

LA SIGNIFICATION DES REPRODUCTEURS APTÈRES CHEZ LA FOURMI *PONERA EDUARDI* FOREL

par

G. LE MASNE

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, Paris.

I. — LE POLYMORPHISME DES MÂLES CHEZ LES FOURMIS

INTRODUCTION

Dans l'immense majorité des espèces de Fourmis, le mâle, d'un type très uniforme, est *pourvu d'ailes* et présente une série de caractères morphologiques qui le différencient grandement des ouvrières et des femelles :

- la tête du mâle est relativement petite et de forme globuleuse ; les mandibules sont petites également ;
- les yeux composés sont très volumineux, beaucoup plus que ceux de l'ouvrière, et souvent plus que ceux de la femelle ;
- le nombre des articles antennaires est presque toujours supérieur à celui qu'on observe chez la femelle et chez l'ouvrière ; l'antenne ne présente ni l'allongement considérable du premier article (scape), ni l'extrême mobilité de l'articulation entre cet article et les suivants, qui caractérisent l'antenne des femelles et des ouvrières ;
- le thorax est volumineux, renflé dorsalement, formé de nombreuses pièces squelettiques aux sutures bien nettes, à la différence des ouvrières ;
- le plus souvent la pigmentation des mâles ailés est noire ou très foncée, même lorsque les ouvrières sont de teinte claire.

A ces mâles ailés, de type banal, s'opposent des *mâles aptères*, qui ne se rencontrent que dans quelques genres de Fourmis, et, pour certains de ces genres, seulement dans une partie des espèces. Tantôt il s'agit de formes libres (*Cardiocondyla*, *Ponera*), tantôt d'espèces qui pratiquent le parasitisme social (*Anergates*, *Anergatides*, *Bruchomyrma*, *Epæcus*, *Formicoxenus*, *Plagiolepis xene*, *Symmyrmica*).

En certain cas, l'absence d'ailes ne s'accompagne d'aucun autre caractère particulier : ainsi, chez *Symmyrmica chamberlini* Wheeler (1904, 1910, 1937) (1).

(1) WHEELER a parfois qualifié d'ergatoïde le mâle de *Symmyrmica chamberlini*, qu'il a lui-même décrit ; en fait, sa tête, son thorax, ses antennes sont d'un mâle normal, et bien différents de ceux de l'ouvrière de même espèce : WHEELER (1937) l'indique clairement.

Il est plus fréquent que l'aptérisme ou le subaptérisme s'accompagnent de caractères morphologiques qui sont ceux des femelles : on trouve de tels mâles *gynécoïdes* ou *gynécomorphes* chez quelques Fourmis parasites : *Anergates atratulus*, *Bruchomyrma acutidens* (BRUCH, 1932), *Plagiolepis xene* (STUMPER et KUTTER, 1952; KUTTER, 1952), *Epöcus pergandei* (EMERY, 1906) (1).

Enfin, dans quelques espèces, on trouve des mâles d'un tout autre type : ils présentent, outre un aptérisme total, une série de traits morphologiques qui leur donnent une *ressemblance marquée avec les ouvrières* ; ces caractères particuliers, pas toujours réunis, peuvent être les suivants :

- réduction du volume du thorax, simplification extrême de sa structure ;
- augmentation du volume et surtout de la longueur de la tête ;
- développement des mandibules ;
- réduction parfois extrême des yeux composés et disparition des ocelles ;
- diminution du nombre des articles antennaires, qui devient le même que chez l'ouvrière, ou même inférieur ;
- allongement du premier article de l'antenne (scape) et augmentation de la mobilité de l'articulation entre le scape et les autres articles (funicule), comme chez l'ouvrière ;
- pigmentation incomplète : la teinte de ces mâles peut être aussi claire que celle des ouvrières, voire même beaucoup plus pâle lorsque celles-ci sont noires.

Ces mâles très particuliers, dits *mâles ergatoïdes* ou *ergatomorphes* (de ἐργάτης, ouvrière), ne se rencontrent que chez un petit nombre de genres de Fourmis : le genre parasite *Formicoxenus* et deux genres non parasites, *Cardiocondyla* et *Ponera*.

Les mâles de *Formicoxenus nitidulus* Nyl. sont toujours aptères et ergatomorphes. Chez *Cardiocondyla* et *Ponera*, la situation est plus complexe, puisqu'on trouve dans ces deux genres des espèces à mâles ailés, d'autres qui ont des mâles aptères ergatoïdes, enfin de rares espèces qui possèdent les deux types de mâles.

Dans le genre *Cardiocondyla*, on connaît des mâles ergatomorphes, et [eux seuls, chez *C. stambuloffi* Forel (1892 a et b) et chez *C. elegans* Emery (MENOZZI, 1918). *Cardiocondyla batesi* Forel, var. *nigra*, possède les deux types de mâles (SANTSCHI, 1907). Chez *Cardiocondyla emeryi* Forel, longtemps réputé n'avoir que des mâles ailés, BORGMÉIER (1937) a montré qu'il existe aussi des mâles ergatoïdes. À vrai dire, la situation reste très confuse dans le genre *Cardiocondyla* tant que les mâles de beaucoup d'espèces ne sont pas connus. (Voir à cet égard WHEELER, 1937, et M. R. SMITH, 1944.)

Dans le vaste genre *Ponera*, le polymorphisme des mâles se présente — sommairement esquissé — de la façon suivante (fig. 1) :

a. La plupart des espèces ne possèdent que des mâles ailés, de type normal ; ainsi, dans la faune française, *Ponera coarctata* Latr.

b. Chez six formes seulement, le mâle est constamment aptère et ergatoïde (du moins ne le connaît-on que sous cette forme), mais avec des degrés divers d'ergatomorphisme qu'il convient de préciser.

(1) Notons que le mâle peut être gynécomorphe tout en étant ailé : ainsi, par exemple, chez la Fourmi parasite *Pseudoatta argentina* (GALLARDO, 1916, 1929).

— Chez *Ponera ragusai* Emery et *Ponera opaciceps* Mayr, le mâle présente bien réduction oculaire, simplification du thorax et faible pigmentation ; mais les antennes ont treize articles comme celles des mâles ailés du genre *Ponera*, le premier article étant seulement un peu plus long.

— Chez *Ponera punctatissima* Roger, *Ponera ergatandria* Forel et *Ponera mina* Wheeler, l'ergatomorphisme est plus accentué : les antennes, de 12 articles, présentent le même allongement du scape et la même articulation entre scape et funicule que celles de la femelle ou de l'ouvrière. Chez *Ponera punctatissima*, la tête du mâle ergatoïde est même plus grosse que celle de l'ouvrière ; n'était la faible pigmentation, l'aspect serait tout à fait celui d'une ouvrière.

— Le mâle de *Ponera oblongiceps* M. R. Smith (1939) a l'aspect de celui de *Ponera punctatissima* (tête très volumineuse, antennes coudées, fortes mandibules), mais ses antennes ont 13 articles, comme celles des mâles ailés du genre, et leur scape reste relativement plus court que celui de l'ouvrière ; l'habitus, cependant, est bien celui d'une ouvrière — avec qui, n'étaient les pièces génitales et la courbure de l'extrémité de l'abdomen, on pourrait facilement le confondre.

c. Chez une seule espèce, *Ponera eduardi* Forel, on rencontre les deux types de mâles : mâles ailés, normaux de forme, et mâles aptères, ergatoïdes. L'étude de cette espèce présente donc un intérêt particulier.

* * *

II. — LE COMPORTEMENT ET LA DESCENDANCE DES MALES APTÈRES DE *PONERA EDUARDI*

Le mâle aptère de *Ponera eduardi* a été décrit par FOREL en 1904, — vingt ans après que le même auteur (1884) ait donné la description de l'espèce. Il connaissait de ce mâle un unique exemplaire qui lui avait été envoyé, avec quelques ouvrières, de l'île de Madère. Il ignorait évidemment son éthologie et pensait à tort que sa teinte jaune était un caractère d'immaturation de l'individu examiné.

J'ai pu retrouver ce mâle ergatoïde à plusieurs reprises dans les Pyrénées orientales, l'élever et l'obtenir en élevage, et ainsi étudier son éthologie, connaître son origine et suivre sa descendance.

De la structure d'un mâle normal, le mâle ergatomorphe de *Ponera eduardi* (fig. 1) conserve, outre les pièces génitales, la petite taille de la tête (mais non sa forme : elle est aplatie dorso-ventralement, comme chez l'ouvrière) et les treize articles antennaires. Ses yeux composés minuscules (plus petits que chez les ouvrières les plus microphtalmes), l'absence d'ailes, la petite taille et la structure simplifiée du thorax, tous ces caractères lui confèrent bien l'aspect d'une ouvrière. Plus précisément, il ressemble à une ouvrière encore jeune, éclore depuis peu et n'ayant pas encore acquis sa pigmentation définitive : en effet, ce mâle a une coloration jaune pâle, qui s'enfume à peine d'une légère teinte grise au bout de quelques jours. Les ouvrières récemment sorties du cocon sont jaunes aussi, mais se teintent d'un gris de plus en plus foncé, puis deviennent en peu de jours d'un noir profond.

