

D. DUVIARD

P. SEGEREN

**LA COLONISATION D'UN MYRMECOPHYTE
LE PARASOLIER, PAR CREMASTOGASTER
SPP. (MYRMICINAE) EN CÔTE D'IVOIRE
FORESTIÈRE**



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

CENTRE D'ADIPODOUMÉ - CÔTE D'IVOIRE

B. P. 20 - ABIDJAN



1972

CENTRE D'ADIOPODOUME

Laboratoire d'Entomologie Agricole

LA COLONISATION D'UN MYRMECOPHYTE, LE PARASOLIER, PAR
Cremastogaster spp. (MYRMICINAE) EN COTE D'IVOIRE FORESTIERE.

par

Dominique DUVIARD et Piet SEGEREN

Si les problèmes posés par la myrmécophilie ont attiré de longue date les naturalistes, les études qui ont été consacrées aux inter-relations 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 donné les chercheurs du premier quart de ce siècle (voir bibliographie dans SUDD, 1967). Le cas particulier des parasoliers (ou "trumpet tree") américains (Cecropia spp., Moracées) a été récemment étudié par JANZEN (1969) ; cette essence, caractéristique des recrus forestiers secondaires, est habitée par des fourmis du genre Azteca qui lui sont obligatoirement inféodées.

Les Cecropia étudiés par JANZEN ne sont pas systématiquement colonisés par les fourmis, qui semblent surtout rechercher des arbres ayant dépassé 1,5 m de hauteur ; Cecropia présente un certain nombre de caractéristiques favorisant l'implantation des fourmis : une moëlle creuse dans les entre-noeuds, où s'installent des colonies de fourmis et où sont élevés des Homoptères ; au niveau des entre-noeuds existe également un point de faible épaisseur de la tige (prostoma, SCHIMPER, 1898) qui permet un forage plus facile des trous d'entrée ; la présence de corps de MULLER, différenciés à la base des pétioles foliaires, fournit une part importante (sinon la totalité) de l'alimentation des fourmis. Mais comme le démontre JANZEN, le bénéfice de l'association Cecropia-Azteca est mutuel ; en effet, les fourmis débarrassent l'arbre des épiphytes qui le coloniseraient, dès leurs très jeunes stades, et tuent les lianes qui grimpent sur le tronc et les branches, par manducation des méristèmes apicaux. Les Cecropia occupés par de grosses colonies d'Azteca sont toujours dépourvus de lianes, alors que celles-ci recouvrent les parasoliers sans fourmis. Les lianes gênent notablement la croissance et la reproduction de Cecropia.

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

Notre attention a été attirée sur l'existence des relations existant entre le parasolier africain, Musanga cecropioides (Moracées) et les fourmis arboricoles du genre Cremastogaster, 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.

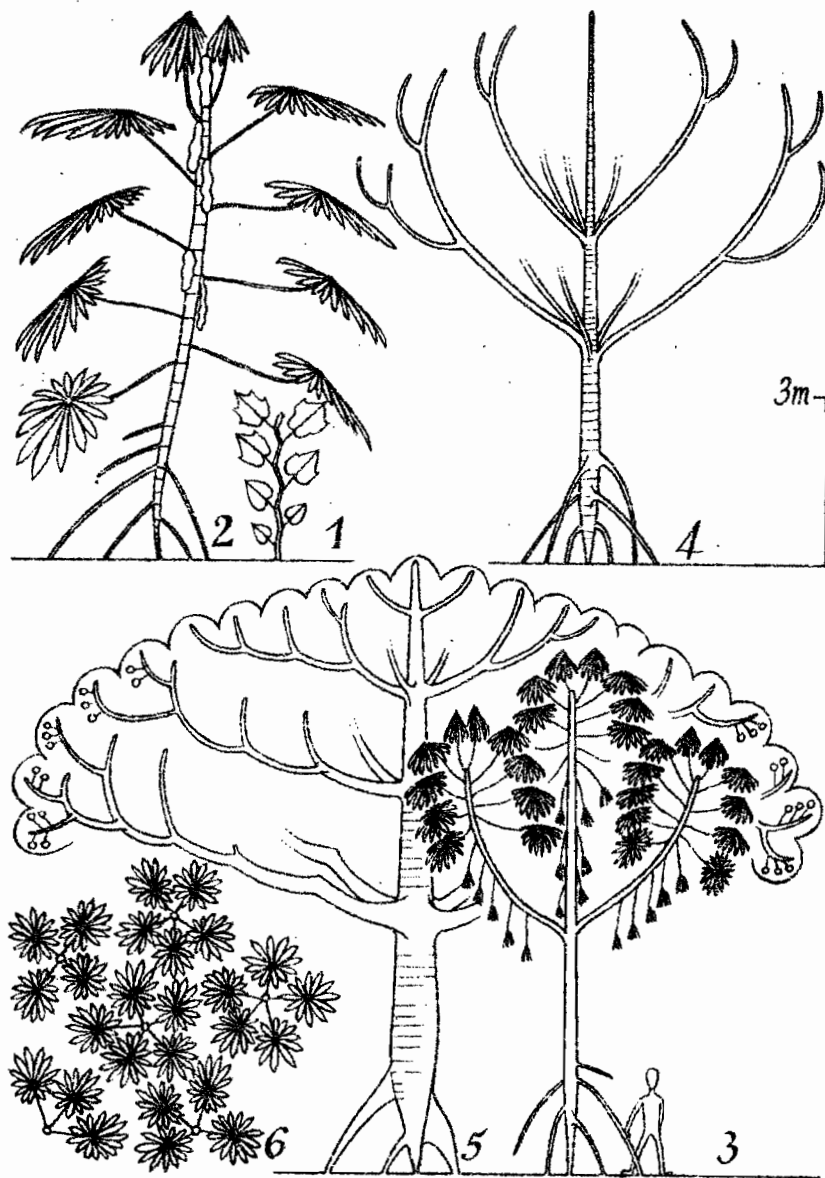


Figure 1 - D'après HALLE & OLDEMAN (1970). Diverses étapes de la croissance du Parasolier, Musanga cecropioides R. Br., Moracée d'Afrique Tropicale. -1, Plantule à feuille entière. -2, Emission des premières racines échasses. -3, Formation du premier verticille de branches. -4, Architecture d'un jeune arbre d'une dizaine de mètres de hauteur. -5, L'arbre adulte. -6, L'arrangement des feuilles en une voûte continue et monostratifiée. Les stades de développement dont il est question dans le texte correspondent aux détails 1 à 5 de la figure.

