

B. La Myrmécophilie des Cordia de la Section Gerascanthus

par

R. CHODAT

avec la collaboration de L. Carisso

On a souvent signalé la présence de chambres à fourmis dans un *Cordia* de l'Amazonie, le *Cordia nodosa* Lamk. (*Cordia formicarum* Hoffmng.).

Spruce (*Notes of a botanist*, ouvrage posthume publié par Wallace, II, [1908] 399 § 3) parlant de cette espèce, le type du groupe «*Phy-soclada*», dit qu'elle est connue des Sud-Américains sous le nom de *Pao de formiga*, arbre à fourmis. Il suppose que les *Cordia calococca* Aubl. et *Cordia formicarum* sont des synonymes du *Cordia nodosa*. Cette espèce est habitée par de petites fourmis (fire-ants); mais parfois par des fourmis nommées *Tachi*. Signalant ces deux occupants, il pense que les premières sont les fourmis de première infection et que les *Tachi* constitueraient des intrus.

Mais déjà dans sa communication de 1869, à la Société Linnéenne de Londres, sur les causes et la répartition de la myrmécophilie, il fait remarquer que dans le *Cordia gerascanthus* Jacq., arbre de trente à quarante pieds, là où se fait la division des branches (3-5), il y a ordinairement un sac habité par des fourmis très pernicieuses de la tribu nommée *Tachi* par les Brésiliens. Selon lui, il n'y aurait pas d'autres espèces de *Cordia* de l'Amazonie qui serait myrmécophile.

Schimper, en 1883 (*Bot. Mitteil. aus den Tropen*, I, 53), signale également les petites fourmis qui logent dans les cavités vésiculaires du *Cordia nodosa* Lamk. Pour Schumann (*Einige neue Ameisen-pflanzen in Pringhs. Jahrb.* (1888) 382), qui étudie surtout le genre *Duroia* (*Duroia hirsuta*) et qui complète son étude sur cette espèce myrmécophile par quelques considérations sur la cause des renflements de la branche des *Cordia* (de la section *Gerascanthus*), croit

pouvoir affirmer que ces renflements se forment *spontanément* et qu'ils ne sont que secondairement occupés par des fourmis. Il croit



Fig. 313. — *Cordia longituba* Chod. et Visch. Rameau aux jeunes branches et jeune feuillage poussant hors d'un renflement myrmécophore qui portait précédemment une inflorescence. Dessin de R. C.

pouvoir aussi affirmer que si ces vésicules à fourmis sont communes sur les échantillons du continent, elles manquent totalement aux formes de la même espèce qui habitent les Antilles (l. c. 390).

Pour cet auteur, la cavité se formerait par destruction de la moelle, dans la portion de tige considérée.

Beccari (*Malesia*, II, 1884, 282) signale aussi des fourmilières dans une espèce voisine du *Cordia nodosa* (Spruce): « Si puo ritenere perciò che nella *Cordia nodosa* le cavità siano organi ospitatori perfetti *del tutto ereditari*, in cui le formiche non hanno bisogno di rimuovere alcun tessuto per renderli abitabili, e nei quali nemmeno occorre che facciano un'apertura per penetrarvi ». Il semble étendre cette théorie que les vésicules formicoles sont spontanées et héréditaires aux espèces de la section *Gerascanthus* dont il cite plusieurs stations et en particulier le Mexique (coll. Jurgensen, n. 962).

Mez (Morpholog. u. anatomische Studien über die Gruppe der *Cordieae*, in *Engl. Jahrb.*, XII, 1890, 529-534), ne partage pas l'opinion de Schumann que ces vésicules sont des productions spontanées percées par les fourmis et qui constituent des axes fistuleux. Il n'aurait pas non plus accepté l'idée de Beccari que ces organes sont des hospices parfaits et tout à fait héréditaires. Il y voit, tout au contraire, des morphoses induites par la présence dans une fossette, à la base d'une feuille, d'une fourmi qui agirait par sa présence (ou sa sécrétion) à la façon de certains aphides en provoquant la formation d'une espèce de cornet, d'ascidie: « Ich denke mir die allmähliche Entwicklung dieser Organe so, dass sich in den Furchen, welche vor dem der Inflorescenz gegenüberstehenden Blatte an der Achse herablaufen, kleine Tiere eingenistet haben und eine Gewebewucherung hervorriefen... ».

Jedenfalls kann ich Schumann nicht beistimmen, welcher die Blasen aus Hohlräumen in der Achse hervorgehen lässt... ».

Il ajoute, et ceci est à sa décharge: « Ausdrücklich bemerke ich aber... (dass) die von mir vermutete Entstehung der Blasen von *Cordia nodosa* Lam., nur in hohem Grade wahrscheinlich gemacht, nicht stricte bewiesen habe (l. c. 535) ».

On trouve encore mentionné le *Cordia nodosa* dans le travail de Buscalioni et Huber (Eine neue Theorie der Ameisenpflanzen, in *Beih. C. B.*, IX, [1900]). Uhle (*Jahrb. Bot.*, 37, [1906] et *Engl. Jahrb.*, 30, Beiblatt 67: Ameisengärten et Ameisenpflanzen), énumère aussi *Cordia nodosa* et *Cordia gerascanthus*, mais sans donner de détails qui se rapportent à cette question de morphogénèse.

Rettig (Ameisenpflanzen - Pflanzenameisen, *Beih. z. Bot. Zen-*

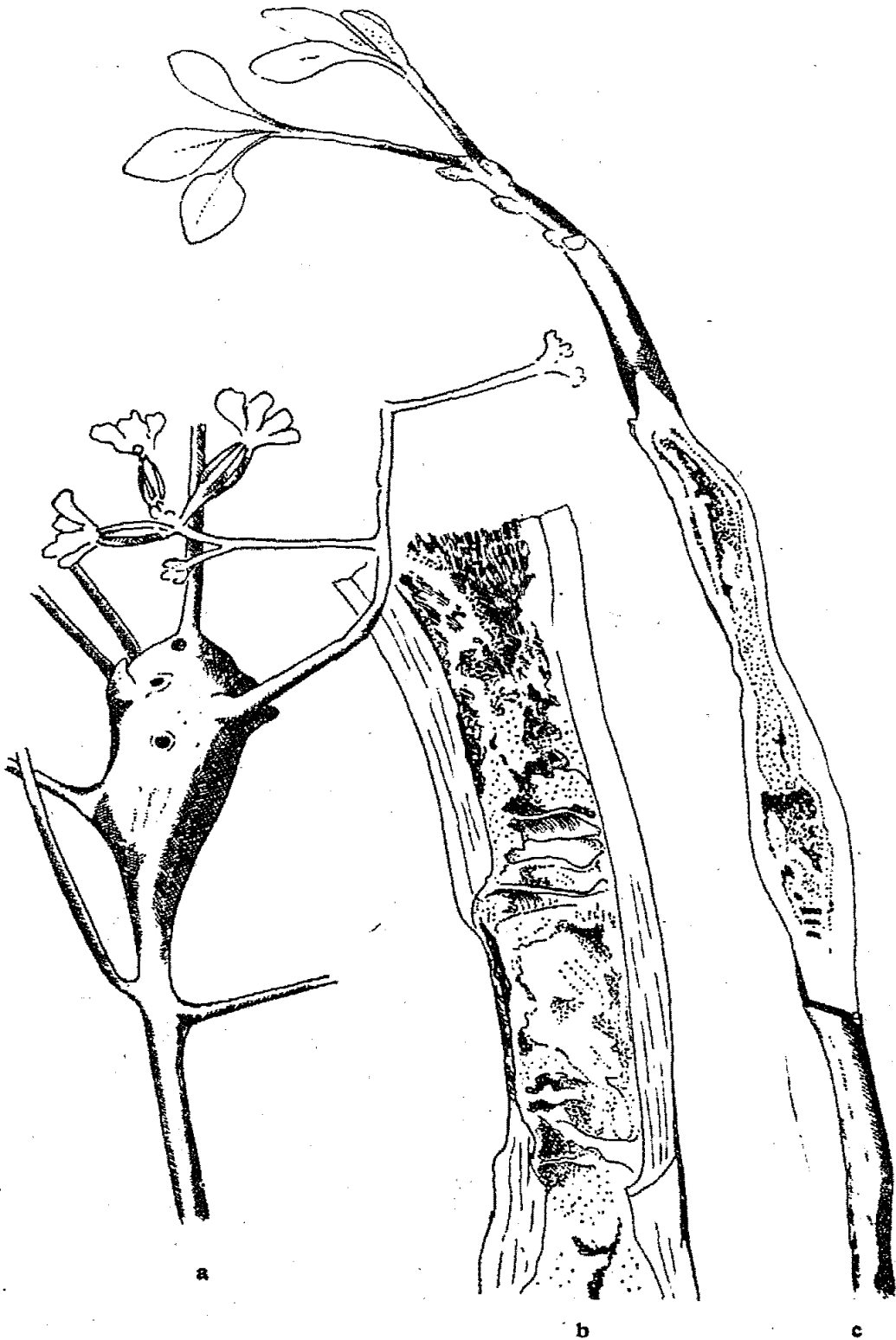


Fig. 314. — a) *Cordia Gerascanthus* avec chambre à fourmis formée à la base de l'inflorescence (HEYDE et LUX, Guatemala, 6194), gross. 1/1; b) portion de tige du *C. glabrata*, montrant la dilatation de la moelle et sa fragmentation après infection; c) rameau du *C. longituba* Chod. et Vischer, montrant le commencement de l'inflation consécutive du dépôt d'un œuf et à son excitation morphogène. Dessin de R. C.

tralbl., Bd. 17, 1904) dans une notice assez judicieuse sur les plantes à fourmis, rappelant l'observation de Schumann que les *Cordia* des Antilles sont dépourvus de vésicules à fourmis, dit qu'on pourrait transporter ces *Cordia nodosa* sur le continent américain pour voir si dans ces nouvelles conditions, sous l'influence des fourmis, les vésicules se formeraient. A quoi il faut remarquer que Schumann parlait des espèces de la section *Gerascanthus* et non du *Cordia nodosa* qui ne se trouve pas aux Antilles.

