

BULLETIN MENSUEL  
DE LA  
**SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON**

FONDEE EN 1822

RECONNUE D'UTILITE PUBLIQUE PAR DECRET DU 9 AOUT 1937  
des SOCIETES BOTANQUES DE LYON, D'ANTHROPOLOGIE ET DE BIOLOGIE DE LYON  
REUNIES  
et de son GROUPE REGIONAL DE ROANNE

Siège social et Secrétariat général : 33, rue Bossuet, 69006 Lyon

**TRESORERIE :**

T A R I F

	1983
Abonnement France .....	95 F
Membre scolaire .....	45 F
Abonnement Etranger .....	115 F
Changement d'adresse, inscription ou réintégration en sus .....	10 F

**N.B.** — Les virements à notre C.C.P. LYON 101-98 H ou les chèques bancaires, doivent être rédigés au nom de la SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON.

**SOMMAIRE**

BERTHET P. — A propos d'une récolte automnale de morille .....	240
JOLIVET P. — Un Hemimyrécophyte à Chrysomelidés (Coleoptera) du sud-est asiatique, <i>Clerodendrum fragrans</i> (Vent.) Willd. (Verbenaceae) .....	242
BREUNING S. et TÉOCCHI P. — Descriptions et mises au point concernant quelques Morimopsini et Parmenini sud-africains (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae) .....	261
CHERMETTE A. — Joseph-Jean-Baptiste FOURNET (1801-1869) .....	I
MATHON Cl. Ch. — A la recherche du patrimoine : Les sortes traditionnelles de pomme de terre de la dition lyonnaise .....	XI

**UN HEMIMYRMECOPHYTE A CHRYSOMELIDES (COLEOPTERA)  
DU SUD-EST ASIATIQUE, CLERODENDRUM FRAGRANS (VENT.) WILLD.  
(VERBENACEAE).**

par Pierre JOLIVET.

Résumé. — La Verbénacée, *Clerodendrum fragrans* (Vent.) est une espèce commune dans les friches du Sud-Est Asiatique. C'est une plante à pseudo-nectaires extra-floraux qui attire un grand nombre d'espèces de fourmis, mais ne les loge pas. Ce n'est donc pas une myrmécophyte vraie, bien qu'en période estivale, les fourmis bâtissent des nids protecteurs couvrant les pseudo-nectaires à la base du limbe. La présence de fourmis ne protège pas la plante de certains phytophages, surtout Chrysomélides, qui s'attaquent aux feuilles et de certains Elatérides nectariphages qui semblent aussi jouer un rôle pollinisateur.

Summary. — *Clerodendrum fragrans* (Vent.) is a common Verbenaceous species of South-East Asian forest clearings. It is a plant bearing extra-floral nectaries which attract a large number of ant species, but it does not provide them with ant dwellings or domatia. Since the plant does not produce specialised protective structures such as hollow stems, it cannot be considered a true myrmecophyte; during the summer however, some ants build small covers for the pseudo-nectaries found at the bases of the leaves. The ants do not appear to protect the plant from certain insects, such as phyllophagous Chrysomelidae and nectariphagous Elateridae. The latter may be carrying out pollination.

Les nectaires extra-floraux (ou pseudo-nectaires) sont des glandes plus ou moins spécialisées qui sont réparties en divers endroits de la plante et attirent toujours les fourmis. Bien que les plantes à pseudo-nectaires se rencontrent aussi (contrairement aux myrmécophytes vrais) en zone tempérée, c'est dans les Tropiques et Subtropiques que leur diversité et abondance est la plus grande. Les *Clerodendrum*, belles Verbénacées tropicales sont très souvent dotées de ces nectaires extra-floraux et certaines espèces sont des myrmécophytes vraies.

Les observations qui vont suivre ont été faites en diverses régions du Nord-Vietnam, mais particulièrement en la forêt de Cuc Phuong, située à environ 80 km au Sud d'Hanoi. Cette forêt dense tropicale de basse et moyenne altitude est riche en insectes qui fréquentent surtout les clairières et les repousses secondaires. La faune de Lépidoptères y est particulièrement abondante, mais on n'y rencontre pratiquement pas de grands Papilionidae (*Troides*). Par contre, les *A. trophaneura* spp., *Graphium agamemnon*, *Papilio paris* et voisins, *P. helenus*, *Lamproptera meges* et tant d'autres sont très abondants et se posent sur les fleurs des arbustes. Ils semblent pourtant presque tous éviter les fleurs de *Clerodendrum fragrans*, alors qu'ils se posent volontiers sur l'inflorescence du sureau, *Sambucus eberhardtii* Dang.

Dans certaines régions du Nord-Vietnam et du Sud-Est Asiatique, l'espèce *Clerodendrum fragrans* (Vent.) Willd. (Verbénacées) est relativement commune, le long des routes et dans les clairières de forêts. C'est une espèce qui a besoin de beaucoup d'humidité et d'un ensoleillement moyen. Il s'agit d'un arbuste de 1 m à 1.50 m de hauteur, aux feuilles ovalaires, cordiformes, dentées, munies de poils raides. Ces feuilles sont glandulaires au-dessous (6-7 glandes), près du pétiole long de 4-5 cm. Les fleurs sont blanches ou blanc-rosé, très odorantes (odeur de jasmin), en panicules terminales presque sessiles, compactes. Les bractées sont foliacées, vertes, lancéolées, pubescentes, et munies sur le dos de 5-6 glandes nectarifères fonctionnelles, plus longues que le calice. Le calice

est conique, rougâtre, muni de glandes nectarifères fonctionnelles (8-10), en couronne. Une variété à fleurs doubles (var. *pleniflora*) est commune dans le Sud-Vietnam. Le fruit est une drupe de 8-10 mm, enveloppée à la base par le calice et d'une belle couleur bleu cobalt.

C'est une plante de friches utilisée dans la pharmacopée vietnamienne, encore à l'heure actuelle.

Il y a de nombreux *Clerodendrum* au Vietnam, sauvages ou cultivés. La flore de Phan Hoang Ho en mentionne 19 espèces. Certains sont cultivés. Tous seraient intéressants à étudier quant à leurs relations avec les fourmis. L'odeur agréable et le nectar abondant de la fleur de *C. fragrans* attirent de jour et



*Ornithoptera urvilliana* Guérin (d'Abrebra), spécimen mâle suçant le nectar des fleurs de la Verbénacée *Clerodendrum paniculatum* à Kieta, Bougainville (photo P. JOLIVET). La plante est généralement dépourvue de fourmis. Autrement celles-ci s'attaquent féroce­ment à la chenille (*Oecophylla*, etc...).

de nuit de nombreux pollinisateurs et les nectaires extra-floraux du pétiole et des bractées, les fourmis et certains Coléoptères nectariphages. Les glandes avortées de la tige ne semblent pas fonctionnelles. Il est à noter que l'odeur de jasmin est surtout produite de nuit et souvent absente de jour. La sécrétion de nectar, et donc la visite des fourmis s'arrête pendant la formation des graines.

L'odeur de la plante et des feuilles est nettement fétide et repoussante. Elle est attirante pour de nombreux insectes, certains polyphages, d'autres monophages, et attachés à certaines Verbénacées.

La biocénose de cette plante est extrêmement riche et complexe. Elle varie selon la saison, l'heure du jour et de la nuit et est aussi fonction du biotope

adopté (friches, talus de route, clairières de forêt). Peu d'espèces sont strictement inféodées à la plante et ce sont surtout les phyllophages qui sont les plus fidèles et souvent uniques dévoreurs des pétales ou des feuilles. Le nectar des fleurs est très abondant et très semblable à celui de nos chèvrefeuilles de l'hémisphère Nord. C'est en clairière de forêt que la faune est la plus riche. Ailleurs, elle est très appauvrie et parfois autour des villes, seules les fourmis accomplissent leur besogne de pollinisation.

Chez les *Clerodendrum*, la fleur est spécialement adaptée à la pollinisation. Généralement, les étamines sortent de la corolle et forment une corte de guide pour l'atterissage des insectes. Quand elles sont mûres, le style se penche également. Ensuite les étamines se redressent et le style prend leur place.

Je me souviens qu'à Bougainville, au Nord des Salomons, les beaux *Ornithoptera* bleus, (*O. priamus urvilleanus*) se captureraient par dizaines sur les fleurs d'un *Clerodendrum* (*C. paniculatum*) cultivé. Leur vol était lourd et paresseux, ce qui est loin d'être la règle chez les *Ornithoptera*. Le *C. fragrans* attire peu, comme nous le verrons, les papillons, mais au moins une fois, nous avons vu en forêt de Cuc Phuong (Juillet 81) au Vietnam un *Ornithoptera* jaune (*O. helena* L.) attiré par ces fleurs, mais les quitter aussitôt. Ces papillons recherchent toute source de nectar, même celui des *Hibiscus* aux Tropiques. Il est à noter que malgré ses fleurs blanches et odorantes le *Clerodendrum fragrans* est plus une plante fécondée par les fourmis et les Coléoptères que par les Lépidoptères diurnes ou nocturnes. L'attraction toute spéciale des *Clerodendrum* pour les fourmis a créé dans l'Ancien Monde et peut créer dans le Nouveau Monde une gamme d'adaptations que nous discuterons ci-dessous.

