

# REVUE FRANÇAISE D'ENTOMOLOGIE

TOME XIV, FASCICULE 3 (Supplément).

## OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES ET ÉCOLOGIQUES SUR *DORYLUS (ANOMMA) NIGRICANS ILLIGER*

[HYMÉNOPTERA DORYLIDAE]

par François COHIC (1)

### SOMMAIRE

INTRODUCTION. Caractères des *Dorylus* (s. str.).

#### I. MORPHOLOGIE.

Morphologie larvaire (p. 233). — Morphologie des adultes (p. 237).

#### II. LE POLYMPHORISME.

Analyse biométrique du polymorphisme (p. 250). — Polymorphisme morphologique (p. 251). — Allométrie de croissance (p. 252).

#### III. BIOLOGIE. COMPORTEMENT.

Nature et structure de la colonie de razzia (p. 262). — Histoire de la colonne. — Départ et retour (p. 264). — Le nid temporaire (p. 265). — Détails de comportement (p. 267).

#### IV. LES DORYLOPHILES.

Les commensaux (p. 268). — Les prédateurs (p. 270).

#### CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

#### BIBLIOGRAPHIE.

### INTRODUCTION

Nous avons eu récemment l'occasion, en tant que stagiaire de l'Office de la Recherche Scientifique Coloniale, d'accompagner la mission de MM. PAULIAN et DELAMARE, en Côte d'Ivoire, mission organisée pour le compte de l'Institut Français d'Afrique Noire. Le but général de ces études était l'écologie globale d'une station de forêt tropicale. M. PAULIAN nous a proposé comme sujet de recherches l'étude du comportement des « myrmes » ou Fourmis voyageuses, qui forment un des éléments les plus frappants et les plus spectaculaires du paysage tropical.

L'étude de notre matériel a été poursuivie à Paris au laboratoire d'Entomologie du Muséum. Nous exprimons à M. le Professeur JEANNEL notre respectueuse reconnaissance pour l'hospitalité et les facilités dont il a bien voulu nous faire profiter.

Le résultat de ce *Dorylologie* n'avait tout pas encore que l'objet d'étude très fragmentaires, non suivies. Malheureusement le bref séjour que nous avons fait en Côte d'Ivoire ne nous a pas permis de nous livrer à une étude très approfondie de ces curieux Hyménoptères. Pour cela il nous eût fallu une installation stable, d'un caractère durable, avec tout l'outillage nécessaire.

(1) Travail présentant le point de vue d'un biologiste à l'Institut d'Entomologie de l'Office de la Recherche scientifique coloniale (1946).

Néanmoins avec les moyens de fortune dont nous avons disposé, nous avons pu faire quelques observations assez intéressantes que nous nous proposons de compléter dans un avenir prochain, au cours de séjours coloniaux plus prolongés.

Si l'étude des *Anomma* africains n'a été que superficielle, par contre, dans la région néotropicale, les *Eciton* ont fait l'objet d'importantes recherches de la part de SCHNEIRLA. Il ne nous semble pas inutile ici de rappeler les conclusions auxquelles cet auteur est arrivé, la similitude du comportement des *Anomma* et des *Eciton*, résultant peut-être des mêmes facteurs.

Retenant ses travaux sur *Eciton hamatum* (1941), SCHNEIRLA a fait une étude très serrée de la biologie et du comportement d'*Eciton Burchelli*. Voici en gros les résultats obtenus. Il existe une phase stationnaire, avec nid fixe, alternant avec une phase de nomadisme à changement journalier de bivouac, dans un cycle très régulier. Ce cycle est prévisible et non soumis au hasard comme le supposaient de nombreux auteurs. Il n'y a pas de relation essentielle entre le potentiel nutritif d'un territoire donné et la présence ou l'absence de mouvement de la colonie. Les mouvements sont uniquement conditionnés par le cycle reproductif de la reine, les facteurs de changement résistant dans le stimulus exercé sur les ouvrières par les larves. Selon cet auteur, les *Eciton* peuvent être considérés comme présentant une forme primitive et rudimentaire de la migration dont les deux critères essentiels sont définis par HEAPSE (1931).

1. Présence d'un facteur gamétique poussant au déplacement.
2. Reversibilité du mouvement.

**Répartition et... Discrétion.** Les *Dorylidae* sont typiquement éthiopiens. Tous les sous-genres de *Dorylus* (sauf *Dichhadia*) sont représentés dans cette région. Le genre *Aenictogiton*, connu uniquement par ses mâles, est particulier à l'Afrique. Le genre *Aenictus* toutefois, quoique bien représenté en Afrique, a plus d'espèces dans les régions Indomalaises et s'étend à la Chine, aux Philippines et à la région nord du Queensland. Le genre *Dorylus* est peu représenté dans l'Inde et en Indonésie. La faune malgache, qui a de fortes affinités avec la faune éthiopienne et indomalaise, est totalement dépourvue de *Dorylidae*.

En région néotropicale, les *Dorylidae* ne sont représentés que par deux genres : *Eciton* (ss. lat.) et *Cheliomyrmex*, formant la sous-famille des *Ecthomiinae*. *Eciton* et *Paratetramorium* sont dans une indépendance totale en gardant un type de comportement très analogue.

WHEELER fait remarquer que les espèces d'*Anomma* (sous-genre de *Dorylus*) sont fréquemment confondues par les observateurs et que la biologie qu'ils en donnent se rapporte d'une manière générale à diverses espèces.

Le groupe *Anomma Wilema* et *A. migrans* nous semble à

première vue improbable, de grosses différences morphologiques de la tête et de coloration écartant toute cause d'erreur. A notre avis la confusion entre les sous-espèces et variétés d'*Anomma nigricans* est sans importance, car cette pulvérisation de l'espèce nous semble très contestable. Ces séparations, reposant en général sur la coloration et sur la pubescence, ne nous paraissent guère valables, car sur cette base, il faudrait créer une variété nouvelle pour chaque colonie d'*Anomma*; la coloration au sein d'une même colonie n'ayant même rien de bien constant.

#### Caractères des Dorylus (*sensu lato*)

Ouvrières de grande et de petite taille sans yeux ni ocelle, fortement polymorphes, constituant une série de formes qui peuvent se grouper en soldats (maximae), mediae et minimae.

Chez les soldats (fig. 1), la tête est très grande et généralement plus large en avant qu'en arrière. Les mandibules sont longues et étroites avec un petit nombre de dents au bord interne. Le clypéus est très court et non séparé du reste de la tête par des sutures.

Les carenes frontales sont très courtes, dressées et rapprochées l'une de l'autre; elles ne cachent pas les insertions antennaires, caractères les séparant des *Dorylus* et *Cerapachylin*. Les antennes sont courtes, insérées très près de la bouche, de 9 à 12 articles selon les espèces.

Les formes «mediae» (fig. 2) ont une tête plus petite et plus courte mais non rétrécie en avant. Le bord antérieur du clypéus est moins projeté en avant au-dessus de la bouche. Les antennes ne diffèrent pas de celles des gros soldats.

Les ouvrières sont très petites à tête rétrécie en avant; le bord antérieur du clypéus est fortement proéminent. Le nombre des articles antennaires est réduit, 7 étant le minimum. La suture promesonotale est distincte chez les trois formes, la suture mésocéphalique est obsolète. Epinotum jamais

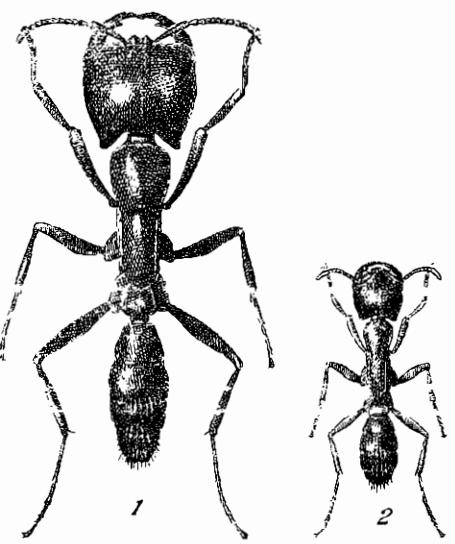


FIG. 1. - Macrocéphale d'*Anomma nigricans*.

FIG. 2. - Microcéphale d'*Anomma nigricans*.

armé d'épines. Pétiole nodiforme, post-pétiole retrécí antérieurement, pas ou très indistinctement séparé du 1er segment abdominal. Le pygidium à impression dorsale, est terminé par 3 pointes. Les tibias postérieurs ont un éperon pectiné.

La femelle (fig. 3) est beaucoup plus grande que les ouvrières, toujours aptère, à abdomen long et volumineux. La tête a des lobes occipitaux renflés, arrondis, séparés par un sillon longitudinal médian. Yeux et ocelles

absents, clypéus comme chez les grands soldats. Mandibule étroite, non dentée. Antennes de 11 articles (12 chez *Dichthadia*). Thorax segmenté, mais à mésonotum sans scutum, ni scutellum différenciés. Insertions alaires vestigiales. Pétiole grand, à angles postérieurs prolongés en pointe mousse. Le post-pétiole est plus court que le 1er segment abdominal, mais non suivi d'une constriction. Pygidium et hypopyge bénants ou séparés de telle sorte

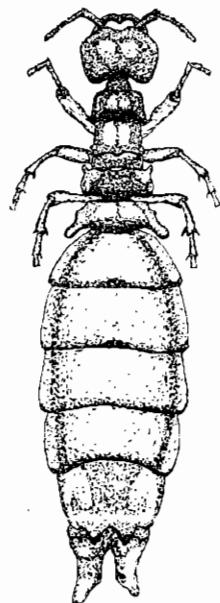


FIG. 3. — Femelle d'*Anomma nigritans* (d'après FOREL).

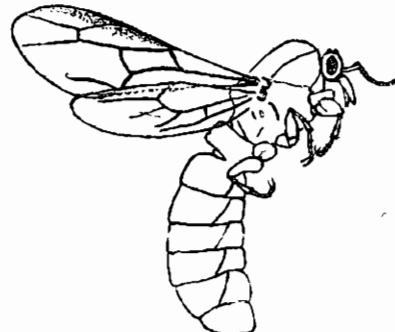


FIG. 4. — Mâle d'*Anomma nigritans* (d'après EMERY).

qu'on voit le 8<sup>e</sup> paire de stigmates abdominaux, le segment anal et l'aiguillon. Le pygidium n'a pas d'impression. L'hypopyge le dépasse beaucoup et est terminé par 2 lobes.

Les mâles (fig. 4) sont très grands, avec des yeux et des ocelles bien développés. Clypéus court, prolongé en arrière entre les antennes par traits courts et divergents. Mandibule sans dent. Antennes de 13 articles. Funicule de 1/3 ou 1/4 plus long que le scape, filiforme. Pattes courtes, à fémurs élargis et plats et à tibias étroits. Les ailes ont un ptérostigma étroit mal défini, placé au 1/3 apical, cellule radiale allongée et ouverte, une seule cellule cubitale fermée, généralement une seule nervure recurrente (?) chez *Rhognus*. Pétiole nodiforme ou en forme de coupe, à cotyloïdité tournée vers le post-

pétiole, qui n'est pas séparé de l'abdomen par une constriction; abdomen long, cylindrique ou en forme de crosse. Pygidium arrondi ou fendu au bord postérieur (*Rhogmus fimbriatus*). Armature génitale volumineuse, complètement rétractile, à *lamina annularis* étroite, *slipes* et *volsella* simple, *lacinia* absente, la plaque sous-génitale est profondément fourchue.

EMERY, qui s'est attaché tout particulièrement à l'étude des *Dorylidae*, divise le grand genre *Dorylus* en 6 sous-genres : *Dorylus sensu stricto*, *Dichthadia* Gerstaecker, *Anomma* Shuckard, *Typhlopone* Westwood, *Rhogmus* Shuckard, *Alaopone* Emery. Ces distinctions sont basées sur la structure du pygidium, le nombre d'articles antennaires des ouvrières, la forme de l'hypopyge et le nombre d'articles antennaires chez la femelle, la forme des mandibules et du pétiole chez le mâle.

Le sous-genre *Anomma* se distingue : par le pygidium des ouvrières pourvu d'une impression semi-circulaire dont les bords sont tranchants, par les antennes allongées, de 11 segments, et dont certains articles du funicule sont plus longs que larges; par les mandibules du mâle qui sont plus de 4 fois plus longues que la largeur basale, le pétiole plus large que long, à face postérieure excavée.

Comme on le voit les caractères des 3 castes, mâles, femelles et neutres sont très différents dans cette sous-famille, et cela n'a pas été sans induire en erreur les premiers observateurs qui n'avaient pas saisi les relations exactes. Les mâles ailés, dont la capture la nuit à la lumière, était facile, furent les premiers étudiés et tout d'abord placés avec les *Mutillidae*. Bien que LEPELETIER DE SAINT-FARGEAU, HALIDAY et SHUCKARD aient soupçonné leurs véritables rapports, ce n'est que vers 1850 que les affinités des ouvrières et des males furent connues, quand SAVAGE eut rencontre des males circulant dans les colonies d'*Anomma*. La femelle fut longtemps inconnue, à cause de sa vie sonteraine et surtout à cause de l'appréhension bien légitime provoquée par les soldats.

Le comportement étant très spécialisé pour les différentes formes, une différenciation physiologique du travail étant très nette, il nous a paru nécessaire de faire, en rapport avec l'activité de chaque forme, une étude de la morphologie et du polymorphisme.

## I. MORPHOLOGIE

### Morphologie larvaire

L'étude des larves de *Dorylidae* n'a guère tenté les auteurs. Les seuls travaux récents que nous ayons sur la question sont ceux de G. C. WHEELER qui fit une étude descriptive des larves d'ouvrière d'*Anomma Wilverthi* et de mâle d'*Anomma nigricans* var. *molesta* Gerst. Nous avons pu examiner celles de l'*Anomma nigricans*.

La tête (fig. 5 et 12) est bien développée, peu sclérisée. C'est une capsule plus ou moins rétractile, sans sutures externes visibles. De forme quelque peu hexagonale, elle porte quatre champs très nets de soies. En général la chétotaxie, quoique assez variable dans le détail, reste constante. On peut y distinguer : un groupe occipital de deux fortes soies, un groupe supra-

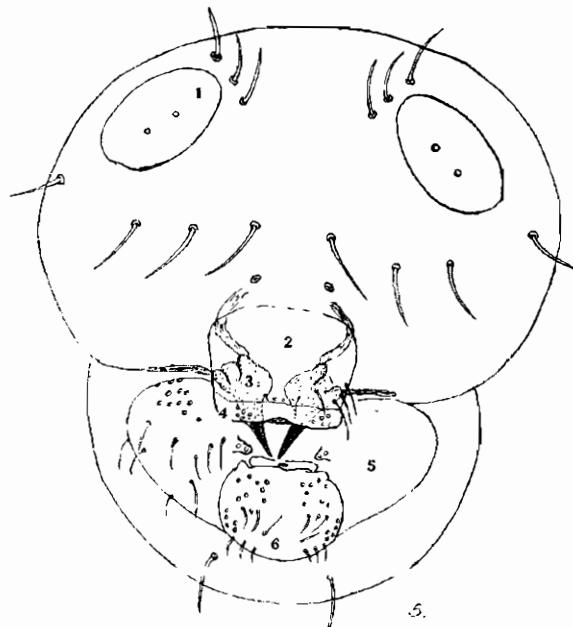


FIG. 5. — Larve de macrocéphale. — Tête et ensemble des pièces buccales : 1. antenne; 2. clypéus; 3. mandibule; 4. labrum; 5. maxille; 6. labium.

antennaire de 3 soies, un groupe infra-antennaire également de 3 soies, deux soies supra-clypéales relativement plus petites que les autres.

Les antennes (fig. 6) sont de petites vésicules hyalines de forme ovale, munies d'un épaissement cuticulaire annulaire basal, en général plissé. Chacune possède deux sensilles diversement placées, de 3 à 75 chacune. L'ensemble a 80  $\mu$  de long sur 50  $\mu$  de large. Le clypéus (fig. 7) est très aplati de profil subquadriangulaire en vue polaire. Sa limite supérieure, suture épistomale, est indistincte. Aux angles supérieurs du clypéus on trouve trace des deux insertions des bras tentoriaux antérieurs.

La chétotaxie du clypéus est très variable ; il existe de 12 à 8 fortes soies, le dernier chiffre étant le plus courant. En général il y a disparition des chetes supérieurs ; les plus constants étant ceux des angles antérieurs.

