

Marcia Escala, Nereida Xena de Enrech & Joël Mathez

La myrmécochorie en région tropicale et méditerranéenne: une approche comparative

Abstract

Escala, M., Xena de Enrech, N. & Mathez, J.: Myrmécochory in the tropics and in the Mediterranean: a comparative approach. – *Boccone* 13: 365-370. 2001. – ISSN 1120-4060.

Comparing myrmécochory in Mediterranean to tropical South American region many similarities are revealed: main location in herbaceous and preferentially anthropogenic vegetation; similar morpho-anatomical features of diaspores; many genera and families of ants as well as of plants common to both regions. In the Mediterranean region, some disseminating ants with granivorous diet are "harvesters" that store seed reserves with regard to the inproductive season (*Aphaenogaster*, *Messor* and *Tetramorium*). In contrast, in the tropical American region only omnivorous ants are found, related to food being available throughout the year.

Introduction

La myrmécochorie, ou dissémination par les fourmis, est considérée comme un important système de dispersion dans certains écosystèmes sous climat méditerranéen, notamment sur sols pauvres en éléments nutritifs en Australie et en Afrique du Sud. En Europe et plus particulièrement en région méditerranéenne, les travaux fondateurs de Sernander (1903) et de Bresinski (1963) n'ont guère suscité de prolongements. Citons cependant la compilation bibliographique inédite de Martinez (1981), ainsi que plusieurs travaux signalant l'existence de dispersion myrmécochore chez certains genres: Mathez & Xena de Enrech (1985) et Xena de Enrech (1987) chez *Fedia* (*Valerianaceae*); Baiges, Espadaler & Blanché (1991), Gomez & Espadaler (1994), Espadaler & al. (1995) et Espadaler & Gomez (1996, 1997) chez *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*); Aronne & Wilcock (1994) chez des *Rhamnaceae* et *Myrtaceae*; et Affre & al. (1995) chez des *Primulaceae*.

L'étude de la myrmécochorie dans la zone tropicale américaine n'en est qu'à ses débuts. Il faut toutefois signaler les travaux de Ramirez & Arroyo (1982) chez *Copaifera* (*Caesalpiniaceae*) et de Ruiz & Escala (1995) chez *Cleome* (*Capparidaceae*). D'autres chercheurs se sont efforcés de décrire l'écologie et les adaptations morphoanatomiques des diaspores myrmécochores dans certaines communautés végétales tropicales. C'est le cas de Ramirez & Brito (1988), Lopez & Ramirez (1989), Parisca & Ramirez (1989), Escala & Xena de Enrech (1991, 1993) et Xena de Enrech & al. (1995).

Compte tenu de la diversité des espèces de fourmis tropicales, on peut s'étonner du faible nombre d'études consacrées à ce jour aux relations entre diaspores et fourmis sous les tropiques (voir cependant Van der Pijl 1969). En Europe, des études très détaillées ont été menées sur la biologie et l'écologie du genre *Messor*, dont l'importance pour la dissémination tient au comportement principalement granivore de ces fourmis. Mais peu de recherches équivalentes ont été menées sur d'autres genres, tels que *Camponotus*, *Pheidole* et *Tapinoma*, en dépit de leur rôle non négligeable dans la myrmécochorie; sans doute en raison de leur régime alimentaire plus omnivore dans les régions étudiées (Delage 1968, Lumaret 1981, Hölldobler & Wilson 1990, Jaffé 1993, Gomez & Espadaler 1997).

On sait que la myrmécochorie est une stratégie de dissémination très fréquente dans les communautés arbustives sclérophylles d'Australie et d'Afrique du Sud entre autres. Cependant, les études comparatives concernant d'autres régions (région Méditerranéenne, tropiques et Californie) montrent une fréquence bien plus basse de ce type de dissémination dans les communautés arbustives comparables (Westoby & al. 1982, Milewski & Bond 1982).