D'ailleurs, la question est oiseuse car nous avons constaté (voir page 196) que les *Cordia gerascanthus* Jacq., et les formes affines des Antilles sont tout aussi souvent habitées par les fourmis que leurs congénères du continent, par exemple à Cuba (Wright, n. 1644, HB. Boiss.), à Porto-Rico (Sintenis, 709), à la Guadeloupe (l'Hermimier, etc.), à la Martinique (Hahn, Martin, n. 626 et Fl. Martinic, n. 282, Hb. Boissier).

Avant que de parler de la théorie de la myrmécophilie, il convient de décrire l'origine et le mode de genèse de ces chambres à fourmis. On verra qu'en ce qui concerne les *Cordia* de la section *Gerascanthus*, aucun des auteurs n'a vu juste. Aucun n'a reconnu qu'il s'agit d'une galle proprement dite.

Pour cette étude, nous avons à notre disposition des états jeunes de trois espèces. La première, le *Cordia glabrata* var. *orbicularis* Chod. et Vischer, récolté par nous à Paraguari, en 1914, au mois de septembre; la seconde, une espèce nouvelle étudiée au point de vue de sa systématique par M. W. Vischer et l'auteur de cette notice et qui avait été récoltée sur la lisière du Campo au Rincon entre Concepcion et Horqueta (*Cordia longituba* Chod. et Vischer); la troisième, une forme voisine du pléomorphe *Cordia gerascanthus* Jacq., récoltée au Guatemala par Heyde et Lux, n. 6194. (coll. Donnell Smith in Hb. Boiss.). Enfin nous avons pu vérifier nos constatations par l'examen de nombreux échantillons du Mexique (Kerber, n. 82, nom. vernac. Hochi-Coahuilt), du Nicaragua (Levy, n. 359), du Costa-Rica (Pittier, n. 10630, n. 13659, Pittier et Durand, leg. Tonduz, n. 6701, n. 9112, etc.), de Panama (Sutton Hayes, n. 47).

Dans le *Cordia glabrata* de Paraguari, var. *orbicularis* Chod. et Vischer, l'infection se fait de bonne heure au niveau de la base de la jeune pousse telle qu'elle est représentée dans la figure 313. Il y a à ce niveau une ou plusieurs larves fusiformes dont la présence

se trahit par une ou plusieurs cavités dans la moelle, entourées chacune par un parenchyme foncé. Des sections pratiquées à différents niveaux ont montré que sous cette excitation, les cellules de la moelle se mettent à se subdiviser tout en s'hypertrophiant. Le tissu méristématique est à ce moment diffus, mais bientôt se dessine plus particulièrement une assise génératrice discontinue ou continue qui, en cercle, vient occuper la périphérie de la moelle, tandis que, corrélativement l'anneau libéro-ligneux se dilate (s'interrompt) ; se dilatent aussi le liber et l'anneau de stéréides péricycliques. Le

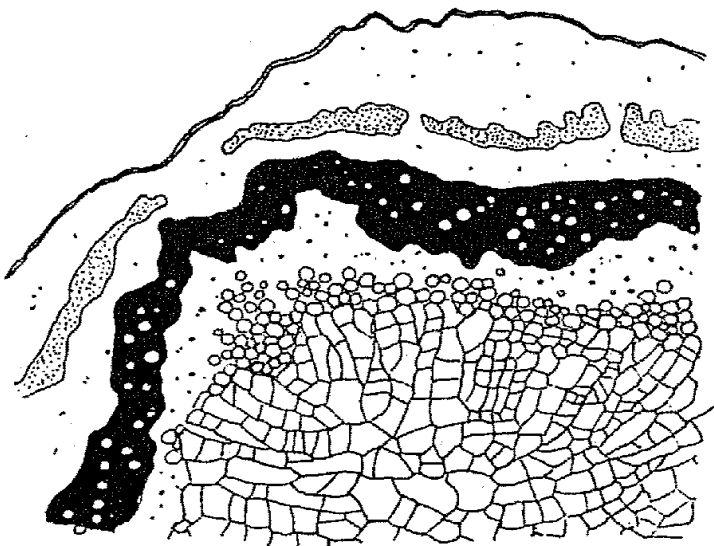


Fig. 315. — Section dans la paroi de la galle jeune de *Cordia Gerascanthus*. On voit l'épiderme (double contour) ; le sclérenchyme en bandes (gris) ; le bois en noir ; dans la moelle, un tissu de dilatation en voie de segmentation. Dessin de L. Carisso.

renflement de l'axe est tout d'abord fusiforme. A mesure que le diamètre augmente et aussi dans une certaine mesure, l'allongement, aux deux extrémités, on voit la moelle se diviser en diaphragmes séparés par des lacunes résultant du décollement des cellules mortifiées brunâtres. Une partie de cette moelle hypertrophiée est rongée par les larves. Nous avons trouvé ces jeunes larves et les larves plus âgées en place ; enfin, dans un axe plus avancé, l'insecte parfait, prêt à sortir de sa galle en perçant un trou dans la paroi qui met le vide intérieur en communication avec l'atmosphère. Pendant que se dilate l'anneau libéro-ligneux, se détache du phél-

BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ BOTANIQUE DE GENÈVE, Nos 6-7-8-9, parus le 31 août 1921. 12

logène médullicole un phelloderme à cellules qui se sclérifient rapidement et qui, dans leur ensemble, constituent un revêtement scléreux qui tapisse la face interne de la cavité. Les cellules du suber médullaire à développement centrifuge sont progressivement éliminées, soit qu'elles soient rongées, soit qu'elles disparaissent par une cause mécanique. Lorsque ces cavités ne sont pas encore parfaitement constituées, le parenchyme médullaire nécrosé, amylofère et les cellules brunes du suber médullaire, tout cela constitue une masse friable brune, mêlée de mycètes, et qui

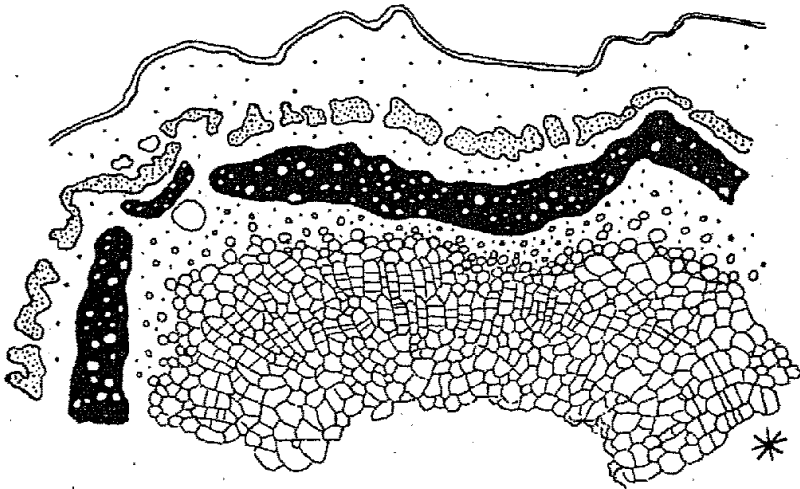


Fig. 316. — L'anneau de sclérenchyme et l'anneau ligneux sont en voie de dislocation et au pourtour de la moelle se dessine, dans le tissu de dilatation, une assise génératrice perimedullaire*.
Dessin de L. Carisso.

ne remplit qu'une partie faible de la chambre. A ce moment, on trouve parmi ces débris les larves à divers états (microscopiques et submicroscopiques) ; on ne constate pas encore le terreau dont il va être question.

Le même développement s'observe dans les jeunes branches du *Cordia longituba* Chod. et Vischer.

Plus tard, on trouve ces chambres, qui maintenant communiquent par un ou deux orifices avec l'extérieur, occupé par une colonie de petites fourmis. (*Cordia longituba* Chod. et Vischer., *Cordia gerascanthus*). Alors le renflement est plus ou moins pyriforme, il occupe ordinairement la portion d'axe située immédiatement au-dessous de l'inflorescence et souvent se trouve dans la région où les entre-

noeuds s'étant très peu allongés, les rameaux sont groupés par trois à cinq autour de cette massue.

Dans les formes examinées du *Cordia gerascanthus* Jacq., dont aucune n'est paraguayenne, le début de l'infection se fait par la base de l'inflorescence ou par une des fourches secondaires de cette dernière. Nous avons suivi de même le développement de cette

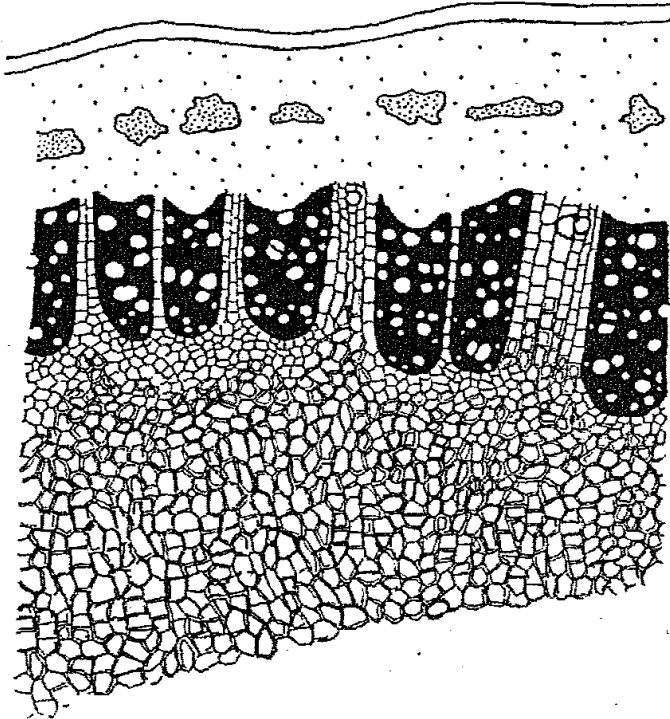


Fig 317. — Stade plus avancé que dans la fig. 316; le méristème périmedullaire a formé un tissu scléreux, espèce de coque dure qui limite finalement la chambre à l'intérieur.

