

Insectes Sociaux, Paris.
1974. Tome 21, n° 2, pp. 191-212.

**LA COLONISATION D'UN MYRMÉCOPHYTE, LE PARASOLIER,
PAR *CREMATOGASTER* spp. (MYRMICINAE)
EN CÔTE-D'IVOIRE FORESTIÈRE**

Par DOMINIQUE DUVIARD et PIET SEGEREN
*Laboratoire d'Entomologie agricole, Centre ORSTOM d'Adiopodoumé,
B.P. 20, Abidjan, Côte-d'Ivoire.*

Reçu le 22 janvier 1974.

Accepté le 12 avril 1974.

RÉSUMÉ

L'étude des modes de colonisation du parasolier africain (*Musanga cecropioides*) par des fourmis arboricoles du genre *Crematogaster* en basse Côte-d'Ivoire forestière met en évidence l'influence prépondérante de l'âge des arbres, d'autant plus colonisés qu'ils sont plus vieux.

Le comportement constructeur des fourmis est limité à la construction d'étables pour les cochenilles dont le nombre détermine l'abondance des fourmis sur l'organe infesté, et au creusement de galeries abritant les calies dans l'importante moelle des troncs, branches et pétioles foliaires de l'arbre.

Un essai d'évaluation de la population totale de *Crematogaster* sur un Parasolier adulte montre que l'effectif varie entre 125 000 et 197 000 individus.

Le parasolier semble jouer le rôle d'une niche écologique de remplacement pour ces fourmis habitant les bois morts lors de la destruction de la forêt dense : l'abondance des parasoliers dans le jeune recru forestier et la structure particulière de leur moelle permet aux *Crematogaster* lignicoles de se maintenir alors que leur habitat normal a disparu.

SUMMARY

**Colonization of the African Umbrella tree
by *Crematogaster* spp. (Myrmicinae) in the lower Ivory Coast.**

A study of the occurrence of arboreal ants of the genus *Crematogaster* in the African Umbrella Tree (*Musanga cecropioides*) in the Lower Ivory Coast shows that the rate of colonisation increases with the tree's age.

The only structures which the ants build on, or in, the trees are shelters for mealybugs (whose numbers determine the number of the ants) and gallery nests dug in the extensive pith of the trunk, branches and petioles.

Tentative evaluation of the total population of *Crematogaster* on a single Umbrella Tree gave estimates of from 125,000 to 197,000 individuals.

The pith of the Umbrella Tree seems to provide a substitute habitat for ants which, in dense primary forest, inhabit dead wood. The Umbrella Tree is abundant in young secondary forest and the structure of its pith allows lignicolous *Crematogaster* to maintain themselves where their normal habitat has disappeared.

Si les problèmes posés par la myrmécophilie ont attiré de longue date les naturalistes, les études qui sont consacrées aux interrelations myrmécophytes-fourmis restent fragmentaires et les conclusions des auteurs sont rarement satisfaisantes pour l'esprit.

Parmi les nombreux myrmécophytes tropicaux, le cas des acacias épineux savanicoles semble le mieux connu, tant aux Amériques (JANZEN, 1966, 1967 *a* et *b*) qu'en Afrique (MONOD et SCHMITT, 1968). En zone forestière humide, les exemples de myrmécophilie ne manquent pas. Cependant, peu d'auteurs se sont penchés sur ces questions depuis les descriptions souvent sommaires qu'en ont données les chercheurs du premier quart de ce siècle (voir bibliographie de SUDD, 1967). JANZEN (1972) décrit le rôle protecteur des *Pachysima* vis-à-vis de *Barteria fistulosa* (Passifloracées) au Nigeria. Le cas particulier des parasoliers (ou « trumpet-tree ») américains (*Cecropia*, spp., Moracées) est étudié en détail par ce même auteur (JANZEN, 1969); cette essence, caractéristique des recrues forestiers secondaires, est habitée par des fourmis du genre *Azteca* qui lui sont obligatoirement inféodées.

L'espèce vicariante asiatique du parasolier, *Macaranga* sp. (Euphorbiacées) semble bénéficier de même de la présence de *Crematogaster*.

Notre attention a été attirée sur l'existence des relations existant entre le parasolier africain, *Musanga cecropioides* (Moracées) et les fourmis arboricoles du genre *Crematogaster*, par les observations de F. HALLE au Congo et au Gabon, et par celles de l'un de nous (D.D.) en Côte-d'Ivoire. Il était intéressant de rechercher, chez cette espèce phénotypiquement très proche de *Cecropia*, si des phénomènes semblables à ceux décrits par JANZEN pouvaient être mis en évidence.

I. — MUSANGA CECROPIOIDES R. Br. (MORACEAE)

1.1. Architecture et croissance de l'arbre.

HALLÉ et OLDEMAN (1970) décrivent l'architecture du parasolier qui s'élève jusqu'à une vingtaine de mètres de hauteur en donnant naissance, périodiquement, à des pseudo-verticilles diffus de 5 à 7 branches latérales. Les feuilles du tronc et des branches s'organisent en une coupole hémisphérique, creuse et monostratifiée, qui donne à l'arbre sa physionomie familière et caractéristique. A leur mort, les feuilles se dessèchent mais restent, pendantes, accrochées au tronc et aux branches par leur long pétiole; le limbe disparaît plus rapidement que le pétiole qui reste fixé à l'arbre. La présence de lianes, escaladant le parasolier, entraîne le maintien très prolongé de ces organes morts (fig. 1).