I - Musanga cecropioïdes R. Br. (MORACEAE).

1.1. Architecture et croissance de l'arbre.

HALLE et OLDEMAN (1970), à qui nous empruntons la figure 1, décrivent ainsi l'architecture du parasolier :

"L'axe épicotyle, pérennant, monocaule jusqu'à une hauteur de 3-5 mètres, s'élève ensuite jusqu'à une vingtaine de mètres de hauteur en donnant naissance, périodiquement, à des pseudo-verticilles diffus de 5 à 7 branches latérales. Cette disposition des branches traduit le fait que le méristème édificateur du tronc fonctionne de façon rythmique. Par rapport à sa durée totale de vie, le rythme de fonctionnement du méristème a une période fort longue, puisqu'un arbre pleinement développé (fig. 1.5) ne présente que 3 à 5 pseudo-verticilles de branches latérales.

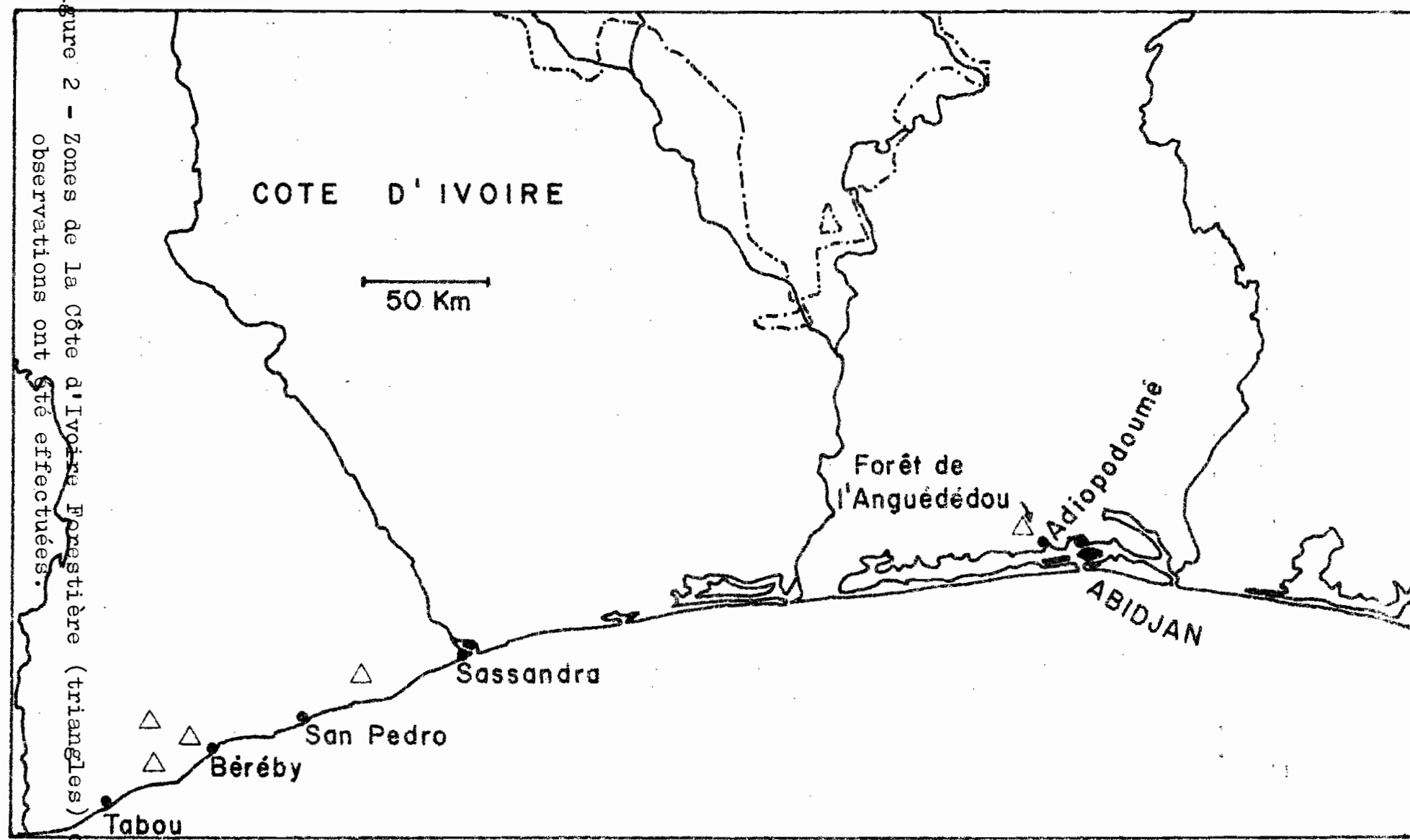
Les axes latéraux sont identiques au tronc par leur orientation de croissance, leur phyllotaxie, et leur rythme de ramification ; toutefois, ils se ramifient uniquement sur leur face abaxiale, ce qui élargit la cîme. On remarque (fig. 1.5) que les branches basses tendent à acquérir une structure sympode, par apposition centrifuge d'axes élémentaires.

Les feuilles du tronc et des branches s'organisent en une coupole hémisphérique ; les feuilles en activité étant toutes groupées aux extrémités des axes, cette coupole est creuse et monostratifiée, ce qui donne au parasolier sa physionomie familière et caractéristique (fig. 1.6).

Les inflorescences apparaissent, en position axillaire, sur les parties jeunes des branches, et la sexualité n'a plus d'influence sur la croissance de l'arbre."

A leur mort, les feuilles se dessèchent mais restent, pendantes, accrochées au tronc et aux branches par leur long pétiole (fig. 1.3; 11 ; 12) ; 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.

Figure 2 - Zones de la Côte d'Ivoire Forestière (triangles) où les observations ont été effectuées.



Tronc, branches et pétioles présentent une zone médullaire très développée, 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 moëlle très tendre de ces organes.

1.2. Répartition de l'espèce en Côte d'Ivoire.

"Le Parasolier est une des espèces les plus spectaculaires et les plus banales de la forêt humide secondarisée africaine" (HALLE et OLDEMAN, op. cit.).

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 peuplement 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 (SPICHIGER, comm. personnelle).

1.3. Localités prospectées.

Le travail de terrain a été effectué en diverses localités du Sud de la Côte d'Ivoire Forêt (fig. 2) : forêt de l'Anguédedou (à quelques kilomètres du Centre d'Adiopodoumé), bordures des nouvelles pistes ouvertes dans la forêt entre Sassandra, San Pedro, Grand Béréby et Tabou.