Dessin de L. Carisso.

galle dans la plante du Guatemala. Nous y avons constaté le début de ce développement de la larve, puis son action morphogène qui aboutit à une biomorphose d'assez grosse dimension.

Les états de développement dont nous disposons ne nous ont pas permis de constater dans le *Cordia glabrata* DC. ni dans le *Cordia longituba* nob. tous les phénomènes ultérieurs de la production de nids de fourmis qui vont être décrits. Mais nous avons pu les

¹ cfr. aussi BECCARI, *Malesia* II (1884) fig. 17.

retrouver dans plusieurs échantillons de l'Amérique centrale (Guatemala, Costa-Rica) et dans le *Cordia Hassleriana* Chod. du Paraguay. Il s'agit de fourmilières minuscules établies dans la cavité maintenant définitivement constituée en « hospederia ».

Beccari paraît en avoir compris la signification, car il dit comme explication de la figure d'une section dans le renflement formigère

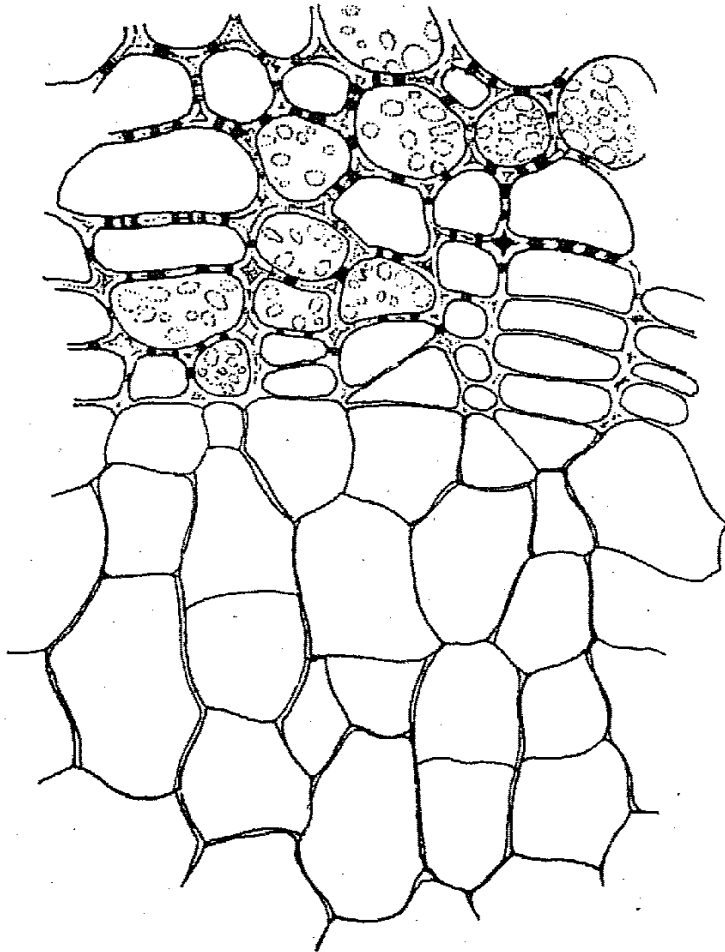


Fig. 318. — Stade plus avancé que dans la fig. 316; Limite de la moelle avec formation d'une assise génératrice; voir fig. 316.* Dessin de L. Carisso.

d'un *Gerascanthus* : « Queste per di più, nello interno degli abitacoli, costituiscono dei veri formicari, formati di ripiani o dischi di una specie di cartone, dalle formiche stesse composto (fig. 17, p. 282). »

En effet, nous avons trouvé ces formicaires, souvent cloisonnés par des diaphragmes en grossiers réseaux, tantôt comme par des morceaux de carton faits d'une pâte brune, tantôt comme par des réseaux coralloïdes de même consistance terreuse (voir fig. 319).

On pourrait penser à des espèces de jardins à champignons, mais cela paraît peu probable car les fourmis dont il s'agit ne passent pas pour des fourmis horticulteurs. M. Forel, auquel j'ai soumis des dessins de ces structures, les considère comme des

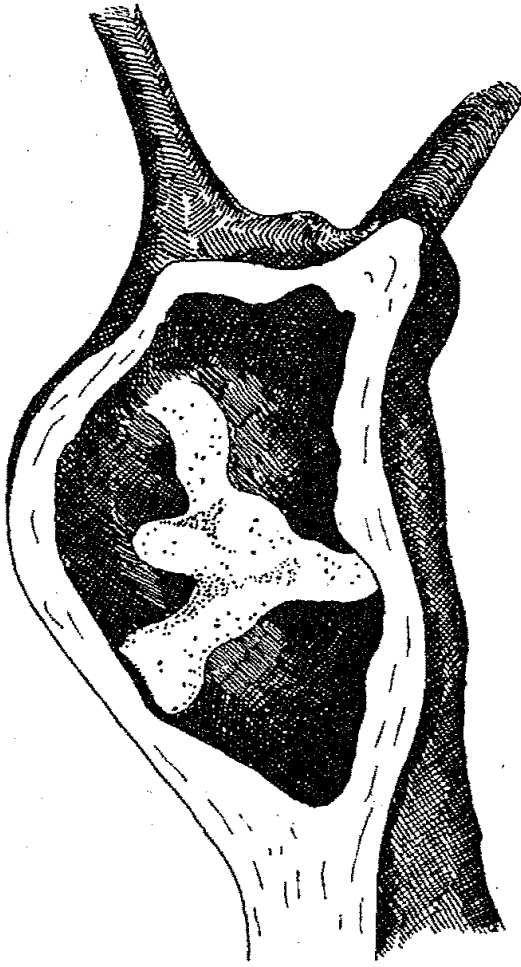


Fig. 319. — Myrmécodomatie dans la tige du *Cordia Gerascanthus*. On voit en blanc le corps coralloïde formé de débris et construit par les fourmis.

Dessin de R. C

cloisons faites de carton à partir des matériaux dont nous avons fait l'étude et qui serviraient simplement, comme le carton des *Cremastogaster* africains, à séparer la galle en diverses cases renfermant la couvée. « Il serait néanmoins possible que les dits matériaux tirés des plantes et faisant les cloisons aient un usage pour les fourmis encore inconnu aujourd'hui (lettre du 8 III, 1920).»

L'analyse microscopique de ces corps montre qu'ils sont, au moins pour une grande partie, formés par des matériaux étrangers à la tige et plus particulièrement à la moelle dans la cavité dilatée de laquelle ils sont construits. On y trouve en effet: 1° des poils étoilés nombreux; 2° des grains de pollen isolés ou agrégés; 3° des grains d'amidon beaucoup plus gros que ceux qu'on a constaté dans la moelle primitive; 4° des débris de tissus agglomérés en petites boules par une matière agglutinante; 5° des hyphes d'un champignon cloisonné qui réunit aussi ces matériaux hétérogènes et qui ont rongé les parois des cellules de tissus dilacérés dont est formé le carton-pâte. La matière végétale traitée par le chlorure de zinc iodé en montre plus qu'une faible réaction de cellulose ou même ne fournit plus cette réaction.

Il ne peut s'agir évidemment que d'un formicaire bâti par les fourmis au moyen de matériaux apportés du dehors.

La présence, l'abondance même du pollen qui se trouve être le pollen typique du *Cordia* sur lequel les fourmis ont établi leur fourmilère, fait tout d'abord supposer que les Hyménoptères en question ont fabriqué cette pâte végétale au moyen des fleurs si abondantes du *Cordia* lui-même. Les grains de pollen sont à n'en pas douter ceux de cette espèce: les trois sillons, la fine granulation de l'exine, la dimension (321), tout concorde. Mais en examinant les inflorescences, on ne voit point de dégâts qui indiqueraient que les fleurs comme telles ont été utilisées dans leur totalité. Il est vrai que les poils qui abondent sur les calices gris pourraient être les mêmes que ceux qui entrent dans une proportion relativement grande dans la composition du terreau de la fourmilère. Au contraire, dans presque tous les échantillons examinés, il se trouve que les feuilles percées de trous circulaires ou sont irrégulièrement dilacérées. Ces feuilles possèdent les poils caractéristiques indiqués et fournissent certainement une partie des éléments végétaux dont sont formées les boules agrégées brunes.

Après avoir écrit ces lignes et en faisant une revision systématique pour établir la synonymie des espèces étudiées nous trouvons dans Ruiz et Pavon, *Fl. Peruv. et Chil.*, sub *Cerdana alliadora* (*Cordia alliadora* A.DC.), p. 47: « Quaedam exiguae Formicae, quarum punctio acrem intolerabilem pruriginem diu persistentem excitat, frequenter has arbores infestantes folia devorant, ita ut vix ulla inveniri possint integra. »

Hab. in nemoribus versus Pozuzo et Muna vicis, in tractu de la Cormilla et ad Sancti Antonii de Playa grande vicum» l. c. 47.

On voit sur l'échantillon de Pavon, conservé dans l'herbier Boissier, les chambres à fourmis, dans l'inflorescence et le long des branches.

D'autre part, en étudiant le *Cordia Hassleriana* Chod., nous avons trouvé des chambres déjà vidées de fourmis mais qui conte-



Fig. 320. — *Cordia Hassleriana* Chod. a, b poil de jeune feuille; c, d, e, poils et débris de calice et de la gorge de la corolle. Cfr. avec la fig. 321. Dessin de R. C.

naient encore des boules (diam. 1/2-1 mm.) formées : 1. de poils semblables à ceux du calice, différents de ceux des feuilles jeunes ou âgées ; 2. des tissus d'origine incertaine, mais, à n'en pas douter, étrangère à la moelle de la tige ; 3. de longs poils qui sont tout à fait étrangers à la structure des jeunes feuilles. Ce sont les mêmes poils qu'on rencontre sur la gorge de la corolle et à la base des étamines ; 4. des champignons filamenteux et des bactéries du type *Leptothrix*.