La démarche des mâles ergatoïdes de *Ponera eduardi* est lente, comme celle des ouvrières très jeunes. Ils peuvent s'alimenter de manière indépendante,

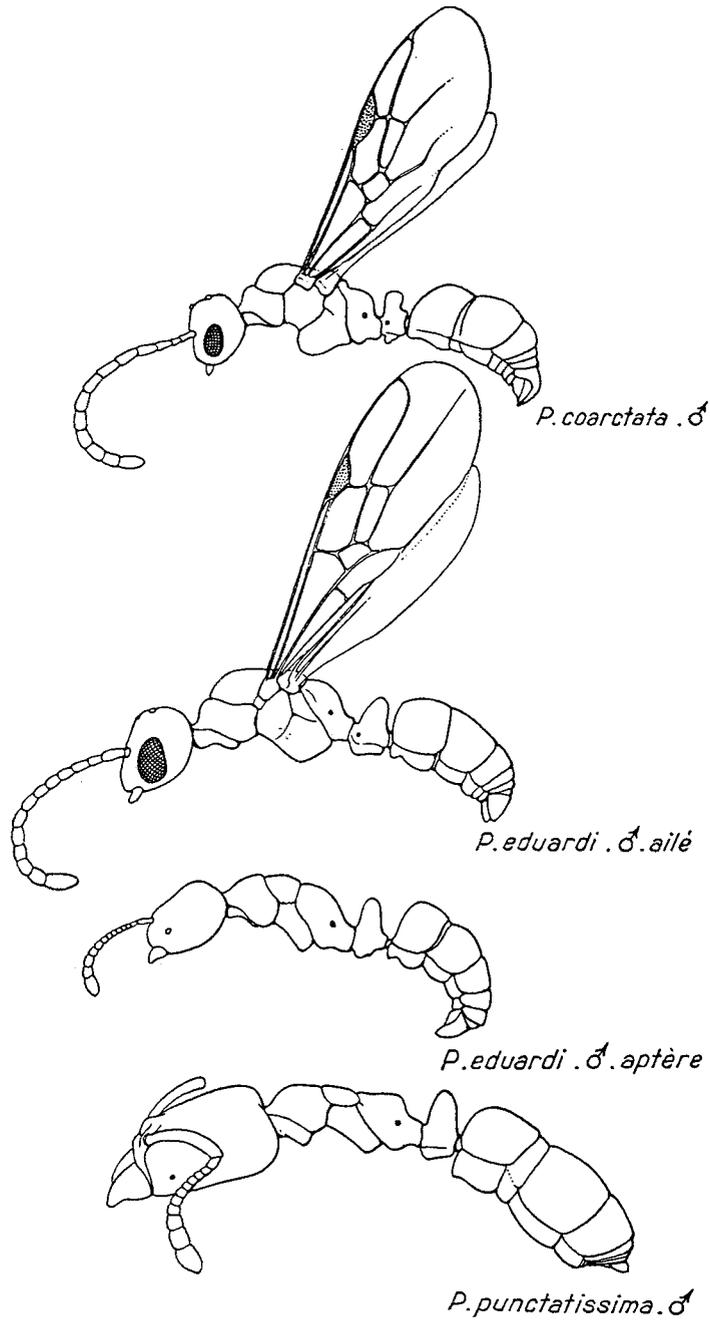


Fig. 1. — Divers types de mâles dans le genre *Ponera* (d'après EMERY).

en léchant les proies apportées dans le nid par les ouvrières (proies qu'ils sont d'ailleurs incapables de capturer ou seulement de transporter eux-mêmes). Mais ils savent aussi solliciter et obtenir la régurgitation des ouvrières ; car toutes les castes de *Ponera eduardi* pratiquent l'échange alimentaire de bouche à bouche (LE MASNE, 1948, 1952 *a* et *b*), qui, jusqu'à une époque récente, était peu ou pas connu chez les *Poneridæ* (voir aussi HASKINS et WHELDEN, 1954 ; et C. P. et E. F. HASKINS, 1955). Les mâles aptères s'adressent particulièrement, pour obtenir la régurgitation, aux ouvrières incomplètement pigmentées, jaune-gris. Ils lèchent parfois le corps des ouvrières jeunes, ou bien se lèchent entre eux.

Si ces mâles ont, vis-à-vis des autres individus, un peu plus d'indépendance que des mâles ailés normaux (encore les mâles ailés de *Ponera eduardi* savent-ils non seulement solliciter la régurgitation des ouvrières, mais aussi lécher un instant une proie), ils ne présentent cependant pas les activités des ouvrières : ils ne paraissent pas sortir du nid (en élevage, ils quittent rarement les loges où se trouvent le couvain et les ouvrières jeunes) et ne pratiquent ni chasse, ni transport de proie ou de matériau d'aucune sorte, ni soin du couvain.

Sur ce dernier point, l'abstention constante des mâles aptères de *Ponera eduardi* n'est point un fait général chez tous les mâles ergatoïdes de Fourmis : en forçant une société à déménager, SANTSCHI (1907) a vu à plusieurs reprises un mâle ergatoïde de *Cardiocondyla nuda* Forel, var. *mauritanica* Forel, en train de transporter une larve dans ses mandibules. Je n'ai pu déclencher ce comportement chez les mâles ergatoïdes de *Ponera eduardi*, qui ont d'ailleurs des mandibules presque aussi petites que les mâles ailés, et sans doute peu aptes à la préhension. Peut-être en va-t-il autrement pour les mâles aptères, très fortement mandibulés, de *Ponera punctatissima* (fig. 1) ou de *Ponera oblongiceps* (figuré par M. R. SMITH, 1939) : mais leur biologie semble à peu près inconnue.

* * *

J'ai montré (1948) que les mâles aptères de *Ponera eduardi* s'accouplent avec des ouvrières. Ils sont, du fait même de leur relative lenteur, et bien qu'ils s'y efforcent parfois, tout à fait incapables de saisir les ouvrières complètement pigmentées, noires : celles-ci, très rapides et faisant dans leur marche de nombreux crochets, échappent facilement à leur poursuite. Ils ne s'accouplent qu'avec des ouvrières très jeunes, qui n'ont pas encore acquis la vélocité des individus plus mûrs : soit avec des ouvrières jaune pâle — immobiles parfois durant des heures, — soit avec des ouvrières un peu plus âgées, jaune-gris, qui se déplacent beaucoup, mais pas très rapidement.

La copulation dure beaucoup plus longtemps que chez la plupart des Fourmis. Au début, le mâle, placé dorsalement par rapport à l'ouvrière (on ne peut dire *sur* son dos, car, très souvent, le couple bascule sur le côté), l'enserme étroitement de ses pattes et l'immobilise tout à fait. Il n'est pas rare qu'ensuite le mâle desserre l'étreinte de ses pattes et que les deux partenaires se trouvent placés bout à bout (fig. 2), unis seulement par

leurs pièces génitales. Cette position, dans les accouplements entre Fourmis ailées, est exceptionnelle ou bien précède de peu la rupture de la copulation. Ici, elle est durable. L'ouvrière, alors, reprend sa mobilité et entraîne le

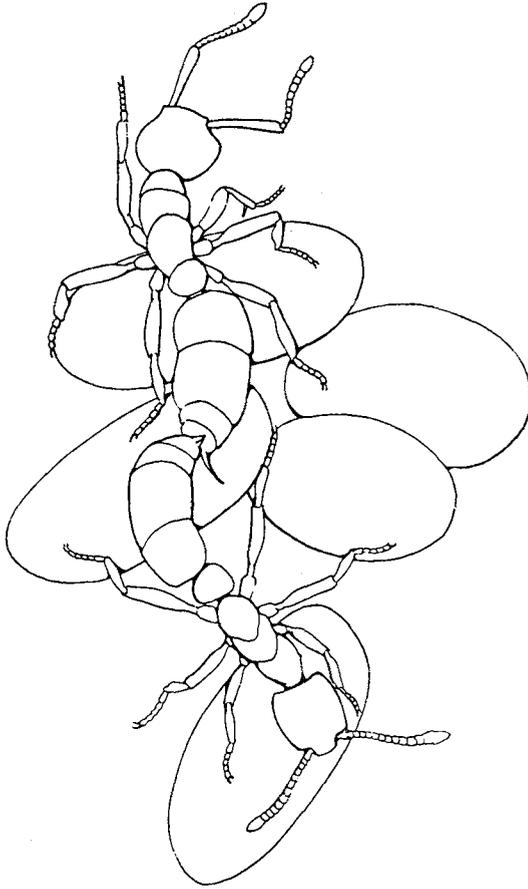


Fig. 2. — Accouplement entre une ouvrière de *Ponera eduardi* (en haut) et un mâle ergatoïde (en bas); tous deux se déplacent sur des cocons (d'après une photographie).

mâle, appendu à son abdomen, dans les déplacements qu'elle entreprend sur les cocons ou sur les parois du nid.

