

ÉVOLUTION DES MUTUALISMES PLANTES-FOURMIS - QUELQUES ÉLÉMENTS DE RÉFLEXION -

McKey D. et Meunier L.

*Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive CNRS-UPR 8481
B.P. 5051 34033 Montpellier Cedex 01*

*et
Institut des Sciences de l'Évolution CNRS-URA 327
Université Montpellier II 34000 Montpellier*

Résumé : Dans l'un des types de mutualismes plantes-fourmis, une plante est protégée par une colonie de fourmis, en échange de nourriture et d'un site de nidification. Nous montrons ici que l'étude de l'évolution de ces systèmes doit tenir compte non seulement de la compétition entre espèces de fourmis associées aux mêmes plantes, mais aussi de l'existence de conflits entre fourmis et plantes, de stratégies parasites, ainsi que du rôle des cochenilles élevées par certaines espèces de fourmis. Ces considérations soulignent l'importance et la nécessité d'études approfondies sur la biologie des fourmis associées aux plantes.

Mots-clés : *Mutualisme plantes-fourmis, évolution, coévolution, parasites, cochenilles.*

Abstract : **The evolution of ant-plant mutualism : some elements.**

In one of the types of ant-plant mutualisms, ants protect the host plant in exchange for resources and nest sites. We show here that the evolution of these systems can only be studied by taking into account competition between ant species for host plants, potential conflicts between the ant colony and the host plant, parasitic strategies of some ants, and the role of homoptera tended by some ant species. These considerations emphasize the need for thorough studies of these plant-ants.

Key-words : Ant-plant mutualisms, evolution, coevolution, parasites, homoptera.

INTRODUCTION

Trente ans se sont écoulés maintenant depuis la parution des travaux pionniers de Janzen (1966, 1967) sur les *Acacia* à fourmis d'Amérique centrale. Ces travaux ont ramené les symbioses plantes-fourmis, sujet fascinant pour de nombreux naturalistes du siècle dernier, dans le cadre de la biologie évolutive moderne.

La grande question - les fourmis de ces systèmes sont-elles des parasites, comme le pensait Wheeler (1942), ou bien des mutualistes ? - semble bien être résolue en faveur du mutualisme. Dans des systèmes différents, des travaux de terrain ont montré que les fourmis protègent effectivement les plantes contre les herbivores, en échange de cavités pour se loger et de nourriture (voir Fonseca, 1994). Ainsi en Afrique les énormes *Tetraponera aethiops* qui vivent dans *Barteria fistulosa* font-elles fuir les singes (McKey, 1974) et même les éléphants (Janzen, 1972). Cependant la protection est aussi efficace dans le cas de petites fourmis peu agressives comme *Pheidole* sp. (Letourneau, 1983) qui habitent les poches pétiolaires de *Piper* sp. en Amérique centrale, ou *Petalomyrmex phylax* vivant dans les tiges creuses de *Leonardoxa africana* dans le sous-bois des forêts camerounaises (McKey, 1984).

Néanmoins, si une biologie comparée des mutualismes plantes-fourmis est aujourd'hui amorcée (Davidson et McKey, 1993a, b) la mise en place et l'évolution de ces systèmes restent des domaines encore très mal connus. En effet, bien que beaucoup d'efforts aient été réalisés

