

## Notes écologiques et étude cytogénétique de la Fourmi néotropicale *Heteroponera dolo* (Roger, 1861) (Hymenoptera, Formicidae, Heteroponerinae)

par Davileide S. BORGES\*, Jacques H. C. DELABIE\*\*,  
Cléa S. F. MARIANO\* \*\* & Silvia G. POMPOLO\*

\*Universidade Federal de Viçosa, P-G Entomologia, DBA & DBG, 36570-000 Viçosa – MG, Brésil,  
<davy@insecta.ufv.br>, <cmariano@nuxnet.com.br>, <spompolo@mail.ufv.br>

\*\*U.P.A. Laboratório de Mirmecologia, Convênio UESC-CEPEC, Centro de Pesquisas do Cacau, CEPLAC,  
C.P. 7, 45600-000 Itabuna – BA, Brésil <delabie@cepec.gov.br> (adresse pour la correspondance)

**Résumé.** – La Fourmi néotropicale *Heteroponera dolo* (Roger, 1861) a fait l'objet d'observations dans une population rencontrée dans une réserve de Minas Gerais, Brésil, et, principalement, d'une étude sur la structure de ses chromosomes. Cette espèce est monogyne et forme des colonies dont la population reste inférieure à une centaine d'individus. Elle nidifie surtout dans le bois mort sec ou dans du matériel végétal creux au niveau du sol. Cinq autres espèces vivent en sympatrie dans la même réserve. *H. dolo* possède  $2n=24$  chromosomes pour les femelles et  $n=12$  pour les mâles. Chez les femelles, le karyotype est constitué par 11 paires de chromosomes métacentriques (M) et une paire de chromosomes acrocentriques (A), la formule karyotypique étant ainsi  $2K=22M+2A$ . Ces résultats sont discutés en fonction des rares données cytogénétiques disponibles dans la littérature sur une fourmi du même genre, ainsi qu'en fonction des travaux récents sur la structure morphologique des chromosomes de Formicidae.

**Summary.** – Ecological notes and cytogenetic study on the Neotropical ant *Heteroponera dolo* (Roger, 1861) (Hymenoptera, Formicidae, Heteroponerinae). Some observations on the Neotropical ant *Heteroponera dolo* (Roger, 1861) were made on a population found in a reserve of Minas Gerais State, Brazil, and a study of its chromosome structure was carried out. This ant is monogynous and lives in colonies with less than 100 individuals. It nests mainly in dry dead wood and in hollow vegetal material on the ground. Five other species are living in sympatry in the same reserve. *H. dolo*, females, possess  $2n=24$  chromosomes and the males  $n=12$ . The female karyotype is constituted by 11 pairs of metacentric chromosomes (M) and a single acrocentric pair (A), the karyotype formula is thus  $2K=22M+2A$ . These results are discussed in function to the rare cytogenetic data available in literature on a single species of this genus, as well as according the recent studies made on morphological structure of Formicidae chromosomes.

**Key-words.** – Hymenoptera, Formicidae, Heteroponerinae, *Heteroponera*, Neotropical, population, chromosomes.

Les fourmis Heteroponerinae, récemment séparées des Ponerinae Ectatommini et élevées au niveau de sous-famille par BOLTON (2003), regroupent en tout une vingtaine d'espèces des genres *Heteroponera* (régions néotropicale et australienne) et *Acanthoponera* (région néotropicale) (BOLTON, 1995). Les fourmis de ce groupe dérivent d'une lignée certainement très ancienne, en considérant aussi bien leurs caractères morphologiques que comportementaux (FERNANDEZ, 1993). Le genre *Heteroponera* est représenté par douze espèces dans la région néotropicale (KEMPF, 1962 ; KEMPF & BROWN, 1970 ; BOLTON, 1995). Comme toutes celles-ci sont assez rares, il n'existe pratiquement aucune information publiée sur leur biologie (sauf dans KEMPF, 1962) et même leur distribution est assez mal connue, une grande majorité ayant été récoltée dans le Centre-Sud et le Sud du Brésil, régions les plus visitées par les myrmécologues brésiliens de l'époque (KEMPF, 1972).