Il n'est pas rare de voir les mâles aptères s'accoupler avec des ouvrières prêtes à éclore, mais encore enfermées dans le cocon. J'ai montré (1952 b) que, chez *Ponera eduardi*, le cocon reste ouvert à l'arrière en un léger pertuis, par lequel sont successivement rejetés le méconium de la larve, sa dernière exuvie et l'exuvie nymphale; c'est aussi par cet orifice postérieur du cocon que, le plus souvent, le jeune adulte sortira. Au moment où la jeune ouvrière a rejeté son exuvie nymphale et laisse dépasser à l'extérieur du cocon son extrémité postérieure, un mâle ergatoïde peut venir la féconder. Plusieurs mâles peuvent s'attacher en même temps à un seul cocon, qui est alors complètement chiffonné. Ces accouplements durent assez longtemps (beaucoup plus que les brèves copulations

des mâles ailés de Fourmis) et se renouvellent : l'éclosion de la jeune ouvrière peut en être retardée. Cependant, une fois écloses, ces ouvrières achèvent normalement leur pigmentation et prennent leur comportement adulte.

* * *

Dans les sociétés composées d'ouvrières et de mâles ergatoïdes où se sont effectués ces accouplements, on voit, un peu plus tard, apparaître

des œufs nombreux ; des larves éclosent et se développent normalement. Il en est de même si toutes les ouvrières qui constituent la société étudiée sont nées en élevage : ce qui élimine toute possibilité de fécondation de ces ouvrières par d'autres mâles que les ergatomorphes. On peut ainsi obtenir (non pas dans toutes les sociétés mises en observation, car l'espèce est difficile à élever et très sensible, en particulier, aux variations d'humidité — mais dans un certain nombre de nids) la descendance des mâles ergatoïdes et des ouvrières qu'ils ont fécondées.

Cette descendance a toujours été, jusqu'ici, *formée exclusivement d'ouvrières et de mâles ergatoïdes*, sans qu'apparaissent de mâles ailés ni de femelles ailées. Les ouvrières apparaissent les premières, et seules durant la plus grande partie de l'année. Puis l'on voit naître des mâles ergatoïdes, souvent un peu plus tôt que dans la nature, — du fait, sans doute, de conditions de température et d'alimentation favorables.

Ces mâles aptères nés en élevage peuvent s'accoupler avec les ouvrières, qui sont incomplètement pigmentées à ce moment ; ces ouvrières peuvent pondre à leur tour. On met ainsi en évidence, dans l'espèce *Ponera eduardi*, l'existence d'un cycle de reproduction où n'interviennent que des ouvrières et des mâles ergatoïdes, sans intervention ni apparition de femelles vraies ni de mâles ailés.

III. — LES DEUX CATÉGORIES D'OUVRIÈRES DE *PONERA EDUARDI*

Avant de rechercher quelle peut être, par rapport aux reproducteurs aptères, la signification des sexués ailés de la même espèce, il importe de préciser un point important relatif aux ouvrières, et en particulier à celles qui sont fécondes.

1. LES DEUX CATÉGORIES D'OUVRIÈRES DE *Ponera eduardi*.

Dans les sociétés de *Ponera eduardi* à sexués aptères — qu'il s'agisse de sociétés récoltées dans la nature ou obtenues en élevage, — les ouvrières ne sont pas toutes semblables : un examen attentif permet de distinguer parmi elles des ouvrières *minor* et des ouvrières *major*.

Entre ces deux catégories, les différences morphologiques sont légères. La différence de taille est parfois sensible, mais peut être très faible, voire nulle : longueur des *minor*, 2,6 à 3 mm ; longueur des *major* : 3 à 3,5 mm, rarement 4 mm. Les ouvrières *major* ont l'abdomen un peu plus large que les *minor*. La largeur relative de leur thorax est à peine plus grande que chez les *minor* ; sa structure reste exactement celle d'un thorax d'ouvrière, sans rien de l'architecture complexe qu'il présente chez les femelles ailées, ni la moindre trace d'attaches alaires.

La seule différence morphologique bien nette (parfois difficile à déceler

sur le vivant, mais toujours aisée à mettre en évidence sur un animal mort ou anesthésié, examiné avec un grossissement assez fort, à la loupe binoculaire) porte sur les yeux composés. Chez les *minor*, les yeux, ronds ou légèrement ovales, sont minuscules, parfois indistincts à un faible grossissement ; ils ne font à peu près pas saillie sur les côtés de la tête. Les yeux des ouvrières *major* sont ovales, allongés dans le sens antéro-postérieur (l'axe d'allongement étant, de plus, un peu incliné vers l'avant) et de taille beaucoup plus grande : leur plus grande dimension égale deux à trois fois le diamètre (ou la plus grande dimension) de l'œil des *minor*. Même chez les ouvrières *major*, les yeux ne forment sur les côtés de la tête qu'un relief très léger, à la différence des femelles ailées, dont les yeux composés, beaucoup plus gros, font une saillie bien accentuée, facilement visible de dessus.

Dès la description de l'espèce, FOREL (1884) avait parfaitement distingué, dans une même société, les deux catégories d'ouvrières et noté l'absence d'individus de type intermédiaire. Sans préciser la forme ni les dimensions des yeux de chacun des deux types, il caractérisait ceux-ci par le nombre de facettes oculaires : 8 à 11 facettes chez les *minor*, 35 à 50 chez les *major*.

FOREL n'a décrit, en 1884, que les individus d'un seul nid. Si l'on examine des individus plus nombreux et provenant d'un grand nombre de sociétés, on constate que le nombre des ommatidies, chez les *minor*, peut être très inférieur à celui qu'indique FOREL : 2 ou 3, et peut-être une seule. Chez les *major*, le nombre de facettes n'est parfois que de 25 à 28 et me semble bien rarement atteindre le nombre de 50, que mentionne FOREL (1).

Le décompte des facettes est d'ailleurs malaisé, parfois incertain : chaque ommatidie n'a qu'un diamètre de 12 millièmes de millimètre environ, et leur très faible relief rend souvent difficile l'identification de chacune. Aussi ai-je préféré mesurer à l'aide de l'oculaire micrométrique, chez les ouvrières des deux catégories, les dimensions des yeux : diamètre des yeux ronds, et, pour ceux qui sont ovales, plus grande dimension (ou « longueur » mesurée selon l'axe antéro-postérieur) et plus petite dimension (ou « hauteur », mesurée selon un axe à peu près dorso-ventral). Pour des ouvrières provenant des Pyrénées-Orientales, ces dimensions (en millièmes de millimètre) varient entre les limites suivantes :

— ouvrières *minor* : diamètre de l'œil : 35 à 40 μ ; ou bien, lorsque l'œil est ovale : longueur 40 μ , hauteur 30 μ (2) ;

— ouvrières *major* : les dimensions de l'œil, qui est toujours ovale, varient de 100 \times 75 μ à 125 \times 95 μ .

De quelques dissections sommaires, il résulte que les ouvrières *major* possèdent des ovaires formés d'ovarioles bien développés et contenant des œufs apparemment mûrs ; tandis que l'appareil génital des ouvrières *minor* apparaît extrêmement réduit et tout à fait dépourvu d'œufs.

(1) Peut être existe-t-il, quant à la dimension des yeux des ouvrières de chaque catégorie, des différences entre la société de *Ponera eduardi* étudiée par FOREL, qui provenait des environs d'Oran, et celles que j'ai examinées, qui viennent des Pyrénées-Orientales. Il est possible qu'il y ait sur ce point, à l'intérieur de chaque catégorie d'ouvrières, des variations géographiques, venant plus ou moins compliquer le problème envisagé plus loin (p. 251 *sq.*).

(2) Les chiffres qu'a bien voulu me communiquer M. H. KUTTER, pour des ouvrières *minor* provenant d'autres localités (trois individus venant de Cabris, trois d'Allassio, un de Ténériffe, cf. p. 253 et 254), sont un peu différents : diamètre des yeux ronds, 45 à 50 μ ; dimensions des yeux ovales : de 40 \times 50 μ à 45 \times 50 μ . Sans doute y a-t-il là une variation géographique analogue à celle qui est mentionnée plus haut (cf. note 1), mais la variation est faible et n'altère nullement la distinction très nette des deux types d'ouvrières, dans chaque localité.

*
* *

2. « OUVRIÈRES MAJOR » ET « FEMELLES APTÈRES ».

Il importe de bien distinguer ces ouvrières *major* (qui, nous le verrons un peu plus loin, sont fécondes) des femelles aptères que l'on rencontre dans des espèces voisines.

Le nom d'ouvrières *major* et *minor* a été donné d'emblée par FOREL (1884) aux deux catégories d'ouvrières de *Ponera eduardi*, et ces dénominations ont été conservées dans les travaux ultérieurs du même auteur (1894, etc.). EMERY (1895, etc.) appelle *femelles ergatoïdes* les ouvrières *major* de FOREL : « femelles » parce qu'il les suppose — à juste raison — fécondes, et « ergatoïdes » à cause de leur « aspect » d'ouvrières. Il me semble préférable de conserver les termes employés par FOREL et d'appeler toujours « ouvrières » les individus de sexe femelle présentant un certain nombre de caractères morphologiques dont le principal, le plus constant, est l'extrême simplification du thorax et sa réduction de volume par rapport à celui des femelles vraies, ailées. Si l'on devait renoncer à cette règle de langage et appeler « femelle » toutes les Fourmis susceptibles de pondre, c'est à chaque instant qu'une catégorie d'individus de telle ou telle espèce de Fourmis perdrait le nom d'ouvrières pour prendre celui de femelles : le langage myrmécologique, déjà complexe (mais cette complexité est à la mesure des faits), deviendrait peu compréhensible.

