

TransactionNumber: 4042986



Call #:

Location:

~~Z-E53~~
Z-F 815

Article Information

Journal Title: Bernard, F. 1952. Le polymorphisme social et son déterminisme chez les fourmis. Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique 34:123-140.

Volume: 34 **Issue:**

Month/Year: 1952 **Pages:** 123-140

Article Author: F. Bernard

Article Title: Le polymorphisme social et son déterminisme chez les fourmis

Loan Information

Loan Title:

Loan Author:

Publisher:

Place:

Date:

Imprint:

Customer Information

Username: 30099443

Gary Alpert
Staff - Other - Unlisted
Harvard University
Cambridge, MA 02139

Article Delivery Method: Hold for Pickup

Loan Delivery Method: Hold for Pickup

Electronic Delivery? Yes

Interlibrary Loan Request Form

Le polymorphisme social et son déterminisme chez les Fourmis,

PAR

F. BERNARD.

(Alger.)

Les facteurs et l'évolution du polymorphisme des Fourmis sont loin d'être tous précisés actuellement et posent des problèmes biologiques et phylogéniques fort compliqués. En effet, ces insectes forment le groupe le plus vaste et probablement le plus ancien parmi les Arthropodes sociaux. La plupart des genres vivants existaient dès l'Oligocène. Suivant la systématique adoptée par Ashmead et reprise par nous dans le récent *Traité de Zoologie* de Grassé, on peut y reconnaître une super-famille (*Formicoidea*) contenant 8 familles et plus de 6.000 espèces mondiales.

Sauf chez quelques genres parasites, toutes ces Fourmis possèdent au moins trois astes bien tranchées : mâles ailés, *femelles* (généralement ailées avant la fécondation), *ouvrières* ou femelles aptères (parfois fécondes). En plus, une trentaine de genres présentent deux ou même trois sortes d'ouvrières, sans transition entre elles.

Sur le déterminisme de ces divers types sociaux, on est pratiquement réduit à des hypothèses, car l'origine et la génétique des Fourmis restent très mal connues, et les expériences valables sont rares. Les hypothèses les plus classiques, dâtes à W. M. Wheeler (1926 et 1937), concluent à une base *blastogénétique* des castes, qui seraient donc issues d'œufs distincts. On verra que cela rend compte au mieux des faits établis sur les familles supérieures, mais les groupes primitifs tropicaux, si variés, réservent peut-être des surprises à cet égard.

Le présent travail essayera en premier lieu de définir les grandes catégories, ou stades d'évolution, du polymorphisme, et leurs rapports avec la taille et le genre de vie des espèces considérées. Puis viendront le rappel des théories en présence, le résumé des expériences naturelles ou provoquées, enfin un essai d'explication génétique des particularités du groupe. Les principes de la classification des Fourmis seront supposés connus. Je ne veux pas terminer cette introduction sans remercier le professeur Pierre-P. Grassé et MM. Le Masne et Ledoux pour les nombreux documents et suggestions dont ils m'ont fait bénéficier.

I. PRINCIPAUX TYPES DE DIFFÉRENCES ENTRE LES CASTES.

L'origine des *Formicoidea* reste discutée, aucun autre groupe d'Aculéates vivants ne se rapprochant de façon incontestable des Fourmis les plus inférieures (*Poneridae*). Pour Wheeler, les *Myzine*, *Tiphiidae* dont la ♀ paralyse des larves de Coléoptères, seraient les Hyménoptères solitaires les plus voisins par la structure des deux sexes. D'autre part, la morphologie des *Dorylidae*, Fourmis à polymorphisme maximum, rappelle celle de certains *Bethylidae*. Il est intéressant de noter que les *Myzine* comme les *Bethylidae* offrent parfois un dimorphisme des ♀, qui ont alors (*Myzine lineata*, *Scleroderma*, *Cephalonomia*...) un mélange d'individus ailés et de formes aptères ou brachyptères, sans transition entre elles et même de teinte et de sculpture différentes. On partagera l'avis de Wheeler et de J. R. Denis en supposant que le *polymorphisme est antérieur à la vie sociale*, et que les deux types de ♀ étaient originellement féconds chez les Fourmis, comme ceux des *Myzine* et des *Scleroderma*.

Cette conception semble confirmée par la biologie des genres primitifs, vue surtout par Wheeler en Australie (1933). Les *Myrmecia*, très archaïques, ont des ♀ actives, la reine pouvant sortir du terrier et aller chasser des chenilles pour sa progéniture : la longue claustration des autres reines n'est pas encore établie, et il est même possible que la dissolution des muscles du vol n'intervienne pas complètement. L'espèce la plus simple par la forme des mandibules (*M. [Promyrmecia] aberrans* Forel) paraît manquer de ♀ et se reproduirait donc par les ouvrières. . . Dans la même famille (Poneridae), la ponte des ♀ a été signalée chez *Ponera*, *Megaponera*, et surtout chez le géant du groupe : *Dinoponera grandis* Sm., dépourvu de ♀ ailées. Quant au dimorphisme sexuel (♂♀) des Fourmis, il est en moyenne plus faible que celui des autres Aculéates inférieures. Wheeler (1937) s'était basé sur cela pour juger primitifs les genres (*Ponera*, *Palothyreus*. . . où le ♂ est très différent de la ♀. Au contraire, les ♂ de *Myrmecia*, *Myrmica*, etc., presque aussi grands et larges que leurs conjointes, sont qualifiés par lui de «secondairement féminisés». Je ne partage pas cette opinion, car il apparaît nettement que les formes primitives de chaque famille ou tribu : *Myrmecia*, *Cerapachys*, *Sima*, *Leptothorax*, *Atopula*, *Cataglyphis*, etc. ont des ♂ plus gros que ceux des genres spécialisés des mêmes groupes. Rien ne prouve, d'ailleurs, que les ancêtres solitaires des Fourmis avaient des sexes aussi dimorphes que les Tiphidae ou les Bethyidae actuels.

En résumé, nous admettons que les Hyménoptères solitaires ayant précédé les Formicoïdes avaient déjà deux formes de ♀ fécondes et un dimorphisme sexuel peu accentué. A partir de ce stade, on distinguera six catégories de polymorphisme, suivant sensiblement l'ordre systématique : Poneridae, Formicidae, Myrmecidae, Dorylidae, et, pour terminer, des genres parasites comme *Carebara* et *Bothriomyrmex* dont les proportions sortent des catégories normales. Pour mieux préciser les rapports de dimensions, j'ai évalué les volumes du thorax dans toutes les castes de 53 Fourmis des principales tribus mondiales. La technique et les détails de ces mesures seront donnés dans un prochain mémoire. Il suffira ici d'employer les résultats sous la forme :

$$F = \frac{\text{vol. thorax } \text{♀ ailée}}{\text{vol. thorax } \text{♀ major}};$$

$$M = \frac{\text{vol. thorax } \text{♀ ailée}}{\text{vol. thorax du } \text{♂}}.$$

Le volume thoracique moyen apparaît comme le meilleur terme de référence, car la taille du corps et son volume dépendent trop de celui du gastre, très variable selon l'état de l'individu mesuré. De plus, le volume de la tête est trop dépendant du type de mandibules pour assurer de bonnes comparaisons d'un bout à l'autre de notre superfamille.

I. Type *Myrmecia* (majorité des Poneridae [pl. III, 1]).

Animaux insectivores, terricoles, primitifs, dont l'♀ a encore un thorax large, pourvu des sclérites latéraux d'insertion des ailes. Pour autant que l'on sache, la reine est souvent active et capable de sortir du nid. A part *Myrmecia chasei*, et les *Brachyponera* (que nous rattacherons au groupe VI), la plupart des espèces ont un faible polymorphisme :

F va de 1,28 (*Myrmecia gulosa* Fab.) à 4,2 (*Amblyopone australis* Erichs.) et 5 (*Myrmecia chasei* For., *mandibularis* Sm., *pilosula* Sm.). En moyenne, le thorax ♀ est deux fois plus gros que celui de l'♀, et l'on voit que certaines *Myrmecia* ont acquis déjà des reines volumineuses.

Le ♂ est presque aussi robuste que la ♀, et à fortes mandibules dans les types archaïques *Amblyopone* et *Myrmecia*, plus grand même chez *Ponera sensu stricto*. Ailleurs, le rapport M peut atteindre 3,3 dans *Myrmecia chasei* : l'évolution a porté ici sur l'accroissement de la ♀, le ♂ restant de la taille des ♀ : cas très fréquent aussi dans les groupes suivants.

II. Type *Formica* (pl. III, 2).

A partir de maintenant, l'ouvrière a perdu les sclérites alaires et devient inféconde, ou capable seulement de produire quelques ♂ (Wheeler suppose que dans beaucoup de nids les ♂ proviennent surtout des ♀)... Les exceptions assez nombreuses à cette règle (parthénogénèse deutérotoque chez les ♀ de *Lasius*, *Oecophylla*, etc.) paraissent des réalisations isolées, non point un rappel du mode inférieur des Poneridae.

Le type *Formica* concerne les Formicidae primitifs, diurnes, terricoles, insectivores, à petite reine et gros yeux (*Formica*, *Cataglyphis*, probablement aussi les genres tropicaux *Gigantiops*, *Santschiella*, etc.). Il y a souvent plusieurs reines par nid, elles restent agiles mais ne sortent guère ? Les larves et les ♂ de *Formica*, primitifs, se rapprochent des Poneridae, dont les Formicidae diffèrent avant tout par la perte totale de l'aiguillon.

F varie de 1,2 (*Cataglyphis bicolor* Fab.) à 8,4 (*Formica fusca* L.) : en moyenne, le polymorphisme des ♀ est deux fois plus accentué que celui des Poneridae, et *Cataglyphis bombycina* du Sahara possède un «soldat» fouisseur à mandibules énormes, mais les autres Formicinae ont des ♀ peu variables. Le ♂ est presque toujours aussi gros que la jeune ♀.

III. Type *Camponotus* (pl. III, 3).

Il s'agit des géants des Formicidae : genres *Camponotus* et *Polyrhachis*, habitant surtout les forêts tropicales, et dont les espèces supérieures sont arboricoles et tissent des nids de soie. Par ce perfectionnement, comme par la taille médiocre des yeux et la simplification des larves, les Camponotinae sont sûrement un groupe très différencié, mais gardent de petites reines. La ♀ a le thorax grêle, comprimé, le rapport F allant de 0,9 à 1,5, car les ♀ major sont fréquemment un peu plus longues que les ♀. Les ♂, plus petits que les ♀ ($M = 1,1$ à $1,9$), se montrent plus nocturnes que dans le groupe *Formica*. Les ♀, omnivores, présentent des tailles diverses, leur volume allant de 1 à 4 chez le banal *Camponotus maculatus* (Fab.) d'Afrique. Plus rarement, il y a deux ou trois castes d'ouvrières distinctes, les plus grosses seules étant signalées comme pondeuses : cette complication intervient surtout dans les sous-genres sud-américains, et dans les prétendus «soldats» du sous-genre *Colobopsis*, représenté en Europe. Régime omnivore en général.