Même peu fréquent en général, *Heteroponera dolo* (Roger, 1860) est cependant le taxon le plus commun du groupe et a été décrit d'Argentine (Misiones), du Brésil (tous les États côtiers de la Fédération Brésilienne au sud du Espírito Santo, ainsi que Minas Gerais) et de l'Uruguay (KEMPF, 1962, 1972). Une série d'observations récentes, réalisées dans une réserve de forêt (Mata Atlântica) à Viçosa, Minas Gerais, au Brésil, a montré que cette espèce peut

être exceptionnellement commune localement, opportunistant quelques observations sur son écologie et une étude approfondie de sa structure karyologique. En effet, les études cytogénétiques fournissent des arguments supplémentaires aux analyses taxonomiques ou phylogénétiques, mais aussi à celles des mécanismes évolutifs qui régissent la différenciation des espèces et la structure des populations (JOHN, 1980; GUERRA, 1988). Rien que pour les Formicidae, par exemple, ont déjà été analysés les karyotypes de plus de 500 espèces, ce qui fait de cette famille certainement la plus étudiée de ce point de vue chez les Hymenoptera et probablement parmi tous les ordres d'insectes (IMAI *et al.* 1988, 1994, MARIANO *et al.*, 2003b). Ce sont aussi les fourmis qui, chez les Hymenoptera, présentent les plus amples variations numériques et structurales pour les chromosomes, passant de  $2n=2$  chez *Myrmecia croslandi* Taylor (Myrmeciinae) (CROSLAND & CROZIER, 1986) à  $2n=106$  chez *Dinoponera lucida* Emery (Ponerinae) (MARIANO *et al.*, 2004). On peut cependant signaler qu'il existe une unique information cytogénétique publiée sur une espèce d'*Heteroponera* australienne, avec une illustration de son karyotype : *Heteroponera relictata* (Wheeler, 1915), où  $2n=22$  (IMAI *et al.*, 1977), mais sans autre forme de détails. En général, les paramètres les plus communément utilisés dans les études cytogénétiques sont nombre, morphologie et structure des chromosomes, lesquels ont été étudiés sur la population de *H. dolo* rencontrée à Viçosa.

#### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les récoltes des colonies de fourmis ont été irrégulièrement faites dans la réserve "Mata do Paraíso" (20°45'S 45°52'W), de l'Université Fédérale de Viçosa, Etat de Minas Gerais, Brésil. Cette réserve, située à une altitude moyenne de 650 m, compte 194 hectares de forêt atlantique (Mata Atlântica) secondaire, en phase de recomposition (SEVILHA *et al.*, 2001), et est du type Forêt Subcaducifoliée Tropicale (ALONSO, 1977). En tout, neuf colonies de *H. dolo* furent prélevées entre août 2001 à novembre 2002, mais seule la population de deux d'entre elles fut étudiée en détails. Des spécimens de toutes ces colonies, ainsi que des autres espèces du même genre récoltées dans le même milieu et citées ci-dessous, sont conservées dans la collection du Laboratório de Mirmecologia, CEPEC, à Ilhéus.

Au laboratoire de Cytogénétique des Insectes de l'Université Fédérale de Viçosa (DBG-UFV), les colonies ont été installées dans des nids artificiels au fond en plâtre de 20 cm de diamètre et furent maintenues en chambre d'incubation à 26°C (B.O.D. 347 CD), afin d'obtenir des pré-nymphes "pharates" venant juste de rejeter le méconium. Ce stade pré-nymphal est en effet recommandé pour la préparation de karyotypes par IMAI *et al.* (1988), afin d'extraire le ganglion cérébral, organe qui renferme à ce stade un très grand nombre de cellules en activité mitotique. Cette technique est la plus universellement utilisée pour ce genre d'études chez les Hymenoptera. L'analyse cytogénétique fut faite à partir de lames préparées selon la méthodologie indiquée et colorées par une technique de coloration conventionnelle pour l'analyse des structures chromosomiques (Giemsa). En général, furent analysées jusqu'à 10 lames par colonie. Bien que les colonies ne comptaient aucun mâle adulte, certaines pré-nymphes appartenaient à ce sexe, étant haploïdes. Les métaphases furent observées et photographiées sur un microscope Olympus BX-60, sous objectif d'immersion et filtre vert, accouplé à un double système de photographie digital et conventionnel. Le montage du karyotype suit la nomenclature d'IMAI (1991) : les chromosomes ont ainsi été réunis en deux groupes : celui des chromosomes métacentriques (M) et celui des chromosomes acrocentriques (A).