On retrouve des ouvrières *major*, à thorax aussi réduit que les *minor*, et comme elles dépourvues d'ocelles (1), chez d'autres *Ponera* : EMERY (1895) en a observé, à côté d'ouvrières à yeux très petits, dans des sociétés de *Ponera coarctata* Latr. de Sicile.

Ces individus aptères, à thorax réduit, sans ocelles, mais pourvus d'yeux relativement volumineux (ouvrières *major*), sont bien différents d'une autre catégorie d'individus que W. M. WHEELER (1937, p. 82) appelle *ergatogynes*, et que je préfère nommer *femelles aptères* (ou *femelles subaptères*, selon le cas). Il s'agit de Fourmis dépourvues d'ailes dès leur éclosion (ou, selon le cas, n'en présentant que des moignons), mais qui conservent par ailleurs tous les caractères des vraies femelles : présence d'ocelles, yeux volumineux, complexité et volume du thorax, netteté des sutures entre les diverses pièces thoraciques.

De telles femelles aptères existent chez beaucoup d'espèces de Fourmis : soit occasionnellement, soit de manière régulière ; soit en même temps que des femelles ailées, soit seules et, semble-t-il, en place des femelles ailées. Il est impossible d'énumérer ici tous les cas connus (voir, par exemple, WHEELER, 1937, p. 82). Citons seulement, parmi les *Ponera*, *Ponera coarctata* Latr., var. *pennsylvanica* Buckley (HOLLIDAY, 1903) : un seul individu trouvé avec des mâles, des femelles et des ouvrières, en Connecticut, et un autre en Illinois ; donc, ici, apparition occasionnelle, anomalie probable (2). Parmi les Fourmis parasites, citons *Plagiolepis xene* Stårcke, chez qui l'on trouve simulta-

(1) A la différence des femelles ailées. L'absence d'ocelles est caractéristique des ouvrières chez les *Poneridæ* ainsi que chez beaucoup d'autres Fourmis, mais non chez toutes les espèces de *Formicoidea* ; chacun sait que les ouvrières de *Formica*, par exemple, ont des ocelles.

(2) Miss HOLLIDAY, élève de WHEELER, a confondu, sous le même terme de « femelles ergatoïdes » (équivalent des « ergatogynes » de WHEELER, 1937), la femelle aptère de *Ponera coarctata* Latr., var. *pennsylvanica* Buckley (qui a des ocelles, des yeux aussi gros que ceux des femelles ailées et un thorax assez complexe) et des individus de *Ponera opaciceps* Mayr, dont le thorax est très peu différent de celui des autres ouvrières et qui se séparent de celles-ci presque uniquement par la taille des yeux (53 facettes au lieu de 10). Dans le premier cas, il s'agit, à mon sens, de *femelles aptères*, et, dans le second, d'*ouvrières major*. Sans doute, toute classification et tout langage sont-ils affaire de convention ; mais il est préférable de choisir des termes qui séparent nettement des formes très différentes, comme celles figurées par HOLLIDAY (1903, fig. G, a, et fig. H).

nément des femelles ailées, des femelles brachyptères ou subaptères et des femelles aptères, dans les mêmes sociétés (STUMPER et KUTTER, 1952) (1).

Bien entendu, de même qu'il existe des intermédiaires entre femelles ailées et femelles aptères (c'est le cas chez *Plagiolepis xene*, par exemple), il peut exister, et il existe en fait, dans certaines espèces de Fourmis, des formes de passage entre femelle aptère et ouvrières major, cette transition comportant : disparition plus ou moins complète des ocelles, simplification progressive du thorax, réduction de taille, etc. De tels cas ont été signalés à mainte reprise. Citons seulement quelques espèces : *Formicoxenus nitidulus* Nyl. (ADLERZ, 1844 ; STUMPER, 1921), *Leptothorax emersoni* Wheeler (HOLLIDAY, 1903), *Leptothorax acervorum* Fabr. (WASMANN, 1895, etc.). J'ai souvent observé de telles formes de transition — auxquelles conviendrait le terme d'*ergatogynes* — chez divers *Leptothorax*, dont *Leptothorax acervorum*.

Précisons que le polymorphisme de *Ponera eduardi*, déjà complexe puisqu'il comporte deux catégories de mâles, des femelles ailées et plusieurs types d'ouvrières, ne fait intervenir ni femelles aptères ni ergatogynes telles que je viens de les définir.

* * *

3. LE RÔLE DES OUVRIÈRES *major* DE *Ponera eduardi*.

Comment les mâles ergatomorphes se comportent-ils vis-à-vis des ouvrières de chacune des deux catégories? Quelles sont les ouvrières pondeuses, dans ces sociétés sans femelles vraies?

A vrai dire, les différences morphologiques entre les deux types d'ouvrières de *Ponera eduardi* (p. 245) sont minimes et souvent difficiles à déceler sur les animaux vivants, dont les mouvements sont rapides. D'un noir mat comme le reste de la tête et du corps, les yeux, qui ne font guère saillie sur le côté, ne se distinguent pas facilement chez les ouvrières complètement pigmentées. Bruns ou noirs, ils apparaissent mieux sur les téguments jaune pâle des ouvrières très jeunes : mais, situés très en avant, presque à la base des mandibules, ils sont très souvent cachés par les antennes. Cependant la taille des yeux constitue le seul caractère valable pour distinguer de façon sûre une ouvrière *major* d'une *minor*. D'où la difficulté des observations éthologiques visant à comparer le comportement de ces deux types d'individus. Une partie seulement des observations s'accompagne de précisions sur la catégorie d'ouvrières observée.

Les mâles ergatoïdes semblent s'apparier indifféremment avec les ouvrières *minor* ou *major* : non seulement ils les saisissent souvent alors qu'elles sont encore dans le cocon (et il est douteux qu'ils puissent alors les distinguer), mais, en fait, on voit les mâles tenter de s'accoupler avec des individus, voire des objets très divers : ouvrières pigmentées (alors ils échouent : cf. p. 243), ouvrières incomplètement pigmentées ou enfermées

(1) Ayant trouvé dans le Midi de la France cette Fourmi parasite, jusqu'ici connue seulement d'Italie et de Suisse, j'ai pu constater, après KUTTER et STUMPER, la présence simultanée de ces divers types de femelles, de même que l'étonnante gynécoidie des mâles de cette espèce (cf. p. 240) (LE MASNE, 1956).

dans le cocon (l'accouplement est alors efficace), cocons saisis à l'envers, autres individus mâles (surtout lorsque ceux-ci sont déjà accrochés à un cocon), mais aussi nymphes extraites prématurément de leur cocon par les ouvrières ou n'ayant jamais été enveloppées d'un cocon (voir LE MASNE, 1952 *b*, p. 30), voire fragment de nymphe déjà dépecée par les ouvrières. Il semble que les tentatives d'appariement soient déclenchées par le moindre leurre ayant vaguement la forme d'une ouvrière ou d'un cocon.

Il n'y a donc pas lieu de penser que les mâles choisissent des ouvrières de tel ou tel type. D'autre part, m'étant provisoirement limité à des observations éthologiques, il m'est pour le moment impossible de dire quels sont, parmi les accouplements entre mâles ergatoïdes et ouvrières de type ou d'âge différents, ceux qui sont efficaces quant à la fécondation.

Je suis mieux renseigné quant à la ponte ; j'ai indiqué plus haut (p. 246) que seules les ouvrières *major* semblent pourvues d'ovarioles fonctionnels. *Seules ces ouvrières major paraissent capables de pondre* : du moins, toutes les fois qu'une ouvrière pondreuse a pu être observée dans des conditions assez favorables pour déterminer à quel type elle appartenait, il s'agissait d'un individu macroptalme.

D'autre part les observations montrent que de telles sociétés fournissent, durant la plus grande partie de l'année, des ouvrières *minor* en très grande majorité, sinon exclusivement. Les individus *major* n'éclosent que durant la période de reproduction et les semaines qui précèdent. C'est-à-dire qu'au moment où naissent des mâles ergatomorphes la société contient aussi des ouvrières *major* à divers degrés de maturation pigmentaire. A la même époque, d'ailleurs, des ouvrières *minor* continuent à éclore.

IV. — LES SEXUÉS AILÉS DE *PONERA EDUARDI*. LES SOCIÉTÉS A SEXUÉS AILÉS

Dans la nature, je n'ai jamais trouvé de sexués ailés au sein des mêmes sociétés que les mâles ergatoïdes. En élevage, je n'ai, jusqu'ici, jamais obtenu de femelles ou de mâles ailés dans la descendance des mâles ergatoïdes et des ouvrières *major*.

J'ai cependant observé des sociétés de *Ponera eduardi* qui renfermaient ou fournissaient des sexués ailés : mâles de type normal, et femelles vraies possédant, avec des ailes, un thorax développé et complexe, des ocelles et des yeux composés volumineux.