Tronc, branches et pétioles présentent une zone médullaire très développée,

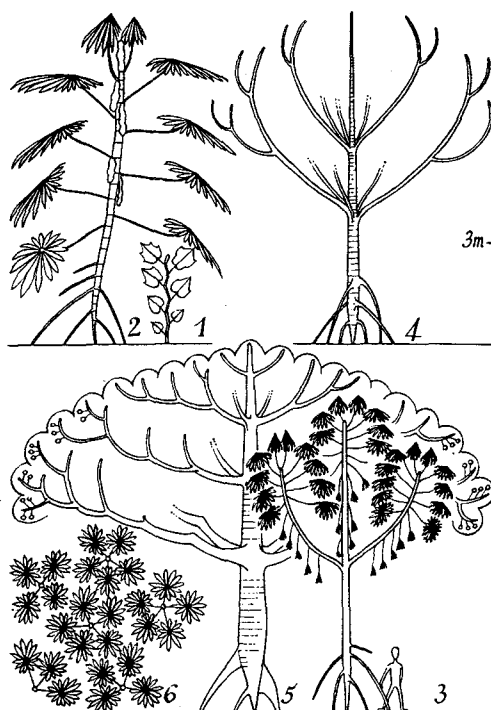


FIG. 1. — *Diverses étapes de la croissance du parasolier, Musanga cecropioides.*

R.Br., Moracée d'Afrique tropicale (d'après HALLÉ et OLDEMAN, 1970). 1, plantule à feuilles entières. 2, émission des premières racines échasses. 3, formation du premier verticille de branches. 4, architecture d'un jeune arbre d'une dizaine de mètres de hauteur. 5, l'arbre adulte. 6, l'arrangement des feuilles en une voûte continue et monostratifiée.

FIG. 1. — *Several stages of the growth of the Umbrella Tree, Musanga cecropioides.*

R.Br., Moraceous tree of tropical Africa (From HALLÉ and OLDEMAN, 1970). 1, seedling with entire leaves. 2, production on the first stilt roots. 3, formation of the first whorl of branches. 4, architecture of a young tree of about ten metres high. 5, full grown tree. 6, pattern of the leaves forming a continuous, one-layered canopy.

mais celle-ci n'est pas creuse comme chez *Cecropia*; tout au plus peut-on observer des vides lenticulaires irréguliers et de petite dimension dans la moelle très tendre de ces organes.

Nous avons distingué 5 stades dans le développement du parasolier, illustrés par la figure 1 :

- stade 1 (fig. 1.1) : plantule à feuilles entières;
- stade 2 (fig. 1.2) : jeune arbre monocaule émettant ses premières racines-échasses;
- stade 3 (fig. 3) : formation du premier pseudo-verticille de branches;
- stade 4 (fig. 1.4) : l'arbre comporte deux pseudo-verticilles de branches;
- stade 5 (fig. 1.5) : arbre adulte.

1.2. Localités prospectées.

En Côte-d'Ivoire, le parasolier est présent dans toute la zone forestière humide, mais cette espèce héliophile caractérise les milieux secondarisés où elle se rencontre souvent en peuplements denses (voir paragraphe suivant).

Il semble que cette espèce soit plus abondante dans les régions schisteuses (où elle forme parfois une frange dense à la lisière de la forêt et de la savane) que dans les régions granitiques (SPICHTER, comm. personnelle).

Le travail de terrain a été effectué en diverses localités du Sud de la Côte-d'Ivoire forestière (fig. 2) : forêt de l'Anguédédou (à quelques kilomètres du

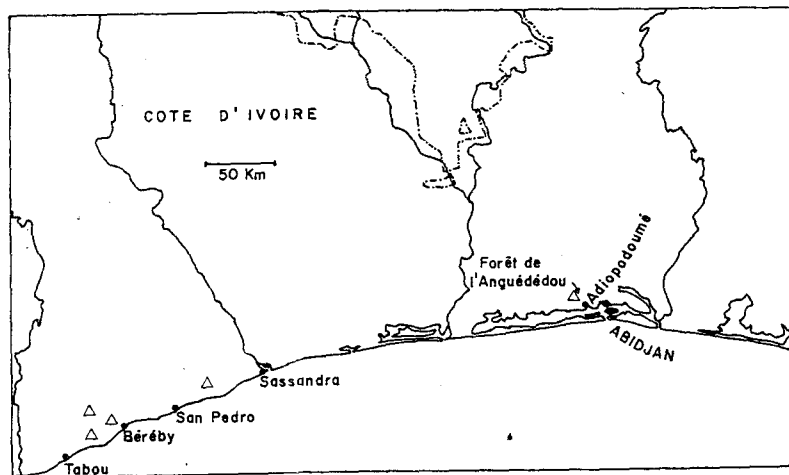


FIG. 2. — Côte-d'Ivoire méridionale. Les triangles indiquent les zones étudiées.

FIG. 2. — Lower Ivory Coast. Triangles indicate the studied areas.

centre d'Adiopodoumé), bordures des nouvelles pistes ouvertes dans la forêt entre Sassandra, San Pedro, Grand Béréby et Tabou.

Dans la forêt de l'Anguédédou, nous avons distingué trois biotopes différents. Dans le biotope 1, le parasolier domine des broussailles denses. L'espèce est surtout représentée par des individus des stades 2 et 3. Dans le biotope 2, les parasoliers dominent une plantation de caféiers et de bananiers, très envahie par la broussaille et les rudérales. Le site est une clairière dégagée dans la forêt. Les stades 2 à 5 sont représentés. Dans le biotope 3, les parasoliers âgés (essentiellement stades 4 et 5) forment un peuplement dense, presque pur, dominant quelques broussailles.

Entre Sassandra et Tabou, les parasoliers se rencontrent exclusivement en bordure des pistes fraîchement ouvertes, où ils constituent des peuplements

denses et purs, qui forment une frange étroite à la lisière de la forêt. En raison de la création très récente de ces pistes (moins de 5 ans à l'époque de ce travail), les populations de parasoliers sont constituées d'individus très jeunes, appartenant aux stades 2 et 3.

II. — LES CREMATOGASTER ARBORICOLES ET LEURS CONSTRUCTIONS

2.1. Inventaire des espèces.

Dans le tableau I, nous donnons la liste des différentes espèces de *Crematogaster* rencontrées sur le parasolier dans les divers milieux prospectés. Les déterminations de ce groupe taxonomique si difficile ont été effectuées par M^{me} B. DARCHEN DELAGE, à qui va toute notre reconnaissance.

Outre le genre *Crematogaster*, d'autres fourmis fréquentent le parasolier; ce sont surtout *Oecophylla longinoda*, *Camponotus* spp., *Pheidole* sp., et des Dolichoderinae. Nous y reviendrons brièvement plus loin.

TABLEAU I. — Inventaire et fréquence des diverses espèces de *Crematogaster* récoltées sur parasolier dans trois biotopes éburnéens.

TABLE I. — The different species of *Crematogaster* and their occurrence on Umbrella trees of three different populations.