Les premières études réalisées dans la région Méditerranéenne d'Europe ont mis en évidence une liaison entre ce type de dissémination et la strate herbacée (Sernander 1903, Bresinsky 1963). La même tendance se retrouve dans les communautés végétales que nous avons étudiées au Venezuela. C'est la raison pour laquelle nous avons entrepris une comparaison entre ces deux régions, afin de préciser cette relation et d'en déduire quelles pourraient être les pressions de sélection qui en sont responsables.

Ce travail se propose de comparer nos observations personnelles préliminaires sur la myrmécochorie en zone tropicale américaine et les informations bibliographiques disponibles sur la région méditerranéenne d'Europe, afin de mettre en évidence les constantes biologiques de ce remarquable système de dispersion, ainsi que d'éventuelles différences liées aux conditions écologiques respectives des deux régions.

Matériel et méthodes

Les sources d'information concernant la région méditerranéenne sont essentiellement bibliographiques. Toutefois, il a été tenu compte de clichés et de données inédits provenant d'observations réalisées par Mathez et Xena dans la zone méditerranéenne d'Europe et d'Afrique du Nord à l'occasion de leurs travaux sur *Fedia* et portant sur le transport de diaspores par des fourmis du genre *Messor*.

Pour la zone tropicale, l'étude a porté sur l'ensemble des diaspores, plantules et résidus végétaux et animaux provenant de fourmilières situées dans des zones perturbées, associées à divers types de végétation du Venezuela: un matorral xérophytique littoral (altitude 55 m; végétation dominée par des Cactacées columnnaires ainsi que *Borreria*, *Cercidium* et *Prosopis*); une zone forestière de basse montagne (altitude 750 à 900 m; dominée par *Clusia lata* et *Glomeropitcairnia erectiflora*) et une zone forestière de montagne (altitude de 1400 à 2000 m; végétation très variée, avec deux ou trois strates d'arbres atteignant 20 à 30m). Les fourmis ont été capturées à l'entrée des fourmilières et mises en collection pour identification (J. Lattke). Des plantules ont été prélevées sur les détritits. Afin de les identifier avec exactitude, des prélèvements de plantes adultes avec des fruits et des grai-

nes mûrs ont été réalisés à l'entour des fourmilières. Ces prélèvements ont été préparés pour l'observation au microscope optique et au microscope en lumière polarisée. L'étude morphoanatomique des diaspores a été menée selon la méthode de Escala & Xena de Enrech (1991, 1993).

Résultats des recherches réalisées en région tropicale sud-américaine

Dans les écosystèmes vénézuéliens étudiés, nous avons observé une dispersion de diaspores par des fourmis des genres et espèces suivants: *Anochetus emarginatus*, *Camponotus rufipes*, *Camponotus lindigi*, *Camponotus* cfr. *crassus*, *Conomyrma* sp., *Ectatomma ruidum*, *Odontomachus chelifer*, *Odontomachus bauri*, *Pheidole* sp., *Solenopsis geminata*, *Tapinoma* sp. Tous ces genres présentent un comportement alimentaire omnivore bien connu et confirmé par nos propres observations. Parmi eux, les genres *Camponotus*, *Pheidole* et *Tapinoma* se rencontrent également dans la région méditerranéenne.

L'analyse des diaspores rejetées dans les poubelles de fourmilières des genres tropicaux étudiés (*Camponotus*, *Conomyrma*, *Ectatomma*, *Odontomachus*, *Pheidole*, *Solenopsis* et *Tapinoma*) n'a révélé aucune atteinte à l'intégrité des embryons par les fourmis et nous a permis de vérifier leur caractère omnivore. En outre, nous avons pu observer sur les détritiques de fourmilières des plantules provenant de la germination des diaspores des espèces suivantes: *Boerhavia erecta*, *Chamaesyce* sp., *Portulaca oleracea*, *Sida ciliaris*, *S. spinos*, *Ageratum conyzoides*, *Borreria* sp., *Croton hircinus*, *Cuphea denticulata*, *Hippobroma longiflora*, *Mitracarpus hirtus*, *Rhynchospora rugosa* et *Zornia* sp.