Il n'y a donc aucun doute que les jardins construits ici ont comme origine essentielle les organes floraux.

On peut donc considérer ces structures comme fabriquées par les fourmis elles-mêmes et à partir de matériaux d'au moins deux provenances : 1. le pollen des innombrables fleurs ; 2. les fragments des feuilles dilacérées ou de fleurs et agglomérés ; 3. des mycètes peut-être intentionnellement introduits par les fourmis : fourmis horticulteurs mycophages ?.

Chez les *Cordia glabrata* var. *orbicularis* Chod. et Vischer, du Paraguay, récolté par nous en diverses localités, il arrive que l'insecte calchidien sorte par un trou, alors que son voisin de moelle

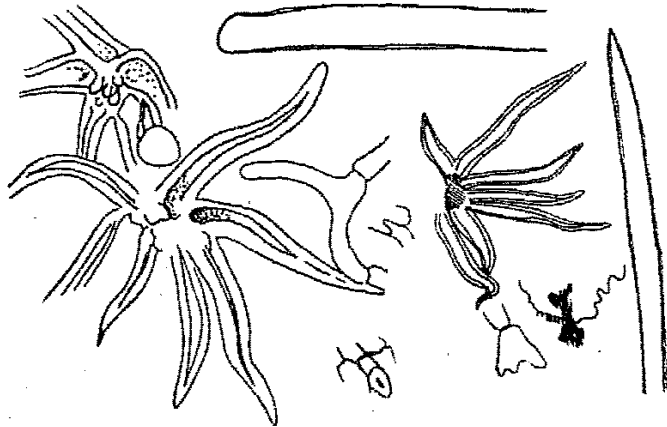


Fig. 321. — *Cordia Hassleriana* Chod. Débris constituant le carton du nid figuré (319); remarquer l'identité de ces débris avec ceux figurés au bas de la fig. 320. Dessin de R. C.

qui lui est immédiatement superposé est encore en place au milieu de la moelle brunie. Ces chambres à fourmis n'atteignent que rarement les dimensions indiquées. Une étude nouvelle sur place pourra nous renseigner à ce sujet. Nous avons demandé à M. Fiebrig, qui a publié un intéressant travail sur la myrmécophilie des *Cecropia* du Paraguay, de revoir cette question.

Mais il n'est aucun rameau rapporté par nous, et ils sont nombreux, qui soit indemne. La myrmécophilie de ces *Cordia* paraît donc être généralisée.

De nos recherches, il résulte avec certitude que les chambres à fourmis sont des galles, espèce de biomorphose provoquée par le dépôt des œufs dans les jeunes tissus. Secondairement, il s'établit

dans ces galles évidées des formicaires dont le terreau nutritif est formé par l'action même des fourmis aux dépens d'une partie des organes floraux et du tissu des feuilles du même arbre.

M. le Dr Ch. Ferrière, spécialiste bien connu de phytopathologie entomologique, nous informe que l'animal trouvé dans la moelle et prêt à s'échapper appartient à un genre de Chalcidiens du groupe

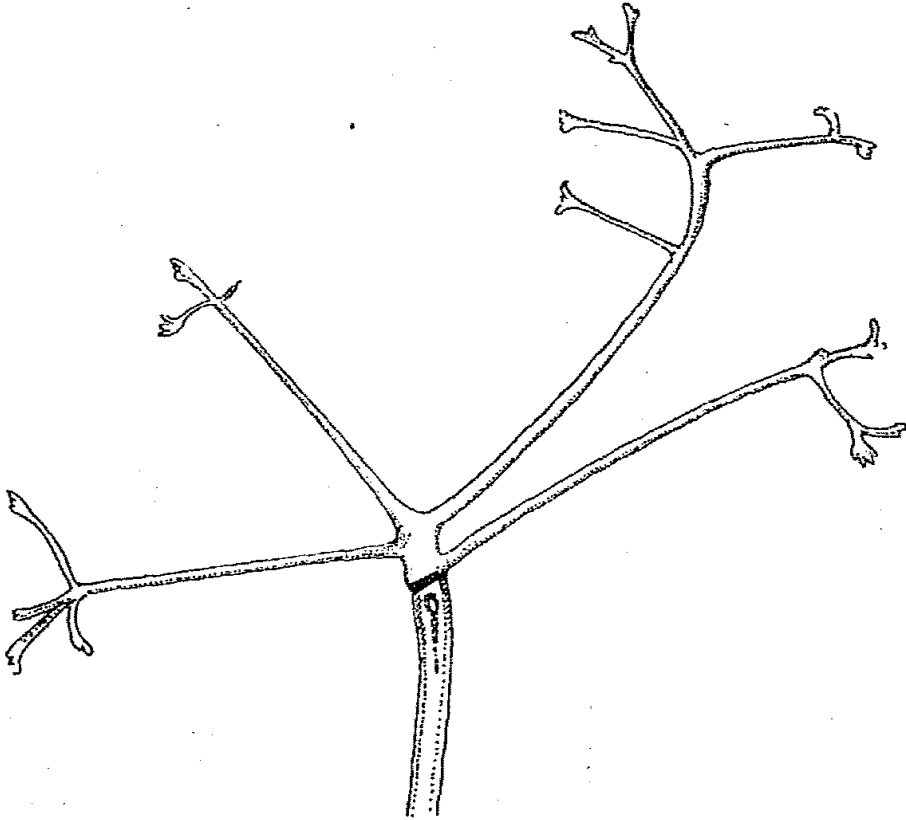


Fig. 322. — *Cordia Gerascanthus* L. Ramification d'une jeune inflorescence fleurs tombées). On a sectionné en long la partie inférieure et mis en évidence l'œuf de l'insecte galligène. Dessin de R. C.

des Eurytominae (Eurytominés). Il doit rentrer dans un genre voisin de *Eurytoma* Ill. Malheureusement, l'animal n'avait pas les ailes bien développées, ce qui exclut la détermination plus précise du genre; cependant M. Ferrière nous dit qu'il est certain que cet insecte fait partie de la tribu des Eurytomini, dans le voisinage de *Eurytoma*.

On voit dès lors qu'il est plus que douteux que ces déformations pourraient se produire spontanément (théorie de Schumann).

Elles sont provoquées par des piqûres. Mais si Mez a raison de supposer l'action d'un corps étranger, il erre en supposant que les vésicules, au moins en ce qui concerne les *Cordia* de cette section,

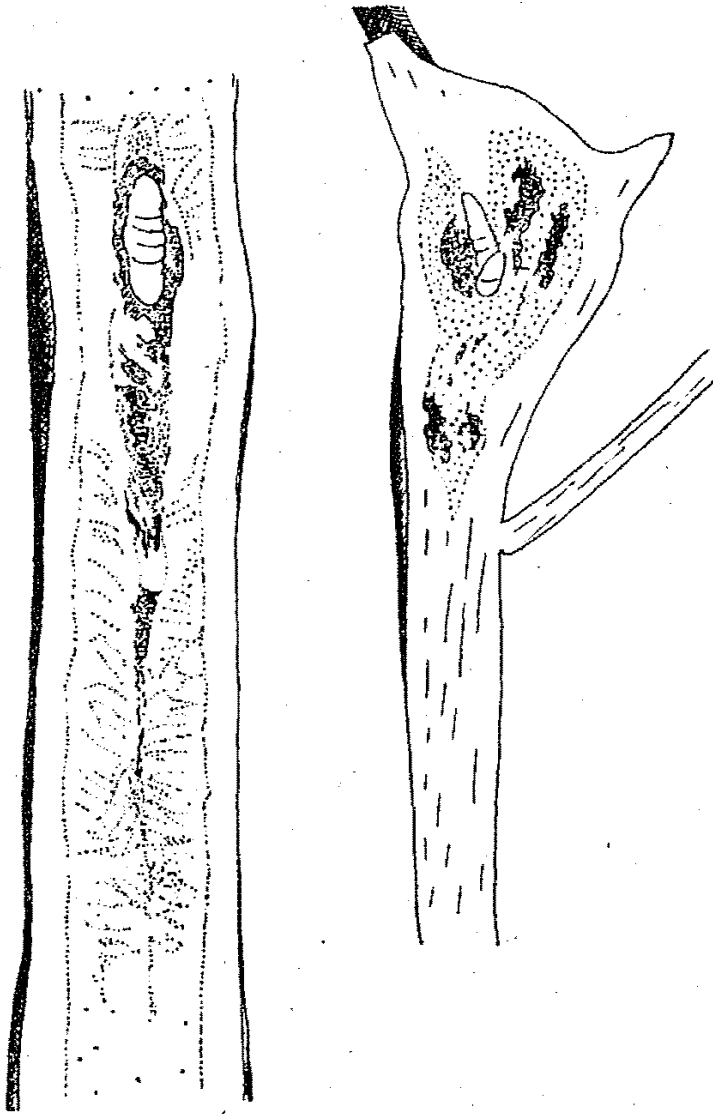


Fig. 333. — *Cordia Gerascanthus* L. Deux rameaux au début de l'infection. Gross. 5 fois. Dessin de R. C.

sont en quelque sorte des ascidies produites par une irritation venant du dehors.

