

LES TROPHOBIOSES ENTRE FORMICIDAE ET HEMIPTERA STERNORRHYNCHA ET AUCHENORRHYNCHA

Jacques H. C. DELABIE

**Laboratório de Mirmecologia, Convênio UESC-CEPLAC, Centro de
Pesquisa do Cacau, C.P. 7, 45600-000 Itabuna, BA, Brésil.**

delabie@nuxnet.com.br, delabie@cepec.gov.br

**Ce texte est tiré du mémoire d'HDR (Habilitation à Diriger des Recherches)
présenté le 1er février 2001 à l'Université Paris 13, sous le titre
suivant :**

Contribution à la connaissance de la myrmécofaune Néotropicale : aspects comportementaux, écologiques et évolutifs

I-1. Introduction

Les relations de mutualisme entre fourmis et les 'Homoptera', appelées trophobioses selon la définition de Wasmann (Myers 1928, Hölldobler & Wilson 1990, Gullan 1997), ont attiré l'attention de nombreux chercheurs depuis le dix-neuvième siècle et ont été l'objet d'une grande quantité de publications. Diverses révisions sont disponibles sur la question, en particulier: Nixon (1951), Way (1963), Buckley (1987a,b), Sudd (1987), Hölldobler & Wilson (1990) et Gullan (1997). Des informations supplémentaires, davantage fondées sur les relations des fourmis avec divers organismes, se trouvent aussi dans Myers (1928), Beattie (1985), Fowler et al. (1991), Jolivet (1996) et Schultz & McGlynn (2000). Dans cette révision, est examinée la forme actuelle selon laquelle les relations trophobiotiques entre les deux groupes d'insectes sont perçues et quelques points considérés d'actualité sont présentés afin de

contribuer à la compréhension de l'évolution de ces interactions entre insectes de groupes radicalement différents.

Les cas de trophobiose connus entre fourmis et 'Homoptera' ne sont pas uniques. Comme les fourmis ne sont pas capables de s'alimenter directement de matière végétale, à l'exception des espèces de la tribu Attini qui élèvent des champignons, les fourmis ont développé plusieurs types de rapports trophobiotiques avec des chenilles de Lepidoptera des familles Lycaenidae, Riodinidae, et Tortricidae (Maschwitz et al. 1986, Hölldobler & Wilson 1990, DeVries 1991; Pierce et al. 1991), et des Heteroptera des familles Coreidae, Pentatomidae et Plataspidae (Myers 1928, Maschwitz et al. 1987, Hölldobler & Wilson 1990, Dejean et al. 2000b, Giberneau & Dejean 2001). Quelques autres 'Homoptera' maintiennent des rapports semblables avec une gamme d'autres insectes, en particulier des Anthribidae, Coccinellidae, Apoidea et divers Hymenoptera Aculeate (guêpes *lato sensu*), Tachinidae, Syrphidae et Neuroptera (Belt 1874 *In* Myers 1928, Auclair 1963, Castro 1974, Kosztarab 1987, Hölldobler & Wilson 1990, Carver et al. 1991). Mais c'est entre fourmis et différents groupes d'insectes groupés sous la bannière 'Homoptera' que ce phénomène atteint sa plénitude, à des degrés différents et avec des adaptations convergentes.

Encore largement utilisé par les auteurs d'Amérique du Nord, accepté par la plupart des publications internationales, le terme 'Homoptera' n'est cependant plus considéré comme valide en tant qu'ordre ou sous-ordre par les taxonomistes d'Hemiptera (Carver et al. 1991, The Scale 2001, [25] www.sel.barc.usda.gov/Coccoidea/scale2001.htm). Relativement à la nature paraphyllétique des Hemiptera, trois sous-ordres sont actuellement reconnus: Sternorrhyncha (cochenilles, pucerons, mouches blanches), Auchenorrhyncha (cigales, cicadellides, cercopides, membracides) et Heteroptera (punaises). Sternorrhyncha est en fait le groupe-frère de tout le reste des Hemiptera (Carver et al. 1991). 'Homoptera' est donc formé par l'aggrégation artificielle des Sternorrhyncha et Auchenorrhyncha, tous deux herbivores; son appellation est maintenue ici en raison de la facilité d'argumentation qui dérive des comportements convergents quant aux relations avec les fourmis. Néanmoins, en règle générale, on adopte la nomenclature de Carver et al. (1991) pour les Hemiptera.

I-2. Qui sont les partenaires de la trophobiose et qu'ont-ils de si spécial?

Les 'Homoptera' vivent sur de nombreuses plantes annuelles ou pérennes, montrant des degrés divers de spécialisation avec leur hôte. Comme herbivores très spécialisés, ils sont considérés parmi les principaux ravageurs de végétaux au niveau mondial, d'abord parce qu'ils extraient de la sève ou endommagent les tissus

végétaux, et aussi parce qu'ils injectent des toxines ou des virus chez de nombreuses espèces de plantes d'importance économique (Nixon 1951, Carter 1962, Way 1963, Conti 1985, Buckley 1987a, Carver et al. 1991, Gullan 1997, Dejean & Matile-Ferrero 1996, Dejean et al. 2000a). Beaucoup de ces ravageurs ne sont pas trop spécifiques d'une plante-hôte mais ils peuvent s'attaquer aux végétaux voisins, favorisant la dissémination de nombreux pathogènes entre plantes dont certaines leur servent de réservoirs (Carter 1962, Adenuga & Adeboyeke 1987). Leur trait le plus caractéristique touche la structure des pièces buccales: les têtes des Sternorrhyncha et Auchenorrhyncha sont opisthognathes et les pièces buccales se sont spécialisées dans l'extraction de la sève des plantes. Modifiées en un rostre qui engaine deux paires de stylets sclérotisés et imbriqués flexibles, ces pièces incluent les canaux salivaire et alimentaire, parfaitement capables de pénétrer mécaniquement les tissus végétaux les plus durs (Pesson 1944, Auclair 1963, Carver et al. 1991, Dolling 1991). La plupart des 'Homoptera' associés à des fourmis extraient la sève du phloème, sauf les Cercopidae qui se nourrissent de xylème (Carter 1962, Carver et al. 1991, Gullan 1997). L'exploration d'un tissu de plante par les stylets nécessite plusieurs minutes à plusieurs heures avant de parvenir à une source de sève satisfaisante, aussi la prise alimentaire demande beaucoup de temps (Auclair 1963). Ce mode d'exploitation de la sève de la plante fait de l'ensemble de 'Homoptera' des proies faciles pour n'importe quel prédateur parce que les insectes, incapables de retirer leur stylets rapidement du tissu végétal, une fois ceux-ci en place, ne peuvent pas s'enfuir rapidement (Stadler & Dixon 1998b, 1999). La lenteur relative de ces insectes à installer ou retirer leurs pièces buccales pour se nourrir est un puissant facteur qui a certainement favorisé la myrmecophilie au cours de l'évolution chez différents groupes d'espèces.

Durant l'exploration du tissu de la plante par les stylets, une sécrétion est fréquemment déposée pour former une gaine alimentaire protectrice (Carter 1962). La nature de l'alimentation liquide dépend clairement de celle de la plante de l'hôte. Les éléments de base de l'alimentation sont des composants azotés, des acides aminés, des acides organiques, des amides, des carbohydrates et de nombreux composés secondaires (Auclair 1963). La sève de la plante est digérée grâce au système digestif particulièrement complexe des Hemiptera, où une partie de l'intestin est parfaitement apposée ou encapsulée par une autre partie; ce système forme un filtre alimentaire efficace, permettant à l'eau en excès, des sucres et d'autres éléments, d'être éliminés rapidement dans l'intestin postérieur (Pesson 1944, Ammar 1985, Carver et al. 1991). Le volume de liquide qui traverse le corps de l'insecte est très élevé et celui-ci a besoin d'en éliminer de grandes quantités, tout en concentrant les éléments nutritifs essentiels à sa survie et à son développement. Des endosymbiontes, micro-organismes

intracellulaires, sont rencontrés dans des cellules spécialisées (mycétocystes ou bactériocytes), des organes (mycétomes) ou dans divers tissus. Ils sont extrêmement diversifiés et existent chez tous les 'Homoptera'. Ils fournissent à leur hôte des produits azotés, des acides aminés, lipides ou vitamines non disponibles dans la sève de la plante-hôte (Auclair 1963, Miller & Kosztarab 1979, Houk & Griffiths 1980, Ammar 1985, Gullan & Kosztarab 1997, Douglas 1998). Excepté quelques familles, telles que les Diaspididae, la plupart des Sternorrhyncha et Auchenorrhyncha émettent par l'anus des gouttelettes d'excreta: un liquide riche en sucres, le miellat ("honeydew") qui provient de la sève de la plante partiellement digérée, auquel s'ajoutent les produits des tubes Malpighi. Ce liquide est une source nutritive riche et stable pour tous les insectes qui le récoltent. Le miellat est par conséquent un mélange complexe de carbohydrates solubles dans l'eau (la plus grande fraction, y compris glucose, saccharose, fructose et autres), d'acides aminés, d'amides, d'acides organiques, d'alcools, d'auxines et de sels (Hackman & Trikojus 1952, Auclair 1963, Way 1963). La production de miellat est extrêmement variable et peut atteindre plusieurs fois la masse du corps de l'insecte par heure de prise alimentaire (Auclair 1963, Larsen et al. 1992). Elle est différente, qualitativement ou quantitativement, si le puceron est associé ou non à une fourmi, et dépend aussi de la plante hôte (Way 1963, Stadler & Dixon 1999).

Beaucoup de Sternorrhyncha et Auchenorrhyncha sont grégaires, au moins à une étape précoce de leur développement, et quelques-uns le restent jusqu'à l'âge adulte, tel que les Aphidoidea, Coccidea, Eurymelidae ou Membracidae (Carver et al. 1991). Quelques Sternorrhyncha ont une vie sédentaire, comme les femelles adultes de la plupart des cochenilles, ou quelquefois dès l'éclosion comme les Diaspididae (Pesson 1944, Gullan & Kosztarab 1997). Généralement, la première étape de la vie larvaire, le "crawler", correspond à une phase de dispersion pendant laquelle l'insecte se déplace par ses propres moyens, ou bien est transporté par les fourmis ou encore est dispersé par le vent (Stephens & Aylor 1978, Washburn & Washburn 1983). Les espèces qui présentent une forme quelconque d'association avec les fourmis mesurent entre 1 et 10-15 mm. Petite taille, sédentarisme, absence de réaction agressive, omniprésence et habitudes grégaires: tous ces facteurs contribuent à faciliter leur découverte et leur contrôle par les fourmis qui viennent à les utiliser comme source stable d'éléments nutritifs. Par ailleurs, et pour la même raison, ces insectes sont les hôtes faciles et abondants de nombreux Hymenoptera parasites (Carver et al. 1991, Sullivan & Völkl 1999).