## I. — MYRMECOPHILIE DES CLERODENDRUM.

Il y a environ 400 espèces de *Clerodendrum* dans les Tropiques et les Subtropiques, certains des plantes herbacées, d'autres des buissons, de petits arbres ou même des lianes. Les fleurs sont généralement blanches ou rosées, quelquefois jaunes ou rouges. Peu d'espèces en Asie et en Afrique sont de réelles myrmécophytes fournissant logement et nourriture (au moins le nectar) aux fourmis. Tous les degrés se rencontrent dans cette évolution, mais beaucoup d'espèces connues attirent les fourmis.

Tous les *Clerodendrum* ne sont pas myrmécophiles, même si la tendance est très nette dans le genre vers l'association avec les fourmis. Une plante comme *Clerodendrum paniculatum* Linné, la fleur des pagodes, commune au Sud-Vietnam, aux fleurs rouges caractéristiques, est pratiquement non myrmécophile. Il n'y a ni glandes sur le calice et les bractées, ni sur la tige ou l'envers de la feuille. On a cependant signalé parfois dans la littérature, de petites glandes sous les feuilles, mais elles ne semblent pas fonctionnelles. Aucune fourmi ne fréquente cette plante, sauf si elle héberge des cochenilles, auquel cas elle est envahie par une petite espèce de fourmi rouge très agressive (*Iridomyrmex cordatus* (Smith), Dolichoderinae), beaucoup plus que la plupart des espèces qui vivent sur *C. fragrans*. Par contre, d'autres espèces asiatiques, *C. viscosum* Vent., *C. squamatum* Vohl., etc... ont de petites glandes arrondies sous les feuilles comme *C. fragrans*.

A Bornéo, le cas de *C. fistulosm* Beccari est bien connu par ses inter-nœuds creux habités par les fourmis. D'autres espèces, mal connues ont des formations semblables, notamment en Afrique et ont fait l'objet de travaux anciens ou récents. Voyons d'abord ce qui est connu des vrais myrmécophytes.

En Malaisie, on a cité parmi les vrais myrmécophytes, *Clerodendrum myrmecophilum* qui a des tiges épaisses, pâles, creuses contenant normalement des fourmis.

WILDEMAN (loc. cit.) mentionne très correctement les degrés de myrmécophilie des *Clerodendrum* :

- 1) ceux que ont des cochenilles ou des pucerons,
- 2) ceux qui ont des nectaires extra-floraux,
- 3) ceux qui ont des tiges creuses (fistuleuses).

Les cochenilles sont aussi fréquentes (avec les pucerons) sur les plantes à pseudo-nectaires. Sur les plantes sans nectaires, leur présence attire les fourmis qui assurent parfois la défense de la plante avec férocité.

DELPINO (1887) dans son mémoire sur la Fonction myrmécophile cite, pp. 618-621, un certain nombre de glandes extra-florales chez deux *Clerodendrum*. Chez *C. fragrans*, il souligne très justement la triple disposition des pseudo-nectaires fonctionnels : sous la feuille, sous les bractées, sous le calice. Mêmes nectaires chez *C. bungei*, *C. viscosum* (= *C. infortunatum*), *C. inerme*, *C. siphonanthus* et 2 autres espèces, bien que ces pseudo-nectaires soient plus ou moins développés selon les espèces.

L'étude des *Clerodendrum* africains a été surtout le fait de WILDEMAN (1920) et plus récemment de SCHNELL et GROUT DE BEAUFORT (1966). A côté du *Clerodendrum*, certains *Vitex* africains, aussi des Verbénacées, présentent des cas de myrmécophilie avec myrmécodomaties (tiges creuses) et fourmis agressives (SCHNELL & al., 1966-1970, BEQUAERT 1920).

WILDEMAN signale plusieurs espèces de *Clerodendrum* à tiges creuses et abritant sûrement ou vraisemblablement des fourmis : *C. excavatum*, *C. angolense*, *C. cavum*, *C. formicarum* décrit par GÜRKE en 1894 et abritant des *Crematogaster*. Chez certaines espèces la tige est creuse sur une très grande longueur, contrairement à *C. fistulosum* dont la tige creuse est séparée par des cloisons au niveau des nœuds. BEQUAERT (1921-1922) lui, prétend à tort, que *C. formicarum* n'est pas une plante myrmécophile, mais qu'elle possède des galles sur la tige, le pétiole ou la tige florale due à un Tingide du genre *Copium* et que ces galles peuvent être envahies par les fourmis. Donc, selon BEQUAERT, il n'y aurait pas de véritables myrmécodomaties chez cette plante. Notons que si les galles sont fréquentes en Afrique sur *Clerodendrum*, elles sont aussi nombreuses au Vietnam sur *C. fragrans* (tiges, feuilles), mais je n'y ai jamais vu de fourmis, ni de galles creuses et ouvertes. Je n'ai pas non plus déterminé l'agent de cette galle au Vietnam.

Les observations de SCHNELL ont été faites sur échantillons d'herbier et sembleraient confirmer l'existence de vraies myrmécodomaties sur *C. formicarum* qui, comme *C. angolense* Gürke, *C. capitatum* (Wild.), *C. speciosissimum* Paxt., *C. grandifolium* Gürke, *C. gürkei* Baker, possède des pores entourés d'un bourrelet cicatriciel et des tiges creuses sur une grande longueur, ce qui indique très certainement myrmécophilie et myrmécodomatie. Les observations de ces auteurs devront être complétées par des observations sur le vivant, mais, ou il y a confusion d'espèces, ou l'observation de BEQUAERT est douteuse concernant *C. formicarum*.

On ne connaît aucune Verbénacée myrmécophyte dans le Nouveau Monde. WHEELER (1942) cite le cas intéressant d'un *Clerodendrum* de l'Ancien Monde, à pseudo-nectaires et à domaties, *C. siphonanthus* R. Br., planté à Panama et envahi par des cochenilles, mais aussi par deux espèces de fourmis : *Pseudomyrma gracilis* et *Azteca velox*. Les fourmis habitaient les internodes, mais à

des endroits différents. Les cavités étaient continues à travers les nœuds qui étaient creusés. Les fourmis montrent donc une tendance à occuper ces cavités, surtout si elles sont attirées par des glandes foliaires ou des cochenilles.

Cette tendance est d'ailleurs très nette même pour les *Clerodendrum* à nectar, tel *C. fragrans*, et dépourvus de domaties. J'ai planté, par exemple, à Hanoi des pieds de cette plante en provenance d'une forêt du Nord-Est du Vietnam (Cuc Phuong). Les pieds ont eu du mal à s'acclimater, mais ont été immédiatement colonisés par deux espèces de fourmis locales. Y eût-il eu des tiges creuses, qu'elles eussent été colonisées de la même façon.

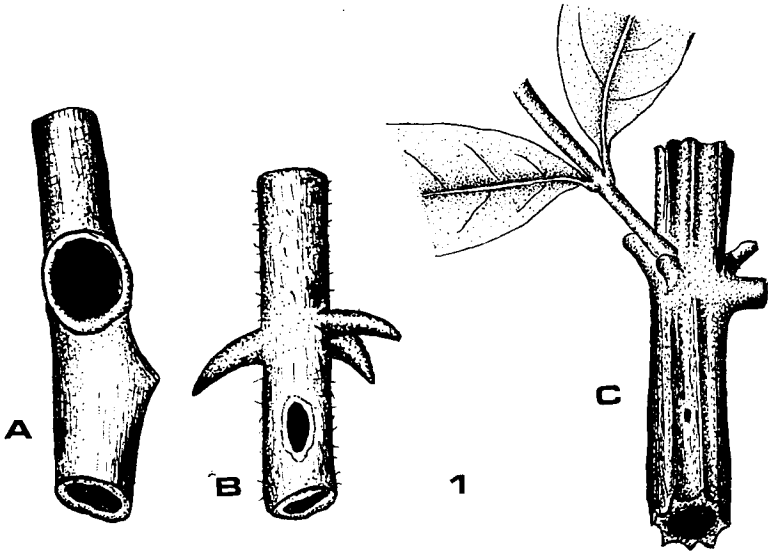


Fig. 1 — A et B : *Clerodendrum capitatum* Sch. & Th. (Verbenacées)  
Fragments de rameau avec pores — Afrique Tropicale.  
C : *Clerodendrum formicarium* Gurke, fragment de rameau creux avec pore étroit  
(d'après SCHNELL, 1966) — Afrique Tropicale.

Dans le cas de *C. fragrans*, un phénomène fréquent en période estivale (juillet-août), pendant la saison chaude, est la fabrication par certaines fourmis de poches de protection, symétriques, de part et d'autre de la partie inférieure du limbe, vers le pétiole. Ces poches couvrent les glandes du limbe et en empêchent probablement l'évaporation. Elles sont constituées d'un amas finement tressé de fibres et de poils végétaux, de particules terreuses, le tout amalgamé par la salive des fourmis. Dans ces cavités, se trouve une demi-douzaine de fourmis en train de sucer les glandes. Je n'y ai jamais trouvé de reines.

Ce cas de construction de structures de protection par les fourmis n'est pas isolé. SCHNELL (1970), cite le *Gardenia imperialis* (Rubiacée) plante africaine qu'il a étudiée dans sa monographie de 1966. Il y a aussi le cas d'*Alchornea cordifolia*, Euphorbiacée africaine, où les fourmis, comme chez *Clerodendrum* édifient aussi de petites constructions superposées aux glandes situées près des nervures basales du limbe. Ces structures que SCHNELL (1963) qualifie de « cas

élémentaires de myrmécophilie » préfigurent très nettement des structures plus complexes et naturelles où les poches préexistent à la base du limbe et qui se rencontrent en Afrique et en Amérique Tropicale (*Cola*, *Scaphopetalum*, *Duroia*, *Tococa*).

