

BULLETIN MENSUEL

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

FONDÉE EN 1822

RECONNUE D'UTILITE PUBLIQUE PAR DECRET DU 9 AOUT 1937
des SOCIETES BOTANIQUES 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 :

TARIF 1988	Membre actif :		Membre scolaire	
	Non abonné au bulletin	Abonné au bulletin	Non abonné au bulletin	Abonné au bulletin
Cotisations	120 F	60 F	60 F	35 F
Abonnement au bulletin	—	80 F	—	40 F
Total	120 F	140 F	60 F	75 F

Changement d'adresse, inscription ou réintégration en sus : 12 F

Abonnement France : 140 F

Abonnement Etranger : 180 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.

PARTIE SCIENTIFIQUE

REMARQUES SUR LA BIOCEÑOSE DES *CECROPIA* (CECROPIACEAE). BIOLOGIE DES *COELOMERA* CHEVROLAT AVEC LA DESCRIPTION D'UNE NOUVELLE ESPECE DU BRÉSIL (COLEOPTERA CHRYSOMELIDAE GALERUCINAE)

par Pierre JOLIVET.

Remarks on the Biocenosis of *Cecropia* (Cecropiaceae). Biology of *Coelomera* Chevrolat with description of a new species from Brazil (Coleoptera Chrysomelidae Galerucinae)

Résumé. — Outre des généralités sur la biocénose des *Cecropia* à fourmis, l'association des *Coelomera* avec ces *Cecropia* est décrite ici, mais de nombreux points restent obscurs notamment la biologie des *Coelomera* associés aux *Cecropia* myrmécophobes. *Coelomera helenae* est décrit de *Cecropia hololeuca* Miquel de la région de Viçosa, MG Brésil.

Summary. — After a study of the biocenosis of myrmecophytic *Cecropia*, the association between *Coelomera* and the *Cecropia*, parasol trees of the neotropics, is described below. Several points remain still obscure, for instance the behavior of the *Coelomera* associated with the myrmecophobic *Cecropia*. *Coelomera helenae* is described from *Cecropia hololeuca* Miquel from Minas Gerais, Brazil.

Le genre *Coelomera* a été décrit en 1837 par CHEVROLAT. Actuellement, 33 espèces sont connues. Avec une sous-espèce et la nouvelle espèce décrite ici, cela fait 35 taxa connus. Il y en a probablement beaucoup plus. Ce genre de Galérucine est très particulier par la morphologie et la biologie et son association exclusive avec les *Cecropia* (anciennement Urticaceae ou Moraceae, actuellement Cecropiaceae) (BERG, 1978) et partielle avec les fourmis *Azteca*.

Un séjour de trois mois au Brésil début 1986 dans le Minas Gerais (Université de Viçosa) m'a permis de réétudier certains aspects des relations *Coelomera* / *Cecropia*. D'autre part, les belles observations de Jose Cardoso de ANDRADE dans la région de Rio (1979-1984) ont apporté les premières précisions sur les associations de *Cecropia lyratiloba* Miquel var. *nana* dans la région de Rio avec d'une part *Coelomera ruficornis* Baly et d'autre part *Azteca alfari* Emery. Il est absolument nécessaire de résumer le problème des *Cecropia* et de leurs fourmis avant d'aborder celui des *Coelomera* et de leurs étonnantes adaptations.

1. — LES *Cecropia*.

GÉNÉRALITÉS SUR LA PLANTE ET LA MYRMÉCOPHILIE.

Les premières observations du Galérucine *Coelomera* sur *Cecropia* datent probablement de MOREIRA (1918), puis de COSTA-LIMA (1936). Par contre, l'arbre a fait l'objet d'études nombreuses auparavant tant pour sa myrmécophilie que par ses particularités biologiques.

Les *Cecropia* comprennent approximativement 106 espèces décrites dans la région néotropicale. Ce sont des arbres candélabrifformes qui sont ramifiés à 5 ou 6 m de hauteur. Récemment, les espèces d'Amazonie ont été révisées par BERG (1978) et celles du Brésil, de Guyane (Surinam) ont été étudiées dans diverses flores. Les *Cecropia* appelés couramment Embauba, Trumpet

Tree ou Bois Canot sont des arbres creux de la repousse secondaire (généralement) de la forêt tropicale ou subtropicale. Ce sont des arbres de croissance rapide qui possèdent un bois léger. L'inflorescence (spadix) est un cyme très complexe et l'arbre est dioïque. Le spadix est enclos dans un spathe (bractée modifiée) avant l'anthèse. Dans certains cas, certaines espèces dont *C. palmata* Willdenow sont diclines monoïques. Le nom *local* « embauba » provient du dialecte tupi et signifie « arbre creux ».

Remarquons que les jeunes arbres n'ont que quelques grandes feuilles et ne produisent pas de branches latérales pendant plusieurs années de sorte que les dommages aux feuilles sont faciles à estimer au début. Plus tard quand les arbres atteignent de très grandes tailles, il est bien difficile de faire une évaluation.

Dès leur plus jeune âge, les *Cecropia* se peuplent de fourmis mais au début les reines sont nombreuses, une par entre-nœud. Les tiges creuses d'une grande majorité d'espèces sont habitées par des fourmis féroces, les *Azteca*, qui sortent soudainement dès que l'arbre est effleuré et attaquent l'envahisseur. Comme je le rappelais ailleurs (P. JOLIVET, 1986), la myrmécophilie est réelle et on peut parler, comme pour certains *Acacia* américains, de véritable symbiose. Les fourmis certainement protègent la plante contre certains défoliateurs, notamment les *Atta*, en tolèrent certains autres pour de multiples raisons (autohémorrhée, toxicité, sécrétions diverses attirantes ou repoussantes). D'autres animaux (chauves-souris, une quinzaine d'oiseaux, des singes, des opossums, un paresseux, etc.) sont également tolérés sans qu'on en sache la raison précise. Ils consomment les feuilles ou les inflorescences. Un autre service très probable rendu par les fourmis mais qui est encore à vérifier est la fourniture d'azote à la plante via les excreta et les cadavres accumulés dans les entre-nœuds. Il y a eu très peu d'expériences de tentées sur les plantes à tiges creuses, mais ailleurs le bilan a toujours été considéré comme positif. STARK (1970) écrit que le bois des *Cecropia* à fourmis contient plus d'azote, de phosphore et de calcium que le bois des *Cecropia* myrmécophobes, suggérant ainsi l'enrichissement par les fourmis.

Les fourmis *Azteca*, comme l'a prouvé JANZEN (1969) élaguent les lianes envahissantes. Le processus est lent comme j'ai pu l'observer avec la Senhora Helena de MORAIS à Viçosa, M.G., mais le fait est réel quoiqu'assez inégal. Les extrémités des tiges mâchées sont très visibles et l'élagage commence sur des plantes très jeunes. De plus il semble que les fourmis utilisent leurs antibiotiques naturels pour protéger les trichilia contre les moisissures (BERG, 1978).

Les entre-nœuds des *Cecropia* à fourmis sont creux, la moelle cessant de croître rapidement et s'éliminant d'elle-même. Ils ne communiquent pas entre eux et ne communiquent pas naturellement avec l'extérieur. Plus tard les septa seront creusés par les fourmis. Il existe près du sommet de chaque entre-nœud une dépression où le tissu est plus mince et la membrane dépourvue de vaisseaux, de fibres et de sève. C'est le prostoma que la reine d'*Azteca* après la fécondation creusera et qui deviendra le stoma. Ceci évidemment dans le cas d'un *Cecropia* à fourmis. Il ne semble pas d'ailleurs y avoir d'autres fourmis que les *Azteca* à percer le prostoma, bien que d'autres fourmis puissent occuper les entre-nœuds.

Chez les *Cecropia* sans fourmis qui sont généralement creux, il n'y a pas trace du prostoma et le tige y est partout dure, non perçable et surtout

partout pourvue de sève et de vaisseaux. La sève des *Cecropia* est claire et devient légèrement jaunâtre et laiteuse à la longue. Elle est amère au goût. La température est légèrement plus élevée à l'intérieur de la tige qu'à l'extérieur (ANDRADE, 1981).

Lorsque la reine pénètre dans l'entre-nœud après le percement du prostoma, elle y pond sur les parois verticales des entre-nœuds (ANDRADE, 1984) et les œufs éclosent et se développeront en ouvrières. Rappelons que la reine se nourrit du tissu qui bientôt prolifère (stomatome) et clôt rapidement l'ouverture de l'intérieur. Les premières ouvrières issues de la reine réouvriront bientôt le stoma. Les fourmis construisent de simples parois de carton à l'intérieur de la cavité où repose le couvain. Il n'y a pas de reines multiples ou de polycalie dans l'occupation d'un *Cecropia*. Une seule reine à la longue y subsistera qui coordonnera l'activité de la fourmilière sans doute par destruction de toutes les autres reines des autres entre-nœuds. Au début, en effet, chaque nœud disponible est occupé par une reine différente entourée de son couvain. Une seule subsistera finalement. Des Coccides et des Aphides sont entretenus par les fourmis dans les dépressions creusées dans les septa, bien qu'une autre source de nectar soit disponible sur les inflorescences femelles des *Cecropia*. Le nectar des inflorescences mâles n'est pas consommé par les fourmis. Des Aphides sont aussi quelquefois présents sur les feuilles et exploités par les fourmis.

La base du pétiole des *Cecropia* à fourmis est enflée et comporte un coussinet velouté, le trichilium, au milieu duquel poussent les corps nourriciers, structures pluricellulaires glanduliformes et blanchâtres, appelés corpuscules de Müller. Le remplacement en est rapide au fur et à mesure de sa consommation par les fourmis. La production des corpuscules, d'après ANDRADE (1981) peut se voir à l'œil nu et ne dure que quelques minutes. Une partie des corpuscules de Müller non consommés sont entreposés à l'intérieur de la tige immergés dans une substance gluante et à la portée des reines, des larves et des ouvrières. D'après BENSON, il s'agit de mixture consommable. Pour ANDRADE (1982), ces trichilia n'auraient d'autre fonction que de protéger les fleurs et leur nectar des fourmis et de les attirer ailleurs. Bien qu'actuellement la pollinisation des *Cecropia* soit principalement anémophile, elle dériverait certainement d'une ancienne pollinisation entomophile encore actuellement réalisée par les *Trigona*. Ces trichilia seraient en quelque sorte des sortes de nectar extra-floraux et jouent ce rôle pour l'araignée *Clubiona*, les Coléoptères *Coelomera*, *Epitragus* et même les oiseaux-mouches.