Beaucoup de fourmis qui visitent les 'Homoptera' sont opportunistes et possèdent des caractéristiques alimentaires semblables à celles des fourmis qui visitent les nectaires extrafloraux de certaines plantes (si ce ne sont pas les mêmes

espèces) (Carroll & Janzen 1973, Hölldobler & Wilson 1990, Oliveira & Brandão 1991, Oliveira & Pie 1998). Blüthgen et al. (2000) observent que les fourmis associées à des 'Homoptera' dans la canopée de la forêt amazonienne sont généralement dominantes et monopolisent l'exploitation des trophobiontes pour leur propre colonie, alors que ce n'est pas le cas avec les sites à nectaires extrafloraux. En fait, beaucoup de ce qui peut être dit sur le mutualisme facultatif ou obligatoire entre angiospermes et fourmis s'applique également aux cas d'associations entre fourmis et 'Homoptera'. Les 'Homoptera' qui produisent du miellat peuvent être considérés comme un équivalent écologique des nectaires extrafloraux des plantes. En conséquence, la présence de fourmis et d'insectes piqueurs/suceurs de sève peut, dans certains cas, être comprise comme un mécanisme bénéfique à la plante (voir, en particulier, Beattie, 1985), à la condition que la densité des trophobiontes reste relativement basse (Way 1963, Wood 1982, Cushman & Addicott 1991). En outre, les soins donnés à une population d'"Homoptera' garantit aux fourmis l'accès permanent à une source de miellat et évitent les problèmes liés à la variation saisonnière de production de nectar par la plante-hôte (McKey & Meunier 1996). Les processus évolutifs qui régissent les deux classes de mutualisme sont absolument indépendants dans tous les cas. Il y a peut être des exceptions quand, comme quelques auteurs l'ont signalé, les deux systèmes entrent en compétition ou se complètent (Rico-Gray 1993, Blüthgen et al. 2000, Sakata & Hashimoto 2000).

Il apparaît aujourd'hui clairement que les fourmis, comme organismes sociaux, datent du Crétacé, il y a approximativement 100-120 millions d'années (Johnson et al. 2001). Des proto-Hemiptera remontent au Carbonifère (Evans 1963), et les Auchenorrhyncha et Sternorrhyncha sont beaucoup plus vieux que les fourmis et connus dès le Permien ou le Trias. Aphidoidea et Coccoidea déjà communs au Crétacé, sont plus diversifiés durant le Tertiaire et certainement très tôt capables de produire du miellat dans les mêmes conditions que les espèces actuelles (Carroll & Janzen 1973, Miller & Kosztarab 1979, Gullan & Kosztarab 1997, Johnson et al. 2001). D'authentiques associations entre fourmis et 'Homoptera' basées sur la trophobiose sont apparues tôt, probablement durant le tertiaire, car des fossiles de l'ambre de la Baltique suggèrent une association entre pucerons et *Iridomyrmex* dès l'Oligocène (Wheeler 1914, Hölldobler & Wilson 1990), et des preuves fossiles trouvées dans l'ambre de la République Dominicaine attestent de telles interactions entre fourmis du genre *Acropyga* et des Pseudococcidae Rhizoecinae au Miocene (Johnson et al. 2001).

Les espèces de fourmis qui, la plupart du temps, sont associées à des trophobiontes sont arboricoles, territoriales, omnivores ou prédateurs opportunistes, ou

encore recherchent des cadavres d'insectes et d'autres organismes ("scavengers"). Elles sont aussi capables de recruter un grand nombre d'individus de leur société pour exploiter une source de nourriture particulièrement intéressante. Elles appartiennent généralement à l'une des sous-familles suivantes: Dolichoderinae, Formicinae, Myrmicinae (Carroll & Janzen 1973, Hölldobler & Wilson 1990), mais quelques cas d'associations avec des Pseudomyrmecinae (Klein et al. 1992, Gullan 1997) ou des Ponerinae sont aussi rapportés. Ces dernières fourmis, souvent considérées plus primitives, sont souvent caractérisés comme des prédateurs ou des charognards qui fourragent seuls (Carroll & Janzen 1973, Hölldobler & Wilson 1990). Cependant, plusieurs Ponerinae ont développé des stratégies élaborées pour rassembler et emporter des aliments liquides vers leurs nids (Weber 1944, Hölldobler & Wilson 1990). La récolte de miellat sur des Sternorrhyncha ou des Auchenorrhyncha est rapportée pour certains *Odontomachus* (Myers, 1929; Evans & Leston 1971) et *Ectatomma* (Weber 1946; Dietrich & McKamey 1990). Les aliments liquides sont particulièrement intéressants pour les fourmis plus les évoluées, en particulier les Dolichoderinae et les Formicidae (Sudd 1987), une fois qu'ils peuvent être stockés et pré-digérés par certaines ouvrières (= l'"estomac" social) et redistribués facilement et rapidement à la société à un faible coût énergétique par trophallaxie (Hölldobler & Wilson 1990, Fowler et al. 1991).

Généralement les fourmis associées à des Auchenorrhyncha ne s'excluent pas entre elles et simultanément plusieurs espèces de fourmis peuvent simultanément ou successivement visiter un groupe de Cicadellidae, de Delphacidae ou encore de Membracidae (Larsen et al. 1991, Dejean et al. 1996). La même chose peut être dite pour de nombreux Sternorrhyncha à qui les fourmis ne prêtent qu'une attention discontinue (Way 1963, Adenuga & Adeboyeke 1987). Néanmoins, des cas de trophobiose spécialisée, c'est-à-dire où un groupe de trophobiontes est associé en permanence à la même espèce de fourmi, sont très communs chez les Sternorrhyncha, en particulier les Coccidae et Pseudococcidae.

I-3. Diversité et évolution du mutualisme entre fourmis et 'Homoptera'.

I-3.1. Formes primitives d'interactions 'Homoptera' / fourmis

Même si la plupart des Sternorrhyncha et Auchenorrhyncha ont le même besoin de se voir libres du miellat produit, la plupart d'entre eux ne sont pas associés à des fourmis ou le sont par hasard. Par exemple, selon Bristow (1991b), seulement 24% des pucerons des Montagnes Rocheuses sont associés à des fourmis. L'élimination physique ou mécanique du miellat est certainement l'un des problèmes les plus

importants dans l'évolution des 'Homoptera' car l'incapacité d'éliminer par eux-mêmes cette excrétion peut signifier la mort de n'importe quelle espèce fixée sur son support de forme définitive (= espèce sessile) à court terme, par contamination du support ou de l'insecte par la fumagine ou d'autres moisissures, ou simplement par noyade (Gullan 1997, Gullan & Kosztarab 1997). Les prédateurs peuvent aussi utiliser le miellat comme un signal chimique pour localiser les emplacements où se nourrissent les espèces sessiles ou non (Bristow 1991b). Pour éviter ces différents problèmes, quelques espèces de cochenilles produisent des filaments de cire qui isolent le corps de l'insecte des excréments, d'autres les enveloppent dans un tube creux, destiné à rejeter le miellat le plus loin possible du corps, ce tube atteignant plusieurs centimètres de long chez certaines espèces (Gullan & Kosztarab 1997). Chez les 'Homoptera' capables de mouvements, le mécanisme d'élimination le plus commun est d'agiter l'extrémité de l'abdomen pour rejeter la gouttelette de miellat aussi loin que possible (Way 1963, Gullan & Kosztarab 1997) ou en la faisant glisser grâce à la patte arrière (Way 1963). Chez d'autres insectes, la gouttelette est propulsée par contractions abdominales ou éliminée passivement par l'anus (Way 1963, Gullan 1997). Ces mécanismes conduisent souvent à la formation de larges taches de fumagine sur le feuillage (Way 1954, 1963, Carter 1962, Gullan 1997), qui sont reportées soit comme indifférentes, soit comme préjudiciables à la population d'"Homoptera'. Ces champignons peuvent réduire la photosynthèse de la plante-hôte et recouvrir ces derniers. Par conséquent et en raison de l'activité de fourragement de nombreuses espèces de fourmis sur la végétation, la plupart des interactions entre fourmis et 'Homoptera' sont certainement la collecte, par les fourmis, du miellat dispersé sur le feuillage qu'elles lèchent directement sur le substrat, aucun contact direct entre les deux organismes n'étant établi *a priori* (Hölldobler & Wilson 1990). Les espèces de fourmis opportunistes, telles que la plupart de celles que l'on trouve près d'"Homoptera', sont aussi souvent des prédateurs généralistes. En même temps qu'elles procèdent à la collecte de miellat sur le feuillage ou autour des insectes qui extraient la sève, elles s'attaquent à ces derniers, à l'exemple des fourmis qui visitent les vergers de poires infestés par le Psyllidae *Cacopsylla pyricola* (Paulson 1998). En fait, même si les interactions entre les deux groupes d'insectes sont rapportées en Chine depuis l'Antiquité (Buckley 1987a, Huang & Yang 1987), celles-ci sont établies surtout sur l'aptitude à la prédation des fourmis sur les 'Homoptera'; elles ont donné lieu aux plus anciens exemples de contrôle biologique.

I-3.2. Trophobioses facultatives

La plupart des informations les mieux documentées sur les associations mutualistes entre fourmis et Sternorrhyncha ou Auchenorrhyncha font mention de l'existence d'un vrai contact entre les deux organismes et constituent un pas évolutif supplémentaire. Comme Stadler & Dixon (1999) le supposent pour les pucerons, il est possible que toute trophobiose ait commencé sous la forme d'une relation prédateur/proie et que la fourmi ait été inhibée dans son élan de prédation par l'offrande d'une gouttelette de miellat. L'association à des fourmis est très commune chez les populations de pucerons dans les régions tempérées de l'Hémisphère Nord, mais pratiquement limitée à ceux-ci (Sudd 1987, Bristow 1991b), alors qu'elle est beaucoup plus diversifiée à de nombreuses familles d'Auchenorrhyncha et de Sternorrhyncha dans les régions tropicales (Malsch et al. 2001) (Tableau 1). En fait, les diverses formes de trophobioses ont évolué indépendamment mais par des voies convergentes dans les familles d'Homoptera les plus diverses (Tableau 1). Seules quelques-unes de ces familles, ou espèces qui appartiennent à ces familles, sont mutualistes obligatoires, mais majoritairement, ces relations sont seulement facultatives ou opportunistes.