En définitive, la tendance myrmécophile est très nette chez les *Clerodendrum*, soit par les cochenilles, soit par les pseudo-nectaires extra-floraux, soit par l'existence de ces derniers et de tiges creuses. Cependant, l'association est loin d'être aussi complexe que celle des vraies myrmécophytes à cavités complexes et à corpuscules nourriciers. Le recensement des centaines d'espèces existantes dans les Tropiques serait intéressant et permettrait de suivre l'évolution progressive de cette tendance.

Dans son récent livre sur la biologie des Nectaires, B. BENTLEY (1983) mentionne que seules parmi les Lamiales les Verbenacées ont des nectaires extrafloraux. Chez quelques espèces de *Clerodendrum*, chez *Stachytarpheta mutabilis* Vahl., *Faradaya papuana* Scheff., *Gmelina asiatica* L., *Callicarpa longifolia* Lam., *Duranta plumieri* Jacq., et *Citharexylum pentandrum* Vent. les nectaires se rencontrent sur la surface inférieure de la feuille, principalement sur les nervures à la base de la feuille. Les nectaires se rencontrent également sur la surface supérieure de la feuille chez *Clerodendrum blumeianum* Schauer et *Stachytarpheta mutabilis* Vahl. Les nectaires pétiolaires sont présents chez *Clerodendrum fragrans* Willd., *C. fallax* Lindl., *Stachytarpheta mutabilis* Vahl., *Faradaya papuana* Scheff., et autres.

## II. — LE ROLE DES PSEUDO-NECTAIRES.

Les pseudo-nectaires de *C. fragrans* situés sous le calice, les bractées et sous les feuilles près du pétiole, se retrouvent dans beaucoup d'espèces de *Clerodendrum*, mais non dans toutes. Il est hors de question de nier que la pollinisation de la fleur est effectuée surtout par les fourmis et les Coléoptères floricoles (Galéruccines, Elatérides et autres), peu par les papillons de jour et de nuit, les nombreux Hyménoptères, dont des espèces parasites qui attendent leurs proies, les Diptères dont les moustiques. L'odeur de jasmin de la fleur attire les papillons nocturnes, mais curieusement la fleur est peu visitée la nuit et le jour, et nous verrons plus loin pourquoi.

On peut donc se poser la question : Quelle est l'utilité des nectaires extra-floraux qui drainent une grande quantité d'eau et de sucres et nécessitent donc une certaine dépense d'énergie pour la plante ? Ces nectaires, outre les fourmis, attirent les Coléoptères, qui semblent avec les fourmis, être les principaux pollinisateurs.

Les *Clerodendrum* à fourmis sont donc peu ou pas visités par les Lépidoptères de nuit et de jour et les Sphingides, alors que ceux sans nectaires sont abondamment visités par les papillons dont, nous l'avons vu, les grands *Ornithoptera*. D'où le rôle probable répulsif des fourmis. Ces fourmis qui sont nombreuses, relativement peu agressives, mais désagréables par leur nombre, remplacent les papillons. La plante y a-t-elle avantage ? Vaut-il mieux pour elle être fertilisée par les fourmis, les Coléoptères, et tout le cortège de parasites et hyper-parasites Hyménoptères que par les papillons et les Diptères ? C'est très discutable, car cette présence des fourmis est au prix d'une certaine perte d'énergie. Il est probable cependant que le bilan soit positif, l'évolution ayant fréquemment développé cette association, lâche ou étroite, entre *Clerodendrum* et fourmis.

Que les fourmis puissent chasser les butineurs est amplement démontré. Les *Oecophylla smaragdina* par exemple, sur le calice de *Dolichos lablab*, une légumineuse, mettent en fuite par leur position d'alarme les *Xylocopa* qui tentent de se poser sur la fleur (VAN DER PIJL, 1955). Ces *Oecophylla* sont des fourmis extrêmement agressives et défendent féroce­ment la plante sur laquelle elles ont établi leur nid. En Thaïlande, il m'est arrivé souvent de pulvériser l'arbre avec des insecticides avant de rechercher des insectes sous l'écorce.

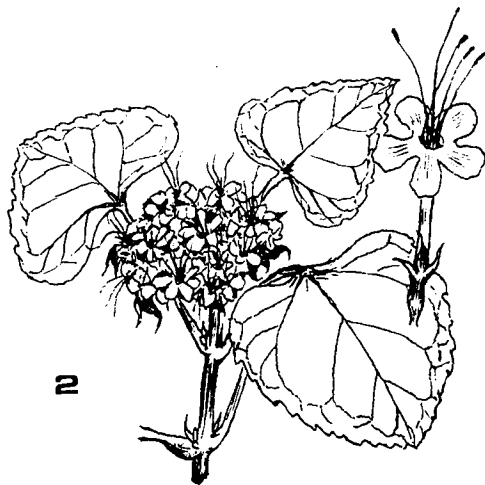


Fig. 2 — *Clerodendrum fragrans* (Vent.) Willd, type à fleurs simples.  
Hémimyrécophyte de la forêt de Cuc Phuon, Nord Vietnam.

Il n'est pas absolument sûr que la présence des fourmis dans les fleurs et les inflorescences soit toujours bénéfique à la plante si la fourmi pollinise mal ou n'est pas adaptée au système (prise de pollinies) ou vole le nectar floral. Les « finalistes » ont déjà regardé la présence des nectaires extra-floraux comme un moyen de détourner les fourmis des fleurs. Dans le cas des *Asclepias* (*A. curassavica*) étudiés par WYATT (1980), les fourmis visitent les fleurs et réduisent la quantité de nectar disponible aux Lépidoptères et aux *Xylocopes*, pollinisateurs légitimes. Ceux-ci doivent visiter plus de fleurs ou restent plus longtemps sur chacune d'elles. Les inflorescences sans fourmis ont plus de pollinies parties, donc sont plus efficacement pollinisées que les autres. Ce qui est valable pour les *Asclepias* est aussi valable pour les *Calotropis* et autres fleurs tropicales fréquentées par les *Xylocopes* et les fourmis.

Dans ce domaine, il est impossible de généraliser et ce qui est utile pour l'un, peut être nuisible pour l'autre. La coévolution Insectes-plantes est extrêmement complexe, et, dans l'exemple précédent on peut la considérer comme incomplète ou mal adaptée.

Notons aussi que les fourmis de *C. fragrans* ne sont que peu ou moyennement agressives selon les espèces, à quelques exceptions près telle *Crematogaster* sp. (Myrmicinae) lorsqu'elle est en colonie pure. Beaucoup d'espèces sur la plante se neutralisent. Protègent-elles la plante contre les Vertébrés ? L'odeur

répugnatoire des feuilles est certainement un moyen plus efficace, obtenu lui aussi au prix d'une plus grande dépense énergétique : la production de substances secondaires.

La présence des fourmis ne protège en rien la plante contre son cortège de phytophages, dont la plupart (Curculionides, Chrysomélines : *Phyllocharis undulata*, de nombreux Alticines, Galérucines, des Cétonides, certaines rares chenilles, de petits mollusques) consomment les feuilles sans aucun problème. Ces insectes ou mollusques vivent en parfaite intelligence avec les fourmis. Le Galérucine dévore même parfois les pétales sans être le moins du monde importuné. Tous ces Chrysomélides produisent des sécrétions toxiques qui éloignent aussi les prédateurs et les couleurs brillantes de *Phyllocharis* sont aussi probablement vexillaires (aposématiques).

Dans la biocénose des inflorescences vit une grande quantité d'insectes divers et l'Elatéride qui boit aux nectaires et pseudo-nectaires, se fait parfois régurgiter de la nourriture qu'il quémante sur le passage des fourmis. Il est probablement aussi protégé par les fourmis contre les Hyménoptères parasitoïdes qui abondent autour de l'inflorescence, cherchant une proie et buvant au nectar des fleurs. Le fait a déjà été prouvé en ce qui concerne les chenilles de Lycénides (PIERCE and MEAD, 1981).

En dehors des papillons utiles pollinisateurs, des abeilles, des bourdons et Xylocopes, qu'elles refoulent, les fourmis ne semblent donc guère défendre la plante qui les nourrit et (parfois) les loge. Dans le cas de *C. fragrans*, lorsque la population de fourmis est pure, une portion de fourmilière, avec reine, s'établit parfois au milieu de l'inflorescence. Le plus souvent, il y a mélange de diverses fourmis recueillant le nectar, mais seulement dans ce cas, des ouvrières. De telles structures, non spécialisées, telle l'inflorescence, habitées par les fourmis ne sont pas si rares et on cite (WILDERMAN, 1932, SCHNELL, 1970) le cas du calice surmontant le fruit de *Randia eetveldeana* De Wild. et Dur (Rubiacées).

Il est à remarquer que l'attitude des fourmis fréquentant des plantes à pseudo-nectaires varie beaucoup. D'extrêmement agressive parfois chez beaucoup d'espèces, elle est parfois indifférente dans le cas de certaines autres (*Hibiscus*). Dans le cas de plantes non myrmécophiles, mais fréquentées par les fourmis à cause des Cochenilles (*Clerodendrum paniculatum* en Asie), les fourmis peuvent être très agressives. Dans d'autres cas, (*Annona glauca*, en Afrique), celles-ci sont totalement passives : elles se nourrissent des sécrétions sucrées dues aux piqûres d'Homoptères sur les fruits, mais non de pseudo-nectaires.