Au dessus du pétiole, aucun stipule n'est visible. Ceci pour tous les *Cecropia* à fourmis : *C. peltata* Linné, *C. adenopus* Martius, etc. La tige de ces *Cecropia* est poilue ainsi que le dessous des feuilles et procure une zone adhésive aux fourmis. Outre les corps de Müller parmi le trichilium, les *Cecropia* fournissent aux fourmis des perlules sur les jeunes feuilles, du nectar floral abondant surtout sur les inflorescences femelles et des tissus internes comestibles. C'est le mérite de ANDRADE (1981) d'avoir décrit cette source extra-animale de nectar car tous ses prédécesseurs sans exception, MÜLLER (1876), BELT (1888) etc. ne mentionnent que les coccides. SCHIMPER (1888), ULE (1900), DARWIN (1877), IHERING (1907) non plus n'avaient rien découvert de plus que les corps protéiniques, les coccides, et le parenchyme médullaire. Il est faux cependant de dire comme IHERING (1907) que les

Cecropia jeunes n'ont pas de fourmis. La colonisation tout au contraire s'établit rapidement et le trichilium se développe très tôt.

Les perlules sont riches en huile (RICKSON, 1976) et les corps de Müller contiennent des lipides, des protides et de l'amidon animal (glycogène) (RICKSON, 1971). Comme le souligne BENSON (1984), les corps de Müller imitent en tout point une proie animale pour les fourmis. Le caractère relicté des nectaires femelles et à un moindre taux mâle est intéressant. Ce nectar absolument nécessaire à la germination et à la fixation du pollen est encore utilisé par certains insectes. Chaque fleur produit une goutte de ce nectar. Le nectar des inflorescences mâles n'est pas utilisé, semble-t-il, par les fourmis. Les inflorescences des deux sexes ont une odeur pénétrante d'eau de javel.

A l'intérieur des cavités de la tige, BENSON mentionne également des épines courbes qui aident à l'accrochage des plateformes en carton construites par les fourmis et à la fixation des déchets sur les parois.

Par contre, chez les *Cecropia* sans fourmis ou myrmécophobes, tels le *C. hololeuca* Miquel ou Folha de Prata (feuilles d'argent), à feuilles blanches densément poilues et parcourues de poils arachnéens, le tronc et les pétioles sont bruns, lisses et recouverts de cire glissante qui théoriquement gêne les *Atta* et autres fourmis pour grimper. Les feuilles des jeunes spécimens sont vert foncé en-dessus et vert clair en-dessous. Seulement les spécimens âgés développent ces feuilles blanchâtres et poilues qui sont caractéristiques et ressemblent à une maladie fongique sous le soleil. Le bourgeon terminal de ces arbres est rougeâtre, mais la variation des *Cecropia* est grande et la taxonomie encore à démêler. Il n'y a pas d'*Azteca* ni de corps nourriciers sur ces plantes et pourtant ces arbres ne semblent guère plus dévorés que les *Cecropia* à fourmis. Outre le tronc glissant, il doit y avoir d'autres éléments qui protègent la plante, sans doute des substances toxiques analogues à celles produites par les *Acacia* sans fourmis. Ces substances, si elles existent, n'ont pas encore été étudiées. Un fait intéressant c'est que les *Cecropia* sans fourmis, tels *C. hololeuca*, *C. sciadophylla*, sensu Berg, ne possèdent pas de trichilia, ni de corps de Müller, mais un stipule au dessus du pétiole, absent chez les *Cecropia* à fourmis. J'ai pu le constater à maintes reprises au Brésil, à Belem, dans l'Amazone, près de Manaus, et dans le Minas Gerais.

BENSON (1984) mentionne certains *Pourouma* et *Coussapoa* (Cecropiaceae) comme étant myrmécophytes dans l'Amazone. Certains possèdent même des corps de Müller qui dans le cas de *Pourouma heterophylla* Martius sont internes et situés dans une poche enflée à la base du pétiole à l'intérieur des parois (domaties secondaires, sensu BENSON). On voit ainsi que la myrmécophilie est aussi diverse que les plantes et aboutit au même résultat dans des genres, voire des espèces différentes, avec des moyens différents. On ne peut y voir ainsi une unité d'évolution car la plante emploie des méthodes complètement dissemblables pour arriver au même but : la myrmécophilie. La myrmécophilie est certainement polyphylétique même à l'intérieur d'une famille.

Toutes les espèces de *Pourouma* ne sont cependant pas occupées par les fourmis, et à Viçosa, M.G., les *Pourouma* sp. de l'arboretum, espèces introduites, à tige pleine et poilue, manifestement dépourvues de trichilium, et de fourmis, possédaient un stipule au dessus du pétiole, comme *Cecropia*

hololeuca. La plante mal protégée était totalement recouverte d'Aleurodes et autres Homoptères et manifestement en fort piteux état. Normalement les fourmis des *Cecropia* élèvent bien des cochenilles à l'intérieur des cavités (*Lachnodiella cecropiae*, par exemple), mais celles-ci consomment la moelle et les dégâts intérieurs ne portent aucun préjudice à la plante.

En résumé, *Cecropia hololeuca* Miquel du Brésil oriental et *C. sciadophylla* Martius, sensu Berg, de l'Amazonie ont des tiges creuses, sans prostoma ni trichilia et ne sont pas habitées par les *Azteca*. *Cecropia monostachya* Berg, 1981 de l'Equateur a des caractéristiques différentes : il a de la moelle dans ses tiges pleines, de petits trichilia et n'est pas habité par les fourmis. D'après BERG (1981), ces caractères seraient primitifs pour *C. monostachya* qui serait ainsi sur la voie de la myrmécophilie, alors que les *Cecropia* des Caraïbes qui ont perdu leurs trichilia évolueraient vers la non-myrmécophilie, vu l'absence des fourmis *Azteca* sur les îles (JANZEN, 1973).

Il est évident que tous les auteurs récents confirment statistiquement l'efficacité des fourmis en défendant les *Cecropia*. Outre les travaux classiques de JANZEN (1969-1973), citons ceux de DOWNHOWER (1975), de SCHUPP (1981-1986) qui a étudié *Azteca constructor* sur *Cecropia obtusifolia* dans l'ouest de l'Equateur.

Lorsqu'on enlève artificiellement les fourmis, la croissance de l'arbre se réduit et les lianes l'envahissent. De même les fourmis semblent contrôler suffisamment les Coléoptères, mais sont inefficaces contre les Homoptères et les Diptères Cécidomyides. SCHUPP (1981) admet également que l'apport nutritif en provenance des fourmis (excreta et cadavres) joue un rôle non négligeable dans la croissance du *Cecropia*, les nitrates étant vraisemblablement assimilés directement par les parois des domaties. Il est probable qu'avant l'abattage des forêts, les *Cecropia* eussent été plus aptes à survivre sans fourmis (SCHUPP, 1981).

Finalement, la défense des *Cecropia* contre les *Atta* semble très efficace même pour les espèces myrmécophobes. Pour ces dernières, la défense est probablement chimique et physique. Il y a très peu d'observations d'*Atta* s'attaquant aux *Cecropia* et cela seulement en Amérique centrale¹. Quand aux défoliateurs autres que les fourmis, les dommages sont parfois très sérieux, surtout pour les espèces myrmécophobes. Comme l'a souligné BARNWELL (1967), qui a étudié les *Azteca alfari* sur *Cecropia peltata* et *C. obtusifolia* à Costa-Rica, normalement la fourmi reste sur la couronne des arbres en partie pour protéger les feuilles les plus tendres et les plus vulnérables. Ce sont aussi les feuilles qui contiennent les perlules.

Il semble que la majorité des *Cecropia* ont une pollinisation anémophile mais des traces de l'ancienne fertilisation entomophile subsistent encore aujourd'hui. C'est ainsi que BAIRD (1967) mentionne la guêpe *Polybia occidentalis* et une *Trigona* en Amérique centrale. ANDRADE (1981) cite *Trigona spinipes* (F.) comme apide pollinisateur accessoire au Brésil. TAKHTAJAN (1969) écrit citant HENSLow qu'« il n'y a guère de doute que toutes les Angiospermes anémophiles représentent une dégradation d'une ancienne entomophilie ». C'est aussi l'opinion de ANDRADE (1981) qui écrit que les *Cecropia* évoluèrent de l'entomophilie à l'anémophilie partielle et que les corpuscules de Müller

1. Un spécimen de *Cecropia palmata* Willdenow a été attaqué récemment en 1987 dans le Roraima (Maracca) par des *Atta*. L'attaque a duré 3 jours et l'arbre, complètement dévoré, a vu ses feuilles repousser rapidement (P. JOLIVET, *in litt.*).

servaient tels des nectaires extra-floraux à protéger les inflorescences contre les voleurs de nectar, surtout les fourmis.

La dispersion des fruits des *Cecropia* s'effectue de multiples façons, par les oiseaux, les poissons, certains mammifères, mais surtout les chauves-souris du genre *Artibeus*. En milieu urbain, la dispersion n'est que très imparfaitement effectuée et ce par les chauves-souris. Les insectes n'y ont aucune part. Quant à l'ichtyochorie dans l'Amazonie, elle est réalisée par de nombreux poissons qui absorbent les inflorescences mûres, qui ont, paraît-il, le goût de figue (GOTTSBERGER, 1970).

2. — LES FOURMIS ASSOCIÉES AUX *Cecropia*.

Dans son remarquable travail sur les *Cecropia* de la région de Rio de Janeiro, ANDRADE (1979-1984) a étudié tout particulièrement une variété littorale (var. *nana*) de *Cecropia lyratiloba* Miquel qui est toujours associée avec la fourmi *Azteca alfari* Emery ainsi que la biocénose de l'arbre. Ce qui s'applique à *C. lyratiloba* peut être exceptionnel et ne s'applique pas forcément aux autres *Cecropia* myrmécophiles, surtout en ce qui concerne la ponte des Galerucinae dans les entre-nœuds.

A Viçosa et dans tout le Minas Gerais, le *Cecropia adenopus* Martius s. lat. était occupé par l'*Azteca mülleri* alors que le *Cecropia hololeuca* également abondant n'avait évidemment pas de fourmis.