#### RESULTATS ET DISCUSSION

Les neuf nids récoltés dans la réserve de la "Mata do Paraíso" ont été rencontrés au niveau du sol, dans une souche étendue ou dans du bois mort sec. En une occasion aussi, la préférence de la fourmi pour le bois en décomposition et, citant LUEDERWALDT, atteste aussi

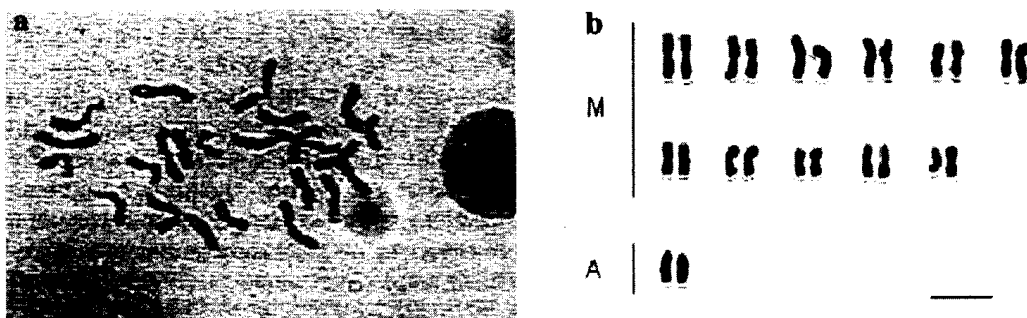


Fig. 1 – Métaphase (a) et karyotype (b) diploïde (♀) de la fourmi *Heteroponera dolo*. Echelle = 5µm.  
M : groupe de chromosomes métacentriques ; A : groupe de chromosomes acrocentriques.

de son goût pour les volumes naturellement creux dans la matière végétale. Toutes les colonies de Viçosa ne comptaient qu'une seule femelle reproductrice, mettant en évidence la monogynie de *H. dolo*. Aucune des colonies ne comptaient plus d'une centaine d'ouvrières (donnée estimée), et les deux nids dont la population a été dénombrée (sauf les oeufs) en mai 2002, possédaient respectivement 89 ouvrières et 19 larves, et 45 ouvrières et 11 larves. KEMPF (1962) cite une colonie récoltée à São Paulo comptant environ 70 ouvrières.

Deux des colonies ont été trouvées à environ deux mètres l'une de l'autre. Bien que récoltées parfois à des dates différentes, toutes les colonies ont été trouvées proches les unes des autres dans la réserve. Cela suggère que, comme dans le cas de nombreuses espèces de fourmis ponéromorphes des habitats forestiers tropicaux (DELABIE *et al.*, 2000), les populations de *H. dolo* sont organisées en taches indépendantes où de nombreuses colonies convivent dans un périmètre réduit, en conséquence probable des stratégies de dispersion et reproduction propres et communes à différentes espèces de ce groupe, et qui ne sont pas encore clairement comprises.

Sur le terrain, et dans au moins deux nids différents et apparemment matures, la reine a été observée fourrageant à l'extérieur de la colonie. Cette pratique est commune dans le cas d'autres espèces de différentes sous-familles ponéromorphes (LACHAUD & FRESNEAU, 1985 ; CORBARA *et al.*, 1986 ; DEJEAN *et al.*, 1989), mais est plus nette au cours des étapes de développement des jeunes sociétés, juste après la fondation. Le comportement alimentaire de *H. dolo* n'a cependant pu être élucidé, une fois que différents aliments offerts (larves de *Tenebrio molitor*, miel et fragments de fruits, entre autres) ont systématiquement été refusés, suggérant que cette espèce est un prédateur spécialiste d'un segment de la mésofaune probablement abondant dans la réserve. Par contre, les adultes ont cannibalisés le couvain dans les nids maintenus en laboratoire, comme il est fréquent dans les élevages expérimentaux de fourmis, entraînant à moyen terme l'extinction de ceux-ci. Il est aussi donc possible que *H. dolo* soit un prédateur spécialisé de larves de fourmis, comme il en existe dans différents autres genres ponéromorphes (MASUKO, 1992).