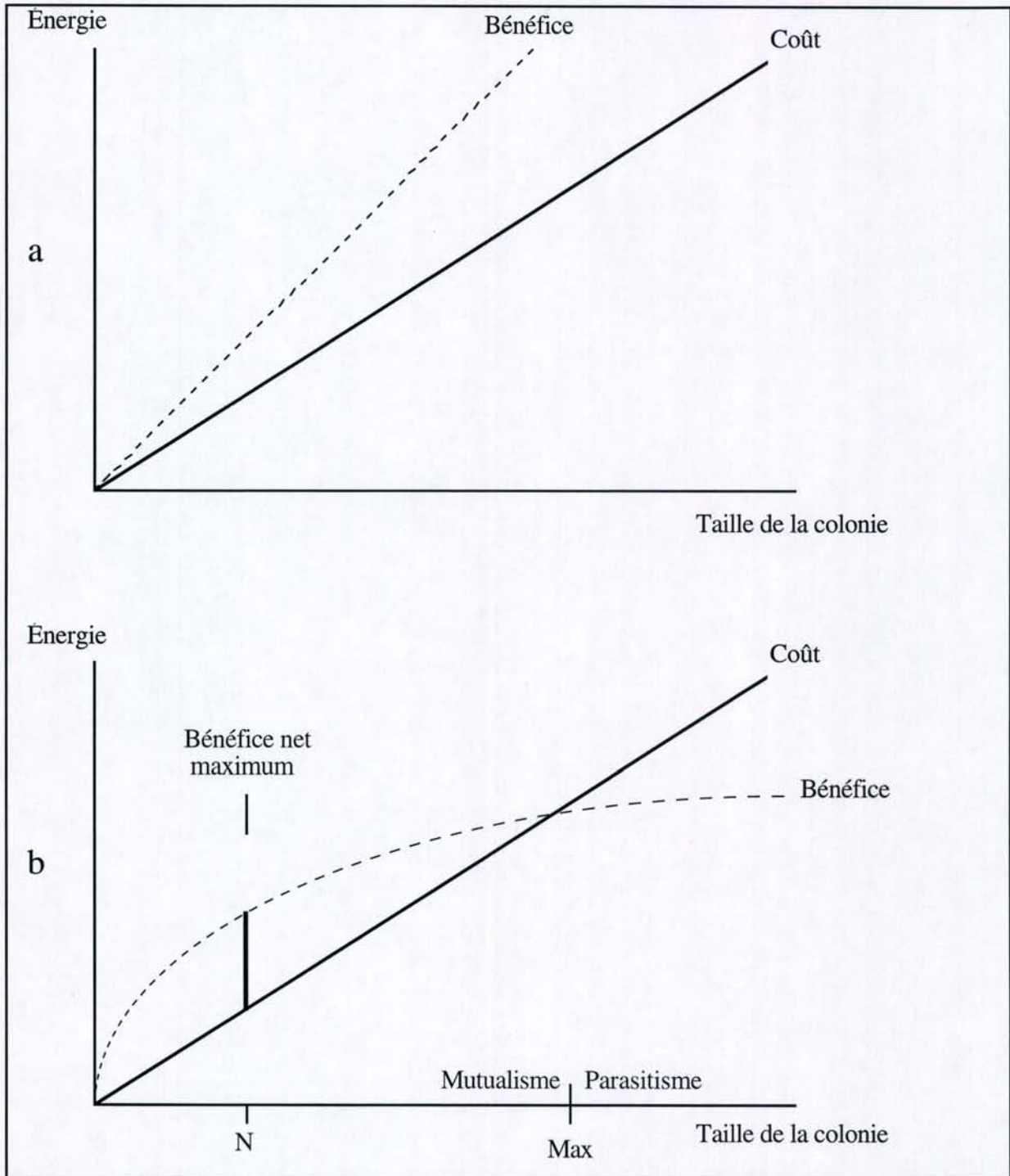


Figure 1 : Modèle graphique des coûts et bénéfices du maintien d'une colonie de taille croissante (nombre d'ouvrières) pour une plante myrmécophyte. (a) Hypothèse simple d'un bénéfice à croissance linéaire. (b) Le bénéfice atteint un plateau lorsque la taille de la colonie augmente; 'N' est la taille de la colonie pour laquelle le bénéfice net est maximal; 'Max' est la taille de la colonie pour laquelle le bénéfice net est nul; au-delà de ce point, il s'agit d'un parasitisme. (d'après Fonseca, 1993).

Graphic models of cost and benefit to a myrmecophyte of maintaining increasing ant colony size. (a) Simple hypothesis in which the increase of the benefit is linear. (b) The benefit reaches a limit with colony growth; N is the colony size that produces the greatest net benefit to the plant; Max is the colony size with zero net benefit. (from Fonseca, 1993).

sur le partenaire végétal de l'association, où l'on voit les adaptations les plus spectaculaires comme les corps nourriciers ou les domaties, l'étude des fourmis a bien souvent été abordée de façon superficielle, comme si leur biologie se réduisait à leur fonction de protection. Or, pour comprendre les mutualismes et leur évolution, il est indispensable de tenir compte des deux partenaires à la fois. C'est pourquoi nous invitons à l'étude des fourmis associées aux plantes, afin de rétablir un équilibre nécessaire pour élucider l'évolution des associations plantes-fourmis.