Dans la forêt de l'Anguédedou, nous avons distingué trois biotopes différents. Dans le biotope 1 (fig.3), le parasolier domine des broussailles denses. L'espèce est surtout représentée par des individus des stades 2 et 3. Dans le biotope 2 (fig.4), 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 (fig. 5).

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 (fig.6). En raison de la création très récente de ces pistes (moins de 5 ans), les populations de parasoliers sont constituées d'individus très jeunes, appartenant aux stades 2 et 3.



Figure 3 - Forêt de l'Anguédedou, Biotope 1.

Figure 4 - Forêt de l'Anguédedou, Biotope 2.



II - LES CREMASTOGASTER ARBORICOLES ET LEURS CONSTRUCTIONS.

2.1. Inventaire des espèces.

Dans le tableau I, nous donnons la liste des différentes espèces de Cremastogaster rencontrées sur le Parasolier dans les divers milieux prospectés. Les déterminations de ce groupe taxonomique si difficile ont été effectuées par Madame B. DARCHEN-DELAGÉ, à qui va toute notre reconnaissance.

TABLEAU I

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

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

2.2. Le comportement constructeur.

Les constructions effectuées par les Cremastogaster sur Parasolier peuvent être classées en deux types fondamentalement différents :



Figure 5 - Forêt de l'Anguéédou, Biotope 3.

Figure 6 - Piste récente entre Grand Béréby et Tabou, bordée de parasoliers.



- 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 pétioles vivants.

Les fourmis pénètrent dans la moëlle 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 moëlle est évidée plus ou moins régulièrement, et dans certains cas, nous avons pu observer un bourgeonnement des tissus végétaux vivants à l'intérieur de la lumière ainsi formée (fig. 7), sur lequel les fourmis élèvent des cochenilles.

2.2.2. Trou creusé dans une branche vivante.

Des *Cremastogaster* colonisent des blessures importantes (5 à 15 cm de long) occasionnées aux branches du parasolier par des larves d'insectes indéterminées (fig. 8). 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 moëlle d'un tronc ou d'une branche vivants.

Ce type d'aménagement du matériau végétal vivant est assez fréquent. Seule la moëlle, 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 moëlle laissée en place (fig. 9). Ces travaux rappellent 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 mètres), souvent de façon discontinue, par étages successifs, non communiquants.

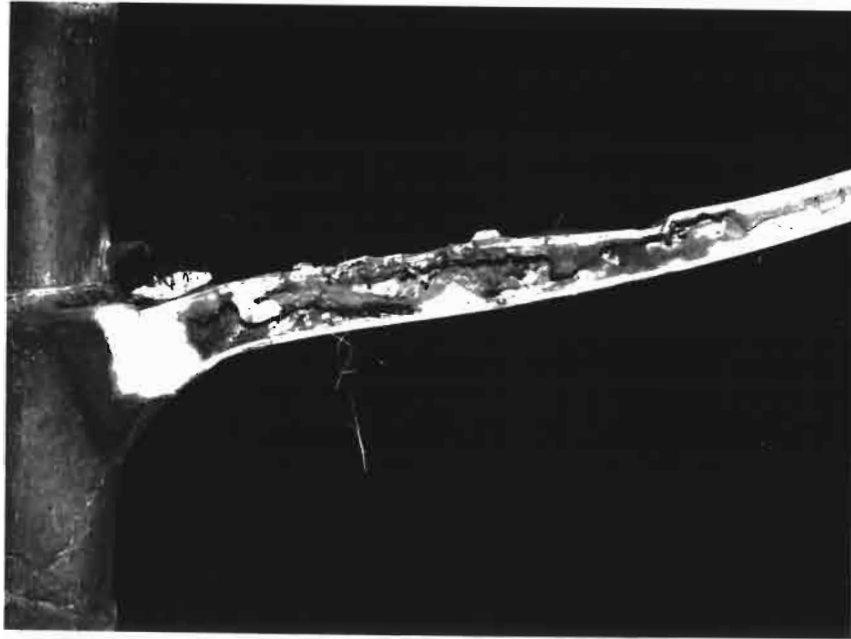


Figure 7 - Abri creusé dans un pétiole vivant.

Figure 8 - Trou creusé dans une branche vivante.



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 moëlle, les fourmis ont respecté la zone médullaire périphérique en contact avec les tissus libéroligneux, qui restent à distance de la lumière de la galerie. Nous n'avons jamais observé la formation de cal dans ce cas, excepté au niveau des trous d'entrée du nid. Dans cette zone, les tissus conducteurs, mis "à vif" forment un cal sur lequel les fourmis élèvent des cochenilles (fig. 21).

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 creusé 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 :

- moëlle creusée par une galerie irrégulière, avec des loges plus larges par places (fig. 10),
- moëlle 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 deux 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 (fig. 11) ; l'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 (fig. 12). Si le tronc ne porte pas de lianes, les pétioles colonisés finissent par tomber sur le sol, mais les calies de *Cremastogaster* ne les abandonnent pas pour autant : nous avons trouvé une fois 42 pétioles colonisés au pied d'un parasolier (l'Anguédedou 2).

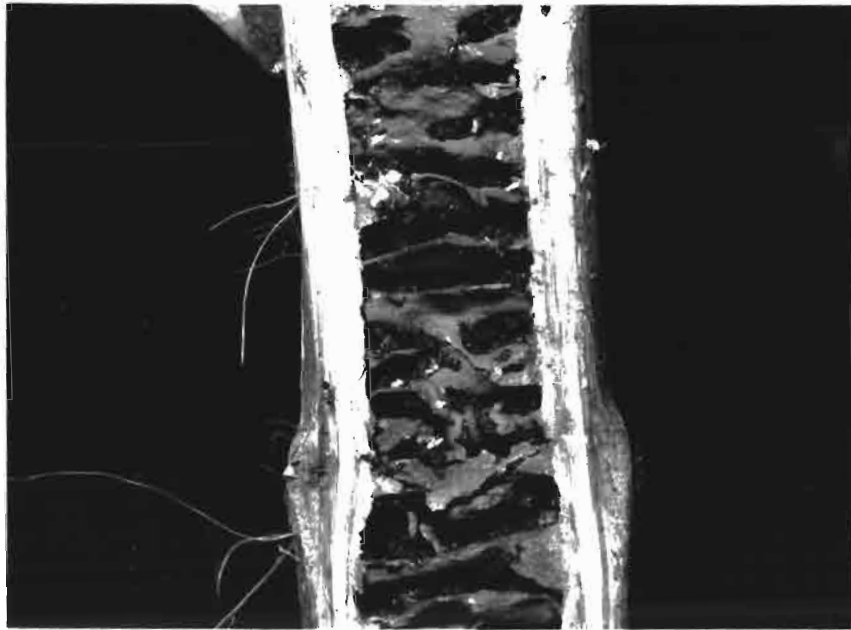


Figure 9 - Galerie creusée dans un tronc vivant.