Notons encore, qu'en plus de *H. dolo*, l'échantillonnage des fourmis du sol de la même réserve, grâce à des techniques diverses, a livré de rares exemplaires des espèces suivantes, toutes du genre *Heteroponera*: *H. angulata* Borgmeier, 1959; *H. dentinodis* (Mayr, 1887); *H. inermis* (Emery, 1894); *H. mayri* Kempf, 1962 et *H. sp.* Comme toutes ces dernières sont rares, la réserve "Mata do Paraíso" de Viçosa peut être donc considérée comme le sanctuaire du genre *Heteroponera* puisqu'elle maintient environ la moitié des espèces néotropicales de ce dernier dans une remarquable sympatrie.

Le nombre de chromosomes rencontré pour *H. dolo* a été de  $2n=24$  pour les femelles (fig. 1) et de  $n=12$  pour les mâles. Chez les femelles, le karyotype est constitué par 11 paires de chromosomes métacentriques (M) et une paire de chromosomes acrocentriques (A), la

formule karyotypique étant ainsi  $2K=22M+2A$  pour les femelles (fig. 2) et  $K=11M+1A$  pour les mâles (nomenclature de IMAI, 1991). Celui-ci n'est pas foncièrement différent de celui de l'espèce australienne *H. relictus* ( $2n=22$ ) dont le karyotype est illustré dans IMAI *et al.* (1977) et interprété par nos soins comme étant  $2K=20M+2A$ . La constitution karyotypique des deux espèces où la majorité des chromosomes est typiquement métacentrique, corrobore ainsi IMAI *et al.* (1988) et MARIANO (2004), qui suggèrent que, chez les fourmis, quand le nombre de chromosomes est bas ( $n \leq 12$ ), ceux-ci sont très prévisiblement métacentriques, sauf l'exception notable de *Camponotus taylori* (Formicinae), qui possède  $2n=24$  chromosomes exclusivement acrocentriques ( $2K=24A$ ) (IMAI *et al.*, 1984; MARIANO *et al.*, 2003a).

REMERCIEMENTS. – A la CAPES et au CNPq pour la concession de bourses d'étude ou de recherche aux différents auteurs et à M. Manuel José Ferreira pour son aide précieuse lors des récoltes de matériel entomologique.