Nous présentons ici quelques réflexions ayant pour but, d'une part de montrer qu'il y a encore beaucoup de découvertes importantes à faire dans ces systèmes pour peu que l'on tienne compte de la biologie des fourmis impliquées, et d'autre part que ces systèmes peuvent être de bons modèles d'étude pour aborder des questions d'importance générale dans l'étude des insectes sociaux.

I- Quelques modèles coûts-bénéfices et leurs implications évolutives.

Dans un premier modèle, les plantes qui offrent le plus de ressources aux fourmis, comme la nourriture ou le site de nidification, auront une force d'ouvrières plus grande ou plus active, et bénéficieront donc de plus de protection. Les fourmis qui protègent plus efficacement la plante auront elles-mêmes un plus grand taux de croissance ou de survie. Par analogie avec la "course aux armements", nous pouvons appeler ce modèle "course aux bénéfices". Cependant il ne permet pas de dire quand ce processus va s'arrêter : il est nécessaire pour cela de tenir compte des coûts et bénéfices de l'association. La défense biotique contre les herbivores coûte cher à la plante (construction des domaties, apport de nourriture, etc.) et on peut supposer que le coût du maintien des fourmis est une fonction linéaire croissante de la taille de la colonie en nombre d'ouvrières (Fig. 1a). Chaque individu supplémentaire ajoute un coût constant et prévisible. On peut également supposer que le bénéfice pour la plante est aussi une fonction linéaire croissante de la taille de la colonie (Fig. 1a). Quand le bénéfice est supérieur au coût, il s'agit d'un mutualisme. Pourtant les bénéfices ne continuent pas d'augmenter indéfiniment de façon linéaire (Fig. 1b) : à partir d'un nombre seuil de fourmis, le bénéfice marginal par fourmi supplémentaire commence à diminuer. La courbe de bénéfice prend une forme asymptotique, et tend vers une valeur correspondant à une taille de colonie assurant une protection quasiment maximale. Au-delà de cette taille le rapport bénéfice/coût diminue.

Ce modèle montre bien qu'il existe dans ces systèmes un continuum entre mutualisme et parasitisme, néanmoins il présente une lacune importante : il ne tient pas compte de la reproduction des fourmis. En effet, plus les fourmis investiront l'énergie que leur offre la plante dans la production de sexués (une des composantes de la valeur adaptative) plus le rapport bénéfice/coût sera faible puisque les individus sexués ne participent pas à la fonction de protection de la plante. Il existe donc un potentiel pour des conflits entre plantes et fourmis. La résolution de ces conflits devrait être l'un des résultats majeurs de la coévolution. Dans les cas où une protection efficace se traduit par une durée de vie prolongée de la plante et de sa colonie de fourmis, et où les opportunités de colonisation sont peu fréquentes, la solution du mutualisme est probable. En effet, dans ces conditions, la meilleure stratégie pour la fourmi est de protéger l'hôte qu'elle a déjà. Les intérêts de la plante et de la fourmi tendent alors à converger. Il s'agit d'une situation analogue à celle de pathogènes devenant moins virulents quand la probabilité de transmission est faible.

Selon ce point de vue, les paramètres démographiques des espèces (taux de croissance de la colonie, taux de production de sexués, durée de vie, etc.) pourraient avoir joué un rôle crucial dans la mise en place des associations et/ou avoir subi de fortes pressions de sélection lors de leur évolution. Toutefois un manque de données concernant les espèces mutualistes et leurs espèces soeurs non mutualistes ne permet pas de conclure. Compte tenu de l'importance

évolutive des paramètres démographiques des fourmis en relation avec la plante hôte, nous considérons les recherches en ce domaine comme une priorité.

Ces modèles simples sont utiles pour aider à définir ou préciser les règles de base du fonctionnement et de l'évolution de ces systèmes, mais passent sous silence la diversité des associations plantes-fourmis.

II- Éléments de diversité écologique des associations plantes-fourmis.

