

**IMPACT D'UNE FOURMILIERE D'ATTA CEPHALOTES (L.)  
(FORMICIDAE; MYRMICINAE; ATTINI)  
SUR UNE CACAOYERE EN FORMATION**

**Jacques H. C. DELABIE<sup>1, 2</sup>, Antonia M. V. da ENCARNAÇÃO<sup>1</sup>  
& Irene M. CAZORLA<sup>1, 2</sup>**

<sup>1</sup>*Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC), CEPLAC, C.P. 7, 45600,  
Itabuna - Bahia (Brésil) et* <sup>2</sup>*Departamento de Ciências, Universidade Estadual  
de Santa Cruz, 45660, Ilhéus - Bahia (Brésil)*

**Résumé:** L'étude d'une fourmilière adulte d'*Atta cephalotes* a été abordée dans une cacaoyère en formation à Ilhéus (Bahia, Brésil). Dans le but d'évaluer l'impact de l'activité des fourmis sur la végétation, une série d'observations furent réalisées entre 1988 et 1991: intensité de défoliation, croissance et production des plantes en fonction de leur éloignement du nid, dynamique des pistes permanentes, espèces végétales visitées. Les différentes conséquences de l'activité continue des fourmis sur les cacaoyers proches de la fourmilière furent plus particulièrement étudiées, telles que le retard de croissance, de mise en production et la mortalité des arbres défoliés par les fourmis.

**Mots-clés:** *Atta cephalotes*, *Theobroma cacao*, défoliation, cacaoyère

**Abstract:** Impact of an ant nest of *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae; Myrmicinae; Attini) on a young cocoa plantation.

A study of a mature ant nest of *Atta cephalotes* was carried out in a cocoa plantation at Ilhéus (Bahia, Brazil). The aim of this investigation was to evaluate the effects of the ants on vegetation. A range of observations were made between 1988 and 1991. They included leaf-cutting intensity, tree growth and pod production at varying distances from the nest, the dynamics of permanent trail and the plants species visited by the ants. The consequences of the continual activity of ants on the cocoa trees nearest to the colony were studied in greater details. Factors which were monitored were the rates of growth of the trees, pod production and also the death of trees attacked by the leaf-cutting ants.

**Key words:** *Atta cephalotes*, *Theobroma cacao*, leaf-cutting, cocoa plantation

## INTRODUCTION

Les fourmis champignonnistes des genres *Acromyrmex* et *Atta* sont parmi les plus sérieux problèmes entomologiques des cultures annuelles et pérennes de la région néotropicale à cause des quantités énormes de feuillage qu'elles prélèvent dans la végétation, lequel leur sert à préparer un substrat sur lequel est élevé leur champignon symbiote. Les interrelations de ces espèces, en particulier *Atta cephalotes* (L.), avec les plantes récoltées ont déjà fait l'objet de nombreuses études (CHERRETT, 1968, 1983; HUBBELL & WIEMER, 1983; HUBBELL et coll., 1984; HOWARD & WIEMER, 1986; HOWARD, 1987, 1988;

ROCKWOOD & HUBBELL, 1987; NICHOLS-ORIANI & SCHULTZ, 1989; NICHOLS-ORIANI, 1991). Cependant, d'un point de vue strictement agronomique, les conséquences des attaques d'*A. cephalotes* sur les plantes cultivées comparées à celles de plusieurs autres espèces de fourmis champignonnistes, telles que *Acromyrmex octospinosus* et *Atta sexdens*, ont été relativement peu analysées, sauf à Trinidad pour les agrumes (JUTSUM et coll., 1981; CHERRETT & JUTSUM, 1983) et le cacaoyer, *Theobroma cacao* (LEWIS, 1972).

Au Brésil, *A. cephalotes* est un sérieux problème dans les cacaoyères en formation, tant dans la région amazonienne, que dans le sud de l'état de Bahia qui est la principale région productrice de cacao du pays (ABREU & DELABIE, 1986; DELABIE, 1990). Les colonies d'*A. cephalotes* abondent dans tous les endroits à végétation arborée dense, tels que la forêt et les cacaoyères bien ombragées, alors que, dans les zones de transition, *A. sexdens sexdens* préfère les espaces ouverts pour nidifier, tout en pénétrant dans les cacaoyères pour s'y approvisionner (DELABIE, 1990).