IV. Type *Tapinoma* (pl. III, 4).

Les Formicidae et Dolichoderidae spécialisés pratiquent, uniquement ou partiellement, la traite du miellat sucré de Cicadelles, Pucerons, Cochenilles et de certaines chenilles. Leurs larves, encore plus condensées que celles des *Camponotus*, témoignent d'une atrophie plus ou moins poussée des pièces buccales et la nourriture leur est emboquée par les ♀. L'habitat est sur les arbres (*Dolichoderus*, *Azteca*, *Oecophylla*) ou souterrain, avec maximum pour les *Pseudolasius* paléotropicaux, dont plusieurs sont aveugles.

A ce genre de vie et de larves correspond habituellement un polymorphisme très caractérisé. Le thorax des ♀ est large, souvent aplati, 3 (*Iridomyrmex humilis* Mayr) à 20 fois (*Lasius variés*) plus volumineux que celui des grosses ♀, ces dernières constituant une caste séparée dans *Oecophylla* et *Pseudolasius* (Ledoux, N. A. Weber, 1949). Ces mêmes ♀ major engendrent sans fécondation d'autres ♀ chez *Lasius*. Enfin, pour *Oecophylla smaragdina* (Bhattacharya, 1943), *Oe. longinoda* (Ledoux, 1949), les fondations de nids par la reine semblent vouées à l'échec, et c'est la ponte des grosses ♀, donnant les trois autres castes par parthénogénèse deutérotoque, qui assure avant tout le succès de l'espèce. Parmi les Fourmis, ce type offre le record de dimorphisme sexuel : le rapport M, toujours supérieur à 2, atteint 11,5 pour *Oecophylla longinoda*.

Presque tous les Dolichoderidae, et les genres de Formicidae non cités dans les groupes 2 et 3, se rattachent à la présente section, qui n'a aucun équivalent exact dans les autres sous-familles. Les reines de la fameuse Fourmi d'Argentine (*Iridomyrmex humilis*) sont remarquables par leur thorax relativement grêle et leurs promenades hors du nid, ce qui fait passage aux mœurs des Poneridae.

V. Type *Messor*.

On peut grouper ici les Myrmicidae inférieurs et la famille plus primitive des Poneridae, soit comme genres classiques *Sima*, *Pogonomyrmex*, *Messor*, *Myrmica*, *Aphaenogaster*, *Cardiocondyla*, *Atopula*, *Leptothorax*, *Myrmecaria*. Ces Insectes, généralement diurnes, sont omnivores (*Sima*, *Leptothorax*) ou franchement orientés vers une nourriture végétale (fleurs pour *Aphaenogaster gemella* [Em.], graines pour *Messor*).

La femelle n'est jamais très grosse (F entre 1,67 [*Leptothorax acervorum* Fab.] et 3,8 [*Aphaenogaster gibbosa* Latr.]) et les ♀, variables de taille, ont toutefois des passages graduels entre la forme major et les minor. Le ♂ est tantôt plus large que sa conjointe (*Myrmica*, *Leptothorax*), tantôt plus réduit. La reine est souvent unique, peu féconde, si bien que l'établissement d'une grande fourmière réclame des années. Les larves, presque aussi complètes que chez *Formica*, ont des poils d'accrochage. Il est probable que la majorité de ces genres auraient disparu sans leurs adaptations originales (vie dans les fentes et les tiges pour *Sima* et *Leptothorax*, récolte de graines par *Messor*).

VI. Type *Tetramorium* (pl. III, 5 et 6).

Il est commode de réunir sous ce nom les tribus évoluées de Myrmicidae (*Pheidole*, *Crematogastrinae*, *Solenopsidinae*, *Tetramorinae*, *Attinae*...), avec un petit nombre de Poneridae à grosses reines (*Brachyponera*). Le régime omnivore devient dominant, sauf pour les *Attinae* champignonnières. Le jabot est plus développé chez les ♀, et les aliments fournis aux larves sont souvent fluides.

Un seul genre (*Crematogaster*) est biologiquement très comparable aux Formicidae arboricoles et construit fréquemment des nids cartonnés. Tous les autres sont terricoles, parfois parasites de fourmières ou de termitières, et nous examinerons plus loin ce mode de vie, qui entraîne un volume énorme pour la ♀. Les espèces libres ne dépassent guère F = 19 (*Atta fervens* Say) et se tiennent habituellement entre F = 2,5 (*Monomorium salomonis*) et 10,5 (*M. gracillimum* Sm., *Crematogaster scutellaris* Ol.), ce qui est du même ordre que dans le type 4.

Sauf chez *Crematogaster* (M=4), le ♂ a souvent un thorax plus massif que celui de la ♀ : on peut parler ici avec Wheeler de « féminisation du mâle ». Les ♀ atteignent dans quelques genres un polymorphisme élevé. *Pheidole*, *Oligomyrmex*, etc. ont des « soldats », ♀ à grosse tête sans transition avec les petits individus, mais un soldat de *Pheidole* ne diffère pas plus de l'♀ minor que les deux formes extrêmes de *Messor*, reliées par des intermédiaires. D'après Goetsch (1939) et Autuori (1941), les *minor* d'*Atta* et *Acromyrmex*, qui restent au nid, s'occupant du couvain et des champignons, appartiendraient à une caste à part.

Dans l'ensemble, comparés aux Formicidae, les Myrmicidae ont des reines peu mobiles, à thorax comprimé latéralement plutôt qu'aplati, et la parthénogénèse thélytoque des ♀ n'est confirmée nulle part. Au point de vue polymorphisme, les Myrmicidae sont assez particuliers, probablement plus anciens et plus diversifiés que les familles voisines.

VII. Type *Dorylus*.

Ici, la ♀ est toujours aptère, à thorax étroit, sans sclérites, beaucoup plus grosse

que l'♀ (F va de 2,8 [*Acanthostichus quadratus* Em.] à 18,5 [*Leptanilla revelierei* Em.]). Ce type de reine, nommé *dichthadia*, s'ébauche dans certains Poneridae comme *Leptogenys*, quelques Cerapachyidae (*Acanthostichus*) et toute la famille des Dorylidae, aveugles et nomades. On y rattache avec quelque doute le petit groupe endogé des Leptanillidae, bien différent des précédents par les ailes, la forme larvaire et le dimorphisme sexuel : les ♂ y sont grêles, à thorax étroit, tandis que ceux des Dorylidae, presque aussi grands que leurs ♀, ont le thorax normal (M varie de 0,19 à 0,30).

La famille des Cerapachyidae, surtout australe, fait le pont entre Poneridae et Dorylidae. Comme on ne connaît guère de termes de passage entre ♀ ailée et *dichthadia*, Wheeler pense que la reine de ce type n'est pas homologue des autres : il s'agirait de grosses ♀ spécialisées dans la reproduction, et bien plus évoluées dans ce sens que celles des Poneridae inférieurs. Emery considérait en 1911 les Dorylidae comme les Fourmis les plus archaïques : cette théorie est abandonnée, mais il est possible que le groupe soit très ancien, et dérivé d'une autre souche que les Poneridae.

Les ouvrières, fréquemment très polymorphes (maximum dans les *Anomma* d'Afrique), ont un nombre d'articles antennaires variable selon la taille, cas unique chez les Fourmis. Elles sont soupçonnées de pouvoir pondre, mais sans preuves nombreuses. Les larves, bien segmentées, sont moins indépendantes que celles de Poneridae, à cause notamment des pièces buccales réduites.

Fourmis parasites, esclavagistes ou lestobiotiques.

Cette question est bien traitée dans les ouvrages classiques et l'on donnera simplement quelques exemples numériques, précisant l'influence des divers types de parasitisme sur les dimensions des castes :

Les esclavagistes (*Harpagoxenus*, *Polyergus*, etc.) montrent souvent une réduction du ♂ et surtout de la ♀ par rapport à l'♀, qui garde la taille habituelle dans la tribu. *Polyergus* a un rapport F de 3,25, au lieu de 5 à 9 chez *Formica*, et le thorax du ♂ est trois fois plus petit.

Dans les Myrmicidae, les genres *Leptothorax*, *Epixenus*, *Solenopsis* ont des espèces pillant les nids d'autres Fourmis voisines (lestobiose). A ce mode de vie correspond généralement une faible taille des ♀ et des reines, soit nombreuses et grêles (certains *Leptothorax*), soit volumineuses (*Solenopsis nicaeensis* Bernard a été trouvée dans le nid de *Camponotus aethiops* et atteint un rapport F = 26, contre 19 pour le maximum des Myrmicidae libres). Les ♂ de ces lestobiotiques sont peu modifiés.

Mais le sommet du polymorphisme est réalisé par un petit nombre de Myrmicidae africains, se nourrissant aux dépens des termitières. L'♀, aveugle, ne dépasse guère un millimètre, les sexués ont 20 millimètres chez *Carebara vidua* Sm., géant du groupe, dont F = 9.420, M = 3,75. Il faut des milliers d'♀ pour nourrir une larve sexuée, et la fondation du nid n'est possible que grâce aux ♀ que la ♀ emporte sur ses pattes à l'essaimage.

Les espèces non parasites ont rarement une corrélation aussi nette entre l'accroissement de la reine et la diminution des ♀. Il est probable qu'une alimentation surabondante détermine dans l'ovaire des mitoses très rapprochées, d'où pauvreté de chaque ovocyte en réserves et petite taille des larves sortant de ces œufs.

Ecologie, genre d'alimentation et polymorphisme.

La comparaison des huit principaux cas fait conclure à une influence très nette du milieu et du genre de nourriture sur l'accentuation du polymorphisme. Pour que celui-ci soit relativement élevé (F > 5), il paraît nécessaire que la reine vive dans un milieu constant et reçoive un aliment peu varié. Les fourmis très omnivores (*Camponotus*) ou à reine

active et changeant de place (Poneridae, *Cataglyphis*, *Iridomyrmex*, etc.) ont de faibles différences entre les castes ♀ (F de 0,9 à 4). Précisons le par catégorie : type *Myrmecia*, insectivore, mais ♀ agiles, nids peu peuplés, ne créant pas une ambiance stable et des soins incessants autour de la reine. F n'atteint 5 que chez *M. chasei*, dont le terrier est profond et les ♂ très nombreuses. Les *M. mandibularis* et *pilosula*, de type analogue, ne dépassent pas 150 ♂ par nid (d'après Wheeler), mais il est possible que l'alimentation donnée aux larves de sexués soit riche et monotone, car ces petits insectes sauteurs fréquentent surtout les Eucalyptus, où ils doivent récolter du miellat d'Hémiptères.