Les *Acacia*, qui restent les mieux étudiés, ont beaucoup influencé notre image de "la plante à fourmis" : investissement important dans la colonie de fourmis agressives qui patrouillent les feuilles de toute classe d'âge ; perte des défenses chimiques et structurales des feuilles, et remplacement par la défense biotique (Janzen, 1966, 1967). Pourtant, beaucoup de symbioses plante-fourmis ne correspondent pas à cette image : chez *Leonardoxa*, arbre de sous-bois, la plante investit peu dans le maintien des fourmis. Les colonies ont une petite biomasse par rapport à la surface foliaire, et les ouvrières sont petites et peu agressives. Les feuilles adultes sont bien protégées par des défenses chimiques et mécaniques : Seules les jeunes feuilles doivent être protégées par les fourmis contre des herbivores spécialisés de petite taille (McKey, 1984). Ainsi, il existe différentes stratégies de défense chez les plantes myrmécophytes, en fonction de la quantité relative d'énergie investie dans les défenses biotiques et abiotiques.

La répartition de la biomasse des fourmis peut aussi varier d'un système à l'autre. Par exemple, les individus de *Tetraponera aethiops* sont très grands, mais leurs colonies sont peu peuplées (Janzen, 1972), à l'inverse de *Petalomyrmex phylax*. Ce caractère est bien évidemment à mettre en correspondance avec le type de prédateur principal de la plante : animaux de grande taille pour les premiers, et petits insectes pour les seconds.

Une autre source de diversité dans les symbioses plantes-fourmis provient du fait que bien souvent plusieurs espèces de plantes et de fourmis peuvent être impliquées dans un même système. Il s'agit là d'un point qu'il est important de souligner, puisque trop souvent, par souci de simplification, l'association est présentée comme étant le fait d'une seule espèce de plante interagissant avec une seule espèce de fourmis. Ainsi chez *Cecropia*, au moins trois espèces de plantes hébergent localement des fourmis spécialisées appartenant à cinq genres différents. Comme chaque arbre adulte est habité par une espèce de fourmis en exclusivité, et que les arbres juvéniles sont souvent habités par plusieurs colonies en fondation, on peut supposer qu'il existe entre ces espèces une forte compétition interspécifique pour les arbres. Des observations directes de combats aboutissant à une exclusion compétitive, accompagnées d'expériences, ont confirmé cette hypothèse (Davidson et McKey, 1993a, b).

Pour élucider l'évolution de ces systèmes, il est donc nécessaire d'étudier la compétition inter- et intraspécifique afin de comprendre l'organisation des communautés de fourmis. Des recherches récentes ont montré que l'un des facteurs clés responsables du succès ou de l'échec d'une espèce de fourmis au cours de la compétition interspécifique est lié à l'écologie de la plante-hôte. En effet, c'est la quantité de ressources disponibles pour les fourmis par unité de temps qui semble le facteur le plus important (Davidson et Fisher, 1991). L'activité intense de patrouille, les agressions, la croissance rapide de la colonie nécessitent de l'énergie. Si la plante-hôte pousse dans un habitat pauvre en ressources, le coût du maintien de fourmis très actives est insoutenable. Dans de telles conditions, une coexistence stable n'est possible que pour des fourmis moins exigeantes en ressources. La conséquence est double : premièrement il existe une correspondance entre la biologie des fourmis (fourmis agressives à croissance rapide vs. fourmis peu agressives à croissance lente) et les types écologiques de plantes (plantes de chablis vs. plantes de sous-bois), et deuxièmement il en résulte une structuration particulière des communautés, dans laquelle certaines espèces de plantes sont plus fréquemment associées à

certaines espèces de fourmis, sans qu'il y ait nécessairement eu évolution d'une spécificité des associations (Jordano, 1987). Ainsi, il est probable que la compétition interspécifique entre fourmis ait créé les conditions propices à l'évolution de la spécificité, qui est nécessaire pour une coévolution stricte entre plantes et fourmis.

