

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN
DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR
L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

EXTRAIT

LE POLYMORPHISME LARVAIRE CHEZ LES FOURMIS *NEMATOCREMA* D'AFRIQUE

Par BERNADETTE DELAGE-DARCHEN
Station Biologique, F.24620 Les Eyzies.

Volume XIX — N° 3 — 1972

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 75006 PARIS

LE POLYMORPHISME LARVAIRE CHEZ LES FOURMIS *NEMATOCREMA* D'AFRIQUE

Par BERNADETTE DELAGE-DARCHEN

Station Biologique, F.24620 Les Eyzies.

SOMMAIRE

RÉSUMÉ	260
SUMMARY	260
INTRODUCTION	261
I. — ORIGINE GÉOGRAPHIQUE DES ANIMAUX ÉTUDIÉS	261
II. — MÉTHODE D'ÉTUDE DES LARVES DE <i>Nematocrema</i>	263
III. — LES STADES LARVAIRES DE <i>Nematocrema</i>	264
1. <i>Morphologie des larves</i>	264
Différentes sortes de poils	265
a) Poils simples	265
b) Poils multifides	255
c) Poils en crochets	265
2. <i>Nombre de stades larvaires déterminés d'après la chétotaxie</i>	265
A. — Chez les femelles	266
a) Premier stade	267
b) Deuxième stade	267
c) Troisième stade	267
B. — Chez les mâles	267
a) Premier stade	267
b) Deuxième stade	267
c) Troisième stade	267
C. — Comparaison avec d'autres Fourmis	267
3. <i>Nombre de stades larvaires déterminés par la mesure des mandibules</i>	269
a) Les mandibules des larves d'ouvrières	269
b) Les mandibules des larves de mâles et de reines	271

IV. — VARIATIONS DE LA PILOSITÉ DES LARVES PAR RAPPORT AU SCHÉMA-TYPE.....	272
a) Variations de la chétotaxie des pré-nymphes.....	272
1) Pré-nymphes de mâles.....	272
2) Pré-nymphes de reines.....	272
3) Pré-nymphes d'ouvrières.....	272
b) Variations de la chétotaxie des larves du stade II.....	274
DISCUSSION GÉNÉRALE	275

RÉSUMÉ

Ce travail a pour objet l'étude des larves de *Nematocrema* (*Crematogaster*). Ces Fourmis proviennent en majeure partie du Gabon, mais nous avons étudié aussi des échantillons de Côte-d'Ivoire et du Cameroun.

Grâce à l'abondant matériel récolté, il a été possible d'établir qu'il existe seulement trois stades larvaires que l'on distingue par la chétotaxie et les dimensions des mandibules. L'étude de la chétotaxie des larves d'ouvrières nous a permis de voir à quel point ce caractère peut varier d'une colonie à l'autre. Les différences sont telles qu'on pourrait croire, en regardant les cas extrêmes, que l'on a affaire à des Fourmis d'espèces différentes. Mais nous avons pu montrer que ces différences n'ont aucune valeur taxinomique car, dans un nombre élevé de colonies, on trouve des larves dont la morphologie est intermédiaire entre les formes extrêmes. Il y a même des cas où des individus appartenant aux formes les plus différentes sont issus de la même colonie.

En conclusion de ce travail, nous faisons un essai de rapprochement entre l'aspect général de ces larves et la manière dont on peut déterminer les adultes correspondants.

SUMMARY

This study examines the larvae of *Nematocrema* (*Crematogaster*). These ants are found mainly in Gaboon, but we have also studied specimens from Ivory Coast and Cameroon.

As a result of large amount of material collected, it has been possible to establish that only three larval stages exist, distinguished by the chetotaxy and the size of the mandibles. The study of the chetotaxy of the larvae of the worker-ants has shown us how much this characteristic can vary from one colony to another. The difference is such that we could almost imagine, on examining extreme cases, that we were dealing with ants of different species. But we have been able to show that these differences have no taxonomic value, for in a large number of colonies larvae are found where the morphology is intermediary between the extremes. There are even cases where individuals belonging to very different types come from the same colony.

To conclude, in this work we are trying to correlate the general aspect of these larvae and the manner in which we can determine the corresponding adults.

INTRODUCTION

Lorsqu'on veut entreprendre une étude biologique, il est nécessaire de pouvoir, dès l'abord, identifier le matériel avec exactitude. Dans le cas des Fourmis *Crematogaster* d'Afrique, cela est particulièrement malaisé et c'est sans doute la raison pour laquelle l'étude de ces Fourmis sommeille. A l'heure actuelle, une révision de ce groupe s'avère indispensable, elle est un préalable nécessaire à toute enquête écologique ou biologique approfondie. Que représentent toutes les espèces, sous-espèces ou variétés décrites depuis la fin du siècle dernier ? Pour l'heure, la question est entière; le continent africain est vaste et les *Crematogaster* très variables, il est donc impossible, avec les quelques échantillons conservés dans les musées, de se faire une opinion solidement étayée. La difficulté est encore aggravée par les descripteurs eux-mêmes qui ont embrouillé leurs propres pistes par tous les moyens possibles; le simple collationnement des synonymies avouées serait déjà un travail en soi...

Devant cet imbroglio, nous avons cherché à éclaircir le problème du sous-genre *Nematocrema*. Pour commencer, nous ne statuerons pas sur la validité de ce sous-genre, nous le prendrons simplement comme base de travail en considérant comme y appartenant les Fourmis dont la reine a des mandibules à bord terminal très oblique, le post-pétiole relativement étroit et les antennes filiformes. En Afrique il y a peu d'espèces de *Nematocrema*, la plus fréquente (et peut-être la seule) est *N. stadelmanni* Mayr chez laquelle on a décrit un certain nombre de variétés. Notre premier travail a été de classer nos récoltes d'après leurs ressemblances et cela est apparu comme particulièrement

délicat. Il y a à la fois tant de différences entre certains individus d'une même colonie ou de ressemblances entre individus de colonies différentes, qu'il est difficile d'opter pour une espèce ou une variété quelconque lorsqu'on compare un assez grand nombre d'échantillons. L'étude des ouvrières ou des sexués nous laissant ainsi dans l'incertitude, nous avons entrepris l'étude morphologique du couvain. En général, les travaux de systématique négligent l'étude des larves, il s'avère pourtant que dans le cas des *Nematocrema*, celle-ci est très instructive. Nous réservons donc l'étude de la variabilité des adultes pour une publication ultérieure et nous allons nous occuper dans cette note uniquement du couvain de *Nematocrema*, sans nous soucier d'une diagnose plus précise au niveau de l'espèce ou de la variété, car nous allons voir à quel point elle est inutile ici.

I. — Origine géographique des animaux étudiés.

Les animaux récoltés proviennent de trois pays d'Afrique Occidentale : Côte-d'Ivoire, Cameroun, Gabon. L'échantillonnage le plus abondant a été prélevé au Gabon, principalement autour du laboratoire d'écologie équatoriale de Makokou. Mais nous avons aussi rencontré ces Fourmis en zone tropicale humide aux environs de la station d'écologie de Lamto en Côte-d'Ivoire et en différents points du Cameroun.