Type *Formica*. Surtout insectivore. Les *Cataglyphis* sahariens, à petites ♀, ont des terriers diffus, subissant de grandes variations de température et d'humidité. Chez *Formica*, les ♂ sont au moins dix fois plus nombreuses, et, grâce aux couches de feuilles garnissant habituellement le nid, son milieu devient plus constant. Duval a montré que la teneur de l'air en CO² est quarante fois plus forte dans un dôme de *F. rufa* qu'à ses environs. Le rapport F se tient entre 5 et 9, avec maximum pour *F. fusca*, la plus souterraine de toutes et probablement la mieux protégée contre la sécheresse.

Type *Camponotus*. Omnivore. La reine se déplace dans le nid et les ♂, grosses et peu agiles, doivent la nourrir moins souvent que chez *Formica*.

Type *Tapinoma*. Fourmilière souterraine, souvent profonde et dense : les quelques genres arboricoles (*Azteca*, *Oecophylla*, *Dendrolasius*...) doivent dériver de formes terricoles et déjà très polymorphes. Aliments surtout sucrés : les ♂, très actives, en administrent beaucoup aux reines, sauf pour les Dolichoderidae inférieurs (*Iridomyrmex*) à ♀ petites et vagabondes.

Type *Messor*. Omnivores, ou dévorant des tissus végétaux de composition variée (graines, feuilles, pétales). La société est souvent nombreuse, mais dispersée dans un vaste nid, où les contacts reine-ouvrières paraissent plus restreints que dans le type suivant.

Type *Tetramorium*. Omnivores ou mycophages. Comparés à ceux de *Messor*, *Aphaenogaster*, *Sima*, les nids sont concentrés, à forte densité de population. La reine, souvent unique, est très entourée et léchée par les ♂. *Monomorium* contient les espèces les plus omnivores, avec F parfois inférieur à 4. *Pheidole* et *Tetramorium* ont des instincts de récolte variable suivant les nids, mais chacun d'eux présente habituellement une dominance, soit de graines, soit de morceaux d'insectes. *Crematogaster* capture de petites proies, et, comme *Tapinoma*, vit en grande partie de miellats d'Hémiptères. Enfin, les plus polymorphes sont les Attinés supérieurs, cultivant des champignons.

Type *Dorylus*. Habitat exclusivement souterrain dans la majorité des espèces, qui ont le faciès de beaucoup d'Arthropodes endogés : décolorés, aveugles, avec aptérisme et physogastrie chez la ♀. La troupe est nomade, mais la reine est très soignée, les larves paraissent surtout nourries de substances fluides provenant des proies de la horde, ou de boulettes préparées.

En résumé, l'accroissement du polymorphisme n'est pas parallèle à l'évolution anatomique et sociale des fourmis, il serait plutôt en rapport avec la constance du milieu et des aliments. Aux deux extrêmes, l'habitat très souterrain d'une part, l'élevage des pucerons et cochenilles sur les plantes d'autre part, ont abouti aux énormes reines de *Dorylus* ou de *Lasius*.

Pour compléter cette classification, le tableau suivant réunit quelques données numériques sur le polymorphisme, sur vingt et une espèces parmi les cinquante-trois fourmis mesurées en vue de ce travail. Les *Myrmecia* furent étudiées au British Museum, les Dorylidae dans la collection Santschi au Musée de Bâle, grâce à l'accueil bienveillant reçu dans ces établissements.

Chaque individu mesuré correspond à la taille maximum observée dans ces collections, ou dans la mienne pour les formes européennes et africaines.

TABLEAU I.

Résumé du polymorphisme.

ESÈCE MESURÉE.	PRO- VENANCE.	TAILLE DES CASTES.			VOLUME THORAX.		VOLUME GASTRE.
		♀ ailée.	♀ major.	♂	♀/♂	♀/♀	♀/♀
		mm	mm	mm			
<i>Myrmecia gulosa</i> (F.).....	Australie..	22	20	20	1,19	1,28	2,05
<i>Myrmecia chasci</i> For.....	Australie..	17,2	15	15	3,34	5,0	3,6
<i>Palothyreus tarsatus</i> (Fab.)..	Guinée....	23,2	16	16,9	2,65	2,44	4,02
<i>Cataglyphis bicolor</i> (Fab.)...	Algérie....	10,9	9,95	8,7	1,7	1,23	1,92
<i>Formica fusca</i> L.....	Pyrénées..	9,5	4,55	8,85	0,76	8,4	33,1
<i>Camponotus maculatus</i> (F.) st- <i>aegyptiaca</i>	Fezzan....	12,5	12,6	9,0	1,67	1,21	4,1
<i>Tapinoma nigerrimum</i> Nyl....	Alger.....	7,0	4,35	5,6	2,1	6,37	6,0
<i>Oecophylla longinoda</i> (Latr.) .	Guinée....	15,5	7,6	5,9	11,5	13,4	29,2
<i>Lasius niger</i> (L.) st. <i>lasioides</i> Em.....	Var.....	8,3	3,3	3,7	4,6	19,5	11,2
<i>Leptothorax acervorum</i> (F.)..	Pyrénées..	3,9	3,35	4,5	0,64	1,67	1,92
<i>Messor barbara</i> (L.).....	Alger.....	12,7	11,1	8,3	2,6	3,08	2,7
<i>Aphaenogaster gibbosa</i> (Latr.) .	Pyrénées..	7,9	5,75	4,82	2,15	3,80	5,25
<i>Brachyponera lutea</i> (Mayr) ..	Australie..	11,0	5,0	6,9	1,76	9,1	24,5
<i>Monomorium salomonis</i> (L.) ..	Alger.....	6,4	3,2	4,9	0,82	3,3	12,6
<i>Solenopsis nicaeensis</i> Bernard.	Alpes.....	6,15	2,5	4,6	1,58	25,0	51,3
<i>Carebara vidua</i> Sm.....	Congo....	21,5	1,4	17,3	3,75	9,420	12,050
<i>Tetramorium caespitum</i> (L.)..	Pyrénées..	6,75	3,33	5,13	0,9	7,5	13,2
<i>Atta fervens</i> Say.....	Cuba.....	18,8	10,7	14,3	1,20	19,0	18,1
<i>Acanthostichus quadratus</i> Em.	Amazonie..	11,0 ⁽¹⁾	7,0	8,0	0,6	2,82	10,8
<i>Dorylus fulvus</i> (F.) var <i>punicus</i> Sant.....	Tunisie...	42,0	10,8	29,5	0,27	13,2	132,0
<i>Anomma nigricans</i> Ill.....	Congo....	40,5	18,8	28,8	0,19	15,8	325,0

⁽¹⁾ Chez les Cerapachyidae et Dorylidae, la ♀, du type *dichthadia*, est aptère, et les mesures correspondent aux rares reines connues. WHEELER (1937) pense qu'elle provient de grosses ♀ fécondes (stade *prodichthadia*, observé chez *Megaponera*, *Plectroctena*, *Lobopella*, *Acanthostichus*, etc.)

II. REMARQUES SUR LES VARIATIONS DE TAILLE.

La longueur des fourmis varie beaucoup d'une espèce à l'autre, et, dans chaque espèce, à l'intérieur des diverses castes. En étudiant ses changements, plusieurs faits profitables pour la connaissance du polymorphisme se dégagent de l'ensemble des mesures. En

voici quelques-uns, destinés à être précisés plus tard dans une étude biométrique plus détaillée :

a. Il n'y a aucune relation nette entre la taille de l'espèce et l'intensité de son polymorphisme. Si l'on prend pour base la taille du ♂, on trouve des genres très évolués à cet égard chez des types minuscules (*Leptanilla*, 1 millim. 5) comme chez les géants *Dorylus* (29 millim.). De même, la ♀ est voisine de l'♀ aussi bien pour *Cardiocondyla* (2 millim. 6) que pour *Myrmecia* (20 millim.). Ce résultat n'était pas certain *a priori*, car le poids du corps varie comme le cube de sa longueur, et il était possible qu'au delà d'une certaine taille des ♀ obèses soient inviablés physiologiquement, le rapport des surfaces d'échange à la masse des organes devenant trop faible ;

b. Même chez les fourmis inférieures, la taille individuelle des ♀ ailées ou des ♀ est généralement variable, pouvant aller du simple au double dans chaque caste du nid. Rien d'étonnant à cela, puisque les ♀ d'Aculéates solitaires voisins (Scoliides, Mutillides) montrent des variations encore plus fortes selon la nourriture reçue par leurs larves : *Stenomutilla argentata* va de 6 à 18 millimètres. A ces changements correspondent des volumes thoraciques allant de 1 à 10.

Chez la plupart des insectes, la tête croît plus intensément que le corps, cette allométrie étant très manifeste pour les ♀ de *Tapinoma*, *Messor*, etc. On considérera donc comme normale, et en rapport avec les inégalités de nutrition, toute variabilité des ouvrières ne dépassant pas 12 comme rapport de volume thoracique entre les individus extrêmes, à condition que ceux-ci soient reliés par des intermédiaires graduels. Tel est le cas des 9/10 des genres connus, mais il y a environ un dixième de types accentués, où le rapport en question atteint par exemple les valeurs suivantes : 13,5 (*Messor barbara*), 15 (*Anomma nigricans*), 46 (*Dorylus fulvus*), 70 (*Atta fervens* et *Pheidologeton diversus*). D'où vient cette variabilité des ♀? Le cas des Dorylidae est spécial, puisque même le nombre des articles des antennes diminue chez les petites ♀. Elles se comportent comme les Ichneumonides, dont les adultes issus de larves peu alimentées ont également des antennes simplifiées. Mais toutes les ♀ semblent naître du même genre d'œufs. Pour les Myrmicidae, Wheeler suppose que les grandes ♀ sont anormales et «féminisées», ayant acquis des caractères des ♀. Mais il faut noter que chez *Messor* et *Atta* le thorax des *major* est encore tout à fait du modèle ouvrière, et leur tête diffère bien de celles de reines de même taille. En fait, les publications postérieures à l'œuvre posthume de Wheeler (1937) tendent à montrer que ce sont, au contraire, les ♀ *minor* qui apparaissent en plus chez les genres évolués. Celles d'Attinés et de certains *Camponotus* paraissent constituer une caste à part, venant d'œufs distincts, et ne sortent guère, assurant surtout les soins aux larves et la préparation des aliments.