J'ai trouvé ces sociétés à sexués ailés dans les Pyrénées-Orientales, dans les mêmes localités et les mêmes conditions écologiques que les nids qui contenaient ou fournissaient par la suite des mâles aptères. Les deux types de sexués — ailés et aptères — apparaissent à la même époque. Parfois des sociétés à mâles ergatoïdes et d'autres sociétés pourvues de sexués ailés se trouvent très voisines les unes des autres : quelques mètres, voire quelques décimètres seulement les séparent ; malgré cette proximité, elles m'ont toujours paru bien distinctes et tout à fait séparées.

J'ai observé aussi des sexués ailés (et eux seuls) dans une société de *Ponera eduardi* qui a été introduite involontairement au Laboratoire d'Évolution, sans doute avec des bois attaqués par *Reticulitermes santo-nensis* Feyt., amenés de La Rochelle ; cette société prospère dans un bac garni de terre, placé dans une salle climatisée (température 22-24°, humidité relative 70-80 p. 100). Du fait des conditions climatiques constantes, elle fournit des individus ailés durant une grande partie de l'année.

Dans les sociétés à sexués ailés, on ne trouve (et l'on n'obtient à partir des larves ou des cocons recueillis) à peu près exclusivement que des ouvrières de type *minor* ; les *major* manquent toujours. Mais dans quelques-unes de ces sociétés on trouve, toujours en petit nombre, des individus dont les yeux sont nettement plus grands que ceux des ouvrières *minor*, et plus petits que ceux des *major* vraies rencontrées dans les sociétés à mâles ergatoïdes. Entre ces individus à œil de taille moyenne, qu'on pourrait appeler « *media* », et les *minor*, il n'existe pas de type intermédiaire. Jamais, jusqu'ici, je n'ai vu ces *media* pondre des œufs.

Il serait très important de connaître la descendance des sexués ailés. Malheureusement, je n'ai jamais pu entretenir un élevage durable de telles sociétés, faute, sans doute, d'avoir capturé la reine féconde ou d'avoir obtenu le vol nuptial au laboratoire. Les sociétés périssent toujours — parfois au bout de quelques mois seulement — sans avoir donné de couvain viable. Les femelles, qui perdent leurs ailes (après des délais très variables, et souvent avec des déchirures anarchiques), survivent les dernières, en groupes homogènes qui peuvent subsister des mois. Dans ces sociétés anormales, de composition déséquilibrée, chasse et dépeçage des proies s'effectuent à peu près comme dans les sociétés normales. Il arrive que ces femelles pondent quelques dizaines d'œufs, mais ceux-ci ne m'ont jusqu'ici jamais donné de larves : ce n'est pas, apparemment, faute de soins, car ces femelles (ou les ouvrières lorsqu'il en reste) soignent les œufs de manière normale. On peut en conclure que les sexués ailés — à la différence des sexués aptères — ne peuvent s'accoupler dans le nid ; sans doute le vol nuptial est-il nécessaire, ce qui n'a rien d'étonnant. D'autre part, les femelles ailées ne semblent pas capables de parthénogenèse, même arrhénotoque.

Il n'est donc pas possible de dire, pour le moment, si les sociétés à sexués ailés ne produisent que des ouvrières et d'autres sexués ailés, à l'exclusion de reproducteurs aptères. La société qui subsiste dans une salle chaude du Laboratoire plaiderait en faveur de cette hypothèse, puisqu'elle fournit comme sexués seulement des ailés. Mais cette société se trouve dans des conditions anormales et ne peut suffire à asseoir une conclusion. Peut-être verra-t-on un jour, soit dans la nature, soit dans un élevage prospère, apparaître, dans la descendance de sexués ailés, des ouvrières *major* et des mâles ergatoïdes. Rien ne confirme cette hypothèse, mais il n'est pas possible non plus de la rejeter définitivement.

L'échec rencontré dans l'élevage des sociétés à sexués ailés ne doit nullement faire douter que ceux-ci soient des reproducteurs fonctionnels.

La société qui persiste dans une salle climatisée du Laboratoire le montre bien, puisque son maintien est assuré par ces sexués ailés, sans intervention de mâles ergatoïdes. D'autre part, j'ai trouvé — une seule fois — une fondatrice isolée de *Ponera eduardi* : femelle vraie, désailée normalement, accompagnée de quelques œufs. La rareté de cette découverte ne doit pas faire douter qu'il s'agisse d'un phénomène normal : pour bien des espèces de Fourmis (de *Leptothorax*, par exemple), qui pratiquent à coup sûr la fondation indépendante des sociétés, on ne trouve que rarement la femelle fondatrice.

V. — L'HYPOTHÈSE DE DEUX VARIÉTÉS DISTINCTES DE *PONERA*

Quelle est donc la signification de ces deux types de sociétés de *Ponera eduardi* ? S'agit-il de deux formes distinctes, l'une pourvue de sexués ailés et d'ouvrières presque toujours *minor*, l'autre possédant des mâles ergatoïdes et des ouvrières de deux catégories : *minor* stériles et *major* fécondes ? On ne trouve dans chaque société (aussi bien dans la nature qu'en élevage) que des mâles d'une seule catégorie ; — le passage d'un type de société à l'autre n'a, jusqu'ici, jamais été observé ; — enfin, les sociétés de l'un et l'autre type coexistent dans la même région, séparées, mais très voisines : de tous ces faits, peut-on conclure qu'il s'agit de lignées distinctes, incapables actuellement de se mélanger, ou bien même de races ou de variétés différentes ?

Avant même que FOREL (1904) ait signalé l'existence de mâles ergatoïdes chez *Ponera eduardi*, et alors qu'on ne connaissait que les mâles ailés, l'hypothèse de deux variétés distinctes de cette espèce avait déjà été proposée par EMERY (1895), avec beaucoup de prudence d'ailleurs. L'idée d'EMERY avait pour base la simple considération des deux catégories d'ouvrières et de leur répartition géographique. Pour lui, la forme de *Ponera eduardi* la plus commune dans la région méditerranéenne de l'Europe posséderait des sexués ailés ; et il se pourrait qu'en Afrique du Nord, au contraire, on ne rencontre que la forme à ouvrières *major* (c'est-à-dire, nous le savons maintenant, à mâles ergatoïdes). Il s'agirait alors de deux variétés différentes, dont les aires de répartition seraient en partie distinctes. Dans cette hypothèse, la région côtière des Pyrénées-Orientales, où je trouve les deux formes (et où déjà EMERY savait, par des récoltes de F. DE SAULCY, que les ouvrières *major* et les femelles ailées coexistent), représenterait, pour *Ponera eduardi*, une zone de rencontre de la forme européenne et de la forme d'Afrique du Nord. Ce fait n'aurait rien de surprenant, car cette région héberge, à côté de nombreuses formes européennes, des espèces non seulement espagnoles, mais vraiment africaines : qu'il suffise de citer le Coléoptère myrmécophile *Paussus favieri* Fairm. ou bien la Grenouille peinte, *Discoglossus pictus* Otth.

Il est nécessaire de confronter cette hypothèse avec tous les documents dont nous pouvons disposer sur la répartition des deux types de sociétés

de *Ponera eduardi*. Malheureusement, ces renseignements sont plus rares qu'on ne l'attendrait : en effet, le plus souvent les auteurs mentionnent la présence de l'espèce en telle ou telle localité sans donner la moindre précision sur les castes observées ; ou bien ils indiquent « ouvrières », sans dire de quel type d'individu il s'agit. Même les auteurs qui se sont intéressés aux différences existant entre les diverses ouvrières, tels FOREL ou EMERY, ne donnent, bien souvent, aucun renseignement précis.

Il faut d'ailleurs remarquer que seules des indications portant *sur les sexués eux-mêmes* seraient tout à fait valables à cet égard : or le mâle ergatoïde de *Ponera eduardi* semble n'avoir jamais été observé depuis le travail de FOREL (1904) jusqu'à mes propres récoltes, ni depuis celles-ci ; et les sexués ailés, qui n'apparaissent que durant quelques semaines chaque année, manquent souvent dans les collections. La présence d'ouvrières *minor* dans une localité ne renseigne nullement, puisque ces individus existent dans les deux types de sociétés. La rencontre d'individus macrophtalmes, par contre, rend probable la présence de mâles ergatomorphes dans la même localité ; elle ne peut toutefois en donner l'assurance complète : nous avons vu en effet (p. 250) que les sociétés à sexués ailés peuvent comporter quelques individus *media*, à yeux beaucoup plus gros que ceux des *minor*, et sur la signification desquels nous sommes encore mal renseignés.

On trouvera énumérées ci-dessous les indications que j'ai pu réunir grâce à l'étude détaillée de la littérature myrmécologique, et à l'examen des collections du Muséum National d'Histoire Naturelle (1), des exemplaires que divers collègues (2) ont bien voulu me communiquer ou étudier à mon intention, enfin de mes propres récoltes. Considérés isolément, certains de ces renseignements n'ont pas *actuellement* d'intérêt propre, mais leur ensemble apporte quelque lumière, et chacun d'eux peut s'éclaircir à la suite de découvertes ultérieures, ou bien donner dès maintenant des suggestions quant aux localités qu'il convient de prospector.

France. — 1. Ile de Ré : ♀♀ *minor* (BAUDOIN).