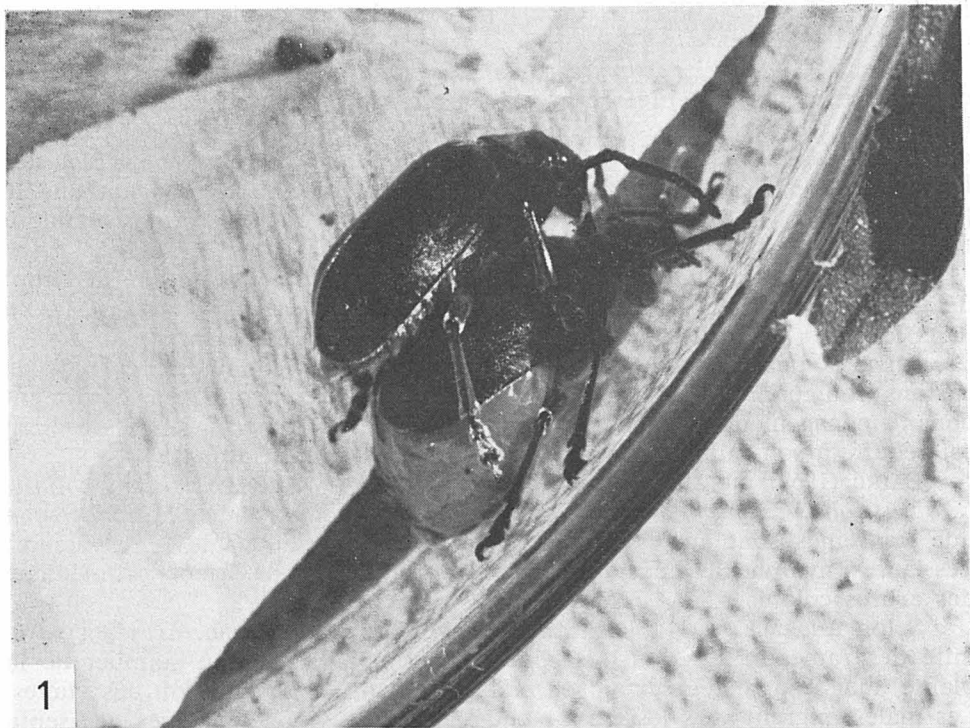
Il faut d'ailleurs remarquer la relative spécificité des fourmis obligatoires et de leurs myrmécophytes au Brésil comme l'a souligné BENSON (1983). Bien qu'*Azteca* soit la fourmi obligatoire des *Cecropia*, on rencontre éventuellement chez ces arbres des *Camponotus* qui éventuellement puisent aux corps de Müller. Chez *Coussapoa* on rencontre des *Azteca* et *Pseudomyrmex* et chez *Pourouma* des *Allomerus*. Il faut aussi remarquer que d'après BENSON (1984), les *Azteca* des *Cecropia* sont plus spécifiques par habitat que par espèce de plante. Le genre *Azteca* est essentiellement néotropical et arboricole.

WHEELER mentionne 62 espèces de fourmis dont 44 *Azteca* et 7 *Camponotus* sur les trois Cecropiaceae. Il y en a sans doute beaucoup plus (HARADA, 1982, in BENSON, 1984). C'est *Azteca alfari* Emery qui est de beaucoup l'espèce la plus commune du Mexique à l'Argentine, mais on rencontre aussi en Amazonie *A. isthmica* Wheeler, *A. xanthochroa* (Roger), *A. schimperii* Emery, *A. lanuginosa* Emery, *A. constructor* Emery. *A. coerulipennis* Emery, est répandue en Amérique Centrale avec *A. constructor*.

N'oublions pas que les *Azteca* ne vivent pas seulement sur les *Cecropia* et voisins, mais que certaines espèces se sont adaptées à des myrmécophytes aussi différentes que *Triplaris*, *Hirtella*, *Pleurothyrium*, *Clidemia*, *Ossaea*, *Tococa*, *Solanopteris*, *Tachigali*, *Ormosia*, *Cordia*, *Duroia*, *Remijia* et *Markea*. WHEELER cite 78 espèces et variétés d'*Azteca* et dans le catalogue de KEMPF (1972) pas moins de 149 unités taxonomiques sont mentionnées. Certaines *A. duroiae*, *A. alfari cecropiae*, *A. coussapoeae*, *A. traili tococae*, *A. traili til-*

Fig. 1. — *Coelomera lanio* Dalman (Coleoptera Chrysomelidae Galerucinae) in copula. Espèce vivant sur *Cecropia adenopus* Martius (Cecropiaceae). Viçosa, MG, Brésil. 700 m. Forêt secondaire.

Fig. 2. — Feuille de *Cecropia adenopus* montrant en dessous les larves de *C. lanio* et une chenille de *Gynaecia* (Lép. Nymphalidae).



lansiarum, *A. traili filicis* etc. portent le nom de la plante où elle sont établies.

ANDRADE (1981) cite sur *Cecropia lyratiloba* outre *Azteca alfari* Emery et ses sous-espèces, 7 autres espèces d'*Azteca* soit 14 taxa en tout. En plus, il mentionne *Camponotus canescens* Mayr, *C. crassus* Mayr, *Crematogaster quadriformis* Roger, et *Pheidole guilelminuellericavia* Forel, soit en plus des Dolichoderinae, deux Formicinae et deux Myrmicinae. Il est évident que la présence de ces fourmis ne signifie nullement chez ces espèces une symbiose analogue à celle des *Azteca* avec les *Cecropia*.

Une excellente étude des *Azteca* est parue récemment sous la signature de CARROLL (in JANZEN, 1983). CARROLL mentionne à Costa Rica les *Azteca* dans les tiges de *Pithecellobium*, *Triplaris*, *Cocoloba*, *Terminalia*, *Cordia*, et *Cecropia*. Toutes ces plantes ne sont pas des myrmécophytes. Les nids de cartons confectionnés à l'extérieur par certains *Azteca* ont leur équivalent dans l'aménagement interne de certaines tiges de *Cecropia* où la construction est réduite à son minimum mais renforce les partitions naturelles.

BAIRD (1967) mentionne que les colonies d'*Azteca* chez *Cecropia peltata*, *C. obtusifolia*, *C. amphichlora*, *C. hondurensis* sont distribuées de telle façon que les reines sont en-dessous et les ailés en-dessus dans les entre-nœuds. Les larves, nymphes et coccides sont surtout situées dans la portion médiane des arbres colonisés.

Selon ANDRADE (1984), les stomas fonctionnels sont concentrés à l'extrémité des rameaux. Les fourmis sont surtout nombreuses au sommet de la plante, mais il y a une certaine promiscuité dans la distribution des stades. Les mâles migrent vers les entre-nœuds supérieurs via les orifices des septa creusés par les fourmis elles-mêmes. Les coccides sont peu nombreux chez *Azteca alfari*, peut-être à cause de l'apport de nectaires. A noter que la distribution des fourmis est la même chez le *Cecropia* mâle ou femelle.

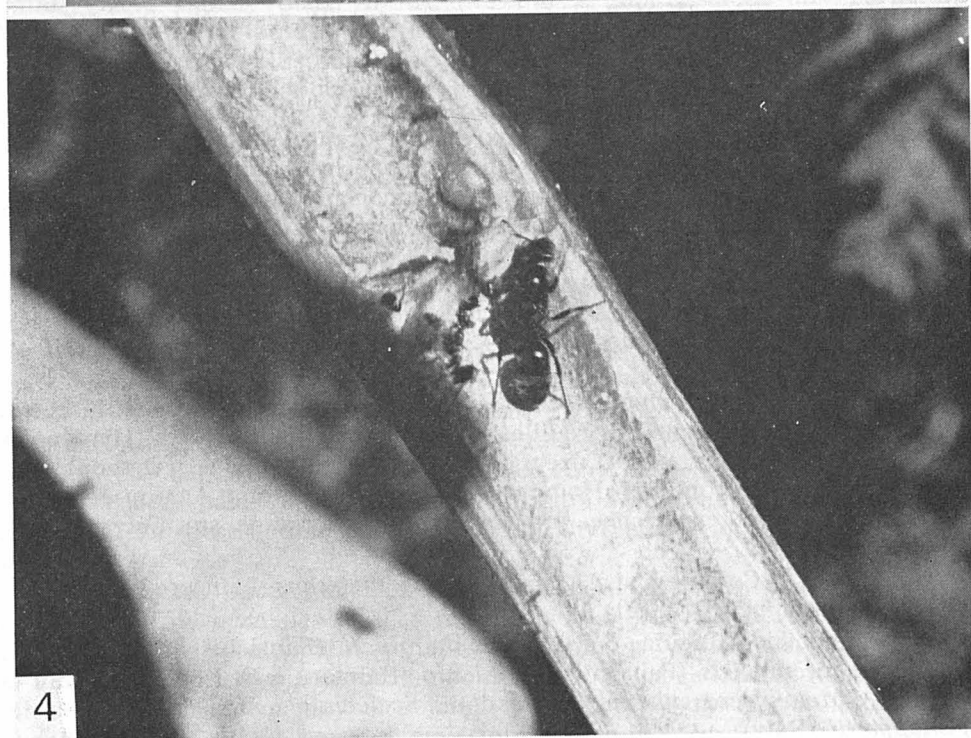
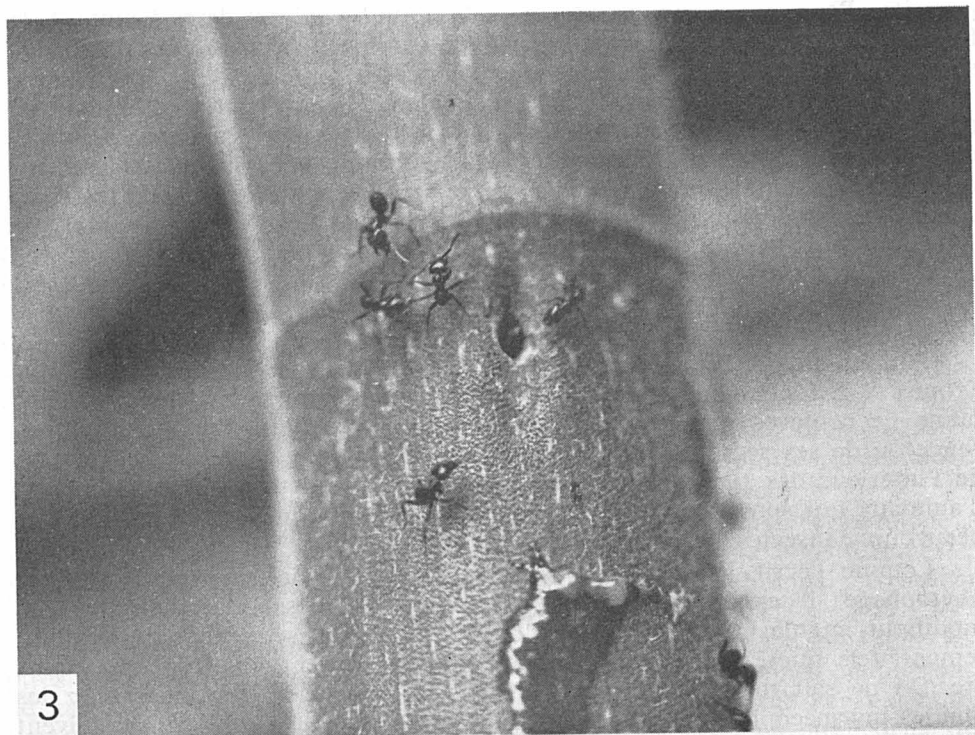
La présence d'*Atta* coupant des feuilles de *Cecropia* sur des arbres occupés ou non par des *Azteca* a été notée occasionnellement par BAIRD (1967). La présence aussi de fourmis étrangères récoltant les corps de Müller (Myrmicinae) est aussi notée. La réaction des *Azteca* semble faible mais des *Atta* ont été rejetées et cela a été constaté par d'autres auteurs. Personnellement je n'ai jamais vu d'*Atta* sur *Cecropia*. Dans le cas cité par BAIRD, l'attaque fut minime et ne dura que 24 heures sur les arbres occupés et 48 heures sur les arbres non occupés par les *Azteca*.