Le labre (figs. 8-9), parfois articulé plus ou moins distinctement sur le clypeus, se présente sous forme d'une bande transverse étroite, rectangulaire, épaisse. La marge frontale est légèrement excavée en son milieu par un sillon. Contrairement à *Anomma Wilverthi*, le labre de *nigricans* est totalement dénué de soies, à moins que WHEELER dans sa désignation de labre

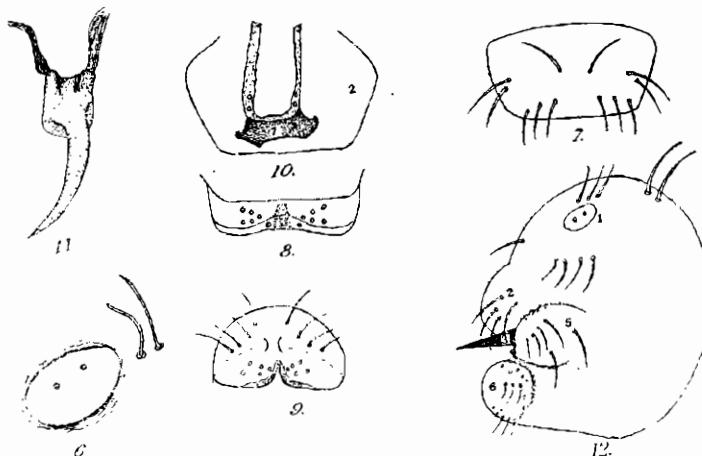


FIG. 6-12. — Larve de macrocéphale. — 6. antenne. — 7. clypeus. — 8 et 9. labre. — 10. épipharynx. — 11. mandible. — 12. tête vue de profil.

englobe également le clypéus dont il ne fait pas mention. Les angles antérieurs sont mous. Il comporte en général 4 groupes de sensilles : 2 groupes de 5 sur la face distale, 2 groupes de 1 sur la face interne, localisés au voisinage du sillon median. Ces sensilles ont la même structure que ceux des antennes.

On peut voir dans de bonnes préparations sous le clypéus, par transparence, l'épipharynx (fig. 10) constitué par un corps plus ou moins nettement sclérifié, émettant vers l'arrière deux bras à sclérisation faible. Sur la face latérale interne de ces processus on distingue deux sensilles. Le corps a la forme d'un hexagone allongé transversalement.

Les mandibules (fig. 11) sont assez bien développées composées d'une forte embase, sorte de plaque subcarrée, munie aux angles postérieurs de deux condyles articulaires, prolongés par deux puissants apodèmes dont l'un suit la marge limitant la capsule céphalique de la maxille, l'autre s'étend plus longuement dans le crâne, limitant latéralement le clypéo-labre dont il épouse plus ou moins la forme, cet apodème se termine au voisinage des points d'insertion antérieure du tentorium. Vers sa partie distale le clypéo-

mandibulaire projette en avant une forte pièce acérée bien sclérisée, extrêmement pointue, en forme de lame de poignard.

Maxilles et labium (figs. 5-12-13-14-15) constituent un complexe intimement soudé, très développé en une masse globuleuse et saillante. L'ensemble plus ou moins cordiforme, vu de face, se développe largement sur la face sternale en une plaque quadrangulaire à sclérisation plus marquée latéralement. Les maxilles renflées sont subglobulaires et pourvues d'un système sensoriel assez constant quant à sa disposition; on y distingue à la face supérieure, au voisinage des mandibules, toute une série de sensilles bien développées dont le nombre assez variable tourne en général autour de 15. Il faut sans doute les homologuer au palpe maxillaire. Immédiatement au-dessous, une zone tactile munie de 9 à 10 forts chênes sensoriels de disposition assez fixe. La galéa est une sorte d'évagination papillaire en

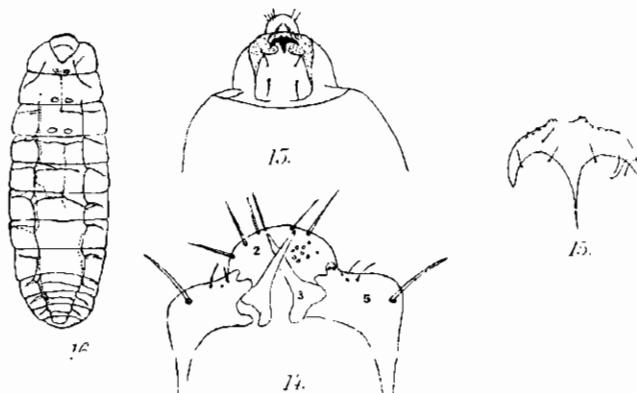


FIG. 13-16. — Larve de macrocephtale. — 13 et 14. pièces buccales en vue sternale.  
15. labium. — 16. système trachéal.

doigt de gant ayant à sa surface en général 2 à 3 sensilles bien développées. WHEELER chez *Anomma Wilwerthi* Emery ne constate pas la présence de ces sensilles toujours bien constantes chez *A. nigricans*. Il faut ajouter, il est vrai, que son étude a porté uniquement sur quatre spécimens légèrement endommagés provenant du Congo belge et que ce détail aurait pu lui échapper. Le labium intimement soudé au prémentum, se présente de face avec une apparence plus ou moins sphérique. On y distingue deux champs nets de sensilles, l'un supérieur constitué en général de 8 éléments, l'autre plus inférieur et latéral de 5. On note parfois, comme chez *A. Wilwerthi* Emery, la présence de sensilles portant à leur extrémité une petite spinule. Il semble parfois que les 4 sensilles internes du champ supérieur soient placées sur une légère éminence. Est-ce là la trace d'un palpe labial? Entre ces deux champs et sur la partie médiane du labium, se développent de fortes soies

sensorielles, un groupe de 8 de chaque côté. Sur la face buccale du labium, à la partie proximale de celui-ci entre deux éminences labiales, on observe l'ouverture des glandes salivaires sous forme d'une petite fente longitudinale très étroite. Le postmentum légèrement renflé est pourvu à sa face sternale de 4 soies.

**SYSTÈME TRACHÉEN LARVAIRE** (fig. 16). -- En traitant les larves par de la potasse très diluée, à froid, pendant 24 heures, et en colorant comme d'habitude à la fuchsine il nous a été quelquefois possible de mettre en évidence un système trachéen pas trop endommagé par la disparition du corps gras. Nous reproduisons le schéma d'une de ces préparations qui bien qu'imparfaite donne une idée du système respiratoire larvaire. Il est relativement simple, on distingue latéralement un cordon longitudinal dorsal et un ventral, chacun émet une branche se dirigeant vers le stigmate, la fusion se fait au voisinage immédiat de celui-ci. De plus chaque trachée émet une anastomose la réunissant à sa symétrique. Les cordons longitudinaux se terminent en boucle commune dans le segment anal. Dans la portion antérieure, il nous a été malheureusement impossible de reconnaître les relations entre les différents troncs.

G. C. WHEELER donne la description suivante de la larve mâle d'*Anomma nigricans* var. *molesta* Gerst. :

"Taille énorme (relativement à celle des ouvrières). Longueur de 47 mm. sur la ligne médiо-dorsale; diamètre maximum au 5<sup>e</sup> somite abdominal : 8,8 mm. Corps modérément trapu, subcirculaire en section transversale; s'amincissant graduellement vers les extrémités qui sont toutes deux aiguës. La portion antérieure, c'est-à-dire les 6 premiers somites, est recourbée ventralement à angle droit. 13 segments distincts. Le somite terminal a la forme d'un cône étroit; il est beaucoup plus étroit que l'avant-dernier segment, dans lequel il est partiellement retractile. Cet avant-dernier segment a quelque peu la forme d'un trone de cône; anus à l'extrémité apicale sous la base du dernier segment. Stigmates excessivement petits par rapport à la taille du corps. Tête relativement très petite, la frange maxima étant seulement de 0,6 mm. La tête est en fait si petite et si fragile par rapport à l'énorme masse qu'elle est très facilement détériorée chez les larves conservées avec d'autres spécimens, la plupart des larves étudiées étaient de ce fait déjà décapitées. Sur la base d'un tel matériel détérioré, la tête semble complètement analogue à celle des larves d'ouvrières de *D. Wilverthi*."

### Morphologie des adultes

Nous avons donné précédemment, d'après W. M. WHEELER, les caractères essentiels du genre *Dorylus* (ss. *lalo*); nous ne reviendrons donc pas sur la morphologie spéciale des *Anomma*, mais nous insisterons tout particulièrement sur l'étude des pièces bucales, de la capsule crânienne et des

génitalia dans les différentes castes, et, accessoirement, de la variation antennaire.

#### NEUTRES

**MANDIBULES.** — De tous les appendices céphaliques, ce sont les plus variables. On observe toute une série de modifications évoluant dans le même sens, à partir des formes minima, jusqu'aux grands soldats; cette transformation progressive s'accompagne d'une variation parallèle de la forme de la capsule céphalique des ouvrières.

On peut reconnaître deux types extrêmes de tête, deux types de mandibules, avec toute une série de forme transitoire que nous pouvons diviser en quatre catégories tranchées que nous avons appelées : ouvrières, microcéphales, mésocéphales et macrocéphales. Nous utiliserons dès à présent

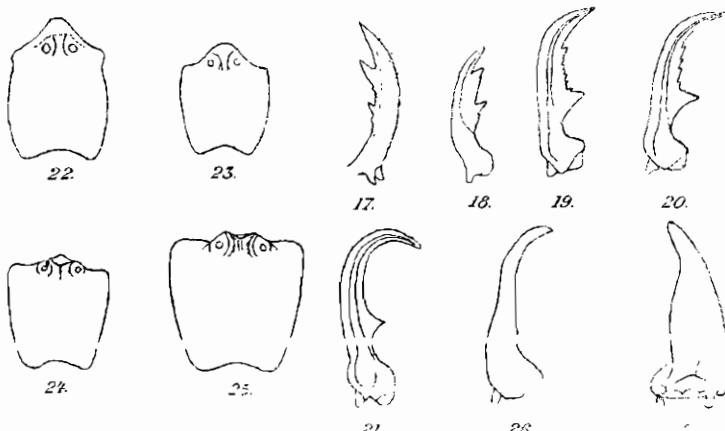


FIG. 17-27. — *Anomma nigriceps* (adultes). — 17. mandibule d'ouvrière. — 18. de microcéphale. — 19 et 20. de mesocéphale. — 21. de macrocéphale. — 26. de femelle (*A. Wilverthi*). — 27. de mâle. — 22. Capsule céphalique d'une ouvrière. — 23. de microcéphale. — 24. de mesocéphale. — 25. de macrocéphale.

ces termes d'un emploi simple, nous réservant de les justifier par l'analyse biométrique.

**Ouvrières** (fig. 22). — La tête est beaucoup plus longue que large, sa plus grande hauteur se situe vers le tiers postérieur. Il y a nettement aussitôt après les angles antérieurs. Le clypéus présente un énorme développement et fait saillie en triangle mousse au-dessus de la bouche.

**Microcéphales** (fig. 23). — La tête, plus fortement développée, est intermédiaire entre les ouvrières et macrocéphales par deux caractères. Elle se rapproche aux premières formes par la présence d'un clypéus légèrement proéminent qui va régressant à mesure que la taille augmente; et aux gros sol-

dats par la forme de la tête plus large en avant qu'en arrière, mais encore un peu plus longue que large.

*Mésocéphales* (fig. 24). — Le clypéus est extrêmement réduit et sert juste d'articulation au labre; la tête, très large en avant, est sensiblement aussi longue que large.

*Macrocéphales* (fig. 25), toujours en petit nombre. — Chez eux la tête est toujours un peu plus large que longue. Les carènes frontales sont nettement plus développées.

Dans la mandibule, la transformation porte également sur deux parties, la base et la lame masticatrice. Chez les ouvrières (fig. 17), les mandibules sont très petites, grêles et fragiles, l'embase est peu développée; la marge tranchante se caractérise par une forte épine préapicale, suivie vers le bas d'une série définie d'indentations, dont l'une est légèrement plus caractérisée. Le scrope muni de quelques soies est régulièrement arqué.

Chez les *microcéphales* (fig. 18), l'épine supérieure perd de son importance par rapport à l'une des indentations qui prend un fort développement.

Dans les tailles supérieures, *mésocéphales* (figs. 19-20), cette inégalité s'accroît de plus en plus et la pointe préapicale se réduit à un fin tubercule. On note de plus l'incurvation croissante de la pointe mandibulaire qui se recourbe en saucille.

Chez les *macrocéphales* (fig. 21), seul persiste le fort éperon basal; l'épine préapicale et les indentations intermédiaires ont totalement disparu. Là, l'incurvation de l'apex est maxima, et dans la morsure les deux mandibules sont complètement entrecroisées. L'embase articulaire atteint son plus fort développement.

**ANTENNES.** — Un autre élément morphologique varie avec la taille de l'individu : le nombre d'articles du funicule antennaire; cette variation ne s'observe que chez les ouvrières et le nombre de segments peut descendre de 10 à 7 dans les plus petites formes, avec tous les intermédiaires. Chez les *micro-*, *meso-* et *macrocéphales*, le chiffre de 10 est d'une constance absolue. Ne voulant aperçus que tardivement de ce fait, il ne m'a pas été possible d'en faire une étude statistique et d'établir la courbe de variations par rapport à la taille de l'individu. Il est fort probable que cette variation est régulière donnant lieu à une relation linéaire.

**LE LABRE.** — Bien développé chez les ouvrières, formant un opercule sur la cavité buccale. Il recouvre presque entièrement les maxilles et le labium. Il est flanqué immédiatement par les deux mandibules.

**LES MAXILLES** (fig. 33). — Les maxilles s'articulent à la bordure de la cavité buccale, sur la face sternale, par l'intermédiaire des cardo au voisinage du pont hypostomal. Le bord buccal émet symétriquement deux bras se recourbant et se renflant à leur extrémité; ce renflement vient s'adapter à une fossette du cardo. Ce dernier a plus ou moins la forme d'une tige en S. À sa partie distale une autre fossette s'engage dans une forte apophyse du stipe. Sclérification puissante, d'aspect massif. Au voisinage de la partie

proximale, part une arête sinuée courant le long du sclérite. La marge externe montre de nombreux canalicules infra-cuticulaires, elle est pourvue à sa partie supérieure de quelques fortes soies, en nombre restreint. À l'extrémité distale du stipe s'insère, sur une puissante membrane articulaire, un palpe maxillaire de deux articles, courts et ramassés. Le premier, transverse et beaucoup plus développé que le précédent, est muni de forts chênes; l'article terminal est une petite coupole, pourvue de rares soies, dont le nombre est toujours inférieur à celui du précédent. J. O. WESTWOOD, dans sa description d'*Anomma arcuans*, dit : *palpis maxillaribus brevissimis et, ut*

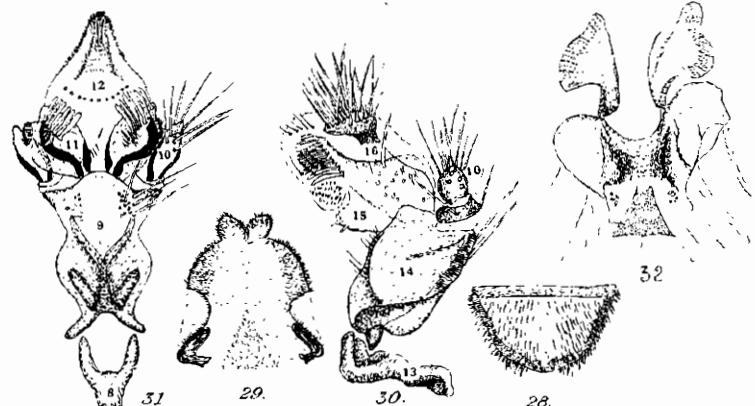


FIG. 28-32. — *Anomma niaricans* (mâle). — 28, labre. — 29, hypopharynx. — 30, maxille (10, palpe; 13, cardo; 14, stipe; 15, lacinia; 16, galea). — 31, labium (8, lorum; 9, mentum + prementum; 10, palpes; 11, parangloso; 12, lingule). — 32, epipharynx.

*videtur*. *3 articulatus*. L'auteur sans aucun doute a dû prendre la membrane d'insertion bien développée pour un article, et pourtant sur son dessin il présente une soie sur ce pseudo-article.