A Lamto, elles vivaient en pays de savane aux confins de la grande forêt côtière. Dans ce cas, les nids étaient en général placés en situation légèrement ombragée, mais ils



PHOTO 1.

Photos 1 et 3 (B. DELAGE-DARCHEN), photo 2 (A. R. DEVEZ).
Nids de *Nematocrema* du Gabon.

se trouvaient néanmoins en territoire de savane et non de forêt-galerie. Pourtant, il semble bien qu'il s'agisse là d'animaux essentiellement forestiers. Au Gabon, on les rencontre surtout dans les forêts secondaires, c'est-à-dire dans des zones de reboisement naturel après des périodes de défrichage. Bien que ces Fourmis nous paraissent préférer les emplacements moyennement éclairés, nous les avons retrouvées aussi dans l'enchevêtrement fort sombre des lianes et des arbres croissant aux abords des marigots, au Gabon. Les nids de ces *Nema-*

tocrema sont faits d'un carton léger. Ils sont suspendus aux branches ou collés à même le tronc. Leurs formes sont quelque peu variables, soit qu'ils aient l'aspect d'un long cylindre effilé aux deux bouts, soit qu'ils ressemblent plutôt à un cône évasé vers le bas. Ces différences de formes jointes aux différences de situation écologique nous ont incitée à effectuer de nombreux prélèvements. Mais en fait, d'après nos premières observations, ni la forme du nid, ni son site d'implantation ne semblent liés à des caractères spécifiques.

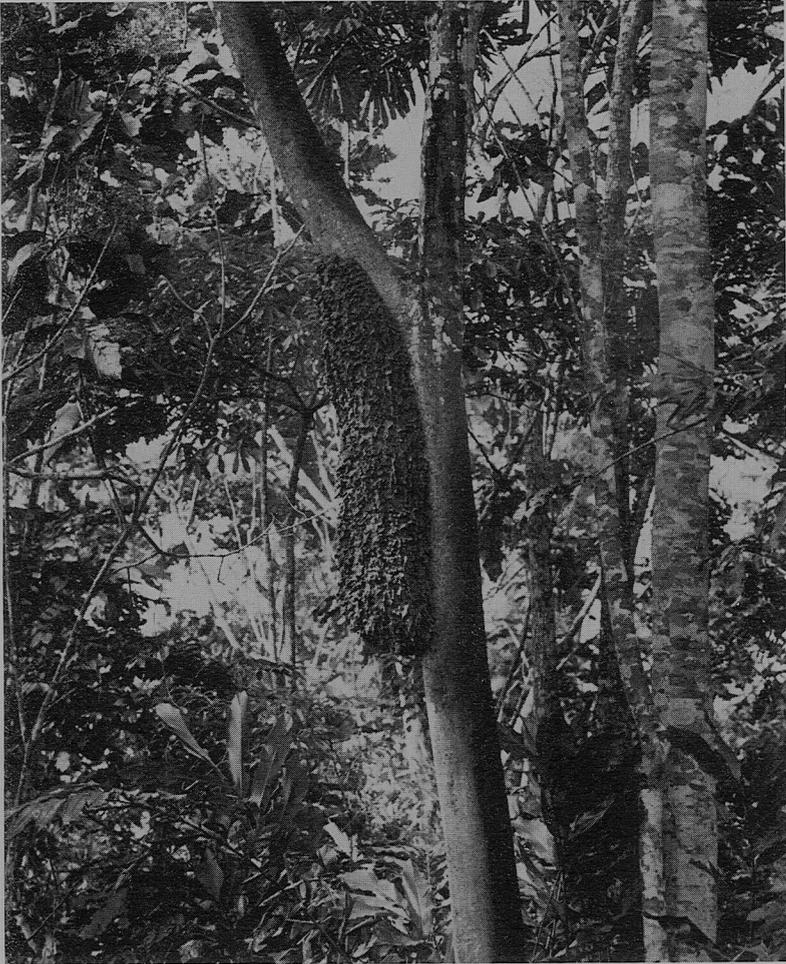


PHOTO 2.

II. — Méthode d'étude des larves de *Nematocrema*.

Tout le matériel récolté en Afrique a été ramené, conservé dans l'alcool. Les larves ont été triées et observées à l'aide d'une loupe binoculaire avec un éclairage approprié à l'étude des poils : le plus souvent, lumière rasante avec fond noir ou blanc, suivant la qualité de poils à mettre en évi-

dence. D'autre part, certains animaux ont été préparés selon des méthodes classiques d'observation d'insectes : 1° éclaircissement à la potasse à 10 % portée à ébullition, les larves y sont laissées quelques minutes; 2° lavage à l'alcool 70° chaud; 3° coloration au carmin boracique [carmin au borax plusieurs heures; premier rinçage dans l'alcool chlorhydrique (alcool 70° + 1 % ClHN) 5 minutes; deuxième rinçage à l'alcool 70°]; enfin, macération de 24 heures dans le lac-



PHOTO 3.

tophénol d'Amman qui chasse tout le colorant contenu dans la larve et l'éclaircit encore. Ces traitements aboutissent à donner des animaux colorés en rose, transparents, bien gonflés, faciles à regarder sous la loupe ou à montrer entre lame et lamelle en les piquant légèrement pour les vider du liquide qu'ils contiennent. On peut alors étudier les poils au microscope et différents détails des téguments.

III. — Les stades larvaires de *Nematocrema*.

1° MORPHOLOGIE DES LARVES

Ces larves, comme toutes les larves de Fourmis, ont l'aspect de petits cylindres blancs plus ou moins incurvés et dont la pilosité varie au cours de l'âge et des mues successives. L'étude de la chétotaxie, ainsi

que celle des mandibules, vont nous fournir de précieux renseignements. Essentiellement, on peut dire qu'on va connaître, grâce à elles, le nombre de stades larvaires. Par ailleurs, l'observation minutieuse de la pilosité de plusieurs milliers d'individus nous a conduit à définir ce qui représente l'état « normal » de la pilosité en fonction des stades et les variations plus ou moins importantes que l'on constate par rapport à ce thème fondamental. Nous verrons que ces variations sont si importantes qu'une simple comparaison des cas extrêmes aboutirait à penser que ces larves appartiennent à des espèces différentes. Mais l'importante série de colonies que nous avons étudiée nous a permis de voir que, dans un nombre élevé de nids, il y a des individus ayant une chétotaxie offrant des caractères souvent intermédiaires entre la forme « normale » et les formes extrêmes. On a ainsi toute une graduation dans la morphologie larvaire qui permet de rattacher entre elles des Fourmis différant plus ou moins à l'état adulte. Et même, on peut mettre en relation l'aspect des larves avec certains caractères des adultes. L'étude des larves de *Nematocrema* est donc du plus haut intérêt pour le systématicien.

Différentes sortes de poils.