Reste à voir le cas des «soldats», grosses ♀, bien séparées des petites par disparition des tailles intermédiaires. Chez *Pheidole*, une même larve moyenne se transforme parfois en ♀ *minor* ou en soldat selon la dose de nourriture, et peut donner, sous l'action des Nématodes parasites *Mermis*, des «mermitergates» faisant passage entre les deux. C'est une nouvelle preuve que les *major* ne sont pas une caste génétiquement distincte. Quant au rôle des prétendus soldats, il est rarement défensif. Ceux de *Pheidole*, comme les *major* de *Messor*, aident à fragmenter les graines ou proies volumineuses. Ceux des *Camponotus* arboricoles (*Colobopsis* etc), et probablement d'*Oligomyrmex*, ferment de leur tête l'entrée du nid. Enfin, celui de *Cataglyphis bombycina*, des dunes sahariennes, est un fousseur dont les longues mandibules transportent des boulettes de sable ;

c. Une croissance relative fructueuse à considérer est celle du volume du thorax par rapport à la longueur du corps. Même entre espèces différentes (cinquante-trois fourmis de toutes les familles), on obtient des courbes allométriques simples (droites en coordonnées logarithmiques), et voici les faits les plus notables à en déduire :

Pour les ♂, cinquante et une espèces sur cinquante-trois se rapprochent d'une seule

droite, dont la pente de croissance est inférieure à celles des ♀. Les Formicoidea sont donc un groupe homogène quant aux proportions du corps des ♂.

Pour les ♀, les points représentatifs se répartissent autour de quatre droites, correspondant chacune à un groupe naturel. Ces droites sont parallèles, mais leur ordonnée à l'origine *b* change de l'une à l'autre : sa valeur est minimum chez les Dorylidae (*Acanthostichus*). Pour une même taille, le volume thoracique d'un Dorylide est six fois plus faible que chez un Ponéridé inférieur (*Myrmecia*), vingt fois plus que chez un Ponéridé supérieur ou un Myrmicidé, trente fois plus que pour les Dolichodéridés et Formicidés, la droite de *b* maximum étant commune à ces deux familles (fig. 6).

Pour les ♂, les proportions du corps sont plus variables, et les deux tiers des genres ont des types de croissance dysharmonique à part. Mais un tiers au moins des formes étudiées ont leurs points représentatifs des thorax d'♂ sur la même droite que les ♀ correspondantes. C'est le cas pour *Myrmecia*, *Paraponera*, *Aphaenogaster*, *Leptothorax*, *Atopula*, *Tetramorium*, les Solenopsidinés, Attinés, *Tapinoma*, *Formica* et *Lasius*. Le polymorphisme dans ces groupes apparaît donc primitif d'allure, puisque, malgré leur aptérisme, les ouvrières gardent le volume thoracique d'une ♀ de leur taille. Celles de Dorylines croissent comme les Poneridae inférieurs. En résumé, au point de vue biométrique, les ♂ de Fourmis sont très homogènes, les ♀ se répartissent en quatre groupes naturels, auxquels se rattachent bon nombre d'♂ des mêmes genres. Basées sur le volume relatif du thorax, ces conclusions se vérifient assez bien pour celui du gaster, où toutefois les exceptions se révèlent nombreuses.

III. LES THÉORIES EN PRÉSENCE.

Chez les Guêpes inférieures et la plupart des Abeilles, l'origine *trophogénétique* de la caste ouvrière est bien démontrée. Au contraire, les Fourmis ne fournissent guère de faits probants sur un pareil déterminisme nutritionnel. Depuis surtout le travail de Wheeler sur *Acromyrmex* (1937), on croit de plus en plus à la thèse *blastogénétique* (différenciation des castes dès l'œuf). Mais, comme toujours dans la nature, il y a des exceptions, et il est très possible que des Insectes peu polymorphes, tels *Camponotus* et les Poneridae, conservent la faculté de changer de caste sous l'influence de l'alimentation.

Seule la détermination du sexe ♂ est généralement admise à partir des œufs non fécondés, conformément à la règle de Dzierzon. La ponte des ♀ engendre fréquemment des ♂, et Wheeler admettait même que la majorité des ♂ d'une fourmière proviendrait de la caste réputée stérile. *En apparence*, toutes les castes ♀ proviennent du même type d'œufs et de jeunes larves. Quand il y a des formes distinctes de larves pour les sexués (*Pheidole*, *Allomerus*, et sans doute la plupart des Myrmicidae), elles ne deviennent reconnaissables qu'à partir du troisième ou quatrième stade (il y a quatre mues larvaires chez la majorité des Fourmis). Il en est de même pour les castes éventuelles à l'intérieur des ♀. D'après Ledoux (1949), les deux types d'♂ d'*Oecophylla longinoda* viennent d'œufs et de jeunes larves identiques : seules les larves moyennes annoncent, soit la caste *minor*, soit les *major*.

Ces constatations superficielles peuvent faire croire, par analogie avec l'Abeille domestique, à l'intervention d'un facteur alimentaire, transformant des larves indifférenciées en ♀ de taille plus ou moins grande, ou en ♂, selon la nourriture. Tel était l'avis de Wasmann, Emery et Santschi, tous trois grands spécialistes de Fourmis, mais dont l'œuvre n'est pas exempte d'interprétations erronées.

Plusieurs autres naturalistes ont soutenu, au contraire, la thèse *blastogénétique*, et cela dès 1910. Parmi eux figurent les deux plus éminents myrmécologues : A. Forel et W. M. Wheeler, et trois biologistes actuels : Vandel, Gösswald et Goetsch. Leurs arguments démontrent en partie l'existence de castes dès l'œuf, mais jusqu'à présent on n'a pu distinguer ces formes au stade œuf ou jeune larve, ni, à plus forte raison, attribuer au noyau ou au cytoplasme ovulaire la différenciation correspondante.

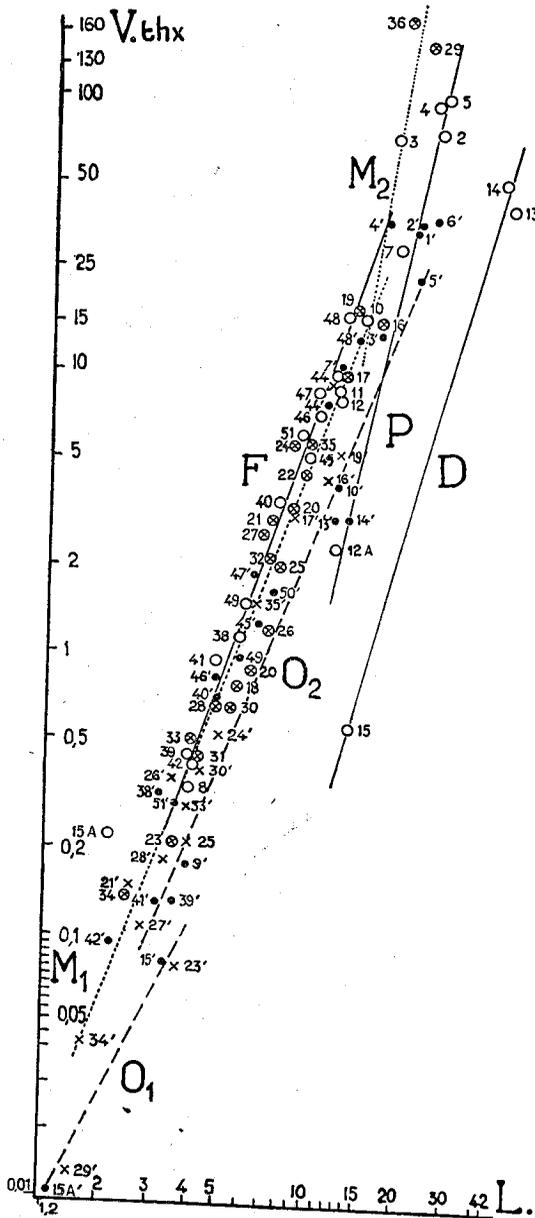


FIG. 6.

Voir légende page suivante.

FIG. 6. — Relations entre la taille des Fourmis (L , en abscisse, de 1,2 mm à 42 mm) et leur volume thoracique ($V. thx.$, de 0,01 à 160 mm³, en ordonnée) — Coordonnées logarithmiques — Les petits cercles correspondent chacun à une ♀, et leur ensemble provient des mesures sur 53 espèces différentes de toutes les familles actuelles, depuis *Leptanilla revelierei* (n° 15) jusqu'à *Dorylus (Anomma) nigricans* (n° 14) et *Dorylus (Typhlopone) fulvus* (n° 13). Les petites croix (×) et les points noirs (•) correspondent aux ouvrières *major* des mêmes espèces (15', par exemple, est celle de *Leptanilla*).

Sauf de rares exceptions, les ♀ se groupent au voisinage de 4 droites, représentatives d'ensembles systématiques naturels. D est celle des Dorylidae + *Acanthostichus quadratus* (Cerapachyidae); P celle des Poneridae inférieurs, M₁-M₂ celles des Poneridae supérieurs et des Myrmicidae, F celle des Dolichoderidae et Formicidae. Les ouvrières, pour un tiers des genres, se placent sur les mêmes droites que leurs ♀, mais, pour deux tiers, ont des proportions thoraciques originales (lignes en traits interrompus O₁ et O₂). Les résultats numériques complets seront publiés dans un travail ultérieur.

Flanders (1945), d'après ses découvertes sur les Chalcidiens, a émis l'idée que le polymorphisme des Fourmis dépendrait de la cadence de ponte de la reine. En période de ponte intense, les ovocytes seraient plus petits, moins achevés, et donneraient d'autres castes. D'autre part, Schneirla a mis en évidence de remarquables changements périodiques des cadences de ponte chez *Eciton*. Ces phases d'hyperactivité ovarienne, probablement répandues chez toutes les Fourmis grâce aux sécrétions du complexe allato-cardiaque, sont intéressantes, mais rien dans ce qui en est connu ne confirme l'hypothèse de Flanders.

Enfin, nous connaissons très mal les facteurs de production de sexués ailés dans un nid jusque-là composé de reines et d'ouvrières. Certains arguments annonçaient une influence du climat et de la nourriture dans ce phénomène. Selon l'année, j'ai trouvé dans tous les nids de *Solenopsis dubosqui* à Banyuls, tous ceux de *Leptothorax* et *Tetramorium* à Barèges uniquement des ♂ ou seulement des ♀. Chez ces genres de petite taille, la reine ne doit pas avoir une grosse provision de spermatozoïdes, et il y a peut-être des années à ♂ après celles où ce sexe a manqué. Enfin, en Afrique du Nord, la plupart des Fourmis essaient de mai à août, sauf pour les *Messor* (trente espèces locales) et les *Oxyopomyrmex* (quatre espèces) qui n'ont de sexués ailés que d'octobre à février. Or, ces genres sont les seuls exclusivement granivores, donc à maximum de nourriture en fin d'été. Cela ne ramène pas nécessairement l'hypothèse trophogénétique : il peut y avoir effet des graines fraîches sur la nature des œufs pondus par la reine. On voit toute la difficulté du sujet, et l'impossibilité de donner une réponse uniforme à tous les problèmes d'espèce [les ♂ d'*Eciton* sont suscités par une phase sèche (Schneirla)].