L'étude morphoanatomique des diaspores myrmécochores révèle différentes adaptations structurelles des fruits et/ou des graines (voir Tableau 1): structures morphologiques du type élaiosome, spécialisées dans l'accumulation de lipides, chez certaines espèces; spécialisations plus ou moins complexes des cellules épidermiques dans le stockage de lipides chez d'autres. Enfin, nous avons observé que différentes structures de dispersion peuvent se combiner aux précédentes sur la même diaspore: ailes, poils, crochets, ou fruits explosifs éloignant les diaspores des individus qui les produisent.

Conclusions sur la comparaison de la myrmécochorie entre la région Méditerranéenne et la région tropicale sud-américaine

Aussi bien dans les zones tropicales étudiées qu'en région méditerranéenne, la myrmécochorie est particulièrement associée à des formations végétales herbacées d'origine anthropogénique (terrains vagues, bords de routes et de chemins, cultures abandonnées, garrigues, maquis, forêts claires, lisières et clairières).

Certaines familles et certains genres possèdent des espèces myrmécochores aussi bien dans la région tropicale que dans la zone méditerranéenne, mais à l'inverse il existe des familles à plantes myrmécochores propres à chaque région, telles que les *Bromeliaceae* et *Hypoxidaceae* en Amérique tropicale, *Primulaceae* et *Resedaceae* en région méditerranéenne.

Les adaptations morphoanatomiques des diaspores myrmécochores des deux régions sont pour l'essentiel identiques: i) élaiosome différencié à la périphérie de la graine; ii) cel-

Tableau 1. Quelques exemples de structures morphoanatomiques liées à la myrmécochorie, éventuellement combinée à d'autres mécanismes de dissémination, en région tropicale (T) ou méditerranéenne (M).

<u>Tégument séminal comportant des tissus imprégnés de lipides</u> : <i>Aechmea fendleri</i> T (Bromeliaceae); <i>Anthurium huegelii</i> T (Araceae)
<u>Tégument séminal comportant des tissus imprégnés de lipides + fruit de type capsulaire explosif</u> : <i>Ruellia tuberosa</i> T (Acanthaceae); <i>Oxalis corniculata</i> M (Oxalidaceae).
<u>Tégument séminal comportant des tissus imprégnés de lipides + indument externe</u> : <i>Glomeropitcairnia erectiflora</i> T (Bromeliaceae).
<u>Diaspore avec simple indument externe</u> : <i>Desmodium axillare</i> T (Fabaceae); <i>Melica uniflora</i> M (Poaceae).
<u>Élaiosome sous forme d'expansion externe de la graine</u> : <i>Portulaca elatior</i> T (Portulacaceae); <i>Reseda phytouma</i> M (Resedaceae); <i>Hypoxis decumbens</i> T (Hypoxidaceae)
<u>Élaiosome sous forme d'expansion externe de la graine + fruit explosif</u> : <i>Croton hircinus</i> T; <i>Euphorbia characias</i> M (Euphorbiaceae)
<u>Élaiosome constitué par des pièces florales ou des parties du fruit</u> : <i>Anchusa arvensis</i> M, <i>Heliotropium angiospermum</i> T (Boraginaceae); <i>Fumaria capreolata</i> M (Fumariaceae); <i>Lamium amplexicaule</i> M (Labiatae).
<u>Élaiosome constitué par des pièces florales ou des parties du fruit et diaspore pourvue de poils ou de crochets</u> : <i>Ageratum conyzoides</i> , <i>Eclipta alba</i> , <i>Vernonia cinerea</i> T (Asteraceae); <i>Carduus pycnocephalus</i> , <i>Galactites tomentosa</i> M (Asteraceae); <i>Carex hallerana</i> M (Cyperaceae); <i>Rhynchospora rugosa</i> T (Cyperaceae).

lules épidermiques du tégument séminal spécialisées de façon plus ou moins complexe dans l'accumulation de lipides; iii) élaiosome formé de pièces florales ou de parties du fruit.