La plupart des cas de trophobiose facultative sont rencontrés chez les Sternorrhyncha, peut-être en conséquence de l'incapacité à se déplacer pour beaucoup d'eux (Coccoidea) (Tableau 1), ou à cause de l'abondance et de la qualité du miellat produit par les autres (Aphididae). Pour cette raison, c'est aussi chez ces insectes que les adaptations morphologiques ou comportementales, destinées à faciliter les interactions avec les fourmis, sont observées le plus fréquemment. Par exemple, la cicadelle *Dalbulus quinquenotatus*, obligatoirement associée à une fourmi (Moya-Raygoza & Nault 2000), produit une plus grande quantité de miellat, possède une gamme de comportements plus complexes et est plus sessile (non-sauteur) que n'importe quelle congénère non associée aux fourmis (Larsen et al. 1992). Selon Dietrich & McKamey (1990), ce comportement sessile observé chez les familles d'Auchenorrhyncha où existent des associations avec les fourmis, favorise la subsocialité et l'apparition d'habitudes grégaires.

Selon Bristow (1991b), le mutualisme est maintenu seulement quand les coûts de manutention de l'association sont peu élevés pour les deux partenaires, alors que les bénéfices sont importants pour tous deux. Au moins du côté des 'Homoptera', le coût du mutualisme est faible, le miellat étant un produit d'élimination, alors que les autres coûts pour les deux partenaires sont variables et dépendent de différentes circonstances et situations (Buckley 1987a, Bristow 1991b, Stadler et al. 2001).

Tableau 1: Interactions trophobiotiques entre Formicidae et Hemiptera Auchenorrhyncha et Sternorrhyncha (Les références ne sont pas exhaustives et sont seulement indicatrices. Selon Danièle Matile-Ferrero (comm. pers.), d'autres familles de Coccoidea qui produisent du miellat sont certainement aussi visitées par les fourmis, mais aucune information n'est disponible dans la littérature).

CLASSIFICATION	FRÉQUENCE DES INTERACTIONS TROPHOBIOTIQUES AVEC LES FOURMIS	REFERENCES
Auchenorrhyncha		
Cicadomorpha		
Cercopoidea		
Cercopidae	rare	Dietrich & McKamey 1990, Hölldobler & Wilson 1990
Cicadelloidea		
Aetalionidae	rare, Région Néotropicale	Castro 1975, Brown 1976, Dejean pers. comm.
Cicadellidae	occasionnel	voir révision de Dietrich & McKamey 1990, Carver et al. 1991, Larsen et al. 1992, Buckley et al. 1990, Moya-Raygoza & Nault 2000, Michereff Filho pers. comm
Eurymelidae	obligatoire, Région Australienne	Buckley 1990, Buckley et al. 1990, Dietrich & McKamey 1990, Hölldobler & Wilson 1990, Fletcher et al. 1991, Rozario et al. 1993
Membracidae	commun	Myers 1928, Wood 1982, Bristow 1983, Hölldobler & Wilson 1990, Morales 2000
Nicomidae	rare	Blüthgen et al. 2000
Fulgoromorpha		
Fulgoroidea		
Cixiidae	rare	Myers 1928, 1929, Dietrich & McKamey 1990, Carver et al. 1991
Delphacidae	rare (<i>Peregrinus maidis</i>)	Myers 1928, Dietrich & McKamey 1990, Dejean et al. 1996, Michereff Filho pers. comm.
Derbidae	rare	Myers 1928
Dictyopharidae	rare	Myers 1928
Flatidae	rare et peu clair (Région Ethiopienne)	Adenuga 1975
Fulgoridae		Hölldobler & Wilson 1990,
Issidae	rare (Xestocephalinae, Région Australienne)	Myers 1928, Dietrich & McKamey 1990
Tettigometridae	rare (Région Ethiopienne)	Myers 1928, Bourgoin 1985, Dietrich & McKamey 1990, Dejean & Bourgoin

			1998, Dejean et al. 1997, 2000a
Sternorrhyncha			
Aphidoidea			
Aphididae	très commun		voir revisions de Nixon 1951, Way 1963, Sudd 1987, Hölldobler & Wilson 1990, Bristow 1991b
Aleyrodoidea			
Aleyrodidae	rare		Myers 1928, Carver et al. 1991, Bastien 1996
Coccoidea			
Acleridae	Rare		Smith 1940 In Nixon 1951
Coccidae	très commun		voir révisions de Nixon 1951, Way 1963, Hölldobler & Wilson 1990, Gullan 1997
Dactylopiidae	Rare		Webster 1890 In Hayes 1920, www.ru.ac.za/academic/departments/zootchto/Martin/dactylopiidae.htm
Diaspididae	rare, association connue seulement avec des forumis du genre <i>Melissotarsus</i> (Région Ethiopienne)		voir révision de Ben-Dov 1990, voir aussi: Adenuga 1975, Dejean & Mony 1991, Fisher & Robertson 1999
Eriococcidae	Rare		Nickerson et al. 1974, Buckley et al. 1990
Kerriidae (Lacciferidae)	Rare		Nixon 1951, Prins et al. 1975, Ben-Dov & Matile-Ferrero 1984, Ben-Dov 1990
Kermesidae	Rare		Ben-Dov & Matile-Ferrero 1983, Bullington & Kosztarab 1985
Lecanodiaspididae	rare (<i>Psoraleococcus</i> , Région Australienne)		Lambdin & Kosztarab 1988
Margarodidae	rare (<i>Icerya</i> spp.) e geralmente não très claro		Nixon 1951, Adenuga 1975, Campbell 1984, Bigger 1993
Pseudococcidae	très commun		voir revisions dans Nixon 1951, Way 1963, Hölldobler & Wilson 1990, voir aussi Williams 1998
Stictococcidae	obligatoire (Région Ethiopienne)		Nixon 1951, Evans & Leston 1971, Adenuga & Adeboyeku 1987, Campbell 1984, 1994, Bigger 1993, Dejean & Matile-Ferrero 1996
Psylloidea			
Psyllidae (=Chermidae)	rare		Myers 1928, Buckley et al. 1990, Hölldobler & Wilson 1990, Dejean et al 1991, Carver et al. 1991, Paulson 1998

Il est évident que les fourmis n'exploitent pas les 'Homoptera' seulement pour leur miellat, mais aussi comme source de protéines ou de lipides, et d'autre part, elles peuvent les utiliser comme des proies communes (Nixon, 1951, Way 1963, Carroll & Janzen 1973, Buckley 1987a, b, Sudd 1987, Mckey & Meunier 1996, Hölldobler & Wilson 1990, Sakata 1994, 1995, Gullan 1997). Way (1963) explique que les fourmis font la différence entre trophobiontes et proies normales grâce aux mouvements lents des premiers, lesquels rappellent ceux du couvain de la fourmi, alors que les intrus (les proies potentielles) sont normalement plus actifs ou plus agités. Le "choix" par les fourmis de s'associer aux 'Homoptera' rencontrés sur leur territoire dépend d'une gamme de facteurs plus ou moins imbriqués (voir Buckley 1987a): le degré de perturbation des fourmis ou du trophobionte (Way 1963); l'existence de plus d'une espèce d'"Homoptera", faisant qu'une compétition peut naître pour attirer à soi les soins de la fourmi (Sudd 1987, Cushman & Addicott 1991, Sakata & Hashimoto 2000); le degré d'affinité de la fourmi pour l'insecte (Sakata 1994, Gullan 1997); la carence en protéines dans le régime alimentaire de la fourmi, la densité ou l'importance numérique du groupe d'"Homoptera" et sa capacité de production de miellat, aussi bien qualitativement que quantitativement (Way 1963, Tilles & Wood 1982, Delabie et al. 1990, Sakata 1994, 1995, Dejean et al. 2000a).

Souvent, la fourmi sollicite la libération de miellat en tambourinant l'extrémité abdominale de l'insecte avec ses antennes ou en le touchant par des mouvements prolongés larges (Nixon 1951, Way 1963, Sudd 1987, Hölldobler & Wilson 1990, Larsen et al. 1992, Dejean & Bourgoïn 1998). L'antennation est continue pendant toute la durée de la sollicitation de miellat (Hölldobler & Wilson 1990, Dejean & Bourgoïn 1998). Quand une gouttelette de miellat est expulsée, le trophobionte la conserve à l'extrémité de l'abdomen jusqu'à ce qu'une fourmi la prenne, sinon, il la libère après un certain temps (Larsen et al. 1992). Dans beaucoup de cas, la gouttelette de miellat est libérée indépendamment de la présence d'une fourmi. Dans ce cas, le miellat expulsé est simplement léché par les fourmis (Dejean et al. 1996).

Beaucoup de guêpes parasites se sont spécialisées dans l'attaque des Sternorrhyncha ou Auchenorrhyncha isolés ou en groupes, à des niveaux différents de leur développement: Aphelinidae, Braconidae Aphidiinae, Dryinidae, Encyrtidae, Eupelmidae ou Mymaridae (Nixon 1951, Nechols & Seibert 1985, Rozario et al. 1993, González-Hernández et al. 1999, Sullivan & Völck 1999, Stadler & Dixon 1999, Moya-Raygoza & Nault 2000). Les coléoptères de la famille Coccinellidae et les mouches Syrphidae sont parmi leurs principaux prédateurs (Way 1963, Collins & Scott 1982), alors que les araignées ont aussi été rapportées fréquemment dans les publications

récentes (Cushman & Whitham 1989, Buckley 1990, Cushman & Addicott 1991, Moya-Raygoza & Nault 2000). Beaucoup d'espèces de fourmis offrent une protection directe à leur trophobiontes et, bien que cette protection ne soit pas absolue, les prédateurs et parasites développent des stratégies sophistiquées pour éviter d'être attaqués par les fourmis (Way 1963). Un bénéfice indirect est aussi offert sous la forme de l'élimination par les fourmis d'insectes morts, ce comportement contribuant certainement à diminuer le taux de parasitisme dans la population de trophobiontes (Buckley 1987a). La motivation des fourmis à protéger leur trophobionte, estimée par le taux de survie de ceux-ci, dépend de l'accessibilité des insectes, de la distance entre ceux-ci et la colonie de fourmis, du nombre d'individus dans le groupe visité par les fourmis, de leur capacité à se regrouper, à produire le miellat, aussi bien que de la diversité de sources alimentaires dont les fourmis disposent (Way 1963, Wood 1982, Delabie et al. 1994, Gullan 1997). Selon Wood (1982), les plantes pérennes fournissent de meilleurs emplacements que les plantes annuelles, car ces emplacements sont prévisibles et peuvent être exploités par les sociétés de fourmis en permanence. Le taux de survie des 'Homoptera' dépend encore du caractère agressif de la fourmi "protectrice" ou du caractère dominant de celle-ci (Nixon 1951, Wood 1982, Buckley & Gullan 1991, Campbell 1994, Gullan 1997), mais ne dépendrait pas du nombre de trophobiontes vivant dans le groupe (Flatt & Weisser 2000, Morales 2000). Dans quelques cas, les trophobiontes sont marqués par une odeur spécifique de la colonie qui les exploite, laquelle peut être discriminée par les fourmis conspécifiques d'une autre colonie (Schütze & Maschwitz 1992).