Les larves de *Nematocrema* ont des poils de trois sortes : poils simples, poils multifides, poils en crochets.

a) POILS SIMPLES. — Ce sont les poils les plus faciles à imaginer. On les trouve sur la tête, près des pièces buccales; dans ce cas, ils sont très courts. On les rencontre aussi sur les différents segments de la larve, mais alors ils sont beaucoup plus longs et se mêlent aux poils de la deuxième catégorie (fig. 1 B).

b) POILS MULTIFIDES. — L'ensemble de ces poils constitue pour la larve une sorte de

houppelande. Ils dérivent de toute évidence d'un poil simple qui s'est subdivisé longitudinalement en plusieurs lanières effilées partant d'un tronc commun court. On peut voir ainsi des poils simples très longs, des poils bifides, trifides... Suivant les larves, c'est l'une ou l'autre de ces catégories qui prédomine. Certaines larves sont même très fournies en poils à 4 branches; en revanche, les poils à 5 filaments sont rares (fig. 1 A).

c) POILS EN CROCHETS. — Ce sont des poils beaucoup plus épais que les poils précédents; ils sont bien mieux sclérifiés et, à l'observation sous la loupe, ils se différencient de la masse des autres poils, étant à la fois plus raides et plus sombres. Ils se présentent comme une tige rigide portant à son sommet un double crochet, dont les dents sont situées à l'opposé et dans un même plan. Il arrive parfois qu'une dent est réduite ou même fait totalement défaut, dans ce cas le poil forme une crosse à son extrémité (fig. 1 C). Certains poils en crochet ont une structure un peu spéciale : le crochet, au lieu de s'ouvrir juste au bout de la tige, en angle obtus, s'amorce déjà dans le corps de celle-ci, si bien qu'il s'ouvre en angle aigu. Cette disposition, jointe à une moindre sclérotisation, donne à penser que les poils en crochet dérivent de poils bifides spécialisés (fig. 1 D).

Ainsi, bien qu'il y ait différentes catégories bien distinctes de poils chez ces Fourmis, on peut saisir des termes de passage de l'une à l'autre et cela, très souvent, sur un seul et même individu.

2° NOMBRE DE STADES LARVAIRES DÉTERMINÉS D'APRÈS LA CHÉTOTAXIE

L'étude de la chétotaxie des larves a permis de définir un certain nombre de stades. Une importante quantité d'individus a été nécessaire pour mener à bien ce travail,

heureusement nous avons récolté un très abondant couvain appartenant à une quarantaine de colonies environ. Parfois, dans certains échantillons, le classement des larves a été très facile, d'autres fois, au

repère aisément grâce à l'apparition précoce, sous le tégument de la larve, de la forme de l'imago qui se modèle peu à peu. Cet état correspond à la pré-nympe. On peut voir, en vertu de la transparence de la peau, si la larve se prépare à donner une ouvrière ou un mâle. En ce qui concerne la

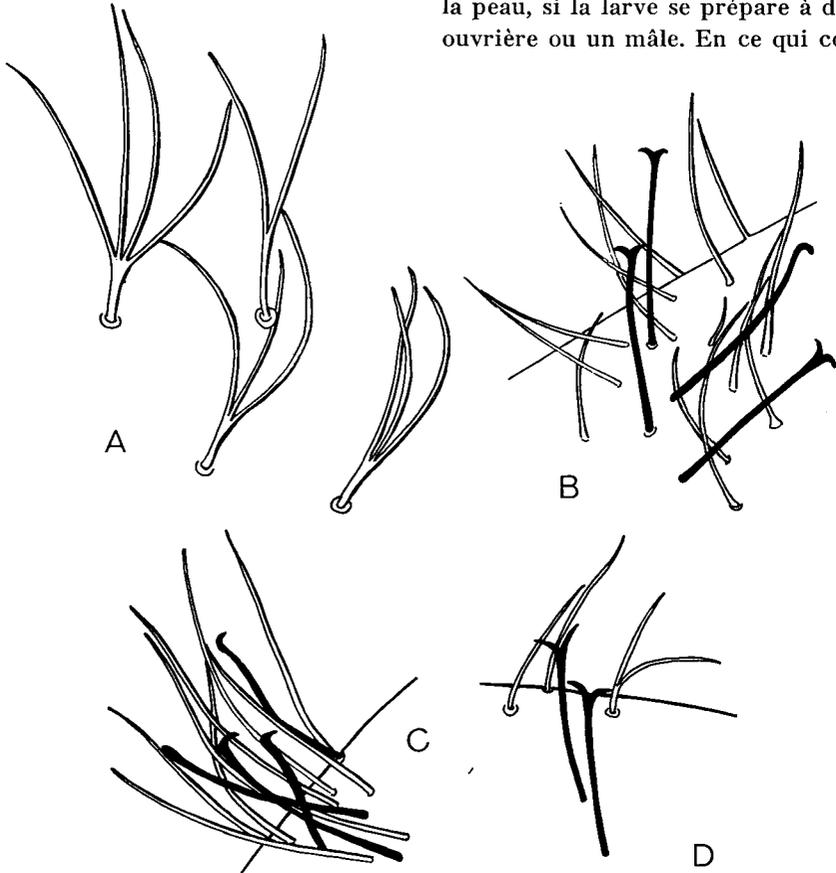


FIG. 1. — Pilosité des larves de *Nematocrema* et différentes sortes de crochets. A) poils multifides; B) poils simples et crochets; C) crochets réduits à une crose ou une massue; D) crochets très échancrés montrant une certaine analogie avec des poils bifides.

contraire, toute sériation s'avérait impossible à cause d'un empiètement de formes les unes sur les autres. Nous avons dû, pour commencer, apprendre à distinguer le sexe du couvain puis nous avons séparé le stade terminal dans un certain nombre de colonies. Il a ainsi été facile de comparer des animaux d'âge défini. Le dernier stade se

reine, il n'y a aucune hésitation possible; les larves, dans ce cas, étant nettement plus grosses.

A. — Chez les femelles.

De toutes nos comparaisons, voici ce qu'il ressort : il y a trois stades larvaires

identifiables morphologiquement chez les femelles.

a) PREMIER STADE. — C'est un stade achète, c'est-à-dire que la larve qui sort de l'œuf est glabre. Ce stade, très facile à isoler, ne nous apportera pas de renseignements particuliers, à cause justement de son absence de poils.

b) DEUXIÈME STADE. — Les larves appartenant à ce stade portent à la fois des poils simples, multifides et en crochets. Ceux des deux premières catégories sont souvent très longs. Dans certains cas, ils cachent même des crochets. Il faut donc regarder très attentivement avec un éclairage approprié pour certifier l'existence de ces derniers. Les poils en crochet sont disposés uniquement sur le dos de la larve. Ils sont répartis sur 5 segments, jamais plus. Il y en a environ 4 rangées, ce qui fait au total 20 crochets pour une larve, mais ce nombre n'est pas rigoureusement fixé. Ils servent, ainsi que les poils multifides, au maintien des larves contre les parois rugueuses du nid.

c) TROISIÈME STADE. — Il se différencie du second, essentiellement par la disparition des crochets. Il n'y a plus que des poils multifides et simples disposés en ceintures autour du corps. Il y a autant de ceintures que d'anneaux à la larve, mais les poils les plus longs et les plus fourchus sont concentrés sur le milieu du corps, sur le dos, là où leur utilité pour l'accrochage est évidente.