Le galéa et la lacinia prennent une très grande extension et l'ensemble est aussi développé que le stipe lui-même, déjà si remarquable. Elles sont en contact avec le stipe par une large surface. La galéa, lame aplatie munie de fortes épines sur sa surface, est terminée à son apex par une forte sclérisation en coupole, largement pourvue de soies acérées, une vingtaine en général. Immédiatement à la base de ce sclérite, s'insère une rangée d'épines assez longues et contiguës. L'ensemble est surmonté d'un petit lobe charnu, recouvert de légers spinules très courts; à la base de cette rangée on retrouve un lobe analogue.

La lacinia est une large lame à structure simple, pourvue sur sa frange inférieure d'une série d'épines dilatées à leur base, tout au moins pour les supérieures.

**LABIUM** (fig. 34). — Étroitement accolé à sa base au cardo, par un lorum plus ou moins en V, comme chez la plupart des Hyménoptères supérieurs. À sa suite, un grand sclérite, mentum et submentum fusionnés; immédiatement au-dessous de l'insertion des palpes et des paraglosses, une zone sensorielle d'une vingtaine de longues soies.

Les palpes labiaux sont biarticulés, chacun des segments est une tige très grêle de forme courbe; le basal supporte de longues soies dans sa région médiane et supérieure; le distal n'est pourvu que de deux soies apicales. Les paraglosses forment, de chaque côté de la ligule, un ensemble volumineux sphérique, dans lequel on distingue des zones de sclérisation intense.

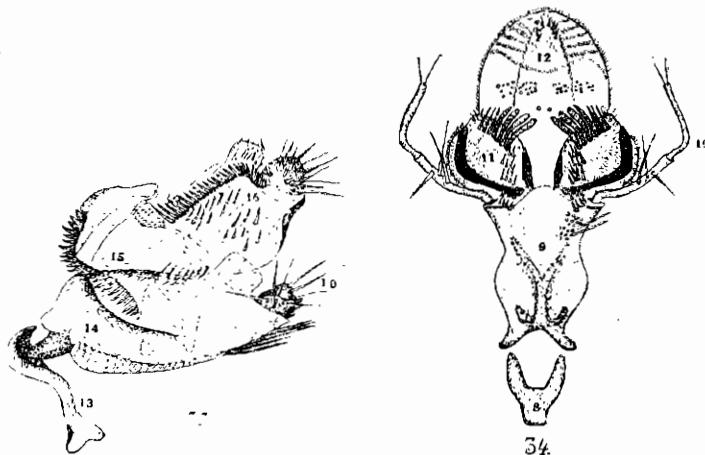


FIG. 33-34. — *Anomma nigricans* (macrocephale).  
33. maxille. — 34. labium. (mêmes chiffres que sur les figures 30 et 31).

Le système sensoriel est très complexe. On y remarque trois sortes d'éléments. Une frange apicale, légèrement descendante, de 7 soies, dont les 4 inférieures sont spatulées; prolongeant cette frange, une série d'épines, atteignant la zone d'insertion des paraglosses. Sur le côté externe de celles-ci, une large plaque de très petites et fines soies. Entre les paraglosses se détache une ligule peu développée en une sorte de petite languette, pourvue à sa partie antérieure de séries de rides transverses composées de fines soies, étagées; une rangée longitudinale. Secole la rangée inférieure s'étend tout du travers de la ligule. Dans la partie apicale, 8 soies plus fortes à l'intérieur de la gouttière. Sous la rangée transversale complète, un champ de sensilles nombreuses de part et d'autre des soies longitudinales. Chaque champ latéral en comporte une vingtaine environ. Deux sensilles isolées légèrement plus bas. Toute la marge ligulaire est tracée de fines soies.

Dans l'ensemble des yeux, maxilles et labium sont très contrastés.

on ne note guère de différences. La seule qui soit nettement visible est le léger renflement du dernier article des palpes labiaux à son extrémité chez les petites ouvrières. Les descriptions précédentes ont porté sur des individus de grande taille, méso- et macrocéphales.

### MÂLE

Il y a peu de différences fondamentales dans la constitution des pièces buccales comparées à celles des neutres.

**LABRE** (fig. 28). — Il forme une pièce fortement sclérisée, uniquement intéressante par son système sensoriel. Sur toute la surface, sauf dans la région médiane presque lisse, on rencontre de nombreuses soies de deux sortes, dont les unes sont très petites. Dans l'épaisseur du labre, marginalement, sauf à l'apex, on observe des canaux intracuticulaires terminés chacun par une forte soie sans doute à rôle gustatif. De très fines soies sont implantées entre elles.

**MANDIBULES** (fig. 27). — Elles sont extrêmement développées, alors que le reste des pièces buccales est relativement réduit. Il est très vraisemblable qu'elles n'ont aucune utilité dans la vie de l'insecte, car leur mobilité est assez restreinte. Il y a eu en effet un déplacement des deux zones articulaires qui sont venues presque en contact.

L'apex est mousse et la lame mandibulaire totalement dépourvue de zone sécante. La longueur supérieure de la mandibule, quatre fois et demie la largeur de la base, est un caractère des mâles d'*Anomma*.

**MAXILLES** (fig. 30). — Dans l'ensemble, elles ont la même morphologie générale que celle des neutres; toutefois on note certaines différences importantes de structure. Les cardo sont absolument analogues, le stipe également, avec une chétotaxie moindre à la partie distale.

Les palpes maxillaires, également de deux articles, présentent une importance inverse de leurs segments. Le basal est réduit à un simple anneau transverse étroit, pourvu de 3 fortes soies, tandis que l'apical d'aspect piriforme, a un développement beaucoup plus grand et corrélativement, un système sensoriel plus fourni; 8 à 12 soies rigides et longues à l'apex.

La galéa est une lame terminée par une sclérisation en forme de cuillère dont l'apex est terminé par un système de 15 à 19 fortes soies. La surface de la lame est puissamment munie de longues soies, s'opposant aux épines que l'on trouve chez les neutres. La longue rangée d'épines contiguës se courbant vers un poignard court, dont les émanants minuscules sont aplatis et légèrement spatulés. On retrouve également trace des deux lobes, mais le supérieur se réduit à quelques soies; l'inférieur est resté sans modification.

La différence essentielle réside dans la régression de la lacinia, régression assez poussée, puisque cette dernière n'est qu'un simple lobule, avec en général deux courtes épines.

**LABIUM** (fig. 31). — Structure analogue à celle des ouvrières; un forum

en V, mentum et prémentum fusionnés en une lame arquée. Le prémentum est muni d'environ 16 soies puissantes à ses angles externes.

Une grosse différence réside dans les palpes fabiaux qui ici sont uniarticulés. S'insérant sur une large membrane articulaire, ils sont rétrécis à leur base et à leur extrémité distale. L'unique segment est fortement sclérisé latéralement. La chétotaxie est assez fixe, 6 à 10 longues soies en général.

Les paraglosses sont relativement moins développés. Les épines du peigne sont toutes en lame spatulée. Les autres territoires sensoriels sont plus réduits que chez les neutres. La ligule a une conformation différente. C'est une languette beaucoup plus rétrécie en avant. Les rangs de soies transverses sont limités intérieurement aux deux rangées longitudinales et ne s'étendent pas jusqu'à la marge ligulaire également velue. Dans le sillon, on trouve 2 à 4 soies situées sur une forte embase. Les sensilles sont ici placées sur un arc de cercle et sont au nombre de 11 en général.

**ÉPIPHARYNX** (fig. 32). — Ce dernier a un aspect tourmenté : il est typiquement constitué par une sclérisation plus ou moins cordiforme d'où se détachent, vers l'arrière, deux lames qui, d'abord verticales, s'étalent en deux lobes horizontaux. Ceux-ci sont munis sur leurs bords externes de rangées de spinules régulièrement disposées. Dans la région médiane du corps épharyngien, deux groupes de 15 à 18 sensilles chacun : légèrement au-dessous deux autres groupes de 4 sensilles. Chez les neutres, tout au moins dans les grandes tailles, l'épharynx a la même allure générale ; toutefois les lobes antérieurs semblent moins développés, plus tourmentés, plus plissés.

**HYPOPHARYNX** (fig. 29). — Très membraneux, il forme à la surface interne du labium, une sorte d'enveloppe portant en retrait les paraglosses et la ligule, qui sont rejettées vers l'arrière du mentum. C'est une lame étroite vers son milieu et terminée à son apex par deux lobules très poilus. À la partie postérieure, aux angles externes, on remarque deux scierites incurvés. L'ensemble est recouvert de fines soies disposées en champs réguliers.

#### FEMELLE

L'exemplaire dont nous avons pu disposer est malheureusement une femelle d'*Anomma Mayri*, néanmoins il nous a paru utile de donner une description du système buccal de celle-ci.

**LABRE** (fig. 35). — Est beaucoup plus allongé que chez le mâle et a la forme d'une lame très étroite. La surface du labre est presque entièrement glabre la chétotaxie se limitant aux bords latéraux. Comme chez les mâles on observe des canalicules pourvus d'une forte soie. Chez *Anomma Willwerthi* le labre est muni d'une encoche à large ouverture.

**MANDIBULLES** (fig. 26). — Elles sont bien développées et ressemblent à celles des macrocéphales. L'extrémité apicale est recourbée et pointue. Il n'y a pas d'épine sur la marge branquiale.

**MAXILLES** (fig. 36). — Elles ont des caractères tenant à la fois des neutres et des mâles. Le palpe maxillaire biarticulé a la même structure que celui des mâles. Le développement du système sensoriel du stipe, à sa partie distale, est sensiblement le même que celui des ouvrières. La galéa présente une analogie complète avec celle des macrocéphales; les soies de la surface y sont toutefois beaucoup plus nombreuses. Le peigne a des épines moins nombreuses que chez les ouvrières. Immédiatement au dessus, on observe

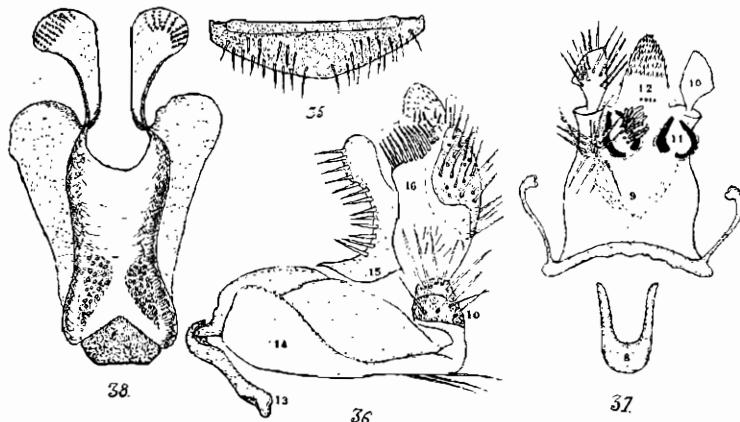


FIG. 35-38. — *Anomma Mayri* (femelle), pièces bucales. — 35. labre. — 36. maxille. — 37. labium. — 38. épipharynx. (Mêmes chiffres que sur les figures 30 et 31).

une rangée de fortes sensilles, pourvues d'un petit spinule, caractères n'existant ni chez les neutres, ni chez les mâles; la facinina est très bien développée et munie de dents plus longues, moins nombreuses et plus espacées que chez les ouvrières.

**LABIUM** (fig. 37). — Ressemble beaucoup à celui des mâles. Les différences portent surtout sur la morphologie du mentum et du submentum, et sur les paraglosses qui ont un peigne de fortes soies, mais ici disposées sur plusieurs rangs. Le palpe labial, également uniarticulé, a la forme d'une massue richement pourvue de soies. La ligule, subtriangulaire, est munie de rides transverses de fines soies, il n'y a pas de bandes longitudinales. On retrouve des sensilles au nombre de 4, réparties sur la ligne transverse. — *cf. note à l'annexe 1.*

**ÉPIPHARYNX** (fig. 38). — Il offre de fortes ressemblances avec celui des mâles; toutefois on note un développement beaucoup plus faible des deux lobes antérieurs.

## LES GENITALIA

NEUTRES (fig. 39). — L'appareil génital, évidemment, n'a aucun rôle sexuel. Il est transformé en un aiguillon de structure complexe.

On retrouve un tergite 8 invaginé, reconnaissable à son stigmate qui est muni d'un fort apodème au voisinage du péritrème. Il est réduit sur sa face dorsale à une étroite lame chitinisée. Le somite 9 est également très réduit; il entre en contact par sa partie latérale avec le coxopodite 8, de même le tergite 8. L'aiguillon à proprement parler est constitué par les valves 2, formant une gaine où jouent librement les valves 1. Les valves 2 soudées présentent à leur partie supérieure une sorte de condyle articulaire contre lequel vient buter la rame du valvifère 2. A la base du condyle on remarque la présence de trois petites sensilles. Les valves 1 sont de fins stylets très allongés, présentant, au niveau des rames, une série de 4 fortes sensilles très saillantes. Elles naissent proximalement du valvifère 1 (coxopodite 8); ce dernier, de forme arquée, s'articule directement au coxopode 9. Le valvifère 2 présente un étranglement dans sa partie proximale, où se localisent 5 sensilles, puis il s'élargit en une forte lame prolongée d'un côté par une pointe, tandis que de l'autre côté s'articulent les valves 3. Ce sont de simples expansions, recouvertes d'une riche pubescence sur toute la surface. On y remarque en outre quelques fortes soies peu abondantes.

FEMELLE. *A. Wiberthi* (fig. 40-41) et *A. Mayri* (fig. 42). — L'appareil génital femelle, bien différent par son rôle, ne présente pas de grosses différences depuis l'adulte jusqu'aux juvéniles.

De l'extérieur on aperçoit, faisant saillie hors du pygidium, l'extrémité de l'anus flanqué de deux excroissances, qui sont les valves 3. L'ensemble repose sur l'hypopyge qui dépasse largement le pygidium.

Le tergite 8 présente un très fort développement de ses régions latérales, aussi que le porte-outil se réduit à une simple tige sclérifiée reliant les deux valves. L'ensemble est enveloppé et protège le complexe genital.

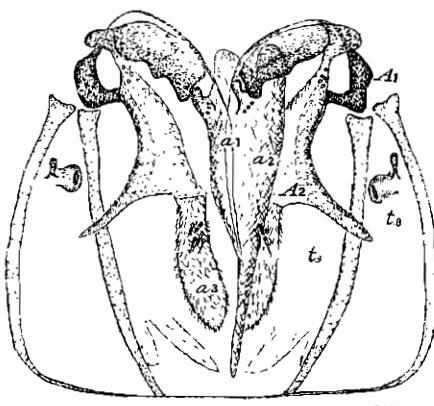


FIG. 39. — *Anomma nigricans* (macrocephale), appareil génital. —  $t_8$  tergite 8. —  $t_9$  tergite 9. — A1 valvifère 1 (coxopodite 8). — A2 valvifère 2 (coxopodite 9). — a1, valve 1. — a2, valve 2. — a3, valve 3. — r. rame.

Un grand stigmate se situe sur la marge latérale à l'extrémité postérieure. Il en part un système trachéen très important avec un chevelu extrêmement complexe. Le tergite 9 très réduit s'insère au voisinage du valvifère 1.

Les valves 2, très développées et formant le bulbe de l'aiguillon chez les neutres, se trouvent ici extrêmement réduites et ne sont pas transformées en une gaine conductrice des valves 1. Toutefois elles sont étroitement soudées. Sur une saillie des valves 2 vient buter la rame du valvifère 2. Cette rame est pourvue de quelques soies sensorielles à sa surface. A la base de ce

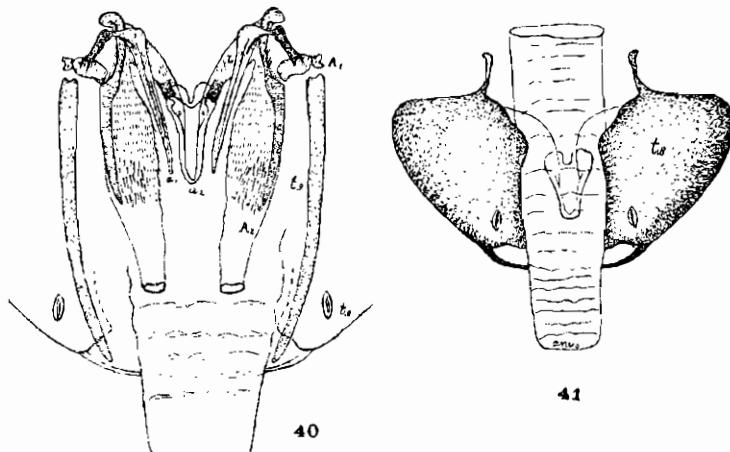


Fig. 399. — *Urocyane bilineata* (Gmelin). — Appareil génital, — 10, après dissection.  
11, en place. (Mêmes lettres qu'à la figure 398.)

condyle chez *A. Wiberthi*, on remarque une forte excroissance, de nature vraisemblablement sensorielle et sans doute l'homologue des 3 sensilles observées chez les neutres. Elle est transformée en une sorte de tube charnu, ouvert largement vers la partie antérieure et bordée par une sclérisation annulaire.