Beaucoup de fourmis construisent un abri protecteur, ou une sorte de tente, fait de débris végétaux, pour protéger les groupes d'"Homoptera" sur des emplacements de la plante favorables aux activités de succion de sève. Ces abris servent à protéger les trophobiontes contre leurs parasites ou prédateurs, ou contre l'incidence de la pluie directe, ou encore peut-être pour éviter que les espèces non-sessile ne s'échappent (Nixon 1951, Kirkpatrick 1952, Way 1954, 1963, Evans & Leston 1971, Delabie 1990, Dejean et al. 1996, Gullan 1997, Liefke et al. 1998). Ce dernier cas semble être celui des Membracidae observés sur les pédoncules des cabosses de cacao dans les plantations de Bahia, où ils sont associés à des espèces arboricoles des genres *Azteca*, *Crematogaster* ou *Dolichoderus*. Selon Way (1963), les abris construits par les fourmis au-dessus de leurs trophobiontes dérivent de constructions semblables faites originellement par beaucoup de fourmis afin de protéger leurs pistes et garantir l'exploitation des ressources qu'elles ont découvertes. D'autres fourmis, telles que *Formica obscuripes*, construisent des galeries souterraines dans le but de protéger leurs pucerons mutualistes qui y émigrent journalièrement (Seibert 1992). Ces

précautions ne sont pas exclusives aux 'Homoptera' car les fourmis construisent aussi des refuges pour protéger les punaises *Caternaltiella rugosa* (Plataspidae) au Cameroun (Dejean et al. 2000b). Pour quelques espèces de fourmis, l'abri est une structure obligatoire destinée à permettre l'établissement permanent d'insectes producteurs de miellat à la périphérie du territoire d'espèces arboricoles, telles qu'*Azteca paraensis bondari* (Delabie 1990). Les fourmis élèvent quelquefois les trophobiontes dans leurs propres nids, comme chez les *Acropyga* cryptiques avec leurs Pseudococcidae symbiotiques élevés sur les racines d'Angiospermes (Bünzli, 1935, Weber 1944, Delabie et al. 1990), ou alors les rentrent dans le nid pendant l'hiver (Nixon 1951, Seifert 1996, Malsch et al. 2001). Certaines espèces arboricoles nichent avec les trophobiontes à l'intérieur de pavillons cousus en soie, comme certains *Camponotus* et *Polyrhachis* de Malaisie (Dumpert et al. 1989, Dorow & Maschwitz 1990, Liefke et al. 1998). D'autres vivent dans les entrenoeuds creux ou dans les domaties d'arbres des régions tropicales, comme les *Azteca* associées à *Cecropia* et *Cordia* dans Région Néotropicale (Gullan 1997), *Camponotus* ou *Crematogaster* dans les *Macaranga* d'Asie du Sud-Est (Maschwitz et al. 1996, Heckroth et al. 1998), *Crematogaster* dans les *Avicennia* des mangroves australiennes (Nielsen 1997) ou *Tetraponera* dans un bambou du genre *Gigantochloa* (Klein et al. 1992), où est élevée de forme facultative ou obligatoire une population de cochonilhas (voir aussi Gullan et al. 1993, Maschwitz & Fiala 1995, Gullan 1997, Liefke et al. 1998).

Un autre aspect important est la manipulation aisée des trophobiontes par les fourmis, permettant leur transport sur des sites plus riches ou plus faciles à exploiter (Nixon 1951, Way 1954, Carroll & Janzen 1973, Delabie et al. 1994, Malsch et al. 2001). Néanmoins, les "crawlers" de Coccoidae sont capables de coloniser par eux-mêmes les sites d'exploitation de sève et sont rejoints par les fourmis plus tard (Nixon 1951, Delabie et al. 1994, Maschwitz et al. 1996, 2000). Le choix d'un emplacement convenable par une fourmi peut être interprété de plusieurs manières, non exclusives l'une de l'autre:

- a) le site est le plus favorable à la production d'un miellat de qualité (comme le pédoncule des cabosses de cacao),
- b) il est supposé plus facile à défendre contre les attaques de prédateurs et parasites d'"Homoptera",
- c) il est plus facile à fortifier (construction d'abris),
- d) il est d'accès facile et rapide pour les fourmis, et autorise des économies importantes de temps et d'énergie pour le fourragement,
- e) la production de miellat de plusieurs insectes permet de dédommager les coûts d'exploitation par les fourmis,

- f) le site renferme une source stable et permanente de nourriture pour les fourmis, et
- g) il est hors de portée d'une fourmi compétitrice présente dans la même mosaïque.

I-3.3. Mutualisme obligatoire

Beaucoup d'adaptations morphologiques, physiologiques ou comportementales des trophobiontes ont été attribuées à une coévolution avec les fourmis. Quelques auteurs (Bristow 1991b, Stadler & Dixon 1998b) ont déclaré que le mutualisme obligatoire entre fourmis et pucerons est rare et seules quelques espèces possèdent de telles adaptations, essentiellement physiologiques. Selon Way (1963) et Stadler & Dixon (1998a), un puceron facultativement associé à une fourmi présente une performance de reproduction et de développement moins élevée quand il est associé à une fourmi et plus élevée quand il ne l'est pas. D'autres auteurs (Way 1963, Fowler et al. 1991) ont déclaré que les cornicules (ou siphunculi, lesquels produisent des substances répulsives ou de défense, afin de dissuader les ennemis naturels d'approcher) situés à l'extrémité de l'abdomen des pucerons imitent une tête de la fourmi réalisant une offrande trophallactique. Au contraire, il apparaît plus clairement chez certains pucerons, que la réduction des cornicules soit une adaptation à l'association avec une fourmi (Nixon 1951, Sudd 1987, Schütze & Maschwitz 1992, Seibert 1992), alors que l'existence d'une caste de soldat chez le puceron *Pseudoregma sundanica* palierait une faille de défense des fourmis associées contre ses principaux prédateurs (Schütze & Maschwitz 1991). D'autres adaptations sont présentées par certains trophobiontes. Les cochenilles Myzolecaniinae vivent toujours dans les nids de fourmis et ont leurs spiracles ouverts dorsalement alors que la place normale du spiracle est ventrale chez tous les autres Coccidae (Gullan & Kosztarab 1997). Les soies dans la région anale de certains Pseudococcidae servent comme un panier destiné à retenir la gouttelette de miellat le temps que la fourmi la ramasse (Way 1963, Gullan & Kosztarab 1997). Une structure équivalente chez les pucerons élevés par des fourmis est appelée "organe trophobiotique" par Way (1963). Le tettigométride *Euphyonarthex phyllostoma* appelle l'attention de la fourmi sur le fait qu'il est prêt à expulser une gouttelette de miellat en élevant son corps tout en alternant expulsion et retrait de la première gouttelette (Dejean & Bourgoïn 1998). Les glandes exocrines situées dans différentes régions du corps de cette espèce devraient être responsables de l'attraction exercée sur les fourmis (Dejean & Bourgoïn 1998).

Plusieurs espèces du genre *Dolichoderus* de la Péninsule de Malaisie sont connues comme fourmis-bergères parce qu'elles passent toute leur vie comme de vraies nomades, émigrant avec des Pseudococcidae Allomyrmococcini symbiotiques, parfois substitués par un Coccidae ou un Membracidae (Maschwitz & Hänel 1985;

Hölldobler & Wilson 1990, Maschwitz & Dill 1998). Le nid de ces fourmis nomades est établi dans des cavités déjà formées dans la végétation où les fourmis forment une masse compacte de leurs propres corps, grimpées l'une sur l'autre, protégeant leur couvain et les cochenilles. Les fourmis les transportent jusqu'à ce que soient trouvés de nouveaux sites favorables à l'installation des 'Homoptera', quelquefois très loin de la colonie originale. La migration n'est pas périodique, comme dans le cas des fourmis légionnaires, mais dépend de l'épuisement du site exploité par les cochenilles, le nouvel emplacement du nid dépendant uniquement de la proximité de sites convenables à l'établissement des trophobiontes (Maschwitz & Hänel 1985, Hölldobler & Wilson 1990, Maschwitz & Dill 1998). En cas de danger, ceux-ci ont recours à la phorésie: ils grimpent sur les fourmis ou sollicitent leur transport par ces dernières qui les serrent dans leurs mandibules et leur permettent de s'échapper rapidement. Un comportement semblable a été rapporté pour un *Hippeococcus* (Pseudococcidae) de Java associé à un autre *Dolichoderus* (Way 1963, Hölldobler & Wilson 1990).