B. — *Chez les mâles.*

Nous pensons que le déroulement de la croissance est identique.

a) LE PREMIER STADE doit être glabre, nous le déduisons de l'observation du très jeune couvain issu de colonies montrant des pré-nymphes de mâles.

b) LE DEUXIÈME STADE ressemble à celui du couvain femelle, car les larves ont à la fois des poils et des crochets. Toutefois, ces larves mâles sont plus longues, plus droites, plus cylindriques que les larves femelles de même taille. Par ailleurs, les crochets dépassent toujours les poils multifides et hérissent nettement le dos. Nous avons mesuré la tige de ces crochets. Comparée à celle des ouvrières, il n'y a pas de différences notables, il faut donc en déduire que chez les mâles les poils multifides sont plus courts. Nous n'avons pas cherché à mesurer ces derniers, car ils ondulent toujours dans les préparations microscopiques et la lecture de leur dimension s'en trouve gravement altérée. Dans la majeure partie des cas, on peut ainsi distinguer le couvain mâle du couvain femelle à ce stade, toutefois il y a des larves qui restent difficiles à classer et l'on doit avouer que la reconnaissance du sexe est parfois une affaire subjective et incite donc à la prudence.

c) LE TROISIÈME STADE, en revanche, est différent chez les mâles et les femelles. En effet, les larves mâles se distinguent nettement des larves femelles, car elles ont les crochets comme au stade précédent. Là encore, elles restent généralement plus cylindriques que les larves femelles.

Ces différences de formes s'estompent lorsqu'on approche de l'éclosion, mais la confusion des sexes n'est pas possible alors car il reste la structure de la pilosité et l'aspect de l'imago à venir, vu par transparence à travers les téguments.

C. — *Comparaison avec d'autres espèces de Fourmis.*

La croissance des larves de Fourmis est continue. L'allongement de l'individu au sein d'un stade est à la fois régulier et important, si bien qu'on passe de l'un à l'autre sans hiatus identifiable sur une courbe de croissance, celle-ci ne présen-

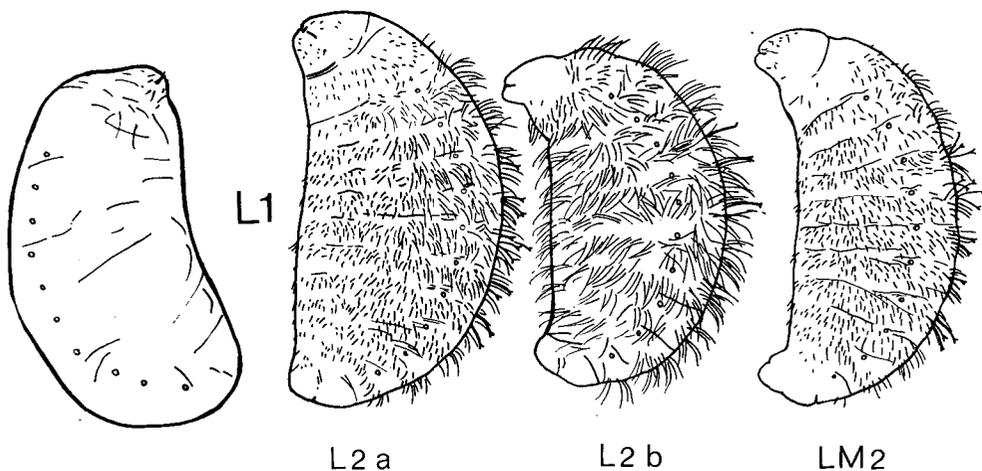


FIG. 2. — Larves de *Nematocrema*.

L1 : larve de stade I, glabre. *L2* : larve femelle de stade II à poils et crochets, de type normal. *L2b* : larve femelle de stade II à poils particulièrement longs et aux crochets en nombre réduit. *LM2* : larve mâle de stade II.

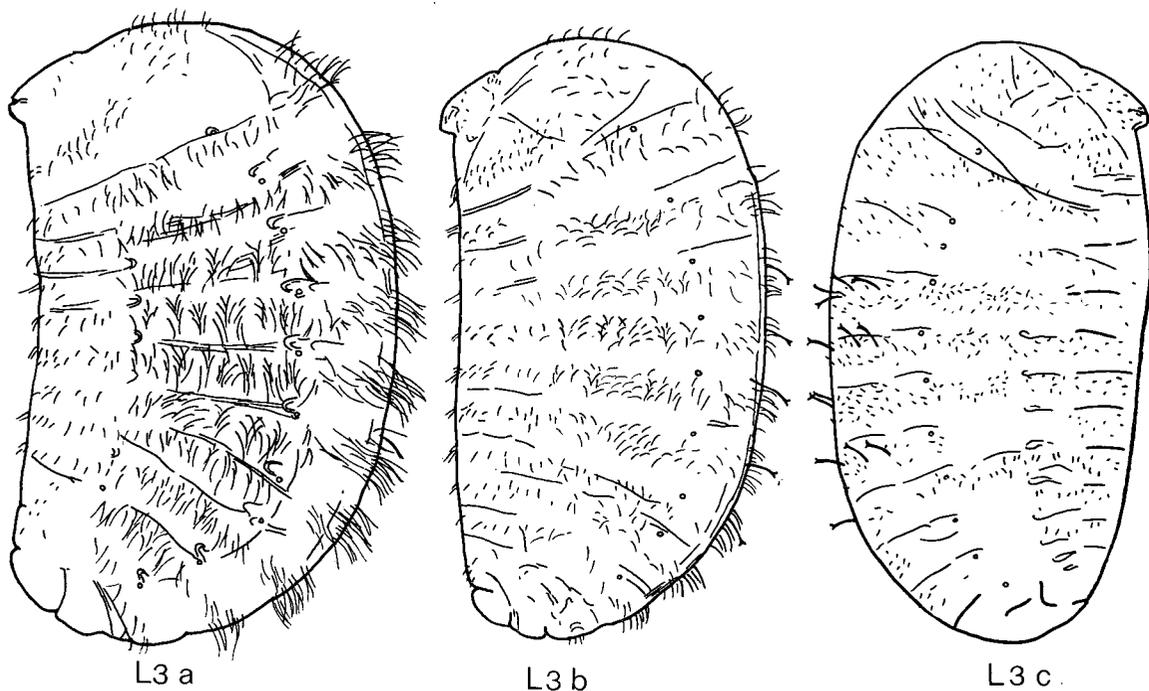


FIG. 3. — Larves de *Nematocrema*.

L3a : larve femelle de stade III de type « normal » : poils relativement longs et pas de crochets. *L3b* : larve femelle de stade III de la même colonie à poils réduits (en nombre et en longueur) et à crochets bien développés. *L3c* : larve femelle de stade III à poils extrêmement réduits et crochets très fonctionnels. Cette larve est issue de la même colonie que *L3a* et *L3b*. Les larves des colonies M 70, Be 94, M 168 sont toutes de ce type (cf. texte).

tant pas de paliers, comme c'est le propre généralement chez les arthropodes.