Dans le cas de faible agressivité, il ne faut pas oublier l'effet désagréable des fourmis envahissant le corps des Mammifères et des Oiseaux. Cet effet nuisance est peut-être suffisant à rejeter les grands prédateurs. Comme l'écrit BENTLEY (1977) : « Mere disruption of herbivorous activity can constitute protection ».

A noter que chez les vrais myrmécophiles à domaties, la fourmi est toujours envahissante, mais extrêmement agressive et défendant la plante contre tout visiteur. Elle tolère cependant un certain nombre de commensaux et phytophages, en nombre limité cependant, et toujours les mêmes espèces. Le fait a été largement prouvé par les travaux de JANZEN sur les plantes à domaties de l'Amérique Tropicale et de l'Asie et, personnellement, nous avons soutenu la même théorie à propos des myrmécophytes du Sud-Est Asiatique (JOLIVET, 1973). Il s'agit certainement d'une symbiose aux multiples avantages. Dans un autre cas d'association (les jardins de fourmis), la plante fournit le

nectar floral et extra-floral, des fruits comestibles, des graines à arilles, et en échange, la fourmi défend la plante et dans des cas précis la sème sur les murs de son nid (KLEINFELDT, 1978), en lui fournissant l'azote nécessaire à sa croissance.

La question reste donc ouverte : si l'on admet généralement l'utilité pour la plante myrmécophile de la présence des fourmis, y a-t-il avantage dans le cas des plantes hémimyrmécophytes, c'est-à-dire à pseudo-nectaires comme certains *Clerodendrum* ?

Comme le mentionne Barbara BENTLEY (1976), la signification adaptative des nectaires extra-floraux ou extra-nuptiaux est toujours en discussion depuis BELT (1874) jusqu'à nos jours. Deux écoles se sont fait jour :

- 1) celle des « protectionnistes » qui prétendent que les fourmis visitant les nectaires protègent la plante contre les animaux herbivores et se tiennent à distance des nectaires floraux, laissant le champ libre aux pollinisateurs habituels,
- 2) celle des « exploitationnistes » qui prétendent que la plante ne tire pas plus d'avantages de ses fourmis que « les chiens de leurs puces ».

Parmi les « finalistes » citons DELPINO (1874), BURCK (1891), VAN DER PIJL (1955), JANZEN (1967), BENTLEY (1976-77), LAWTON (1978), EASTOP (1980) et, parmi les « antifinalistes » WHEELER (1910), Frey WYSSLING (1935), UPHOF (1942), SCHREMMER (1970) et bien d'autres.

Les opinions sont parfois nuancées. C'est ainsi par exemple, que INOUYE et TAYLOR (1979), trouvent que le degré de protection des fourmis varie selon l'altitude pour une *Asteraceae* dans les Montagnes Rocheuses aux U.S.A. Par contre, MESSINA (1981) a prouvé que les fourmis protégeaient efficacement le *Solidago* aux U.S.A. contre des Chrysomélides du genre *Trihabda*, mais seulement les espèces agressives comme les *Formica*. Les travaux sur les nectaires extra-floraux sont si nombreux que nous ne pouvons citer ici tous ces articles. La grande majorité des auteurs admettent cependant, soit un pouvoir protecteur, soit un « deterrent effect », un effet répulsif et un bilan positif pour la plante ainsi protégée. Dans le cas cité par MESSINA, le problème est différent, il ne s'agit pas de pseudo-nectaires, mais d'une interaction entre les fourmis (*Formica*) et un Membracide. La protection est cependant la même que chez un *Clerodendrum* sans nectaires (*C. paniculatum*) et ses fourmis fréquentant les cochenilles. Nous retrouvons là aussi un aspect du parasitisme des plantes par les Pucerons, Cochenilles et autres Homoptères suceurs de sève. Cet effet positif est souvent ignoré et il n'est pas le seul.

On sait que certaines vraies myrmécophytes nourrissent les fourmis, soit par des fruits comestibles, soit par des sécrétions sucrées intra- et extra-nectariennes, soit par des corpuscules spéciaux, à lipides ou protides, les corpuscules beltiens, mülleriens et beccariens (*Acacia*, *Cecropia*, *Macaranga*). Ces corpuscules sont récoltés obligatoirement par les fourmis et jouent un rôle important dans le maintien de l'association. Il n'y a pas que les plantes myrmécodominiques qui produisent ces corpuscules. Des corpuscules perliformes sont également produits sur les feuilles de nombreuses espèces de plantes hémimyrmécophytes de la région néotropicale et tempérée. Ces « pearl bodies » ou « perldrüsen », « perlules », ont été remarquablement bien étudiés récemment par O'Dowd (1980 et al.) sur les feuilles et jeunes tiges d'*Ochroma pyramidale* (Bombacaceae), un arbre de la forêt secondaire en Amérique Tropicale. En gros, ces substances sont riches en lipides et liées à la sécrétion sucrée des nectaires pétiolaires et foliaires, et maintiennent les fourmis sous la feuille. O'Dowd

(1979) conclut aussi à l'effet « antiherbivore » des fourmis donc à l'utilité de celles-ci. Le coût énergétique de la production de nectar a été estimé par O'Dowd comme représentant seulement 1 % de l'énergie totale dépensée pour la production de feuilles et l'association semble donc profitable à la plante.

Dans le cas de *Costus woodsonii*, Zingiberaceae à nectaires extra-floraux, étudiée par SCHEMSKE (1980) à Panama, le bilan est nettement positif en faveur des plantes, car les fourmis augmentent la production de graines en repoussant les Diptères parasites des ovaires. L'efficacité de certaines fourmis est supérieure à d'autres.

La réalité est en effet très complexe, mais comme beaucoup d'auteurs modernes, je crois à l'utilité de la présence des fourmis. Cela est positif dans le cas de vraies myrmécophytes à domaties. Dans ce cas les fourmis sont très agressives et chassent tout intrus, à part les rares phytophages acceptés (JOLIVET, 1973), les fourmis nettoient la plante et très certainement la repaient de ses dépenses énergétiques supplémentaires, en azote et en défense. Bien sûr le rôle défensif ne semble pas clair dans le cas de *Pteris aquilima*, pratiquement dépourvu d'ennemis (DARWIN, 1877).

Dans le cas des nectaires extra-floraux ou extra-nuptiaux, il faut distinguer deux cas : lorsque les fourmis sont très agressives, la plante est protégée contre les phytophages et les vertébrés herbivores ; lorsque les fourmis ne sont pas très agressives, il y a aussi protection contre les herbivores et beaucoup de pollinisateurs, car la fourmi envahit aussi la fleur ou l'inflorescence et sa présence constitue aussi un « deterrent », une arme de dissuasion, au moins un élément désagréable. De toute façon, l'agressivité varie et est souvent liée à la densité des ouvrières d'une espèce sur la plante. Plus les fourmis sont nombreuses, plus elles attaquent.

Si la fourmi chasse certains pollinisateurs, elle les remplace avantageusement avec les Elatérides floricoles et nectariphages dans le cas du *Clerodendrum*.

Dans certains cas on l'a vu (SCHEMSKE, 1980), la présence des fourmis accroît la production et la dispersion des graines chez une Zingiberaceae (*Costus*), dans d'autres cas elle accroît notablement la pollinisation ou chasse les insectes nuisibles. Cependant, il y a des cas (*Asclepias curassavica*) où la compétition entre papillons et fourmis semble réduire la pollinisation en réduisant le nectar disponible aux Lépidoptères (WYATT, 1980). Ce phénomène est général chez les Asclépiadacées dont les *Calotropis*, où la compétition fourmis/*Xylocopa* semble défavorable à la plante.

Cependant, on peut affirmer qu'en général les plantes à haute densité formicaire produisent plus de graines par inflorescence que celles à basse densité (BENTLEY, 1977), c'est-à-dire que le taux d'abortion des boutons floraux est plus faible. BENTLEY (loc. cit.) remarque aussi que la sécrétion de nectar est localisée aux régions de la plante les plus vulnérables (calice, feuilles, etc...).

Le seul point négatif chez *Clerodendrum*, c'est que les fourmis ne protègent en rien la plante contre les phyllophages Chrysomélides, Curculionides et Mollusques qui, n'étant pas nectariphages vivent en complète indifférence hors de la zone nectarifère, sur ou sous les feuilles de la plante, qu'ils peuvent réduire rapidement à l'état de nervures. Ce sont les larves jaunes de *P. undulata* qui sont les plus dévastatrices, surtout en été, dans les petits et moyens peuplements de *C. fragrans*.

Il est assez probable que les *Clerodendrum* soient toxiques pour les animaux, bien que dépourvus des cardénolides caractéristiques des Asclépiadacées et Apocynacées. Les couleurs aposématiqués des *Phyllocharis* indiquent certainement un mécanisme chimique de défense propre, indépendant des fourmis, dont ils sont d'ailleurs éloignés spatialement de par leur distribution sur le limbe de la plante assez loin des nectaires.