Le valvifère 2 a la même allure générale que chez les neutres, toutefois son développement est plus considérable et la pointe externe a disparu. La valve 3, excroissance molle à pubescence très fine et couenée, s'articule à l'extrémité de celui-ci.

Chez *Anomma Wilverthi*, le valvifère 2 est plus allongé et l'insertion des valves 3, absente sur notre exemplaire, se fait par l'intermédiaire d'un anneau plus sclérifié. Le valvifère 2 est recouvert dans sa moitié supérieure de tiges soies, disposées au hasard chez *A. Magri* et en rangée chez *A. Wilverthi*. Vers le milieu, un champ dense de fortes soies, qui chez *A. Magri* est situé dans la partie basale du valvifère.

Le valvifère 1 entre en contact avec le valvifère 2 au voisinage d'un étranglement qui est pourvu d'une frange de soies marginales. La valve 1 qu'il émet, est très différente de celle des neutres. Ce n'est plus un stylet

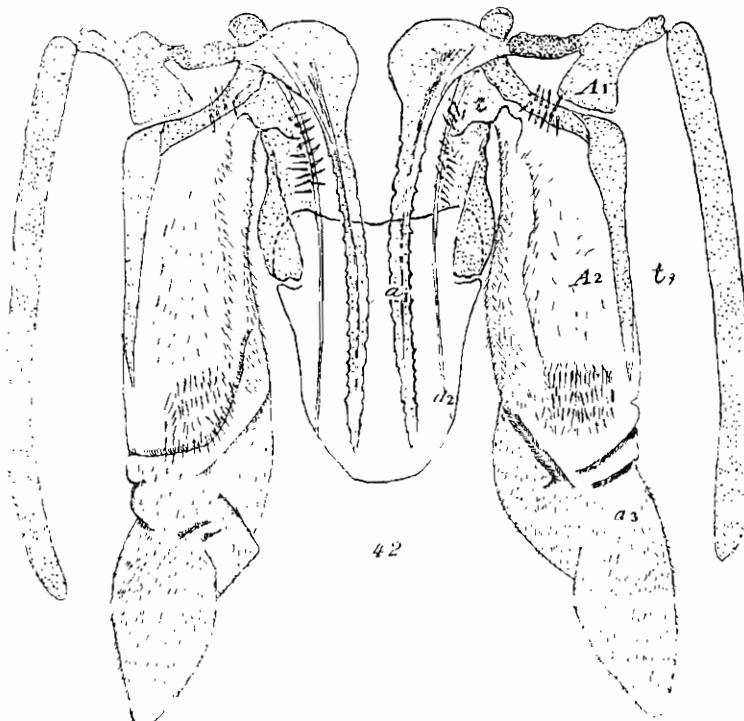


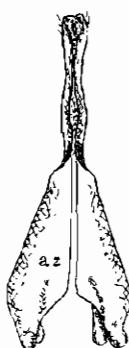
FIG. 42. — *Anomma Mayri* (femelle) : appareil genital. (Mêmes lettres qu'à la figure 39.

fin coulissant dans les valves 2. Apparemment, elle n'a aucun rapport avec ces derniers; elle est élargie en forme de lame de poignard s'effilant vers l'apex et semble entièrement libre. Chez 1. *Mayri*, ce stylet est régulièrement denté sur toute la longueur et sur ses deux côtés.

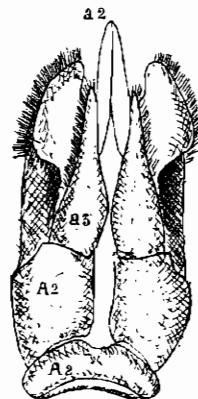
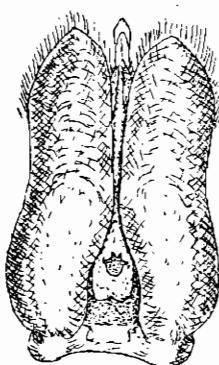
APPAREIL GENITAL MâLE (fig. 43—56). — L'appareil genital mâle est d'une façon générale très constant dans toute la série des *Dorylidae*. Celui des *Anomma* ne diffère guère de celui des *Dorylus*. Les genitalia sont complètement rétractiles dans l'abdomen. Le dernier segment visible est constitué par le tergite 8. Il est enveloppant et s'étend latéralement sous forme d'une membrane peu sclérifiée. Il ménage sur la face sternale une cavité tenue par laquelle on aperçoit l'extrémité postérieure du sternid. S. C.

dernier s'étend très avant dans l'abdomen sous le 7 et même plus loin. Il recouvre la plaque subgénitale (fig. 44-45), vestige du sternite 9. VERHOEFF

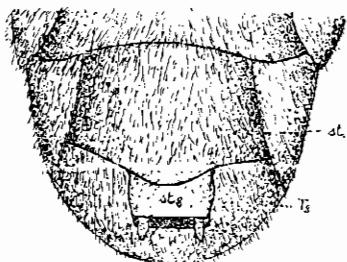
49



47



43



45



48

FIGS. 43-49. — *Inemona moricans* (male). — 43, *coupe ventrale*; — 44, *coupe ventrale*, plaque subgénitale en *vue ventrale*; — 45, *en vue dorsale*; — 46, *complexe genital en vue ventrale*; — 47, *en vue dorsale*; — 48, *coupe ventrale* de *in. moricans* (fig. 43) et de *in. tenuis* (fig. 24) dans *vue dorsale*. — 49, *coupe ventrale* de *in. tenuis* (fig. 24) dans *vue ventrale*. — Mesures terrestres que sur la figure 29.

L'interprétait comme le 8<sup>e</sup>. Sans doute oubliait-il la fusion du 1<sup>er</sup> segment avec le thorax. D'ailleurs EMERY a bien montré qu'il s'agissait là du 9<sup>e</sup> sternite, réduit à une simple languette fortement chitinisée et bifide à son extrémité. Les quelques branches de la fourche font saillie à l'extérieur en position normale et sont légèrement divergentes à l'apex. Elles sont recouvertes d'une fine pubescence couchée. La face interne, en contact avec le complexe génital, est munie d'une cavité s'étendant vers l'avant, cavité recouverte d'une membrane sur la suture et s'étendant sur la face externe en deux crêtes divergentes où s'insère une partie de la musculature motrice du sternite en rapport avec le 7<sup>e</sup>.

Dans l'étude du complexe génital proprement dit, nous n'observerons pas la nomenclature habituelle des myrmécologues, d'ailleurs basée sur une mauvaise interprétation de la nature du pénis elle-même.

Dans un récent travail relatif à l'étude d'individus intersexués du genre *Ashmeadiella*, MICHENEN a montré clairement la transition et l'évolution des parties péniales, à partir de l'ovipositeur : en particulier la régression du coxopodite 8 et de son endite la valve 1; l'articulation directe du coxopodite 9 avec son endite, la valve 2, sans processus intermédiaire; la fusion des valves 3 avec le coxopodite 9, alors que chez la femelle elles sont articulées sur celui-ci; l'élargissement basal des valves 2 et un début de séparation de celles-ci à l'apex. Tout ceci montre que le pénis chez les Hyménoptères est de nature appendiculaire et périphallique et non une sclérification complexe du phallus comme l'admet SNODGRASS (1930). C'est sur ces bases que nous interpréterons le pénis des *Anomma* (fig. 46-47-50).

C'est un ensemble très globuleux, fortement sclérifié et complètement invaginé dans les derniers segments abdominaux. Il présente une forte convexité dorsale et est de structure relativement simple. Il dérive uniquement du coxopodite 9.

L'énorme masse péniale est surtout formée par la suite du valvifère 2 (*stipes*) et des valves 3 (*volsellae*) d'EMERY (1895), paramères de SNODGRASS (1935). La pointe libre du valvifère 2 des ouvrières a pris ici un énorme développement et c'est elle qui donne l'architecture du pénis, s'incurvant dorsalement; l'extrémité apicale s'étale en un large lobe très poilu sur ses bords. Les valves 3 articulées à leur base se sont insérées progressivement et portent sur leur marge latérale de très longues soies jaune doré.

Les sclérisifications encadrant le canal ejaculateur ont leur origine dans les valves 2 (paraméra interne d'EMERY), homologues du bulbe de l'aiguillon. Elles s'articulent sur le valvifère 2 par une membrane munie d'un petit sclérite que l'on voit par la face dorsale du pénis et dont la nature et le rôle sont inconnus. Les valves 2 sont soigneusement dilatées à leur base et plus ou moins

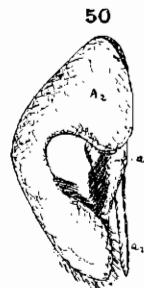


FIG. 30. - Complexus génital mâle en vue latérale. (Mêmes lettres que sur la figure 39.)

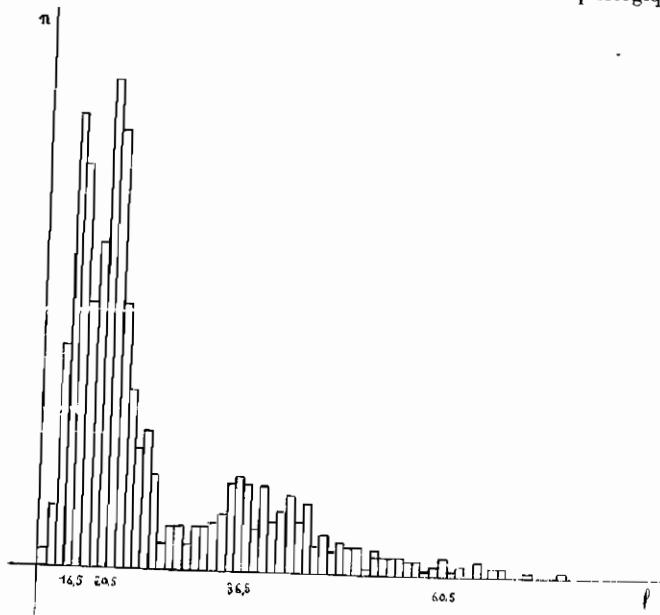
fusionnées; elles se prolongent vers l'arrière par deux fines lames qui, en s'accostant, forment une gouttière servant à l'écoulement du sperme.

Le pénis est bien d'origine appendiculaire; en effet on retrouve des traces de la soudure des coxopodites 9 sur la face ventrale, sous la forme d'un petit bourrelet. Les deux valvifères soudés sur la face dorsale sont libres sur la face sternale du complexe génital. Les différenciations en squama, lacinia, chez beaucoup d'Hyménoptères, ne sont en fait que des divisions secondaires des appendices.

## II. — LE POLYMORPHISME

### Analyse biométrique

L'étude a porté sur une prise massive dans une même colonne sans aucune sorte de sélection des individus. Le caractère morphologique jugé



51

Fig. 51. — Polygone de fréquence de la largeur de la capsule céphalique (neutres).

préférable pour les mesures, fut la largeur de la capsule céphalique; d'abord pour des raisons de facilité d'exécution, ensuite pour la forte dissimilitude apparaissant à première vue.

Le polygone de fréquence obtenu (fig. 51) est quadrimodal. Il présente 4 sommets situés successivement à des valeurs moyennes de 16,5 — 20,5 — 36,5 — 60,5 (en unités arbitraires). Ce polygone met nettement en évidence l'isolement de quatre classes distinctes d'individus neutres au sein d'une même colonie. Il nous donne en outre une idée approximative du % de chacune dans une prise homogène.

1 <sup>re</sup> classe	43,4 %
2 <sup>e</sup>	46,7 %
3 <sup>e</sup>	8,2 %
4 <sup>e</sup>	1,6 %.

Ce qui domine essentiellement, ce sont les deux premières classes, qui représentent à elles seules 90 % de la colonie et donnent deux sommets sensiblement égaux, et très rapprochés, dominant deux autres de bien plus faible amplitude, en particulier le dernier qui est beaucoup moins caractéristique du fait du nombre restreint d'individus de cette classe et du chevauchement de la courbe précédente.

L'étalement relatif entre chaque sommet a des valeurs qu'il n'est pas sans intérêt de considérer. L'écart entre le premier et le deuxième mode de 20 %, est nettement différent des écarts entre 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup>, qui sont de l'ordre de 40 % chacun. Cette différence pourrait peut-être s'expliquer par deux mécanismes différents. Un mécanisme spécial à la formation de la première classe, et un autre identique pour les trois autres. L'étude du polymorphisme tendrait à opposer la première classe, aux trois autres. Comme nous le verrons plus loin cette idée est accentuée par d'autres critères, critères morphologique et biométriques; l'isolement de la première catégorie se trouve renforcé.

### Polymorphisme morphologique

L'existence d'un polymorphisme biométrique, à allure quadrimodale, peut-elle s'appuyer sur des données morphologiques? En effet chez les *Anomma*, on remarque une gradation complète de la taille, chez les neutres, depuis les formes à têtes relativement petites jusqu'aux soldats à grande tête. Cette série semble continue au premier abord et l'on peut se demander si le polymorphisme biométrique n'est pas artificiel. Toutefois à l'examen morphologique précis, il devient possible de reconnaître différents types assez marqués. Ces différences nous permettent d'isoler quatre groupes d'individus :

a) Une première classe nettement caractérisée et très distincte de toutes les suivantes : les ouvrières à tête beaucoup plus longue que large, rétrécie antérieurement, possédant un clypéus très développé et puissamment projeté en avant, surplombant les pièces buccales; la mandibule est très grêle et la zone tranchante multi-serrurée.

Aux ouvrières, d'un type nettement tranché et s'individualisant parfaitement, on peut opposer trois autres classes s'apparentant étroitement les unes aux autres. Ce sont les *soldats* qui se divisent morphologiquement en :

b) **MICROCÉPHALES** : à tête plus fortement développée en largeur mais où  $L > l$ . Le clypéus est encore proéminent. La mandibule a deux tubercles sensiblement égaux.

c) **MÉSOCÉPHALES** : à tête sensiblement carrée :  $L = l$ . Le clypéus est très réduit. La mandibule a son tubercule préapical relativement petit; quand il disparaît entièrement il ne reste plus qu'une marge crénelée. La pointe basale est puissamment développée et l'extrémité de la mandibule s'incurve.

d) **MACROCÉPHALES**, à tête plus large que longue :  $l > L$ . Le clypéus est extrêmement réduit. La mandibule est falciforme et seule persiste l'épine basale.

**Justification du polymorphisme par les courbes d'allométrie.** — L'examen des courbes d'allométrie, dans les cas les plus propices, montre également un isolement des neutres en quatre groupements de valeurs différentes. En particulier les courbes d'allométrie de croissance, relatives à la tête et à la mandibule (\*) indiquent clairement les variations des coefficients de dys-harmonie (TEISSIER).

Pour la largeur de la tête, les valeurs d' $\alpha$ , sont successivement de 0,59 à 1,12 — 1,53 — 1,65, pour quatre tronçons de droite on peut mettre ainsi en évidence quatre discontinuités correspondant bien à l'isolement de quatre classes distinctes.

L'allométrie de la mandibule nous montre également un phénomène semblable :  $\alpha$  varie de 1,40 — 1,48 — 1,34 et 1,21. Dans les macrocéphales où la valeur du coefficient d'allométrie est très peu différente de celle des mésocéphales, il y a en outre une variation de  $b$  accentuant la discontinuité par un décalage vertical des deux droites.

En résumé le polymorphisme est nettement caractérisé par le polygone de fréquence quadrinodal, l'étude de la morphologie et celle des courbes d'allométrie de croissance qui toutes donnent des résultats concordants.