L'analyse de la chétotaxie des larves de *Nematocrema* montre trois stades. Cela peut paraître surprenant chez un hyménoptère car, en général, on en compte cinq. Toutefois, il ne s'agit point là d'une exception. Rappelons que WHEELER et WHEELER comptent quatre stades chez les larves d'*Aphænogaster rudis* Em. (larves d'ouvrières) et WEIR et POLDI, travaillant respectivement sur *Myrmica rubra* L. et *Tetramorium caespitum* L., en comptent seulement trois, comme chez *Nematocrema*. PASSERA, dans une étude de la morphologie larvaire de *Plagiolepis pygmaea* Latr., dénombre cinq stades chez les larves. Certains stades sont difficiles à discerner, mais cet auteur y arrive en observant par exemple l'implantation caractéristique de quelques poils. Chez *Nematocrema*, la pilosité est à la fois trop abondante et trop variable d'un individu à l'autre pour qu'un tel repère soit utilisable.

Nematocrema, leur accroissement d'un stade à l'autre est faible, mais suffisamment net pour que leur mesure fournisse des renseignements utiles. La lecture au microscope de la dimension des mandibules est toujours délicate, car il est difficile de les étaler dans un plan bien horizontal lors du montage des têtes entre lame et lamelle. C'est pour-

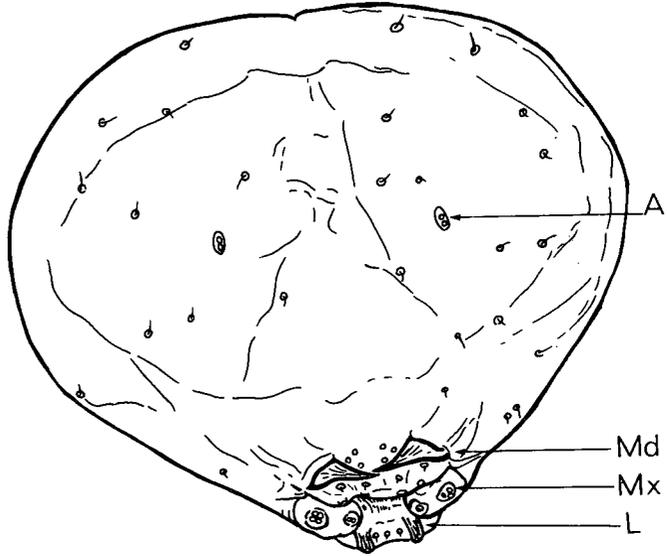


FIG. 4. — Tête de larve de *Nematocrema*.
A = antenne à 3 sensilles. Md = mandibules de forme triangulaire simple. Mx = maxilles. L = Labium.

3° NOMBRE DE STADES LARVAIRES DÉTERMINÉS PAR LA MESURE DES MANDIBULES

A. — Les mandibules des larves d'ouvrières.

Afin de savoir si ces trois stades définis par la chétotaxie pouvaient être tenus pour sûrs ou bien si, au contraire, un même état morphologique correspondait en réalité à plusieurs stades, nous avons entrepris l'étude des pièces buccales. Dans les larves de Fourmis, les seules parties véritablement bien sclérifiées sont les mandibules. Chez

quoi, sur chaque tête préparée, nous n'avons pu généralement n'en mesurer qu'une.

Les mandibules de *Nematocrema* ont la forme d'un triangle dont la base correspond à l'articulation et le sommet, légèrement incurvé, à la dent apicale. Sur la marge interne de l'appendice, il est impossible de déceler la présence de denticulations, contrairement à ce que l'on voit chez d'autres larves de Fourmis.

L'observation de la simple morphologie de ces pièces buccales ne donne aucune indication sur l'âge de la larve; il en est de même pour les autres parties de la tête, qu'il

s'agisse des antennes (à 3 sensilles), du labium (2 palpes + poils sensoriels courts), des maxilles (chacune porteuse de 2 palpes) ou du labre (sensilles et poils).

Nous allons donner comme exemple les résultats obtenus avec la colonie X 30 récoltée au Gabon, dont le couvain contenait seulement des larves d'ouvrières. Les mesures sont présentées sans conversion en millimètre, car seules importent ici les dimensions relatives. Le stade qui semble le plus disparate morphologiquement est le stade intermédiaire entre le premier stade glabre et le stade terminal aux larves sans poils-crochets donnant les prénymphe. On y trouve en effet des larves de tailles variées, très diversement distendues, d'où l'apparition de dissemblances dans l'aspect général de la pilosité; en effet, plus la larve est distendue et plus les poils sont écartés et paraissent courts. Ce lot de larves porteuses de poils multifides et de poils en crochets paraît donc n'être pas homogène.

Pour ce qui concerne la caste ouvrière, il semble que le plus grand accroissement du couvain ait lieu pendant ce stade, le stade suivant étant surtout occupé par la différenciation de l'imago. Afin de bien nous assurer de la qualité des individus de ce stade intermédiaire, nous avons séparé trois lots de larves dans ce stade, classés en fonction de leur grosseur. Puis nous avons pris les individus extrêmes, les plus grands et les plus petits, et éliminé les moyens, et nous avons mesuré leurs mandibules. De cette façon, nous avons espéré faire ressortir des différences possibles. En réalité, nous voyons d'après les histogrammes établis à partir de 50 grandes larves et de 50 petites larves du stade intermédiaire que les mandibules ont les mêmes dimensions extrêmes et se répartissent d'une manière identique dans les différentes classes de tailles. Nous avons retrouvé le même phénomène avec les larves de plusieurs colonies traitées pareillement. Il faut donc en conclure que ce stade inter-

médiaire est homogène et correspond véritablement à un stade II.

Nous pouvons donner maintenant l'histogramme général de la taille des mandibules pour les larves de la colonie X 30. Il y a peu de larves du stade 1 mesurées, car dans

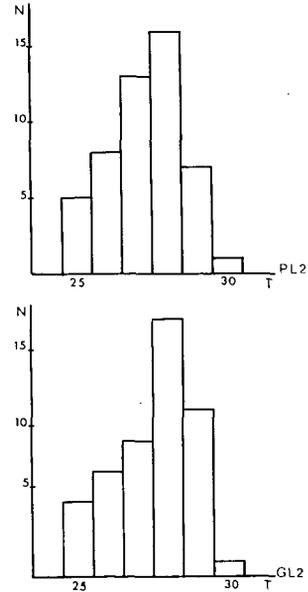


FIG. 5. — *Nematocrema* colonie X 30. Histogrammes représentant la longueur des mandibules des plus petites larves (PL2) et des plus grandes larves (GL2) du stade II. On voit que les distributions des tailles sont identiques.

En ordonnée : N = nombre d'individus; en abscisse : T = longueur des mandibules exprimée en divisions micrométriques.

cette colonie on en a très peu récolté. Nous voyons que, malgré l'étalement des mesures, nous obtenons trois populations larvaires bien définies, les dimensions des mandibules ne se chevauchant pas d'une classe à l'autre. L'étude morphologique de la pilosité et l'analyse biométrique de la taille des mandibules concordent donc et permettent d'affirmer l'existence de trois stades seulement chez les larves de *Nematocrema*.