IV. ENSEIGNEMENTS FOURNIS PAR LES OBSERVATIONS RÉCENTES.

Les travaux modernes peuvent être répartis dans trois séries :

I. Constatations très favorables à l'origine blastogénétique des castes : citons surtout le mémoire de Wheeler (1937) sur *Acromyrmex* (Attiné);

II. Faits de même tendance, mais laissant planer un doute sur le degré de différenciation des jeunes larves. Il s'agit principalement des Fourmis tisseuses du genre *Oecophylla* : *O. smaragdina* (Fab.) d'Asie (Bhattacharya, 1943) et *O. longinoda* (Latr.) d'Afrique (Ledoux, 1949).

III. Arguments d'ordre trophogénétique, montrant qu'une larve peut donner telle ou telle des castes ♀ selon la nourriture reçue (Emery 1921, Ezhikov 1934), ou sous l'action de parasites (Wasmann, Wheeler, Vandel 1930).

Examinons successivement ces données, puis nous chercherons à conclure, sans oublier que la stabilité des castes doit être plus grande chez des genres à fort polymorphisme

(Attinés, *Oecophylla*) que chez les Fourmis à petites ♀ (Poneridae, *Leptothorax*, *Camponotus*, etc.) :

I. A l'île de la Trinité, en 1935, N. A. Weber découvrit un nid remarquable de la banale Fourmi champignonnière : *Acromyrmex octospinosus*. Il en fut récolté 8.174 individus, dont 98 p. 100 normaux des trois castes. Les 164 anormaux (2 p. 100) appartenaient à cinq types séparés :

10 gynandromorphes (caractères ♂ et ♀ juxtaposés) dont 9 ayant ce mélange sur la tête seule, et un avec des pièces génitales dissymétriques ;

46 *gynergates*, à corps d'♀ mais tête en partie ♀ ;

Un *diploergate* ayant à gauche des traits d'♀ major et à droite des particularités d'♀ moyenne ;

100 ♀ mutantes, plus ou moins *scrobiculées* (tête excavée en dessus, et creusée en scrobe incurvé autour de chaque antenne) ;

6 ♀ mutantes, noires et non jaunes comme dans l'*Acromyrmex* habituel.

En somme, un certain nombre d'habitants de ce nid (sans doute les filles d'une seule reine mutante) ont subi des variations, dont l'origine chromosomique est très probable, tendant à ramener à un type ancestral (les Attinés primitifs *Moellerius* et *Cyphomyrmex* ont des têtes plus *scrobiculées*). Tout le monde admet que les gynandromorphes, dont on connaissait en 1937, soixante et un cas chez les Fourmis, proviennent d'anomalies nucléaires dans la division de l'œuf, l'hétérochromosome de la lignée ♂ passant dans une seule région de l'embryon. Pareille *mosaïque* de caractères d'♀ accolés à ceux de la ♀ (les 46 *gynergates*) démontre que ces deux castes sont tout aussi déterminées par la constitution de l'œuf. Enfin, l'unique « *diploergate* » fait croire que les ♀ major et *media* des *Acromyrmex* seraient également des castes génétiquement distinctes. D'après Autuori (1941) c'est le cas pour la caste minor des *Atta*.

Wheeler n'hésite donc pas à conclure que le problème est résolu dans le sens blastogénétique. Mais n'oublions pas que les Attinés sont parmi les Fourmis les plus évoluées : leur type n'est peut-être pas général.

II. Les recherches, dans la nature et en élevage, faites sur les *Oecophylla*, montrent que les reines isolées réussissent très rarement la fondation d'un nid et que l'essentiel de la reproduction est assuré par la ponte des ♀ de la caste major, capables de donner naissance *sans fécondation* à tous les types : femelles, mâles, ouvrières major et minor. Je commencerai par résumer les belles observations de Ledoux (1949) sur *Oe. longinoda* (fig. 4) :

Les ♀ produisent d'assez gros œufs (longueur 1 millim. 20), d'où proviennent des ♀ major ou minor (si les œufs sont fécondés), des ♂ uniquement chez les ♀ vierges. La chute des ailes n'est pas constante : une ♀ ailée peut pondre. Beaucoup de nids naturels, même très peuplés, ne contiennent que des ♀, dont les petites (4 millim.) restent dans la bourse de soie, s'occupant des larves ou des Coccides entretenus sur les feuilles. Les ♀ *major*, à pétiole plus long et mesurant 7 millim. 6, sortent récolter des provendes diverses (insectes, miellats, bourgeons), et pondent de petits œufs (0 millim. 65). Ledoux n'a jamais trouvé de spermatozoïdes dans les voies génitales des ouvrières, et affirme leur parthénogénèse *deutérotique*, car, dans certaines conditions, elles font des œufs de 1 millim. 1 aboutissant à des ♂. Jusqu'au deuxième stade inclus, ces larves de ♂ paraissent identiques à celles d'♀ major. Par contre, les larves conduisant à des femelles sont « spéciales », insegmentées, laiteuses, dès le premier stade, bien que nées de petits œufs comme les ♀. On peut interpréter les résultats comme suit :

1° Les reines pondent une seule sorte d'œufs, et semblent incapables de produire d'autres femelles ;

2° A la sortie des petits œufs d'♀, les larves sont peu distinctes, mais très vite celles qui donneront des ♀ deviennent insegmentées, paraissent subir deux mues de plus que

les autres et atteignent 4 millim. 6 au dernier stade. Celles qui donneront des ♀, en trois stades au lieu de cinq, se différencient dès le deuxième en futures *major* (2 millim. 3) et futures *minor* (2 millim. 1).

Ledoux pense qu'ici la nutrition conditionne le type d'♀ en puissance. Il n'est pas certain que le type ♀ à larve spéciale soit rigoureusement établi dès l'œuf : peut-être l'aliment qui lui est administré durant les premiers jours après l'éclosion oriente-t-il la caste vers un sexué. Peut-être, aussi, cet aliment est-il nécessaire, *en plus* de la constitution de l'œuf, pour aboutir à une ♀. Ledoux juge les preuves insuffisantes, et note simplement que, lorsque le nid s'enrichit en larves « spéciales », les ♀ récoltent particulièrement des bourgeons terminaux de plantes, riches en substances de croissance.

Sur *Oe. smaragdina*, des Indes, Bhattacharya trouve que les œufs fécondés de la reine et ceux (fécondés ou non?) pondus par les ♀ sont semblables d'aspect, sphériques, et larges de 0 millim. 5. Seuls les œufs vierges de la reine sont deux fois plus gros. La biologie des deux *Oecophylla*, si voisines morphologiquement, serait donc peu uniforme.

Enfin, Ledoux explique les différences de taille entre œufs de *longinoda* par une hypothèse plausible. Les gros œufs des reines, et les œufs de ♂ pondus par les *major*, auraient subi une réduction chromatique normale? Les petits œufs, deux fois plus courts, seraient des ovocytes de premier ordre, à 2 *n* chromosomes, aboutissant à des ♀ ou à des ♀. Doncaster (1910) a vu des faits de ce genre dans la gamétogénèse du Cynipide *Neuroterus lenticularis*. Sans connaître le cas d'*Oecophylla*, Mrazek (1916) avait déjà comparé les Fourmis aux Cynipides, dont beaucoup ont deux générations alternantes :

Génération de la belle saison : ♀ ailées fécondables, engendrant : génération agame de la mauvaise saison : ♀ aptères et parthénogénétiques, redonnant les ♂ et ♀ ailés de la génération I.

Chez les Fourmis, ces deux générations seraient devenues de plus en plus mélangées dans le temps, les ♀ représentant la phase agame. Les types à ♀ fécondes et deutérotokes (*Lasius*, *Oecophylla*, probablement de nombreux *Poneridae*) seraient donc biologiquement primitifs. *Oecophylla* a tendance à perdre la ♀ ailée, phase ici fragile, tandis que la majorité des *Myrmicidae* ont au contraire des reines très fertiles et des ♀ rarement pondeuses. Cette théorie est séduisante, et nous espérons que les prochaines recherches cytologiques de Ledoux la confirmeront sur *Oecophylla*.

III. Ezhikov, chez divers *Camponotus* et *Myrmica*, prend de grosses larves (donnant normalement des ♀) et les soumet au jeûne. Les individus trop mal nourris aboutissent à des ♀ de forte taille, capables de pondre, mais à thorax étroit. Ceux moyennement alimentés donnent des ♀ ailées, petites mais à thorax complet. Mais il faut noter que les petites larves, futures ♀, ne donnent que des ♀, même si le nid est richement approvisionné. Tous les œufs contiendraient donc en puissance la forme ouvrière, mais seuls les œufs de constitution spéciale fourniraient des ♀ si les larves qui en sortent sont suffisamment nourries. Ici, la différence de constitution génétique entre les œufs doit être faible, et d'ailleurs nous savons que *Camponotus* et *Myrmica* sont parmi les genres les moins polymorphes de leurs familles respectives.

Les *Pheidole* contiennent souvent dans leur gaster un Nématode du genre *Mermis*, dont l'effet a été étudié par Wheeler, puis par Vandel. Les larves d'♀ attaquées donnent des « mermitegates » curieux : les uns sont intermédiaires de forme entre ouvrière et soldat, d'autres ont un thorax de ♀ presque complet, à moignons d'ailes. Donc, les sécrétions du parasite et la suralimentation aboutissent à des proportions intermédiaires entre les trois castes. Là encore, *Pheidole* est un *Myrmicidé* relativement inférieur, voisin des *Messor* qui ont, eux, tous les passages normaux entre ♀ minor et soldat à large tête, et un changement du milieu intérieur des larves suffirait à diminuer le polymorphisme.

Enfin, les *Formica sanguinea* intoxiquées par les sécrétions du Coléoptère *Lomechusa* s'occupent peu du couvain, et ce dernier engendre des *pseudogynes*, grosses ♀ à thorax bombé mais sans ailes. Les *pseudogynes*, très agitées, sont incapables de nourrir le cou-

vain, et la fourmière dégénère. De récents travaux montrent que les pseudogynes ne sont nullement, comme on le croyait autrefois, des passages entre le type ♂ et le type ♀ (Novak, 1948). Répétons que les espèces ainsi favorables aux tenants des théories trophogénétiques appartiennent à des Fourmis relativement peu polymorphes et peu spécialisées dans leur nourriture. Chez un type beaucoup plus évolué : *Oecophylla*, le déterminisme des deux castes d'ouvrières est encore sous l'influence des aliments, et ses femelles peuvent naître aussi bien d'œufs vierges que d'œufs fécondés. La conclusion rigoureuse de Wheeler au sujet des castes génétiques garde sa valeur pour *Acromyrmex*, mais devra être assouplie pour bien d'autres genres.

V. ESSAI DE SYNTHÈSE. — CONCLUSIONS.

Une vue d'ensemble sur l'évolution des Fourmis va dépendre beaucoup des conceptions sur le cycle des formes initiales de ce groupe. Le type *Oecophylla* (alternance de générations : ailée bisexuée, et ♀ agame) est-il primitif, ou bien les ♂ n'ont-elles que secondairement une parthénogénèse deutérotoque régulière?