La densité de nids d'*A. cephalotes* est toujours inférieure à deux fourmilières par un hectare dans les cacaoyères du sud de Bahia, alors qu'elle atteint 150 nids par hectare dans le cas d'*Acromyrmex subterraneus brunneus* dans la même région (DELABIE, 1990). CHERRETT (1968) et JAFFE & VILELA (1989) comptent 0.62 et 0.045 nid d'*A. cephalotes* par hectare de forêt respectivement à Trinidad et au Venezuela. CHERRETT (1968) rapporte l'existence d'une fourmilière dont la superficie apparente dépassait 400 m<sup>2</sup> et selon LEWIS (1972), un grand nid d'*A. cephalotes* est capable de récolter environ 40.000 fragments de matériel végétal par jour.

Le présent article a pour but de présenter les résultats de trois ans et demi d'études sur les conséquences de la défoliation continue d'une cacaoyère plantée en 1984 par les ouvrières d'une fourmilière considérée contemporaine à la plantation.

## MATERIEL ET METHODE

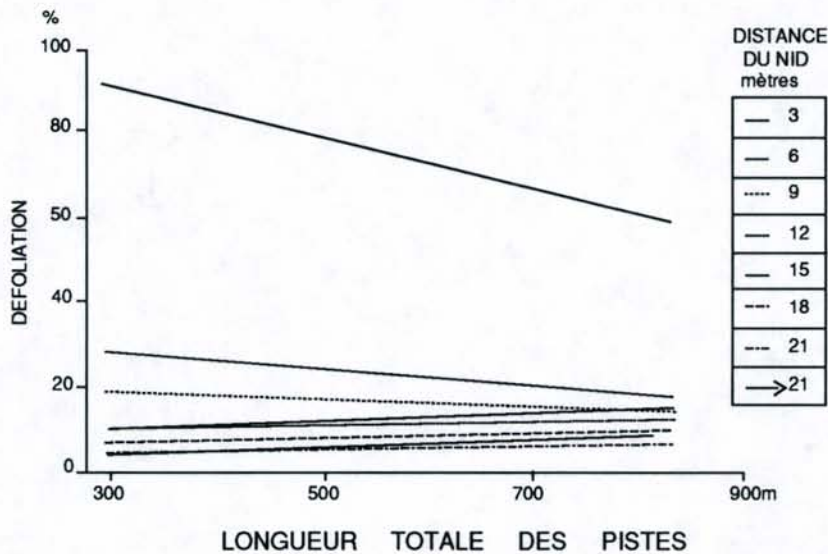
L'étude d'une fourmilière adulte d'*A. cephalotes* fut entreprise dans une plantation expérimentale de la Fazenda Unitaria du Centro de Pesquisas do Cacau à Ilhéus (Bahia, Brésil), constituée de jeunes cacaoyers plantés en 1984 à intervalles réguliers (3 x 3 m) de façon parfaitement homogène. La fourmilière étudiée peut être considérée comme étant de taille moyenne à grande puisqu'elle mesurait près de 90 m<sup>2</sup> de superficie apparente en 1991.

Dans le but d'évaluer les conséquences de l'activité des fourmis sur la végétation, une série d'observations furent réalisées entre 1988 et 1991 portant sur tous les cacaoyers identifiés individuellement dans un demi-hectare autour de la fourmilière: 1) intensité de défoliation des arbres par les fourmis, exprimée en pourcentage du nombre total de feuilles estimé à partir de l'observation du feuillage de trois branches prises au hasard; 2) croissance des plantes prises individuellement, estimée à partir des mesures du diamètre du tronc à 50 cm au dessus du niveau du sol et de leur hauteur maximale; 3) production, utilisant la moyenne d'une série d'observations réalisées en 1990 durant la période de fructification; 4) dynamique des pistes permanentes, l'ensemble des pistes étant cartographié et mesuré mensuellement de novembre 1989 à janvier 1991; 5) autres espèces végétales visitées présentes dans la parcelle expérimentale. A proximité de cette dernière, une parcelle plus ancienne, plantée en 1970 et formée par des cacaoyers en production et parfaitement développés, était, elle aussi, visitée par les fourmis, comme le témoignait l'existence de deux pistes permanentes. Cependant, comme l'activité défoliatrice des fourmis n'y paraissait que localisée à certains arbres d'ombrage, et sans conséquence apparente pour les cacaoyers qui s'y trouvaient, l'analyse n'a concerné que ceux plantés en 1984. On a surtout cherché à mettre en évidence les conséquences de la pression de défoliation continue subie par les arbres en fonction de leur éloignement de la fourmilière.