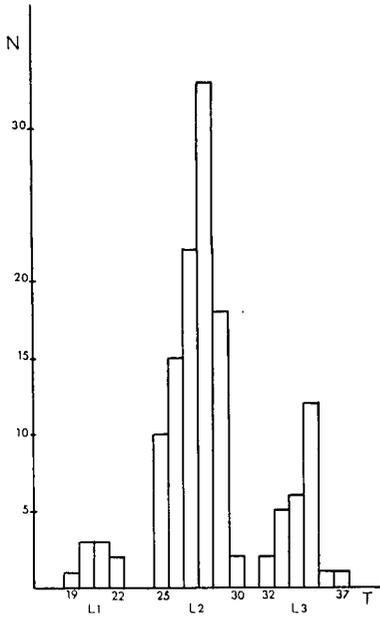


FIG. 6. — *Nematocrema* colonie X 30.

Histogramme représentant la longueur des mandibules de toutes les catégories de larves. On a 3 polygones bien individualisés correspondant à 3 stades larvaires également définis par la chétotaxie.

En ordonnée : N = nombre d'individus; en abscisse : T = longueur des mandibules en divisions micrométriques. $L1$ = larves du stade I glabres; $L2$ = larves du stade II à poils et crochets; $L3$ = larves du stade III ou pré-nymphes à poils seuls.

B. — *Les mandibules des larves de mâles et de reines.*

Nous avons mesuré les mandibules des pré-nymphes de mâles et de reines. Chaque fois, nous avons pu constater que leurs dimensions étaient analogues à celles des pré-nymphes d'ouvrières issues de la même colonie. Par ailleurs, l'étude de la pilosité nous montre que les larves femelles du stade 2 ont un accroissement maximum, identique pour tous les individus dans les colonies où apparaissent des reines. En revanche, les larves de ces dernières subissent une très forte croissance à un stade sans

poils en crochets, donc postérieur au stade 2. Comme les mandibules de ces larves en fin de croissance ont la même taille que celles des larves d'ouvrières du stade 3, il est permis de penser que la forte croissance des larves de reines se fait en un seul stade qui est aussi le stade 3. La diffé-

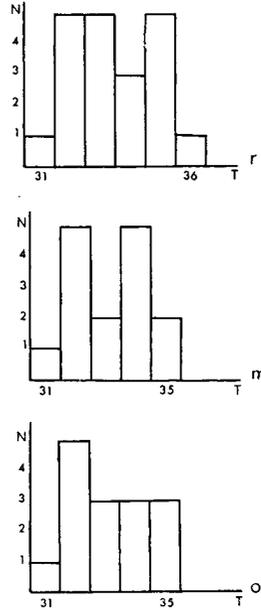


FIG. 7. — *Nematocrema* colonie M 164.

Histogrammes représentant la longueur des mandibules des pré-nymphes de reine (r) de mâle (m) et d'ouvrières (o). Les tailles extrêmes des mandibules et leur répartition sur les graphiques peuvent être considérées comme identiques, ce qui semble indiquer un nombre de stades larvaires égal pour ces trois catégories d'animaux.

En ordonnée : N = nombre d'individus; en abscisse : T = longueur des mandibules en division micrométrique.

renciation de la caste, si l'on se fie aux apparences, se ferait donc tardivement chez ces Fourmis. De même, la croissance différentielle des individus mâles, dont les pré-nymphes sont légèrement plus grosses que celles des ouvrières, se produit aussi au dernier stade (fig. 7).

IV. — Variations de la pilosité des larves par rapport au schéma-type.

Maintenant que nous connaissons la morphologie des larves de *Nematocrema* et les stades par lesquels elles passent, nous pouvons évoquer les variations que l'on constate dans l'aspect de leur pilosité. Nous abordons ici une question très intéressante, car elle est liée de près à la classification systématique de ces Fourmis. On aurait pu penser que la distribution de la pilosité des larves, à des stades déterminés, était un caractère stable pour une espèce donnée. Tout au plus, aurait-on pu imaginer que quelques espèces très voisines avaient peut-être des larves possédant la même chétotaxie. Dans ce cas, l'étude du couvain n'aurait été d'aucun secours pour la systématique. En fait, le problème ne se pose pas de cette manière-là. Nous avons dû observer de très nombreuses larves de tous les stades et, en même temps, comparer les adultes des mêmes colonies pour arriver à cette évidence que le schéma type de la chétotaxie des larves est passible d'importantes fluctuations.

A. — Variations de la chétotaxie des pré-nymphes.

Lorsque les pré-nymphes sont sur le point de muer, il n'y a aucun doute à avoir sur le devenir de l'individu observé par transparence. On peut constater ainsi en toute certitude :

1° *Que les pré-nymphes de mâles* possèdent toujours des poils en crochet en plus des deux autres sortes de poils. On peut citer simplement deux animaux de la même colonie où les crochets étaient absents, alors que nous avons étudié plusieurs centaines de ces pré-nymphes dans différentes colonies. Ces deux exceptions n'empêchent

pas de conclure que dans la grande généralité des cas, les pré-nymphes de mâles sont régulièrement porteuses de poils et de crochets.

2° *Que les pré-nymphes de reines* ne portent jamais de crochets. Leurs poils multifides paraissent assez courts, comparés à ceux des ouvrières. Il s'agit vraisemblablement d'un effet d'optique, compte tenu de la taille importante de la larve. De toute façon, le point important réside dans cette absence constante de poils en crochets.

3° *Que les pré-nymphes d'ouvrières* présentent parfois des poils en crochets. Nous avons vu que la caractéristique du stade 3 femelle est de ne point porter de crochets. Or, il y en a incontestablement sur certains individus, dans certaines colonies. Leur nombre est variable et leur forme aussi. On peut trouver parfois 1 ou 2 crochets seulement sur le dos d'une larve III, d'autres fois on atteint la vingtaine, donc autant qu'au stade précédent. Ces crochets ont la forme caractéristique que nous avons décrite plus haut, mais il semble qu'on rencontre plus souvent qu'au stade précédent les malformations que nous avons déjà évoquées, aboutissant à des poils en crosse ou bien à des crochets proches voisins de poils bifides. Il y a une sorte d'antagonisme entre le développement des crochets et celui des poils multifides. En effet, plus la pré-nymphe a de crochets et moins ses poils multifides sont développés et inversement. Cela est si vrai qu'on a pu sérier les pré-nymphes de *Nematocrema* de la façon suivante :

Type a) Poils simples et multifides bien développés, pas de crochets, cas général.

Type b) Poils simples et multifides bien développés, petit nombre de crochets, cas assez fréquent.

Type c) Poils simples longs, disparition plus ou moins totale des poils multifides, nombreux crochets (20 environ), cas moins fréquent que le précédent.

Type d) Disparition totale des poils multifides, seuls restent des poils simples très courts, abondants, une vingtaine de crochets, cas extrême. Vu sous un faible grossissement, le tégument de ces larves paraît glabre (hormis les crochets).