Par ailleurs, beaucoup de caractères coévolués des fourmis et des plantes peuvent prendre un sens dans le contexte de la compétition. Les poils raides, par exemple, caractère convergent de beaucoup de myrmécophytes à poches foliaires cantonnées dans les sous-bois de toutes les régions tropicales (Davidson et McKey, 1993a), pourraient favoriser les espèces de fourmis de petite taille, qui seules peuvent passer entre les poils pour utiliser les ressources offertes par la plante et qui sont suffisamment peu exigeantes pour être des mutualistes efficaces de ces plantes des habitats pauvres en lumière. De même, le comportement 'allélopathique' de certaines fourmis associées aux plantes, qui attaquent la végétation autour de leur hôte, pourrait être interprété comme un moyen d'éviter les invasions par d'autres espèces de fourmis qui utilisent la végétation environnante comme pont pour accéder à l'arbre (Davidson *et al.*, 1988).

Les systèmes plantes-fourmis varient aussi selon le nombre de partenaires en jeu : lorsque les fourmis élèvent des cochenilles à l'intérieur des domaties il y a trois partenaires, contrairement aux associations n'incluant que la plante et les fourmis.

Un point très important de la biologie des fourmis à plante est le nombre de reines par colonie. Certaines espèces sont monogynes, d'autres deviennent polygynes secondairement. Par ailleurs, des variations intraspécifiques spatiales ou temporelles dans le degré de polygynie pourraient exister chez *Petalomyrmex phylax* (Meunier, Gaume et McKey, obs. non publiées). Comprendre les causes et les conséquences de ces différences, en tenant compte de l'association avec la plante, est l'un des enjeux majeurs de l'étude des fourmis associées aux plantes.

Enfin, une autre source de diversité des associations réside dans le fait qu'une même plante offre un environnement différent selon son stade de développement. Un arbre juvénile n'a pas la même taille, ni la même vitesse de croissance, et n'offre pas la même quantité de ressources qu'un arbre plus âgé. D'autre part, la probabilité de survie de l'arbre, et donc de la colonie, diffère selon l'âge de la plante. Ces différences peuvent conduire à une spécialisation sur un des stades de vie de l'arbre et à une succession d'espèces de fourmis sur l'hôte.

C'est cet aspect de l'organisation des communautés de fourmis qui ouvre la voie à des stratégies parasites. En effet, si le seul habitant de la plante devenait parasite, la plante perdrait ses caractères de myrmécophyte. En revanche, si ces caractères sont maintenus par l'interaction avec au moins une espèce mutualiste, des stratégies de fourmis parasites peuvent être évolutivement stables, en particulier lors du stade juvénile de la plante, pendant lequel la probabilité de survie est la plus faible et les opportunités de colonisation les plus fréquentes, ce qui constitue des conditions favorables à une divergence d'intérêts entre la plante et les fourmis.

III- Des parasites et des cochenilles

On peut envisager plusieurs types de parasites, nous allons en présenter trois. D'abord, il peut y avoir des 'parasites permanents', c'est-à-dire des espèces qui sont parasites dans toute la gamme de conditions, parce que le bénéfice qu'elles apportent est toujours inférieur au coût (fig. 2a). Ainsi, *Pseudomyrmex nigropilosa*, une espèce de fourmis spécialisées sur les *Acacia*, ne protège pas du tout et convertit les ressources des plantes juvéniles non occupées par d'autres espèces en une production précoce et importante d'individus ailés (Janzen, 1975). Ce type de parasites ne peut persister que lorsque les opportunités de colonisation sont très fréquentes.