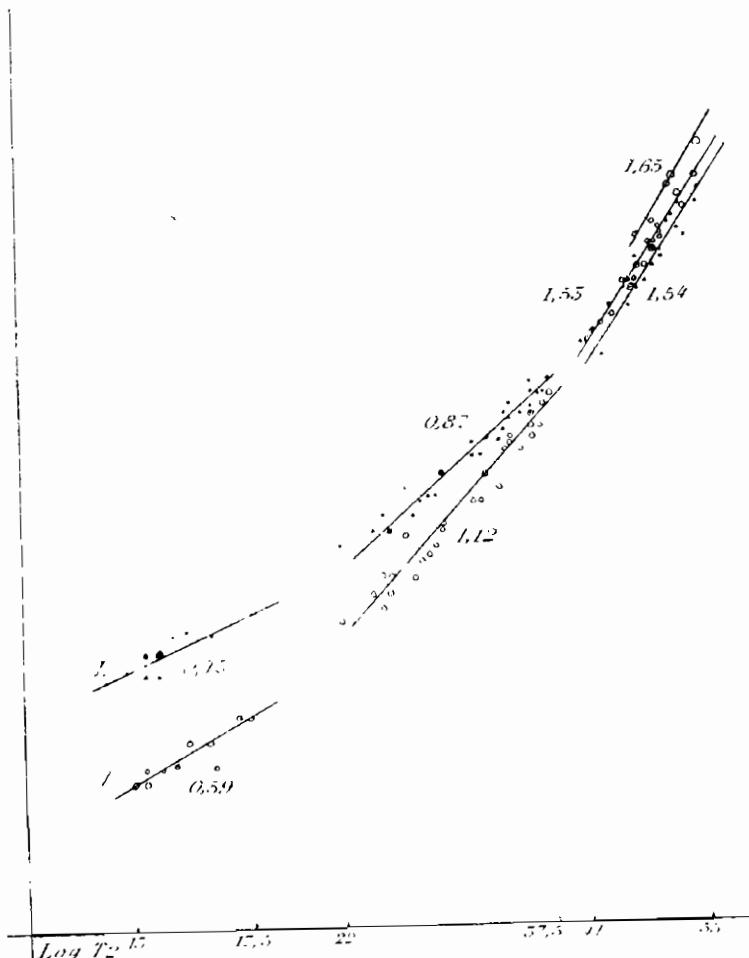
### Allométrie de croissance

Nous avons établi les courbes d'allométrie pour différentes parties du corps, notamment la longueur et la largeur de la tête, la longueur de la mandibule et du scape antennaire, la longueur des fémurs, tibias et métatarses des pattes antérieures, intermédiaires et postérieures. Pour comparer entre elles ces différentes valeurs, nous les avons rapportées à la longueur du tibia de la patte 2, organe généralement utilisé de par sa position médiane dans le corps et par ce fait moins susceptible de subir l'influence d'un gradient antéro-

(\*) Par rapport à la longueur du tibia II

postérieur. Chaque article a été disséqué au préalable et étalé sur une lame de verre; les mesures ont été effectuées à l'aide d'un micromètre oculaire.

**Croissance relative de la tête.** — *Longueur* (fig. 52). On peut voir que la croissance relative suit très exactement la loi de dysharmonie pour chaque



52

FIG. 52. — Croissance relative de la tête (neutres). — L, longueur. — L, largeur. — T<sub>2</sub>, tibia + gen. coordonnées logarithmiques.

REVUE FRANÇAISE D'ENTOMOLOGIE. XIV. 31 janvier 1948.

type de neutres. Le graphique du phénomène en coordonnées logarithmiques se traduit par des droites conformes à l'équation d'allométrie.

$$y = b \times z.$$

$b$  étant la longueur de la tête,  $z$  le coefficient angulaire de la droite et  $b$  la mesure de l'organe de référence.

Si l'on étudie les différentes courbes relatives aux ouvrières et aux trois types de soldats, on constate qu'en aucun cas la croissance n'est isométrique. L'allométrie est fortement minorante chez les ouvrières où  $z$  a une valeur voisine de 0,45, faiblement pour les microcéphales,  $z$  tendant vers l'unité 0,87. Chez les mésocéphales et les macrocéphales l'allométrie devient nettement majorante, sensiblement la même dans les deux cas :  $z = 1,54$ .

Dans le cas de la *largeur* (fig. 52), les faits sont sensiblement analogues ; toutefois l'allométrie, toujours fortement minorante chez les ouvrières, devient majorante dès les microcéphales et ne fait que s'accentuer dans les deux dernières classes. On a des valeurs d' $z$  de 0,59 — 1,12 — 1,53 — 1,65.

Si l'on compare simultanément les deux graphiques, on constate des différences assez importantes dans la croissance relative de la tête, résultant de deux allométries évoluant chacune pour son propre compte chez les microcéphales ; alors que la longueur croît relativement moins vite que le tibia 2, la largeur au contraire croît plus vite. L'équilibre se rétablit pour les mésocéphales où l'allométrie de croissance est sensiblement la même dans les deux cas ( $z = 1,53$  et 1,54) et l'on sait que la tête dans cette classe reste sensiblement carrée. Chez les macrocéphales l'équilibre est de nouveau rompu à l'avantage de la largeur, dont l'allométrie acquiert un coefficient  $z = 1,65$ , alors que pour la longueur il reste le même que chez les microcéphales : 1,54.

Il n'est pas sans intérêt non plus de considérer le cas des ouvrières, où l'on constate des valeurs d' $z$  gravitant autour du « coefficient somatique » de DUBOIS. En général dans le règne animal la tête présente une allométrie minorante, d'environ les 2/3 de celle du corps, comme c'est le cas habituel pour le système nerveux. Les ouvrières ont donc bien conservé la disposition normale, dont les soldats se sont libérés.

#### Croissance relative des appendices céphaliques. — MANDIBULE (fig. 53).

— La mandibule a dans tous les cas une croissance allométrique majorante,  $z$  présentant une valeur voisine de 1,40 chez les ouvrières, de 1,18 chez les microcéphales et d'environ 1,31 dans les deux dernières classes. La décalage des deux courbes dans les catégories 3 et 4 de même coefficient d'allométrie tient à des valeurs différentes de  $b$ , autrement dit à des tailles initiales différentes de la mandibule, pour une même taille unitaire, chez les mésocéphales et les macrocéphales. Le fait que la mandibule, seule de tous les organes observés au cours de nos différentes mensurations, présente une dysharmonie constamment positive dans les quatre classes, serait peut-

être à rapprocher du fait que, chez tous les Holométaboles, les variants sexuels mâles et femelles sont toujours pourvus d'une allométrie majorante. Or la mandibule est très souvent un variant sexuel. Cette spécificité réac-

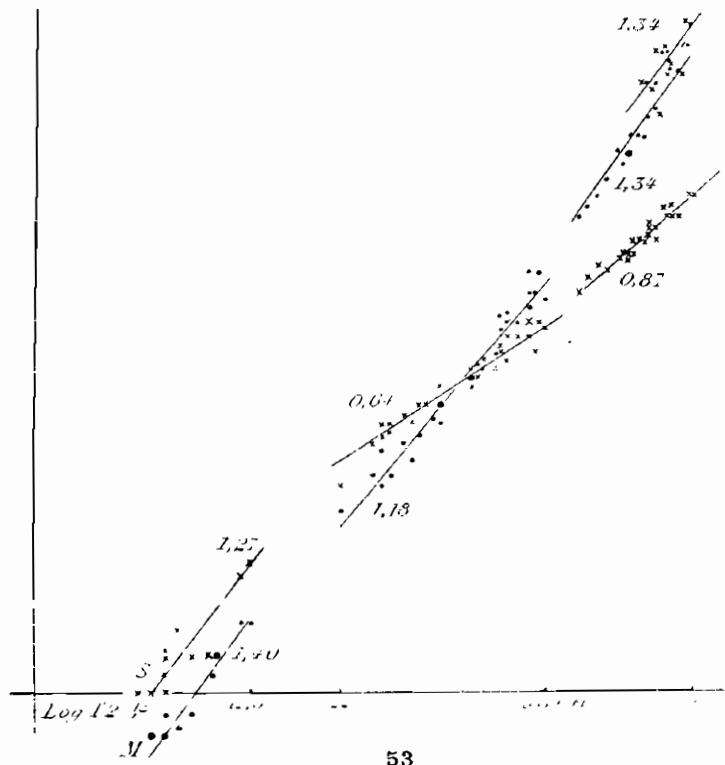


FIG. 53. -- Croissance relative des appendices céphaliques (neutres). — M. Mandibule.  
— S. scape antennaire. — T2. tibia 2.

tionnelle doit tenir à des propriétés particulières du tissu mandibulaire.

chez les ouvrières la mandibule croît en volumes relatives beaucoup plus vite que le reste du corps.

LE SCAPE ANTENNAIRE (fig. 53). — Dans l'ensemble les faits sont absolument comparables. L'allométrie de taille du scape des ouvrières a, pour  $\alpha$ , une valeur nettement supérieure à celle des autres classes.

$$\alpha = 1.27, 0.61, 0.87, 0.87.$$

L'influence inhibitrice de la forte allométrie céphalique des soldats est telle que l'allométrie, majorante chez les ouvrières, devient nettement minorante chez les soldats. Cet effet de freinage est beaucoup plus accentué chez les microcéphales que dans les deux dernières classes.

Si l'on résume les différents faits apportés par l'allométrie de croissance de la région céphalique on constate :

1. un fractionnement des individus en 4 classes bien nettes;
2. un isolement physiologique des ouvrières;
3. un phénomène d'inhibition de la croissance relative des appendices marqué dans les catégories que nous avons englobées sous le nom de soldats.

#### **Croissance relative de l'appareil locomoteur. — FÉMUR I - - TIBIA I**

— MÉTATARSE I (fig. 54). — Les courbes d'allométrie de croissance de la patte antérieure se présentent de façon presque semblable dans toute la série des neutres. La dysharmonie est légèrement négative pour les trois segments considérés et les valeurs du coefficient d'allométrie sont uniques pour les quatre classes. Ce qui se traduit par une droite unique reliant les différentes sections. On a :

$$\begin{aligned} F \text{ I } z &= 0,93 \\ T \text{ I } \alpha &= 0,91 \\ t \text{ I } z &= 0,90 \end{aligned}$$

PATTES INTERMÉDIAIRES ET POSTÉRIEURES (fig. 55 et 56). — L'opposition si tranchée entre ouvrières et soldats reparait à nouveau. Il y a une discontinuité très nette des courbes. Par contre, dans les trois classes de soldats, l'homogénéité est conservée, montrant bien comme l'avait fait l'étude du polymorphisme une étroite parenté. L'étude de l'allométrie de croissance de la tête, de la mandibule et du scape nous donnait des courbes différant par la valeur d' $z$ .

Dans les pattes des paires postérieures ces valeurs sont sensiblement les mêmes et la variation porte sur les valeurs de  $b$ . Les différences accentuent l'origine différente des ouvrières et des soldats.

#### OUVRIÈRES

F 1 $z = 0,93$	T 1 $z = 0,91$	T 1 $z = 0,90$
F 2 $z = 0,93$	T 2 $z = 1$	T 2 $z = 1,25$
F 3 $z = 0,90$	T 3 $z = 0,96$	T 3 $z = 1$

#### SOLDATS

F 1 $z = 0,93$	T 1 $z = 0,91$	T 1 $z = 0,90$
F 2 $z = 0,98$	T 2 $z = 1$	T 2 $z = 0,95$
F 3 $z = 0,94$	T 3 $z = 0,93$	T 3 $z = 0,88$

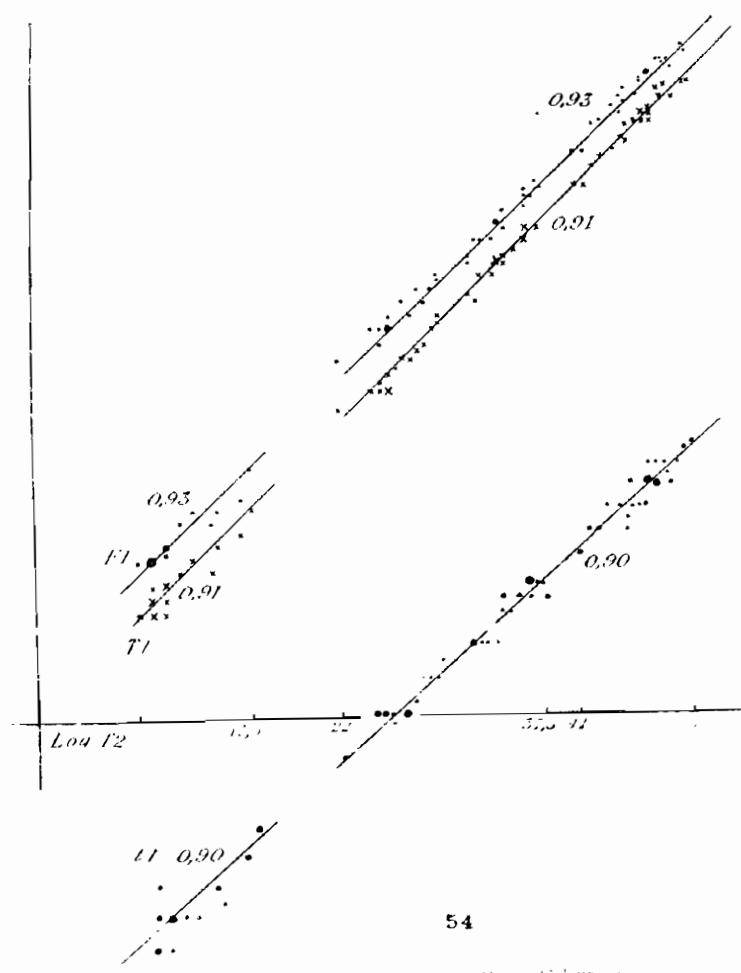


FIG. 54. — Croissance relative des pattes antérieures :  
T1, femur 1; T2, tibia 1; T3, métatarsé 1.

54

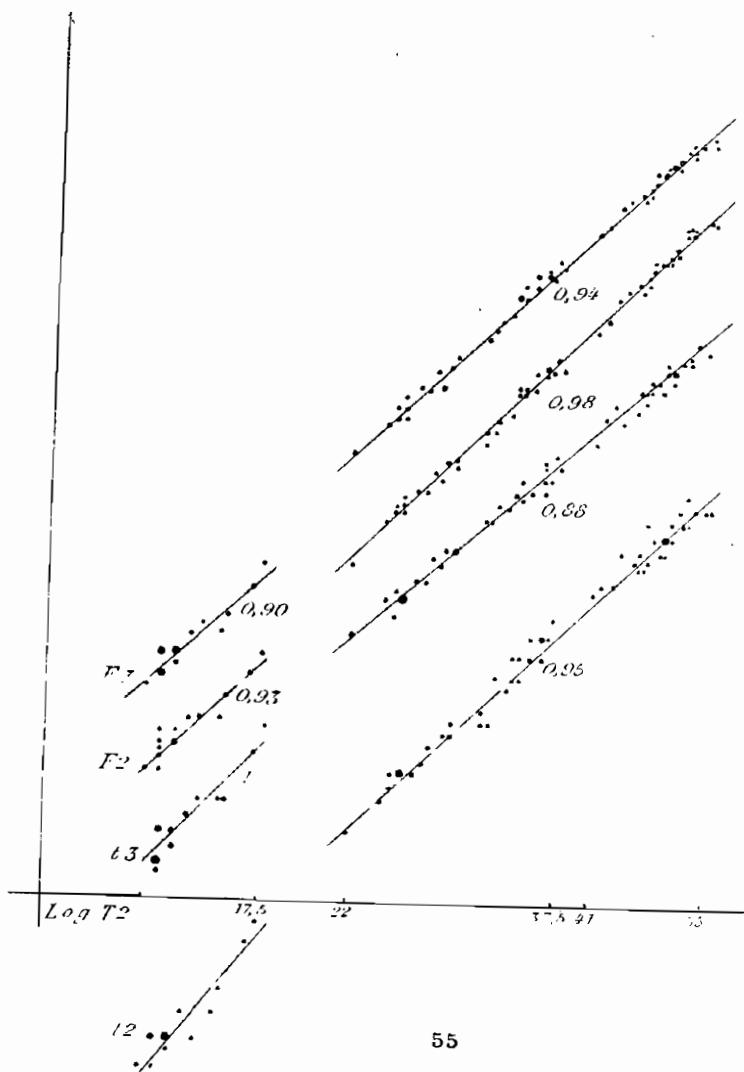


FIG. 55. — Croissance relative des pattes intermédiaires et postérieures :  
F2; F3, femurs; t2, t3, métatarses.

Si l'on étudie comparativement chez les soldats les différentes valeurs du tableau ci-dessus, on remarque :

1. que les valeurs relatives aux pattes intermédiaires et postérieures sont en général plus fortes que celles de la patte antérieure. Faut-il voir encore là un effet inhibiteur du centre antérieur de croissance, portant sur la première paire?