2. La Rochelle : ♂♂ et ♀♀ ailés, ♀♀ *minor*, quelques ♀♀ *media* (LE MASNE ; la localité est incertaine : société introduite involontairement au Laboratoire ; cf. p. 250).

3. Bordeaux : 1 ♀ *minor* (LEGRAND, collection générale du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

4. Arcachon : 1 ♀ *minor* (même collection).

5. Pyrénées-Orientales, zone côtière : ♀ désailée, ♀♀ *minor*, ♀♀ *major* (DE SAULCY, in EMERY, 1895) ; sociétés à ♂♂ et ♀♀ ailés et ♀♀ *minor*, et sociétés à ♂♂ ergatoïdes, ♀♀ *minor* et ♀♀ *major*, bien distinctes (LE MASNE).

6. Montpellier et garrigues des environs : 16 ♀♀ *minor*, 7 ♀♀ *major* (LICHTENSTEIN, collection LICHTENSTEIN-PICARD, Muséum de Paris) ; ♀♀ ailées et ♀♀ désailées (LAVAGNE, même collection ; la localité n'est certaine que pour l'une des ♀♀ désailées, et seulement probable pour les autres ♀♀).

7. Marseille : 2 ♀♀ *minor* (SANTSCHI, collection générale du Muséum de Paris) ; ♀♀ (F. BERNARD, in litteris).

(1) Dont l'étude m'a été facilitée par M. J. AUBER, que je remercie vivement.

(2) En particulier MM. R. BAUDOIN, F. BERNARD et H. KUTTER, à qui j'exprime ma reconnaissance.

8. Hyères : 1 ♀ *minor* (LÉVEILLÉ, collection générale du Muséum de Paris).
9. Caillan (Var) : 1 ♂ ailé (L. BERLAND, même collection).
10. Environs de Fréjus et de Saint-Raphaël : ♂♂ ailés (F. BERNARD, 1935), 5 ♀♀ *minor* (*idem*, *in litteris* ; la longueur de ces 5 ♀♀ varie de 2,5 à 2,75 mm ; le nombre des facettes de leurs yeux composés varie de 3 à 10 ; il s'agit donc d'individus *minor*).
11. Cabris (Alpes-Maritimes) : 1 ♀ *minor* (H. KUTTER, *in litteris*).
12. Nice : 6 ♀♀ *minor* (Muséum de Paris, collection générale).
13. Menton : 1 ♀ *minor* (Muséum de Paris, collection LICHTENSTEIN-PICARD).
14. Porto-Vecchio (Corse) : 2 ♀♀ *minor* (Muséum de Paris, collection ANDRÉ).
- Italie.** — 1. Bordighera, Ospedaletti : ♀♀, sans précisions (DONISTHORPE, 1926) ; Alassio : 3 ♀♀ *minor* et 1 ♀ *major* (H. KUTTER, *in litteris*).
2. Naples : ♀♀ ailées, ♂♂ ailés, ♀♀ *minor* seulement (EMERY, 1895).
3. L'espèce existe également dans toute l'Italie du Sud, sur la côte tyrrhénienne, en Sardaigne, en Sicile, dans les petites îles italiennes (EMERY, 1914, 1916 *a* et *b*), ainsi qu'aux environs de Trieste (FINZI, 1928) ; mais pour aucune de ces localités nous ne possédons d'indications sur les castes présentes, — du moins dans la littérature : M. H. KUTTER possède dans sa collection 4 ♀♀ *minor* de Calabre (récoltées par MENOZZI).
- Dalmatie.** — Salona : 1 ♀ désailée ; Ragusa : 1 ♀ *minor* (MÜLLER, 1923).
- Grèce.** — Aucune indication à ma connaissance.
- Herzégovine** (sans autre précision). — ♀♀ *minor* et *major* (FOREL, 1913).
- Asie Mineure.** — Burghar Dagh : ♀♀ *minor* et *major* (FOREL, 1913).
- Liban.** — ♀♀ *minor* (ANDRÉ, collection ANDRÉ, Muséum de Paris ; EMERY, 1895).
- Syrie, Palestine, Égypte, Libye.** — Aucune indication à ma connaissance.
- Tunisie.** — Tunis : ♀♀ ailées, au vol (F. BERNARD, *in litteris*) ; Le Kef : 1 ♀ *minor* (Muséum de Paris, collection générale) ; Tozeur : ♀♀ (EMERY, 1891 ; voir rectification quant au nom de l'espèce : EMERY, 1895).
- Algérie.** — Alger : ♀♀ ailées, au vol (F. BERNARD, *in litteris*) ; environs d'Oran : ♀♀ *minor* et ♀♀ *major* dans la même société (FOREL, 1884).
- Maroc.** — Tanger : 1 ♀ *major* (SAUNDERS, *in EMERY*, 1895) ; Rabat, Volubilis : ♀♀ (THÉRY, ALLUAUD, *in SANTSCHI*, 1929) ; marais d'Esmir : ♀♀ (THÉRY, *in SANTSCHI*, 1936).
- Baléares.** — Porto Pi : ♀♀ (EIDMANN, 1926).
- Espagne.** — Pozuelo de Calatrava : ♀♀ et ♀♀ (MENOZZI, 1922) ; 2 ♀♀ *minor* étiquetées « Espagne » sans autre indication (collection ANDRÉ, Muséum de Paris).
- Madère.** — Palheira : ♀♀ *minor*, ♀♀ *major* et 1 ♂ ergatomorphe, pris ensemble (F. SCHMITZ, *in FOREL*, 1904) ; Furado, Funchal : ♀♀ avec des ♀♀ (F. SCHMITZ, *in FOREL*, 1904 : mais FOREL, cette fois, n'indique pas de quelle catégorie d'ouvrières il s'agit...).
- Canaries.** — ♀♀, sans précision (SANTSCHI, 1908) ; Ténériffe : 2 ♀♀ de 2,3 mm de long, donc sans doute du type *minor* (STITZ, 1916), 1 ♀ *minor* (KUTTER, *in litteris*, ex collection SANTSCHI).
- Açores.** — *a.* San Miguel, Furnas : ♀♀ et ♀♀ (CHOPARD et MÉQUIGNON, *in SANTSCHI*, 1933, et DONISTHORPE, 1936) ; 2 ♀♀ ailées, 1 ♀ désailée, 6 ♀♀ *minor* et 5 ♀♀ *media* [l'œil de ces dernières est plus grand que celui des *minor*, mais un peu plus petit que celui des ♀♀ *major* des Pyrénées-Orientales] (CHOPARD et MÉQUIGNON, collection générale, Muséum de Paris) ; *b.* San Miguel, Ponta Delgada : ♀♀ (WHEELER, 1908 ; DONISTHORPE, 1936) ; 7 ♀♀ *minor* et 1 ♀ *media* (CHOPARD et MÉQUIGNON, collection générale, Muséum de Paris) ; *c.* San Miguel, Sete Cicades : ♀♀ et ♀♀ (CHOPARD et MÉQUIGNON, *in SANTSCHI*, 1933, et DONISTHORPE, 1936) ; 2 ♀♀ *minor* et 2 ♀♀ *media* (CHOPARD et MÉQUIGNON, collection générale, Muséum de Paris).

Bien qu'il présente des lacunes importantes, ce tableau fournit cependant quelques données valables :

1° Les deux formes de *Ponera eduardi* (sociétés à sexués ailés et sociétés

à sexués aptères) coexistent certainement dans la zone côtière des Pyrénées-Orientales, ainsi qu'à Madère.

2° Il en va peut-être de même à Montpellier : à condition que la présence d'ouvrières *major* soit liée à celle de mâles ergatoïdes, ce qui me paraît très probable.

3° En ce qui concerne les Açores, il est impossible de conclure de façon certaine, faute de savoir si les ouvrières à œil « moyen » qu'on y trouve sont l'équivalent des ouvrières *major* des Pyrénées-Orientales (et liées comme elles à des mâles ergatoïdes), ou bien correspondent aux ouvrières *media* que je trouve dans certaines sociétés à sexués ailés (cf. p. 250).

4° Pour toute une série de régions (Oran, Tanger, Herzégovine, Asie Mineure), nous connaissons des ouvrières *major*, et aucun sexué ailé. Il est probable que l'on y trouvera quelque jour des mâles ergatoïdes, mais rien ne permet d'affirmer que les sexués ailés y manquent vraiment : leur absence dans les collections peut tenir simplement à la date des récoltes. C'est ainsi qu'à l'époque (mars-avril) du voyage de FOREL (1884) aux environs d'Oran, les nids ne contenaient certainement pas de sexués.

5° Par contre, nous ne connaissons que des ouvrières *minor* et, en plusieurs cas, des sexués ailés, pour nombre de régions qui ont été parcourues par des entomologistes de valeur : Sud-Ouest de la France (Ré, La Rochelle, Bordeaux, Arcachon), Sud-Est de la France (Marseille, Var, Alpes-Maritimes, Corse), Dalmatie, et toute l'Italie, à la seule exception d'Alassio (1).