Le fait que les *Phyllocharis undulata* vivent aussi, d'après DANG (1981) sur une autre Verbénacée à feuilles et à calice glandulaire, *Vitex holophylla* Baker (= *V. holrungii* Warb.) signifie non seulement des parentés trophiques, mais aussi une immunité naturelle contre les fourmis. Sur 20 espèces de *Vitex* au Vietnam, 13 possèdent des nectaires extra-floraux, c'est-à-dire, sont à tendance myrmécophile, mais aucun contrairement à certaines espèces africaines, ne fournit des tiges creuses abritant les fourmis.

Chez les *Clerodendrum* mentionnés dans la Flore de la Péninsule Indo-chinoise, 17, soit plus de 40 % au moins sont glandulaires, sur les feuilles, le calice ou les deux à la fois. Aucun ne semble fournir des domaties, c'est-à-dire abriter les fourmis dans des tiges creuses à orifices d'entrée.

Des recherches effectuées sur une *Erythrina* en Arizona (SHERBROOKE et al., 1979) ont montré des différences chimiques entre le nectar floral (sucrose) et le nectar extra-floral, calice et feuilles (fructose et glucose). Cela ne semble guère affecter les fourmis qui puissent également aux deux sources. L'analyse des sucres du *C. fragrans* n'a jamais été faite. Il est probable qu'il y ait également, outre les sucres, des traces d'acides animés comme dans le nectar lui-même. La sécrétion de toutes les glandes s'arrête complètement pendant la période de fructification et celles du pétiole se dessèchent et parfois se subérifient. Celles du calice ne sécrètent plus et sèchent également. Les fourmis cessent de fréquenter la plante, ce qui ne la gêne aucunement semble-t-il, la période de pollinisation étant passée et la perte en eau et sucres étant aussi arrêtée, d'où grande économie d'énergie pour la formation des fruits.

Outre les *Clerodendrum* et les *Vitex* cités plus haut, beaucoup d'autres Verbénacées possèdent des nectaires extra-floraux et BENTLEY (1977) cite notamment cinq autres genres (*Avicennia*, *Duranta*, *Gmelina*, *Holmskioldia*, *Petrea*). Leurs relations avec les fourmis seraient intéressantes à étudier, mais aucune n'est vraiment myrmécophyte.

Quelle est la structure anatomique des pseudo-nectaires des *Clerodendrum* ? Elle a été étudiée aux Indes (CHAVAN et DESHMUKH, 1969) chez deux espèces, *C. squamatum* Volh et *C. aculeatum* Linné. Les auteurs concluent que les nectaires extra-floraux apparaissent sur les feuilles, les pédoncules foliaires, les bractées, les sépales et rarement sur les pétales. Ces glandes sont d'origine épidermique. Un pseudo-nectaire pleinement développé a un pédoncule bicellulaire en relation étroite avec les éléments vasculaires et un corps compact de cellules palissadiques, au nombre de 2 à 25. Ces nectaires sont linéaires ou en forme allongée ovulaire. Les conclusions de ces auteurs s'appliquent également à *C. fragrans*.

### III. — LES INSECTES PHYLLOPHAGES ET NECTARIPHAGES.

Deux catégories de Coléoptères se rencontrent sur *Clerodendrum fragrans* : les nectariphages, qui puisent aux nectaires extra-floraux et aux nectaires floraux, tel l'Elatéride Agriotes et les phyllophages : tels les *Chrysomelinae* : *Phyllocharis undulata* (Linné), et le Galerucinae : *Hoplasomoides egena* (Weise)

dont la mortalité était élevée au mois d'Avril due à un champignon pathogène (*Beauveria bassiana*, Vuillemin) ; et divers Alticinae, etc.. A noter que les *Hoplasomoides* et *Hoplasoma* semblent liés aux Verbenaceae en Asie (*Clerodendrum*, *Vitex*, *Premna*).

*Phyllocharris undulata* semble être spécifique de *C. fragrans* et ne se remontre jamais sur *C. paniculatum*, par exemple, souvent sympatrique avec *C. fragrans*. Par contre, le Coléoptère accepte la *Vitex holophylla* et peut-être d'autres *Clerodendrum*. Il s'agit donc d'une oligophagie du premier degré (genres voisins).

En Afrique, quelques genres de Chrysomelinae vivent sur *Clerodendrum*, par exemple, *Oidosoma africanum* Jacoby, vit sur *Clerodendrum capitatum*, *Pseudomela murrayi* Baly, sur diverses espèces de *Clerodendrum*, au Kenya et au moins deux Alticinae : *Argopistes hargreavesi* Bryant et *Cladocera uniformis* Jacoby également au Kenya. N'oublions pas aussi que quelques genres de Chrysomelinae asiatiques, tels les *Phola*, sont strictement inféodés aux *Vitex* (Verbenaceae) et d'après DANG (1981), 2 Galerucinae *Hoplasoma unicolor* Ill., *H. longicornis* All., sur *Premna* et *Vitex*, un Eumolpinae, *Xanthonia coomani* Pic, sur *Callicarpa* et peut-être quelques Cassidinae (sur *Gmelina*).

Il n'y a pas que dans l'Ancien Monde que des Chrysomélides attaquent les Verbenaceae. Dans un article récent, VIRKKI (1980) mentionne un certain nombre d'Alticinae de Porto Rico, inféodés à diverses plantes de cette famille : *Clerodendrum aculeatum* (L.), *Aegiphila marticinensis* Jacquemin, *Phyla nodiflora* (L.), *Stachytarpheta jamaicensis* (L.), la dernière espèce devenue cosmopolite. Les cinq Altises mentionnés semblent assez spécifiques.

Sur le *Clerodendrum fragrans*, en forêt de Cuc Phuong, au Vietnam, les Coléoptères suivants ont été identifiés (Dr Cox, British Museum) :

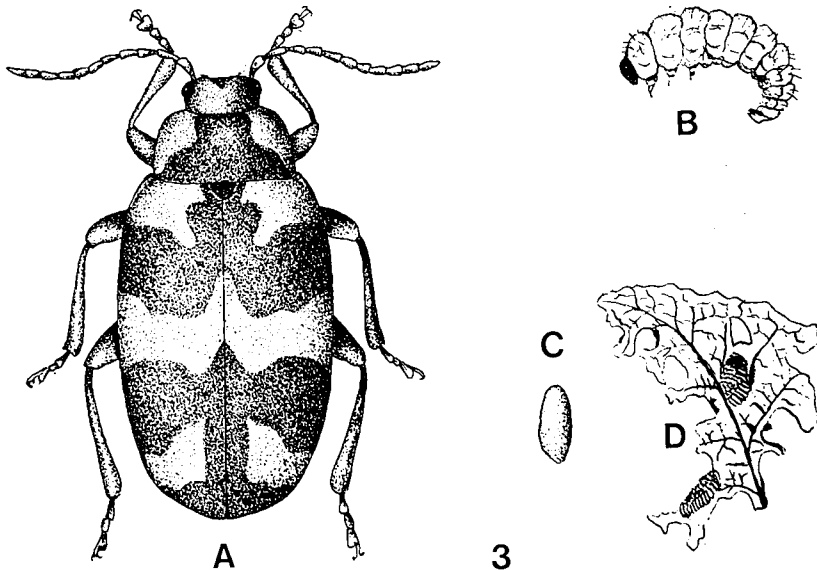


Fig. 3 — *Phyllocharris undulata* (Linné). A : Adulte ( $\times 7,5$ ) ; B : Larve très schématisée, 3<sup>e</sup> stade ( $\times 1,5$ ) ; C : Œuf ( $\times 7$ ) ; D : Ponte sur feuille.

La nymphose a lieu dans le sol.

CHRYSOMELIDAE

Alticinae

*Sebaethe lusca* (Fabricius)

*Sebaethe*, 3 spp. indéterminées ;

*Hyphasis* sp. apud *parvula* Jacoby ; *Hyphasis* sp.

*Luperomorpha* sp., probablement *albofasciata* Duvivier ; *Altica foveicollis* (Jacoby) ; *Nisotra* sp.

Pour les deux dernières espèces, la relation trophique semble accidentelle.

Cassidinae

*Aspidomorpha furcata* (Thunberg)

Galerucinae

*Hoplasomoides egena* (Weise) ; *Monolepta* sp.

Chrysomelinae

*Phyllocharis undulata* (Linné)

Eumolpinae

*Cleorina* sp. ? *dohertyi* Jacoby ; *Colaspoides* sp. apud *fulvipes* Lef.

ELATERIDAE

? *Agriotus* sp.

Les Curculionidae de *Clerodendrum* semblent tous nouveaux. Ils ont été identifiés par R. T. THOMPSON.

Ce sont :

*Tanymecinae*

? *Burmotragus* sp.

*Otiorhynchinae-Cyphicerini*

Genus sp. indéterminé

*Alcidodinae*

*Alcidodes* sp.

*Baridinae*

*Acythopeus* sp., 3 genera sp. indéterminés

*Erihyninae*

*Imerodes* sp.

*Rhynchophorinae*

*Aplotes* sp.

*Phalacridae*

*Phalacrus* sp.

Notons que les *Agriotus* nectariphages ont été souvent rencontrés sur *Clerodendrum* quémendant la miellée des fourmis. Ce n'est pas la première fois que l'on rencontre des Elatérides disputant les nectaires extra-floraux aux fourmis. Francis DARWIN (1877) décrit pour la première fois des nectaires sur un Cryptogame Vasculaire, la fougère *Pteris aquilina*, à la base des frondes jeunes et la visite de diverses *Myrmica* et d'Elatérides.