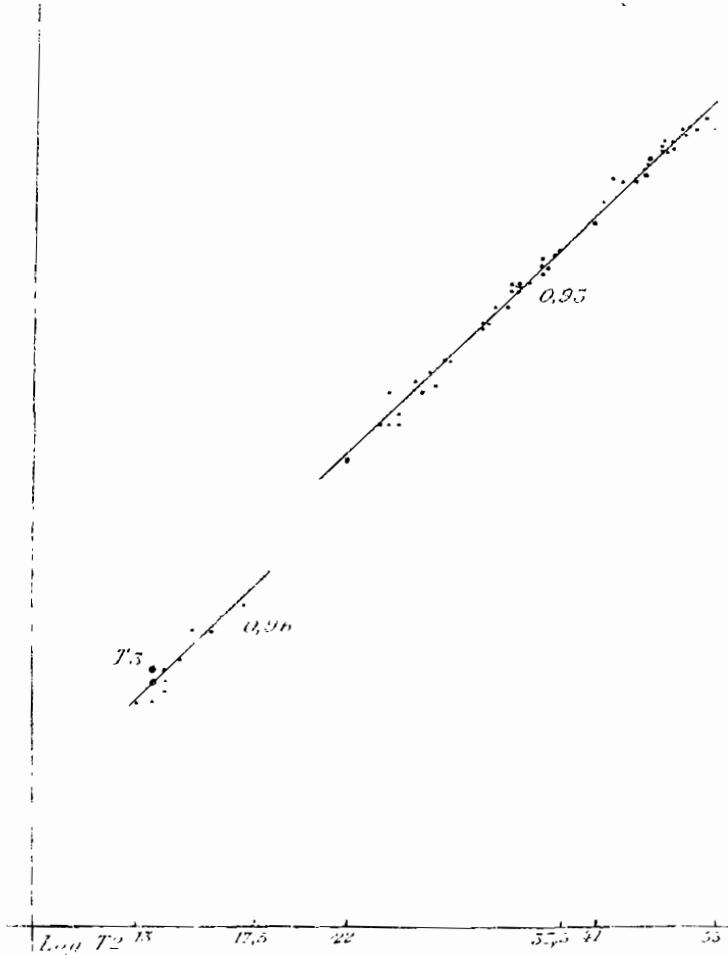


FIG. 56. — Croissance relative du tibia. 3.

2. la présence d'un très léger gradient à l'intérieur de la patte 1 et de la patte 3 chez les soldats.

### CONCLUSIONS

1<sup>o</sup> L'allométrie de croissance de la capsule céphalique n'est pas constante, mais s'accroît fortement avec la taille absolue. Ceci a déjà été observé par CHAMPY (1922), dans la croissance des membres d'Anoures sous l'effet d'injection d'extrait thyroïdien. DIXEY et GARDINER (1934) l'ont retrouvé chez *Messor barbarus* L. var. *capitatus* Latr.

2<sup>o</sup> La forme de la tête est déterminée par le jeu de deux allométries de croissance, s'exerçant sur des plans différents, l'une plus forte (I) que l'autre (L).

3<sup>o</sup> L'allométrie majorante, nettement marquée de la tête dans le cas des *Anomma*, a des effets, sur les dépendances céphaliques, inverses de ceux observés par HUXLEY chez *Lucanus cervus* ♂ et par DIXEY et GARDINER sur *Messor*. La dysharmonie positive entraînait une allométrie légèrement majorante de l'antenne. Dans le cas présent, l'allométrie de l'antenne chez les ouvrières est nettement majorante et la tête a une allométrie minorante, alors qu'au contraire elle est négative chez les soldats qui ont une allométrie majorante de la capsule céphalique. On retrouve cette inhibition également dans la croissance des mandibules.

4<sup>o</sup> L'analyse de l'allométric de croissance nous a permis d'accentuer le polymorphisme et de séparer quatre classes d'individus, d'isoler, d'une façon radicale, les ouvrières d'un autre groupe englobant trois autres classes et de supposer sinon une nature génétique différente, tout au moins l'existence des deux mécanismes évolués distincts.

	PHASE I	PHASE II	PHASE III	PHASE IV
Largeur tête . . . . .	0,59 —	1,12 +	1,53 —	1,65 —
Longueur tête . . . . .	0,45	0,87	1,54 —	1,54 +
Mandibule . . . . .	1,40 +	1,18 +	1,44 +	1,34 +
Scape . . . . .	1,27 ±	0,64 —	0,87 —	0,87 —
Fémur I . . . . .	0,93 —	—	—	—
Tibia I . . . . .	0,91 —	—	—	—
Métatarsé I . . . . .	0,90	—	—	—
Fémur II . . . . .	0,93	0,98	—	—
Tibia II . . . . .	1,00	1,00	1,00	1,00
Métatarsé II . . . . .	1,20	0,95	—	—
Fémur III . . . . .	0,90	0,94	—	—
Tibia III . . . . .	0,96	0,93	—	—
Métatarsé III . . . . .	—	0,88	—	—

5<sup>o</sup> De montrer un exemple très frappant d'inhibition de croissance s'opposant à l'établissement d'un gradient de croissance antéro-postérieur.

### III. BIOLOGIE. COMPORTEMENT

Les données relatives à la biologie des Dorylides sont bien rares et les brèves notes publiées ne sont guère nombreuses. G. ARNOLD résume les mœurs de ces Insectes comme suit :

« Habituellement connus sous le nom de « driver ants » ou « legionary ants ». Les mâles ailés et munis d'yeux sont fréquemment pris à la lumière. Les ouvrières sont aveugles, à l'exception de quelques espèces d'*Ecilon*, chez lesquelles il y a une paire d'yeux à une facette. Les femelles, sauf une espèce d'*Ecilon*, sont aveugles et aptères. Les membres du genre *Dorylus* sont presque entièrement souterrains dans leur mode de vie, venant rarement en surface, sauf par temps couvert et pluvieux. Les espèces du sous-genre *Anomma* vivent dans les régions de forêt tropicale d'Afrique et le terme de « driver ants » leur a été originellement appliqué. Ces espèces, ainsi que les *Ecilon* d'Amérique du Sud, sont généralement vues en surface, mais si les rayons du soleil sont trop puissants, elles construisent des tunnels temporaires avec des particules de terre agglomérées par de la salive. Les espèces d'*Aenictus* ne craignent pas la lumière et chassent même en plein soleil ardent. Il est probable que tous les *Dorylinae*, tout au moins la majorité, sont carnivores, bien que *Dorylus orientalis* ait été vu par GREEN se nourrissant de tubercules et d'écorces d'arbres. Autant qu'on le sache, les espèces ne font pas de nids permanents. Cette habitude est déterminée par les mœurs excessivement prédatrices qui comportent l'adoption d'une forme de migration avec la formation de nids temporaires, dans des localités suffisamment productrices en proies vivantes pour les maintenir un certain temps. Chassant en long et en large, ces Fourmis puisent tôt ou tard les aires environnant le nid et de ce fait sont obligées de la quitter pour d'autres terrains. »

Dans le *Genera Insectorum*, *Dorylinae*, 1910, p. 7 EUFENY fait l'éthologie du genre *Dorylus*.

« Sauf le sous-genre *Anomma*, toutes les espèces de *Dorylus* mènent une vie souterraine et ne viennent en surface qu'en de rares occasions, inondations, ou pour accompagner les mâles qui prennent leur vol. Leurs sociétés sont très populeuses : soldats et ouvrières font des expéditions souterraines pour capturer insectes et autres petits animaux ; ils exploitent les tas de fumiers, les cadavres et probablement les nids de Termites. Les mâles viennent à la lumière la nuit. La recherche de l'énorme femelle aptère est difficile, aussi est-elle rare en collection. On doit noter que chez tous les spécimens femelles étudiés (à l'exception de *D. fimbriatus* décrite par BRAUNS), les articles tarsaux terminaux sont absents. Je suppose que les ouvrières les arrachent pendant les tribulations souterraines, quand elles traînent l'imposante reine par ses pattes aux travers des étroites galeries. »

A ceci il faut ajouter les notes de SAVAGE et de VOSSELER. Cette rareté des documents tient certainement à la crainte assez légitime provoquée par ces hordes dévastatrices. Tous les renseignements actuels se bornent à la manifestation la plus évidente, les colonnes de chasse.

En effet ce qui frappe surtout l'observateur, ce sont ces files de Fourmis déambulant infatigablement à travers forêts et clairières, sans que rien semble arrêter leur marche. Aussi commencerons-nous notre étude par le côté le plus spectaculaire de la manifestation des *Anomma*, bien qu'il eût semblé plus logique d'étudier d'abord le nid.

**Nature et structure de la colonne de razzia.** — Les éléments constitutifs d'une colonne de razzia comprennent tous les neutres, ouvrières, microcéphales et macrocéphales. Ces différentes catégories d'individus ont un rôle bien défini dans la razzia et au cours de la marche.

Suivant les conditions atmosphériques, l'aspect de la colonne est très variable et se présente différemment.

En particulier, par temps sec et sur un sol ferme, par exemple la terre battue d'une piste ou d'une clairière, l'allure générale est très différente de celle observée par temps humide. On observe assez bien cette humide d'une alternance au cours d'une même journée, le matin, où la terre est encore abondante rosée, et au plus fort de l'après-midi, où le sol est sec.

Ainsi, très souvent le matin, sur un chemin très fréquenté, donc très dur, la colonne se présente de la façon suivante : Des soldats imbriqués forment latéralement une sorte de mur, se prolongeant en voûte, dont le toit est presque essentiellement constitué de soldats de grande taille. Ils sont disposés dans tous les sens, renversés complètement, couchés sur le côté, arqués, redressés. L'intrication se fait par leurs longues pattes, rarement par les antennes que l'on voit constamment en mouvement. Il y a un thigmotactisme très net, qu'il serait très intéressant d'étudier au point de vue physiologique. Les petites ouvrières et les microcéphales circulent librement sous cette voûte artificielle.

Par temps sec, sur un sol de même consistance, fortement agrégé, le comportement est très différent. En ce cas, on ne note pas la formation de toit; seuls les murs existent et pas toujours de façon très serrée. Macro- et mesocéphales forment plutôt une sorte de haie, de garde latérale défendant la colonne en marche. Les soldats se tiennent côté à côté, fortement arqués sur leurs longues pattes postérieures, la tête et le thorax puissamment redressés, formant un angle presque droit avec l'abdomen; ceci grâce à l'extension des pattes antérieures et internmédiaires. Les mandibules largement ouvertes sont très menaçantes. Il semble d'ailleurs que l'allure de la colonne soit plus rapide.

Nous verrons plus loin que le comportement de la colonne, au cours d'une migration, présente certaines particularités assez intéressantes.

Sur une surface molle, un terrain sablonneux par exemple, l'*Anomma* profite des avantages naturels. La colonne tend à s'enfoncer, et latéralement s'élèvent des murs faits de grains de sable. Suivant l'état hygrométrique de l'atmosphère le creusement est plus ou moins accentué; tant et si bien que parfois la galerie devient entièrement souterraine. Ce sont les petites ouvrières et les microcéphales en général qui ont la charge de l'édition. Elles prennent sur le centre de la piste des petits grains de sable entre leurs mandibules et les transportent latéralement. Il semble d'ailleurs que ces particules soient agglomérées par un ciment salivaire si l'on en juge par les constructions réalisées.

L'observation de ces colonnes présente certaines difficultés du fait de l'agressivité des soldats. Il est difficile de s'en approcher sans en troubler la bonne marche; le moindre mouvement d'air provoquant une perturbation et un remue-ménage, rendant toute observation impossible.

Un moyen très simple nous a permis l'examen par le dessus, sans grand danger pour notre personne. Il consiste à se placer sur un pont formé par une planche reposant sur deux rondins déposés parallèlement à la marche de la colonne, à environ un mètre et demi.

Les colonies disparaissent très rapidement dans l'épaisseur de la forêt et par suite deviennent impossibles à suivre; et aussi nous a-t-il fallu trouver un moyen pour ralentir la progression de la razzia. Il a consisté simplement à placer en travers, ou à proximité de la colonne, des proies fratchement tuées, nombreuses et assez volumineuses : Agames en général. Ainsi, nous avons réussi à stabiliser une colonne pendant quarante-huit heures, alors que normalement le passage était achevé après trois à quatre heures. Il s'établit alors une sorte de dépendance temporaire du nid, et un va-et-vient s'organise entre ce point d'arrêt et le nid.

Nos observations ne concordent pas exactement avec celles de ARNOLD et de SAVAGE. Ce dernier dit : « Leurs sorties sont faites par jours nuageux et principalement la nuit; ceci est dû à l'influence néfaste du soleil. Une exposition directe aux rayons solaires, et surtout quand leur pouvoir est accru par réflexion, est presque immédiatement fatale ». Il ajoute que c'est pour cette raison qu'ils construisent des tunnels. Plus loin il reprend : « Ce chemin couvert semble avoir pour but la protection des ouvrières transportant proies, pupes, etc... mais surtout une protection contre les rayons directs du soleil, dont l'exposition aux endroits de forte réflexion est une mort certaine en moins de deux minutes. »

La construction de voûtes protectrices ne nous semble pas en rapport direct avec l'action solaire, comme le montrent nos observations. De plus il nous est arrivé souvent d'observer des colonies d'*Anomma* déambulant au plus fort de la journée sans protection d'aucune sorte. Il semble plutôt que ce soit l'hygrométrie qu'il faille mettre en jeu et que le facteur rayonnement n'ait qu'une importance secondaire, si même il en a une.

**Histoire de la colonne, son départ et son retour.** — Nous avons distingué deux modes différents de prospection du terrain de chasse.

Le départ peut se faire par un front d'attaque très large dès la sortie du nid temporaire, puis se diviser par la suite. Nous avons observé, en avant d'un nid temporaire, une surface de 25 × 25 mètres littéralement recouverte d'*Anomma*, grouillant en tous les sens et montrant une activité débordeante. La chasse était fébrile et les Fourmis d'un combativité extrême. Devant la horde envahissante, tout semble avoir perdu la tête et fuit en toute hâte, Sauterelles, Criquets, Blattes, Gryllides, Arachnides, Vers, etc...; c'est un sauve-qui-peut général, qui ne va pas sans bruit. Le froissement des feuilles est très caractéristique. Chaque ponce de terrain est méticuleusement exploré et rares sont les animaux qui peuvent échapper au carnage. Nous avons même vu les *Anomma* escalader des arbres morts d'une dizaine de mètres de hauteur. Après leur passage, toutes les écorces plus ou moins décollées montraient une absence complète de vie. Sous les écorces encore très adhérentes, seuls quelques Colydiides, Pseudoscorpions et Collemboles avaient échappé à la tourmente. Tout est visité soigneusement, tous les orifices, cavités, canaux de xylophages sont soumis à un contrôle sévère. De petites termitières même ne font pas exception à la règle, malgré une défense acharnée. Par contre nous avons vu des nids en carton pâle de *Cremastogaster* et des nids d'*Oecophylla* respectueusement évités.

Puis le front s'est disloqué en trois pointes d'égale importance et de directions différentes, et la chasse continuait aussi intense qu'avant. Les grosses proies sont gardées par les macrocéphales qui forment là et là des taches plus sombres et grouillantes. Ils procèdent au dépeçage.

Le retour se fait, par contre, en bon ordre. Chaque avancée s'est trouvée formée en une cohorte bien disciplinée, regagnant le gîte sous la garde de soldats menaçants et attentifs, les antennes constamment en mouvement. Le repérage au retour doit se faire certainement par les Fourmis restées là et là tout le long du parcours, ainsi que par l'odorat. Le ravitaillement est ramené par tous les membres de l'expédition, on y remarque, outre les groupes d'animaux précédemment cités, des œufs et des nymphes de Fourmis, des pupes de Diptères et des oothèques de Blattes. En fin de colonne, quand le nombre des individus circulant de front se réduit à quelques rares isolés, les soldats de garde quittent leur poste, décrochant un à un, et suivent la piste. Dans les endroits où ils formaient des masses compactes en toit serré, ils se laissent tomber un à un et rentrent dans le rang.

Ainsi le nombre de soldats meso- et macrocéphales circulant en fin de colonne est-il nettement supérieur à celui observé dans la marche. Mais les derniers reviennent à vide, alors que les premiers étaient chargés de vivres, tenant leurs proies longitudinalement sous le corps, fortement serrées entre leurs mandibules et leurs pattes. Il est remarquable de voir avec quelle aisance et quelle rapidité ils circulent avec leur lourd fardeau et le contraste entre l'insecte et sa charge deux à trois fois plus grande, est impressionnant.