Figure 10 - Galerie creusée dans un pétiole mort.



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 d'épaisseur) plaquée sur le tronc d'un parasolier âgé (fig. 13). 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 particulièrement 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 fréquents. Ce sont de petites loges établies entre les nervures principales des folioles, à la base de celles-ci, sur la face inférieure de la feuille (fig. 14). 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 25 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 x 10 mm). Nous n'en avons jamais observé plus d'une par feuille, située à une dizaine de cm de la base du limbe.

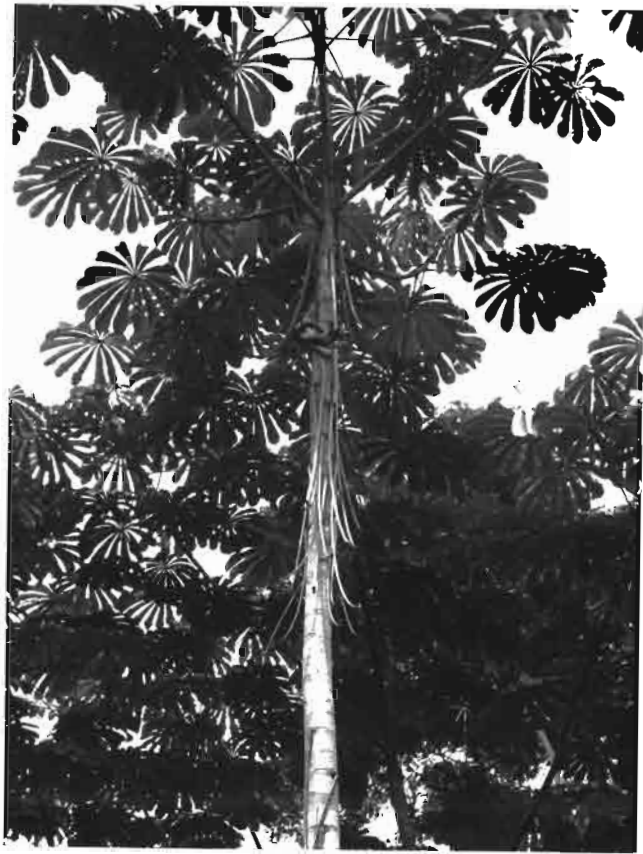


Figure 11 - Parasolier de stade 3 ; disposition des pétioles morts.

Figure 12 - Disposition des pétioles morts sur un parasolier envahi par les lianes.



2.2.9. Etables construites à 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 x 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. 15) 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. 7). 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 *Cremastogaster* et leurs constructions.

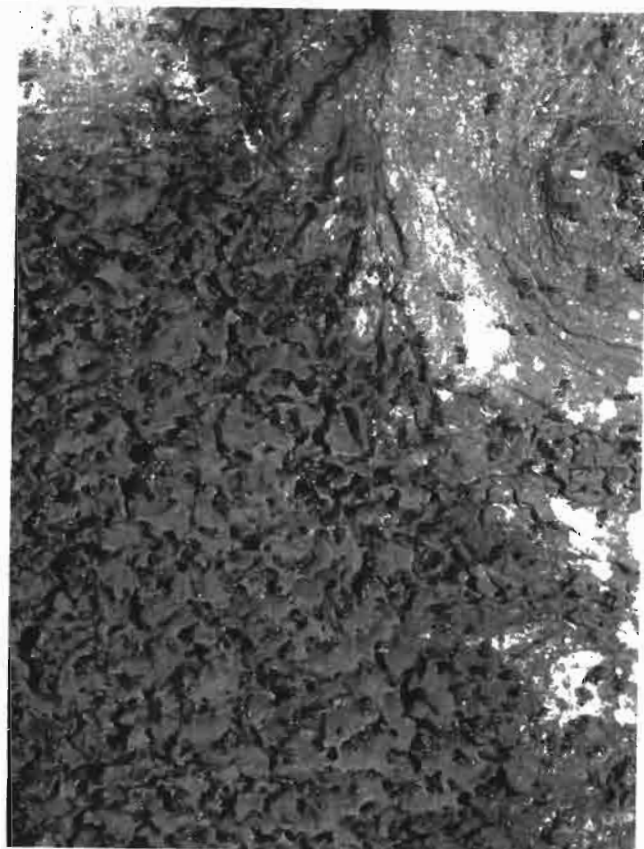
Le tableau II montre la répartition des divers types de construction décrits à l'intérieur des diverses espèces recensées.

TABLEAU II

	A B R I S						ETABLES			
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4
<i>Sphaerocrema striatula</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sphaerocrema gr. kneri</i>		+	+		+		+			
<i>Sphaerocrema gabonensis</i>							+		+	
<i>Sphaerocrema nigeriensis</i> ?	+				+				+	
<i>Sphaerocrema sp.</i>										
<i>Acrocoelia sp. A</i>	+	+	+	+	+		+			
<i>Acrocoelia sp. B</i>					+		+			
<i>Atopogyne africana</i>										
<i>Atopogyne gr. depressa</i>				+			+		+	+
<i>Atopogyne depressa</i>						+				
<i>Decacrema sp.</i>				+					+	



Figure 13 - Nid d'Atopogyne depressa.



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

Les étales construites entre les folioles ou sur le tronc et les branches sont communément rencontrés 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 Cremastogaster utilise le parasolier de manière très comparable et constructions ou abris appartiennent à des types communs à toutes les espèces.