A ces structures peuvent s'ajouter poils, ailes, crochets ou fruits explosifs permettant différentes combinaisons de modalités de dispersion (polychorie). Ces adaptations semblent donc résulter de pressions sélectives indépendantes de la région (tropicale ou méditerranéenne) et du groupe taxinomique.

Dans la zone méditerranéenne, il existe des fourmis moissonneuses, essentiellement granivores (*Aphaenogaster*, *Messor* et *Tetramorium*), qui jouent un rôle fondamental dans la dispersion en raison de leur comportement de stockage pour la mauvaise saison. Dans la région tropicale américaine toutefois, ce comportement exclusivement granivore ne semble pas exister, probablement en raison de la présence de nourriture pendant toute l'année.

Références bibliographiques

- Affre, L., Thompson, J. & Debussche, M. 1995: The reproductive biology of the Mediterranean endemic *Cyclamen balearicum* Willk. (Primulaceae). — Bot. J. Linn. Soc. **118**: 309-330.
- Aronne, G. & Wilcock, C. C. 1994: First evidence of myrmecochory in fleshy-fruited shrubs of the Mediterranean region. — New Phytol. **127**: 781-788.

- Baiges, J.C., Espadaler, X. & Blanché, C. 1991: Seed dispersal in W Mediterranean *Euphorbia* species. — Bot. Chron. **10**: 697-705.
- Bresinsky, A. 1963: Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen. Studien zur myrmekochoren Verbreitung von Samen und Früchten. — Biblioth. Bot. **126**: 1-54.
- Delage, B. 1968: Recherches sur les fourmis moissonneuses du Bassin Aquitain: écologie et biologie. — Bull. biol. France Belgique **102**(3): 316-367.
- 1968: Recherches sur les fourmis moissonneuses du Bassin Aquitain: éthologie, physiologie de l'alimentation. — Ann. Sci. Natur. Zool. ser. **12**, **10**: 197-266.
- Escala, M. & Xena de Enrech, N. 1991: Estudios morfoanatómicos de semillas mirmecócoras en un ecosistema semiárido venezolano. — ORSIS **6**: 45-60.
- & — 1993: Morfoanatomía de diásporas mirmecócoras en áreas perturbadas de un bosque húmedo achaparrado (Cerro Copey, Isla Margarita). — Acta Biol. Venez. **14**(2): 39-51.
- Espadaler, X. & Gómez, C. 1996: Seed production, predation and dispersal in the Mediterranean myrmecochore *Euphorbia characias* (*Euphorbiaceae*). — Ecography **19**: 7-15.
- & — 1997: Falling or movement of seeds and the presence of an elaiosome: Its effect on ant reaction (*Hymenoptera: Formicidae*) in a myrmecochore species, *Euphorbia characias*. — Sociobiology **30**(2): 175-183.
- & — 1997: Soil surface searching and transport of *Euphorbia characias* seeds by ants. — Acta Oecologica **18**(1): 39-46.
- , — & Suñer, D. 1995: Seed-robbing between ant species intervening the myrmecochory of *Euphorbia characias*. — Psyche **102**(1-2): 19-25.
- Gómez, C. & Espadaler, X. 1994: Curva de dispersión de semillas por hormigas en *Euphorbia characias* L. y *Euphorbia nicaeensis* (*Euphorbiaceae*). — Ecol. Medit. **20**(3/4): 51-59.
- & — 1997: Biogeografía dels gèneres de formigues dispersants de Llavors. — Ses. Entom. ICHN-SCL **9**: 143-150.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. 1990: The Ants. — Cambridge, Massachusetts.
- Jaffé, K. C. 1993: El mundo de las Hormigas. — Universidad Simón Bolívar, Equinoccio. Baruta, Venezuela.
- López, M. & Ramírez, N. 1989: Características morfológicas de frutos y semillas y su relación con los síndromes de dispersión de una comunidad arbustiva en la Guayana Venezolana. — Act. Cient. Venezolana **40** (5,6): 354-371.
- Lumaret, R. 1981: Un exemple de caractères adaptatifs: moisson de panicules de dactyles (graminée) par des fourmis du genre *Messor* (*Hymenoptera: Formicidae*) en milieu méditerranéen. Acta Oecologica, Ecol. gener. **2**(4): 343-353.
- Martínez, J. 1981: Les espèces distribuées par les fourmis en France: groupes systématiques principaux, types de fruits, mode de germination, conservation du pouvoir germinatif. Mémoire manuscrit.
- Mathez, J. & Xena de Enrech, N. 1985: Heterocarpy, Fruit Polymorphism and Discriminating Dissemination in the genus *Fedia* (*Valerianaceae*). — Pp. 431-441 in: Jacquard & al. (ed.) Genetic Differentiation and Dispersal in Plants. - Berlin, Heidelberg, New York & Tokyo.
- Milewsky, A. V. & Bond, W. J. 1982: Convergence of myrmecochory in mediterranean Australia and South Africa. — Pp. 89-98 in: Buckley, R. C. (ed.). Ant plants interactions in Australia. — The Hague & London.
- Parisca, L. & Ramírez, N. 1989: Aspectos morfoanatómicos y ecológicos asociados a los síndromes de dispersión de un Bosque Ribereño del Amazonas Venezolano. — Act. Cient. Venezolana **40**: 222-231.
- Pijl, L. van der 1969: Principles of Dispersal in Higher Plants — Berlin, Heidelberg & New York.
- Ramírez, N. & Arroyo, M. K. 1982: Mecanismos de dispersión y dinámica de regeneración en