L'usage des constructions de carton à l'intérieur des *Cecropia* par les *Azteca* varie selon les espèces et les localités, allant même parfois pour *A. mülleri* jusqu'à la construction d'un grand nid de carton à l'intérieur du tronc. Il se résume le plus souvent à la construction de septa à travers les entre-nœuds ou à la réparation de l'entre-nœud lui-même. Le carton est formé à partir du grattage des parois des entre-nœuds.

Les principales activités diurnes des *Azteca* sur *Cecropia* sont d'après BAIRD (1967) le nettoyage du bourgeon terminal, la collecte des corps de Müller qui sont entreposés à l'intérieur et l'ouverture des trous dans le prostoma. L'activité nocturne consiste surtout à mâchonner la végétation

Fig. 3. — Tige de *C. adenopus* avec *Azteca mülleri* Emery (Hym. Formicidae) et stoma d'entrée de la cavité en haut de l'entre-nœud.

Fig. 4. — Coupe d'un entre-nœud avec ouvrières et reine d'*A. mülleri*.



parasite. Pour ouvrir un prostoma, cela prend environ deux heures à la fourmi. Les corps müllériens sont offerts comme nourriture aux larves ou stockés et mêlés à une substance mucilagineuse.

Des Thomisides capturent éventuellement des ouvrières d'*Azteca* sur *Cecropia*. Il est évident que tout un cortège de parasites et parasitoïdes (Chalcidides), de saprophages (Staphylins, Diptères) évoluent à l'intérieur de la tige. Ils sont plus ou moins bien connus. Les Chalcidides adultes parasitent éventuellement la reine et sortent par le stoma.

3. — LA BIOCÉNOSE DES *Cecropia*.

Pour SKUTCH (1945), *Cecropia* est " the most hospitable tree of the Tropics ". Evidemment, outre « ses fourmis », l'arbre entretient toute une faune de convives qui se nourrissent des feuilles, du pollen, de l'inflorescence ou de ses sécrétions, des corpuscules de Müller et même des fourmis de l'intérieur des tiges. On est parfois sidéré de constater cette abondance d'animaux qui sont immuns à l'attaque des fourmis, bien qu'outre les *Atta*, beaucoup d'insectes soient repoussés impitoyablement par les *Azteca*.

Comme l'écrit justement ANDRADE (1981) pour chaque espèce d'insecte phytophage, il existe un système complexe de messages chimiques qui modifient, régularisent en les coordonnant certaines séquences du comportement, tels que l'alimentation larvaire, l'accouplement, l'attitude de ponte, etc. On ne sait malheureusement rien de ces messages chimiques chez les plantes myrmécophiles et plus particulièrement chez les *Cecropia*. Ils doivent être nombreux chez les fourmis associées et tout reste à faire dans ce domaine.

Parmi les animaux tolérés, il y a d'abord les singes hurleurs qui dévorent les feuilles et les inflorescences, les paresseux (*Bradypus*) qui mangent les feuilles, de très nombreux oiseaux qui dévorent les inflorescences et y font leur nid impunément. Certains disséminent les graines et enlèvent les chenilles, mais d'autres (*Ceophloeus*) endommagent l'arbre en creusant les entre-nœuds pour dévorer les fourmis elles-mêmes. Les tissus endommagés par le pic peuvent se cicatriser, mais de jeunes arbres sont brisés par l'oiseau. La colonie d'*Azteca* est ainsi dépeuplée dangereusement. Une bonne dizaine d'oiseaux mangent les corpuscules de Müller, notamment dans les montagnes tropicales humides quand les *Cecropia* sont noyés dans l'eau et sans fourmis.

Dans mon livre (JOLIVET, 1986), je mentionnais de nombreux insectes qui tolérés se nourrissent des feuilles de *Cecropia* (Lépidoptères, Hyménoptères, Diptères, Coléoptères (Curculionidae et Chrysomelidae), Orthoptères, Thysanoptères, Hétéroptères, Homoptères, Acariens). Citant ARAUJO & SILVA (1968) et sa propre expérience, ANDRADE (1981) mentionne sur *Cecropia* les insectes suivants :

Coleoptera : Cerambycidae. *Acanthoderes nigricans* Lameere, *Oncideres* sp., *Parandra glabra* (De Geer).

Chrysomelidae. Alticinae : *Cacoscelis marginata* (Fabricius). Galerucinae : *Coelomera cajennensis* (Fabricius) ; *C. lanio* (Dalman) ; *C. ruficornis* Baly ; Hispinae : *Metaxycera subapicalis* Bondar ; *Sceloenopla maculata* (Olivier) ; *S. sheppardi* (Baly).

Curculionidae. *Conotrachelus cecropiae* Bondar ; *Oxytenopterus asper* (Boheman) ; *Moracetribus cecropiae* Bondar ; *M. sergioi* Bondar ; *Ophthalmoborus* sp. ; *Hypsonotus frontalis* Marshall ; *Tachigonus rugosipennis* Hustache.

Scarabeidae. *Chasmodia emarginata* (Gyllenhal) ; *C. wiengreeni* Ohaus.

Tenebrionidae. *Epitragus* sp.

Diptera : Cecydomiidae. gen. sp.

Hemiptera : Bryocorinae : *Monalonion knighti* Bondar ; Deraeocorinae : *Cariojoanus ruberfasciatus* (Carvalho) ; Orthotylinae : *Brasiliomiris ernestor* Carvalho.

Homoptera : Aleyrodidae : *Aleurodicus fucatus* Bondar ; *A. neglectus* Quaint & Baker ; *Ceraleurodicus bakeri* (Bondar) ; *C. octifer* (Bondar) ; *Aleurotrachelus cecropiae* Bondar ; *A. socialis* Bondar. Dactylopidae : *Lachnodiella cecropiae* Hempel. Pseudococcidae : *Pseudococcus* sp.

Hymenoptera : Formicidae. 14 *Azteca*, 2 *Camponotus*, un *Crematogaster* et un *Pheidole*. ; Chalcididae gen. sp. ; Apidae : *Trigona spinipes* (Fabricius).

Isoptera : Termitidae, *Nasutitermes jaraguae* (Holmgren).

Lepidoptera : Cossidae : *Cossula notodontoides* Schauss ; Noctuidae : *Misis* sp. ; *Dyops ocellata* Cramer ; Hesperidae : *Bungalotis astylus* (Cramer) ; Nymphalidae : *Adelpha isis* (Drury) ; *Coea acheronta* Fabricius ; *Gynaecia dirce* (Linne) ; *Historis orion odius* Fabricius.

Ce sont certainement les *Coelomera* et les Nymphalidae qui sont les pires défoliateurs de ces arbres dans le Minas Gerais. Certaines adaptations de ces insectes aux *Cecropia* sont particulièrement nettes. Par exemple, BAIRD (1967) signale deux Anthribides qui se nourrissaient aux corps de Müller et un Curculionide qui attaquait le bourgeon terminal. Il est évident, et nous le verrons plus loin, que les corps de Müller et les nectaires de l'inflorescence femelle nourrissent également les *Coelomera* et d'autres insectes adultes. Les *Epitragus* (Ténébrionides) s'alimentent la nuit de pollen et de corpuscules de Müller et pourraient occasionnellement polliniser car ils vont sur les inflorescences femelles (ANDRADE, 1981). D'après le même auteur *Ophthalmoborus* (Curculionidae), qui est homochrome avec son substrat, se nourrit exclusivement de pollen de l'inflorescence mâle et y dépose ses œufs. Ses larves s'y développent. *Trigona spinipes* (Fabricius), un apide, effectue partiellement la pollinisation en recherchant le mucilage et le pollen qu'il transporte. L'araignée *Clubiona obtusa* Emerton durant la nuit creuse les galles et dévore les larves de Cécidomyiides dans les feuilles de *Cecropia*, mais aussi avec avidité les corpuscules de Müller et divers insectes parasites (ANDRADE, 1981). Elle est donc utile aux *Cecropia*. Il est possible d'après ANDRADE que certains Lépidoptères Noctuidae, les *Misis*, puissent jouer un certain rôle dans la pollinisation, car ils ont été observés sur les deux inflorescences mâles et femelles. Quand aux *Ophthalmoborus* leurs larves accélèrent la destruction des restes d'inflorescences après le départ du pollen.

Ces insectes dépendent donc plus ou moins des *Cecropia* comme les chenilles qui dévorent les feuilles mais quelques chenilles dévorent aussi les corps de Müller (Coleophoridae). Ces faits sont exceptionnels, mais malgré la tolérance des *Azteca* pour certaines chenilles, telles celles des Nymphalidae, elles essaient souvent de les rejeter avec succès hors de la feuille. Les chenilles se défendent par des émissions de liquide âcre par la bouche et

par des mouvements de balancement de la partie antérieure, moyen classique de défense chez beaucoup de chenilles de Lépidoptères.

ANDRADE (1981) souligne que les réactions des fourmis *Azteca* envers les phytophages des *Cecropia* sont différentes selon les espèces d'invasisseurs et toujours en fonction des intérêts de la fourmi. Par exemple, *Azteca* chasse et capture des Diptères Cécidomides gallicoles en train de pondre sur les feuilles là où elle récolte normalement les perlules. Elle attaque aussi éventuellement *Coelomera ruficornis* qui ne pondent pas dans les tiges si les entre-nœuds sont occupés par les fourmis. Par contre, les larves mineuses ou les adultes des Hispines du genre *Sceloenopla* sont totalement laissées tranquilles même lorsque les femelles insèrent leur oothèque dans les jeunes feuilles. Il en est de même pour les Curculionides qui se nourrissent sur les inflorescences masculines où ne vont jamais les fourmis. Par contre, celles-ci attaquent les *Trigona* quand elles collectent les sucres des inflorescences femelles, mais pas quand elles récoltent le pollen ou les sécrétions mucilagineuses des fruits mûrs.