	L'Anguédédou 2 (53 arbres)		L'Anguédédou 3 (51 arbres)		Sassandra-Tabou (76 arbres)	
	n	%	n	%	n	%
<i>Sphaerocrema striatula</i>	11	45,8	15	37,5	1	—
<i>Sphaerocrema</i> gr. <i>kneri</i>	—	—	7	17,5	—	—
<i>Sphaerocrema gabonensis</i>	1	4,2	—	—	1	—
<i>Sphaerocrema nigeriensis</i> ?	1	4,2	2	5	—	—
sp.	—	—	1	2,5	—	—
<i>Acrocoelia</i> sp. A	7	29,1	11	27,5	2	—
<i>Acrocoelia</i> sp. B	—	—	1	2,5	—	—
<i>Atopogyne africana</i>	—	—	—	—	1	—
<i>Atopogyne</i> gr. <i>depressa</i>	2	8,3	1	2,5	—	—
<i>Decacrema</i> sp.	—	—	2	5	—	—
Nombre d'arbres occupés.....	24	47	40	79	5	4

2.2. Le comportement constructeur.

Les constructions effectuées par les *Crematogaster*, sur parasolier peuvent être classées en deux types fondamentalement différents :

- les *abris*, destinés à recevoir tout ou partie d'une colonie;
- les *étables d'élevage*, abritant des Homoptères.

Si toutes les étables sont de véritables constructions (matière végétale fibreuse agglomérée formant une sorte de torchis ou de carton, plus ou moins élaboré selon les espèces), au contraire, les abris protégeant une colonie ou une calie sont tantôt de simples aménagements du matériau végétal vivant ou mort, tantôt de véritables constructions. Nous avons été amenés à distinguer 6 types d'abris, et 4 types d'étables.

2.2.1. ABRI CREUSÉ DANS LES PÉTIOLLES VIVANTS

Les fourmis pénètrent dans la moelle du pétiole par un ou deux orifices creusés dans les tissus vivants de l'organe, sans qu'une zone privilégiée puisse être mise en évidence. La moelle est évidée plus ou moins régulièrement et, dans certains cas, nous avons pu observer un bourgeonnement des tissus végétaux vivant à l'intérieur de la lumière ainsi formée (fig. 3 a), sur lequel les fourmis élèvent des cochenilles.

2.2.2. TROU CREUSÉ DANS UNE BRANCHE VIVANTE

Des *Crematogaster* colonisent des blessures importantes (5 à 15 cm de long) occasionnées aux branches du parasolier par des larves d'insectes indéterminées (fig. 3 b). Ces blessures intéressent essentiellement la zone médullaire et sont caractérisées par la présence d'un cal nettement différencié. Ce sont surtout des ouvrières que nous avons trouvées dans ces anfractuosités (10 à 100 individus), mais dans 2 cas nous avons rencontré une femelle aptère (reine ?), accompagnée d'une dizaine d'ouvrières.

2.2.3. GALERIE CREUSÉE DANS LA MOELLE D'UN TRONC OU D'UNE BRANCHE VIVANTE

Ce type d'aménagement du matériau végétal est assez fréquent. Seule la moelle, très tendre, est touchée par les travaux des fourmis. Elle est creusée de multiples galeries, et découpée en loges horizontales superposées, séparées par des cloisons perforées de moelle laissée en place (fig. 4 a). Ces travaux rappellent

FIG. 3. — a) *Abri creusé par Atopogyne gr. depressa dans un pétiole vivant.* Noter, à l'aisselle de la feuille, la présence d'une étable cartonnée. — b) *Trou creusé dans une branche vivante.* La différenciation d'un cal est bien visible.

FIG. 3. — a) *Gallery of Atopogyne gr. depressa excavated in a living petiole.* Note the presence of a shelter in the axil of the leaf. — b) *Hole excavated in a living branch.* The formation of a callus is conspicuous.

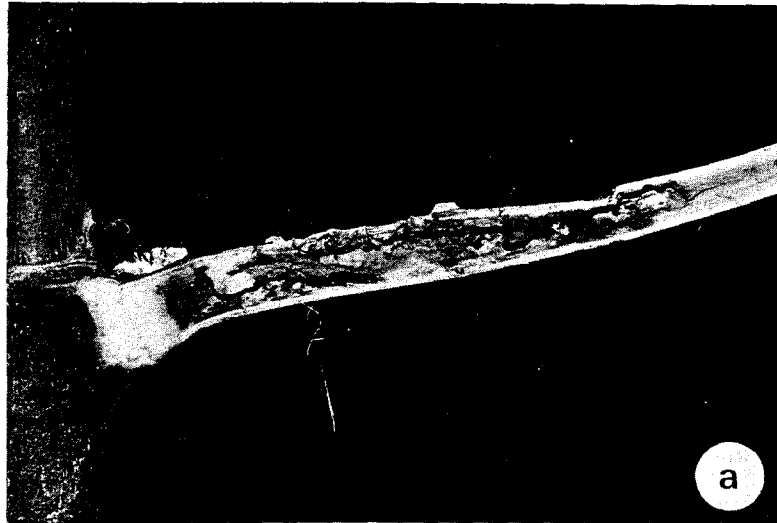


FIG. 3.

beaucoup ceux décrits par BENOIS (1972) chez *Camponotus vagus*, en France. Le tronc ou la branche peuvent ainsi être aménagés sur une grande longueur (15 cm à 3 m), souvent de façon discontinue, par étages successifs, non communicants. La population abritée peut être extrêmement nombreuse (voir plus loin). Les orifices de pénétration sont peu nombreux et rien, de l'extérieur, ne permet de distinguer une branche colonisée d'une branche saine. En effet, lors de l'évidement partiel de la moelle, les fourmis ont respecté la zone médullaire périphérique en contact avec les tissus libéro-ligneux, qui restent à distance de la lumière de la galerie. Nous n'avons jamais observé la formation de cal dans ce cas, excepté, quelquefois, au niveau des trous d'entrée du nid.

2.2.4. GALERIE CREUSÉE DANS UNE BRANCHE MORTE

Ce type d'abri ne diffère du précédent que par son extension limitée par la taille de l'organe mort.