Il n'est pas douteux que les Poneridae inférieurs (*Myrmecia*, etc.) ont en général des ouvrières fécondes, et la reine manque même parfois (*Promyrmecia*, *Dinoponera*, *Lobopelta*). Le fait que ces trois derniers genres aient des ♂ nous empêche d'affirmer parthénogénétique la ponte des ♀. Mais il faut signaler qu'aucun cas vraiment authentique de fécondation efficace d'une ♀ par un ♂ n'est établi pour une Fourmi quelconque. Les ♀ de Poneridae gardent des sclérites alaires, mais comme celles des autres Formicoidea, sont dépourvues de poches à sperme. Les ♂ d'espèces sans femelles seraient donc sans utilité, comme ceux de divers Chalcidiens bien étudiés.

Par rapport aux Guêpes, dont elles proviennent, les Fourmis ont un vol peu puissant, un thorax plus grêle, des nervures alaires moins nombreuses. Supposons qu'il existe chez elles, depuis l'origine, un gène P inhibant plus ou moins les disques imaginaires des ailes, et favorisé par une moindre résistance physiologique des larves. Au début, le polymorphisme proviendrait d'une alternance de saison humide, et de saison sèche pauvre en nourriture. A la mauvaise saison, les larves, plus sensibles au facteur P, aboutissent à des femelles aptères ou microptères. Celles-ci, sans doute primitivement fécondables, pondent des larves mieux nourries donnant des sexués normaux. Une ébauche de cette alternance a été bien vue par Stockert (1923) chez les *Halictus* sociaux, mais, pour ces Abeilles, l'ouvrière ne diffère de la ♀ d'été que par sa petite taille et sa stérilité : cela prouve néanmoins la possibilité de l'origine climatique d'une alternance de générations.

Certaines formes inférieures de plusieurs groupes (*Myrmica*, *Leptothorax*, *Camponotus*) ont gardé la faculté de produire grosse ♀ ou ♀ selon la dose de nourriture administrée à une larve. Même pour *Oecophylla*, il n'est pas certain que ce phénomène soit impossible, au moins durant les premiers jours de vie larvaire. Dans ce cas, la différenciation d'une larve insegmentée de sexué ne daterait que de la fin du premier stade. Rappelons aussi que la plupart des genres à faible polymorphisme (*Camponotus*, *Myrmica*) n'ont aucune différence apparente entre larves : celles de sexués ne deviennent arrondies et insegmentées que dans des types plus évolués (*Pheidole*, *Allomerus*, *Tetramorium*, etc.).

L'état initial serait ainsi une alternance de générations, rendue encore plus nette par la courte vie de la reine : les sociétés inférieures sont saisonnières. Dans l'état moyen (type *Camponotus*), les ♀ n'ont plus de sclérites alaires, la reine coexiste avec des ♀ ponduses, mais l'effet du facteur d'aptérisme P est encore quelque peu sensible au régime alimentaire, et les larves sont uniformes. Dans l'état final d'évolution (majorité des Myrmicidae actuels, peut-être *Oecophylla*, *Lasius*, *Tapinoma*), la reine est 10 à 10.000 fois plus volumineuse que l'ouvrière major et vit, pour autant que l'on sache, plusieurs années. Les larves de sexués diffèrent plus ou moins des autres, et leur déterminisme remonte à l'œuf.

Il est difficile de ne pas se faire une conception lamarckienne de ces changements, si l'on admet que l'accentuation du polymorphisme est en liaison avec un milieu social de plus en plus constant : plus la reine est féconde, plus il y a d'ouvrières pour nourrir les larves, et plus la densité de population détermine une ambiance spécifique. Reste à savoir pourquoi les castes finissent par s'inscrire dans le patrimoine héréditaire, mais nous touchons là au grand problème de l'Évolution tout entière, dépassant les limites de cette courte mise au point.

Le type *Dorylus* doit être laissé à part, car l'origine des curieuses reines *dichthadia* est énigmatique. Ce cas et beaucoup d'autres seront éclairés prochainement, si l'on en juge par les actives recherches en cours dans les pays tropicaux.

BIBLIOGRAPHIE.

- ADAM (A.). — 1912. Bau und Mechanismus des Receptaculus seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen (*Zool. Jahrb., Anat.*, 35).
- BERNARD (F.). — 1949. Notes sur les Fourmis de France. II. Peuplement des montagnes méridionales (*Ann. Soc. Ent. Fr.*, 51, 1-19). — 1951. Formicoïdea, dans : Grassé, *Traité de Zoologie*. Paris, Masson.
- BHATTACHARYA (G. C.). — 1943. Reproduction and caste determination in aggressive red Ants : *Oecophylla smaragdina* (*Trans. Bose Res. Inst.*, 15, 137-156).
- CRAWLEY (W. C.). — 1912. Parthenogenesis in worker Ants, with special reference of two colonies of *Lasius niger* L. (*Trans. Ent. Soc. London*, 657-663).
- DONCASTER (L.). — 1910. Gametogenesis of the Gall-Fly *Neuroterus lenticularis* (*Proceed. Roy. Soc. London* 89).
- EMERY (C.). — 1911 à 1925. Genera Insectorum : Formicidae. Bruxelles, 7 vol. — 1918. Esperience intorno alla produzione di individui sessuati nella societa delle Formiche (*R. C. R. Accad. Sc. Ist. Bologna*, 65-72). — 1921. Quels sont les facteurs du polymorphisme du sexe féminin chez les Fourmis? (*Rev. gén. des Sc.*, 32, 737-741).
- FLANDERS (S. E.). — 1945. Is Caste differentiation in Ants a function of the rate of egg deposition? (*Science*, 101, (2619), 245).
- GOETSCH (W.). — 1939. Die Staaten Argentinischen Blatt-schneider Ameisen (*Zoologica*, 35, 1-105).
- GÖSSWALD (K.). — 1941. Ueber den Einfluss von verschiedenen Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Leben der Ameisen (*Zeit. f. Wiss. Zool.*, 154, 247).
- GREGG (R. E.). — 1942. The origin of Castes in Ants, with special reference to *Pheidole morrissi* (*Ecology*, 23, 245-308).
- HASKINS (C. P.) et ENZMANN (E. V.). — 1945. On the occurrence of impaternal females in the Formicidae (*Journ. New Ent.*, 43, 63-77).
- HASKINS (C. P.) et HASKINS (E.). — 1950. On the behavior of *Myrmecia* and *Promyrmecia* (*Ann. Ent. Soc. Amer.*).
- LEDoux (A.). — 1949. La ponte des ouvrières chez *Oecophylla longinoda* (*C. R. Acad. Sc. Paris*, 228, 431, 1154).
- MINKIEWICZ (R.). — 1939. La ponte des ouvrières et la détermination du sexe chez les Fourmis (*Polsk. Pismo. Entom.*, LWOW, 17, 144-161). — 1939. Les sexués de *Leptothorax clypeatus* Mayr et les facteurs de la sexualisation somatique chez les Fourmis (*ibid.*, 215-239).
- MRAZEK (A.). — 1916. Der Polymorphismus der Sozialen Hymenopteren (*Sbornik Zool.*, 1, 27-57).
- NOVAK (V.). — 1948. On the question of the origin of pathological creatures (pseudogynes) in *Formica* (en tchèque) (*Vestnik Csl. zoologické společnosti*, 12, 97-131).
- SCHNEIRLA (T. C.). — 1945. The army Ant Behavior (*Biol. Bull.*, 28, 166-193). — 1949. Army Ant life and behavior under dry season conditions. 3. The course of reproduction. (*Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 94, 7-80).
- STÖCKHERT (E.). — 1923. Die Biologie der Gattung *Halictus* Latr. (*Konowia*, 1, 48-64, 146-165, 216-247).
- TANNER (W.). — 1892. *Oecodoma cephalotes*. Second paper (*Trinidad field's natur. club*, 1, 123-127).
- VANDEL (A.). — 1930. Effet des *Mermis* sur les Fourmis du genre *Pheidole* (*Bull. biol. Fr. et Belg.*, 64, 457-494). — 1931. Dinergatandromorphe chez *Pheidole* (*Ibid.*, 65, 114-129).
- WEBER (N. A.). — 1946. The Ants of the Imatong Mountains, Anglo-Egyptian Soudan (*Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 93, 263-389). — 1949. The functional significance of dimorphism in the african Ant, *Oecophylla longinoda* (*Ecology*, 30, 397-400).

WHEELER (G. C.). — 1935. The larvae of *Allomerus* (*Psyche*, 42, 92-98).

WHEELER (W. M.). — 1903. The origin of female and worker Ants from the eggs of parthenogenetic workers (*Science*, N. S. 18, 830-33). — 1926. Les Sociétés d'Insectes, leur origine et leur évolution. Paris, Doïn. — 1933. Colony founding among Ants. Harvard University Press. — 1937. Mosaics and other anomalies among Ants. *Ibid.*

DISCUSSION.

LE MASNE. — Le rapport de M. F. Bernard m'amène à proposer trois remarques :

I. *La fécondité des ouvrières de Fourmis est un fait beaucoup plus répandu qu'on ne le pense (quelle que soit la destinée des œufs pondus par les ouvrières, et que ces œufs soient préalablement fécondés, ou non) :*

a. Chez les *Myrmica* et chez des *Leptothorax*, j'ai observé, à maintes reprises, la ponte d'œufs par des ouvrières, en présence de la reine, et tout près de celle-ci, voire parfois en contact avec elle. Chez beaucoup d'espèces de Fourmis, la présence de la reine n'inhibe nullement la ponte des ouvrières ;

b. Pour la première fois (je pense) dans une même espèce de Fourmis, j'ai observé chez *Ponera eduardi* (1948, *C. R. Ac. Sc. Paris*, 226, 2009-2011) les phénomènes suivants :

- fécondation des ouvrières, par des mâles d'un type d'ailleurs particulier (mâles ergatoides) ;
- ponte d'œufs viables par ces ouvrières ;
- développement de ces œufs en larves normales.

Depuis, j'ai obtenu le développement de ces larves en ouvrières normales. Il est probable que d'autres espèces de *Poneridae* peuvent montrer une semblable fécondité des ouvrières, capable de produire des ouvrières.

II. A propos de deux points particuliers des belles recherches de Ledoux sur les *Oecophylles*, je dois faire les remarques suivantes :

1° La femelle d'*Oecophylle* élève une première couvée de larves, qui finalement ne donne qu'un nombre très réduit d'ouvrières. Ce nombre est trop faible, pense Ledoux, pour que la colonie puisse continuer à se développer, et l'activité des femelles « fondatrices » serait inefficace, et incapable d'amener la formation d'une société viable.

Or, si l'on observe la fondation des sociétés dans des espèces mieux connues (*Lasius*, *Camponotus*, *Messor*), on constate que la première couvée n'est pas plus nombreuse, et ne fournit également qu'un très petit nombre d'ouvrières, voire parfois une seule ouvrière. Cependant cette fondation, qui souvent paraît bien près de périliter, est efficace ; par l'élevage de couvées successives, elle aboutit à la constitution d'une société nombreuse.