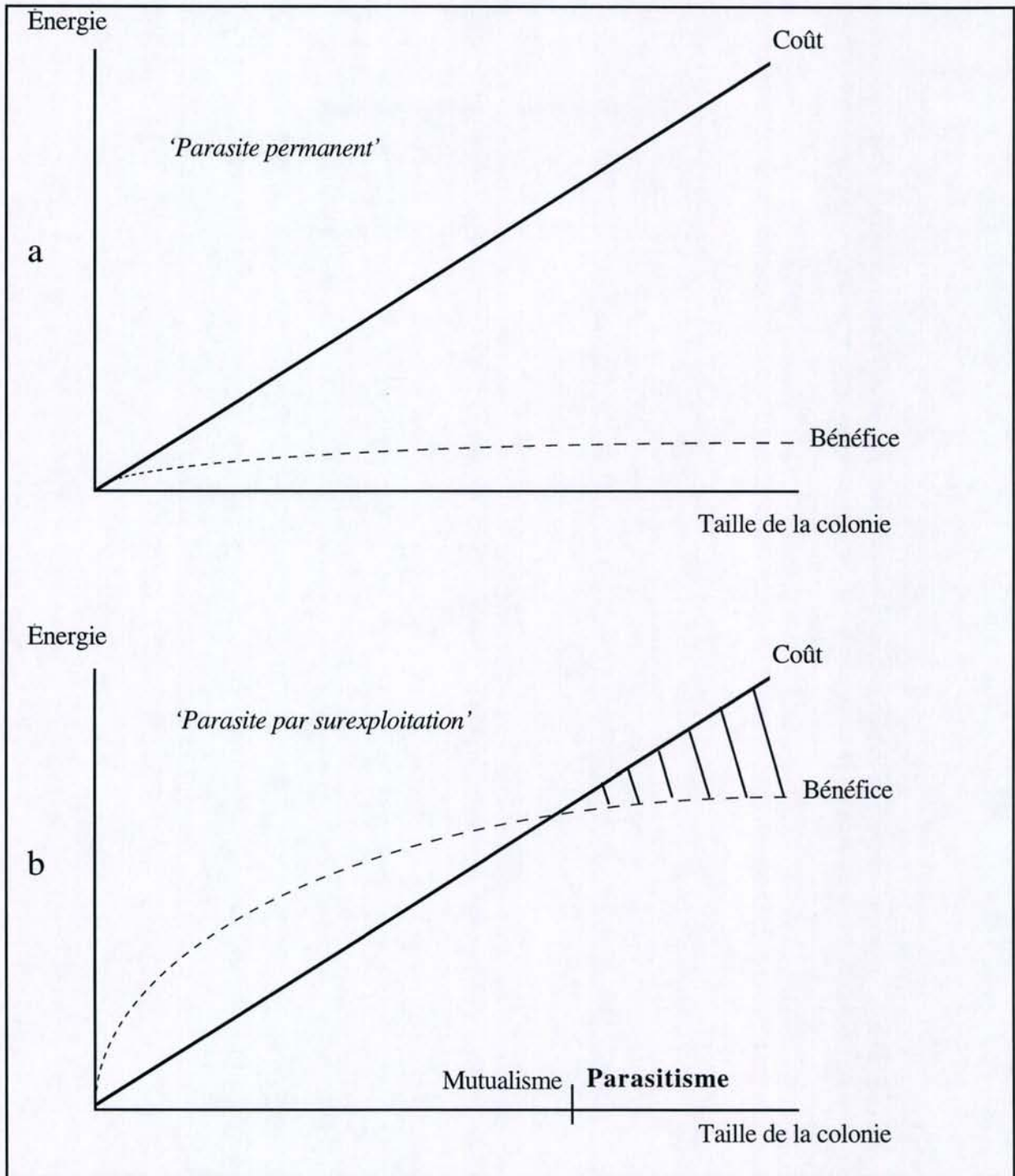


Figure 2 : Modèle graphique des coûts et bénéfices du maintien d'une taille de colonie croissante (nombre d'ouvrières) pour une plante myrmécophyte, selon le type de stratégie parasitaire. (a) 'Parasite permanent' : le bénéfice est toujours inférieur au coût. (b) 'Parasite par surexploitation'. Les fourmis protègent la plante, mais prélèvent trop de ressources : le coût devient supérieur au bénéfice.

Graphic models of cost and benefit to a myrmecophyte of maintaining increasing ant colony size, for parasitic ant strategies. (a) 'Permanent parasite' : the benefit is always lower than the cost. (b) 'Parasite by overexploitation'. The ants protect the plant, but take too many resources from the plant: the cost becomes greater than the benefit.

Un deuxième type de parasite est un 'mauvais mutualiste' qui protège un peu la plante, mais exclut un 'bon mutualiste' qui pourrait assurer une protection beaucoup plus efficace. Par exemple, la fourmi *Cataulacus mckeyi*, obligatoirement associée à *Leonardoxa africana*, ne protège pas beaucoup la plante (qui survit néanmoins quelques années), et occupe une proportion importante des arbres juvéniles tout en empêchant *Petalomyrmex phylax*, qui protège bien la plante, de les coloniser (McKey, 1984).