2.2.5. GALERIE CREUSÉE DANS UN PÉTIOLE MORT

L'aménagement de la zone médullaire des pétioles morts est très comparable à celui des branches. Dans le détail, nous avons distingué deux types de galeries :

— moelle creusée par une galerie irrégulière, avec des loges plus larges par place (fig. 4 b);

— moelle totalement évidée; l'abri est alors constitué par la seule enveloppe creuse du pétiole. Peut-être s'agit-il de l'évolution ultime de l'aménagement du pétiole ?

L'utilisation des pétioles morts est très fréquente. Les fourmis pénètrent dans l'organe par plusieurs orifices; l'un est creusé à la face inférieure du pétiole, près de son insertion sur l'arbre, et fait face au tronc ou à la branche qui porte ce dernier, rabattu vers le bas; un autre orifice est creusé à l'extrémité opposée de la galerie.

Lorsque le parasolier est envahi par les lianes, les pétioles restent très longtemps retenus en place par l'enchevêtrement végétal. Si le tronc ne porte pas de lianes, les pétioles colonisés finissent par tomber sur le sol, mais les calies de *Crematogaster* ne les abandonnent pas pour autant : nous avons trouvé une fois 42 pétioles colonisés au pied d'un parasolier (l'Anguédédou 2).

2.2.6. NID DE CARTON CONSTRUIT PAR ATOPOGYNE

Ce type de construction n'a été rencontré qu'une seule fois sur parasolier (Adiopodoumé); il abritait une colonie d'*Atopogyne depressa*.

C'est une vaste construction de carton (80 cm de long; 15 cm de large; 8 cm



FIG. 4. — a) Nid-galerie creusé dans un tronc vivant : seule la moelle est utilisée. —
 b) Nid-galerie creusé dans la moelle d'un pétiole mort.

FIG. 4. — a) Gallery nest established in the pith of a living trunk. — b) Gallery nest
 established in the pith of a dead petiole.

d'épaisseur) plaquée sur le tronc d'un parasolier âgé (fig. 5). Le nid est constitué d'un très grand nombre de loges accolées, à l'intérieur desquelles il ne semble pas y avoir de zone spécialisée. Le « carton » utilisé pour la construction est parti-



FIG. 5. — *Nid d'Atopogyne depressa.*

FIG. 5. — *Nest of Atopogyne depressa.*

culièrement résistant et sa structure est très fine. Des nids semblables sont observés très fréquemment en forêt sur de nombreuses essences ligneuses. Leur structure a été étudiée par LEDOUX (1958).

2.2.7. ETABLES CONSTRUITES ENTRE LES FOLIOLES

Ces constructions, dont le matériau est un torchis fibreux de structure assez grossière, sont extrêmement fréquentes. Ce sont de petites loges établies entre les

FIG. 6. — a) *Etables construites par Crematogaster sp. entre les folioles.* — b) *Etable construite à la base du limbe foliaire par Atopogyne gr. depressa.* Remarquer les hyphes d'une Stilbiacée indéterminée.

FIG. 6. — a) *Shelters built by Crematogaster sp. for mealy bugs between the leaflets.* — b) *Shelter covering the base of a limb, built by Atopogyne gr. depressa.* Note the hyphae of an unidentified fungus (Stilbiaceae).



FIG. 6.

nervures principales des folioles, à la base de celles-ci, sur la face inférieure de la feuille (fig. 6 a). Chaque loge est le plus souvent dotée d'une seule ouverture, dirigée vers le bas, et située au point de jonction de deux nervures principales voisines. Les dimensions sont imposées par la structure de la feuille, mais leur extension en longueur est variable (10 à 15 mm) et le nombre des loges pour une même feuille varie de 1 à 15 (toutes les interdigitations peuvent être utilisées; voir plus loin).

2.2.8. ETABLES CONSTRUITES LE LONG DES NERVURES

Ces étables, rares, sont constituées par de petites loges de torchis (très semblable à celui du paragraphe précédent), plaquées de part et d'autre de la nervure principale d'une foliole, sur la face inférieure de celle-ci. Leurs dimensions sont faibles (4×10 mm). Nous n'en avons jamais observé plus d'une par feuille, située à une dizaine de centimètres de la base du limbe.

2.2.9. ETABLES CONSTRUITES A L'APEX DES TRONCS ET DES BRANCHES

Ces étables ne sont rencontrées que sur les organes végétaux en croissance, et sont souvent les seules constructions présentes sur les jeunes parasoliers. Ce sont de petites loges (10×10 mm), construites à l'aide d'un torchis fibreux, grossier.

2.2.10 ETABLES CONSTRUITES PAR *Atopogyne gr. depressa*

D'un type très particulier, ces constructions sont effectuées à l'aide d'un carton très résistant. Ce sont des boucliers de forte dimension qui recouvrent toute la face supérieure, plane, de la base d'un pétiole vivant (fig. 6 b) ou toute la face inférieure de la base du limbe foliaire. Dans le premier cas, ces étables abritent un ou plusieurs orifices de communication avec une galerie creusée dans le pétiole vivant (fig. 3 a). Ces loges possèdent elles-mêmes plusieurs orifices, et donnent l'impression d'avoir été construites par couches superposées successives. Elles sont colonisées par le mycélium saprophyte d'une Stilbiacée indéterminée qui émet des fructifications caractéristiques, hérissant la surface extérieure du dôme stabulaire.

2.3. Les espèces de *Crematogaster* et leurs constructions.

Le tableau II montre la répartition des divers types de construction décrits à l'intérieur des diverses espèces recensées.

Les types d'abris les plus utilisés sont ceux aménagés à l'intérieur des pétioles morts, puis des branches mortes.

TABLEAU II. — Types de constructions effectuées par les diverses espèces de *Crematogaster* sur parasolier. (Les numéros renvoient aux descriptions, dans le texte.)TABLE II. — Types of buildings constructed by the different species of *Crematogaster* on the Umbrella tree. (Figures refer to text paragraphs.)