Il est intéressant de remarquer avec ANDRADE que les *Cecropia* occupés par *Sceloenopla* semblent sans *Coelomera* du moins pour *Cecropia lyratiloba*. Ces Hispines sont parasités par des Chalcididae qui déposent leurs œufs dans les oothèques et parasitent directement les œufs de l'insecte.

4. — BIOLOGIE DES *Coelomera*.

Le tableau ci-joint fait la mise au point des *Coelomera* connus sur *Cecropia*. Il est évident qu'une certaine sélectivité des espèces existe mais il est encore trop tôt pour savoir si à chaque espèce de *Coelomera* correspond un *Cecropia* différent. En tout cas, *Coelomera lanio* testé à Viçosa sur *Pourouma* refusait la plante et les Galérucines semblent a priori très sélectifs.

Les éléments de la biocénose des *Cecropia* myrmécophiles et myrmécophobes sont à l'étude à Viçosa, Minas Gerais par le Prof. Helena de MORAIS et je voudrais seulement souligner la biologie de l'un de ces hôtes, les Galérucinae du genre *Coelomera*. SCHUPP (1981-1986) a donné les éléments de la biocénose du *Cecropia obtusifolia* en Equateur et les données fournies quoique moins complètes que celles d'ANDRADE montrent la constance des associations en des localités très dissemblables. BAIRD (1967) qui a étudié les *Cecropia* au Mexique et en Amérique Centrale ne mentionne pas de *Coelomera*, bien qu'ils existent en Amérique Centrale (Panama, Nicaragua, Cuba, Honduras). Aucune espèce n'a été décrite du Mexique à ce jour et il est possible que les Galérucines n'y existent pas. Le genre *Coelomera* provient sans doute comme le genre *Cecropia* d'un centre de distribution andin.

Les mâles de *Coelomera* sont toujours plus petits que les femelles. Ce sont de grosses espèces pour des Galérucines et la pubescence qui recouvre les élytres donne un aspect mat, rarement brillant, velouté, à l'insecte. La coloration est généralement assez terne, souvent aposémique, la tête et le pronotum pouvant être jaune ou rouge brique luisant. *C. boliviensis* a des reflets élytraux verdâtres très particuliers. *C. laeta* a les élytres bleu-métallique et *C. lanio* les a noir-brillant. Les autres espèces sont généralement noirâtres ou brunes.

Chez la femelle des *Coelomera* l'abdomen jaune roux dépasse les élytres et est particulièrement vulnérable en période de ponte. Les *Coelomera* sont diurnes et la nuit s'abritent entre les stipules entrouverts ou parmi les jeunes feuilles, la copulation a lieu à toute heure du jour et les excellentes observations de ANDRADE (1981) sur *Coelomera ruficornis* sont particulièrement précieuses. Il est probable que ces observations ne s'appliquent que partiellement aux autres espèces notamment en ce qui concerne le percement des prostoma.

Chez *Coelomera ruficornis*, la ponte a lieu le matin vers 9 heures. Une journée auparavant, la femelle recherche un jeune entre-nœud et entame la région du prostoma avec son appareil buccal jusqu'à ce qu'elle atteigne la cavité de la tige. Cela prend un jour entier à *Coelomera* pour réaliser la perforation ce qui est beaucoup plus long que pour *Azteca*. La tâche terminée, la femelle introduit son extrémité abdominale dans la cavité et dépose une ponte de 60 à 70 œufs ellipsoïdes de 1,5 à 1 mm de diamètre. Puis, la femelle libère une substance adhésive qui agglutine les œufs et bouche partiellement le trou. On voit donc ainsi la similitude du comportement entre la femelle du *Coelomera* et la reine d'*Azteca*. L'un et l'autre s'excluent, c'est-à-dire que *Coelomera* pond seulement dans un prostoma libre, mais les deux espèces peuvent cohabiter sur la même plante. Cela est cependant plus rare chez *Cecropia lyratiloba* où les feux de brousse peuvent défauner l'arbre et le dépouiller de ses fourmis.

Tableau des espèces connues de *Coelomera* (Galerucinae)
sur *Cecropia* (Cecropiaceae)*.

Esp. de <i>Coelomera</i>	Esp. de <i>Cecropia</i>	Pays	Références auteur.
<i>C. cajennensis</i> F.	<i>C. palmata</i> Willd.	Vénézuëla	GUAGLIUMI, 1966.
	<i>C. peltata</i> Linné	Guyane	BODKIN, 1919.
	<i>C. adenopus</i> Mart.	Brésil	ARAUJO & al., 1968.
	<i>C. sp.</i>	Pérou	CONDOR, 1973.
<i>C. lanio</i> Dalman	<i>C. adenopus</i> Mart.	Colombie	WHEELER & al., 193?.
	<i>C. hololeuca</i> Miquel	Brésil	ARAUJO & al., 1968.
<i>C. maculicollis</i> Cl.	<i>C. sp.</i>	Brésil	JOLIVET, 1986.
	<i>C. ruficornis</i> Baly	Vénézuëla	GUAGLIUMI, 1966.
<i>C. helenae</i> n. sp.	<i>C. lyratiloba</i> Miquel var. <i>nana</i> A & C	Brésil	ANDRADE, 1981.
	<i>C. adenopus</i> Mart.	Brésil	ARAUJO & al., 196?.
	<i>C. hololeuca</i> Miquel	Brésil	JOLIVET, 1986.
<i>C. atrocoerulea</i> Jac.	<i>C. obtusifolia</i> Bertol.	Equateur	SCHUPP, 1983-1986.
<i>C. lanio laeta</i> Baly	<i>Cecropia</i> sp.	Brésil	BECHYNÉ, 1969.
<i>C. bajula</i> Olivier	<i>Cecropia</i> sp.	Brésil	BECHYNÉ, 1969.
<i>C. lanio</i> Dalmon	<i>Cecropia</i> sp.	Brésil, R.J.	COSTA-LIMA, 1936.
	<i>Cecropia glazioui</i> Snetlage.	Brésil, R.J.	ANDRADE, 1984.
<i>C. amazonica</i> Bech.	<i>Cecropia obtusa</i>	Brésil, P.A.	BENSON <i>in litt.</i> 1987.

* Il faut tenir compte dans ce tableau des erreurs de détermination des *Coelomera* et des *Cecropia* et de la confusion qui règne et qui ne met pas toujours en valeur la sélectivité des Galerucines pour les divers *Cecropia*.

Toujours d'après ANDRADE (loc. cit.), le temps d'incubation varie de 12 jours en mars (été) à 20 jours en juin (hiver). Les larves de *C. ruficornis* qui éclosent sont jaunes et subissent vraisemblablement deux mues (3 stades) comme presque tous les Galérucines alors que les Chrysomélines ont généralement 3 mues et 4 stades larvaires. Ces mues ont lieu le matin de bonne heure. Le gréganisme des *Coelomera* comme celui de beaucoup de larves de Galérucines est intense. Celles-ci défilent l'une derrière l'autre généralement à la face inférieure des feuilles de *Cecropia*. De cette façon, le limbe est presque entièrement consommé laissant libre un peu de l'épiderme supérieur qui est très pileux. Ces larves passent d'une feuille à l'autre sans difficultés. La nuit elles se réunissent à la face inférieure des feuilles, en cercle concentrique, toutes avec les têtes tournées vers le centre du cercle. Il est très vraisemblable que le grand bouclier supra-anal serve de protection et de moyen de défense. Les larves de *C. ruficornis* sont jaunes et aux derniers stades acquièrent une coloration citrouille avec les extrémités noires. Notons les différences de couleur entre les larves : la larve de *C. lanio* est franchement sombre et plus poilue que celle de *C. helenae* (H. de MORAIS, in litt.). L'adulte de *C. helenae* est lui-même plus clair que celui de *C. lanio*.

C'est au stade III que les larves entreprennent une migration en direction du sol. La tête tournée vers le bas, les larves adhèrent à la tige grâce à la protubérance multilobée de l'an¹us ce qui permet ainsi une descente en douceur. Les larves s'enterrent en dessous du *Cecropia*, restent immobiles, se recourbent en hameçon et au bout de 8 à 11 jours se transforment en nymphes pour 11 à 13 jours. ANDRADE a calculé que sur une ponte de 60 œufs il ne reste que 8 à 15 larves qui descendent de l'arbre pour se nymphoser tant est grande la mortalité.

L'imago à l'éclosion reste encore un certain temps dans le sol (un à 2 jours) et le prothorax et la tête tournent au rouge. En gros d'après ces essais de laboratoire, ANDRADE donne la séquence suivante : après 15 jours, copulation ; 15 jours plus tard, femelle gravide, après 29 jours percement du prostoma et ponte. Après deux mois, le mâle est toujours là à ronger les feuilles. La nourriture de l'adulte consiste essentiellement en feuilles jeunes et corpuscules de Müller. L'autohémorrhée fémoro-tibiale chez l'adulte et prébuccale chez la larve (mais il est bien difficile de différencier l'hémorrhée prébuccale et le rejet stomacal chez une larve de Chrysomélide) servent de moyens de défense efficaces.

A Rio de Janeiro, les populations d'adultes sont faibles en mars et augmentent rapidement en mai, continuent en juin et en juillet, quand ont lieu les pontes. Les périodes d'abondance varient d'une année à l'autre. Il semble bien qu'au sud Brésil les larves et les adultes entrent en vie ralentie en été car la population décline en octobre. A Viçosa, la période d'abondance commence en mars et il semble y avoir un rythme différent en Amazonie. Tout dépend donc du climat et de l'altitude de la région considérée.