Dès lors, nos recherches établissent une nouvelle théorie de la myrmécophilie des *Cordia*, basée sur des faits incontestables. Des observations faites par un entomologue sur place compléteront heureusement l'esquisse que nous avons pu donner de ce curieux

phénomène. Mais en attendant ces nouveaux renseignements, nous voulons dès maintenant attirer l'attention des biologistes sur les points suivants :

Dans toute l'aire des espèces de la section *Gerascanthus*, du Mexique au Paraguay, des Guyanes au Pérou oriental, et à la Bolivie, nous avons constaté, soit sur place (Paraguay), soit par l'examen des matériaux d'herbier, la généralité de l'infection de ces plantes par des fourmis du genre *Azteca* et *Pseudo-myrrma*, qui établissent dans ces galles évidées des formicaires avec terreau préparé à partir de matériaux pris sur la plante hôte. Il ne peut donc s'agir ici de fourmis protectrices contre les fourmis découpeuses (*Atta sexdens*) (Théorie de Belt, Müller, Schimper), puisqu'elles-mêmes s'attaquent non pas comme dans le cas des *Cecropia*, à des glandes, comme préparées pour elles, mais à des organes essentiels : pollen, parenchyme des feuilles.

On ne voit donc pas le parti utile que pourraient tirer ces arbres de la présence des fourmis. La présence habituelle de ces dernières sur certaines espèces de *Cordia* montre bien que ces espèces si répandues, si abondantes, ne souffrent pas essentiellement de cette attaque et que cette espèce de symbiose, si elle ne met pas l'existence des *Cordia* en danger, n'est guère qu'au profit des fourmis. Du côté des *Cordia*, il y a simplement réaction biomorphogénique. A en juger par les matériaux d'herbier, dans la section *Gerascanthus*, il y a au moins sept espèces qui sont habituellement habitées par des fourmis :

1. *Cordia gerascanthus* L. et var. (*Cordia gerascanthus* auct.); 2. *Cordia alliodora* Ruiz et Pavon du Pérou ; 3. *Cordia Rusbyi* (*Cordia excelsa* Rusby non A. DC.) de la Bolivie ; 4. *Cordia Hassleriana* Chod. ; 5. *Cordia glabrata*, var. *orbicularis* Chod. et Vischer ; 6. *Cordia longituba* Chod. et Vischer ; 7. *Cordia Chamissoniana* Steud.

Nous n'avons pas observé ces formicaires dans les exemplaires que nous avons pu examiner des espèces suivantes :

Cordia hypoleuca DC., *Cordia cujabensis* Manso et Lhotzk : des recherches ultérieures nous diront s'il y a réellement des espèces de *Gerascanthus* indemnes.

On connaît suffisamment la théorie de la Symbiose entre fourmis et plantes, telle qu'elle a été tout d'abord proposée par Belt¹, puis

¹ BELT, TH. *The naturalist in Nicaragua*, London (1874) - II Ed., révisée (1888).

étendue par F. Müller et F. Schimper. Les fourmis arboricoles protégeraient les végétaux en question contre les dévastations des fourmis *Atta* découpeuses, ces pestes de la végétation cultivée de certaines parties de l'Amérique intertropicale. En échange de cette protection, l'arbre fournit non seulement le domicile mais aussi la nourriture (Corps de Belt des *Acacia sphærocephala* et *Acacia spadicigera*¹, corps de Müller des *Cecropia*). Or, les *Cordia* que nous venons de décrire ne corroborent pas cette théorie dans ce qu'elle a de général, puisque les fourmis hospitalisées dévorent une partie des feuilles et récoltent le pollen. Cependant, en visitant les fleurs, il est inévitable qu'elles servent également à la fécondation. On sait, en effet, qu'il y a hétérostylie chez ces plantes (fig. 307).

Uhle a, dans une revue parue dans *Engl. Jahrb. f. Syst.*, XXXVII, 1906, p. 335-345, émis des doutes sur la théorie de la myrmécophilie, mais ne donne pas d'explication sur l'origine des chambres; il appelle ces plantes « myrmécophytes ».

D'autre part, Buscalioni et Huber ont, dans une théorie qui leur paraissait nouvelle, rendu extrêmement vraisemblable la supposition que la plupart des plantes myrmécophiles de la région amazonienne aurait pris origine dans les régions périodiquement inondées, les Iguarapés. Les fourmis, pour échapper à l'inondation, se seraient élevées sur les arbres. Ceux de ces derniers qui habitent les régions plus sèches dériveraient de formes autrefois répandues dans les régions basses. Ces auteurs ignoraient alors que la même théorie avait été développée déjà en 1869, donc 31 années plus tôt, par le savant voyageur Spruce, et que sa communication à ce sujet, présentée à la Société linéenne de Londres, quand même elle avait été lue en séance, n'avait pas eu l'honneur de l'impression. Il est étonnant que Darwin ait été un opposant à cette séduisante théorie. Mais ceux qui s'intéressent à cette question trouvent autre part tout le dossier de cette affaire, de cet espèce de déni scientifique. Quoiqu'il en soit, la théorie de Spruce, Buscalioni et Huber pourrait s'appliquer aux *Cordia* si l'on tient compte avec Spruce, Buscalioni Huber et Uhle que le *Cordia nodosa*, l'espèce la plus nettement modifiée, se trouve sur les bords des Iguarapé ou dans des clairières de forêts périodiquement inondées.

¹ Habités par le *Pseudomyrma bicolor* Guer. et une espèce de *Crematogaster*.

Mais, nous l'avons déjà dit, le *Cordia nodosa* Lamk. appartient à une autre section ; on ne peut donc faire dériver les *Cordia* du sous-genre *Gerascanthus* de cette espèce du sous-genre *Physoclada*. Au Paraguay au moins, les *Cordia* signalés plus haut, sont tous des arbres de campos secs ou de forêts plus ou moins xérophytes ou de bosquets (îlots de forêts).

Nous avons vu, en outre, que les vésicules doivent leur origine à une piqûre qui provoque la formation d'une galle. Il nous paraît dès lors bien plus probable d'admettre, au moins pour ces *Cordia*, que le point de départ de toute cette myrmécophilie doit être cherché dans le fait banal d'une galle. Cette morphose sert ensuite à d'autres fonctions. Nous pensons, que mieux examinées, la plupart des formations analogues se trouveront être, elles aussi, des galles déviées et adaptées à une fonction surnuméraire.

Il va de soi que nous n'avons pas l'intention dans cette étude, d'infirmer la théorie de Spruce-Buscalioni dans ce qu'elle pourrait avoir de justifié, c'est-à-dire que les fourmis, pour échapper à l'inondation, se réfugient sur les arbres. Mais nous voulons montrer que l'excitation qui amène à la formation des chambres à fourmis est analogue à celle que produit la présence d'un œuf dans un tissu profond.

Ce qui nous fait adopter cette manière de voir, c'est aussi l'étude de la myrmécophilie de l'*Acacia cavenia*, Bert, Mimosacée que nous avons eu l'occasion de rencontrer abondamment dans les terrains périodiquement inondés des bords du Rio Paraguay (Trinidad près de Asuncion, au Chaco-Y, devant Concepcion, etc.)

M. Fiebrig, dans sa judicieuse critique de la théorie de Schimper, a raconté comment les stipules épineuses géantes de l'*Acacia cavenia* sont tout d'abord évidées par une larve et seulement secondairement colonisées par les fourmis. M. Fiebrig attribue à l'action de l'humidité le grand développement de ces épines-stipules (90 × 8 mm.) : « Diese Dornen, die überhaupt nur zu einer gewissen Zeit, wie es scheint durch besonders reichliche Niederschläge (hohe Luffeuchtigkeit) diese Grösse erreichen nicht etwa durch einen von den Ameisen ausgehenden Reiz, oder schon als vererbte, durch der Reiz hervorgerufene Neubildung. »

« Aber viele Dornen und oft die grössten, an denen man äusserlich keine Oeffnung wahrnehmen kann findet man bei näherer Untersuchung, ebenfalls mehr oder weniger ausgehöhlt, und zwar

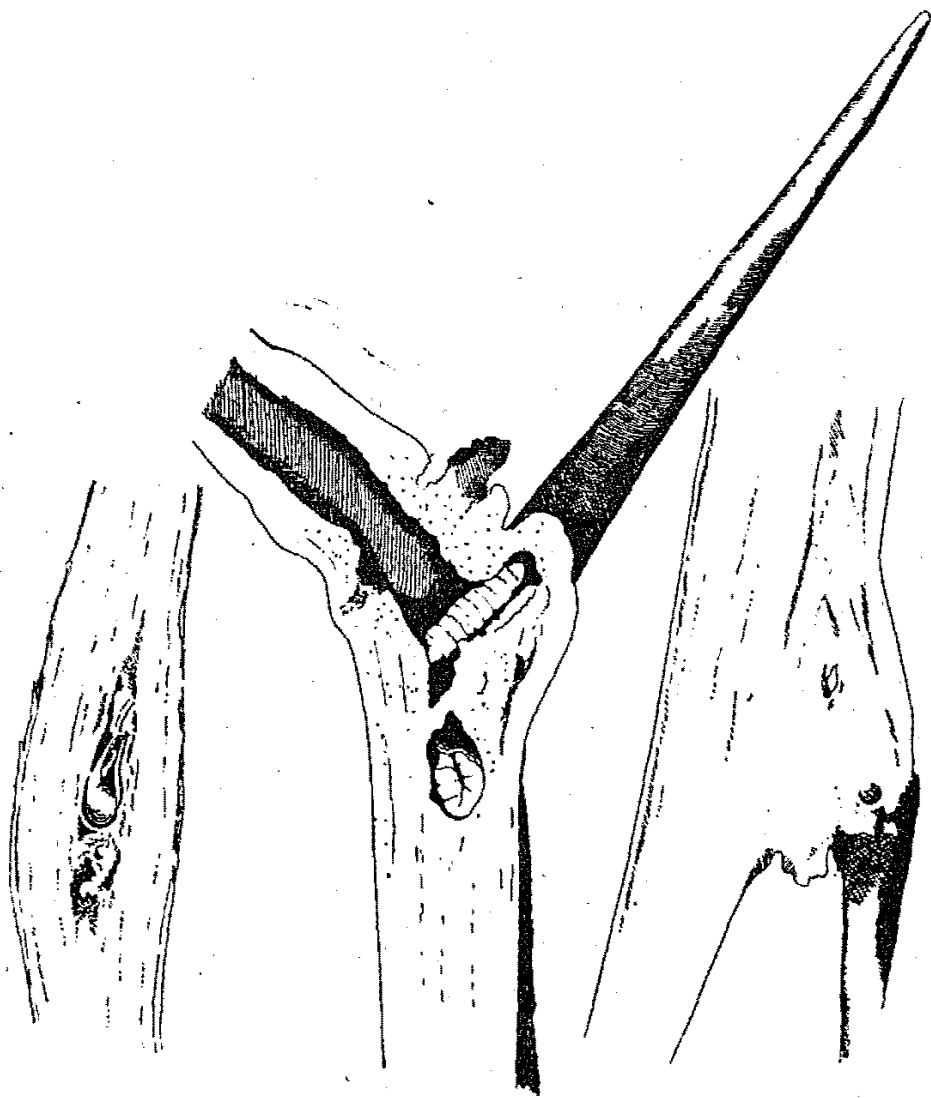


Fig. 324. — *Acacia Cavenia* B. rt. *a*, région intermédiaire aux stipules avec larve en voie de fonction; *b*, id. avec deux larves, dont l'une progresse vers la stipule qui s'hypertrophie, à droite; *c*, id. on voit (figure renversée) l'œuf déposé dans la tige au dessous de la base d'une stipule. Gross. 4 fois.