- Copaifera pubiflora* Benth. (*Caesalpinioideae*) en los Altos Llanos Centrales de Venezuela. — Bol. Soc. Ven. Ciens. Nat. **140**: 291-311.
- & Brito, Y. 1988: Síndromes de dispersión de una comunidad de pantanos de palmeras (Moricah) en los Altos Llanos Centrales Venezolanos. — Revista Chilena de Historia Natural **61**: 53-60.
- Ruiz, T. & Escala, M. 1995: La ultramicro morfología de las semillas de *Cleoma* L. (*Capparidaceae*) en relación con su taxonomía y síndromes de dispersión. — *Ernstia* **5**(4): 139-160.
- Sernander, R. 1906: Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. — Sv. Vet. Ak. Handl. **41**: 1-410.
- Westby, M. Rice, B., Shelley, J. M., Haig, D. & Kohen, J. L. 1982. Plants' use of ants for dispersal at West Head, New Southwales. Pp. 75-87 in: Buckley, R. C. (ed.). Ant plants interactions in Australia. — The Hague, London.
- Xena de Enrech, N 1987: Recherches biosystématiques sur le genre *Fedia* (*Valerianaceae*). — Thèse d'Etat. Université des Sciences et Techniques du Languedoc. — Montpellier.
- , Escala, M., Madriz, R. & Raymúndez, M. 1995: Contribución a la caracterización de la mirmeocoría en áreas perturbadas de tres comunidades vegetales tropicales (Venezuela). — *Anales Bot. Agrícola* **2**: 35-39.

Adresses des auteurs:

Marcia Escala, Nereida Xena de Enrech & : IBE, Fac. Ciencias, UCV, Apartado Postal 47114, Los Chaguaramos, Caracas 1041 (Venezuela).

Joël Mathez: ISEM, Institut de Botanique, 163 rue Auguste Broussonet 34090 Montpellier (France).