Si l'on vient à déposer une proie sur le trajet, un peu avant la fin de la colonne, on constate qu'elle est violemment attaquée par les macro- et mésocéphales et que le dépeçage suit immédiatement. Mais si la queue de colonne les atteint avant qu'ils n'aient pu tout découper, ils abandonnent la proie, sans plus tarder, pour prendre la file.

Le deuxième mode de razzia observé est tout à fait différent dans son allure générale. Après un départ en colonne unique, avec une garde latérale de soldats, il y a une dispersion en réseau, en petites colonnes anastomosées, qui procèdent à une prospection intense. Ces colonnes ne sont pas protégées par les soldats qui circulent. Les avant-gardes sont de petites ouvrières qui avancent en hésitant; ce sont elles qui mènent la marche et détectent la présence des proies.

Le retour se fait d'une façon analogue.

Dans les cas observés, il n'y avait pas discontinuité entre le nid et l'expédition. On constatait la présence d'une colonne montante centrale et de deux colonnes descendantes latérales, le tout était protégé par une flanc-garde de soldats.

Il semble que le premier mode d'attaque, massif, se produise dans les premiers jours de l'installation du nid temporaire, lorsque le terrain environnant est encore neuf et richement pourvu de proies. Ce n'est que plus tard, que les colonies doivent chasser plus loin et utiliser le deuxième mode.

Tous ces raids se font aussi bien de jour que de nuit. Malheureusement, sur les sorties nocturnes, il ne nous a guère été possible de faire des observations suivies. Quant à leur périodicité, nos renseignements sont très incomplets, n'ayant pu étudier qu'une seule colonie établie en clairière et pendant relativement peu de temps, et le cheminement dans la forêt étant extrêmement difficile à suivre. Toutefois il nous a semblé qu'à la suite des razzias massives observées, l'activité décroît. En effet, les jours suivants, on ne note qu'un peu de sorties de faible importance. Cinq jours se sont passés dans une activité relativement calme, puis un nouveau raid de grande ampleur a été observé, suivi de deux jours sans grande activité. Alors a commencé une migration complète de la colonie qui s'est établie à environ 200 mètres du premier nid temporaire.

**Le nid temporaire.** — Contrairement à ce qui se passe chez la plupart des Fourmis, le nid des *Anomma* présente un caractère purement temporaire. C'est une simple excavation du sol, en général sous une souche déracinée. Il n'y a aucune architecture splendide. Le premier nid observé se trouvait dans une zone broussailleuse, et s'étendait sur une aire d'environ 9 mètres carrés. Il n'était décelable en surface que par de nombreux monticules de sable, avec de larges orifices de pénétration. La profondeur moyenne en était de 50 centimètres environ. La surface était jonchée de cadavres d'insectes où abondaient particulièrement des arceaux abdominaux d'Orthoptères.

Toute la colonie ne participe pas aux raids de ravitaillement; il reste toujours au nid des Fourmis dont le rôle est de veiller à l'entretien du nid. Il y a un travail continual de déblaiement de la fourmilière par les mésos- et microcéphales et ouvrières, sous la garde de rares soldats. Ils assurent un service de nettoyage, rejettent les cadavres des proies et des *Anomma*. Il est assez curieux de constater que le comportement des individus est totalement différent de leur comportement en razzia. La combativité est ici à peu près nulle et l'observation est largement facilitée. Bien que le nid ait un caractère purement temporaire, l'activité des occupants est comparable à celle des autres Fourmis; l'absence d'architecture définie peut être due à ce que l'activité de la majorité des occupants est détournée par les razzias.

Seul nid rencontré pendant notre séjour, nous n'avons pu en étudier le contenu. Au bout de quelques jours, nous avons observé un déménagement complet de la colonie avec larves et nymphes. Le nouveau nid fut établi à quelque 200 mètres du précédent, également dans la cavité méningée par une souche déracinée; le lendemain il se produisait une nouvelle migration. Y aurait-il donc, à l'exemple des *Eciton* du sud de l'Amérique, une phase stationnaire, alternant avec une phase migratrice? Phase stationnaire où le même gîte est conservé durant plusieurs jours, avec des raids de ravitaillement; phase migratrice durant laquelle le bivouac changerait chaque jour. Quelle hypothèse admettre? Celle de MULLER et de ARNOLD qui croient que la migration devient nécessaire par suite de la disparition des proies dans la zone environnant le nid (c'est l'épuisement du terrain de chasse qui serait cause du déménagement de la colonie), ou bien celle de SCHNEIRLA, basée sur le « trophallaxis concept » de WHEELER?

Nous nous rallions plus volontiers à la seconde. Il ne semble pas, en effet, que ce soit une cause trophique directe qui déclenche la migration, mais plutôt une cause liée directement à l'activité de la reine. En effet comment admettre alors un déménagement pour un gîte situé seulement à 200 mètres du précédent, alors que les raids de chasse s'étendent parfois à plusieurs kilomètres de distance? Malheureusement nos observations sont trop restreintes pour nous permettre de conclure dans un sens ou dans l'autre.

Il faut toutefois ajouter que dans l'observation des sorties, il nous a été permis de constater que la prospection ne se faisait pas au hasard, mais que l'orientation variait chaque fois. Le terrain était comme divisé en secteurs, explorés méthodiquement les uns après les autres. Cela n'est-il qu'une simple coïncidence ou un phénomène d'ordre général? L'observation n'ayant porté que sur un seul nid temporaire, nous nous bornerons seulement à le constater sans plus.

Au cours de la migration, on constate que la colonne unique est très fortement défendue. En sol meuble la circulation est très profonde; par de rares interstices de la voûte de sable on voit les ouvrières, mésos- et microcéphales, transportant la progéniture. Quand la colonne est à découvert, sur une piste, macro- et mésocéphales forment une telle couverture qu'il

est impossible de distinguer quoi que ce soit. Nous n'avons jamais observé, au cours des colonnes de razzia, une telle protection. La combativité des soldats est extrême; au moindre trouble ceux-ci décrivent rapidement un cercle d'environ un mètre de diamètre, les antennes constamment agitées et les mandibules menaçantes.

Dans les différentes prises effectuées au cours de cette migration, nous avons constaté qu'il y avait approximativement deux tiers de nymphes pour un tiers de larves, presque toutes à un stade prénymphal. Ceci distingue les *Anomma* des *Ectilon*, où la migration est déclenchée par l'élosion massive des nymphes.

**Détails de comportement.** — Nous ne reviendrons pas sur le comportement déjà décrit dans les razzias, au nid et dans les colonnes de migration; mais nous passerons en revue quelques cas particuliers que nous avons pu observer.

**PASSAGE D'UNE COLONNE SUR L'EAU.** — Une petite colonne, traversant un ruisseau presque à sec, a été coupée en deux par un mince filet d'eau de 3 centimètres de large et a réagi d'une façon inattendue. Au lieu de chercher un passage plus praticable, deux soldats macrocéphales, un à chaque bout de la colonne sectionnée, se sont avancés le plus possible l'un vers l'autre, et un troisième, grimpant sur eux, a réalisé une sorte de pont suspendu sur lequel quelques ouvrières ont passé; mais à cela seulement s'est borné le transbordement. Ceci serait à rapprocher des observations de SAVAGE, qui rapporte ceci : « Sur des branches basses, séparées de quatre pieds du sol, » se trouvaient des festons de la taille d'un pouce d'homme, atteignant les » plantes du dessous et entièrement constitués par ces Insectes. Les uns » montaient et d'autres descendaient. Je vis la formation d'un de ces festons » déjà bien avancée. Les Fourmis, les unes après les autres, descendaient, » étendant leurs longues pattes et ouvrant tout grand leurs mandibules, et » allongeaient graduellement la chaîne vivante jusqu'à ce qu'elle touchât » une feuille de *Canna coccinea*. La chaîne se balançait au gré du vent, la » Fourmi terminale s'efforçait de se fixer par les pattes et les mandibules » mais, ne réussissant pas, une autre de la même classe (la plus grande) » grimpâ le long de la plante et, se fixant solidement par l'abdomen et les » pattes postérieures à une feuille, étendit les pattes antérieures et ouvrit » les mandibules de façon à saisir le compagnon du dessus. Et ainsi fut réalisée la plus curieuse échelle du monde. »

**DEFENSE DES COLONNES ET ATTACME ALIMENTAIRE.** — Un lézard fraîchement tué et déposé au travers du passage, est immédiatement attaqué. On constate d'abord un recouvrement par de fins grains de sable qui proviennent du creusement opéré sous l'animal par les ouvrières et les microcéphales. Les méso- et macrocéphales le recouvrent de débris de feuilles, de branchelettes, puis finalement, sur le dessus, une garde de grands soldats complète la défense. Le cadavre est déchiqueté par macro- et microcéphales

et le squelette s'enfonce peu à peu dans la galerie, par le creusement continu des ouvrières. Dans le cas où il y a beaucoup de proies, seules les premières sont ainsi attaquées, les autres sont simplement gardées par quelques soldats et ce n'est que plus tard qu'elles subissent le même sort. Les quartiers de chair sont trainés par les macro- et méso- dans des galeries souterraines, creusées dès l'arrêt de la colonne; à l'entrée des cheminées, les mandibules menaçantes d'un soldat veillent constamment.

Les *Anomma* ont des mœurs franchement mais pas exclusivement carnassières. À plusieurs reprises, nous avons eu le loisir d'observer des colonnes ramenant presque uniquement des débris de manioc, qu'elles allaient dérober à la maigre pitance de Cercopithèques en captivité. En revanche, ceux-ci ne dédaignaient pas les Fourmis et n'hésitaient pas à plonger la main dans la masse grouillante et à croquer la prise avec un plaisir évident. Fréquemment nous avons remarqué, dans les razzias, des Fourmis transportant du riz cuit, des pétales de fleurs, des débris de fruits de palmiers. L'odeur de l'huile à une très forte attirance sur ces sanguinaires. Quelle ne fut pas notre surprise, un jour, de voir un indigène nous ramener une pleine bouteille de mañans. Le récipient avait simplement contenu de l'huile de palme et les *Anomma* s'y étaient littéralement entassés.

De plus, en disséquant des larves, nous avons souvent trouvé dans le tube digestif des grains de pollen plus ou moins digérés. Il est probable que l'approvisionnement végétal est surtout destiné aux larves.

Nous avons pu constater, en broyant un mañan entre les doigts et en le laissant tomber sur la colonne en marche, une effervescence très grande. Est-ce dû à l'odorisation par le contact des mains? il ne le semble pas. En effet des fragments de bois, des Hyménoptères, et même des Punaises <sup>fort</sup> leur malade, n'étaient pas une telle agitation, une telle démonstration de combativité. Y aurait-il une substance de frayeur, comme chez certaines Abeilles et certains Poissons?

#### IV. LES DORYLOPHILES

Sous ce terme général nous désignerons tous les animaux gravitant de près ou de loin autour des *Anomma* et les accompagnant dans leurs colonnes en marche. Commensaux et prédateurs seront groupés sous cette même étiquette.

**Les commensaux.** L'ordre le plus abondant est évidemment celui des Coléoptères, représenté tout particulièrement par de nombreux Staphylinides aux faciès les plus diversifiés; quelques Histérides et Scarabéides coprophages complètent la série. Un Forficulide et une larve de Carabique ont été capturés, mais malheureusement égarés par la suite.

En tête de la marche, on trouve généralement les éléments les plus rapides, les plus gros : ce sont les *Pygostenus* qui fournissent un indice sou-

vent utile pour étudier une colonne en marche. Les petites formes et les lourds Histérides se traînent péniblement en fin de colonne, et il n'est pas rare d'en observer suivant la piste une heure après le passage des mañans. Ils ont donc un sens de l'odorat très développé.

Nous avons assisté à un curieux manège d'un petit *Doryloxenus* que nous avions vu auparavant fixé sur le dos d'un macrocéphale. Généralement ces minuscules Coléoptères, d'une vivacité remarquable, circulent rapidement entre les Fourmis. À plusieurs reprises nous en avons remarqué s'esquivant et contournant la garde latérale de macrocéphales; ils grimpaien le long des pattes postérieures de ceux-ci, s'agrippant à l'abdomen, puis ensuite venaient se fixer sur le thorax, parfois sur le segment métathoracique en débordant sur le pétiole. Sous l'effet de cette excitation le soldat quitte son immobilité, court en tous sens, comme s'il essayait de se débarrasser de son cavalier inattendu; mais le *Doryloxenus* ne lâche pas prise, et bientôt le macrocéphale rentre dans la marche et transporte ainsi jusqu'à la colonie le petit Coléoptère. Il n'est pas rare de voir ces curieux Staphylinides courir après mésos- et macrocéphales, et tenter de s'accrocher à eux. Les cas de phénomène chez les Coléoptères ne sont pas très communs, et on ne s'attendait guère à les trouver chez des Insectes aussi agiles que les *Doryloxenus*. On a signalé des faits comparables chez des *Thoricus*. La fixation des *Doryloxenus* doit se faire par les pattes antérieures largement aplatis, car les pièces buccales ne présentent aucune différenciation plus ou moins adaptative.

Parmi ces myrmécophiles nous avons trouvé quelques Staphylini largement modifiés dans leur morphologie générale. Ce sont des Aléochariini à facies de Fourmis, au corps extrêmement allongé, aux membres démesurément longs, à l'abdomen pédoneculé. Cette sorte de mimétisme, si l'on peut appeler mimétisme cette analogie de silhouette, est loin de les dissimuler; il permet au contraire de repérer l'animal au milieu de la colonne en marche. Laboré par un démarCHE plus lente ensuite par le fait que s'il y a ressemblance avec une Fourmi, ce n'est certainement pas avec les *Anomma*. Ces deux groupes se rapprochent de ceux observés en Amérique du Sud, chez les commensaux des colonies d'*Ecton*.

Sur les nombreux « cones de déjection » de la « mañanière », dans ces émettresses d'Orthoptères surtout, on note une abondance remarquable de myrmécophiles typiques. Il s'y retrouve de nombreuses formes capturées dans les colonies au cours des raids, mêlées à d'autres exclusives de cette localisation, en particulier un Scarabéide du genre *Alloscelus*, déjà signalé

sur les myrmécophiles par C. A. COLE (1952).

On peut reconnaître dans la mañanière, comme GRASSÉ le fait pour les termitières, une endoœcie, une périœcie et un champ trophallactique, également caractérisées par une faune commensale qui leur est exclusive, tout au moins dans une certaine mesure. Les formes les plus actives sont évidemment celles participant aux raids de ravitaillement. Lorsque la colonie est au repos, celles-ci se répartissent dans l'endoœcie et dans la périœcie. Certaines formes

doivent résider de façon permanente à l'intérieur du nid, et celles-ci doivent être dans une large mesure plus exclusives, plus dorylophiles si l'on peut dire, que les autres. S'il y a migration, changement de nid temporaire, il y a un déménagement complet des commensaux, et les espèces que l'on peut capturer dans un nid abandonné sont peu nombreuses.

Ces commensaux sont-ils constamment liés aux Fourmis? Ceci ne nous paraît pas démontré. En effet, au mois d'août, nous avons capturé des *Pygostenus* sur des herbes basses, par fauchage. Faut-il y voir une période d'indépendance temporaire, ou bien un passage préludant à un changement d'hôtes comme il a été constaté pour certains commensaux de nos régions? Ceci n'est pas impossible.

### Les prédateurs

**Stylogaster Cohici** Séguay (*Dipt. Conopidae*). — La biologie des *Stylogaster* est dans son ensemble très mal connue. Ce sont en général des parasites internes, solitaires, des Fourmis, et les rapports entre parasites et hôtes sont très discutés.

H. W. BALES (1863) remarque que les armées d'*Ecton* en Amazone sont accompagnées par de petits essaims d'un Diptère dont la femelle, munie d'un long ovipositeur, survole rapidement les colonnes à une hauteur d'un pied. Elle lince par instants vers le sol et cet auteur suggère que la ponte se fait dans le corps des insectes capturés par les Fourmis au cours de leurs raids. Les œufs éclairaient dans les proies emmagasinées.

C. H. T. TOWNSEND (1897), dans l'État de Vera-Cruz (Mexique), fait des observations analogues sur *Ecton Foreli* Mayr. Il ne récolte de *Stylogaster* qu'en fauchant au-dessus des colonnes en marche.

J. REYNOLDS (1921-22) considère les observations des auteurs précédents comme de simples suppositions, ceux-ci n'ayant jamais trouvé d'œufs. De plus il a été capture des espèces de *Stylogaster* dans des régions où n'existent pas les « army ants ».