Dessin de R. C.

von einer Larve, welche von der Markschicht der Dornen lebt; die von mir angestellten Zuchtversuchen liessen die Raupen sich zu unscheinbaren Tineiden entwickeln.»

Mais le fondateur de la théorie (Belt, l. c. 1872, 1888, 221) dit, a propos d'*Acacia* (belonging to the section *Gummifera*) « the thorns when they are first developed, are soft, and filled with a sweetish, pulpy substance ; so that the ant, when it makes an entrance into them, finds its new house full of food. It hollows

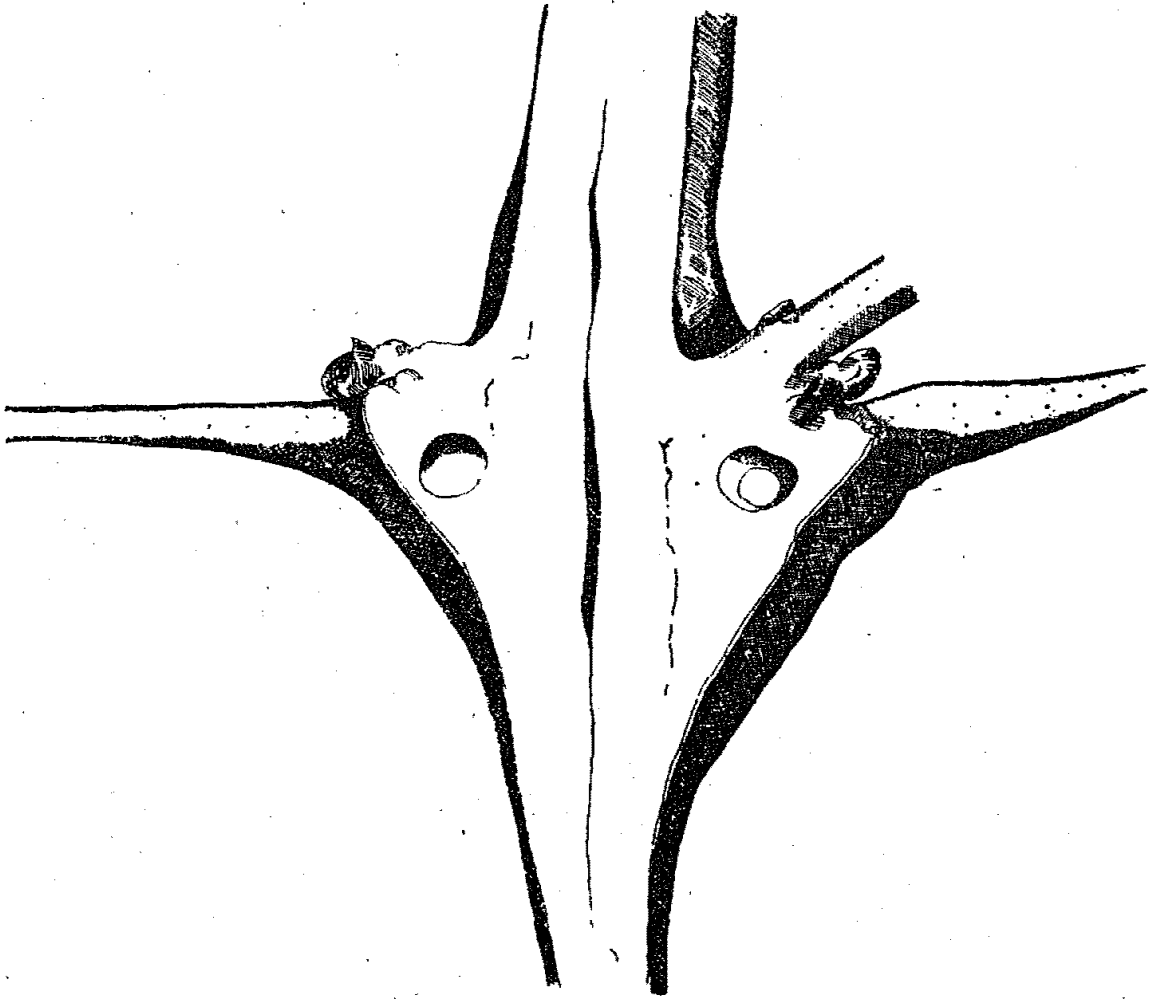


Fig. 325. — *Acacias Cavenia* Bert. On a sectionne jusqu'à son milieu et longitudinalement la portion tige stipulifère (stipules divergeant horizontalement). On voit ainsi la cavité qui contient l'œuf coupée en deux. Gross. 10 fois. Dessin de R. C.

this out, leaving only the hardened shell of the thorn. Strange to say, this treatment seems to favour the developement of these thorn as it increases in seize, bulging out towards the base ; whilst is my plants that were not touched by the ants, the thornes turned yellow and dried up into dead but persistent prickles. »

Pour nous, le développement excessif de ces épines-stipules est l'effet d'une piqûre d'insecte; les grosses défenses sont certainement comme les chambres à fourmis de nos *Cordia* des galles surnumérairement colonisées par les fourmis.

Nous nous proposons de vérifier cette hypothèse à propos des espèces sud-américaines d'autres genres myrmécophiles, et nous aurons l'occasion de revenir sur ce point à propos d'une autre espèce étudiée du Paraguay, l'*Agonandra excelsa* Griseb. des forêts xérophytes de Concepcion.

En effet, les *Acacia cavenia* des stations indiquées, et sans nul doute aussi ceux étudiés par Fiebrig, ne montrent pas tous dans toute la longueur de leurs branches, l'hypertrophie des stipules-épines. « Diese Dornen, die ubrigens nur zu einen gewissen Zeit, wie es scheint durch besonders reichliche Niederschläge (hohe Luftfeuchtigkeit) diese Grösse erreichen — nicht etwa durch einen von den Ameisen ausgehenden Reiz... Ich fand vielfach besonders grosse Dornen, ohne jegliche Spuren von Insektenfrass innen oder aussen, während der weitaus grosste Teil bedeutend kleiner ist » l. c. 68).

Nous avons aussi trouvé des épines déjà longues sans aucun insecte inclus. On pourrait donc se demander si réellement la théorie de M. Fiebrig est suffisante pour expliquer la production, l'origine de ces stipules hypertrophiées. Nous avons alors pensé à une excitation morphogène produite par une piqûre d'insecte dans une autre région de la tige. Et c'est pourquoi nous avons cherché à trouver dans la moelle de ces branches les insectes supposés. L'examen a confirmé notre attente. Au-dessous de l'insertion des épines, stipules, on trouve habituellement la larve ou la nymphe d'un Chalcidien tout à fait analogue à celui qui provoque par sa présence les chambres à fourmis, les galles décrites pour les *Cordia*. Comment se fait l'infection ? par où la femelle dépose-t-elle ses œufs ? Les fissures semblent indiquer que l'animal peut pénétrer, soit par la région du bourgeon, soit à l'opposé. Mais ce point devra être vérifié sur place. Cette infection peut être profonde, médullaire ou plus superficielle (voir fig. 324). On peut aussi se rendre compte dans la figure 324 que la larve ayant évidé une partie de la moelle de la tige, se dirige vers la base de l'épine qui s'hypertrophie ; on trouve, comme dans les *Cordia* parfois deux ou plusieurs (?) larves (voir fig. 324). En outre, il arrive que le canal par lequel elle pénètre

dans l'épine se dispose transversalement et fait communiquer les deux stipules (voir fig. 325).

M. Fiebrig avait déjà indiqué ces chambres ou couloirs continus, mais il leur attribuait une origine inverse. Ce qui nous confirme dans notre théorie, c'est le fait que Fiebrig lui-même reconnaît que les stipules peuvent être hypertrophiées sans montrer aucune attaque localisée dans leur moelle ou leur base, sans aucun signe ni interne, ni externe.

Pour nous, et nous avons de nombreuses observations concordantes, aucune discordante, il y a toujours infection dans la tige avant l'évidement des stipules. Il faut donc imaginer que l'excitation part de la tige et se transmet soit par les tissus du végétal, soit par des substances sécrétées par l'animal, soit encore ce qui est plus probable et qui correspond à la plupart de nos observations, par l'action directe de la larve qui progresse. Il arrive aussi, sans doute, que l'infection se fasse directement par la base de la feuille, car nous avons trouvé une fois une stipule-épine évidée et qui contenait une nymphe et une espèce de cocon, sans que cette épine soit en communication avec une galerie de la tige.