Les Elatérides disparaissent en été, ainsi que la plupart des Alticinae. Les *Phyllocharis* et les Galérucines sont abondantes toute l'année, la plante présentant tous les états de développement en même temps. Les infections à champignons sont cependant inexistantes en été.

Tous ces Coléoptères phyllophages s'attaquent aux feuilles et seul l'*Hoplasomoides* attaquait volontiers les pétales de l'inflorescence comme le font communément les *Aulacophora* des Cucurbitacées. Les larves jaunes du *Phyllocharis*, très communes ont été décrites par MEDVEDEV (1979), et attaquent

voracement les feuilles. Elles sont actives le jour seulement. Les œufs, jaune-orangé, sont déposés en paquets sous les feuilles. La nymphose a lieu en terre.

Nous avons obtenu la nymphe qui est assez grosse (4×8 mm) et entièrement jaunâtre. La larve avait déjà été figurée par KALSHOVEN en 1954 (1981) avant l'article de MEDVEDEV. Cet auteur mentionne que cette larve est grégaire, constitue un excellent test pour les insecticides à Java et les œufs sont attaqués fréquemment par un Hyménoptère parasite.

A citer parmi les prédateurs de nombreuses araignées sur l'inflorescence. Les cochenilles sont surtout communes autour des bractées et sont exploitées secondairement par les fourmis. Des parasites Hyménoptères nombreux attendent leur proie ou sucent le nectar des fleurs. Ils jouent également un rôle modeste dans la pollinisation de la fleur.

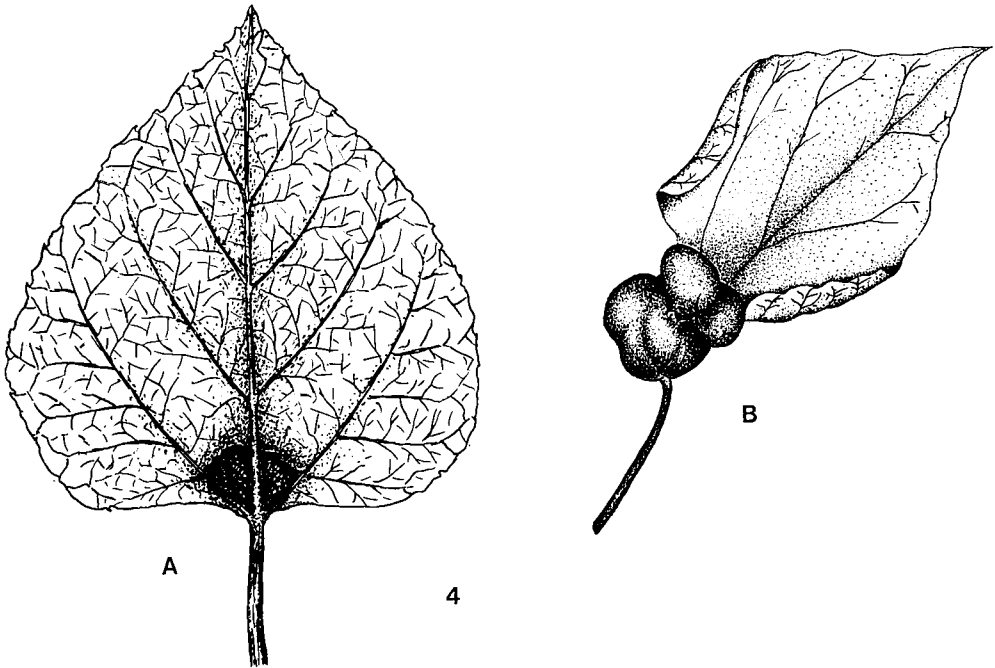


Fig. 4 — Feuilles de *Clerodendrum fragrans*.

A : Poches protégeant les pseudo-nectaires du limbe (face inférieure) ;  
B : Galles sur le pétiole.

Comme les cochenilles et parfois les pucerons sont nombreux près des bractées, un certain nombre de Coccinelles figurant aussi parmi les prédateurs.

De temps en temps de très rares papillons de jour se posent sur l'inflorescence, ce sont des *Cyrestis* (Nymphalidae), des Pieridae. Ils semblent peut attirés par cette fleur, déjà largement exploitée. Les *Culex* ne sont présents que la nuit quand les fourmis et les araignées sont inactives. Les *Phyllocharis* sont très localisés. Ils volent bien et présentent l'immobilisation réflexe. Les Galéruçines s'envolent immédiatement et les Alticinae s'échappent par le saut

ou l'envol instantané. Il est certain que la couleur vive des *Phyllocharis* les protège mieux, vu la toxicité de leur hémolymphe (couleur aposématique) que l'immobilisation réflexe, d'ailleurs longue à se déclencher. Les larves de *Phyllocharis* se détachent difficilement, leur protection semblant assurée par les sécrétions. Elles aussi sont indifférentes aux fourmis.

Parmi les floricoles, il y a de gros Cétonides bleus, et parfois de gros Galérucoïdes et quelques Elatérides indéterminés.

A noter les énormes galles qui sont fréquentes sur les *Clerodendrum* en général et sur *C. fragrans* en particulier. Ces galles se rencontrent sur tiges, pétioles, sur feuilles, notamment sur les nervures. Elles ont été également observées sur les *Clerodendrum* myrmécophytes du Congo par BEQUAERT (1921) et interprétées par l'auteur comme étant causées par des Tingides, ce qui est vrai, et habitées ensuite par les fourmis (Cf. ante), ce qui est faux.

Autour des glandes pétiolaires de *C. fragrans* se tiennent de nombreux petits acariens qui semblent parfois boire au nectar et vivre parmi les poils du limbe, d'où le côté « acarophyte » aussi de ce *Clerodendrum*. En tout cas, nous avons rarement vu des chenilles sur cette plante et cela semble confirmer la thèse « protectionniste » de BENTLEY (1977), qui écrit que les fourmis rendent la plante peu sûre aux larves de Lépidoptères. La seule chenille aperçue est une chenille jaune urticante et, semble-t-il, rarissime sur une plante sans fourmis.

#### IV. — LES FOURMIS.

De nombreuses fourmis fréquentent les *C. fragrans* et rarement une espèce possède l'exclusivité de la plante. Par exemple, lors d'une première visite à la forêt du Cuc Phuong, en juillet 81, les fourmis suivantes ont été ramassées sur plusieurs plantes (R. W. TAYLOR det.) :

*Myrmicinae* :

*Pheidole* sp., *Crematogaster* sp.

*Formicinae* :

*Paratrechina* sp., *Camponotus* sp., *Polyrhachis* sp.

Ces fourmis étaient mélangées et apparemment faisaient bon ménage. Ce n'est que lorsque les tiges sont creuses que certains *Clerodendrum* ont l'exclusivité d'une espèce. Cependant, en clairière de forêt, lors d'une seconde visite en avril 1982, j'ai trouvé quelques pieds où une seule espèce de fourmi se tenait par groupes d'une trentaine dans l'inflorescence entre les calices et les tiges, accompagnées d'une reine unique. (*Dolichoderus* sp.). Cette fourmi est aussi commune dans les nids aériens de *Mussaenda* (Rubiaceae).

Comme les tiges de ces *Clerodendrum* sont pleines, les fourmis ne s'établissent jamais à l'intérieur. Des orifices préformés n'apparaissent pas sur la tige, comme sur les véritables *Clerodendrum* myrmécophytes, où les fourmis creusent la moelle ou s'établissent dans les orifices déjà vacants. Seules des poches artificielles sont bâties en été par les fourmis pour couvrir les glandes sécrétrices de chaque côté du limbe, à sa base.

Cette faune de fourmis varie en fonction de la répartition de la plante, mais la plus grande densité de *Clerodendrum* et, partant de fourmis, est en clairière de forêt. Au mois d'avril 82, j'ai capturé d'autres espèces de fourmis identifiées par TAYLOR sur un certain nombre de pieds toujours dans la forêt du Cuc Phuong : *Crematogaster* sp., *Pristomyrmex pungens* May., *Myrmecaria* sp. (*Myrmicinae*), *Oecophylla smaragdina* (Fabricius), *Camponotus* spp. (3 espèces différentes) (*Formicinae*).

A la Pagode des parfums, au Nord Vietnam en basse altitude c'était la fourmi *Pristomyrmex pungens* Mayr. (Myrmicinae) qui colonisait seule les pieds de *C. fragrans*.

Il m'est arrivé de transporter des pieds dans la région d'Hanoi et dans mon propre jardin. Ces pieds « défaunés » sont immédiatement colonisés par la fourmi locale. Naturellement, dans Hanoi, c'est la fourmi *Tapinoma minutum* Mayr. (Dolichoderinae) qui est la plus fréquente sur cette plante.

Le même phénomène se produit aussitôt pour les Rubiacées myrmécophytes du genre *Hydnophytum*. Les fourmis sont toujours attirées par la nourriture sucrée ou protéinique et éventuellement par un logement vacant offert comme dans le cas des plantes à domaties.

Toutes les fourmis ne colonisent pas les *Clerodendrum*. C'est ainsi que de grandes fourmis noires sont abondantes sur le sol, mais ne vont jamais à la recherche des nectaires de la Verbénacée (*Leptogenys* sp., Ponerinae). Par contre, les Oecophylles la fréquentent.

