1992.** Mutualistic interactions of the aphid *Lachnus allegheniensis* (Homoptera: Aphididae) and its tending ant *Formica obscuripes* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 85: 173-178.
- Seifert B. 1992.** A taxonomic revision of the Palaearctic members of the ant subgenus *Lasius* s. str. (Hymenoptera: Formicidae). *Abh. Ber. Naturkundemus. Gorlitz* 66(5): 1-66.
- Sloggett J. J. and M. E. N. Majerus. 2000.** Aphid-mediated coexistence of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) and the wood ant *Formica rufa*: seasonal effects, interspecific variability and the evolution of a coccinellid myrmecophile. *Oikos* 89: 345-359.
- Stadler B. and A. F. G. Dixon. 1998.** Costs of ant attendance for aphids. *J. Anim. Ecol.* 67: 454-459.
- Stadler, B. and A. F. G. Dixon. 1999.** Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily? *Ecol. Entomol.* 24: 363-369.
- Stadler B., A. F. G. Dixon and P. Kindlmann. 2002.** Relative fitness of aphids: effects of plant quality and ants. *Ecol. Lett.* 5.
- Stadler B., K. Fiedler, T. J. Kawecki and W. W. Weisser. 2001.** Costs and benefits for phytophagous myrmecophiles: when ants are not always available. *Oikos* 92: 467-478.
- Stadler B., P. Kindlmann, P. Smilauer and K. Fiedler. 2003.** A comparative analysis of morphological and ecological characters of European aphids and lycaenids in relation to ant attendance. *Oecologia* 135: 422-430.
- Stadler B. and A F G Dixon 2005** Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 36: 345-372.
- Stechmann D. H., W. Völkl, and P. Stary. 1996.** Ant-attendance as a critical factor in the biological control of the banana aphid *Pentalonia nigronervosa* Coq. (Hom. Aphididae) in Oceania. *J. Appl. Ecol.* 120: 119-123.
- Tilles D.A., and D.L. Wood. 1982.** The influence of carpenter ant (*Camponotus modoc*) (Hymenoptera: Formicidae) attendance on the development and survival of aphids (*Cinara* spp.) (Homoptera: Aphididae) in a giant Sequoia forest. *Can. Entomol.* 114(12): 1133-1142.
- Traniello J. F. A. 1989.** Foraging strategies of ants. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 191-210.
- Völkl W. 1992.** Aphids or their parasitoids, who actually benefits from ant attendance? *J. Anim. Ecol.* 61: 273-281.
- Völkl W. 1994.** The effect of ant-attendance on the foraging behaviour of the aphid parasitoid *Lysiphlebus cardui*. *Oikos* 70: 149-155.
- Völkl W., J. Woodring, M. Fischer, M. W. Lorenz and K. H. Hoffmann. 1999.** Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences. *Oecologia* 118: 483-491.
- Völkl W. 2001.** Parasitoid learning during interactions with ants: how to deal with an aggressive antagonist. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 135-144.

- Way M. J. 1963.** Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 8: 307-344.
- Way M. J. and K. C. Khoo. 1992.** Role of ants in pest management. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 479-503.
- Wilbert H. 1973.** Zur suchfähigkeit der eilarven von *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: cecidomyiidae). *Entomol. Exp. Appl.* 16: 514-524.
- Wilbert H. 1974.** Die Wahrnehmung von Beute durch die Eilarven von *Aphidoletes aphidimyza* (Cecidomyiidae). *Entomophaga* 19(2): 173-181
- Wilson E. O. 1955.** A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 113: 1-201.
- Wilson E. O. 1987.** Causes of ecological success: the case of the ants. The Sixth Tansley Lecture. *J. Anim. Ecol.* 56: 1-9.
- Wimp G. M. and T. G. Whitham 2001** Biodiversity consequences of predation and host plant hybridization on an aphid-ant mutualism. *Ecology* 82: 440-452.
- Woodring J., R. Wiedemann, M. K. Fischer, K. H. Hoffmann and W. Völkl. 2004.** Honeydew amino acids in relation to sugars and their role in the establishment of ant-attendance hierarchy in eight species of aphids feeding on tansy (*Tanacetum vulgare*). *Physiol. Entomol.* 29: 311-319.
- Yao I. and S. Akimoto. 2001.** Ant attendance changes the sugar composition of the honeydew of the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. *Oecologia* 128: 36-43.
- Yao I., H. Shibao and S. Akimoto. 2000.** Costs and benefits of ant attendance to the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. *Oikos* 89: 3-10.