Les matériaux que nous avons rapportés du Paraguay pour étudier la myrmécophilie de l'*Agonandra*, ne nous permettent pas d'appliquer à ce genre les résultats si précis obtenus à propos des *Cordia* et de l'*Acacia cavenia*. En effet, dans les troncs de cette espèce, on peut constater en certains points seulement, l'existence de galeries médullaires auxquelles amènent d'assez gros orifices pratiqués perpendiculairement dans le bois. Il nous a semblé que ces galeries ont été perforées par un insecte xylophage, peut-être un coléoptère ?

Les fourmis rencontrées dans ces *Agonandra* appartiennent pour la plupart à une espèce nouvelle, le *Cryptocerus Eduarduli* Forel. On trouvera la description de cet intéressant animal à la fin de cet article, dans une notice due au savant entomologiste d'Yverne.

Mais sans vouloir entrer dans le détail des mœurs des fourmis arboricoles, nous attirons l'attention des zoologistes sur les nids de carton que nous avons reconnus exister dans les myrmécodomaties des *Cordia*, et qui ont déjà été signalés pour d'autres plantes par d'autres, avant nous. Cependant, il ne nous semble pas qu'on en ait fait l'étude analytique. Nous trouvons dans Beccari, puis dans le *Handb. der Naturwissenschaften*, à l'article *Ameisenpflanzen*,

une description de ces nids par Sjöstedt, relative à la myrmécophilie des *Acacias* d'Afrique (Flötenakazie) l. c. fig. 2., de la steppe des Massai autour du Kilimandjaro.

Je dois à l'obligeance de M. Spencer Moore la connaissance de deux cas nouveaux de myrmécophilie qu'il a rencontrés au Matto

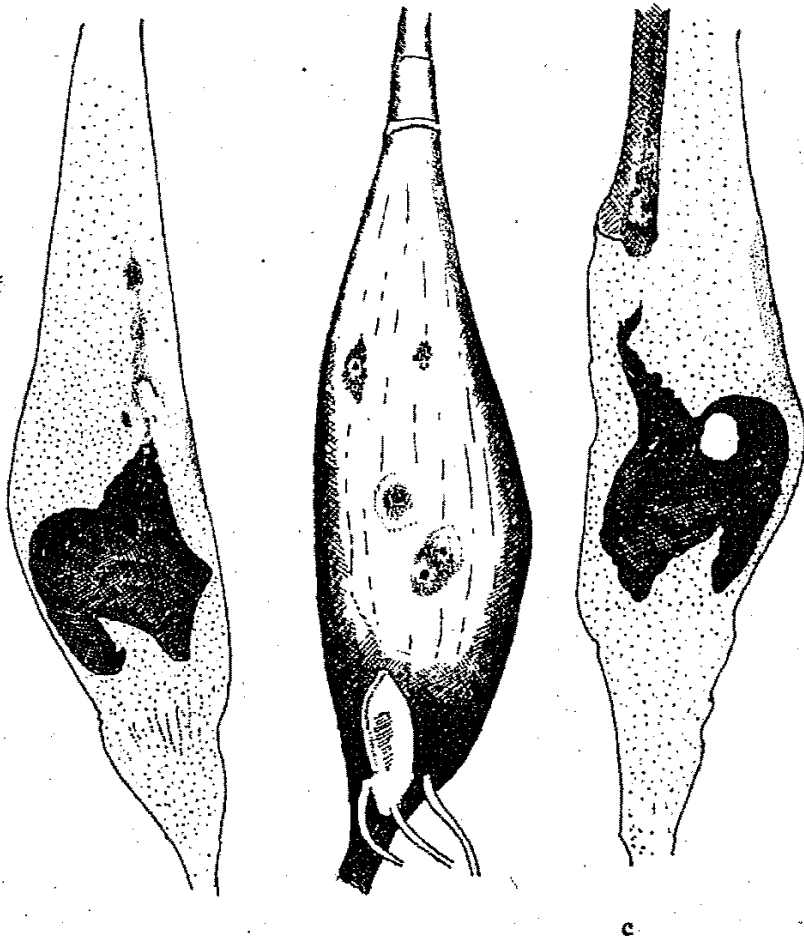


Fig. 326. — Pseudo-bulbe d'Orchidée dont l'intérieur est habité par des fourmis. *a*, vue de l'extérieur (1/1); *b*, *c*, les deux moitiés de l'organe *a*; dans *c*, on voit l'orifice principal de sortie.

Dessin de R. C. d'après une plante de Spencer Moore.

Grosso. Le premier concerne une Orchidée, probablement un *Cattleya* (?) dont le pseudo-bulbe montre extérieurement plusieurs orifices (j'en ai compté trois de largement ouverts). Ces orifices aboutissent à de vastes chambres qui ont été évidemment produites par l'action d'un insecte qui a rongé ces tissus mous; il y a une grosse chambre dans laquelle j'ai trouvé la grosse fourmi que M. le

professeur Forel a déterminé comme *Crematogaster Armandi* n. spec. ; il y avait aussi quelques petites fourmis. Tout autour, les tissus du pseudobulbe ont pris une teinte brunâtre sans qu'on remarque aucune espèce d'hypertrophie. De cette grande chambre partent des canalicules courts vers la base et un canal (voir fig. 326) qui se ramifie vers le haut en petites chambres secondaires habitées même par les fourmis du genre *Crematogaster*.

Indépendamment de ce système, il y a encore un orifice indépendant vers le haut, aboutissant à une petite chambre. De sorte qu'on peut certainement affirmer que la perforation du pseudo-bulbe se répète. Voici donc un cas d'attaque directe du végétal par les fourmis et de la production de chambres dans les tissus mous d'un végétal. Il faut donc bien se garder de généraliser et de dire que dans tous les cas, la production de chambres formicaires serait un phénomène secondaire.

M. le Dr Forel cite, comme fabricant des nids de carton, le *Camponotus sexguttatus* Fabr. ; il les bâtit autour des axes des hautes Graminées de la Martinique, tandis que dans d'autres régions, il vit simplement sous les écorces ou dans des branches fistuleuses.

Beaucoup de nids, dit-il, sont faits de carton et sont suspendus aux branches, aux troncs ou au feuillage. Il raconte ensuite comment il a découvert, dans les cavités de la tige de Graminées, deux espèces de *Pseudomyrma*, avec leurs cocons, leurs larves. Comment il a ensuite trouvé beaucoup d'espèces vivantes dans des tiges creuses, de l'épaisseur d'un crayon à celui du pouce, sans qu'il puisse dire (*sei es*) si la cavité était préformée ou si les fourmis avaient rongé une moelle tendre.

Il n'est pas rare qu'il ait trouvé deux colonies appartenant à des espèces différentes sur la même branche. Les fourmis vivent là-dedans pressées comme des harengs, avec leur ponte, mâles et femelles...

Les fourmis y trouvent protection contre les ennemis, contre l'ardeur du soleil, contre la dessiccation ; en d'autres termes un asile commode, dans le voisinage des végétatux qui constituent leur nourriture.

Il pense que beaucoup d'espèces vivent dans les branches desséchées des arbres.

Le genre *Azteca* est représenté par de très nombreuses espèces dans l'Amérique tropicale. C'est un genre réellement typique de la forêt vierge. Tous ceux qu'il a vus vivent sur les arbres. Et tous ne vivent pas en symbiose avec les *Cecropia* (F. Müller). Certaines espèces de Colombie, probablement la plupart, vivent dans des nids de carton ou dans des arbres creux. Dans ce dernier cas, on ne peut démontrer l'existence de ces nids de carton, on peut seulement les supposer, car il n'est pas facile d'abattre de vieux arbres. Sans qu'il y ait de doute, le ciment pour la confection du carton est fourni par les glandes des mandibules supérieures.

Il a constaté parfois des canaux labyrinthiformes qui traversent l'arbre tout entier ; il n'en donne pas l'origine et constate qu'il n'y a qu'un orifice très étroit.

Il conviendrait maintenant de faire suivre ces remarques biologiques d'une revision systématique des espèces de la section *Gerascanthus* du genre *Cordia*.

Notons tout de suite que le *Cordia gerascanthus* L. (*Gerascanthus* Patrik Brown Jamaïc. (1756), *Cordia, gerascanthus* L., *Cordia gerascanthoides* Rich., des Antilles) peut être rattaché étroitement au *Cordia gerascanthus* Jacq. Amer. qui comprend des formes à fleurs un peu plus petites représentées par de nombreuses variétés, du Mexique au Pérou oriental.

Nous avons examiné les fleurs de toutes ces variétés et nous les avons trouvées ne différer que par des caractères de minime importance. Il s'agit sans doute d'espèces élémentaires locales, que la morphologie systématique est incapable de séparer avec netteté.

Quant au *Cordia gerascanthoides* HBK., c'est une forme bien distincte par son calice nettement hirsute. Tous ces arbres sont myrmécophytes.