Description dans le paragraphe du texte n° 2.2.	Abris						Etables			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Sphaerocrema striatula</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	
<i>Sphaerocrema</i> gr. <i>kneri</i>		+	+		+		+			
<i>Sphaerocrema gabonensis</i>							+		+	
<i>Sphaerocrema nigeriensis</i> ? ..	+				+				+	
<i>Sphaerocrema</i> sp.										
<i>Acrocoelia</i> sp. A	+	+	+	+	+		+			
<i>Acrocoelia</i> sp. B					+		+			
<i>Atopogyne africana</i>										
<i>Atopogyne</i> gr. <i>depressa</i>				+			+		+	+
<i>Atopogyne depressa</i>						+				
<i>Decacrema</i> sp.				+					+	

Les étables construites entre les folioles ou sur le tronc et les branches sont communément rencontrées chez plusieurs espèces.

Seules les *Atopogyne* gr. *depressa* ont un comportement constructeur hautement individualisé, tant par le matériau utilisé que par les formes architecturales pratiquées. L'ensemble des autres *Crematogaster* utilise le parasolier de manière très comparable, et constructions ou abris appartiennent à des types communs à toutes les espèces.

III. — DISTRIBUTION DES FOURMIS SUR LES ARBRES

3.1. Influence de l'âge des parasoliers.

Les histogrammes de la figure 7 montrent la répartition en classes d'âges des quatre populations de parasoliers étudiées, ainsi que le pourcentage d'occupation des arbres des divers stades par les *Crematogaster*.

Dans la très jeune population de parasoliers établie en bordure des pistes du Sud-Ouest, seulement 12 % des arbres sont colonisés par les *Crematogaster*. Le pourcentage atteint 27 % dans la population 1 de l'Anguédedou, 53 % dans la population 2, 78 % dans la population 3; ces quatre populations sont d'âge progressivement croissant. Nous voyons donc que l'importance de la colonisation du

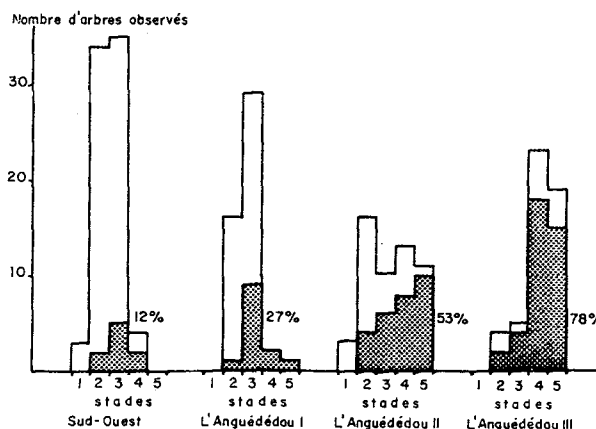


FIG. 7. — Composition des quatre populations de parasoliers observées (surfaces blanches) et colonisation des arbres par *Crematogaster* spp. (surfaces grisées). Les chiffres indiquent le pourcentage total des arbres d'une même population colonisés par les fourmis.

FIG. 7. — Age structure of the four observed populations of Umbrella Trees (white areas) and colonisation of the trees by *Crematogaster* spp. (dotted areas). Figures show the total percentage of trees occupied by ants in a given population.

parasolier est étroitement dépendante de l'âge des arbres. Pour l'ensemble des individus observés, le pourcentage moyen d'occupation est le suivant :

Parasolier de stade 1 :	0 %
Parasolier de stade 2 :	12,8 %
Parasolier de stade 3 :	30,4 %
Parasolier de stade 4 :	71,4 %
Parasolier de stade 5 :	83,9 %

3.2. Influence de la présence de lianes.

Nous avons cherché à savoir si la présence de fourmis était ou non compatible avec celle de lianes, fréquemment rencontrées sur les parasoliers. Le tableau III donne la liste des espèces de liane rencontrées et leur fréquence, en présence ou non de *Crematogaster*. Ces données sont réunies dans le tableau IV.

L'application du test de Fischer sur les données du tableau IV montre qu'il n'y a pas de corrélation significative entre présence de lianes et de *Crematogaster*, ni entre stade de développement du parasolier et colonisation par les lianes. Il semble donc bien que la présence de *Crematogaster* sur les parasoliers ne favo-

TABLEAU III. — Inventaire et fréquence des espèces de lianes recensées sur Musanga cecropioïdes en forêt de l'Anguédedou et dans le Sud-Ouest ivoirien, en présence ou absence de Crematogaster.

TABLE III. — List of species of lianas observed on Musanga cecropioides in the Anguédedou Forest and in South West Ivory Coast, in presence or absence of Crematogaster. (Figures refer to the number of observations.)

ESPÈCE DE LIANE	Présence de Crematogaster		Absence de Crematogaster	
	F. d. L.	S. O.	F. d. L.	S. O.
<i>Adenia cissampeloides</i> Harms	3	1	1	1
<i>Adenia lobata</i> Engl.	5	—	4	—
<i>Adenia</i> sp.	2	1	—	4
<i>Adenopus</i> sp.	—	1	—	—
<i>Alchornea cordifolia</i> Müll. Arg.	—	—	—	3
<i>Ampelocissus</i> sp.	—	1	—	—
<i>Asystasia gangetica</i> T. Anders	1	—	—	—
<i>Bertiera bracteolata</i> Hiern	3	—	—	—
<i>Calycolobus</i> sp.	—	—	1	—
<i>Cercertis afzelii</i> Schott.	2	—	—	—
<i>Chassalia</i> sp.	—	1	—	2
<i>Cissus polyantha</i> Gilg et Brandt.	1	—	—	—
<i>Clerodendrum capitatum</i> Schum et Thonn.	—	—	1	—
<i>Commelina thomasi</i> Hutch.	—	—	1	—
<i>Culcasia angolensis</i> Welw.	1	—	—	—
<i>Dichopetalum cymulosum</i> Engl.	1	—	—	—
<i>Dioscorea minutiflora</i> Engl.	5	—	—	—
<i>Flabellaria paniculata</i> Cav.	1	—	—	—
<i>Exolobus patens</i> Fourn.	1	—	—	—
<i>Gongronema latifolium</i> Benth.	1	—	—	—
<i>Griffonia simplicifolia</i> Baill.	1	1	—	—
<i>Icacina manii</i> Oliv.	1	—	1	—
<i>Merremia</i> sp.	—	1	—	6
<i>Mikania cordata</i> var. <i>cord.</i> B. L. Robinson.	—	—	—	1
<i>Motandra guineensis</i> A. DC.	—	—	—	1
<i>Mussaenda chippii</i> Wernham	2	2	—	23
<i>Mussaenda elegans</i> Schum. et Thonn.	1	—	—	—
<i>Mussaenda grandiflora</i> Benth.	4	—	—	—
<i>Oncinotis gracilis</i> Stapf.	2	—	—	—
<i>Rhigiocarya racemifera</i> Miers.	6	—	2	—
<i>Sabicea ferruginea</i> Benth.	1	—	—	—
<i>Sabicea venosa</i> Benth.	5	—	1	—
<i>Sabicea</i> sp.	—	—	1	—
<i>Secamone afzelii</i> K. Schum.	1	—	—	—
<i>Smilax kraussiana</i> Meisn.	6	—	—	4
<i>Tylophora conspicua</i> N. E. Br.	1	—	2	—
<i>Tylophora sylvatica</i> Deene	—	—	2	—
<i>Urera oblongifolia</i> Benth.	1	—	—	—
<i>Urera repens</i> Rendle.	20	—	5	—