Il y a donc tous les intermédiaires dans ces développements respectifs de poils et de crochets. Il existe un spectre morphologique continu allant de la pré-nympe porteuse de poils simples et multifides longs, uniquement à la pré-nympe à poils simples très courts et longs crochets. Ce qu'il est très important de noter ici, c'est la distribution de ces morphologies différentes au sein des colonies que nous avons étudiées. On a trouvé ceci :

— Certaines colonies correspondant au cas général contiennent uniquement des pré-nymphes à poils simples et poils multifides très abondants, du type a;

— Certaines colonies comprennent quelques individus du type b, la majorité étant du type a.

— Certaines colonies comprennent des individus du type a + du type b + du type c et même du type d quelquefois, à égalité.

— Certaines colonies ont une balance en faveur des pré-nymphes à crochets. Dans ce cas, on note surtout des animaux appartenant aux types c et d.

— Cas extrême, il n'y a plus de pré-nymphes du type a, mais seulement des pré-nymphes du type d, à crochets et poils simples très courts et rares.

Lorsqu'on compare les pré-nymphes des types extrêmes (a) et (d), on remarque très facilement que ces animaux, outre la pilosité, sont fort différents. Les pré-nymphes (a) sont d'un blanc tirant sur l'ivoire et sont légèrement moins cylindriques que les pré-nymphes (d). Ces dernières ressemblent à des petits tonneaux, très blancs, à peau fine facilement ridée, alors que la peau des larves (a) semble plus épaisse et reste tou-

jours mieux tendue. Par ailleurs, les pré-nymphes (d) sont toujours plus petites que celles de type (a). Il est donc facile d'imaginer le retentissement que cela peut avoir sur le polymorphisme des adultes. Ne serait-ce qu'en ce qui concerne la taille, on constate en effet que les colonies aux pré-nymphes de type (d) pur ont des ouvrières toutes très petites. Malheureusement, les colonies que nous avons récoltées et dont les pré-nymphes étaient à 100 % du type (d) ne comportaient pas de couvain de sexués. Nous manquons donc d'information à ce sujet. Ces larves à crochets ne seraient-elles pas le reflet d'un état physiologique général de la colonie à un moment donné ? Dans ce cas, elles ne correspondraient pas à une forme permanente stable caractéristique de certains nids. On pourrait le croire en voyant toute la gradation précédemment décrite et en sachant par ailleurs qu'aucune larve de reine observée n'est porteuse de crochets. S'il en est ainsi, on ne peut mettre en cause la jeunesse des colonies. Nous avons trouvé de très petits nids de *Nematocrema*, il semblait s'agir de colonies jeunes formées par bouturage, elles ne possédaient qu'un petit nombre d'ouvrières et du couvain âgé. Il n'y avait encore ni œuf, ni reine. Etant donné la morphologie de la reine qui ressemble plutôt à un parasite, il semble bien évident que le mode normal de fondation des colonies soit le bouturage. En effet, on ne voit pas comment une telle reine de *Nematocrema* pourrait, seule, sur le tronc lisse d'un arbre, avec ses mandibules pointues, construire un premier abri de carton. D'autre part, l'architecture du nid de ces Fourmis est tellement différente de celle des autres *Crematogaster* arboricoles qu'on ne peut imaginer que la reine soit parasite d'une autre espèce. Cela obligerait les ouvrières de *Nematocrema*, lorsqu'elles naîtraient, à démolir et reconstruire complètement le nid mère. Or, dans ces jeunes nids, le couvain était de type normal quant

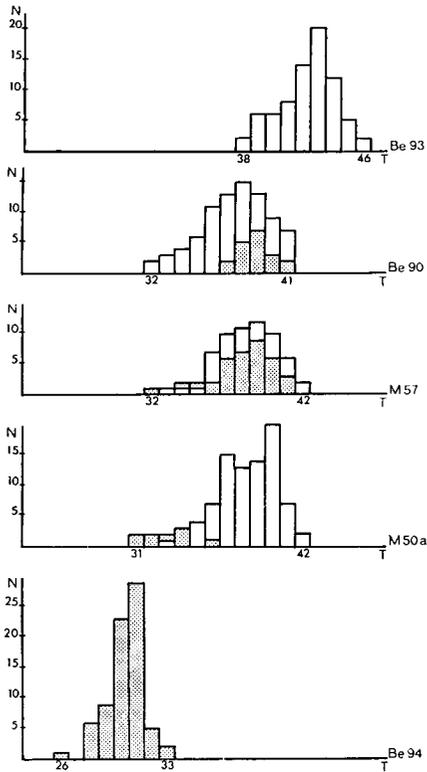


FIG. 8. — *Nematocrema*
colonies Be 93, Be 90, M 57, M 50A, Be 94.

Histogrammes comparatifs de la taille des pré-nymphes pour ces 5 colonies. En blanc : pré-nymphes à poils seuls; en grisé : pré-nymphes à poils et crochets.

Nous pouvons voir :

1° La grande différence de taille générale des pré-nymphes entre les colonies Be 93 (poils seuls) et Be 94 (poils courts plus crochets). La différence est telle que ces deux polygones n'ont aucun chevauchement. Les cas Be 90, M 57 et M 50A sont des intermédiaires entre ces deux extrêmes.

2° Les colonies Be 90, M 57 et M 50A ont des larves à poils + crochets dont la taille va en diminuant d'une colonie à la suivante. En général, les pré-nymphes à poils + crochets sont plus petites que les autres, néanmoins ces exemples montrent que l'on trouve là aussi une certaine variation, puisque dans la colonie Be 90 les larves à poils + crochets se trouvent surtout parmi les plus grands individus. La colonie M 50, au contraire, ne montre de pré-nymphes à poils + crochets que vers la gauche de la courbe, du côté des plus petits individus.

à la pilosité. En revanche, les gros nids de *Nematocrema* qui nous ont donné des pré-nymphes à crochets uniquement étaient des nids âgés. Mais peut-être sommes-nous en présence de manifestations d'ordre génétique ? Dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons trancher.

Lorsqu'on passe d'un stade à l'autre, la courbure générale des larves de Fourmis varie, il est donc hasardeux de comparer la taille générale des individus d'âges variés. En revanche, les pré-nymphes proches de la mue peuvent être mesurées et comparées utilement. Nous donnons les histogrammes établis en mesurant des groupes de pré-nymphes de diverses colonies. Nous pouvons constater dans les colonies possédant des pré-nymphes à crochets que les courbes représentatives de celles-ci ont leurs sommets légèrement décalés vers les tailles inférieures, comparées à celles de larves de la même colonie n'ayant pas de crochets. Dans les cas extrêmes, tels que Be 93 et Be 94, l'un n'ayant aucune pré-nymphe à crochet et l'autre n'ayant que des pré-nymphes à crochets au contraire, on peut voir nettement le grand décalage qui existe entre les tailles générales des pré-nymphes de ces colonies; il n'y a même aucune dimension commune à ces deux histogrammes.