Les genres de Pseudococcidae hypogés *Eumyrmococcus*, *Neochavesia* et *Xenococcus* (Rhizoecinae) sont obligatoirement associés à des fourmis du genre *Acropyga* (Formicinae) dans plusieurs régions du monde (Williams 1998). Les fourmis et leurs cochenilles vivent sur les racines superficielles de nombreuses plantes, en particulier le caféier et le cacaoyer où cette relation a été en grande partie étudiée (voir Delabie et al. 1990). Ce mutualisme existe depuis au moins 15 à 20 millions d'années, des femelles du genre éteint *Electromyrmococcus* (Rhizoecinae) et des femelles ailées d'*Acropyga* ayant été trouvées ensemble dans l'ambre dominicain du Miocène (Johnson et al. 2001). Il est bien établi que la femelle de fourmi transporte dans ses mandibules une femelle féconde de cochenille lors du vol nuptial (Weber 1944, Flanders, 1957, Campos & Morais 1986, Johnson et al. 2001), comportement comparable à celui des fourmis Attine où les femelles s'envolent en emmenant un fragment du mycelium du champignon symbiotique dans leur poche infrabuccale (Hölldobler & Wilson 1990). Un comportement semblable est aussi connu d'un Pseudomyrmecinae arboricole d'Asie du Sud-Est, *Tetraoponera binghami* qui vit dans les entrenœuds creux d'une espèce de bambou géante et emporte dans ses mandibules une cochenille mutualiste pour le vol nuptial (Klein et al., 1992). Ces comportements convergents garantissent le succès de la fondation du futur nid de la fourmi seulement si l'implantation du trophobionte est réussie. *Acropyga* soigne les oeufs de la cochenille avec son propre couvain dans des chambres spéciales (Delabie et al. 1990). Les fourmis prennent soin du Pseudococcidae dans un site près des racines superficielles de plantes (généralement arbres) autour duquel le nid est établi (Delabie et al. 1990). Un comportement semblable a été récemment décrit chez des

Pseudolasius malaises (Malsch et al. 2001). La situation normale des soins parentaux chez les cochenilles est la formation par le corps de la femelle d'une carapace faite de son propre corps, d'un ovisac ou de cire déposée en couches pour protéger les oeufs (Gullan & Kosztarab 1997), mais le cas des *Acropyga* illustre l'abandon par le Pseudococcidae des soins parentaux à la fourmi. Un autre cas de transfert des soins parentaux du trophobionte à la fourmi a été décrit chez le membracide *Publilia reticulata*: les femelles abandonnent leurs premiers oeufs seulement si une fourmi prend soin de ceux-ci, les fourmis augmentant considérablement la probabilité de survie de la colonie du trophobionte (Bristow 1983). Dans ce cas, les femelles du membracide commencent à produire une génération supplémentaire. Elles contribuent donc ainsi à l'augmentation de leur population, alors que dans la situation inverse, il y a renouvellement de génération seulement une fois par an, les femelles de cette espèce et d'autres membracides subsociaux prenant soin des oeufs et des jeunes nymphes (Wood 1982, Bristow 1983, Buckley 1987a).

D'autres exemples spectaculaires sont rencontrés dans les régions intertropicales, tel qu'en Afrique, où Gaume et al. (2000) suggèrent que la femelle du Formicinae *Aphomomyrmex afer* maintient un double mutualisme avec une légumineuse du genre *Leonardoxa* d'un côté, et une cochenille de l'autre, transportant aussi une femelle durant le vol nuptial. Sous latitudes tempérées, plusieurs espèces de *Lasius* conservent des oeufs de pucerons dans leur nid, mais seulement pendant l'hiver (Way 1963). Selon Dietrich & McKamey (1990), dans beaucoup de cas de mutualisme avec des Auchenorrhyncha des familles Cercopidae, Cixiidae, Issidae, Delphacidae et Tettigometridae, les trophobiontes réalisent tout leur cycle à l'intérieur du nid de la fourmi.

Dans de nombreux cas de rapports de trophobiose obligatoire, les fourmis vivent absolument cloîtrées avec le trophobionte sur lequel elle s'alimentent, comme le font les *Acropyga* (Johnson et al. 2001) et quelques *Camponotus* associés à une palme du genre *Korthalsia* en Asie du Sud-Est (Mattes et al. 1998). Bien que n'ayant pas un comportement aussi contraint, les fourmis-bergères se nourrissent également exclusivement de leurs trophobiontes, à l'instar de certaines populations humaines nomades avec leur troupeau (Maschwitz & Hänel 1985, Maschwitz & Dill 1998).

I-3.4. Le cas du mutualisme fourmis/Diaspididae

Le cas des cochenilles Diaspididae n'est pas encore parfaitement compris: ces insectes sont incapables de produire du miellat, mais excrètent seulement les produits de leurs tubes de Malpighi, en raison de la configuration anatomique particulière de leur intestin (Pesson 1944, Gullan & Kosztarab 1997). Les produits excédentaires de la

digestion de la sève sont certainement redirigés vers les pièces buccales ou utilisés dans la sécrétion du bouclier (Gullan & Kosztarab 1997). Quelques Diaspididae africains vivent associés à des fourmis du genre *Melissotarsus* dans des conditions assez obscures, le nid de la fourmi étant complètement masqué sous l'écorce de certains arbres. Apparemment, ces fourmis s'intéressent aux cochenilles à cause de leur cire, car ces insectes sont complètement nus (c'est-à-dire dépourvus de bouclier) quand ils sont associés aux fourmis, alors qu'en conditions naturelles (c'est-à-dire hors du nid et en non-association), ils développent un bouclier normal (Delage-Darchen et al. 1972, Prins et al. 1975, Ben Dov 1978, 1990, Ben Dov & Matile-Ferrero 1983). Normalement, en raison de leur cycle sédentaire, le bouclier des Diaspididae est fait par la superposition de plusieurs couches de cire successivement déposées pendant les étapes du développement; il semble constituer une protection extrêmement efficace contre les fourmis prédatrices comme c'est le cas des espèces qui vivent sur les *Acacia* Néotropicaux associés à des *Pseudomyrmex* (Janzen 1966 In Kosztarab 1987). Similairement aux Diaspididae, le puceron *Prociphilus fraxini* se recouvre de cire quand il n'est pas associé à une fourmi, alors que cette cire est absente quand elles l'élèvent (Way 1963). Il existe plusieurs autres exemples de fourmis qui retiennent la cire de leurs Pseudococcidae trophobiotiques (voir Nixon 1951, Way 1963). La protection naturelle des Diaspididae n'est pas toujours aussi efficace. Il existe en effet plusieurs cas attestés de prédation de ces insectes par les fourmis (Ozaki et al. 2000) ou, sinon, des cas probables de prédation (Soares & Delabie 1999), comme le montrent certaines études en conditions naturelles.

I-4. Interactions biotiques autour de la niche fourmi/'Homoptera'.

La plupart de nos connaissances sur les interactions entre les deux groupes d'insectes proviennent d'études assez limitées sur ceux-ci et rarement sur leurs à côtés. Les autres partenaires impliqués dans ces relations, directement ou indirectement, ont fait l'objet d'un nombre limité d'études. Les interactions globales à l'intérieur de la communauté (Tableau 2) ont rarement été examinées dans leur ensemble (Gullan 1997, Wimp & Whitham 2001), sauf dans les évaluations sur l'efficacité de fourmis qui, simultanément, élèvent des 'Homoptera' et sont importantes comme agents de contrôle biologique (voir par exemple, Skinner & Whittaker 1981, González-Hernández et al. 1999). En fait, le vrai troisième partenaire le plus évident, la plante, a rarement été inclus, sauf dans quelques publications récentes (Buckley 1987a, b, Bristow 1991a, Gullan 1997, Gaume et al., 1998). Néanmoins, quand les bénéfiques sont évalués pour chacun des trois partenaires, beaucoup d'auteurs concluent que la plante est vraiment le partenaire le plus affecté, principalement en

situation de monoculture, mais aussi en gestion forestière et en production fruitière (Buckley 1987a,b, Buckley & Gullan 1991, Dejean & Matile-Ferrero 1996). Bien qu'il existe un coût énergétique élevé évident pour maintenir la population de l'insecte suceur de sève, la plante reçoit, en compensation, la protection de la fourmi contre les herbivores spécialisés ou opportunistes, laquelle ne doit pas être négligée (Buckley 1987a, Cushman & Addicott 1991; Floate & Whitham 1994, Wimp & Whitham 2001). En raison de l'activité continue des fourmis sur leur territoire, les insectes producteurs de miellat non associés sont aussi capturés par celles-ci (Perfecto & Sediles 1992, Ozaki et al. 2000). Une évaluation exhaustive du ratio coût/bénéfice pour les trois partenaires a été faite par Buckley (1987a).

Par conséquent, les interactions entre ces trois partenaires pourraient être un mariage parfait si autant d'"Homoptera" n'avaient pas aussi été dénoncés comme responsables de la transmission aux plantes de toxines, de champignons pathogènes ou de virus (Carter 1962, Conti 1985). Les toxines proviennent de l'inoculation de substances d'origine salivaire de l'insecte qui incluent des enzymes et d'autres composés destinés à faciliter l'extraction de la sève ou l'installation des stylets auprès des vaisseaux de la plante. Ils provoquent des malformations caractéristiques spécifiques locales ou systémiques, des nécroses, le jaunissement et d'autres symptômes (Carter 1962). Une phytotoxémie bien connue - c'est en même temps la pire maladie de l'ananas - est le Wilt de l'Ananas provoqué à l'échelle mondiale par les Pseudococcidae *Dysmicoccus brevipes* et *D. neobrevipes*; ces insectes sont associés à Hawaï à la fourmi *Pheidole megacephala* (Nixon 1951, Carter 1962, González-Hernández et al. 1999).

Beaucoup d'insectes suceurs de sève sont aussi des réservoirs de virus qu'ils injectent dans les tissus de la plante avec leur salive. Ils agissent en vecteurs de ces virus, pouvant être responsables de vraies épidémies dans les récoltes, surtout sur plantes annuelles (Carter 1962). Ces virus sont très spécifiques des plantes-hôtes et récemment plusieurs familles de virus ont été détectées, chacune utilisant une famille de Sternorrhyncha comme vecteur (Karasev 2000). Évidemment, les meilleurs vecteurs se trouvent parmi les espèces non-sessiles, et, pour cette raison, beaucoup des problèmes de virus liés à un 'Homoptera' ont été démontrés avoir des pucerons comme agents disséminateurs (Carter 1962). Ce fait est indépendant de l'association pucerons-fourmis. Néanmoins, une des pires maladies du cacaoyer est le virus toujours létal connu comme Cocoa Swollen Shoot Virus, commun dans les plantations de Côte d'Ivoire, du Ghana, du Nigéria, de la Sierra Leone et du Togo. Le pathogène est obligatoirement disséminé par les "crawlers" de quinze à vingt espèces de Pseudococcidae et leurs fourmis associées, *Planococcoides njalensis* en étant le

principal responsable (Nixon 1951, Campbell 1974, Dufour 1991, Bigger 1993). Les cochenilles associées à des fourmis ont aussi été identifiées comme vecteurs d'autres virus du cacao à Trinidad, Sri Lanka et Java (Carter 1962). Diverses autres maladies de plantes dont le vecteur présumé est un puceron ou une cochenille sont rapportées par Nixon (1951).