On voit que la répartition géographique des deux types de sociétés de *Ponera eduardi* (ou des deux formes de cette espèce, s'il s'agit bien de deux formes distinctes) est fort complexe, et très différente du schéma proposé il y a cinquante ans — avec beaucoup de modération, d'ailleurs — par EMERY (1895). En fait, les reproducteurs aptères existent certainement en *plusieurs* régions de l'Europe méditerranéenne et des îles atlantiques, et y coexistent parfois avec des sexués ailés. La présence de sexués aptères est probable en certains points d'Afrique du Nord. Par contre, ils paraissent manquer dans une bonne partie de la France méridionale et en Italie : mais la découverte d'une ouvrière *major* à Alassio (KUTTER, cf. plus haut) invite à poursuivre les recherches, même en des régions si bien étudiées.

Pour compléter ces données, il conviendrait d'examiner, dans les collections des grands myrmécologues disparus (EMERY, FOREL, MENOZZI, SANTSCHI...), les exemplaires de *Ponera eduardi* qu'ils ont eus en main, et dont ils n'ont pas cru nécessaire de préciser la caste. Il faudrait, d'autre part, étudier des sociétés de *Ponera eduardi* aussi complètes que possible, recueillies de préférence à l'époque de la reproduction (c'est-à-dire très probablement d'août à octobre, selon les régions), et provenant de tout

(1) L'ouvrière *major* trouvée par H. KUTTER à Alassio est à coup sûr de type macrophtalme (dimensions de l'œil : $105 \times 70 \mu$) ; bien qu'unique, cet individu donne une indication tout à fait intéressante, puisque jusqu'ici aucune ouvrière *major* de *P. eduardi* n'était connue d'Italie ni du Sud-Est de la France.

le pourtour de la Méditerranée ou, plus généralement, de tout le Sud de l'Europe, d'Asie Mineure, du Proche-Orient, du Nord de l'Afrique et des îles atlantiques. Précisons que la récolte de sociétés complètes, ou même de fragments importants de sociétés de cette espèce, est (comme pour beaucoup d'autres *Ponera*) assez difficile, étant donnée la structure très diffuse des nids ; le plus souvent, on ne découvre qu'un petit nombre d'individus, voire une seule ouvrière, sans parvenir à suivre aucune galerie qui mène au nid.

*
* *

Dans l'attente de documents biogéographiques plus complets, je pense que l'hypothèse de deux variétés distinctes de *Ponera eduardi* doit rester présente à l'esprit, mais il n'est pas possible de la considérer comme vérifiée. D'autre part, il convient de rechercher encore, et par d'autres méthodes, si la séparation sociale et la séparation sexuelle entre les deux types de sociétés sont effectives et rigoureuses.

On peut rappeler, à ce propos, un cas, unique pour le moment, où mâles aptères et ailés cohabitent dans la même société : chez *Cardiocondyla batesi* Forel, var. *nigra* Forel, SANTSCHI (1907) a trouvé, à Kairouan, un mâle ailé dans le même nid que deux mâles ergatomorphes. Il ne saurait, bien entendu, être question de transposer une conclusion d'une espèce à une autre (cette démarche intellectuelle défectueuse a fait commettre trop d'erreurs dans l'étude éthologique des Insectes, et en particulier des Fourmis et des myrmécophiles) : mais cet exemple, qui porte sur l'une des rares espèces de Fourmis à mâles polymorphes, montre que la séparation des deux catégories de mâles n'est pas une règle absolue ; il doit donc inciter à la prudence.

Il serait intéressant, d'autre part, de rechercher si le polymorphisme des mâles revêt, pour les autres espèces de Fourmis où il se manifeste, la signification que j'ai mise en évidence chez *Ponera eduardi*, et si, dans ces espèces, les mâles aptères jouent le même rôle : fécondent-ils des ouvrières, et des ouvrières d'un type particulier ? Je crois que le comportement ni la descendance d'aucun autre mâle ergatomorphe de *Ponera* ou de *Cardiocondyla* n'avaient, jusqu'ici, été observés (1).

Il convient aussi de se demander quelle est la signification de certains cas de dimorphisme de la caste ouvrière, qui évoquent celui de *Ponera eduardi*. Dans une espèce comme *Ponera coarctata*, on rencontre parfois deux catégories d'ouvrières (en Sicile : EMERY, 1895 ; voir plus haut, p. 247) : n'ont-elles pas, dans une certaine mesure, une signification analogue aux deux sortes d'ouvrières de *Ponera eduardi* ? Ici encore, aucune affirmation possible, mais seulement une question posée. Nous sommes loin de connaître de manière suffisante la simple composition des sociétés de certaines espèces de Fourmis, même souvent observées. Rap-

(1) Nous sommes mieux renseignés au sujet des mâles aptères de la Fourmi parasite *Formicoxenus nitidulus* : complètement ergatoïdes, ils constituent la seule forme mâle existant dans cette espèce ; ils s'accouplent avec des femelles ailées, à la surface des dômes de *Formica* où sont installés leurs nids.

pelons à ce propos, une fois de plus, l'exemple des *Cardiocondyla* : chez *Cardiocondyla emeryi*, nous connaissons le mâle ailé depuis 1881 (ANDRÉ), tandis que le mâle aptère n'a été découvert qu'en 1937 (BORGMEIER).

En fait, le polymorphisme des Fourmis, et surtout le dimorphisme du sexe mâle chez certaines espèces ou certains genres, sont loin d'être parfaitement connus : non seulement en ce qui concerne leur déterminisme ou leur signification, mais même dans leurs simples aspects morphologiques. La recherche assidue des individus sexués de certains genres de Fourmis réserve certainement des surprises. *A fortiori* lorsqu'on peut entreprendre leur étude éthologique.

Résumé.

1. Ainsi qu'un petit nombre d'autres Fourmis, *Ponera eduardi* montre un remarquable dimorphisme des mâles : certains sont ailés, de type normal ; d'autres, aptères, ressemblent aux ouvrières. Ces mâles *ergatoïdes* (que FOREL a décrits d'après un unique individu, provenant de Madère) ont été trouvés dans les Pyrénées-Orientales ; leur éthologie et leur descendance ont été étudiées.

2. Les mâles *ergatoïdes* s'accouplent avec des ouvrières encore incomplètement pigmentées, souvent même encore enfermées dans leur cocon. La descendance des ouvrières ainsi fécondées est formée d'ouvrières et de mâles aptères. Il existe chez *Ponera eduardi* un cycle de reproduction où n'interviennent que des reproducteurs aptères.

3. Parmi les ouvrières de ces sociétés, on distingue deux types d'individus : les ouvrières *major* diffèrent des *minor* par la plus grande taille de leurs yeux composés et la présence d'ovaires développés. Les mâles *ergatoïdes* semblent s'apparier indifféremment avec les ouvrières des deux catégories. Mais seules les ouvrières *major* pondent des œufs.

4. Jamais il n'apparaît de sexués ailés dans les sociétés à mâles *ergatoïdes* et ouvrières *major*. Des sociétés de *Ponera eduardi* contenant des sexués ailés ont été observées, souvent très proches des sociétés à reproducteurs aptères, mais bien distinctes de celles-ci. La descendance des sexués ailés n'a pu être étudiée ; il est certain, cependant, qu'il s'agit de reproducteurs fonctionnels. Une femelle fondatrice a été observée.

5. L'espèce *Ponera eduardi* est-elle représentée par deux formes distinctes, l'une produisant des sexués ailés, l'autre des sexués aptères ? C'est à peu près l'hypothèse proposée par EMERY (1895), qui pensait que la variété à sexués ailés était plus commune en Europe et la variété à ouvrières *major* répandue en Afrique du Nord. Les deux formes coexisteraient dans les Pyrénées-Orientales.

En réalité la répartition géographique des deux formes de sociétés est complexe, et trop mal connue encore pour qu'il soit possible d'accepter ou de rejeter de manière définitive l'hypothèse d'EMERY. Il reste d'ailleurs à vérifier si la séparation sociale et sexuelle entre les deux types de sociétés de *Ponera eduardi* est bien rigoureuse.

Zusammenfassung.

1. Wie eine geringe Anzahl anderer Ameisen, weist *Ponera eduardi* einen bedeutenden Dimorphismus der Männchen auf : die einen gehören zum normalen geflügelten Typus, die anderen sind flügellos und den Arbeiterinnen ähnlich. Solche *ergatoïde Männchen* (von denen FOREL ein einziges, aus Madeira stammendes, Individuum beschrieben hat) wurden im östlichen Teil der Pyrenäen gefunden. Ihre Ethologie und Nachkommenschaft wurden vom Autor studiert.

2. Die *ergatoïden Männchen* paaren sich mit Arbeiterinnen, welche noch nicht vollstän-

dig pigmentiert sind, ja sogar mit solchen, die noch in ihrem Kokon eingeschlossen sind. Die Nachkommenschaft auf diese Weise begatteter Arbeiterinnen besteht aus Arbeiterinnen und aus apteren Männchen. Es gibt bei *Ponera eduardi* ein Reproduktionszyklus an welchem nur aptere Geschlechtstiere beteiligt sind.