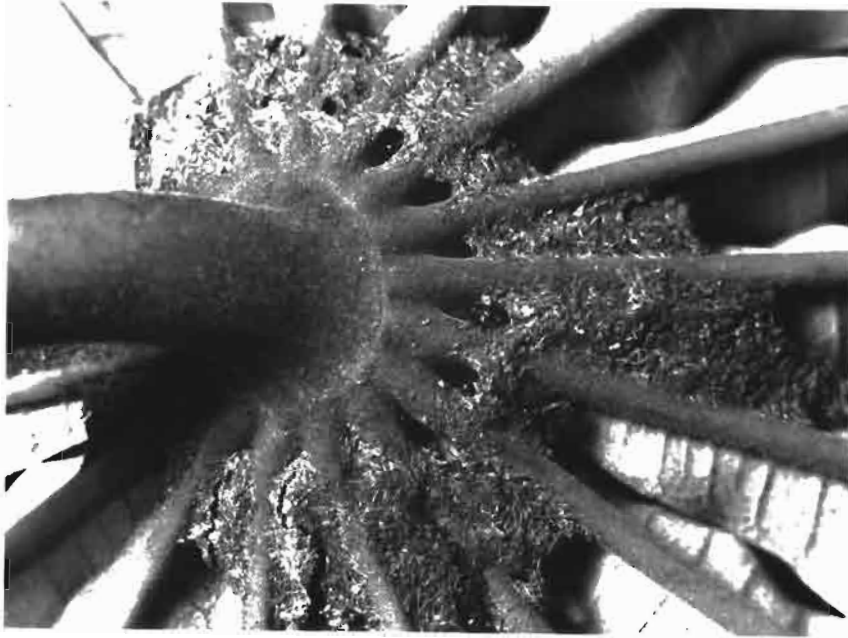


Figure 14 - Etables construites entre les folioles.

III - DISTRIBUTION DES FOURMIS SUR LES ARBRES.

3.1. Influence de l'âge des parasoliers.

Les histogrammes de la figure 16 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 Cremastogaster.

Dans la très jeune population de parasoliers établie en bordure des pistes du Sud-Ouest, seulement 12 % des arbres sont colonisés par les Cremastogaster. Le pourcentage atteint 27 % dans la population 1 de l'Anguédédou, 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 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 (fig. 17). Le tableau III donne la liste des espèces de liane rencontrées et leur fréquence, en présence ou non de Cremastogaster. Ces données sont réunies dans le tableau IV, où nous n'avons pas tenu compte des espèces végétales.

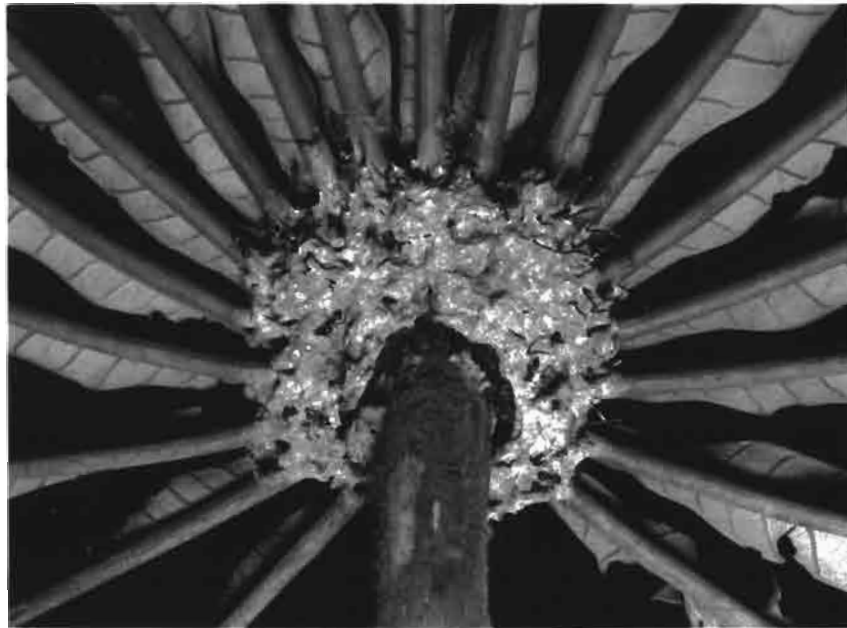


Figure 15 - Etables construites par Atopogyne gr. depressa, à l'aisselle d'une feuille et à la base du limbe foliaire.

TABLEAU III

Espèce de liane	Présence de Cremastogaster		Absence de Cremastogaster	
	F.d.L.	S.O.	F.d.L.	S.O.
<i>Adenia cissampeloides</i> Harms	3	1	1	1
<i>lobata</i> Engl.	5	—	4	—
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 & Brandt.	1	—	—	—
<i>Clerodendrum capitatum</i> Schum & Thonn.	—	—	1	—
<i>Commelina thomasi</i> Hutch.	—	—	1	—
<i>Culcasia angolensis</i> Welw.	1	—	—	—
<i>Dichapetalum cymulosum</i> Engl.	1	—	—	—
<i>Dioscorea minutiflora</i> Engl.	5	—	—	—
<i>Flabellariapaniculata</i> Cav.	1	—	—	—
<i>Exolobus patens</i> Fourn.	1	—	—	—
<i>Gongronema latifolium</i> Benth.	1	—	—	—
<i>Griffonia simplicifolia</i> Baill.	1	1	—	—
<i>Icacina manni</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. & 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	—	1	4
<i>Tylophora conspicua</i> N.E. Br.	+1	—	2	—
<i>Tylophora sylvatica</i> Decne	—	—	2	—
<i>Urera oblongifolia</i> Benth.	1	—	—	—
<i>Urera repens</i> Rendle.	20	—	5	—

Inventaire des espèces de lianes recensées sur Musanga
cevioproïdes en forêt de l'Anguédédou et dans le Sud-Ouest
ivoirien, en présence ou absence de *Cremastogaster*.

Figure 16 - Structure des 4 populations de parasolier observées et occupation par Cremastogaster spp.