#### AUTEURS CITÉS

- ALONSO M.T.A., 1977. – Vegetação. In: Goldenberg, C. (ed.) *Geografia do Brasil: Região Sudeste*. Rio de Janeiro: IBGE, 3: 91-118.
- BOLTON B., 1995. – *A new general catalogue of the ants of the World*. Cambridge: Harvard University Press, 504 p.
- 2003. – *Synopsis and classification of Formicidae*. Gainesville: The American Entomological Institute, 370 p.
- CORBARA B., FRESNEAU D. & LACHAUD J.-P., 1986. – Données préliminaires sur les premiers stades du développement de la société chez *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae). *111<sup>e</sup> Congrès National des Sociétés Savantes*, Poitiers: Sciences, fascicule II, 203-212.
- CROSLAND M. W. J. & CROZIER R. H., 1986. – *Myrmecia pilosula*, an ant with only one pair of chromosome. *Science*, **231**: 1278.
- DEJEAN A., LACHAUD J.-P. & FRESNEAU D., 1989. – Mise en place comportement de prédation au cours de la fondation de la société chez *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Actes des Colloques Insectes Sociaux*, **5**: 215-223.
- DELABIE J.H.C., FRESNEAU D. & PEZON A., 2000. – Notes on the ecology of *Thaumatomyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) in southeast Bahia, Brazil. *Sociobiology*, **36**: 571-584.
- FERNÁNDEZ C.F., 1993. – Formigas de Colombia III: Los generos *Acanthoponera* Mayr, *Heteroponera* Mayr y *Paraponera* Fr. Smith (Formicidae: Ponerinae: Ectatommini). *Caldasia*, **17**: 249-258.
- GUERRA M.S., 1988. – *Introdução a Citogenética Geral*. Rio de Janeiro: Editora Guanabara S. A., 141 p.
- IMAI H.T., 1991. – Mutability of constitutive heterochromatin (C-bands) during eukaryotic chromosomal evolution and their cytological meaning. *Japanese Journal of Genetics*, **66**: 635-661.
- IMAI H.T., BARONI-URBANI C., KUBOTA M., SHARMA G., NARASIMHANNA M.N., DAS B.C., SHARMA A.K., SHARMA A., DEODIKAR G.B., VAIDYA V.G. & RAJASEKARASETTY M.R., 1984. – Karyological survey of Indian ants. *Japanese Journal of Genetics*, **59**: 1-32.
- IMAI H.T., CROZIER R.H. & TAYLOR R.W., 1977. – Karyotype evolution in Australian ants. *Chromosoma*, **59**: 341-394.
- 1994. – Experimental bases for the minimum interaction theory. I. Chromosome evolution in ants of the *Myrmecia pilosula* species complex (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *Japanese Journal of Genetics*, **69**: 137-182.
- IMAI H. T., TAYLOR R. W., CROSLAND W. J. & CROZIER R. H., 1988. – Modes of spontaneous chromosomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to the Minimum Interaction Hypothesis. *Japanese Journal of Genetics*, **63**: 159-185.
- JOHN B., 1980. – *Citogenética de populações*. São Paulo: E.P.U./EDUSP, 84 p.
- KEMPF W.W., 1962. – Retoques à classificação das formigas neotropicais do gênero *Heteroponera* Mayr (Hym., Formicidae). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia*, **15**: 29-47.
- 1972. – Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical. *Studia Entomologica*, **15**: 3-344.
- KEMPF W.W. & BROWN W.L. Jr., 1970. – Two new ants of tribe Ectatommini from Colombia. *Studia Entomologica*, **13**: 311-320.
- LACHAUD J.-P. & FRESNEAU D., 1985. – Les premières étapes de l'ontogénèse de la société chez *Ectatomma tuberculatum* et *Neoponera villosa* (Hym., Form., Ponerinae). *Actes des Colloques Insectes Sociaux*, **2**: 195-202.

- MARIANO C.S.F., 2004. – Evolução cariotípica em diferentes grupos de Formicidae. Tese de Doutorado. Viçosa, Minas Gerais - Brésil : Universidade Federal de Viçosa, 205 p.
- MARIANO C.S.F., DELABIE J.H.C., CAMPOS L.A.O. & POMPOLO S.G., 2003a. – Trends in karyotype evolution in the ant genus *Camponotus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, **42** : 831-839.
- MARIANO C.S.F., DELABIE J.H.C., RAMOS L.S., LACAU S. & POMPOLO S.G., 2004. – *Dinoponera lucida* Emery (Formicidae: Ponerinae): largest number of chromosomes known in Hymenoptera. *Naturwissenschaften*, **91** : 182-185.
- MARIANO C.S.F., POMPOLO S.G. & DELABIE J.H.C., 2003b. – Citogenética em Formicidae. *Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia*, Florianópolis, Santa Catarina, Brésil : UFSC, 81-85.
- MASUKO K., 1992. – Ants as the leading predators and their skill of hunting. In: The Committee recommended Dr Mark Konishi for the 1990 International Prize for Biology (eds.), *The Symposium on Neuroethology and Behavior*, Kyoto University, Japon, 122-134.
- SEVILHA A.C., PAULA A., LOPES W.P. & SILVA, A.F., 2001. – Fitossociologia do estrato arbóreo de um trecho de floresta estacional no Jardim Botânico da Universidade Federal de Viçosa (Face sudoeste), Viçosa, Minas Gerais. *Revista Arvore*, **25** : 431-443.