rise pas particulièrement l'élimination des lianes. Nous avons signalé, au contraire, que la présence de lianes favorisait le maintien des pétioles morts dans lesquels se trouvent souvent des calies. Il n'est pas impossible, non plus, que la présence de lianes soit un facteur important pour les fourmis, qui disposent, en leur présence, d'une surface de prospection alimentaire beaucoup plus étendue.

TABLEAU IV. — Fréquence de la présence de lianes sur le parasolier en fonction de l'âge de l'arbre et de la présence ou de l'absence de *Crematogaster*.TABLE IV. — Occurrence of lianas with or without *Crematogaster* present on the tree, according to its age.

	Stade des parasoliers	Lianes présentes	Lianes absentes	
	<i>Crematogaster</i> présents.	S 1	0	0
	S 2	7	2	
	S 3	14	10	
	S 4	14	16	
	S 5	14	12	
		49	40	89
<i>Crematogaster</i> absents.	S 1	2	4	
	S 2	37	24	
	S 3	26	29	
	S 4	2	10	
	S 5	2	3	
		69	70	139

3.3. Influence de la présence d'autres fourmis arboricoles.

Le tableau V, établi d'après un simple sondage effectué dans le biotope 3 de l'Anguédédou, montre que la présence des diverses espèces de *Crematogaster* n'est pas incompatible avec celle d'autres fourmis arboricoles. Cependant, dans le cas particulier de *Sphaerocrema striatula* et d'*Oecophylla longinoda*, la cohabitation est extrêmement compétitive et l'une des espèces domine toujours l'autre. Ce sont d'ailleurs les conclusions de ROOM (1971).

3.4. Influence de la présence d'autres insectes.

Nous avons déjà parlé plus haut de l'utilisation, par les *Crematogaster*, de blessures anfractueuses occasionnées au parasolier par quelque insecte phytophage indéterminé.

Par ailleurs, nous avons observé que les *Crematogaster* étaient systématiquement plus abondantes sur les feuilles portant des traces visibles de dégâts occasionnés par des insectes phytophages :

	Dégâts sur feuilles	Feuilles intactes
+ <i>Crematogaster</i>	156	62
— <i>Crematogaster</i>	70	69

TABLEAU V. — Présence simultanée de *Crematogaster* et d'autres fourmis arboricoles sur parasolier.TABLE V. — Other ant species occurring in presence of the different *Crematogaster* species.

<i>Crematogaster</i>	Sp. seule	+ <i>Oecophylla</i>	+ <i>Camponotus</i>	+ <i>Dolichoderinae</i>	+ <i>Pheidole</i>
<i>Sphaerocrema striatula</i> ..	15	9	1	1	1
<i>Sphaerocrema</i> gr. <i>kneri</i> ..	7	4	1		
<i>Sphaerocrema nigeriensis</i> ?	2	1			
<i>Sphaerocrema gabonensis</i>	—				
<i>Sphaerocrema</i> sp.	1				
<i>Acrocoelia</i> sp. A.....	11	3	2		
<i>Acrocoelia</i> sp. B.....	1				
<i>Atopogyne africana</i>	—				
<i>Atopogyne</i> gr. <i>depressa</i> ...	1				
<i>Decacrema</i> sp.	2	2	1		
Total des observations..	40	19	5	1	1

3.5. Influence de la présence de cochenilles.

De nombreuses espèces de cochenilles élevées et protégées par les *Crematogaster* ont été récoltées sur parasolier. Les spécimens appartiennent aux genres et espèces suivants : *Planococcoïdes njalensis* (Laing); *Platysaissetia* n. sp. ?; *Saissetia* sp.; *Stitococcus sjostedti* (ckll.); *Udinia* sp (*).

3.5.1. PROTECTION ET ÉLEVAGE DES COCHENILLES

Nous n'avons jamais rencontré de cochenilles élevées à l'air libre par *Crematogaster*, sur parasolier. Mais, comme l'ont montré HANNA *et al.* (1957), sur cacaoyer, au Ghana, le comportement de construction d'étables, chez *Crematogaster*, est induit par les précipitations. Or l'ensemble de notre travail de terrain s'est effectué au cours de la saison des pluies (avril à juillet 1972), il est donc probable que la présence constante d'étables abritant les cochenilles soit en liaison avec ce facteur climatique.

Nous avons passé en revue, plus haut, les différents types d'étables. La distribution des cochenilles sur le parasolier peut être schématisée de la manière suivante :

— cochenilles élevées à l'extérieur de la plante.

Elles sont protégées par des étables (saison des pluies). On les rencontre sur

(*) La détermination a été faite par M^{me} D. MATILE-FERRERO, que nous remercions vivement.

l'apex du pétiole ou la base des nervures principales des folioles, et sur les zones de croissance méristématique (apex des troncs et des branches).

— cochenilles élevées à l'intérieur de la plante.

Elles sont alors protégées par la cavité creusée dans les tissus vivants où les ont établies les fourmis. On les rencontre alors sur des cals produits par la plante.