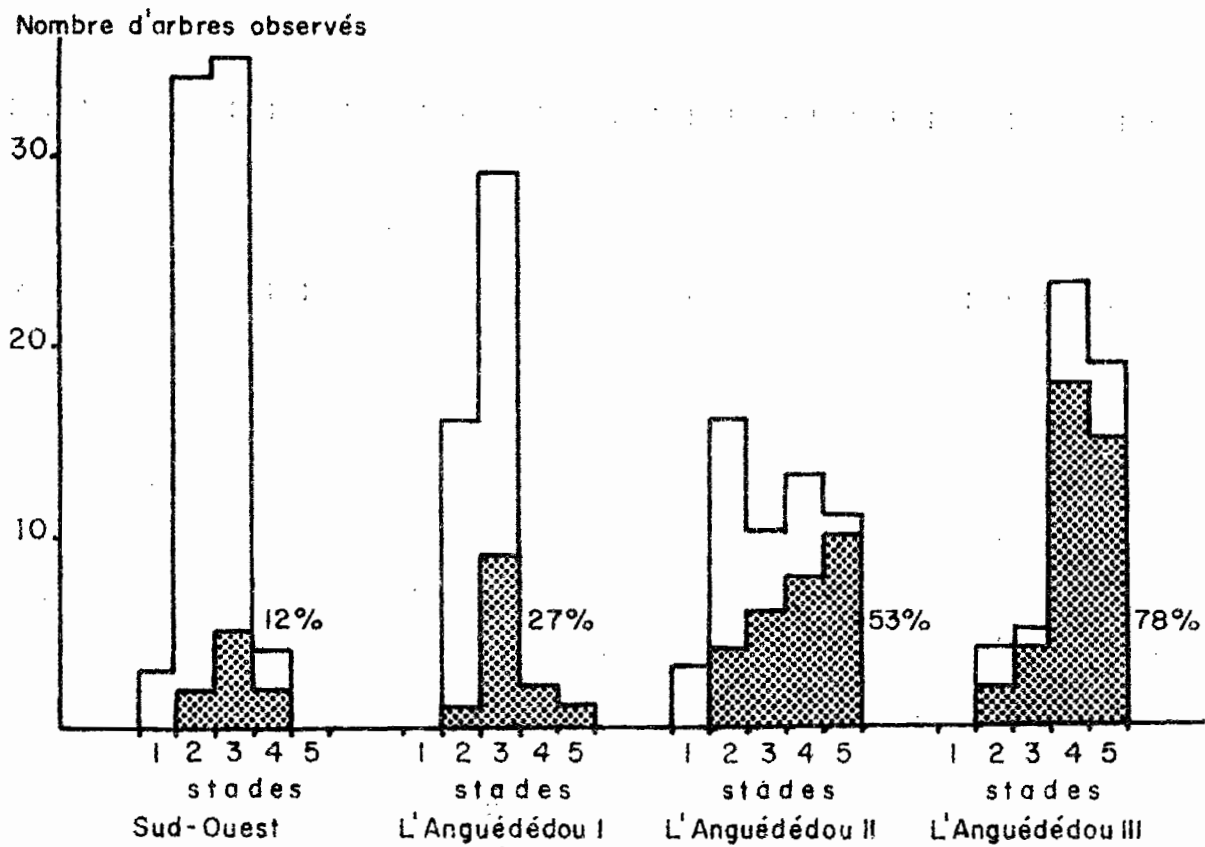


TABLEAU IV

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

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 *Cremastogaster*, ni entre stade de développement du parasolier et colonisation par les lianes. Il semble donc bien que la présence de *Cremastogaster* sur les parasoliers ne favorise pas particulièrement l'élimination des lianes. Nous avons signalé, au contraire, que la présence de lianes favorisait le maintien des calies établies dans les pétioles morts. 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.

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 *Cremastogaster* 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) sur lesquelles nous reviendrons plus loin.



Figure 17 - Deux parasoliers de stade 4. L'un est envahi par des lianes, l'autre croît librement.

TABLEAU V

Biotope 3, forêt de l'Anguédédou, 51 arbres observés

Cremastogaster	Sp. seule					
		Oecophylla	Camponotus	Dolichoderinae	Pheidole	Termites
Sphaerocrema striatula	15	9	1	1	1	2
gr. kneri	7	4	1			
nigeriensis ?	2	1				
gabonensis	-					
sp.	1					
Acrocoelia sp. A	11	3	2			
sp. B	1					
Atopogyne africana	-					
gr. depressa	1					
Decacrema sp.	2	2	1			

3.4. Influence de la présence d'autres insectes.

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

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

	dégâts sur feuilles	feuilles intactes
+ Cremastogaster	156	62
- Cremastogaster	70	69

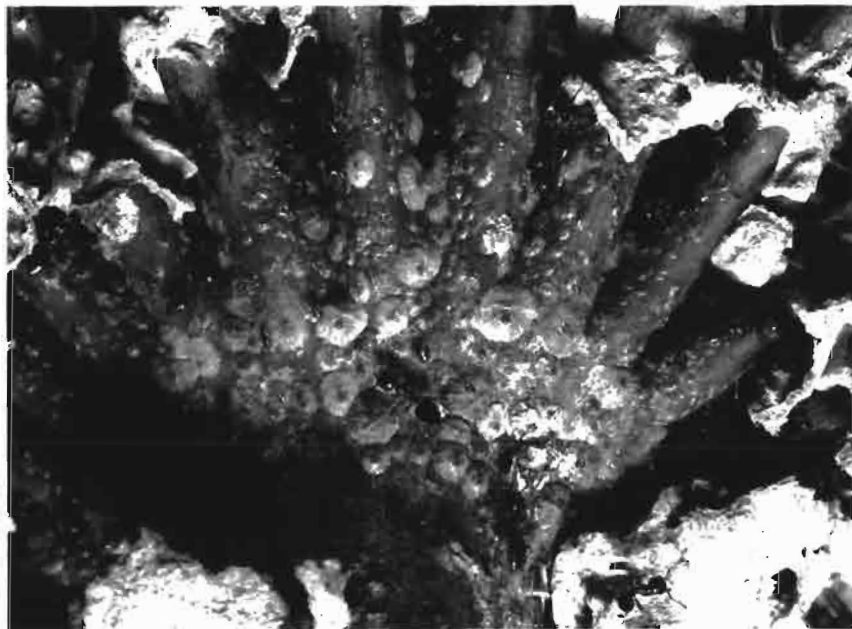
3.5. Influence de la présence de cochenilles.

De nombreuses espèces de cochenilles élevées et protégées par les Cremastogaster ont été récoltées sur Parasolier. Les specimens sont en cours d'étude au Laboratoire d'Entomologie du Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris). Aussi nous n'envisagerons ici les cochenilles que d'une manière globale, en espérant pouvoir reprendre ultérieurement les résultats obtenus à la lumière des déterminations.



Figure 18 - Cochenilles élevées dans une étable construite entre folioles.

Figure 19 - Cochenilles élevées dans une étable d'Atopogyne gr. depressa, construite à la base du limbe foliaire.



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'étable 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 élevés à l'extérieur de la plante
elles sont - protégées par des étables (saison des pluies)
 - élevage sur l'apex du pétiole ou la base des nervures principales des folioles (fig. 18 et 19)
 - élevage sur les zones de croissance méristématiques (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. (fig. 20 et 21).