## RESULTATS

Il est possible de distinguer deux catégories de plantes défoliées: celles proches du nid (exclusivement des cacaoyers), visitées fréquemment par les fourmis et n'étant desservies *a priori* par aucune piste permanente; celles visitées de façon plus ou moins intermittente (diverses espèces végétales et quelques pieds de cacaoyers) et desservies, au moins sur une partie de la distance qui les sépare du nid, par une piste permanente. Les autres plantes où les fourmis s'approvisionnent en feuillage sont essentiellement utilisées pour assurer l'ombrage de la cacaoyère, telles que *Trema micrantha* (Ulmaceae), *Erythrina fusca* (Fabaceae), *Ficus sp.* (Moraceae), *Inga sp.* (Mimosaceae), *Musa sp.* (Musaceae), *Citrus sp.* (Rutaceae). D'autres espèces qui envahissent la parcelle sont aussi visitées par les fourmis, telles que *Dioscorea sp.* (Dioscoreaceae), *Ichnanthus sp.* (Poaceae), *Cyathula prostrata* (Amaranthaceae), ainsi qu'une Urticaceae non identifiée. A l'exception du cacaoyer, de *T. micrantha*, d'*E. fusca* et de *Citrus sp.*, toutes ces plantes ne sont visitées qu'à une époque de l'année, qui correspond sans doute à leur période de floraison ou de renouvellement du feuillage. Pour le cacaoyer, et pour les trois autres espèces citées ci-dessus, et en raison de l'irrégularité des précipitations dans le sud de Bahia, la production de nouvelles feuilles et de fleurs est très étalée dans le temps, justifiant la fréquente activité des fourmis sur ces plantes, ce type de matériel végétal paraissant particulièrement attractif.

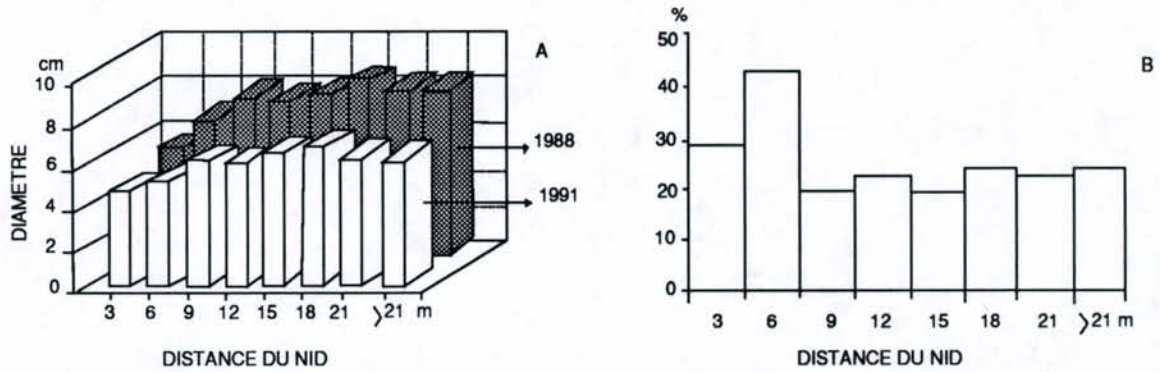
Probablement dû au cycle de ces plantes rencontrées dans la cacaoyère, la longueur totale des pistes permanentes s'accroît durant la saison froide. L'allongement des pistes a pour conséquence de réduire la pression de défoliation sur les plantes les plus proches de la fourmilière (Fig. 1).



**Figure 1.** Intensité de défoliation en fonction de la distance séparant les cacaoyers de la fourmilière et de la longueur totale des pistes permanentes.  
Leaf-cutting intensity as a function of the distance between cocoa trees and the ant nest and also the total length of permanent trails.