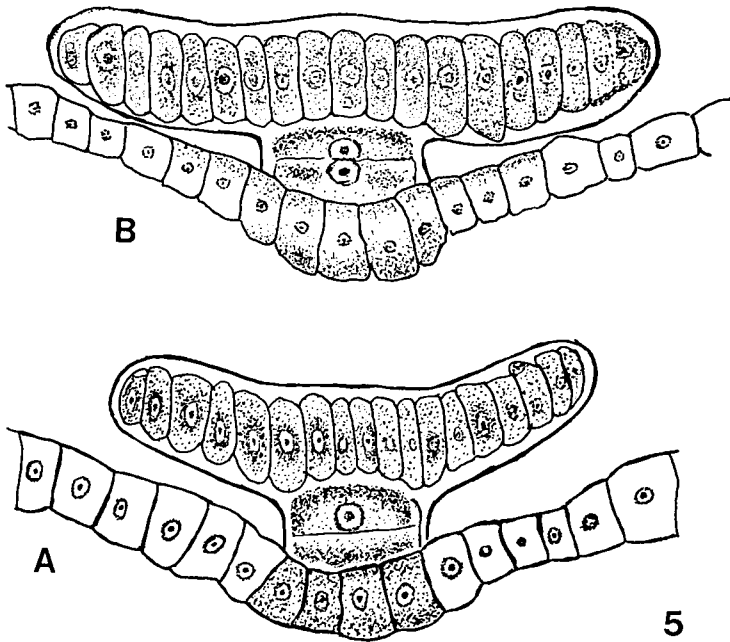


Fig. 5 — Feuille de *Clerodendrum aculeatum* Linné montrant un pseudo-nectaire pleinement développé sur l'épiderme inférieur près de la nervure médiane avec un large pédoncule bicellulaire (d'après CHAVAN et DESHMUKH, 1964).

## V. — CONCLUSION.

Comme l'écrit SCHNELL (1970) « il existe des cas où les structures utilisées par les fourmis sont peu accentuées, mais peuvent être complétées par des

constructions édifiées par celles-ci ». SCHNELL cite le cas de *Gardenia imperialis*, Rubiacée africaine. C'est le cas aussi des *Clerodendrum fragrans* où les fourmis édifient des constructions en terre et débris organiques et protègent ainsi les glandes foliaires du soleil et de la dessiccation. J'ai proposé le nom d'hémimyrécophytes pour de telles plantes. Il est évident que si un repli basal du limbe ou une structure naturelle creuse apparaissaient, ils seraient aussitôt colonisés par ces fourmis et c'est, peut-être, par le jeu de telles préadaptations, que les plantes à fourmis ont évolué. Le bénéfice mutuel, autrefois mis en doute est certain : d'un côté logement et nourriture, de l'autre défense, nettoyage des adventices, fourniture d'azote et pollinisation. Ceci pour les myrmécophytes vraies. Dans le cas des plantes à nectaires extra-floraux le bénéfice est parfois moins évident, mais il semble exister, ne serait-ce que pour compenser cette perte d'énergie que constitue cet écoulement continu de sucres et d'eau.

SCHNELL (1970) a classé les plantes à fourmis en plantes *myrmécotrophiques* (offrant de la nourriture), les plantes *myrmécodominiques* (offrant un abri) et les plantes *myrmécoxéniques* (offrant à la fois gîte et nourriture).

Une classification plus complète est celle de VAN DER PIJL (1955) qui a divisé les cas de myrmécophytisme en : 1) *myrmécophilie* ou pollinisation des fleurs par les fourmis ; 2) *myrmécotrophie* ou nourriture fournie aux fourmis (nectaires extra-floraux ou corpuscules) ; 3) *myrmécodomie* ou fourniture d'un logement ; 4) *myrmécophylaxie* ou protection de la plante par les fourmis ; 5) *myrmécophobie* ou effet repoussant pour les fourmis ; 6) *myrmécochorie* ou dispersion des graines par les fourmis. Dans le cas considéré ici, le *Clerodendrum fragrans* appartient à la catégorie 2 et 4. Le vrai myrmécophyte généralement fournit nourriture et logement et reçoit de l'insecte azote, défense, dispersion des fruits, parfois aussi pollinisation.

Il faut sans doute voir en le genre *Clerodendrum* une myrmécophilie latente qui n'a guère atteint son apogée qu'avec deux espèces indomalaises et quatre ou cinq espèces africaines à domaties. Tous les degrés existent à l'intérieur du genre, outre le non-myrmécophile, l'hémimyrécophyte et le myrmécophyte vrai en passant aussi par les relations avec les cochenilles chez les non-producteurs de nectar.

En conclusion, le système de ce que VAN DER PIJL (1955) appelle « ant patrol » semble le plus souvent positif en protégeant la plante des phytophages, en la nettoyant de ses parasites fongiques et en élaguant les lianes et les épiphytes, mais il y a des exceptions : des fourmis peu agressives, des phytophages tolérés ou protégés. On ne peut généraliser, mais disons que les dépenses énergétiques de la plante sont nettement compensées et que le bilan final semble positif pour les deux et que le terme de symbiose n'est pas excessif.

#### REMERCIEMENTS

Les naturalistes qui vivent et travaillent sur le terrain sont toujours handicapés par les questions de systématique. Ce problème est particulièrement aigu au Vietnam où les Collections locales sont difficilement accessibles aux visiteurs.

Je tiens donc à remercier tout particulièrement ceux qui nous ont aidés dans les déterminations d'insectes de la biocénose de *C. fragrans* : MM. R. W. TAYLOR, Canberra, Australie pour les fourmis, R. D. POPE, R. T. THOMPSON et M. COX du British Museum pour les Coléoptères, ainsi que Mr Richard A. HUMBER, mycologiste qui a identifié les champignons parasites des Chrysomélides.

Sans leur aide, il nous eut été impossible de nommer beaucoup d'espèces, dont certaines sont encore probablement non encore décrites spécifiquement.

Adresse permanente : 67, boulevard Soult, 75012 Paris, France.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BECCARI O. — Piante ospitatrici ossia piante formicarie della Malesia o delle Papuasie. *Malesia, Firenze*, 2 : 340 pp., 1884.
- BENTLEY B.L. — Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community : Interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology*, 57 : 815-820, 1976.
- BENTLEY B.L. — The protective function of Ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). *J. Ecol.*, 65 : 27-38, 1977.
- BENTLEY B.L. — Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8 : 407-427, 1977.
- BENTLEY B.L. & T. ELIAS. — The Biology of Nectaries. *Columbia Univ. Press., New York*, 259 pp., 1983.
- BEQUAERT J. — Ants in their diverse relations to the Plant World. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 45 : 333-621, 1922.
- BLATTER E. — Myrmecosymbiosis in the Indo-Malayan Flora. *J. Indian Bot. Soc.*, 7 : 176-185, 1928.
- BOHMKER H. — Beitrage zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien. *Beih. Bot. Zentralbl.*, 33 : 169-247, 1917.
- BUCKLEY R.C. — Ant -plant interactions in Australia. *Junk publish. The Hague*. 162 pp., 1982.
- BURCK W. — Beitrage zur Kenntnis des myrmecophilen Pflanzen und der Bedeutung der extranuptialen Nektarien. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, 10 : 75-144, 1891.
- CARROL C.R. & D.H. JANZEN. — Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4 : 231-257, 1973.
- CHAVAN A.R. & Y.S. DESHMUKH. — Studies in organogeny and ontogeny IV, a study of the floral organogeny and ontogeny of extrafloral nectaries in the genus *Clerodendron*. *J. Maharaja Sayagira Univ. Baroda*, 13 : 27-27, 1964.
- CUSSET G. — Les nectaires extrafloraux et la valeur de la feuille des Passifloracées. *Rev. Gén. Bot.*, 72 : 145-216, 1965.
- DAMPERT K. — The social biology of Ants. *Pitman, London*, 298 pp., 1978.
- DANG Thi Dap. — Coleoptera Chrysomelidae of Vietnam. *Ac. Sc. U.R.S.S., Moscow*, 288 pp., 1981 (en russe).
- DARWIN F. — On the glandular bodies on *Acacia sphaerocephala* and *Cecropia peltata* serving as food for ants. With an appendix on the nectar glands of the common brake fern, *Pteris aquilina*. *Journ. Linn. Soc. Botany*, 15 : 398-409, 1877.
- DELPINO F. — Funzione Mirmecofila. *Mem. Ac. Sc. Ist. Bologna*, 4 (7) : 618-626, 1887.
- DOP P. — Verbenacées in LECOMTE. Flore générale de l'Indochine, 4 (7). Paris, Masson : 857-858, 1935.
- EASTOP V.F. — Coevolution of Plants and Insects. in FOREY, *The Evolving Biosphere*, London, 14 : 179-190, 1980.
- ESCHERICH K. — Zwei Beitrage zum Kapitel « Ameisen und Pflanzen ». *Biol. Centralblatt.*, 31 : 44-51, 1911.
- GERSON U. — The associations between Pteridophytes and Arthropods. *Fern. Gaz.*, 12 (1) : 29-45, 1979.
- HEIM Dr. — The Biologic relations between plants and ants. *Ann. Rep. Smith. Ins. Washington* : 411-455, 1898.
- HENDERSON M.R. — Malayan Wild Flowers. *Kuala Lumpur*, 1 : 478 pp., 1974.
- Ho Pham Hoang. — Illustrated Flora of South Vietnam. *Saigon*, 2 : 1 139 pp., 1972.
- HOCKING B. — Ant-Plant mutualism : Evolution and Energy. in GILBERT & RAVEN, *Coevolution of Insects & Plants* : 78-89, 1975.
- INOUE D.W. & O.R. TAYLOR. — A temperate region Plant-Ant-seed predator system : Consequences of extra floral nectar secretion by *Helianthella quinquinervis*. *Ecology*, 60 (1) : 1-7, 1979.
- JANZEN D.H. — Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20 : 249-275, 1966.
- JANZEN D.H. — Allelopathy by myrmecophytes : the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology*, 50 : 147-153, 1969.