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. 22). Le nombre de *Crematogaster* présents sur les feuilles qui portent des cochenilles fluctue dans le même sens ; et les variations du rapport du nombre de cochenilles au nombre de fourmis calculé pour l'ensemble des feuilles de même ordre sont imputables au seul hasard, comme le montre le calcul de l'écart-type ($u = 1,59$; $= 0,57$). Seul la première feuille présente un rapport $\frac{\text{cochenilles}}{\text{fourmis}} = 0,38$ qui sort de la répartition normale (pour $p = 0,1$).

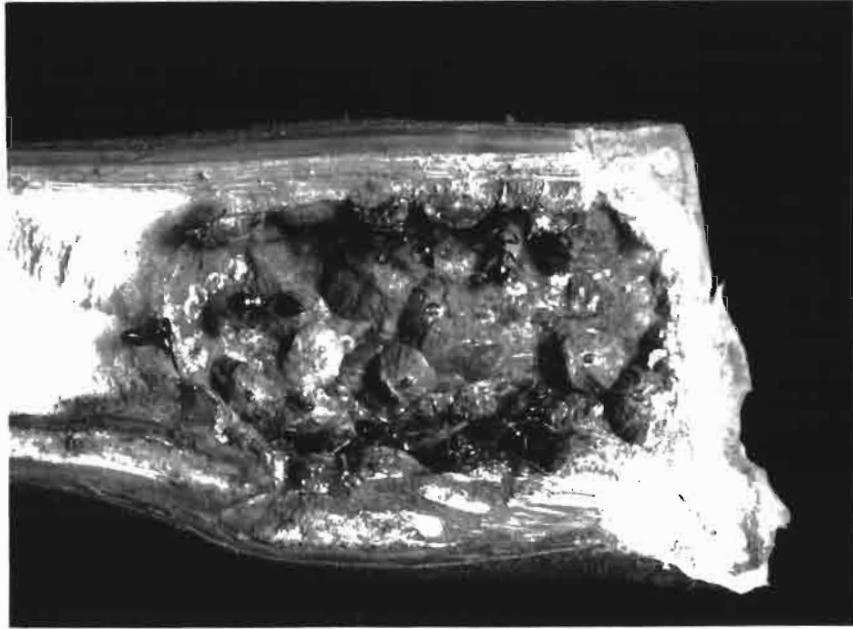


Figure 20 - Cochenilles élevées dans une galerie creusée dans un pétiole vivant.

Figure 21 - Cochenilles élevées sur le cal produit autour d'un orifice d'entrée d'une galerie, creusée dans une branche vivante.



Nous avons pu examiner avec précision le cas de Sphaerocrema striatula ; sur 18 branches observées, portant chacune en moyenne 14 feuilles, 8 étaient occupées par cette espèce de fourmis. Le coefficient de corrélation entre le nombre de fourmis et le nombre moyen de cochenilles par feuilles ($r = 0,98$) est totalement significatif (voir fig. 22).

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 cm 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

	Ouvrières		Mâles		Femelles		Nymphes	
	+	-	+	-	+	-	+	-
<u>Sphaerocrema striatula</u>	783	0	68,5	7	12,9	14	63,5	5
24 pétioles	(27-2836)							
Total	18786		1644		309		1523	
<u>Acrocoelia</u> sp. A	671	0	17,8	5	84	0	7,6	2
12 pétioles	(72-1344)							
Total	8053		214		1018		91	

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).

Nombre d'individus par feuille

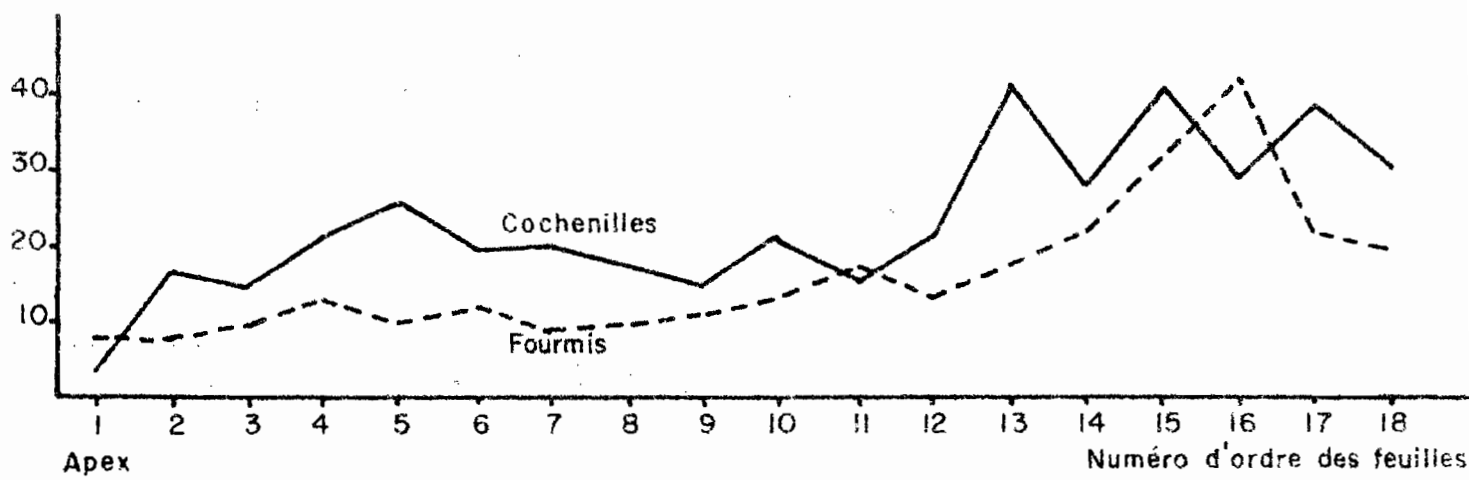


Figure 22 - Influence de l'âge de la feuille sur le nombre de Cochenilles et de fourmis qu'elle héberge.

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 que 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 tout 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

	ouvrières	mâles	femelles	nymphes
<u>Sphaerocrema striatula</u>				
10 nids	864	201	3	123
Total	8648	2015	33	1239
<u>Acrocoelia</u> sp. A				
12 nids	897	3	22	201
Total	10775	44	261	2415

Effectifs moyens des individus des différentes castes rencontrées dans les colonies établies dans des branches de parasolier.