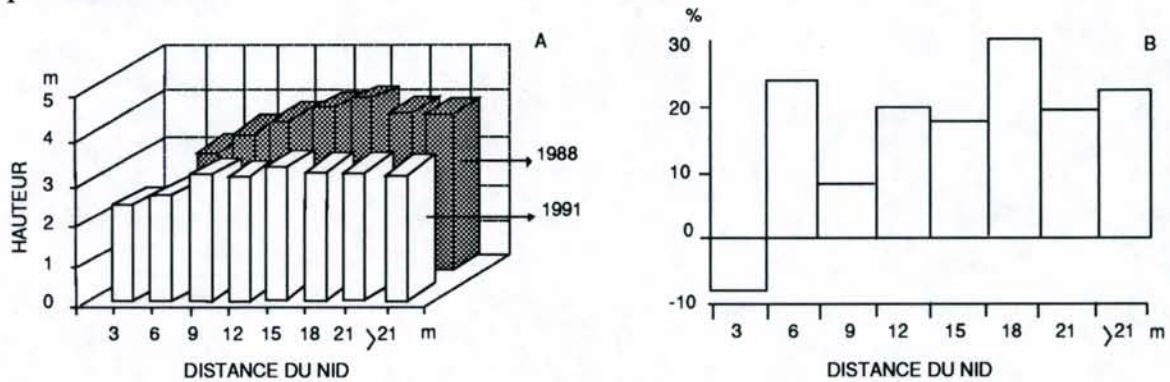
L'activité défoliatrice des fourmis est particulièrement sensible à proximité du nid et durant la période où les arbres sont plus durement touchés, on observe la perte de jusqu'à 95 % de feuillage pour le rang de cacaoyers le plus proche de la fourmilière. Cette intensité de défoliation s'amenuise progressivement quand on s'éloigne de celle-ci jusqu'à environ 9 mètres, seuil au delà duquel la découpe de feuilles se manifeste à peu près de la même

façon dans toute la parcelle, c'est-à-dire qu'elle est extrêmement irrégulière dans le temps et dans l'espace.

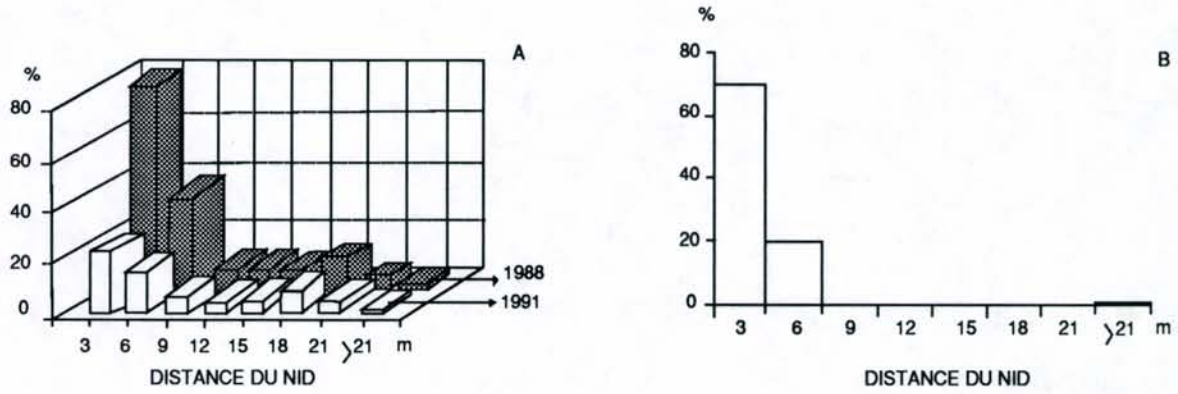


**Figure 2.** Variation du diamètre moyen des arbres en fonction de leur éloignement de la fourmilière. A) En 1988 et 1991. B) Taux de croissance entre 1988 et 1991. Variation of (A) the average diameter of the cocoa trees and (B) change in diameter between 1988-91 as a function of their distance from the ant nest.

Deux autres paramètres étudiés montrent aussi que l'influence des fourmis sur la végétation est sensible jusqu'à au moins 6 mètres: le diamètre moyen des cacaoyers en fonction de leur distance à la fourmilière (Fig. 2A) et leur hauteur moyenne (Fig. 3A). En outre, la défoliation répétée des arbres les plus proches du nid était responsable de la mort de 12 d'entre eux en 1991 dans les 9 premiers mètres (Fig. 4). Cette mortalité se distribue de la même façon que le déficit de croissance des arbres décrit précédemment, diminuant du centre vers la périphérie du territoire de la fourmilière. La comparaison des mesures de déficit de croissance en diamètre, effectuées en 1988 et en 1991 (Fig. 2B), permet aussi de montrer que les plantes survivantes proches de la colonie ont tendance à récupérer leur retard grâce à un effet de clairière qui favorise leur développement et qui doit, à terme, masquer partiellement les conséquences négatives de l'attaque des défoliateurs. Cette observation est moins nette quand le paramètre utilisé est la hauteur maximale atteinte par les plantes (Fig. 3B), mais ceci est dû au fait que l'effet de clairière se manifeste plus par un élargissement du feuillage que par une croissance verticale en raison de la diminution de la compétition entre les cacaoyers pour la lumière.