3.5.2. RÉPARTITION DES COCHENILLES EN FONCTION DE L'ÂGE DES FEUILLES

Sur l'ensemble des feuilles d'une même branche, ou d'un même tronc, l'abondance des cochenilles dépend étroitement de l'âge des feuilles : plus celles-ci sont âgées (et donc éloignées de l'apex), plus les cochenilles sont abondantes (fig. 8). Le nombre de *Crematogaster* présents sur les feuilles portant des cochenilles varie dans le même sens. En fait, les effectifs de cochenilles et de fourmis sont liés significativement, comme le montre le calcul du rapport : nombre de cochenilles sur nombre de fourmis, pour les feuilles de même ordre. Ce rapport obéit à une distribution normale : dans 95 % des observations (feuilles d'ordre 2 à 18), la valeur du rapport est comprise dans l'intervalle dont les limites sont : moyenne ± 2 écarts-types (soit $1,59 \pm 2 \times 0,57$, ou encore 0,47 à 2,71); dans 5 % des observations (feuilles d'ordre 1), la valeur du rapport est située en dehors de cet intervalle.

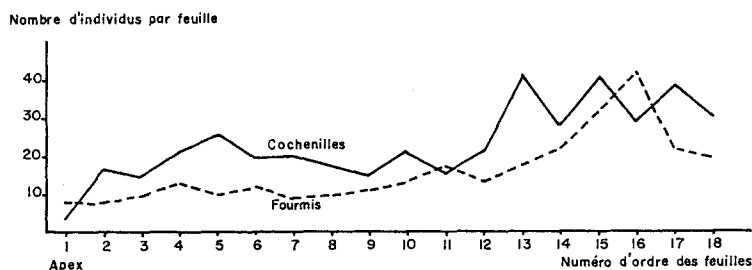


FIG. 8. — Influence de l'âge de la feuille sur le nombre de cochenilles et de fourmis qu'elle héberge.

FIG. 8. — Influence of the age of leaf on the number of mealy bugs and ants present on the leaf.

Des résultats identiques sont obtenus dans le cas précis de *Sphaerocrema striatula*. Sur 18 branches observées, portant chacune en moyenne 14 feuilles, 8 étaient occupées par cette espèce de fourmi. Le calcul du coefficient de corrélation entre le nombre de fourmis et le nombre de cochenilles par feuille donne une valeur de $r = 0,98$, totalement significative. Il existe donc une relation directe et réelle entre les deux populations.

3.6. La colonisation des pétioles.

Nous avons vu (chap. II) que les pétioles morts étaient les organes du parasolier les plus utilisés par les *Crematogaster* pour l'établissement de leurs calies.

La longueur moyenne d'un pétiole est de 72 cm, mais peut varier de 39 à 120 cm. Les nids creusés à l'intérieur des pétioles mesurent de 6 à 118 cm, leur longueur moyenne étant de l'ordre de 50 cm.

Nous avons examiné un certain nombre de pétioles colonisés par 2 espèces de *Crematogaster* : 24 habités par *Sphaerocrema striatula* et 12 habités par *Acrocoelia* sp. A. (tableau VI).

TABLEAU VI. — Effectifs moyens (et extrêmes pour les ouvrières) des individus des différentes castes rencontrées dans des colonies établies dans des pétioles morts (les moyennes sont calculées pour le nombre de colonies où la caste est représentée).

TABLE VI. — Average number (and extreme range for workers only) of individuals belonging to the different castes observed in colonies established inside dead petioles.

	Ouvrières		Mâles		Femelles		Nymphes	
	+	—	+	—	+	—	+	—
<i>Sphaerocrema striatula</i> (24 pétioles).	783 (27-2 836)	0	68,5	7	12,9	14	63,5	5
Total	18 786		1 644		309		1 523	
<i>Acrocoelia</i> sp. A (12 pétioles).	671 (72-1 344)	0	17,8	5	84	0	7,6	2
Total	8 053		214		1 018		91	

Bien qu'il existe (particulièrement en ce qui concerne les ouvrières) de grandes variations dans la composition des calies établies dans différents pétioles, nous remarquons que le comportement colonisateur des deux espèces considérées est sensiblement différent. Chez *Acrocoelia*, toutes les calies contiennent des femelles, alors chez *Sphaerocrema* plus de la moitié des colonies n'en contiennent pas. Mâles, nymphes et ouvrières sont plus nombreux et les femelles moins nombreuses chez cette dernière espèce.

3.7. La colonisation des branches.

Nous avons essayé d'évaluer les populations des nids construits par les fourmis à l'intérieur des branches et d'en connaître la composition. Les résultats concernant *Sphaerocrema striatula* et *Acrocoelia* sp. A sont donnés dans le tableau VII. Cependant, ces chiffres sont moins fidèles que ceux concernant les

pétioles colonisés, car il n'est pas possible de connaître la dimension exacte du nid sur l'arbre vivant et le prélèvement des branches entraîne une perte d'individus due tant à l'action perturbatrice des coups de machette, qui déclenche une grande agitation des ouvrières, qu'au fait que les nids sont parfois prélevés en plusieurs tronçons. Comme pour les calies établies dans les pétioles, il existe une grande hétérogénéité d'une colonie à l'autre.

TABLEAU VII. — *Effectifs moyens des individus des différentes castes rencontrées dans les colonies établies dans des branches de parasolier.*

TABLE VII. — *Average number of individuals belonging to different castes observed in colonies established inside branches.*

	Ouvrières	Mâles	Femelles	Nymphes
<i>Sphaerocrema striatula</i> (10 nids).....	864	201	3	123
Total	8 648	2 015	33	1 239
<i>Acrocoelia</i> sp. A (12 nids).....	897	3	22	201
Total	10 775	44	261	2 415

3.8. Evaluation de la population de *Crematogaster*. d'un parasolier adulte.

Sur un grand parasolier abattu, nous avons compté le nombre de feuilles par branche sur la moitié de l'arbre; le nombre moyen de fourmis par feuille sur 2 branches très différentes (l'une riche, l'autre pauvre en fourmis). Nous

TABLEAU VIII. — *Estimation d'une population de Sphaerocrema striatula sur un parasolier âgé (stade 5).*

TABLE VIII. — *Estimate of the Sphaerocrema striatula population of an old Umbrella tree.*