3.8. Population de Crematogaster d'un parasolier.

3.8.1. Relations entre les fourmis d'un même parasolier.

Afin de préciser les modalités régissant la distribution des fourmis sur l'arbre et les échanges existant entre les différents groupes de fourmis établies sur un même parasolier, nous avons effectué des marquages à l'aide P^{32} suivis de recapture. Si les expériences n'ont pas apporté les résultats escomptés, elles n'auraient cependant pas été possibles sans l'aide de Monsieur J.P. BOIS du Laboratoire des Radioisotopes de l'ORSTOM a qui va toute notre reconnaissance.

Les essais ont été effectués à l'Anguédédou et peuvent être décrit comme suit :

a/ sur une souche de parasolier portant 4 rejets (stades 2 et 3), colonisée par Atopogyne depressa, a été déposé un tube d'eau sucrée marquée au P^{32} . Après 2 et 7 jours, aucune fourmi marquée n'a pu être décelée. Un problème de marquage se posait donc.

b/ sur une souche de parasolier portant 5 rejets (stade 3), de nombreux pétioles morts sont colonisés par des Acrocoelia sp.B. L'un des pétioles colonisés est marqué par une injection de 1,5 à 2 mm^3 d'une solution de P^{32} à 5 Curie. 2 et 5 jours après l'injection d'autres pétioles sont prélevés sur le même tronc et sur d'autres troncs de la même souche. Des fourmis marquées sont retrouvées dans tous les cas.

c/ sur un parasolier âgé (stade 5 ; nombreuses racines échasses) un pétiole mort colonisé par Sphaerocrema strigatula est détaché du tronc, marqué comme ci-dessus et déposé dans l'enchevêtrement de lianes qu'entoure les racines échasses. Une semaine plus tard, les mesures de radioactivité montrent qu'un autre pétiole mort et colonisé, tombé sur les racines échasses est marqué à 100 %, et que 2 à 3 % des Sphaerocrema qui se déplacent sur le sol au pied de l'arbre sont radioactives.

Les expériences n'ont pu être poursuivies, faute de radio-isotopes, mais, de ces quelques observations, les conclusions suivantes se dégagent :

Les fourmis appartenant à l'une quelconque des espèces de *Crematogaster*, présentes dans les nids, sur le tronc et les branches, sur les feuilles et dans les étales d'un parasolier ainsi que sur les lianes qui le recouvrent et les broussailles ou le sol environnant appartiennent à la même colonie. Les *Crematogaster* arboricoles sont donc polycaliques.

3.8.2. Evaluation de la population de *Crematogaster* d'un parasolier adulte (stade 5).

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 pouvons ainsi estimer le nombre total de fourmis présentent 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 2 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.

TABLEAU VIII

	Branche pauvre en fourmis	Branche riche
Nombre moyen de fourmis par feuille	14	65
Nombre total de feuilles sur l'arbre 1160		
Nombre total de fourmis sur les feuilles compris entre	16.240	et 75.400
Nombre moyen de fourmis par pétiole		1856
Nombre total de fourmis dans les pétioles		100224
Nombre total de fourmis dans les branches mortes longueur de branches mortes: 8,50m		
nombre moyen de fourmis/cm :	6	16
total compris entre	5100	et 13600
Nombre total de fourmis dans les trous compris entre	4200	et 8400
Nombre total de fourmis dans l'arbre, compris entre	125.700	et 197.600

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

CONCLUSIONS.

L'étude des modes de colonisation du parasolier par des *Cremastogaster* 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 cecropioides* est un myrmécophyte, et l'attraction qu'il exerce sur les *Cremastogaster* augmente avec l'âge de l'arbre : plus de 80 % des arbres adultes sont ainsi 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 *Cremastogaster* aménagent leurs galeries 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 moëlle très tendre des troncs, branches et pétioles pour y creuser les galeries de leurs nids polycaliques. En ce qui concerne plus particulièrement *Cremastogaster* (*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 *Cremastogaster* trouveraient ainsi dans la moëlle 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 *Cremastogaster* : 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 moëlle creuse des branches n'est pas colonisée par les *Cremastogaster* dont le comportement constructeur se limite au forage de matériel végétal tendre et sec, ou à la construction d'étables rudimentaires ; par contre la moëlle 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 *Cremastogaster*, fourmis lignicoles, ne trouvent, pour établir leurs colonies, que la moëlle 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 moëlle, et par l'importance de son pouvoir colonisateur dans ces milieux, une niche écologique de remplacement, permettant aux *Cremastogaster* de subsister alors que leurs habitats climaciques (bois mort des forêts écologiquement "stables") ont disparu.

R E S U M E

L'étude des modes de colonisation du parasolier africain (Musanga cecropioïdes) par des fourmis arboricoles du genre Cremastogaster 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 calices dans l'importante moëlle des troncs, branches et pétioles foliaires de l'arbre.

Un essai d'évaluation de la population totale de Cremastogaster 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 moëlle permet aux Cremastogaster lignicoles de se maintenir alors que leur habitat normal a disparu.

BIBLIOGRAPHIE

- BENOIS, A. 1972.- Etude écologique de Camponotus vagus Scop. (= pubescens Fab.) (Hymenoptera, Formicidae) dans la région d'Antibes : nidification et architecture des nids. Insectes Sociaux, 29, 2 : 111-129.
- HANNA, A.D., JUDENKO, E. & HEATHERINGTON, W. 1957.- The control of Cremastogaster ants as a means of controlling the mealybugs transmitting the swollen - shoot virus disease of cacao in the Gold Coast. Bull. Entomol. res., 47, - 219-226.
- HALLE, F. & OLDEMAN, R.A.A., 1970.- Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson et C°, Paris, 178 pp.
- JANZEN, D.H. 1966.- Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. Evolution, 20 : 249-275.
- JANZEN, D.H. 1967 a.- Interaction in the bull's-horn acacia (Acacia cornigera L.) with an ant inhabitant (Pseudomyrmex ferruginea F. Smith) in Eastern Mexico. Univ. Kansas Sci. Bull. 47 : 315-558.
- JANZEN, D.H. 1967 b.- Fire, vegetation structure, and the ant x acacia interaction in Central America. Ecology, 48 : 26-35.
- JANZEN, D.H. 1969.- Allelopathy by myrmecophytes : the ant Azteca as an allelopathic agent of Cecropia. Ecology, 50 : 147-153.
- LEDOUX, A. 1958.- Arboreal nests. Proc. Xth int. Congr. Entomol. Montreal, 2 : 521-528.
- MONOD, Th. & SCHMITT C. 1968.- Contribution à l'étude des pseudo-galles 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, London, 200 p.