Comme il a été mentionné plus haut, dans la région de Rio, quand *Cecropia lyratiloba* est atteint par le feu et la colonie d'*Azteca* détruite, l'arbre est alors entièrement occupé par *Coelomera* qui utilise une niche alimentaire et spaciaie similaire à celle des fourmis. Donc pour ANDRADE

1. Lors de l'éclosion des Galérucines, le fort proleg anal ouvre la coquille de l'œuf, ouverture qui est ensuite agrandie par les mandibules de la larve.

l'abondance de *Coelomera* est plus ou moins liée à l'interférence humaine sur l'écosystème. En réalité, il semble que le problème soit en réalité plus complexe. Nul doute que l'absence de fourmis ne multiplie les *Coelomera*, mais là où les feux de brousse sont inexistants (Amazonie, Minas Gerais) *Azteca* et *Coelomera* coexistent en paix et ne s'excluent nullement l'un l'autre. Simplement, le Galérucine a sans doute besoin d'entre-nœuds vides pour déposer sa ponte. Cependant il semblerait que chez *Cecropia glaziovi* la ponte de *Coelomera lanio* s'effectue directement sous les régions distales des lobes foliaires, lieux non visités par les fourmis et non à l'intérieur des tiges (ANDRADE, 1984) ce qui simplifierait le problème des *Coelomera* sur *Cecropia* non myrmécophiles. On sait peu de choses de la ponte des *C. lanio* sur *Cecropia adenopus* à Viçosa. Il est certain qu'elle est externe mais l'instinct de percer le prostoma a bien dû se développer ailleurs que dans la région de Rio.

De récentes observations en 1987 de Helena de MORAIS, de Cleide COSTA et de moi-même ont pu démontrer que les femelles de *Coelomera* déposaient leurs œufs soit sous les régions distales des lobes foliaires (*C. lanio*, *C. laeta*, *C. helenae*, etc.), soit dans les entre-nœuds (*C. ruficornis*, *C. amazonica*, *C. cajennensis*) sous forme d'un agrégat oothécail d'environ 70 œufs. Les *Dircema* genre voisin de *Coelomera*, vivent aussi sur *Cecropia* (BENSON, *in litt.*) mais leur biologie est inconnue.

Je donne ici la description de la larve de *Coelomera lanio* que j'ai pu observer à Viçosa, Brésil.

Larve très spéciale pour les Galérucines, mais les différences des larves des différentes espèces sont faibles (pilosité, coloration, etc.). Aucune n'a été décrite. Toutes sont grégaires et sont caractérisées par l'extrême développement du bouclier supra-anal, qui existe, quoique beaucoup moins développé, chez la larve de *Luperus* par exemple, en Europe.

A l'éclosion, la larve mesure environ 2,5 mm de long, mais le bouclier supra-anal est déjà présent et mesure 1,5 mm de large sur 0,75 mm de long. La petite larve est couverte de longs poils blancs qui débordent notamment les contours du bouclier. La larve au 3^e stade mesure 10 mm de long sur 2,25 mm de large. Le corps est plat, allongé, noir foncé luisant, arrondi aux deux extrémités. Le pronotum est ponctué et entouré de longs cils noirs. Le meso et metanotum sont bordés de tubercules avec de longs cils noirs, comme d'ailleurs en plus petit les tubercules des segments abdominaux de 1 à 8. La tête est poilue, petite, enchassée dans le pronotum, lisse luisante. Des traces d'une paire d'ocelles sont peu visibles. Ces larves sont cependant très sensibles à la lumière. Les espèces souterraines comme celles des *Luperus* sont aveugles. Les pièces buccales n'ont rien de très particulier. Antenne très courte paraissant être biarticulée.

Le premier segment thoracique est pratiquement deux fois plus large que long, très finement ponctué, arrondi, déprimé de chaque côté, largement marginé. Le meso- et metanotum sont très courts, mais aussi larges que le pronotum. Les segments abdominaux 1-8 sont légèrement convexes, parallèles, de même longueur, avec chacun un cil sur chaque tubercule latéral supérieur. Les tubercules latéraux inférieurs avec au moins 3 cils chacun. Le segment anal a la base membraneuse étroite et est recouvert d'une large plaque cornée (supra-anale), concave, rebordée de cils. La fente anale est transverse. Les pattes sont relativement longues et minces, noires, ciliées, adaptées à

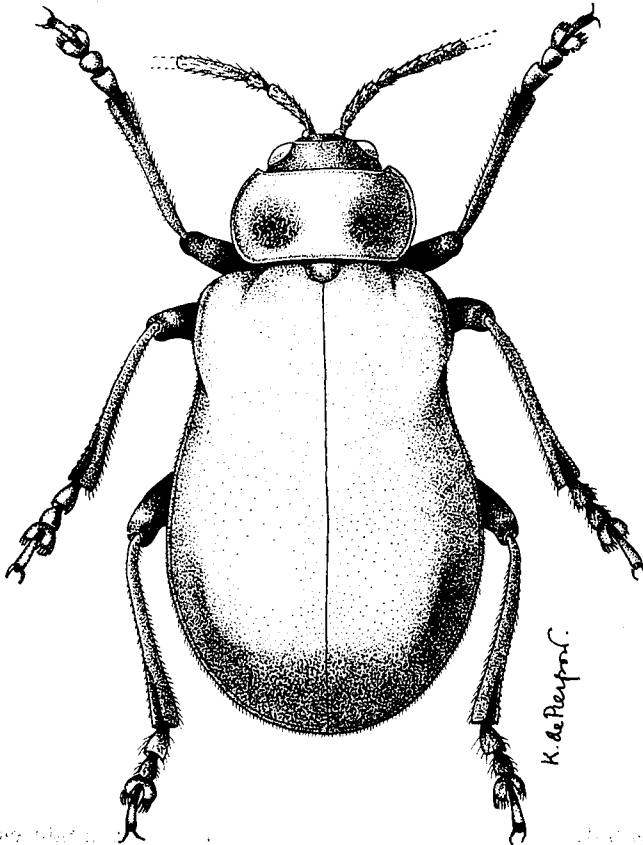
la marche. Les hanches sont courtes, les trochanters également, les fémurs et les tibias plus longs, ces derniers minces, terminés par le tarse, un ongle recourbé avec en-dessous un appendice transparent en ampoule. Les stigmates sont peu visibles.

La principale originalité de cette larve est l'énorme bouclier supra-anal utilisé pour la défense et la protubérance multilobée de l'anus servant à la descente durant la période prénymphe.

5. — TAXONOMIE.

Coelomera helenae n. sp.

Forme générale. Longueur 14 mm à 15 mm. Elytres élargies vers la base régulièrement convexes, calus huméral peu prononcé suivi d'une dépression latérale, autres carènes absentes. Soies élytrales fines, couchées, denses ; ponctuation fine, régulière, peu profonde. Pronotum transverse, avec une pointe aux bords antérieurs, rebordé latéralement. Segments antennaires 3-4 élargis. Tête noire, avec l'insertion des antennes jaune roux. Pronotum jaunâtre clair avec deux taches noires. Ecusson jaune roux. Elytres brun clair avec un reflet pâle. Dessous jaune-roux. Pattes noires, sauf les 3/4 antérieurs des fémurs jaune-roux.



Coelomera helenae n. sp. ♀ (×7)

Diagnose. Tête avec le vertex déprimé au milieu, finement et régulièrement ponctuée au-dessus avec des soies rares et éparses, côtés lisses et brillants. Yeux noirs. Renflements postantennaires lisses. Clypeus et front lisses. Antennes noires à scape allongé, à pédicelle court évasé, 3^e article allongé, plus long que le scape, 4^e article à moitié aussi long que le troisième, 5, 6, 7 petits, 8, 9, 10, 11 couverts de soies fines, ovalaires, allongés. Pronotum transverse, deux fois plus large que long (4,5 × 2,5 mm), pointe latérale antérieure peu élevée, dépression latérale profonde, lisse, avec une ligne ponctuée latérale ; côtés arrondis, rebordés latéralement et postérieurement, déprimés de chaque côté et en arrière ; régulièrement ponctué de points larges et peu profonds, une grande tache noire de chaque côté.

Scutellum en triangle arrondi au sommet, pratiquement lisse, jaune roux, déprimé au milieu. Élytres largement plus longues que larges (12 × 8 mm), s'élargissant à partir du milieu, densément et régulièrement ponctuées, de points peu profonds, soies denses, apex arrondi, côtés avec une épipleure large et ponctuée après l'angle huméral et s'étendant jusqu'à l'apex. Dessous fauve roux, densément pubescent à ponctuation irrégulière, large, peu profonde et peu visible.

Fémurs pubescents, pratiquement lisses, noirs à l'apex comme le reste des pattes. Tibias et tarsi densément poilus. Troisième article des tarsi très élargi. Ailes pleinement développées ce qui présuppose une bonne distribution de l'adulte, bien que l'insecte semble très lourd et que je ne l'aie jamais vu voler.

Holotype : Viçosa, Minas Gerais, Brésil. 600 m. 4 juillet 1985. Forêt secondaire sur *Cecropia hololeuca* Miquel, ex larva. Femelle. Paratype femelle : même date et même origine. Helena de Morais coll.

Espèce dédiée à Ms Helena de MORAIS qui étudia à Viçosa la biocénose des *Cecropia*. Le mâle est inconnu mais pourra facilement être retrouvé sur *C. hololeuca*, bien que cette nouvelle espèce soit beaucoup plus rare que *C. lanio* qui vit sur *C. adenopus*. Ce mâle est forcément plus petit que la femelle.

Commentaire : L'espèce nouvelle ressemble à *Coelomera lanio* Dalman qui vit sur un arbre différent dans la même localité. L'adulte de *C. lanio* a la tête (sauf le labre qui est noir), le pronotum et le scutellum roux et sans taches, les élytres noir-foncé, les pattes plus robustes, plus courtes, plus noires ; le dessous est rouge brun y compris les 2/3 antérieurs des fémurs. La grande différence réside en ce que *C. helenae* est plus clair tant dans la couleur du prothorax que celle des élytres, ou de la face ventrale. *C. lanio* est peu variable si l'on considère mes nombreuses séries de Viçosa et celles du Musée Goeldi en provenance des provinces de Sao Paulo et d'Espiritu Santo.

C. helenae diffère de toutes les espèces de *Coelomera* connues et ressemble superficiellement à *C. bajula* Olivier du Para mais n'a ni la même forme générale, ni la même coloration et à *C. boliviensis* Kirsch d'Argentine, mais cette dernière espèce est morphologiquement différente et a les élytres à reflets verdâtres.

Les genitalia ♂ des *Coelomera* semblent assez peu caractéristiques, mais il est possible que l'on découvre par la suite de meilleurs caractères anatomiques lors d'une étude globale du genre.