Je crois donc qu'il est permis de se demander si la fondation des sociétés d'*Oecophylles* par des femelles isolées est véritablement impossible ;

2° Je me demande si l'on peut, avec Ledoux, affirmer l'absence de reine dans la société adulte d'*Oecophylle*. Cette société occupe, en effet, un nid extrêmement polycalique, divisé en nombreuses bourses qui se trouvent dispersées, dit Ledoux, sur tout un arbre, et parfois sur plusieurs arbres. La recherche de la reine ne devient-elle pas alors d'une extrême difficulté ? Chez beaucoup de Fourmis terricoles habitant en terrain rocailleux, on ne trouve que très difficilement la reine et, en fait, on ne la capture que très rarement. Cependant la rareté des reines ne permet pas de conclure à leur absence. Il est permis de se demander s'il ne peut en être de même dans le nid très vaste et dispersé des *Oecophylles*.

Je me hâte toutefois d'ajouter que je n'ai jamais eu l'occasion d'observer les *Oecophylles* dans la nature, et que je ne propose à ce sujet qu'une hypothèse.

En ce qui concerne les *Oecophylles*, les remarques qui précèdent n'ont d'ailleurs trait qu'à la destinée des fondatrices, et à la présence de la reine dans le nid âgé. Elles ne touchent aucunement la question de la fécondité des ouvrières d'*Oecophylles*, ni les suggestions séduisantes de Ledoux sur le cycle reproducteur de ces Fourmis.

III. Troisième et dernière remarque : M. F. Bernard veut-il nous indiquer la place que les cas de polymorphisme du mâle peuvent trouver dans le cadre de son hypothèse sur le déterminisme des castes chez les Fourmis ? Sans doute, il s'agit de cas peu nombreux ; ils ne se rencontrent que dans quelques espèces des genres *Anergates*, *Cardiocondyla*, *Formicoxenus*, *Ponera*, *Symmyrmica*. Toutefois, je pense qu'il y a lieu d'en tenir grand compte : ces cas montrent qu'il existe, chez les Fourmis, une tendance au polymorphisme (ou une possibilité de polymorphisme) dans un sexe comme dans l'autre ; le polymorphisme des mâles de Fourmis présente (avec bien des différences de détail, et bien des variations) les mêmes caractères fondamentaux que celui des femelles : aptérisme, réduction des yeux, dépigmentation ; ce sont d'ailleurs là les caractères du polymorphisme chez beaucoup d'Insectes non sociaux.

Pour expliquer le déterminisme des castes chez les Fourmis, il serait souhaitable de construire une hypothèse qui puisse tenir compte du polymorphisme mâle aussi bien que du polymorphisme femelle. Mais cette tâche est actuellement bien difficile...

GRASSÉ. — J'appelle l'attention sur deux points soulevés par M. Le Masne; la ponte d'ouvrières à côté d'une reine féconde montre qu'une inhibition de la femelle fonctionnelle à l'égard des ouvrières n'existe pas comme chez les Termites. On peut en déduire que le polymorphisme dans les deux ordres ne reconnaît pas le même déterminisme.

Les nids d'Ocophylles étudiés par Ledoux étaient situés sur de petits arbres (orangers, caféiers) et il n'y avait pas de difficulté à trouver la reine fondatrice, fonctionnelle.

CHAUVIN. — Signale qu'au moment de l'essaimage des abeilles, les ovaires des ouvrières se développent beaucoup (cela se fait en présence de la reine). Il n'y a pas eu toutefois d'observations concernant la ponte d'œufs par ces ouvrières.

BERNARD. — Les remarques de M. Le Masne amènent à préciser deux points qui ne sont pas assez développés dans mon rapport : 1° le cas des mâles polymorphes, ou des mâles aptères et ergatoïdes, est très spécial, et ne se trouve que chez un petit nombre de Fourmis (qq. *Ponera*, *Cardiocondyla*, etc.). Wheeler (1937) les considère comme des anomalies génétiques, non explicables par les mêmes facteurs que les castes de femelles; 2° L'empressement des ouvrières auprès de la reine est surtout net chez les espèces supérieures. Les nids primitifs (*Ponera*, *Messor*, etc.) ont une densité d'ouvrières plus faible, elles touchent plus rarement la reine, et l'effet de celle-ci les empêche moins de pondre, même « en présence de la reine ».

SCHNEIRLA. — Suggest the importance of considering, closely in connection with the question of sexual dimorphism and worker polymorphism, the importance of evidence on these questions for the functional organization of the colony.

As an addition to D' Bernard remarks it should be mentioned that queens of terrestrial *Eciton* (*Eciton*) species become physogastric regularly, but the colonies are not subterranean. The important factor underlying physogastry seems to be seclusion from light and consequent development of fatty tissues.

With regard to the importance of ecological and trophic conditions for polymorphism, facts may be cited for some *Eciton* colonies indicating that these conditions must be highly constant for these species. The distribution of polymorphic types in the brood and in the worker population of the same colony has been found closely similar.

The only sexual (male and fertile female) broods produced by *Eciton* (*Eciton*) colonies occur in significant relation to the beginning of the annual dry season. Although the dry season continues, only one sexual brood is produced; thus the queen somehow recovers, and resumes the production of worker broods.

It is important to note that in the *Eciton* sexual broods, the queen-type individuals always develop first in the brood, and thus probably appear from the first eggs laid in the series. Presumably then, after laying a few fertilized (female-producing eggs), the queen lays only unfertilized (male-producing) eggs in the remainder of the series.

The suggestion of Haydak seems important, that ecological or trophic conditions may inhibit the processes of fertilization of eggs in the queen by a direct reflex effect. It is also important to consider the possibility that trophic conditions (affecting the production of queen-type or worker type individuals) may be effective from the very early stages of egg-maturation, in dependence upon the metabolic condition of the queen.

LE MASNE. — Les recherches de M. Schneirla sur les *Dorylida* fournissent de précieuses indications sur le déterminisme des castes chez ces Fourmis. Il est probable que ces indications peuvent être étendues à beaucoup d'autres espèces très différentes, et qu'elles ont une valeur beaucoup plus générale que ne pourrait le faire croire l'éthologie très spéciale des *Eciton*.

Je désire montrer cette valeur assez générale des observations de M. Schneirla par quelques exemples. Beaucoup sont connus déjà, mais il convient de les rappeler ici :

1° Schneirla a montré chez les *Eciton* l'existence d'une couvée unique formée de tous les sexués, et uniquement de sexués. Or, on sait déjà que, chez beaucoup de Fourmis de régions tempérées, les sexués apparaissent à une période déterminée, de façon massive; ils proviennent sans doute d'une couvée unique formée en grande partie, sinon exclusivement, de sexués ailés.

Il reste beaucoup à préciser; mais ce fait, mis en évidence avec tant de précision pour les *Eciton*, est sans doute exact pour un grand nombre d'espèces.

2° Schneirla montre que, chez les *Eciton*, la production des ouvrières est assurée par une succession de couvées distinctes, apparaissant à intervalles assez fixes. Or, sans être en mesure de donner des indications aussi précises, je pense que chez certaines Fourmis évoluées, des régions tempérées, telles que les *Leptothorax*, la femelle pond par couvées successives. On ne trouve pas constamment tous les stades immatures dans une société, et les œufs ne semblent apparaître que par lots successifs. Cette observation est valable pour des Fourmis d'autres genres.

3° Schneirla montre que des facteurs externes (changement des conditions atmosphériques à l'arrivée de la saison sèche) sont responsables de la production des sexués. Or, d'autres observations, faites sur des Fourmis de régions tempérées, montrent bien que l'apparition des sexués est liée à des facteurs écologiques :

a. Inutile de rappeler en détail que les sexués apparaissent, pour chaque espèce de Fourmis des pays tempérés, à une époque déterminée. L'action des conditions externes est évidente, encore que son mécanisme soit inconnu.

b. Chauvin opérant sur des *Leptothorax* de la région parisienne, prélevés dans la nature en octobre, obtient, grâce à une température élevée et une nourriture abondante, des sexués (uniquement des mâles) en février-mars; alors que la date normale d'apparition des sexués est mai-septembre.

c. Opérant sur des *Leptothorax* (*L. massiliensis*) du Midi de la France, récoltés en septembre et élevés à une haute température et avec une alimentation abondante, j'ai obtenu en février-mars des sexués, mais cette fois des femelles aussi bien que des mâles.

Ces résultats n'ont rien de surprenant, et montrent que la diapause hivernale peut être supprimée. Mais ils ont l'intérêt de mettre en évidence à quel point l'apparition des sexués dépend des conditions externes auxquelles est soumise la société de Fourmis. Ces résultats laissent espérer qu'une étude expérimentale extensive de ce problème doit pouvoir nous révéler, sinon le mécanisme, du moins certains facteurs de cette production. (Cette production des sexués n'est d'ailleurs qu'un des aspects du déterminisme des castes; l'autre aspect, ou l'un des autres aspects de ce problème réside dans le polymorphisme des ouvrières.)

BERNARD. — Je crois que les discussions proviennent surtout de ce que l'on veut appliquer les mêmes processus à toutes les Fourmis actuelles. Or, elles sont très variées, et des groupes anciens comme les Dorylides et Ponérides montreront probablement plus d'effet du milieu sur les castes. N'oublions pas que l'*Acromyrmex* interprété par Wheeler est un type très évolué.

EMERSON. — I have two points to raise.

1. Whiting, in his review of Wheeler's book on caste mosaics, has shown that Wheeler probably misinterpreted the data by calling the female abnormalities mosaics when in reality they were intercastes. These intercastes may be interpreted as differential fixations of equal genetic potentialities during development, rather than blastogenic differences.

2. Gregg (*Ecology*, 23, 295-308, 1942) has shown that the eggs and larvae produced by queens of *Pheidole* develop into workers in experimental colonies composed of soldiers, while the eggs and larvae of queens in colonies composed of workers develop about 4 % soldiers. This indicates more than a simple trophic effect in the differentiation of soldiers and workers, but may be interpreted as the result of inhibiting agents produced by the soldiers.

GRASSÉ. — Le travail de Wheeler (1937) ne peut être considéré comme un argument capital en faveur de la théorie blastogénique, car on ignore les antécédents, le mode de formation de la colonie des *Acromyrmex* anormaux. J'estime, comme M. Emerson, qu'il s'agit plutôt d'intercastes que de « mosaïques ».

PLANCHE III.

FIG. 1. — Polymorphisme chez *Paltothyreus tarsatus* (Fab.), Poneridae d'Afrique. De gauche à droite : ouvrière, femelle ailée, mâle. L'ouvrière, grosse, conserve des sclérites alaires, et le mâle est presque aussi grand qu'elle.

FIG. 2. — *Cataglyphis bicolor* (Fab.), Formicidae-nord africaine, chasseresse. Les 3 castes (ouvrière, femelle ailée, mâle) sont sensiblement de même taille.