## ANALYSE D'OUVRAGE

Thierry DEUVE. – *Illustrated Catalogue of the Genus Carabus of the World (Coleoptera : Carabidae)*. Pensoft, Sofia-Moscow, January 2004, Series Faunistica No 34, ISSN 1312-0174, ISBN 954-642-200-2, un volume relié toile fine bleu nuit 22 x 29 cm, X + 461 p., 1200 fig., 24 pl. + 7 fig. coul.

Les lecteurs de notre *Bulletin* ont déjà connaissance de l'existence de ce beau livre, qui pèse près de 2 kg, par l'article de son auteur "*Phylogénie et classification du genre Carabus Linné, 1758*" paru dans le premier fascicule de cette année (p. 5-39), qui est la version française de l'essentiel de la partie "*Systematics*" de cet ouvrage (p. 31-61), complétée par un tableau de la classification proposée (p. VIII-X) et la bibliographie correspondante de plus de cent références (p. 67-70), où j'ai toutefois été étonné de l'absence de la traduction partielle en français de la "*Monographie du genre Carabus*" de Breuning arrangée par Coiffait (1978 ; 355 p., 41 cartes de répartition), bien connue de tous les amateurs francophones de Carabes.

Avant cette partie systématique, et après une dédicace à la mémoire du Recteur Renaud Paulian, une introduction et des remerciements, se trouve une première partie "*Morphology*" qui occupe les pages 5 à 27 illustrées par les figures 1 à 43, avec tout le détail de la morphologie, tant imaginaire, y compris les genitalia, que larvaire ; mais rien sur celle de la nymphe, qui ne doit pas avoir ici la même importance que dans d'autres groupes d'holométaboles comme par exemple les Lépidoptères Nymphalidae ou les Diptères Culicidae ; rien non plus sur les œufs, dont la connaissance peut être très importante, en particulier chez les Phasmes.

Comme nos lecteurs ont pu s'en rendre compte dans l'article précité, la phylogénie, et donc la classification des Carabes, est encore loin d'être au point bien qu'il s'agisse d'une catégorie d'Insectes où les études ont été particulièrement nombreuses en rapport avec le fait que ce sont d'une façon générale de beaux Coléoptères d'une taille appréciable, d'où l'intérêt que leur portent les collectionneurs. Mais la Nature n'est pas particulièrement simple et l'évolution a produit ici une diversification considérable dans le détail, avec bien entendu des convergences qu'il faut déceler. Cependant les moyens mis en œuvre se sont diversifiés au cours du temps, ce qui a permis une analyse de plus en plus poussée. A la considération de la morphologie externe des imagos, déjà bien utilisée il y a largement plus d'un siècle par Reitter, se sont ajoutés les caractères larvaires dès le début du XX<sup>e</sup> siècle, puis ceux de l'appareil copulateur dans sa seconde moitié, et enfin depuis moins d'une dizaine d'années les méthodes de biologie moléculaire, les plus largement expliquées dans un cadre général et détaillées dans le cas des Carabes avec des exemples précis (p. 40-55).

Bien entendu, une classification valable doit s'appuyer sur la plus grande diversité de caractères, donc sur tous ceux qui ont été précisés, et éventuellement sur d'autres de toutes sortes, chromosomiques, biochimiques, éthologiques entre autres. De plus, il y a pour les Carabes, comme on en rencontre partout en zoologie, des problèmes nomenclaturaux, souvent litigieux, détaillés les pages 63 à 66, qui viennent compliquer la tâche, mais dont on est bien obligé de tenir compte.

Malgré tous les moyens mis en œuvre, la classification, minutieusement détaillée dans les pages 73-400 avec les figures 44-1200 illustrant le maximum d'édéages (remarquablement homogènes, mais pas encore connus pour toutes les espèces, et même pas du tout pour les huit du sous-genre *Leptoplesius*, soupçonnées d'être parthénogénétiques) n'est encore que provisoire, mais doit pourtant être considérée comme une base solide pour étayer les travaux ultérieurs où il est à prévoir qu'elle « sera fortement modifiée dans les années à venir au fur et à mesure que nos connaissances progresseront » (Deuve, *op. cit.* : 34).