	Branches pauvres en fourmis	Branches riches en fourmis
Nombre moyen de fourmis par feuille.....	14	65
Nombre total de feuilles sur l'arbre.....		1 160
Nombre total de fourmis sur les feuilles compris entre	16 240	et 75 400
Nombre moyen de fourmis par pétiole		1 856
Nombre total de fourmis dans les pétioles.....		100 224
Nombre total de fourmis dans les branches mortes, longueur de branches mortes.....		8,50 m
Nombre moyen de fourmis/cm.....	6	16
Total compris entre	5 100	et 13 600
Nombre total de fourmis dans les trous compris entre	4 200	et 8 400
Nombre total de fourmis dans l'arbre, compris entre	125 700	et 197 600

Biotope 3, forêt de l'Anguédédou.

pouvons ainsi estimer le nombre total de fourmis présentes sur les feuilles. Dans toute branche il existe un ou deux trous (blessure de xylophage) contenant de 50 à 100 ouvrières chacun; nous avons compté le nombre de nids dans les branches mortes et leur population, le nombre de pétioles et le nombre de fourmis contenu dans 6 pétioles.

Notre estimation (tableau VIII) oscille entre deux chiffres, minimum et maximum calculés d'après les extrêmes observés et montre que la population totale maximum de *Crematogaster* d'un parasolier adulte oscille entre 125 000 et 197 000 fourmis.

CONCLUSIONS

L'étude des modes de colonisation du parasolier par des *Crematogaster* arboricoles, en Côte-d'Ivoire forestière, pose, une fois encore, le problème de la myrmécophilie.

Un premier fait, indiscutable, ressort de nos observations : le parasolier *Musanga cecropioïdes* est un myrmécophyte, et la fréquence des colonisations par *Crematogaster* augmente avec l'âge de l'arbre : plus de 80 % des arbres adultes sont colonisés.

Or le parasolier ne semble posséder aucune structure véritablement spécialisée vers la myrmécophilie, à l'encontre de ses homologues américains (*Cecropia* spp.). Certes, les fourmis élèvent des cochenilles sur les organes végétatifs de l'arbre, et particulièrement à la face inférieure des feuilles, les abritent sous des étales construites vraisemblablement en période pluvieuse. Mais, en fait, c'est la manière dont les *Crematogaster* aménagent leurs calies sur l'arbre qui fournit la réponse au problème posé.

En effet, hormis les *Atopogyne* gr. *depressa*, dont le comportement constructeur très individualisé permet la réalisation de formes architecturales spécifiques, toutes les autres espèces utilisent essentiellement la moelle très tendre des troncs, branches et pétioles pour y creuser les galeries de leurs nids polycaliques. En ce qui concerne plus particulièrement *Crematogaster* (*Sphaerocrema*) *striatula*, Room (1971) observe, au Ghana, la prédilection de cette espèce pour construire ses nids dans le bois mort. Or le parasolier croît dans les zones fraîchement défrichées dont les arbres morts sont absents (ils ont été abattus, brûlés, ou pourrissent au sol). Les *Crematogaster* trouveraient ainsi dans la moelle du parasolier, tendre et facile à creuser, d'autant plus abondante que l'arbre est âgé, un matériau de remplacement, proche du bois mort et sec où elles vivent ordinairement.

Une confirmation indirecte de cette hypothèse est fournie par l'examen du mode de colonisation du *Cecropia peltata* américain par les mêmes *Crematogaster* : cette espèce est naturalisée dans le Sud-Est ivoirien, où elle vit en mélange avec les parasoliers indigènes. Chez cette espèce, myrmécophile en Amérique tropicale, la moelle creuse des branches n'est pas colonisée par les *Crematogaster*

dont le comportement constructeur se limite au forage de matériel végétal tendre et sec, ou à la construction d'étables rudimentaires; par contre, la moelle pleine des pétioles de *Cecropia* est creusée de manière tout à fait comparable à celle de *Musanga*.

Ainsi, dans les zones forestières fraîchement défrichées où les *Musanga* forment une fraction dominante du recru forestier, les *Crematogaster*, fourmis lignicoles, ne trouvent, pour établir leurs colonies, que la moelle des parasoliers. La myrmécophilie de *Musanga cecropioides* est donc un phénomène éco-éthologique caractéristique de la jeune brousse forestière secondaire. Le parasolier offre, avec la structure particulière de sa moelle, et par l'importance de son pouvoir colonisateur dans ces milieux, une niche écologique de remplacement, permettant aux *Crematogaster* de subsister alors que leurs habitats climaciques (bois mort des forêts écologiquement « stables ») ont disparu.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BENOIS (A.), 1972. — Etude écologique de *Camponotus vagus* Scop. (= *pubescens* Fab.) Hymenoptera, Formicidae) dans la région d'Antibes : nidification et architecture des nids. *Ins. Soc.*, 29 (2), 111-129.
- HANNA (A. D.), JUDENKO (E.) et HEATHERINGTON (W.), 1957. — The control of *Crematogaster* ants as a means of controlling the mealybugs transmitting the swollen-shoot virus diseases of cacao in the Gold Coast. *Bull. Entomol. res.*, 47, 219-226.
- HALLE (F.) et OLDEMAN (R. A. A.), 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. *Masson et C^o*, édit., Paris, 178 p.
- JANZEN (D. H.), 1966. — Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20, 249-275. — 1967 a. Interaction in the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudo-myrmex ferruginea* F. Smith) in Eastern Mexico. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 47, 315-558. — 1967 b. Fire, vegetation structure, and the ant x acacia interaction in Central America. *Ecology*, 48, 26-35. — 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology*, 50, 147-153. — 1972. Protection of *Bacteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rain forest. *Ecology*, 53, 885-892.
- LEDoux (A.), 1958. — Arboreal nests. *Proc. Xth int. Congr. Entomol.*, Montreal, 2, 521-528.
- MONOD (Th.) et SCHMITT (C.), 1968. — Contribution à l'étude des pseudogalles formicaires chez quelques acacias africains. *Bull. I.F.A.N.*, 30 (sér. A), 953-1012.
- ROOM (P. M.), 1971. — The relative distribution of ant species in Ghana's cocoa farms. *J. Anim. Ecol.*, 40 (3), 735-751.
- SUDD (J. H.), 1967. — An introduction to the behaviour of ants. *Edward Arnold Ltd*, publ., London, 200 p.