FIG. 3. — *Camponotus (Tanaemyrmex) maculatus* (Fab.), sbsp. *aegyptiacus* (Em.). Fourmi paléo-tropicale très commune, donnant une bonne idée du type de polymorphisme *Camponotus*. De gauche à droite : ouvrière *major*, femelle ailée, mâle. Les ouvrières *media* ont leur tête de même largeur que celle des femelles et, d'après PIETSCHKE, des corps pédonculés plus développés que ceux des individus *major*. Les mâles sont proportionnellement deux fois plus petits que ceux de *Formica* et *Cataglyphis*.

FIG. 4. — *Oecophylla longinoda* (Latr.), Fourmi tisseuse d'Afrique. De gauche à droite : ouvrière *minor*, ouvrière *major*, femelle ailée, mâle. Le polymorphisme atteint le maximum connu chez les Formicidae arboricoles. Malgré le volume de la reine, elle pond assez peu et fonde difficilement le nid : ce sont les ouvrières *major* qui peuvent seules engendrer, parthénogénétiquement, les trois autres castes. Les *minor*, stériles, forment une caste distincte et restent au nid, où elles entretiennent larves et Cochenilles.

FIG. 5. — *Tetramorium caespitum* (L.). Cette espèce européenne banale donne la notion du degré de polymorphisme habituel chez les Myrmicidae, avec femelles et mâles au moins 5 fois plus gros que les ouvrières.

FIG. 6. — *Crematogaster scutellaris* (Ol.), Myrmicidae arboricole méditerranéen, à femelle relativement plus grosse que chez *Tetramorium*, et mâle plus petit.

Clichés C. ANLÈS, Station Zoologique de l'Université d'Alger.

PLANCHE III.

FIG. 1. — Polymorphisme chez *Paltothyreus tarsatus* (Fab.), Poneridae d'Afrique. De gauche à droite : ouvrière, femelle ailée, mâle. L'ouvrière, grosse, conserve des sclérites alaires, et le mâle est presque aussi grand qu'elle.

FIG. 2. — *Cataglyphis bicolor* (Fab.), Formicidae-nord africaine, chasseresse. Les 3 castes (ouvrière, femelle ailée, mâle) sont sensiblement de même taille.

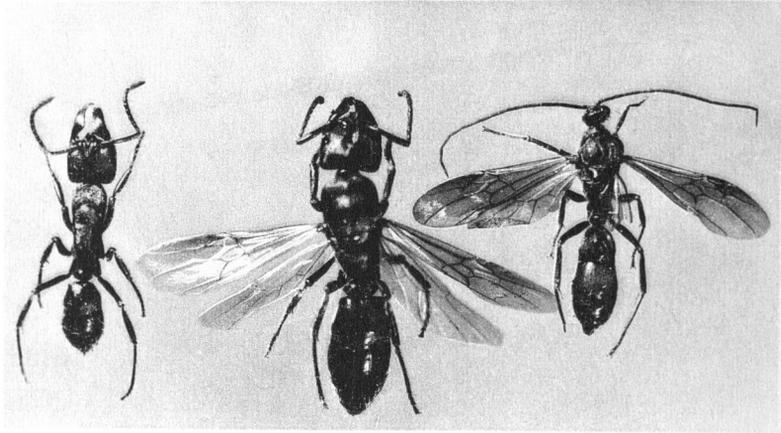
FIG. 3. — *Camponotus (Tanaemyrmex) maculatus* (Fab.), sbsp. *aegyptiacus* (Em.). Fourmi paléo-tropicale très commune, donnant une bonne idée du type de polymorphisme *Camponotus*. De gauche à droite : ouvrière *major*, femelle ailée, mâle. Les ouvrières *media* ont leur tête de même largeur que celle des femelles et, d'après PIETSCHKE, des corps pédonculés plus développés que ceux des individus *major*. Les mâles sont proportionnellement deux fois plus petits que ceux de *Formica* et *Cataglyphis*.

FIG. 4. — *Oecophylla longinoda* (Latr.), Fourmi tisseuse d'Afrique. De gauche à droite : ouvrière *minor*, ouvrière *major*, femelle ailée, mâle. Le polymorphisme atteint le maximum connu chez les Formicidae arboricoles. Malgré le volume de la reine, elle pond assez peu et fonde difficilement le nid : ce sont les ouvrières *major* qui peuvent seules engendrer, parthénogénétiquement, les trois autres castes. Les *minor*, stériles, forment une caste distincte et restent au nid, où elles entretiennent larves et Cochenilles.

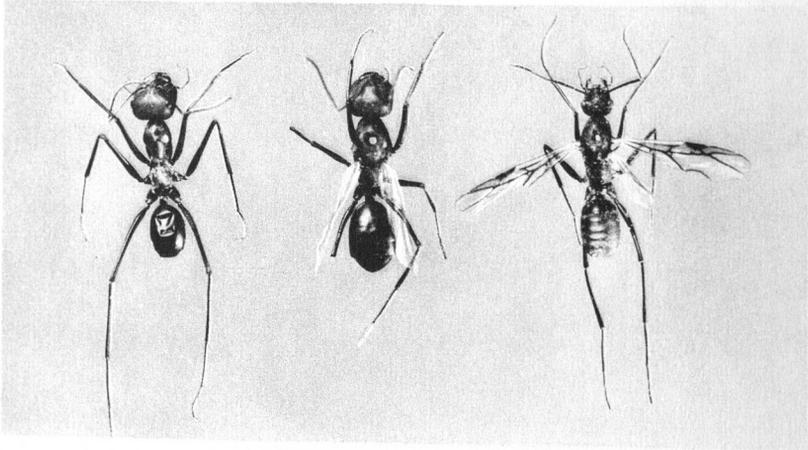
FIG. 5. — *Tetramorium caespitum* (L.). Cette espèce européenne banale donne la notion du degré de polymorphisme habituel chez les Myrmicidae, avec femelles et mâles au moins 5 fois plus gros que les ouvrières.

FIG. 6. — *Crematogaster scutellaris* (Ol.), Myrmicidae arboricole méditerranéen, à femelle relativement plus grosse que chez *Tetramorium*, et mâle plus petit.

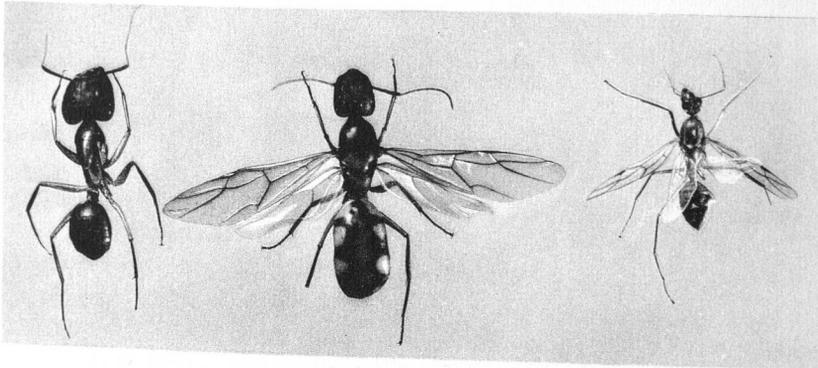
Clichés C. ANLÈS, Station Zoologique de l'Université d'Alger.



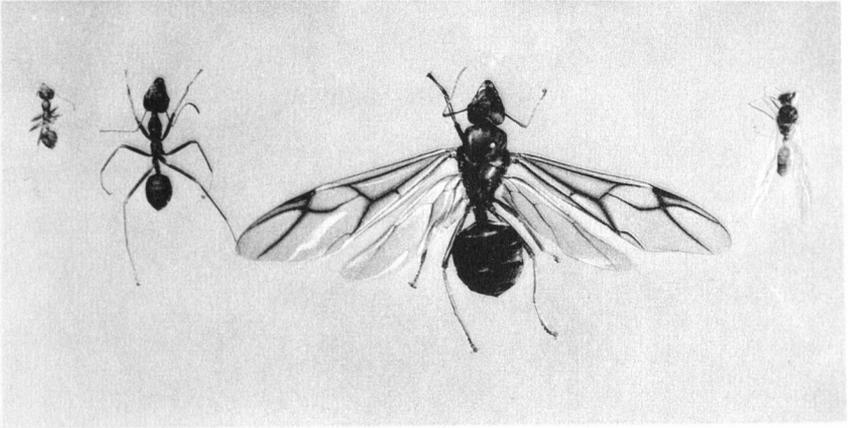
1



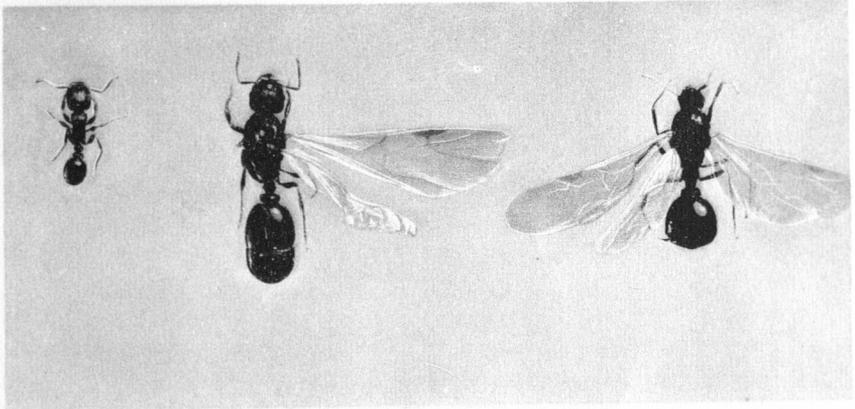
2



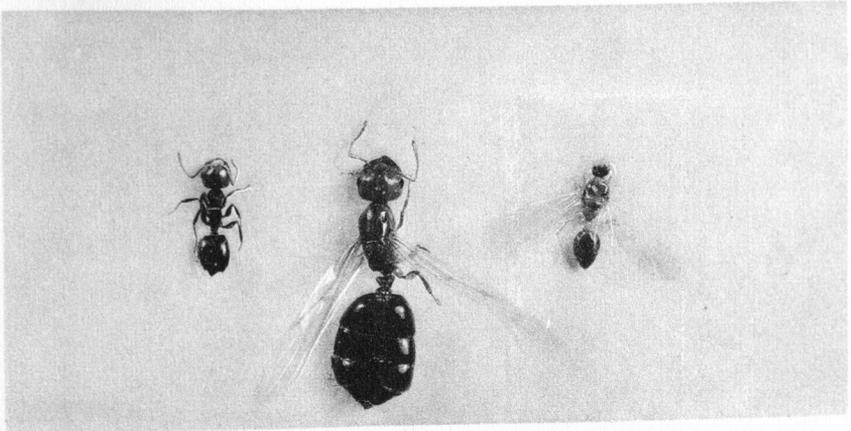
3



4



5



6