CONCLUSION

On peut se demander pourquoi certaines plantes de la végétation secondaire, creuses comme le sont les *Cecropia*, ne sont pas occupées par les fourmis. C'est le cas, par exemple, de *Ricinus communis* L. Euphorbiacée importée d'Afrique et devenue subspontanée au Brésil dans le Minas Gerais. *Ricinus* et *Cecropia* croissent l'un près de l'autre et ont pratiquement le même aspect lorsque les plantes sont jeunes. Le ricin possède des nectaires extra-floraux : 2 à la base du limbe sur le pétiole et 2 sur le pétiole lui-même. Ces nectaires attirent quelques fourmis comme les *Camponotus* malgré le tronc lisse recouvert de cire blanchâtre et de nombreux Hyménoptères parasitoïdes. La réponse en est très simple : le Ricin est creux et ses cavités semblent habitables, mais aucun moyen de pénétration comme les prostoma ou de simples cicatrices de feuilles en un point non vascularisé n'existent comme c'est le cas chez *Triplaris* ou autres. Le ricin est peu attaqué hors de son pays d'origine et en tout cas intéresse peu les fourmis. Une expérience à tenter serait de percer des trous dans le tronc de *Ricinus* ou des *Cecropia* non myrmécophiles pour voir ce qui s'y passe avec les fourmis. Sans doute rien du tout car l'occupation des tiges et le percement du prostoma sont le fait d'une longue évolution et tout est conditionné depuis des millions d'années.

Cette revue des *Cecropia* et de leurs hôtes soulève cependant beaucoup plus de questions qu'elle n'en résout. D'une part il y a tous ces éléments qui convergent à garder et à loger les fourmis : la dépression centrale de la tige ou prostoma, le trichilium et ses corps de Müller, le nectar des inflorescences, les perles des jeunes feuilles. La dispersion des graines est assurée par les chauves-souris entre autres, la pollinisation est assurée par les abeilles et surtout le vent. Comment donc expliquer ces prédateurs repoussés (*Attas*, certaines chenilles et Coléoptères phytophages) d'autres tolérés (*Coelomera*) ou même choyés (Cochenilles). D'après ANDRADE, les *Azteca* n'attaquent que les insectes qui entrent en compétition directe avec elles. En tout cas, le bilan semble positif. Les *Cecropia* myrmécophiles semblent moins atteints que les non myrmécophiles et les *Cecropia* des Antilles où la pression de prédation est moins forte (les *Atta* manquent) ont perdu leurs fourmis sans qu'il en résulte un dommage apparent et le trichilium est en régression jusqu'à la suppression complète. Il est à peu près certain que la « nourriture » de la tige par les fourmis existe bel et bien et l'élagage des lianes est toujours vérifiable même s'il est très lent. En un mot la coévolution entre *Cecropia* et *Azteca* pour nous ne fait aucun doute.

Pour ANDRADE (1981), par contre, les *Azteca* n'utilisent pas pleinement les ressources de l'arbre et ainsi les ressources disponibles sont utilisées par l'Hispine *Sceloenopla*, le Ténébrionide *Epitragus*, le Curculionide *Ophthalmoborus* et le Galérucine *Coelomera* qui pour certains d'entre eux ne mangent pas que les feuilles mais aussi les corps de Müller, le pollen, le nectar et ouvrent les cavités. L'exemple de l'utilisation par *Coelomera* d'une niche écologique déjà prise par *Azteca* est en tout point remarquable et n'est certainement pas isolée et réduite à *Coelomera ruficornis*. Il s'agit là d'un cas de parasitisme du mutualisme et si l'on veut de « metabiosis » au sens d'ANDRADE et CARAUTA (1982), c'est-à-dire que le substrat donnant

logement et alimentation est fourni par la plante qui ne reçoit rien en échange d'un insecte indifférent.

La biologie des *Cecropia* myrmécophobes est encore à faire et peut nous apporter des éclaircissements supplémentaires, mais leurs *Coelomera* semblent beaucoup plus rares alors qu'ils n'ont même pas de fourmis à combattre ou à éviter. Où pondent-ils sans prostoma ? Ils n'ont pas non plus de corpuscules de Müller à consommer, mais la solution trouvée quoique différente doit être positive puisqu'elle réussit. Il est certain que ces *Coelomera* pondent directement sous les folioles car *C. lantio* le fait sur *Cecropia glaziovi* qui est une espèce myrmécophile (ANDRADE, 1984). On voit les problèmes qui restent à étudier sur les 106 espèces connues de *Cecropia* et les 35 *Coelomera*.

Concluons avec SKUTCH (1945) que le plus « hospitalier » des arbres est encore également « le plus énigmatique ».

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier ici les Prof. William L. OVERAL du Musée Paraense Emilio Goeldi à Belem qui m'a soumis tous les *Coelomera* de son musée et Ms. Helena Castanheira de MORAIS de l'Université de Viçosa, Minas Gerais, qui m'a confié les exemplaires d'élevage des *Coelomera* dont la nouvelle espèce. J'ai pu aussi voir les *Coelomera* des diverses collections des Universités brésiliennes (Curitiba, Viçosa, Manaus, etc.) et je tiens à remercier les conservateurs. Je remercie aussi tout spécialement Mr. Jose Cardoso de ANDRADE qui m'a permis de consulter ses publications et m'a fourni toute la documentation nécessaire.

P.J., 67 boulevard Soult, 75012 Paris (France).

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRADE (J. C. de) & J. P. P. CARAUTA, 1979. — Associação *Cecropia Azteca* na restinga do recreio dos Bandeirantes, R. J. *Bradea* 3 (5) : 31-33.
- ANDRADE (J. C. de), 1980. — Nectarios em *Cecropia lyratiloba* Miq. *Resumos 32 a Reuniao Anual SBPC Rio de Janeiro*, 1 p.
- ANDRADE (J. C. de) & J. P. P. CARAUTA, 1981. — *Cecropia lyratiloba* Miq. var. *nana* nova variedade. *Bradea* 3 (22) : 163-168.
- ANDRADE (J. C. de), 1981. — Biologia de *Cecropia lyratiloba* Miq. var. *nana* Andr. & Car. (Moraceae) no Restinga do Recreio dos Bandeirantes. Tese, Rio de Janeiro, 71 pp., illustr.
- ANDRADE (J. C. de), 1982. — Corpusculos de Müller : uma possível defesa das embaubas mirmeçofitas contra a predação de suas flores. *Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro* 23 : 1.
- ANDRADE (J. C. de) & J. P. P. CARAUTA, 1982. — The *Cecropia-Azteca* Association ; A case of Mutualism ? *Biotropica* 14 (1) : 15.
- ANDRADE (J. C. de), 1984. — Observações preliminares sobre a eco-etologia de quatro coleopteros (Chrys. Tenebr. Curcul.) que dependem da embauba (*Cecropia lyratiloba* var. *nana* — Cecropiaceae) na restinga do recreio dos Bandeirantes, Rio de Janeiro. *Revta. bras. Ent.* 28 (1) : 99-109.
- ANDRADE (J. C. de), 1984. — Desempenho e distribuição de *Azteca alfari* (Formicidae) em *Cecropia lyratiloba* var. *nana* (Cecropiaceae) na restinga do recreio dos Bandeirantes, Rio de Janeiro, R. J. *Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro* 24 : 11-15.
- ANDRADE (J. C. de), 1984. — Nectar em *Cecropia lyratiloba* Miq. var. *nana* Andr. & Car. (Cecropiaceae). *Rodriguesia*, R. de J. 36 (58) : 81-84.
- ARAUJO e SILVA & al., 1968. — Quarto catalogo dos Insetos que vivem nas plantas do Brasil. Seus parasitos e predadores. Rio de Janeiro 2 (1) : 622 pp.

- BAILEY (I. W.), 1922. — Notes on neotropical ant-plants. I. *Cecropia angulata* sp. nov. *Bot. Gaz.*, 74 : 369-391.
- BAIRD (J. N.), 1967. — Observation on the Azteca *Cecropia* interaction (Hym. Formicidae — Moraceae). M. A. Thesis Univ. Kansas : 73 pp.
- BARNWELL (F. H.), 1967. — Daily patterns in the activity of the arboreal ant *Azteca alfari*. *Ecology*, 48 : 991-993.
- BARTH (O. M.), 1974. — O polen de algumas especies de *Cecropia* (Moraceae). *Leandra* : 3-4 : 115-118.
- BAWA (K. S.) & P. A. OPLER, 1975. — Dioicisim in Tropical trees. *Evolution*, 29 : 167-179.
- BEATTIE (A. J.), 1985. — The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualisms. Cambridge University Press : 182 pp., 1985.
- BECHYNÉ (J.), 1956. — Reise des Herrn G. FREY in Südamerika : Galerucidae, Phytophaga. *Ent. Arb. Mus. G. Frey*, 7 (1) : 241-358.
- BECHYNÉ (J.), 1958. — Notizen zu den neotropischen Chrysomeloidea (Col. Phytophaga). *Ent. Arb. Mus. G. Frey*, 9 (2) : 478-706.
- BECHYNÉ (J.) & B. SPRINGLOVA-BECHYNÉ, 1969. — Die Galerucidengattungen in Südbrasilien. *Itheringia, Zool.*, 36 : 1-110.
- BECHYNÉ (J.) & B. SPRINGLOVA-BECHYNÉ, 1970. — Beitrage zur Galerucidenfauna Boliviens. (Col. Phyt.). *Veröff. Zool. Staatssaml. München*, 14 : 121-190.
- BELT (Th.), 1888. — The Naturalist in Nicaragua. London, 2nd ed. XVI + 403 pp., 4 pls.
- BENSON (W. W.), 1983. — Lavantamento preliminar das Plantas mirmecofilas da Regiao Neotropical e suas formigas. *Soc. Bot. Sao Paulo, 3 Congr. anual Rio Claro* : 18.
- BENSON (W. W.), 1983. — As Plantas hospedeiras de Allomerus (Formicidae, Myrmicinae) Um genero de Formigas especializado em plantas mirmecofilas. *Ciencia & Cultura*, 35 (7) : 515.
- BENSON (W. W.), 1984. — Amazon Ant Plants. in Prance & Lovejoy eds., Pergamon Press : 239-265.
- BEQUAERT (J.), 1922. — Ants in their diverse relations to the plant world. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 45 : 333-621.
- BERG (C. C.) & G. P. DEWOLF, 1975. — Flora of Suriname. 5 (1) Moraceae : 173-299.
- BERG (C. C.), 1977. — Abscission of the anthers in *Cecropia* Loefl. Brief Communication. *Acta Bot. Neerdl.*, 26 (5) : 417-419.
- BERG (C. C.), 1978. — Cecropiaceae, A new family of Urticales. *Taxon*, 27 (1) : 39-44.
- BERG (C. C.), 1978. — Especies de *Cecropia* da Amazonia Brasileira. *Acta Amazonica*, 8 (2) : 149-182.
- BERG (C. C.), 1981. — An exceptional new species of *Cecropia* (Moraceae) from Ecuador. *Nord J. Bot.*, 1 (4) : 485-487.
- BLAKE (D. H.), 1959. — Seven new galerucidae beetles from the West Indies. *J. Washington Ac. Sc.*, 49 (6) : 178-182.
- BODKIN (G. E.), 1919. — Notes on the Coleoptera of British Guiana. *Ent. Month. Mag.*, 55 (5) : 264-272.
- BOUCHER (D. H.), 1985. — In The Biology of Mutualism, Oxford Univ. Press : 100-127.
- BOWDITCH (F. C.), 1913. — The Phytophaga (except Cassidae and Hispididae) of the Stanford expedition to Brazil. *Psyche*, 20 : 125-131.
- BOWDITCH (F. C.), 1923. — Studies among the American Galerucidae (Col.). *The Entom.*, 56 (718) : 62-64.
- BUCKLEY IR. C.), 1983 ed. — Ant-plant interactions in Australia. Dr. W. Junk ed. The Hague 162 pp.
- CARAUTA (J. P. P.), 1980. — Moraceae. Notas taxonomicas. *Rodriguesia*, 32 (53) : 109-116.
- CARAUTA (J. P. P.), J. C. de ANDRADE & M. da C. VALENTE, 1980. — *Cecropia lyratiloba* Miquel. Descrição baseada em amostras da localidade tipica. *Rodriguesia*, 32 (55) : 97-104.
- CHAPUIS (F.), 1975. — Genera des Coléoptères. II. Famille des Phytophages. Paris : 196-199.
- CLARK (H.), 1865. — An examination of the Dejanian genus *Coelomera* (Col. Phyt.) and its affinities. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 3 ser. 91 : 315-325.
- COLEY (P. D.), 1983. — Intraspecific variation ni herbivory on two tropical tree species. *Ecology*, 64 : 426-433.
- COSTA LIMA (A. da), 1936. — Terceiro catalogo dos Insectos que vivem nas plantas do Brasil. Rio de Janeiro : 460 pp.
- COSTA LIMA (A. da), 1955. — Insetos do Brasil, 9 (3), Coleopteros. Esc. Nac. Agron. Rio de Janeiro : 289 pp.
- COUDREAU (H. A.), 1887. — La France Equinoxiale. Voyage à travers les Guyanes et l'Amazonie. Paris : 241.