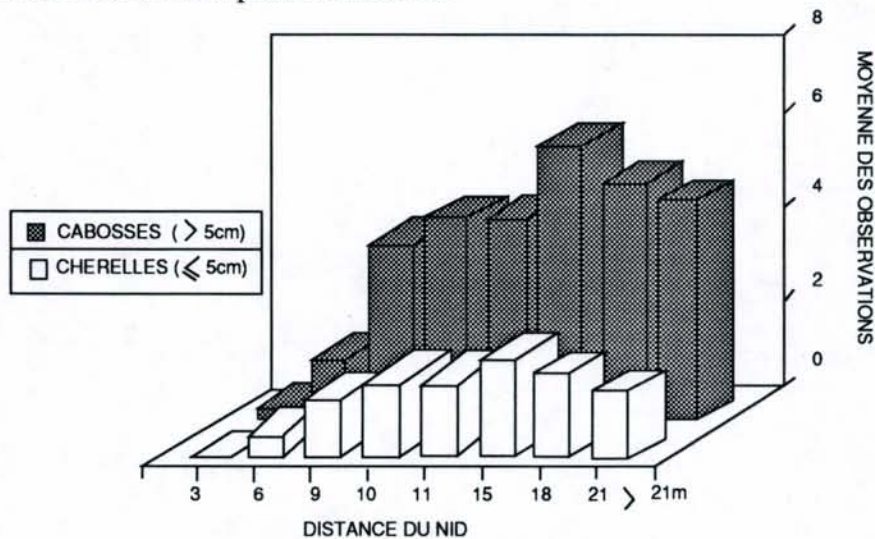


**Figure 3.** Variation de la hauteur maximale moyenne des arbres en fonction de leur éloignement de la fourmilière. A) En 1988 et 1991. B) Taux de croissance entre 1988 et 1991. Variation of (A) the average maximal height of the cocoa trees and (B) change in height between 1988-91 as a function of their distance from the ant nest.

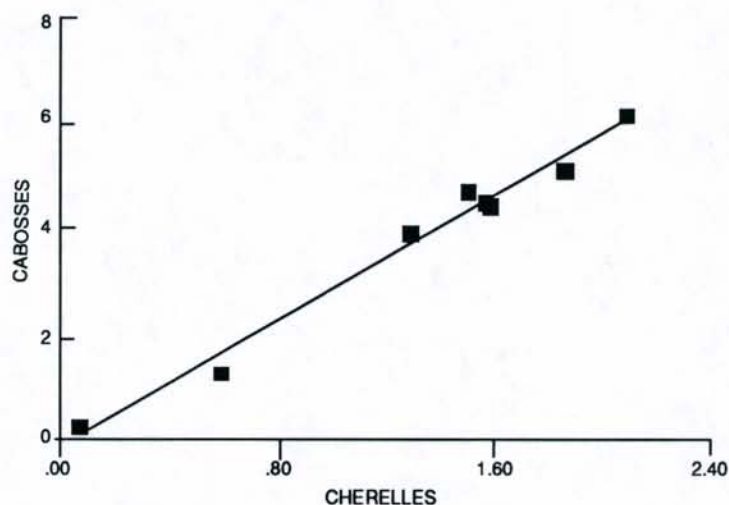


**Figure 4.** Mortalité relative des cacaoyers en fonction de leur éloignement de la fourmilière. A) En 1988 et 1991. B) Evolution de la mortalité entre 1988 et 1991. Variation of (A) death rate of the cocoa trees and (B) change in death rate between 1988-91 as a function of their distance from the ant nest.