Les fourmis sont capables de minimiser les effets délétères d'une maladie à champignon qui atteint leur trophobiontes (Samways 1983) et, comme on l'a vu, elles sont capables de les protéger contre leurs prédateurs ou parasites (Way 1963, Collins & Scott 1982, Buckley 1987a, 1990, Bradleigh Vinson & Scarborough 1991). Elles peuvent aussi éloigner de nombreux hyperparasites (Sullivan & Völk 1999). Quelques parasitoïdes sont capables de tromper les fourmis en imitant l'odeur des pucerons associés (Liepert & Dettner 1993). La plupart des fourmis dominantes qui élèvent des 'Homoptera' sont aussi des prédateurs généralistes et exercent une forte pression sur la biota (Way & Khoo 1992). En outre, ces fourmis entrent en compétition entre elles pour des questions de territoire et d'utilisation de ressources (y compris les insectes producteurs de miellat) (Majer 1993). Tous ces aspects compliquent beaucoup la situation de la communauté. Dans les régions tempérées, cependant, la situation est généralement plus simple. Néanmoins, ces interactions co-existent communément sous les latitudes tropicales, engendrant une situation extrêmement confuse, principalement pour l'implantation de programme de contrôle intégré en entomologie appliquée.

Références

- Adenuga, A.O. 1975. Mutualistic association between ants and some Homoptera – its significance in cocoa production. *Psyche* 82: 24-29.
- Adenuga, A.O. & K. Adeboyeke. 1987. Notes on distribution of ant-Homoptera interaction on selected crop plants. *Insect Sci. Applic.* 8: 239-243.
- Ammar, E.-D. 1985. Internal morphology of leafhoppers and planthoppers, 127-162. In: L.R. Nault & J.G. Rodriguez (eds.), *The leafhoppers and planthoppers*, John Wiley & Sons, New York, 500 p.
- Auclair, J. 1963. Aphid feeding and nutrition. *Annu. Rev. Entomol.* 8: 439-490.
- Bastien D. 1996. L'association Philodendrons-Fourmis-Aleurodes. Une étude en Guyane française. D.E.A. Ecologie générale et production végétale, Université Paris 6, I.N.A. Paris-Grignon, 37 p.
- Beattie, A.J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge, University Press, 182 pp.
- Ben-Dov, Y. 1978. *Andaspis formicarum* n.sp. (Homoptera, Diaspididae) associated with a species of *Melissotarsus* (Hymenoptera, Formicidae) in South Africa. *Insectes Soc.* 25: 315-321.
- Ben-Dov, Y. 1990. Relationships with ants. Armored scale insects – their biology, natural enemies and control, Vol. A (ed. D. Rosen), Elsevier, Amsterdam, 339-343.
- Ben-Dov, Y. & D. Matile-Ferreo. 1983. On the association of ants, genus *Melissotarsus* (Formicidae), with armoured scale insects (Diaspididae) in Africa. *Verh. SIEEC X.* Budapest, 378-380.
- Bigger, M. 1993. Ant-homopteran interactions in a tropical ecosystem. Description of an experiment on cocoa in Ghana. *Bull. Entomol. Res.* 83: 474-505.
- Blüthgen, N., M. Verhaagh, W. Goitia, K. Jaffé, W. Morawetz & W. Barthlott. 2000. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectarines and homopteran honeydew. *Oecologia* 125: 229-240.
- Bourgoin, T. 1985. Une association méconnue : les Tettigometridae (Hemiptera : Fulgoromorpha) et les fourmis (Hymenoptera : Formicidae). *Entomol. Gallica* 1 : 233-234.
- Bradleigh Vinson, S. & T.A. Scarborough. 1991. Interactions between *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae), *Rhopalosiphum maidis* (Homoptera: Aphididae), and the parasitoid *Lysiphlebus testaceipes* Cresson (Hymenoptera: Aphidiidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 84: 158-164.
- Bristow, C.M. 1983. Treehoppers transfer parental care to ants: a new benefit of mutualism. *Science* 20: 532-533.
- Bristow, C.M. 1991a. Are ant-aphid associations a tritrophic interaction? Oleander aphids and argentine ants. *Oecologia* 87: 514-521.
- Bristow, C.M. 1991b. Why are so few aphids ant-tended? In: C.R. Huxley & D.F. Cutler (eds), *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford, 601 p.
- Brown, R.L. 1976. Behavioral observations on *Aethalion reticulatum* (Hem., Aethalionidae) and associated ants. *Insectes Soc.* 23: 99-108.
- Buckley, R.C. 1987a. Interactions involving plants, homoptera, and ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8: 111-135.
- Buckley, R.C. 1987b. Ant-plant-homopteran interactions. *Adv. Ecol. Res.* 16: 53-85.
- Buckley, R.C. 1990. Ants protect tropical Homoptera against nocturnal spider predation. *Biotropica* 22: 207-209.
- Buckley, R. & P. Gullan. 1991. More aggressive ant species (Hymenoptera: Formicidae) provide better protection for soft scales and mealybugs (Homoptera: Coccidae, Pseudococcidae). *Biotropica* 23: 282-286.

- Buckley, R., P. Gullan, M.J. Fletcher & R.W. Taylor. 1990. New ant homopteran interactions from tropical Australia. *Aust. Entomol. Mag.* 17 : 57-60.
- Bullington, S.W. & M. Kosztarab, 1985. Revision of the family Kermesidae (Homoptera) in the Nearctic Region based on adult and third instar females. *Bul., Virginia Polytechnic Institute and State University*, 85:11 : 1-118.
- Bünzli, G.H. 1935. Untersuchungen über coccidophile Ameisen aus den Kaffeefeldern von Surinam. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 16: 453-593.
- Campbell, C.A.M. 1974. The distribution of mealybug vectors of CSSV within trees. *Proc. 4th Conf. Western African Cocoa Entomologists*. Legon, Ghana, 1974, 67-71.
- Campbell, C.A.M. 1984. The influence of overhead shade and fertilizers on the Homoptera of mature Upper-Amazon coca trees in Ghana. *Bull. Entomol. Res.* 74: 163-174.
- Campbell, C.A.M. 1994. Homoptera associated with the ants *Crematogaster clariventris*, *Pheidole meacephala* and *Tetramorium aculeatum* (Hymenoptera: Formicidae) on cocoa in Ghana. *Bull entomol. Res.* 84: 313-318.
- Campos, L.A. de O. & Morais, H.C. 1986. Transporte de homópteros por fêmeas de formigas do gênero *Acropyga* (Formicinae) em Viçosa, MG. *Anais do VII Encontro de Mirmecologia do Estado de São Paulo*, F.H.Caetano ed. Unesp-Fapesp-CNPq, 52-53
- Carroll, C.R. & D.H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Ecol. Systematics* 4: 231-257.
- Carter, W. 1962. *Insects in relation to plant disease* (2d edition). John Wiley & Sons, New York, 705 p.
- Carver, M., G.F. Gross & T.E. Woodward. 1991. 30- Hemiptera. *The insects of Australia*. Cornell University Press, Ithaca, New York, 429-515.
- Castro, P.R.C. 1975. Mutualismo entre *Trigona spinipes* (Fabricius, 1793) e *Aethalion reticulatum* (L. 1767) em *Cajanus indicus* Spreng. na presença de *Camponotus* spp. *Ciências e Cultura* 27: 537-539.
- Collins, L. & J.K. Scott. 1982. Interaction of ants, predators and the scale insect, *Pulvinariella mesembryanthemi*, on *Carpobrotus edulis*, an exotic plant naturalized in western Australia. *Aust. Entomol. Mag.* 8: 73-78.
- Conti, M. 1985. Transmission of plant viruses by leafhoppers and planthoppers, 289-307. In: L.R. Nault & J.G. Rodriguez (eds.), *The leafhoppers and planthoppers*, John Wiley & Sons, New York, 500 p.
- Cushman, J.H. & J.F. Addicott. 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms, 92-103. In: C.R. Huxley & D.F. Cutler (eds), *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford, 601 p.
- Cushman, J.H. & T.G. Whitham. 1989. Conditional mutualism in a membracid-ant association: temporal, age-specific, and densitu-dependent effects. *Ecology* 70: 1040-1047.
- Dejean, A. & T. Bourgoïn. 1998. Relationships between ants (Hymenoptera : Formicidae) and *Euphyonarthex phyllostoma* (Hemiptera : Tettigometridae). *Sociobiology* 32: 91-100.
- Dejean, A., T. Bourgoïn & M. Gibernau. 1997. Ant species that protect figs against other ants: result of territoriality induced by a mutualistic homopteran. *Ecoscience* 4: 446-453.
- Dejean, A., T. Bourgoïn & J. Orivel. 2000a. Ant defense of *Euphyonarthex phyllostoma* (Homoptera : Tettigometridae) during trophobiotic associations. *Biotropica* 32: 112-119.
- Dejean, A., M. Gibernau & T. Bourgoïn. 2000b. A new case of trophobiosis between ants and Heteroptera. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Vie* 323: 447-454.
- Dejean, A. & D. Matile-Ferrero. 1996. How a ground-dwelling forest ant species favors the proliferation of an endemic scale insect (Hymenoptera: Formicidae; Homoptera: Stictococcidae). *Sociobiology*, 28: 183-195.