- DARWIN (F.), 1877. — On the glandular bodies of *Acacia sphaerocephala* and *Cecropia peltata* serving as food bodies. *J. Linn. Soc. Lond. Bot.*, 15 : 398-409.
- DECKER (J. S.), 1936. — Aspectos biológicos da flora brasileira. Roterung ed. Porto Alegre : 640 pp.
- DODSON (C. H.) & A. H. GENTRY, 1978. — Flora of the Rio Palenque Science Center. *Selbyana*, 4 (1-6) : 1-628.
- DOWNHOVER (J. F.), 1975. — The distribution of ants on *Cecropia* leaves. *Biotropica*, 7 (1) : 59-62.
- DUARTE (A. P.), 1959. — Contribuição para o conhecimento do genero *Cecropia* na cidade do Rio de Janeiro. *Rodriguesia*, 22 (33-34) : 177-186.
- EISENMANN (E.), 1961. — Favorite foods of neotropical birds : fling termites and *Cecropia* catkins. *Auk* 78 (4) : 636-638.
- FIEBRIG (K.), 1909. — *Cecropia peltata* und ihr verhältnis zu *Azteca alfari*, zu *Atta sexdens* und anderen insekten. *Biol. Central.*, 29 (1) : 1-16 ; 29 (2) : 33-35 ; 29 (3) : 56-77.
- GOTTSBERGER (J.), 1970. — Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaita, Amazonia. *Biotropica*, 10 (3) : 170-183.
- GUAGLIUMI (P.), 1966. — Insetti e Aracnidi delle Piante communi del Venezuela segnalati nel periodo 1938-1963. Firenze : 391 pp.
- GUERIN (J.), 1953. — Coleopteros do Brasil. Sao Paulo : 356 pp.
- GUERRANT (E. O.) & P. L. FIEDLER, 1981. — Flower defences against nectar-pilferage by ants *Biotropica suppl. Reproductive Botany*, 13 (2) : 25-33.
- HARADA (A. Y.), 1982. — Contribuições ao conhecimento do genero *Azteca* Forel, 1878 e aspectos da interação com plantas do genero *Cecropia* Loeffling, 1758. Tese de Mestrado, INPA, Manaus : 181 pp.
- HUBER (J.), 1910. — Mattas e madeiras amazonicas. *Bol. Museu Goeldi*, 6 : 91-216.
- IHERING (H. von), 1907. — Die Cecropien und ihre Schutzameisen. *Engler's Bot. Jahrb.*, 39 : 666-714.
- JACOBY (M.), 1880-1882. — Insecta Coleoptera. 6 (1) Phytophaga. *Biologia Centrali-Americana* : 480-482.
- JANZEN (D. H.), 1969. — Allelopathy by Myrmecophytes ; the Ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology*, 50 (1) 147-153.
- JANZEN (D. H.), 1973. — Dissolution of mutualism between *Cecropia* and its *Azteca* ants. *Biotropica*, 5 (1) : 15-28.
- JANZEN (D. H.) ed., 1983. — Costa Rican Natural History. Univ. Chicago Press ; Chicago : 816 pp.
- JOLIVET (P.), 1986. — Les Fourmis et les Plantes. Un exemple de coevolution. Boubée & Cie ed. Paris : 254 pp.
- KEMPF (W. W.), 1972. — Catalogo abreviado das formigas da Regiao Neotropical. *Studia Ent.*, 15 : 3-344.
- KIRSCH (T.), 1883. — Neue südamerikanische Käfer. *Berl. Entom. Zeitschr.*, 27 (2) : 187-213.
- LUIZAO (F. J.) & R. M. FORTUNATO DE CARVALHO, 1981. — Estimativa da Riomassa de Raizes de duas especies de *Cecropia* e sua relação com a associação ou não das plantas a formigas. *Acta Amazon.*, 11 (1) : 93-96.
- MADISON (M.), 1977. — Vascular epiphytes : their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, 2 (1) : 1-13.
- MONTEIRO-FILHO (Hl. da C.), 1976. — Contribuição para o estudo do genero *Cecropia* do Brasil. *An. Soc. Bot. Brasil.* : 163-170.
- MORAIS (H. C. de), 1980. — Estrutura de uma comunidade de Formigas arborícolas em vegetação de campo cerrado. Dissertação, Campinas : 123 pp.
- MOREIRA (C.), 1918. — Insectos nocivos. *Chac. Quint.*, 17 (2) : 93-94.
- OHAUS (F.), 1900. — Bericht über eine entomologische Reise nach Zentralbrasilien. *Stettin. Ent. Ztg.*, 61 : 164-273.
- OHAUS (F.), 1909. — Bericht über eine entomologische Studienreise in Südamerika. *Stett. Ent. Ztg.*, 70 (1) : 3-139.
- RIBEIRO (O.) & W. B. MORS, 1948. — Estudo químico da mucilagem das estipulas da imbauba. (*Cecropia adenopus* Mart.). *Bol. Inst. Quim. Agric.*, 9 : 7-21.
- RICHTER (A.), 1898. — Über die Blattstructur des Gattung *Cecropia*. *Bibl. Bot.*, 43 : 1-25.
- RICKSON (F. R.), 1971. — Glycogen plastids in Müllerian body cells of *Cecropia peltata*, a higher green plant. *Science*, 173 : 344-347.
- RICKSON (F. R.), 1973. — Review of Glycogen plastid differentiation in Müllerian Body cells of *Cecropia peltata*. *Ann. N. Y. Ac. Sc.*, 210 : 104-114.

- RICKSON (F. R.) & DENISON, 1975. — Ascomycete invasion of glycogen-rich Müllerianbody tissue of *Cecropia obtusifolia* (Moraceae). *Mycologia*, 67 (5) : 1043-1047.
- RICKSON (F. R.), 1976. — Anatomical development of the leaf trichilium and Müllerian bodies of *Cecropia peltata* L. *Am. J. Bot.*, 63 (9) : 1266-1271.
- RICKSON (F. R.), 1976. — Ultrastructural differentiation of the Müllerian body glycogen plastid of *Cecropia peltata* L. *Am. J. Bot.*, 63 (9) : 1272-1279.
- RICKSON (F. R.), 1977. — Progressive loss of ant-related traits of *Cecropia peltata* on selected Caribbean Islands. *Amer. J. Bot.*, 64 (5) : 585-592.
- ROELAND (J. C.), 1986. — Les Jardins de Fourmis : Aspects biologiques et écologiques. DEA Univ. Paris VI : 44 pp., Figs.
- SCHIMPER (A. F. W.), 1888. — Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. *Botan. Mitt. Tropen, Iena* : 1-85.
- SCHUPP (E. W.), 1981. — Interactions between Ants and Plants : Azteca protection of *Cecropia* saplings. *Manuscript Tampa, Florida* : 35 pp.
- SCHUPP (E. W.), 1986. — Azteca protection of *Cecropia* : ant occupation benefits juvenile trees. *Oecologia* 70 : 379-385.
- SKUTCH (A. F.), 1945. — The most hospitable tree (*Cecropia*). *Scient. Month.*, 60 (1) : 5-17.
- STARK (N.), 1970. — The nutrient content of plants and soils from Brasil and Surinam. *Biotropica*, 2 : 51-60.
- TAKHTAJAN (A.), 1969. — Flowering Plants. Origin and Dispersal. Oliver & Boyd, Edinburg : 310 pp.
- WHEELER (W. M.), 1921-1922. — The ants collected by the American Museum Congo expedition. A contribution to the myrmecophily of Africa. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 45 : 39-1139.
- WHEELER (W. M.), 1925. — Ants. Their structure. Development and Behavior. Columbia Univ. Press, N. Y. : 663 pp.
- WHEELER (W. M.) & J. C. BEQUAERT, 1929. — Amazonian myrmecophytes and their ants. *Zoologischen Anzeiger*, 82 : 10-39.
- WHEELER (W. M.), 1942. — Studies on neotropical ant-plants and their ants. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 90 (1) : 1-162.
- WILCOX (J. A.), 1971. — Col. Cat. Suppl. 78 (1) Galerucinae. Junk ed. La Haye : 220 pp.
- WILSON (E. O.), 1971. — The Insect Societies. Harvard Univ., Cambridge : 548 pp.
- WOODSON (R. E.) & al., 1960. — Flora of Panama. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 47 : 114-116 ; 171-176.
- YANES (C. V.), A. OROZCO, G. FRANÇOIS & L. TREJO, 1975. — Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Vera Cruz, Mexico. *Biotropica*, 7 (2) : 73-76.