Telle que cette classification est présentée, huit grands ensembles très inégaux sont distingués, deux d'entre eux étant subdivisés, tous ces grands groupes ayant été créés plus ou moins récemment (entre 1927 et 2002) ; 91 sous-genres sont admis, la grande majorité dus à des auteurs de la seconde moitié du XIX<sup>e</sup> siècle, au premier rang desquels Reitter avec 25 d'entre eux restés valides parmi ceux qu'il avait créés, suivi d'assez loin par Gehin, Morawitz, Semenov et Thomson (quand même 28 à eux quatre) ; onze sous-genres seulement ont été ajoutés depuis 1900 dont six par Deuve, seul ou en collaboration. Sur les 91 sous-genres, un seul compte plus de cent espèces (*Apotomopterus*), tandis que seize sont monospécifiques. Au total, 853 espèces dûment répertoriées sont numérotées, alors que Breuning n'en comptait que 480 dans sa grande *Monographie* des années 1930.

A remarquer en passant qu'un sous-genre (*Megodontoides*) avait été oublié (entre *Eccoptolabus* et *Calocarabus*) dans la liste présentée par Deuve dans notre *Bulletin*, et qu'un autre y avait été mal orthographié (*Megodontus*). A remarquer également que dans l'ouvrage, trois noms de sous-genres (*Nesaeocarabus*, *Cechenotribax* et *Teratocarabus*) ont été présentés avec des auteurs erronés, les bons auteurs figurant toutefois dans les références placées au-dessous, lesquelles sont malencontreusement présentées en général par ordre alphabétique alors que l'ordre chronologique aurait dû être régulièrement utilisé comme pour les autres catégories taxonomiques.

Les espèces types de ces 91 sous-genres, plus celles de 5 autres considérés comme synonymes (et c'était loin d'être inutile pour le sous-genre *Damaster*), sont figurées sur les 96 très belles photographies en couleurs qui constituent les 24 planches de l'ouvrage. On en retrouve six d'entre elles, mais sans légende, sur la couverture et les pages de titre des cinq grandes parties de l'ouvrage, ...au lecteur de retrouver leurs noms !

En ce qui concerne les subdivisions des espèces, il a été distingué des sous-espèces fortes, précédées de "Subsp." et des sous-espèces faibles, dénotées par "ssp." comme cela est expliqué p. 66. Les nombres de ces catégories subsppécifiques sont très variables d'une espèce à l'autre et peuvent être élevés dans le cas d'espèces variables à vaste répartition. Ainsi il est détaillé 60 sous-espèces dont 6 fortes pour *C. (Megodontus) violaceus* et 52 dont 11 fortes pour *C. (Tachypus) cancellatus*. Avec le détail des synonymes, parfois en nombre important, le texte relatif à certaines espèces peut occuper plusieurs pages, plus de cinq pour *C. (Chrysocarabus) auronitens* !

Les hybrides sont traités à propos des espèces concernées, et ils sont particulièrement nombreux à être signalés pour les *Chrysocarabus* qui s'hybrident largement entre eux et avec des *Macrothorax*. Seuls sont traités à la suite du détail des sous-genres les "so-called hybrids", en fait des spécimens très probablement aberrants, au demeurant peu nombreux dans la littérature. Et le catalogue se termine par les fossiles connus pour le genre *Carabus* : 16 espèces en tout, la plupart du Pléistocène, mais quatre du Tertiaire, dès l'Oligocène, dont le remarquable *Carabus neli*, du Miocène de l'Ardèche, dont les élytres ont conservé leur couleur bleue depuis plus de huit millions d'années (photographie en p. 426), et aussi une espèce douteuse du Jurassique supérieur.

Un index volumineux termine l'ouvrage (p. 429-461), détaillant 48 noms collectifs, 256 du niveau genre et 5821 du niveau espèce, en raison du grand nombre des noms subsppécifiques et des synonymes à tous les niveaux.

Au total un livre incontournable pour tous ceux qui s'intéressent aux Carabes, avec une foule de renseignements, un livre qui refait de façon remarquable le point des connaissances sur le genre, quelque 70 ans après la *Monographie* de Breuning, et 10 ans après la publication par Deuve de sa "*Classification du genre Carabus*", mais qui n'est encore qu'une étape à dépasser ; nul doute qu'il doit fournir une bonne base pour les travaux à venir.

Roger ROY