Le *Cordia alliodora* (Ruiz et Pav.) A. DC., correspond à la variété *glabra* DC. Il ne faut pas la confondre avec la variété β *tomentosa* DC, qui est une plante à tomentum dense que l'on peut rapprocher du *Cordia chamissoniana* Steud., ainsi que l'avait déjà reconnu A. DC. Ce *Cordia alliodora*, type (Ruiz et Pav.) A. DC., correspond exactement à la figure donnée (l. c. Tab. 184) et elle est déjà indiquée comme myrmécophile par les auteurs de la flore du Pérou. On peut rattacher à cette espèce une variété *Boliviana* Chod. et

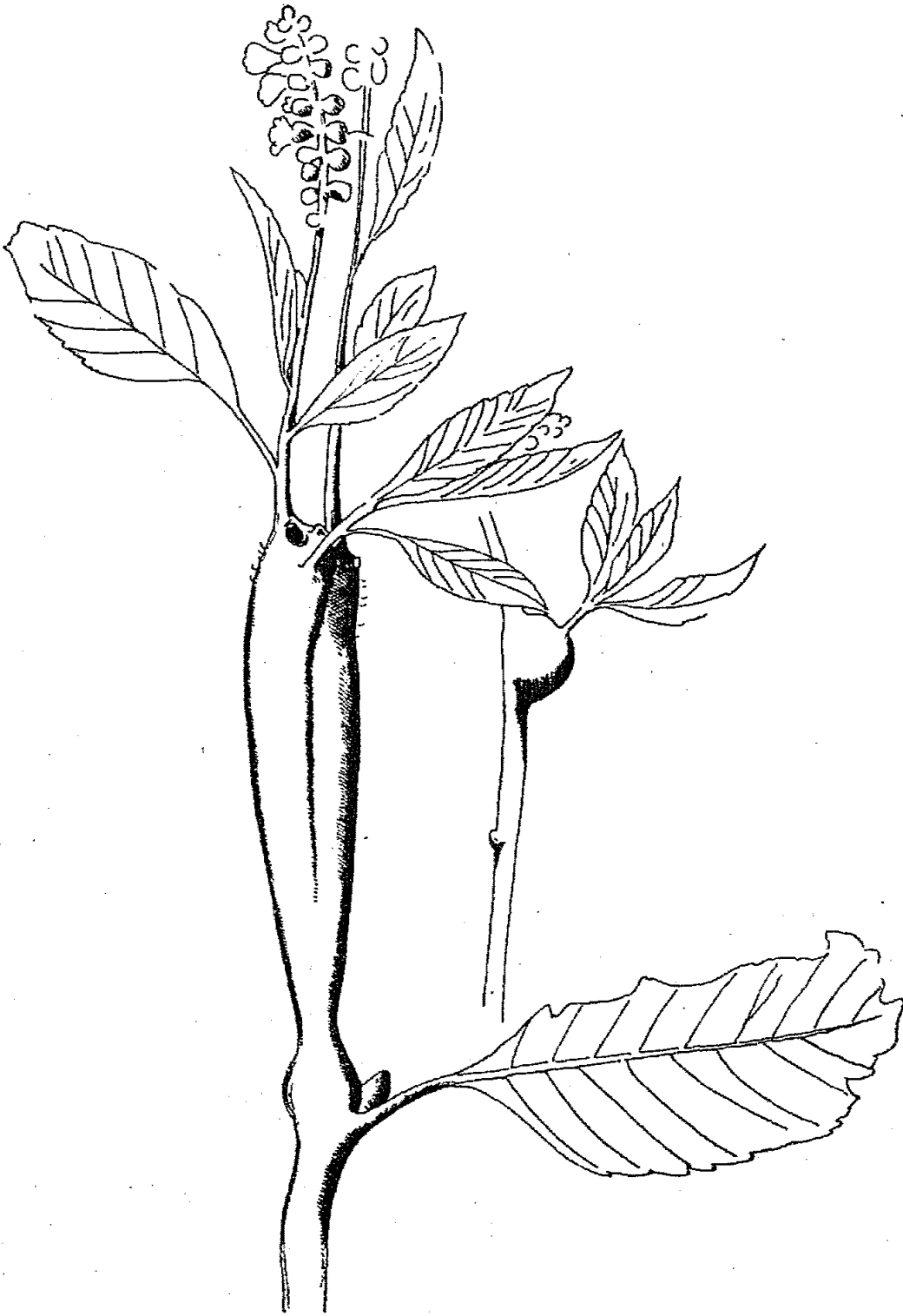


Fig. 327. — *Cordia Chacoensis* Chodat, portant des myrmécodomaties. Grossi d'un cinquième. Dessin de R. C

Vischer (Rusby, n. 1902). Elle est aussi habitée par des fourmis. De même, le *Cordia Rusbyi* Chod. d'apparence semblable, mais à fleurs très petites.

Toutes ces espèces sont glabres et glabrescentes. Chez celles qui ont un indument, la myrmécophilie ne paraît pas aussi habituelle. Nous ne l'avons trouvée que chez un seul échantillon d'herbier (*Cordia alliodora* β *tomentosa* A. DC. non Chod.). Il s'agit d'espèces qui gravitent autour du *Cordia Cujabensis* Manso et Lhotzk. espèce voisine du *Cordia chamissoniana* Steud., mais à fleurs beaucoup plus petites.

De ce groupe, nous avons au Paraguay le *Cordia chamissoniana* Steud. sous plusieurs formes déjà indiquées comme myrmécophiles par les auteurs de la flore du Pérou (voir plus haut, p. 182 et 187). A cette plante, nous rattachons, sous le nom de var. *Boliviana* Chod. et Vischer (Rusby, Beni River, n. 1902) et aussi myrmécophile, *Cordia Rusbyi* Chodat, espèce d'apparence semblable à *Cordia alliodora* Cham. in Linn. p. p. nobis emend., mais à fleurs très petites et qui est aussi myrmécophile.

Cordia Cujabensis Manso et Lhotzki, espèce voisine du *Cordia chamissoniana* Steud. Il semblerait que, soit chez la première, soit chez la seconde, la myrmécophilie soit rare. Nous ne l'avons constatée que dans un échantillon d'herbier (*Cordia Hassleriana* Chod.), espèce voisine de *Cordia chamissoniana* Steud., myrmécophile, (*Cordia Cujabensis* Hassler non Manso et Lhotzky et *Cordia Hassleriana* Chod. dans laquelle nous avons constaté la myrmécophilie).

Nous n'avons pas constaté cette dernière dans les espèces *Cordia hypoleuca* DC. et *Cordia excelsa* DC., ni dans les espèces à grandes fleurs du type *Cordia insignis* Cham., *Cordia Nettoana* Taubert, ni dans le *Cordia Hænkeana* Mez, pas plus que dans le *Cordia formosa* Chod., espèces qui vont du Brésil aux Andes.

Par contre, le *Cordia glabrata* A. DC. et ses variétés a. *genuina* (*Cordia glabrata* A. DC), b. *longipeda* (Mez) Chod. (*Cordia longipeda* Mez non Taubert,) c. *Cordia v. orbicularis* Chod. et Vischer, de même que l'espèce voisine le *Cordia longituba* Chod. et Vischer, sont régulièrement myrmécophores. Il faut donc reconnaître que les fourmis ont une prédilection pour les arbres de ce genre, puisque des treize espèces citées de cette section, neuf sont certainement myrmécophores et ceci d'une manière habituelle.

On connaît les boursoufflures importantes des *Cordia nodosa* Lamk. et *Cordia hispidissima* D. C., espèces de la section *Pili-cordia*, mais dont l'origine des sacs à fourmis est encore à trouver.

Si nous ajoutons que nous avons découvert encore un cas de myrmécophilie dans le *Cordia chacoensis* Chod., voisin du *Cordia salicina* DC., c'est-à-dire dans une des espèces élémentaires qu'on peut rapprocher de cette espèce du sous-genre, on verra combien souvent ces végétaux sont infestés par les fourmis.

Nous avons montré que les espèces de nids de carton fabriqués par ces insectes dans les cavités des tiges qui leur servent d'hospice sont construits de matériaux pris aux tissus même de la plante (fleurs et feuilles).

Dès lors, la symbiose des fourmis et des *Cordia* est bien réelle, mais il est douteux qu'elle soit de quelque utilité pour le végétal. Toutes ces espèces ne diffèrent les unes des autres que par des caractères floraux de second ordre. Nous n'avons pas pu découvrir, malgré de minutieuses analyses, de différences morphologiques dans les organes floraux autres que ceux tirés de la dimension, ce qui rend tout classement par les fleurs incertain. Nous nous sommes donc résignés à les grouper selon leur apparence extérieure.

Cependant, il nous a paru utile de décrire les formes nouvelles dont la valeur spécifique est d'ailleurs controversable.

A part le *Cordia chacoensis* Chod., tous les *Cordia* myrmécophores sont des arbres ou de grands arbrisseaux. Aucun, sauf *Cordia chacoensis* Chod. et *Cordia nodosa* Lamk. (*Physoclada*), ne sont des végétaux des lieux inondés.

Les collecteurs les désignent comme des arbres des collines des campos ou des forêts. Le *Cordia chamissoniana* Steud. atteint, au Paraguay, huit à quinze mètres (Balansa, Hassler, Chodat). Le *Cordia Hassleriana* Chod. est de six à huit mètres.

Le *Cordia glabrata* A. DC. et ses variétés atteint dix à quinze mètres. Il vit dans le campo et dans la forêt sèche. Il en est de même du *Cordia longituba* Chod. et Vischer.

La théorie Spruce, Buscalioni et Huber de l'influence des inondations sur la production des hospices myrmécophores ne peut donc s'appliquer à ces cas. On pourrait y avoir recours à propos du *Cordia nodosa* Lamk. et du *Cordia chacoensis* Chod., mais alors il faudrait supposer que la myrmécophilie initiée chez des espèces

habitant des Ygapo se serait propagée chez les espèces habitant des lieux plus élevés.

C'est ce que les partisans d'une semblable théorie pourraient faire valoir pour expliquer la myrmécophilie des espèces de *Cordia* et de *Cecropia* qui habitent loin des rivages inondés ou des berges de rivières qui sont leurs stations habituelles. Mais ce serait, nous semble-t-il, bien forcer la note. Il y a dans l'Amérique tropicale et subtropicale un monde de fourmis : pour M. Forel, les *Azteca* sont arboricoles et caractérisent la forêt tropicale.

Notre conclusion est que la dite myrmécophilie est un épiphénomène : les fourmis des genres *Azteca*, *Pseudomyrma*, etc., utilisent des cavités produites accidentellement ou naturellement par disparition de la moelle ou par l'excitation déclanchée par la piqûre d'un insecte galligène ou des cavités percées par des coléoptères ou des larves xylophages (*Agonandra*).

Nous devons au génial et savant auteur de tant de beaux travaux sur les fourmis les déterminations suivantes pour lesquelles nous lui exprimons notre reconnaissance.