H. D. CARPENTER (1910), en Uganda, a observé des insectes à corps allongé et étroit (Diptère ou Ichneumonide?) fonçant sur les *Dorylus*, apparemment dans le but de pondre.

H. BRAUNS (1920), au Cameroun et au Gabon, a également suivi les évolutions des *Stylogaster* au-dessus des colonnes d'*Anomma*.

Il semble donc bien dès lors exister une étroite relation entre Fourmis et *Stylogaster*. De plus WHEELER (1921) a observé ce genre accompagnant *Ecton Reticulatus* et *Ecton imitator* (Hyménoptères) et non pas dans les cases libres du sol. Mais WHEELER n'est pas convaincu que ce soit dans un but d'oviposition. En outre il y a des *Stylogaster* survolant des endroits sans *Ecton*, mais où circulaient quelques ouvrières de *Gigantiops destructor* et d'*Ectatomma*, ce qui explique pour lui le fait qu'on ait retrouvé des *Stylogaster* dans des régions extérieures à l'aire de répartition des *Ecton*.

Si ces rapports sont aujourd'hui démontés grâce à nos observations,

Le problème de la ponte des *Conopidae* reste encore sans solution. Les opinions des auteurs sont très variables : Pour les uns (ROBINEAU-DESVOIDY et DUFOUR) la ponte se ferait directement dans l'Hyménoptère adulte, pour d'autres les œufs seraient déposés à la surface du corps, mais aucun n'a vu ni les œufs ni les débris de ceux-ci sur les individus d'où l'on retira des larves de *Conopidae*. Les recherches de PANTEL (1910) sur le système génital des femelles lui font croire à une oviposition interne et les études de L. MEIJERE (1904-12) semblent confirmer cette conclusion.

Pour notre part, en Côte d'Ivoire (1945), nous avons pu observer à plusieurs reprises la ponte du *Slylogaster Cobici*. La femelle survole rapidement la colonie d'*Anomma nigricans*, puis s'arrête brusquement, se maintenant en vol fixe à une hauteur d'environ 10-15 centimètres. Pendant ce temps elle laisse tomber ses œufs sur les Fourmis en marche. Elle en pond un petit nombre, espacés de 10 à 15 secondes, puis repart. Ces œufs sont immédiatement saisis par les soldats (mésocéphales surtout) et transportés jusqu'au nid. Quant au sort de ces œufs déposés d'une façon aussi singulière, nous l'ignorons pour l'instant totalement. Il est fort probable qu'ils paraissent les larves de l'*Anomma*.

On voit donc, dans le cas présent, que la ponte est externe.

**Bengalia** sp. — Nous avons observé quelques exemplaires de ce *Calliphoridae*, remarquablement adapté à la vie prédatrice, accompagnant les *Anomma*, mais sans rien voir de leurs rapports. Sans doute, comme le signale A. W. LAMBORN (Nigeria, 1914), s'attaquent-ils aux nymphes et larves transportées par les adultes.

**Oecophylla longinoda** (Latrelle). — Ces Fourmis, dont les nids de feuilles courtes sont si caractéristiques, n'hésitent pas à attaquer les *Anomma*. On les observe très communément en lignes parallèles à celles des soldats de la colonie, et placées à quelques centimètres de distance. Elles attaquent violement les *Anomma* qui s'aventurent hors de la zone de protection. Une Oecophylle isolée peut neutraliser un macrocéphale et le transporter jusqu'au nid. Nous avons déjà signalé, lors des attaques massives d'*Anomma*, le fait que les nids d'Oecophylles et de *Cremastogaster* étaient soigneusement évités par les marians.

**Cremastogaster** sp. — Outre le fait précédemment cité, il nous a été possible, en détournant la marche d'une colonie de *Cremastogaster*, de la mettre en contact avec une razzia d'*Anomma nigricans*. Malgré le petit nombre d'individus de la première, nous avons assisté à une mêlée furieuse où les *Cremastogaster* montraient une supériorité évidente. En quelques minutes la place fut nette; les *Anomma* avaient rebroussé chemin et cherchaient ailleurs un passage plus sûr.

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

De cette étude préliminaire sur la morphologie et la biologie d'*Anomma nigricans*, il nous est possible de tirer un certain nombre de conclusions générales.

1<sup>o</sup> Tout d'abord relatives à l'existence d'une *classe d'ouvrières*, de type morphologique normal, et de *trois classes de soldats*, présentant une allométrie majorante anormale de la capsule céphalique et des mandibules. Les relations existant entre ces trois dernières classes permettent de se demander si elles ne correspondent pas à des individus passant par un nombre différent de mues ou de cycles physiologiques d'internes. Chaque classe montrerait alors une allométrie de taille et les relations entre les trois classes extérioriseraient une allométrie de croissance. Il est notable que les deux classes de soldats de grande taille n'ont, dans la colonie, qu'une importance numérique très faible. Si l'on admet que la formation des diverses castes est conditionnée par un phénomène hormonal, comme cela semble ressortir des résultats de Goetsch sur *Pheidole*, on peut rapprocher ce polymorphisme des soldats des écloisons retardées connues chez les Simulies et des imaginoises retardées classiques chez les Lépidoptères. D'autre part il n'est pas sans intérêt de signaler que le comportement des soldats, et tout particulièrement des individus macrocéphales, est marqué avant tout par une tendance à l'immobilisation réflexe, que cette tendance caractérise aussi les soldats de Termites, et que dans ces deux cas elle est l'apanage de formes à allométrie céphalique anormale et à métabolisme hormonal sans doute bouleversé.

2<sup>o</sup> D'autre part, relatives à l'existence, dans la vie nomade des *Anomma*, d'une alternance régulière entre une série de déplacements partiels ou razzias, et des déplacements de toute la colonie.

Le fait que les déplacements partiels sont nettement orientés les uns par rapport aux autres, ce qui suppose une coordination plus ou moins étendue de la colonie.

L'existence au cours des déplacements, d'une spécialisation éthologique marquée.

Le fait que l'enfouissement de la colonie, ses déplacements sont déterminés par des réflexes simples de ses membres.

Le fait que la reconstitution de la colonie après la razzia, comme son enveloppe enroulée dans la cavité où elle a été enfermée après la razzia, sont conditionnés par d'autres réflexes simples.

Le fait enfin que les différences profondes d'excitabilité entre les individus d'une colonie au repos et les individus d'une colonie en déplacement supposent soit l'existence d'un *effet de groupe* au sens de GRASSÉ dans lequel la distance entre les individus aurait une importance considérable, même lorsque cette distance ne varie que fort peu, soit l'existence de deux

états physiologiques différents, déterminés par le type d'activité. En effet, si l'on peut supposer qu'une agitation accrue des ouvrières sous l'excitation des larves (selon l'idée de SCHNEIRLA) provoque directement la formation de colonies de razzia, il nous paraît très probable que l'hypothèse de SCHNEIRLA est applicable aux Dorylés comme aux Ecitons. Il faut supposer que la reconstitution de ces colonies, après chaque interruption, leur reformation après la razzia, n'étant plus provoquées par l'excitation directe des larves, relèvent d'un état physiologique particulier, maintenu à un niveau convenable par l'existence même du groupement en colonne.

(*Laboratoire d'Entomologie du Muséum.*)

## BIBLIOGRAPHIE

- ADRIAN (J. M.), 1930. — American two-winged flies of the genus *Stylogaster* Macquart. *U. S. Nat. Mus. Proc.*, 78, 9, 27 p.
- AGNOLE (G.), 1915. — Account of the habits of the Dorylidae. *Ann. South Afric. Mus.*, XIV, p. 110.
- BATES (H. W.), 1863. — The naturalist on the river Amazonie. London p. 365-6.
- BAEDE (W.), 1919. — The home town of army ants. *American monthly* 124, p. 454-64.
- BALDWIN (T.), 1871. — The naturalist in Nicaragua. London.
- BEGG (A.), 1921-22. — Predaceous enemies of ants. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, p. 289, note infrapaginale.
- CAMPBELL (G. D. H.), 1914. — « On *Stylogaster* », *Trans. ent. Soc. London* proc. VIII-IX.
- CAMPBELL (G. A. H.), 1920. — A naturalist on Lake Victoria. London.
- 1924. — Nader de chasse au Congo belge. *Im. Soc. ent. Belga*, LXXIV, p. 239-250.
- DIXEY (L. R.) and GARDNER (P. C.), 1934. — Heterogony in *Messor barbarus* L. var. *capitatus* Latreille. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (10) XIII, p. 619.
- EMEBY (C.), 1895. — *Zool. Jahrb., Syst.*, VIII, fig. q-r, p. 727-8.
- ENGLER (C.), 1940. — Studi sul polimorfismo e la metamorfosi nel genere *Dorylus*. *Mem. R. accad. Sci. Ist.*, Bologne, 15, 9, p. 415-433, 2 pl.
- FAURE (G.), 1901. — Ethnology in the 20th century. *Encyclop. Encycl. Franc. et Etrang.* Dorylinae, p. 7.
- FONTE (A.), 1891. — Ueber die Ameisensubfamilie der Doryliden. *Verh. Gesell. deutscher Naturf. und Verzle.*, 63, p. 162-4.
- FONTE (A.), 1912. — Die Werbechen der Treibenameisen *Anomma nigricans* und *Anomma Wilverthi*, nebst einigen anderen Ameisen aus Uganda. *Mill. Nat. Mus. Hamburg.*, 29, p. 173-81.

- FOREL (A.), 1921-2-3. -- Le Monde social des fourmis du globe comparé à celui de l'homme. Genève, *Kundig*.
- FRAENKEL (G.), 1932. -- Die Wanderungen der Insekten. *Ergeb. Biol.*, 9, p. 1-238.
- GALLIEN (L.), 1934. -- Croissance harmonique et dysharmonique des nageoires chez *Callionymus lyra* L. *Bull. Soc. Zool. France*, LIX, p. 135-40.
- GREEN (E. E.), 1906. -- On *Bengalia Ochromyia jejuna* F., *Spolia Zeylanica*, III, p. 220 et IV, p. 183-4.
- HEAPE (W.), 1931. -- Emigration, migration and nomadism. Cambridge.
- HUXLEY (J. S.), 1932. -- Problems of relative growth. Methuen and Co Ltd. London.
- LAMBORN (W. A.), 1913. -- On *Bengalia depressa*. *Trans. ent. Soc. London*, proc., p. CXIV-CXVIII.
- LAMBORN (W. A.), 1919. -- *Trans. Ent. Soc. London*, proc., p. LII-LVIII.
- MELJERE (J. C. H. de), 1904. -- Beiträge zur Kenntnis der Biologie und der systematischen Verwandtschaft der Conopiden. *Tijdschr. v. Ent.*, 46, p. 144-225.
- MICHENEU (G. D.), 1943. -- Sex anomalies in the genus *Ashmeadiella* with notes on the homologies between male and female genital appendages. *Pan. Pacif. Ent.*, XIX, 1943, p. 96-100.
- MÜLLER (W.), 1886. -- Beobachtungen an Wanderameisen (*Ecton hamatum* Fab.). *Kosmos*, 18, p. 81-93.
- NANGLE, 1905. -- On *Bengalia* habits. *Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.*, XVI, no 4, p. 717.
- PANTEL (J.), 1910-12. -- Recherches sur les Diptères à larves asticots. *La Cellule*, 26, p. 27-216 et 29, p. 7-289.
- PAULIAN (R.), 1934. -- Croissance relative du système nerveux central. *Presse Univ. France*, no 544.
- PAULIAN (R.), 1934. -- Sur la variation de taille chez les Coléoptères. *Comptes rendus des séances de la Soc. de Biol.*, CXVI, p. 689.
- PAULIAN (R.), 1934. -- Sur la relation de Lameere-Smith chez les Coléoptères. *Comptes rendus des séances de la Soc. de Biol.*, CXVI, p. 687.
- PAULIAN (R.), 1935. -- Polymorphisme des mâles de Coléoptères. *Ad. scient. et indust.*
- PAULIAN (R.), 1936. -- Contribution à l'étude de la croissance relative du Scorpion languedocien. *Arch. Zool. exp. et appl.*, 78, parties et volumes 1er et 2, p. 31-8.
- PAULIAN (R.), 1936. -- Sur la nature génétique de certains cas de polymorphisme chez les mâles de Lucanides. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 75-9.
- PAULIAN (R.), 1937. -- A study of the polymorphism in *Forficula auricularia* L. *Ann. ent. Soc. America*, XXX, no 4, p. 558-62.
- PAULIAN (R.) et COMBE (R.), 1947. -- Les Staphylinidae commensaux des maïsons. *Nature*, 1er février 1947, p. 53-54.

- PRZIBRAM, 1931. — Connecting laws in animal morphology. *Univ. of London Press Ltd.*
- SAVAGE (T. S.), 1847. — On the habits of the « drivers or visiting ants » of West Africa. *Trans. ent. Soc. London*, 5, p. 1-15.
- SAVAGE (R. S.), 1849. — The driver ants of western Africa. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 4, p. 195-200.
- SCHNEIRLA (T. C.), 1933. — Studies on army ants in Panama. *Jour. Comp. Psychol.*, 15, p. 267-9.
- SCHNEIRLA (T. C.), 1934. — Raiding and other outstanding phenomena in the behavior of army ants. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 20, p. 316-21.
- SCHNEIRLA (T. C.), 1938. — A theory of army ant behavior based upon the analysis of activities in a representative species. *Jour. Comp. Psychol.*, 25, p. 51-90.
- SCHNEIRLA (T. C.), 1940. — Further studies on the army ant behavior pattern-mass organization in the swarm-raiders. *Jour. Comp. Psychol.*, 29, p. 401-60.
- SCHNEIRLA (T. C.), 1944, a. — Studies on the army-ant behavior pattern-nomadism in the swarm raider *Ictiton burchelli*. *Proc. Amer. Philos. Soc. Phila.*, 89, p. 438-57.
- SCHNEIRLA (T. C.), 1944, b. — The reproductive functions of the army ant queen as pacemakers of the group behavior pattern. *Jour. New York ent. Soc.*, 52, p. 153-92.
- SCHNEIRLA (T. C.), 1945. — The army ant behavior pattern : nomad-stately relations in the swarmers and the problem of migration. *Biol. Bull.*, 88, p. 166-93.
- SCHNEIRLA (T. C.), 1947. — A study of army ant life and behavior under dry-season conditions with special reference to reproductive functions I. Southern Mexico. *American Museum Novitates*, no. 1336, 24 Février 1947.
- SCOTT (E.), 1946. — Un nouveau Colopode du genre *Stylogaster* Macquart. *Bull. Soc. ent. France*, Paris, juillet 1946, p. 99-100.
- SILVESTRI (F.), 1926. — Descrizione de particolari individui (*Myrigenii*) di *Ternes gilvus* Hag. parassitizzati da larva di Dettoro. *Portici R. Scuola Super. di Agr., Lab. Zool. Gen. e Agr.*, 19, p. 348.
- SJÖSTEDT, 1908. — Akazien gallen und Ameisen auf den ostafrikanischen Steppen, in Sjöstedts *Exped. Kilimandjaro Mera*, II, 8, 4, p. 3-4.
- SJÖSTEDT, 1910. — A new genus of acacia gall-forming ants especially the driver ant *Dorylus* with butterflies eggs as prev. *Trans. entom. Soc. London*, p. 317-50.
- TOWNSEND (G. H. T.), 1897. — On *Stylogaster*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 6 XIX, p. 23.
- VOSSELER J., 1905. — Die ostafrikanische Treiberameise *Siafu*. *Pflanzen* I, n° 19, p. 289-302.

- WEBER (N. A.), 1941. --- The rediscovery of the queen of Eciton (*Labidius coecus* Latr.). *Amer. Midl. Nat.*, 26, p. 325-34.
- WEBER (N. A.), 1943. --- The ants of the Imatong mountains, Anglo-Egyptian Sudan. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 93, p. 265-389.
- WESTWOOD (J. O.), 1847. --- Description on the "Driver" ant. *Trans. entom. Soc. London*, 5, p. 16-18.
- WHEELER (G. C.), 1943. - The larvae of the army-ants. *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXXVI, n° 2, June 1943, p. 319-32.
- WHEELER (W. M.), 1910. -- Ants, their structure, developpment and behavior, XXV, 663 p. (N. Y. Columbia Univ. Press).
- WHEELER (W. M.), 1921. Observations on army-ants in British Guiana. *Proc. Amer. Acad. Arts. Sci.*, 56, p. 291-328.
- WHEELER (W. M.), 1922. - The ants collected by the American Museum Congo Expedition. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 55, p. 39-269.