- Dejean, A. & R. Mony. 1991. Attaques d'arbres fruitiers tropicaux par les fourmis du genre *Melissotarsus* (Emery) (Hymenoptera, Formicidae) associées aux Homoptères Diaspididae. Actes Coll. Insectes Soc. 7: 179-187.
- Dejean, A., P.R. Ngnegueu & T. Bourgoïn. 1996. Trophobiosis between ants and *Peregrinus maidis* (Hemiptera, Fulgoromorpha, Delphacidae). Sociobiology 28 : 111-120.
- Dejean, A., B. Nkongmeneck, B. Corbara & C. Djieto-Lordon. 1991. Impact des fourmis arboricoles sur une pullulation d'*Achaea catocaloides* (Lepidoptera, Noctuidae) dans des plantations de cacaoyers du Cameroun. Acta Oecologica 12 : 471-488.
- Delabie, J.H.C. 1990. The ant problems of cocoa farms in Brazil, 555-569. In: R.K. Vander Meer, K. Jaffe & A. Cedeño (eds.), Applied Myrmecology: A World Perspective, Westview Press, Boulder, Colorado.
- Delabie, J.H.C., A.M. Encarnaçãõ & I. Maurício C. 1994. Relations between the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, and its associated mealybug, *Planococcus citri*, in Brazilian cocoa farms. Exotic ants : biology, impact and control of introduced species, D F Williams (ed.), Westview Press, Boulder, Colorado (U.S.A.), 91-103.
- Delabie, J.H.C., J.E. Mantovani & I. Mauricio C. 1990. Observações sobre a biologia de duas espécies de *Acropyga* (Formicidae, Formicinae, Plagiolepidini) associadas a rizosfera do cacauero. Rev. Brasil. Biol. 51:185-192.
- Delage-Darchen, B., D. Matile-Ferrero & A.S. Balachowsky. 1972. Sur un cas aberrant de symbiose cochenilles x fourmis. C.R. Acad. Sc. Paris, série D, 275: 2359-2361.
- DeVries, P.J. 1991. Evolutionary and ecological patterns in myrmecophilous riodinid butterflies. p. 143-156, In: C.R. Huxley & D.F. Cutler (eds), Ant-plant interactions. Oxford University Press, Oxford, 601 p.
- Dietrich, C.H. & S.H. McKamey. 1990. Three new idiocerine leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) from Guyana with notes on ant-mutualism and subsociality. Proc. Entomol. Soc. Wash. 92: 214-223.
- Dolling, W.R. 1991. The Hemiptera. Oxford University Press, Oxford, 274 p.
- Dorow, W.H.O. & U. Maschwitz. 1990. The *arachne*-group of *Polyrhachis* (Formicidae, Formicinae): weaver ants cultivating Homoptera on bamboo. Insectes Soc. 37: 73-89.
- Douglas, A.E. 1998. Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: aphids and their symbiotic bacteria *Buchnera*. [Annu. Rev. Entomol. 43:17-37](#).
- Dufour, B. 1991. Place et importance des différentes espèces d'insectes dans l'écologie du CSSV (Cocoa Swollen Shoot Virus) au Togo. Café Cacao Thé 35 : 197-204.
- Dumpert, K., U. Maschwitz, W. Nassig & W. Dorow. 1989. *Camponotus* (*Karavaievia*) sp.n. and *C. (K.) montanus* sp.n., two weaver ant species from Malaysia (Formicidae: Formicinae). Zool. Beitr. N.F. 32: 217-231.
- Evans, H.C. 1963. The phylogeny of the Homoptera. Ann. Rev. Entomol. 8: 77-94.
- Evans, H.C. & D. Leston. 1971. A Ponerine ant (Hym., Formicidae) associated with Homoptera on cocoa in Ghana. Bull. Entomol. Res. 61: 357-362.
- Fisher, B.L. & H.G. Robertson. 1999. Silk production by adult workers of the ant *Melissotarsus emeryi* (Hymenoptera, Formicidae) in South African fynbos. Insectes Sociaux 46: 78-83.
- Flanders, S.E. 1957. The complete interdependence of an ant and a coccid. Ecology 38: 535-536.
- Flatt, T. & W.W. Weisser. 2000. The effects of mutualistic ants on aphid life history traits. Ecology 81: 3522-3529.
- Fletcher, M.J., Evans, J.W. & Carver, M. 1991. Superfamily Cicadelloidea. in Naumann, I.D. et al. (eds) "The Insects of Australia, A Textbook for Students and Research Workers". Melbourne University Press, Melbourne, 1137p.

- Floate, K.D. & T.G. Whitham. 1994. Aphid-ant interaction reduces chrysomelid herbivory in a cottonwood hybrid zone. *Oecologia* 97: 215-221.
- Fowler, H.G., L.C. Forti, C.R.F. Brandão, J.H.C. Delabie & H.L. Vasconcelos. 1991. Ecologia Nutricional de formigas, In : A R Panizzi e J R P Parra eds., *Ecologia Nutricional de Insetos e suas Implicações no Manejo de Pragas*, Editora Manole e CNPq, São Paulo, 131-223.
- Gaume, L., D. Matile-Ferrero & D. McKey. 2000. Colony foundation and acquisition of coccoid trophobionts by *Aphomomyrmex afer* (Formicinae): co-dispersal of queens and phoretic mealybugs in an ant-plant-homopteran mutualism? *Insectes Soc.* 47: 84-91.
- Gaume, L., D. McKey & S. Terrin. 1998. Ant-homopteran mutualism: how the third partner affects the interaction between a plant-specialist ant and its myrmecophyte host. *Proc. R. Soc. London B*, 265 : 569-575.
- Gibernau, M. & A. Dejean. 2001. Ant protection of a Heteropteran trophobiont against a parasitoid wasp. *Oecologia* 126: 53-57.
- González-Hernández, H., N.J. Reimer & M.W. Johnson. 1999. Survey of the natural enemies of *Dysmicoccus* mealybugs on pineapple in Hawaii. *BioControl* 44: 47-58.
- Gullan, P.J. 1997. Relationships with ants, p. 351-377. In Y. Ben-Dov & C.J. Hodgson (eds.), *Soft scale insects – their biology, natural enemies and control*, Elsevier Science, Amsterdam.
- Gullan, P.J., R.C. Buckley & P.S. Ward. 1993. Ant-tended scale insects (Hemiptera: Coccidae: *Myzolecanium*) within lowland rain forest trees in Papua New Guinea. *J. Trop. Ecol.* 9: 81-91.
- Gullan, P.J. & M. Kosztarab. 1997. Adaptations in scale insects. *Annu. Rev. Entomol.* 42: 23-50.
- Hackman, R.. & V.M. Trikojus. 1952. The composition of the honeydew excreted by Australian coccids of the genus *Ceroplastes*. *Biochem. J.* 51: 653-656.
- Hayes, W.P. 1920. *Solenopsis modesta* Say (Hym.): a biological study. *Techn. Bull.* 7, Agricultural Experiment Station, Kansas State Agriculture College, Manhattan, Kansas, 54 p.
- Heckroth, H.-P., B. Fiala, P.J. Gulan, A.H.J. Idris & U. Maschwitz. 1998. The soft scale (Coccidae) associates of Malaysian ant-plants. *J. Trop. Ecol.* 14: 427-443.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1990. *The ants*. The Belknap Press of the Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Houk, E.J. & G.W. Griffiths. 1980. Intracellular symbiotes of the Homoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 25: 161-187.
- Huang, H.T. & P. Yang. 1987. The ancient cultured citrus ant – a tropical ant used to control insect pests in southern China. *Biosci.* 37: 665-671.
- Jolivet, P. 1996. *Ants and plants, an example of coevolution* (enlarged edition). Backhuys Publishers, Leiden, 303 pp.
- Johnson, C., D. Agosti, J.H.C. Delabie, K. Dumpert, D.J. Williams, D. Grimaldi, M. von Tschirnhaus & U. Maschwitz. 2001. *Acropyga* and *Azteca* ants with scale insects (Hymenoptera: Formicidae; Sternorrhyncha: Coccoidea): 20 million years of intimate symbiosis. *Am. Museum Novitates* (In Press).
- Karasev, A.V. 2000. Genetic diversity and evolution of closteroviruses. *Ann. Rev. Phytopathol.* 38: 293-324.
- Kirkpatrick, T.W. 1952. Notes on minor insect pests of cacao in Trinidad. A Report of Cacao research, The Imperial College of Tropical Agriculture, St Augustine, Trinidad, B.W.I., 62-71.
- Klein, R.W., D. Kovac, A. Schellerich & U. Machwitz. 1992. Mealybug-carrying by swarming queens of a Southeast Asian bamboo-inhabiting ant. *Naturwissenschaften* 79: 422-423.
- Kosztarab, M. 1987. Everything unique or unusual about scale insects (Homoptera : Coccidae). *Bull. Entomol. Soc. Am.* 33: 215-220.

- Lambdin, P. & M. Kosztaarab. 1988. *Psoraleococcus browni*: a new species of pit scale from Papua New Guinea (Homoptera : Coccoidea : Lecanodiaspididae). Ann. Entomol. Soc. Am. 81: 724-727.
- Larsen, K.J., S.E. Heady & L.R. Nault. 1992. Influence of ants (Hymenoptera: Formicidae) on honeydew excretion and escape behaviors in a myrmecophile, *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae), and its congeners. J. Insect Behavior 5: 109-122.
- Larsen, K.J., F.E. Vega, G. Moya-Raygoza & L.R. Nault. 1991. Ants (Hymenoptera: Formicidae) associated with the leafhopper *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae) on gamagrasses in Mexico. Ann. Entomol. Soc. Am. 84: 498-501.
- Liefke, C., W.H.O. Dorow, B. Hölldobler & U. Maschwitz. 1998. Nesting and food resources of syntopic species of the ant genus *Polyrhachis* (Hymenoptera, Formicidae) in West-Malaysia. Insectes Soc. 45:411-425.
- Liepert, C. & K. Dettner. 1993. Recognition of aphid parasitoids by honeydew-collecting ants: the role of cuticular lipids in a chemical mimicry system. J. Chem. Ecol. 19 : 2143-2153.
- Majer, J.D. 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia – its structure and influence on arthropod diversity, 115-141. In: J. LaSalle & I.D. Gault (eds.), Hymenoptera and biodiversity, CAB International, Wallingford, UK, 348 p.
- Malsch, A.K.F., E. Kaufmann, H.-P. Heckroth, D.J. Williams, M. Maryati & U. Maschwitz. 2001. Continuous transfer of subterranean mealybugs (Hemiptera, Pseudococcidae) by *Pseudolasius* spp. (Hymenoptera, Formicidae) during colony fission. Insectes Soc. 48: 333-341.
- Maschwitz, U. & M. Dill. 1998. Migrating herdsmen of Mount Kinabalu. Borneo 4: 32-41.
- Maschwitz, U., W.H.O. Dorow, A.L. Schellerich-Kaaden, A. Buschinger & H.I. Azarae. 2000. *Cataulacus muticus* Emery 1889 a new case of a Southeast arboreal ant-non-mutualistically specialized on giant bamboo (Insecta, Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). Senckenbergiana boil. 80: 165-173.
- Maschwitz, U., K. Dumpert & K.R. Tuck. 1986. Ants feeding on anal exudate from tortricid larvae: a new type of trophobiosis. J. Nat. Hist. 20 : 1041-1050.
- Maschwitz, U., B. Fiala, S.J. Davies & K.E. Linsenmair. 1996. A South-East Asian myrmecophyte with two alternative inhabitants: *Camponotus* or *Crematogaster* as partners of *Macaranga lamellata*. Ecotropica 2: 29-40.
- Maschwitz, U., B. Fiala & W.R. Dolling. 1987. New trophobiotic symbioses of ants with South East Asian bugs. J. Nat. Hist. 21 : 1097-1107.
- Maschwitz, U. & B. Fiala. 1995. Investigations on ant-plant associations in the South-East-Asian genus *Neonauclea* Merr. (Rubiaceae). Acta Oecologica 16: 3-18.
- Maschwitz, U. & H. Hänel 1985. The migrating herdsmen *Dolichoderus* (*Diabolus*) *cuspidatus*: an ant with a novel mode of life. Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 171-184.
- Mattes, M., J. Moog, M. Werner, B. Fiala, J. Nais & U. Maschwitz. 1998. The rattan palm *Korthalsia robusta* Bl. and its ant and aphid partners: studies of a myrmecophytic association in the Kinabalu Park. Sabah Parks Nature J. 1: 47-60.
- McKey, D. & L. Meunier. 1996. Évolution des mutualismes plantes-fourmis – quelques éléments de réflexion. Actes Coll. Insectes Sociaux 10: 1-9.
- Miller, D.R. & M. Kosztaarab. 1979. Recent advances in the study of scale insects. Ann. Rev. Entomol. 24: 1-27
- Morales, M.A. 2000. Mechanisms and density dependence of benefit in an ant-membracud mutualism. Ecology 81: 482-489.
- Moya-Raygoza, G. & L.R. Nault. 2000. Obligatory mutualism between *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae) and attendant ants. Ann. entomol. Soc. Am. 93: 929-940.