Le début de production des cacaoyers étudiés, observé dès 1989, mais quantifié seulement en 1990, est exprimé par le nombre moyen de chérelles (fruits qui viennent d'être fécondés) et de cabosses observées par plante. Il subit un retard qui se distribue de la même façon que précédemment (Fig. 5), et est perçu jusqu'à environ 9 mètres de la fourmilière. Ce retard pouvait être *a priori* dû à deux facteurs indépendants ou complémentaires: 1) déficit de production dû au retard de développement du feuillage (chez le cacaoyer, la production est directement liée à la superficie foliaire); 2) attaque intensive des fourmis sur les inflorescences et les chérelles des arbres les plus proches du nid. Cependant, sachant qu'un grand nombre de chérelles sont naturellement éliminées par un processus physiologique, le fait que soit constante la proportion du nombre de chérelles sur celui de cabosses arrivant effectivement à maturité (Fig. 6) montre que les fourmis ne sont pas responsables de la perte de jeunes fruits, une fois les fleurs fécondées. Toutefois, l'hypothèse d'un effet négatif des fourmis sur les fleurs non fécondées ne peut être écartée.



**Figure 5.** Nombre moyen de chérelles et de cabosses observées pendant la période de fructification de 1990 en fonction de l'éloignement de la fourmilière. Average number of cherelles and pods observed during the 1990 fructifying period as a function of the distance of trees from the ant nest.



**Figure 6.** Relation entre le nombre moyen de chérelles et celui de cabosses présentes sur les arbres.  
Relation between the average number of cherelles with the number of pods on trees.

## DISCUSSION

En termes agronomiques, la mortalité de 12 plantes directement provoquée par l'activité défoliatrice des fourmis champignonnistes à proximité de leur nid correspond à 1% du nombre de cacaoyers dans un hectare planté régulièrement à 3 mètres d'intervalle. Considérant l'effet des fourmis sur les plantes survivantes, on peut aussi estimer grossièrement entre 1 et 2 % le déficit de production occasionné par un nid adulte d'*A. cephalotes* dans un hectare de cacaoyère.

Certains auteurs ont discuté le fait que le comportement défoliateur spécifique des fourmis champignonnistes traduisait (CHERRETT, 1983), ou non (FOWLER & STILES, 1980) une gestion des ressources de leur territoire. L'attraction des fourmis pour certains végétaux ou certains organes de végétaux repose sur une série de facteurs, tels que l'épaisseur, la consistance, la présence ou l'absence de certains constituants secondaires (allélochimiques) qui sont eux-même sujets à des variations saisonnières ou résultent d'une altération de la physiologie de la plante (FOWLER & STILES, 1980; HUBBELL & WIEMER, 1983; HUBBELL et coll., 1984; HOWARD & WIEMER, 1986; HOWARD, 1987, 1988; ROCKWOOD & HUBBELL, 1987; BRISTOW, 1988; NICHOLS-ORIANIS & SCHULTZ, 1989; NICHOLS-ORIANIS, 1991).

Notre étude des conséquences de la défoliation d'une cacaoyère par *A. cephalotes* plaide en faveur des arguments de FOWLER and STILES (1980). En effet, le cacaoyer paraît être attractif pratiquement toute l'année pour les fourmis à la recherche de substrat végétal. La pression de défoliation est maintenue constante sur les arbres de cette espèce proches du nid, alors qu'elle est irrégulière sur la plupart des autres espèces végétales présentes dans la cacaoyère. Le choix de la plante cible par les défoliateurs se fait donc sans doute surtout sur des critères opportunistes en fonction de ce que chaque espèce a à offrir aux fourmis à la recherche de matériel végétal.

Enfin, l'observation d'un effet de clairière dans les parties du territoire de la fourmilière les plus atteintes par la défoliation témoigne de divers mécanismes qui pourraient autoréguler les populations des deux groupes d'organismes considérés: plantes d'un côté, fourmis défoliatrices de l'autre. En effet, ayant dépassé un certain point de leur développement, les arbres survivants proches du nid sont favorisés par la clairière (et peut-être aussi par l'enrichissement du sol en matières organiques) et compensent d'une certaine façon leur

retard de croissance. La défoliation des plantes une fois adultes ne paraît plus avoir de conséquences significatives sur la croissance, la production et la survie de celles-ci. Ainsi, vues sous cet angle, les fourmis champignonnistes peuvent être considérées comme des régulateurs de densité de la strate arborée d'une végétation tropicale de type forestier. En outre, les plantes les plus proches du nid étant celles soumises à la plus forte pression de défoliation, il est possible que se sélectionnent à ce niveau des individus porteurs de caractéristiques qui les rendent inattractifs pour les fourmis ou qui résistent mieux à la défoliation.

### REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier les responsables successifs de la Fazenda Unitaria pour les facilités accordées pour l'usage de la parcelle expérimentale, le personnel de la Seção de Zoologia du Centro de Pesquisas do Cacau pour tout le travail effectué sur le terrain, ainsi que le Dr J. M. de Abreu et le Dr J. D. Majer qui ont commenté et critiqué une première version de ce texte et E. N. Pereira, F. A. Galvao, J. G. Alves, F. Guédy et C. Delabie pour la mise en forme de la version finale de l'article. Projet financé par la CEPLAC et le CNPq.

### REFERENCES

- ABREU, J.M. de & DELABIE, J.H.C. 1986. Controle das formigas cortadeiras em plantios de cacau. *Revista Theobroma*, **16**, 199-211.
- BRISTOW, C.M. 1988. Is diet choice a picnic for leaf-cutter ants? *TREE*, **3**, 153-154.
- CHERRETT, J.M. 1968. Some aspects of the distribution of pest species of leaf-cutting ants in the Caribbean. *Proc. Amer. Soc. Horticult. Sci., Tropical Region*, **12**, 295-310.
- CHERRETT, J.M. 1983. Resources conservation by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical rain forest. In: *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*, S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (eds.), Blackwell, Oxford, pp. 253-263.
- CHERRETT, J.M. & JUTSUM, A.R. 1983. The effects of some ant species, especially *Atta cephalotes* (L.), *Acromyrmex octospinosus* (Reich) and *Azteca* sp. (Hym. Form.) on citrus growing in Trinidad. In: *Social Insects in the Tropics* (Vol. 2), P. Jaisson ed., Université Paris XIII, pp. 155-163.
- DELABIE, J.H.C. 1990. The ant problems of cocoa farms in Brazil. In: *Applied Myrmecology: A World Perspective*, R. K. Vander Meer, K. Jaffe & A. Cedeno (eds.), Westview Press, Boulder, pp. 555-569.
- FOWLER, H.G. & STILES, E.W. 1980. Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging, territories and trails, and environmental patchiness. *Sociobiology*, **5**, 25-42.
- HOWARD, J.J. 1987. Leafcutting ant diet selection: the role of nutrients, water, and secondary chemistry. *Ecology*, **68**, 503-515.
- HOWARD, J.J. 1988. Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology*, **69**, 250-260.
- HOWARD, J.J. & WIEMER, D.F. 1986. Chemical ecology of host plant selection by the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. In: *Fire Ants and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management*. C.S. Lofgren & R.K. Vander Meer (eds.), Westview Press, Boulder, pp. 260-273.
- HUBBELL, S.P., HOWARD, J.J. & WIEMER, D.F. 1984. Chemical leaf repellency to an attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. *Ecology*, **65**, 1067-1076.
- HUBBELL, S.P. & WIEMER, D.F. 1983. Host plant selection by an attine ant. In: *Social Insects in the Tropics* (Vol. 2), P. Jaisson ed., Université Paris XIII, pp. 137-154.

- JAFFE, K. & VILELA, E. 1989. On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary forest. *Biotropica*, **21**, 234-236.
- JUTSUM, A.R.; CHERRETT, J.M. & FISHER, M. 1981. Interactions between the fauna of citrus trees in Trinidad and the ants *Atta cephalotes* and *Azteca sp.* *J. appl. Ecol.*, **18**, 187-195.
- LEWIS, T. 1972. The size and effect of infestations of leaf-cutting ants (Attinae: Hym.) in cocoa in Trinidad. *Proc. 4th Intern. Cocoa Res. Conf.*, St. Augustine, Trinidad, Government of Trinidad and Tobago, Port-of-Spain, pp. 597-601.
- NICHOLS-ORIAN, C.M. 1991. Environmentally induced differences in plant traits: consequences for susceptibility to a leaf-cutter ant. *Ecology*, **72**, 1609-1623.
- NICHOLS-ORIAN, C.M. & SCHULTZ, J.C. 1989. Leaf toughness affects leaf-harvesting by the leaf cutter ant, *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica*, **21**, 80-83.
- ROCKWOOD, L.L. & HUBBELL, S.P. 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. *Oecologia*, **74**, 55-61.