Un troisième type de parasite est le 'parasite par surexploitation'. Une espèce peut être un bon mutualiste, mais peut aussi surexploiter la plante (fig. 2b). Les exemples les plus facilement concevables sont les systèmes à trois partenaires : plante, fourmis, homoptères. Dans ces associations, la plante ne contrôle pas directement la quantité de ressources offertes aux fourmis, et celles-ci peuvent très bien faire un élevage de cochenilles qui dépasse l'investissement optimal pour la plante, voire qui conduit à un parasitisme.

Il est probable que ce type de conflits soit fréquent car environ 89 genres de myrmécophytes sont impliquées dans des interactions à trois partenaires, contre seulement 29 environ pour les associations à deux partenaires (Davidson et McKey, 1993a). L'hypothèse est qu'au départ les plantes n'offraient pas directement de nourriture aux fourmis, ou ne produisaient que du nectar extrafloral, et ne pouvaient pas assurer la présence de fourmis protectrices sans un apport supplémentaire d'azote. Ainsi, il y aurait eu perte des cochenilles lors de l'évolution d'un grand nombre de systèmes. Pour essayer de comprendre cette tendance, il est nécessaire de préciser les conséquences de la présence et de l'absence de cochenilles dans le fonctionnement de ces associations.

Pour les fourmis, les cochenilles représentent une source d'azote et un apport de glucides moins sujet aux fluctuations saisonnières que les ressources offertes sur les feuilles, qui peuvent être caduques. Les cochenilles élevées dans les domaties se distinguent de la plupart des ressources offertes par la plante en n'étant pas disponibles pour toutes les espèces de fourmis à la surface, mais à accès exclusif. Cela peut être particulièrement important dans un contexte de compétition interspécifique. Pour la plante, il n'y a pas toujours de ressources alternatives qui peuvent attirer et maintenir les fourmis.

Cependant, les cochenilles montrent aussi des inconvénients par rapport à la production directe de ressources. Pour la plante, elles représentent une perte d'énergie en raison d'un niveau trophique supplémentaire et restreignent la possibilité de contrôle des ressources allouées aux fourmis. Elles peuvent aussi transmettre des maladies virales à la plante. Pour les fourmis, le fait d'élever des cochenilles limite la place disponible pour la colonie et a des conséquences importantes lors de la fondation. D'une part, il faut que la reine fondatrice apporte des cochenilles (comportement attendu mais non encore démontré chez les fourmis associées aux plantes). D'autre part il faut du temps pour que les cochenilles grandissent et se reproduisent de manière à pouvoir supporter une exploitation. Par conséquent, la période pendant laquelle la jeune colonie ne peut pas protéger sa plante-hôte, et ainsi augmenter ses propres chances de survie, est beaucoup plus longue que dans le cas d'une production directe de ressources. Ce dernier point pourrait constituer dans certaines conditions un désavantage suffisant pour conduire à la perte des cochenilles.

Plusieurs exemples de systèmes suggèrent une telle perte. La formicine *Aphomomyrmex afer*, qui habite les tiges creuses d'une espèce de *Leonardoxa* au Cameroun, est associée à des cochenilles, comme d'autres genres de la même tribu, tels que *Cladomyrma* et *Myrmelachista*. En revanche, *Petalomyrmex phylax*, voisine d'*Aphomomyrmex afer*, et habitant une espèce très proche de *Leonardoxa*, est très spécialisée du point de vue morphologique ainsi que dans ses relations avec la plante, mais n'élève pas de cochenilles. L'interprétation la plus parcimonieuse est la perte de ce comportement chez *Petalomyrmex phylax*. Cette perte est à mettre en relation avec le fait que la plante-hôte de *Petalomyrmex phylax*, elle aussi très spécialisée, possède des nectaires foliaires beaucoup plus nombreux et productifs que la plante hôte d'*Aphomomyrmex phylax* (McKey, 1991). Un autre exemple est *Tetraponera tessmannii*, espèce complètement