- Myers, J.G. 1928. Insects exploiters of animal secretions. A chapter of animal behaviour. Bull. Brooklyn entomol. Soc. 23: 157-173.
- Myers, J.G. 1929. Observations on the biology of two remarkable cixiid plant-hoppers (Homoptera) from Cuba. Psyche 34: 283-292.
- Nechols, J.R. & T.F. Seibert. 1985. Biological control of the spherical mealybug, *Nipaecoccus vastator* (Homoptera: Pseudococcidae): assessment by ant exclusion. Environ. Entomol. 14: 45-47.
- Nickerson, J.C., W.H. Whitcomb & G.W. Dekle. 1974. *Eriococcus smithi* (Eriococcidae: Homoptera): a new species record for Florida. Florida Entomol. 57: 285.
- Nielsen, M.G. 1997. Two specialized ant species, *Crematogaster (australis* Mayr group) sp. and *Polyrhachis sokolova* Forel in Darwin Harbour mangroves. Northern Territory Nat. 15: 1-5.
- Nixon, G.J. 1951. The association of ants with aphids and coccids. Commonwealth Institute of Entomology, London, 36p.
- Oliveira, P.S. & C.R.F. Brandão. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. In: C.R. Huxley & D.F. Cutler (eds), Ant-plant interactions. Oxford University Press, Oxford, 601 p.
- Oliveira, P.S. & M.R. Pie. 1998. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. An. Soc. Entomol. Brasil 27: 161-176.
- Ozaki, K, S. Takashima & O. Suko. 2000. Ant predation suppresses populations of the scale insect *Aulacaspis marina* in natural mangrove forests. Biotropica 32: 764-768.
- Paulson, G.S. 1998. Population ecology of *Formica neoclara* (Emery) (Hymenoptera : Formicidae) and its possible role in the biological control of pear psylla, *Cacopsylla pyricola* (Foerster) (Homoptera : Psyllidae). Recent Res. Devel. In Entomol. 2: 113-124.
- Perfecto I. & A. Sediles. 1992. Vegetational diversity, ants (Hymenoptera: Formicidae), and herbivorous pests in a Neotropical agroecosystem. Environ. Entomol. 21 : 61-67.
- Pesson, P. 1944. Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de coccides. Ministère de l'Agriculture et du Ravitaillement, Imprimerie Nationale, Paris, 260 p.
- Pierce, N.E., D.R. Nash, M. Baylis & E.R. Carper. 1991. Variation in the attractiveness of lycaenid butterfly larvae to ants. In: C.R. Huxley & D.F. Cutler (eds), Ant-plant interactions. Oxford University Press, Oxford, 601 p.
- Prins, A.J., Y. Ben-Dov & D.J. Rust. 1975. A new observation on the association between ants (Hymenoptera: Formicidae) and armoured scale insects (Homoptera: Diaspididae). J. entomol. Soc. sth. Afr. 38: 211-216.
- Rico-Gray, V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, Mexico. Biotropica 25: 301-315.
- Rozario, S.A., R.A. Farrow & P.J. Gullan. 1993. Effects of ant attendance on reproduction and survival of *Eurmeloides punctata* (Signoret) and *Eurymela distincta* Signoret (Hemiptera: Eurymelidae) on eucalypts. J. aust. entomol. Soc. 32: 177-186.
- Sakata, H. 1994. How an ant decides to prey on or to attend aphids. Res. Popul. Ecol. 36: 45-51.
- Sakata, H. 1995. Density-dependent predation of the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) on two attended aphids *Lachnus tropicalis* and *Myzocallis kuricola* (Homoptera: Aphididae). Res. Popul. Ecol. 37: 159-164.
- Sakata, H. & Y. Hashimoto. 2000. Should aphids attract or repel ants? Effect of rival aphids and extrafloral nectarines on ant-aphid interactions. Popul. Ecol. 42: 171-178.
- Samways, M.J. 1983. Interrelationship between an entomogenous fungus and two ant-homopteran (Hymenoptera: Formicidae – Homoptera: Pseudococcidae & Aphididae) mutualisms on guava trees. Bull. Entomol. Res. 73: 321-331.

- Schultz, T.R. & T.P. McGlynn. 2000. The interactions of ants with other organisms. In: *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*, D. Agosti, J.D. Majer, L. Tennant de Alonso & T. Schultz (eds), Smithsonian Institution, Washington, 35-44.
- Schütze, M. & U. Maschwitz. 1992. Enemy recognition and defense within trophobiotic associations with ants by the soldier caste of *Pseudoregma sundanica* (Homoptera: Aphidoidea). *Entomol. Gener.* 16: 1-12.
- Seibert, T.F. 1992. Mutualistic interactions of the aphid *Lachnus allegheniensis* (Homoptera : Aphididae) and its tending ant *Formica obscuripes* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 85: 173-178.
- Seifert, B. 1996. Ameisen: beobachten, bestimmen. Naturbuch Verlag, Augsburg, 351p.
- Skinner, G.J. & J.B. Whittaker. 1981. An experimental investigation of inter-relationships between the wood-ant (*Formica rufa*) and some tree-canopy herbivores. *J. An. Ecol.* 50: 313-326.
- Soares, I.M.F. & J.H.C. Delabie. 1999. Influência da população de formigas (Hymenoptera: Formicidae) sobre a população de cochonilhas da "palma" forrageira, *Diaspis echinocacti* (Bouché, 1833) (Hemiptera: Diaspididae). *Naturalia (São Paulo)* 24: 141-142.
- Stadler, B. & A.F.G. Dixon. 1998a. Costs of ant attendance for aphids. *J. an. Ecol.* 67: 454-459.
- Stadler, B. & A.F.G. Dixon. 1998b. Why are obligate mutualistic interactions between aphids and ants so rare? p. 271-278, In J.M. Nieto Nafria & A.F.G. Dixon (eds.), *Aphids in natural and managed ecosystems*, Universidad de León, León, Spain.
- Stadler, B. & A.F.G. Dixon. 1999. Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily? *Ecol. Entomol.* 24: 363-369.
- Stadler, B., K. Fiedler, T.J. Kawecki & W.W. Weisser. 2001. Costs and benefits for phytophagous myrmecophiles: when ants are not always available. *Oikos* 92: 476-478.
- Stephens, G.R. & D.E. Aylor. 1978. Aerial dispersal of red pine scale, *Matsucoccus resinosae* (Homoptera: Margarodidae). *Environ. Entomol.* 7: 556-563.
- Sudd, J.H. 1987. Ant aphid mutualism, 355-365. In: A.K. Minks, P. Harrewijn (eds.), *Aphids, their biology, natural enemies, and control*. Vol. 2A, *World Crop Pests*, Elsevier, Amsterdam
- Sullivan, D.J. & W. Völck. 1999. Hyperparasitism: multitrophic ecology and behavior. *Annu. Rev. Entomol.* 44: 291-315.
- Tilles, D.A. & D.L. Wood. 1982. The influence of Carpenter ant (*Camponotus modoc*) (Hymenoptera: Formicidae) attendance on the development and survival of aphids (*Cinara* spp.) (Homoptera: Aphididae) in a giant sequoia forest. *Can. Entomol.* 114: 1133-1142.
- Washburn J.O. & L. Washburn. 1983. Active aerial dispersal of minute wingless arthropods: exploitation of boundary-layer velocity gradients. *Science* 223: 1088-1089.
- Way, M.J. 1954. Studies on the association of the ant *Oecophylla longinoda* (Latr.) (Formicidae) with the scale insect *Saissetia zanzibarensis* Williams (Coccidae). *Bull. Entomol. Res.* 113-136.
- Way, M.J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Ann. R. Entomol.* 8: 307-344.
- Way, M.J. & K.C. Khoo. 1992. Role of ants in pest management. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 479-503.
- Weber, N.A. 1944. The Neotropical coccid-tending ants of the genus *Acropyga* Roger. *Ann. entomol. Soc. Amer.* 37: 89-122.
- Weber, N.A. 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proc. Entomol. Soc. Washington* 48: 1-16.

- Wheeler, W.M. 1914. The ants of the Baltic amber. *Schriften der Phys.-Ökon. Ges. Königsberg* 55: 1-142.
- Williams, D.J. 1998. Mealybugs of the genera *Eumyrmococcus* Silvestri and *Xenococcus* Silvestri associated with the ant genus *Acropyga* Roger and a review of the subfamily Rhizoecinae (Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae). *Bull. Nat. Hist. Mus. London (Entomology)*. 67: 1-64.
- Wimp, G.M. & T.G. Whitham. 2001. Biodiversity consequences of predation and host plant hybridization on an aphid-ant mutualism. *Ecology* 82: 440-452.
- Wood, T.K. 1982. Selective factors associated with the evolution of membracid sociality. p 175-178. In: M.D. Breed, C.D. Michener & H.E. Evans (eds.), *The biology of social insects*, Westview Press, Boulder, Colorado.