- JANZEN D.H. — Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rain forest. *Ecology*, 53 : 885-892, 1972.
- JOLIVET P. — Les Plantes Myrmécophiles du Sud-Est Asiatique. *Cahiers du Pacifique*, 17 : 41-69, 1973.
- KALSHOVEN L.G. — The pests of crops in Indonesia : *Jakarta*, 701 pp., 1981 (first edition 1954).
- KEELER K.H. — The extrafloral nectaries of *Ipomoea carnea* (Convolvulaceae) *American J. Botany*, 64 : 1182-1188, 1977.
- KLEINFELDT S.E. — Ants-gardens : the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology*, 59 (3) : 449-456, 1978.
- LAWTON J.H. — Host Plant influences on Insect diversity : The effects of space and time. in *Diversity of Insect Faunas R.E.S.*, London, 7 : 105-125, 1978.
- MEDVEDEV L.N. & Yu M. ZAITZEV. — Larvae of Leaf Beetles (Col. Chrys.) of Vietnam. *Zool. Zh.*, 58 (8) : 1157-1167, 1979.
- MESSIA F.J. — Plant Protection as a Consequence of an Ant-Membracid mutualism : Interaction on Goldenrod (*Solidago* sp.). *Ecology*, 62 (6) : 1433-1440, 1981.
- O'DOWD D.J. — Foliar nectar Production and Ant Activity on a Neotropical tree : *Ochroma pyramidale*. *Oecologia* (Berl.), 43 : 233-248, 1979.
- O'DOWD D.J. — Pearl bodies of a neotropical tree, *Ochroma pyramidale*. Ecological implications. *Amer. J. Bot.*, 67 (4) : 543-549, 1980.
- PENZING O. — Ueber die Perldrusen des Weinstockes und anderen Pflanzen. *Atti Congr. Bot. Intern.* (Genoa) : 237-245, 1892.
- PETELOT A. — Les Plantes Médicinales du Cambodge, du Laos et du Vietnam. *Hanoi*, 2 : 284 pp., 1953.
- RICKSON F.R. — Developmental aspects of the shoot apex, leaf, and Beltian bodies of *Acacia cornigera*. *Amer. J. Bot.*, 56 (2) : 195-200, 1969.
- RICKSON F.R. — Glycogen Plastids in Mullerian Body Cells of *Cecropia peltata*. A higher Green Plant. *Science*, 173 : 344-347, 1971.
- RICKSON F.R. — Developmental anatomy and ultrastructure of the ant-food bodies (Becarian bodies) of *Macaranga triloba* and *M. hypoleuca* (Euphorbiaceae). *Amer. J. Bot.*, 67 (3) : 285-292, 1980.
- ROUPPERT C. — Observations sur les perlules de diverses espèces de phanérogames. *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris*, 32 : 102-107, 1926.
- SCHEMSKE D.W. — The Evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae) : an experimental analysis of ant protection. *J. of Ecology*, 68 : 959-967, 1980.
- SCHNELL R. — Sur une galle foliaire d'un *Wendlandia* (Rubiaceae) du Cambodge en rapport avec la question des domaties. *Journ. Agric. Trop. Bot. Appl.*, 7 (1) : 539-559, 1960.
- SCHNELL R. — Le Problème des Acarodomaties. *Marcellia*, 31 (2) : 95-107, 1963.
- SCHNELL R. & al. — Contribution à l'étude des glandes extraflorales chez quelques groupes de plantes tropicales. *Rev. Gen. Botanique*, 70 : 269-342, 1963.
- SCHNELL R. — Remarques morphologiques sur les « myrmécophytes ». *Mem. Soc. Bot. Fr.*, 121-132, 1966.
- SCHNELL R. & F. GROUT DE BEAUFORT. — Contribution à l'étude des Plantes à Myrmécodomaties de l'Afrique Intertropicale. *Mem. I.F.A.N. Dakar.*, 75 : 1-66, 1966.
- SCHNELL R. — Contribution à l'étude des genres guyanoamazoniens *Tococa* Aubl. et *Maieta* Aubl. (Melastomaceae) et de leurs poches foliaires. *Adansonia*, 6 (4) : 525-532, 1967.
- SCHNELL R. — Contribution à l'étude des Acarodomaties. La question des aisselles de nervures. *Rev. Gen. Botanique*, 75 : 5-64, 1968.
- SCHNELL R. — Introduction à la Phytogéographie des Pays tropicaux. Vol. 1. Les Flores. Les Structures. *Gauthier Villars* ed. Paris, 500 pp., 1970.
- SCHEMSKE D.W. — The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae) : an experimental analysis of ant protection. *J. Ecol.*, 68 (3) : 959-967, 1980.
- SHERBROOKE W.C. & J.C. SHEERENS. — Ant-visited extrafloral (calyx and foliar) nectaries and nectar sugars of *Erythrina flabelliformis* Kearney in Arizona. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 66 : 472-481, 1979.
- TILMAN D. — Cherries, ants and tent caterpillars : timing of nectar production in relation to susceptibility of caterpillars to ant predation. *Ecology*, 59 : 686-692, 1978.
- UPHOF J.C.T. — Ecological relations of Plants with Ants and termites. *Bot. Rev.*, 8 (9) : 563-598, 1942.

- VAN DER PIJL L. — Some remarks on Myrmecophytes. *Phytomorphology*, 5 (2-3) : 190-200, 1955.
- VIRKKI N. — Fleabeetles, especially *Oedionychina*, of a Puerto Rican Marshland in 1969-72. *J. Agric. Univ. Puerto Rico*, 64 (1) : 63-92-, 1980.
- WHEELER W. M. — Studies of Neotropical Ants. *Bull. Museum Comp. Zoology*, 90 (1) : 93-94, 1942.
- WILDEMAN E. de — *Clerodendron* à tiges fistuleuses. *C.R. Soc. Belge Biol.*, 72 : 582-584, 1920.
- WYATT R. — The impact of nectar-robbing ants on the pollination system of *Asclepias curassavica*. *Bull. Torrey Bot. Club.*, 107 (1) : 24-28, 1980.

**DESCRIPTIONS ET MISES AU POINT CONCERNANT  
QUELQUES MORIMOPSINI ET PARMENINI SUD-AFRICAINS  
(Coleoptera Cerambycidae Lamiinae)**

par S. BREUNING et P. TÉOCCHI.

Résumé. — Dans cette note, un genre est créé, 2 espèces nouvelles sont décrites tandis qu'une troisième, qui jusqu'ici était considérée comme une variété, est élevée au rang d'espèce.

Parmi un lot de Lamiaires indéterminés que le Dr. ENDRÖDY-YOUNGA, du musée de Pretoria, nous a fait parvenir pour identification, nous avons trouvé quelques espèces inédites qui font l'objet des diagnoses ou mises au point qui suivent.

***Stenauxa fasciata* nov.**

Proche d'*exigua* Auriv., mais plus fort, moins élancé. L'avant-corps très finement chagriné-ridé (lisse sur *exigua*). Les antennes, plus courtes, n'atteignent que le milieu de l'élytre (les 2/3 sur *exigua*), la longueur du scape n'égale que 2 fois 1/2 son plus grand diamètre (3 fois 1/2 sur *exigua*), troisième un peu plus long que le quatrième, lequel est un peu plus étendu que le cinquième ; les articles suivants — dont la longueur n'égale que 2 fois pour les premiers, à une fois 1/2 pour les derniers leur plus grand diamètre — décroissent progressivement. Lobes oculaires petits, complètement séparés, l'espace compris entre eux est lisse et brillant ; les inférieurs, un peu plus larges que hauts, n'égalent qu'un peu plus de la moitié de la hauteur des joues\* ; l'espace compris entre les lobes oculaires supérieurs équivaut à au moins 4 fois la largeur de l'un d'eux. Pronotum plus fortement bombé que sur *exigua*. Elytres imponctués (ponctués sur *exigua*), les soies élytrales nettement plus courtes que la largeur des tibias postérieurs à leur apex (un peu plus longues sur *exigua*).

Corps noir ou noirâtre et parsemé de soies blanches. Antennes rougâtres, l'apex des articles rembruni. Pattes noirâtres. Elytres ornés d'une fascie transversale prémédiane composée de poils écailleux blanchâtres ; les soies dressées blanches. Côtés du métasternum revêtus de poils écailleux blancs. assez longs.

Longueur : 3,5 à 4 mm ; largeur : 1,15 à 1,30 mm.

\* Comme sur *exigua* contrairement à ce qui est mentionné dans la révision des *Parmenini* parue dans *Longicornia* I, 1950, p. 154, dans laquelle l'un de nous écrit : « yeux finement facettés, subdivisés », et plus loin : « lobes inférieurs des yeux aussi longs que les joues ».