B. — Variations de la chétotaxie des larves du stade II.

Les larves du stade II ont aussi une pilosité relativement variable, mais ici le phénomène n'atteint pas la même ampleur que chez les pré-nymphes. Suivant les colo-

En ordonnée : N = nombre d'individus; en abscisse : T = taille des pré-nymphes exprimée en divisions micrométriques.

nies, on rencontre des animaux dont les poils sont plus ou moins longs. Lorsque les poils sont particulièrement longs, on assiste parfois à une réduction du nombre des crochets. Les faits vont donc dans le même sens qu'au stade 3, à ceci près qu'au stade 2 ils sont toujours moins accusés. Par ailleurs, les larves de ce stade portant toujours des poils longs et très abondants, le dénombrement des crochets est souvent aléatoire.

Chétotaxie des larves aux stades II et III dans différentes colonies du Gabon et de Côte-d'Ivoire.

Nous avons rapporté en un tableau le résultat de nos observations portant sur la pilosité des larves de 33 colonies.

On peut résumer les faits ainsi :

Chez les larves II :

16 colonies : toutes les larves ont *poils + crochets*;

5 colonies : certaines larves ont *poils + crochets* et d'autres larves *poils seuls*;

10 colonies : toutes les larves ont *seulement des poils* et pas de crochets.

Chez les larves III :

17 colonies : toutes les larves ont de longs *poils seulement*;

9 colonies : certaines des larves ont *seulement des poils longs*, d'autres des *poils longs + crochets*;

3 colonies : les larves ont des poils *simples très courts + crochets*.

On voit donc que le nombre des exceptions est loin d'être négligeable.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Ces variantes dans la pilosité des larves se retrouvent dans toutes les régions où nous avons pu récolter ces Fourmis. Il s'agit donc d'un phénomène très général. Il faut sans doute comprendre l'apparition des crochets comme palliatif de la réduction concomitante des poils. En effet, l'un ou l'autre de ces dispositifs doit nécessairement être bien développé, si l'on veut que la larve puisse tenir accrochée aux parois du nid comme c'est l'habitude chez ces Fourmis. Les deux dispositifs, brosses de longs poils ou crochets peu nombreux et forts, ont la même fonction et la présence de l'un ou de l'autre reste indispensable.

Il est naturel de chercher dans ce spectre morphologique mis en évidence chez les larves de *Nematocrema* les manifestations d'un phénomène évolutif. Mais, dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons dire si ces différents faciès larvaires sont héréditaires ou s'ils sont simplement induits par une physiologie particulière des

animaux à un moment donné, sans implication génétique. De toute façon, l'un comme l'autre des dispositifs d'accrochage semble également efficace. La nécessité vitale de la sélection de l'un au détriment de l'autre ne nous paraît pas évidente. Mais le fait est là.

Nous avons vu la relation qui existe entre le polymorphisme larvaire et la morphologie des adultes. Les pré-nymphes d'ouvrière à crochets et très peu pileuses sont en général les plus petites. Il s'ensuit que les adultes auront une taille inférieure à ceux provenant de grandes pré-nymphes très pileuses. Les différentes espèces de *Nematocrema* qui ont été répertoriées le furent incomplètement, il manque parfois la description de l'ouvrière, ainsi on ne peut se faire une idée exacte de la validité de ces espèces. *Nematocrena stadelmanni* Mayr est l'espèce la mieux décrite et peut-être même la seule existante. On lui a adjoint un certain nombre de « variétés » dont la signification était jusqu'à maintenant incertaine. A la

NUMÉRO DE LA COLONIE	PILOSITÉ DES LARVES II FEMELLES		PILOSITÉ DES PRÉ-NYMPHES D'OUVRIÈRES		
	Provenance Gabon	Cas normal, poils + crochets	Poils, mais pas de crochets	Cas normal, poils, pas de crochets	Très peu de poils, pas de crochets
M 10		+		+	
M 11				+	+
M 12				+	
M 20				+	+
X 29		+		+	
X 30		+		+	
B 32				+	
B 45		+		+	
M 49		+		+	
M 50 A		+		+	+
M 56				+	+
M 57		+		+	+
M 60		+		+	
M 61		+		+	
M 62		+		+	
M 70		+		0	+
M 79		+		+	
M 80		+		+	
Be 88				+	
Be 89		+		+	
Be 90		+		+	+
Be 93				+	
Be 94		+ nombreux crochets		0	+
Be 96				+	
Be 101		+		+	
M 115				+	+
M 128		+		+	+
M 164		+		+	
M 168		+ nombreux crochets		0	+
Provenance Côte-d'Ivoire.					
159		+			
330				+	
331		+		+	
332		+		+	+

lumière de l'enseignement fourni par l'analyse des larves, nous avons cherché à déterminer les ouvrières d'un certain nombre de nos échantillons. Pour cela, nous avons utilisé les descriptions originales et étudié des spécimens aimablement prêtés par M. BARONI URBANI du musée de Bâle. Nous donnons ici quelques exemples de ces déterminations :

— colonie M 168 : *Nematocrema stadelmanni* Mayr var. *pisata* Sant.;

— colonie M 164 : *Nematocrema stadelmanni* Mayr var. *angustata* Mayr.;

— colonies B 35-M 68 : *Nematocrema stadelmanni* Mayr var. *anguliceps* Stitz.;

— colonies M 16-M 51, M 11-M 12 : *Nematocrema stadelmanni* var. *dolichocephala*.

Mais dans la colonie X 30, nous constatons que certains individus correspondent à la variété *dolichocephala*, et d'autres s'en différencient par la forme du pédoncule. Par ailleurs, les colonies Be 101 et M 165 ont des individus à classer dans la variété *anguliceps* si l'on considère la forme de la tête et *ovinodis* Stitz si l'on s'en réfère à celle du pédoncule. Il n'est donc pas possible de donner un nom à ces animaux.

En fait, connaissant les liens de parenté qui existent entre les larves de toutes ces colonies, il nous semble permis de mettre toutes ces variétés en synonymie. L'étude des larves de *Nematocrema* nous est donc d'un précieux secours pour entreprendre maintenant celle des adultes correspondants et appréhender le degré de variabilité de ces Fourmis.

BIBLIOGRAPHIE

- MAYR, 1895. — *Ann. Naturh. Hofmus.*, Wien, **10**, 140-142.
- PASSERA, 1968. — Les stades larvaires de la caste ouvrière chez la Fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr., hyménoptère Formicidae. *Bull. Soc. Zool. France*, **93**, n° 3, 357-365.
- POLDI (B.), 1965. — Etudes sur la fondation des nids chez les Fourmis. III. Elevage artificiel d'une larve de *Tetramorium caespitum* L. C. R. V^e Congrès U.I.E.I.S., Toulouse, 321-329 (1967).
- STITZ, 1916. — *Erg. 2 Deutsch. Zentr. Afr. Exped.*, **1**, 383-384.
- WEIR (J. S.), 1959. — Egg masses and early larval growth in *Myrmica*. *Insectes soc.*, **6**, 187-201.
- WHEELER (G. C.) et WHEELER (J.), 1953 b. — The ant larvae of the subfamily Formicinae. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, part 1, **46**, 126-171; part 2, **46**, 175-217. — 1960. Techniques for the study of ant larvae. *Psyche*, **67**, 87-94.