inféodée aux lianes myrmécophytes du genre *Vitex* dans les forêts d'Afrique Centrale. Beaucoup d'espèces de *Tetraoponera* non spécialisées font un élevage de cochenilles, et - comme d'autres espèces de fourmis qui élèvent des homoptères - creusent des dépressions dans la paroi intérieure de la tige. Ces dépressions permettent aux cochenilles d'accéder facilement au phloème, car la croissance secondaire de la tige augmente la distance entre la paroi intérieure et les tissus vasculaires. *Tetraoponera tessmannii* a gardé ce comportement mais n'élève pas de cochenilles. La plante-hôte répond à la blessure en produisant une sorte de cal nutritif qui est consommé par les fourmis (Bailey, 1922). Ainsi, un comportement initialement associé à l'élevage des cochenilles aurait provoqué, de façon fortuite, la production directe de nourriture par la plante, favorisant ainsi la perte des cochenilles.

CONCLUSION

Nous espérons avoir donné une impression juste de la grande diversité des mutualismes plantes-fourmis et de l'intérêt qu'ils peuvent susciter d'un point de vue fonctionnel et évolutif. Bien souvent il s'agit d'une communauté de fourmis associées à quelques espèces de plantes, qui interagissent localement, laissant place à des stratégies parasites. Nous avons vu aussi comment, dans certaines conditions, les intérêts entre les plantes et les fourmis peuvent diverger et conduire à des conflits. La biologie évolutive comparée des systèmes plantes-fourmis est un domaine en développement, où beaucoup de découvertes importantes restent encore à faire. Néanmoins, le manque de données sur la biologie des fourmis associées à des plantes rend nécessaire de futures études myrmécologiques approfondies que nous encourageons vivement.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Marie-Charlotte Anstett, Martine Hossaert-McKey, et Finn Kjellberg pour leur discussions stimulantes, ainsi que tous ceux qui ont contribué à l'élaboration de ces idées.

RÉFÉRENCES

- Bailey, I. W., 1922. The anatomy of certain plants from the Belgian Congo, with special reference to myrmecophytism. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 45: 585-621.
- Davidson, D.W., J.T. Longino and R.R. Snelling, 1988. Pruning of host plant neighbors by ants: an experimental approach. *Ecology* 69: 801-808.
- Davidson, D.W. and B.L. Fisher 1991, Symbiosis of ants with *Cecropia* as a function of the light regime, *In Ant-plant Interactions*. (C. Huxley, and D. Cutler eds.), Oxford University Press, Oxford. pp. 289-309
- Davidson, D.W. and McKey D., 1993a. The evolutionary ecology of ant-plant symbioses. *Journal of Hymenoptera Research* 2: 13-83.
- Davidson, D.W. and McKey D., 1993b. Ant-plant symbioses: stalking the Chuyachaqui *Trends in Ecology and Evolution* 8: 326-332.
- Fonseca, C.R., 1993. Nesting space limits colony size of the plant-ant *Pseudomyrmex concolor*. *Oikos* 67: 473-482
- Fonseca, C.R., 1994. Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. *Journal of Ecology* 82: 833-842.
- Janzen, D.H., 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in central America. *Evolution* 20: 249-275.

- Janzen, D.H., 1967. Interaction of the bull's horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *Kansas University Scientific Bulletin* 47: 315-558.
- Janzen, D.H., 1972. Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rain forest. *Ecology* 53: 885-892.
- Janzen, D.H., 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: a parasite of a mutualism. *Science* 188: 936-937.
- Jordano, P., 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677.
- Letourneau, D.K., 1983. Passive aggression: an alternative hypothesis for the *Piper-Pheidole* association. *Oecologia* 60: 122-126.
- McKey, D., 1974. Ant-Plants: Selective eating of an unoccupied *Barteria* by a colobus monkey. *Biotropica* 6: 269-270.
- McKey, D., 1984. Interaction of the ant-plant *Leonardoxa africana* (Caesalpinaceae) with its obligate inhabitants in a rainforest in Cameroon. *Biotropica* 16: 81-99.
- McKey, D., 1991. Phylogenetic analysis of the evolution of a mutualism: *Leonardoxa* (Leguminosae: Caesalpinioideae), *In Ant-plant Interactions*. (C. Huxley, and D. Cutler eds.), Oxford University Press, Oxford. pp. 310-334.
- Wheeler, W.M., 1942. Studies of the neotropical ant-plants and their ants. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 90: 1-262, 57 pls.