3. Unter den Arbeiterinnen solcher Kolonien sind zwei Typen zu unterscheiden: die *Major*-Arbeiterinnen besitzen, zum Unterschiede von den *Minor*, größere Fazettenaugen und gut entwickelte Ovarien. Die ergatoiden Männchen scheinen sich gleichzeitig mit beiden Arbeiterinnen-Kategorien zu paaren, aber nur die *Major*-Arbeiterinnen legen Eier.

4. In ergatoiden Männchen und *Major*-Arbeiterinnen enthaltenden Kolonien entwickelten sich nie geflügelte Geschlechtstiere. Kolonien von *Ponera eduardi*, welche geflügelte Geschlechtstiere enthalten, wurden oft in enger Nachbarschaft von Kolonien mit apteren Geschlechtstieren gefunden, aber in allen Fällen waren die beiden Kolonientypen getrennt. Die Nachkommenschaft der geflügelten Geschlechtstiere konnte nicht studiert werden. Es steht jedoch fest, daß es sich ebenfalls um funktionelle Geschlechtstiere handelt. Eine junge Königin konnte bei Koloniengründung beobachtet werden.

5. Ist die Art *Ponera eduardi* in zwei verschiedene Formen geteilt, von denen die eine nur geflügelte Geschlechtstiere hervorbringt, die andere nur flügellose Männchen und *Major*-Arbeiterinnen als Reproduktoren besitzt? Diese Hypothese wurde durch EMERY (1895) vorgeschlagen. EMERY nahm an, daß die Form mit geflügelten Männchen und Weibchen in Europa verbreitet sei, und die Form mit *Major*-Arbeiterinnen in Nord-Afrika heimisch sei, und daß die beide Typen in den östlichen Pyrenäen gleichzeitig vorhanden sind.

In der Tat ist die geographische Verbreitung der beiden Kolonien-Typen recht komplex und zu wenig gut bekannt, so daß es unmöglich ist die Hypothese von EMERY definitiv zu verwerfen oder anzunehmen. Es bleibt noch zu untersuchen, ob die soziale und sexuelle Trennung der beiden Kolonien-Formen von *Ponera eduardi* wirklich gänzlich ist.

Summary.

1. As in a small number of ant species, *Ponera eduardi* shows a remarkable dimorphism among its males, some being of the normal winged type, the others wingless and resembling the workers. These latter *ergatoid males* (which FOREL described after one single specimen from Madeira) have been found in the eastern part of the Pyrenees. Their ethology and offspring have been studied.

2. The ergatoid males mate with workers which are not yet fully pigmented, or even with workers still enclosed in their cocoons. The offspring of such fertile workers consists of workers and wingless males. *Ponera eduardi* has thus a reproductive cycle in which only apterous reproductives are engaged.

3. Among the workers of such societies, two types of individuals are present: the *major* workers differ from the *minor* in having larger compound eyes and fully developed ovaries. The ergatomorphic males seem to mate indifferently with the workers of both categories; but only the *major* workers can lay eggs.

4. Societies including ergatoid males and *major* workers never produced winged reproductives. Societies with winged males and females have been found, often close to societies with apterous reproductives; but the two types of societies were quite separate. The offspring of the winged reproductives has not been studied. It is however certain that the winged type is functional. A nest-founding female has been observed.

5. Is the species *Ponera eduardi* split into two separate form, of which one produces only winged, the other only apterous reproductives? Such was the hypothesis proposed by EMERY (1895), who thought that the variety with winged reproductives was common to Europe, with the variety with *major* workers belonging to North Africa and the two forms meeting in the eastern Pyrenees.

In fact, the geographical distribution of the two types of societies is rather complex, and too little is known to make it possible either to accept or to reject EMERY's hypothesis. Besides it remains to be seen whether the social and sexual separation of the two types of societies of *Ponera eduardi* is absolute or not.

BIBLIOGRAPHIE.

1884. ADLERZ (G.). — Myrmecologische Studien. I. *Formicoxenus nitidulus* Nyl. (*Ofv. Vet. Akad. Förh.*, **8**, 43-64).
1881. ANDRÉ (E.). — Catalogue raisonné des Formicides provenant du voyage en Orient de M. Abeille de Perrin (*Ann. Soc. Ent. Fr.*, **6**, 52-78).
1935. BERNARD (F.). — Hyménoptères prédateurs des environs de Fréjus (*Ann. Soc. Ent. Fr.*, **104**, 31-72).
1937. BORGMEIER (T.). — *Cardiocondyla emeryi* Forel no Brasil, e a descoberta do macho ergatoide desta especie (*Rev. Ent.*, Rio, **7**, 129-134).
1932. BRUCH (C.). — Notas biológicas y sistematicas acerca de *Bruchomyrma acutidens* Santschi (*Rev. Mus. La Plata*, **33**, 31-35).
1926. DONISTHORPE (H.). — Ants and myrmecophiles at Bordighera (*Ent. Rec.*, **38**, 5-8 et 17-18). — 1936. The Ants of the Azores (*Ent. Month. Mag.*, ser. 3, **2**, 130-133, et correction importante à la fin du volume).
1926. EIDMANN (H.). — Die Ameisenfauna der Balearen (*Z. Morph. Oekol. Tiere*, **6**, 694-742).
1891. EMERY (C.). — Revue critique des Fourmis de la Tunisie (*Explor. scient. de la Tunisie*, Imp. Nat., Paris, 23 p.). — 1895. Sopra alcune formiche della fauna mediterranea (*Mem. R. Ac. Sci. Ist. Bologna*, **5**, 291-307). — 1906. Zur Kenntnis der Polymorphismus der Ameisen (*Biol. Centralbl.*, **26**, 624-630). — 1914. Contributo alla conoscenza delle Formiche delle Isole Italiane (*Ann. Mus. Civ. St. Nat. Genova*, ser. 3, **6** (= vol. **46**), 244-270). — 1916. a. Formiche d'Italia nuove o critiche (*Rend. Ac. Sc. Ist. Bologna*, 1915-1916, 52-66). — 1916. b. Fauna entomologica italiana. I. Hymenoptera, *Formicidæ* (*Bull. Soc. Ent. Ital.*, **47** [1915], 77-275).
1928. FINZI (B.). — Quarto contributo alla conoscenza della fauna mirmecologica della Venezia Giulia (*Bull. Soc. Ent. Ital.*, **60**, 128-130).
1884. FOREL (A.). — Les Formicides de la province d'Oran (*Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, **30**, 1-45). — 1892. a. Le mâle des *Cardiocondyla* et la reproduction consanguine perpétuée (*Ann. Soc. Ent. Belg.*, **36**, 458-462); et note rectificative (*Ibid.*, 536). — 1892. b. Die Ameisenfauna Bulgariens (*Verh. Zool. Bot. Ges. Wien.*, **42**, 305-318). — 1894. Ueber den Polymorphismus und Ergatomorphismus der Ameisen (*Verh. Ges. deutsch. Naturf. Ärzte*, 66. Vers. Wien, 2^e partie, 142-147). — 1904. Dimorphisme du mâle chez les Fourmis, et quelques autres notices myrmécologiques (*Ann. Soc. Ent. Fr.*, **48**, 421-425). — 1913. Fourmis de la faune méditerranéenne, récoltées par MM. U. et J. Sahlberg (*Rev. suisse Zool.*, **21**, 427-438).
1916. GALLARDO (A.). — Notes systématiques et éthologiques sur les Fourmis Attines de la République Argentine (*An. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires*, **28**, 317-344). — 1929. Notes sur les mœurs de la Fourmi *Pseudoatta argentina* (*Rev. Soc. Ent. Argentina*, **10**, 197-202).
1955. HASKINS (C. P.), HASKINS (E. F.). — The pattern of colony foundation in the archaic Ant *Myrmecia regularis* (*Insectes sociaux*, **2**, 115-126).
- 1954 HASKINS (C. P.), WHELDEN (R. M.). — Note on the exchange of ingluvial food in the genus *Myrmecia* (*Insectes sociaux*, **1**, 33-37).
1903. HOLLIDAY (M.). — A study of some ergatogynic Ants (*Zool. Jahrb., Abt. Syst.*, **19**, 293-328).
1952. KUTTER (H.). — Über *Plagiolepis xene* Stärcke (*Mitt. schweiz. Ent. Ges.*, **25**, 57-72).

1948. LE MASNE (G.). — Observations sur les mâles ergatoïdes de la Fourmi *Ponera eduardi* Forel (C. R. Ac. Sc., Paris, **226**, 2009-2011). — 1952. a. Les échanges alimentaires entre adultes chez la Fourmi *Ponera eduardi* Forel (*Ibid.*, **235**, 1549-1551). — 1952. b. Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les Fourmis (*Communic. 1^{er} Congr. U. I. E. I. S.*, Paris, juin 1952; *Bull. Sect. franç. U. I. E. I. S.*, n° 4; et *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 11^e série, **15** [1953], 1-55). — 1953. Observations sur la biologie de la Fourmi *Ponera eduardi* Forel. La descendance des ouvrières fécondées par des mâles ergatoïdes (C. R. Ac. Sc., Paris, **236**, 1096-1098). — 1956. Deux espèces de Fourmis parasites nouvelles pour la faune française (à paraître prochainement).
1918. MENOZZI (C.). Primo contributo alla conoscenza della fauna mirmecologica del Modenese (*Atti Soc. Nat. Math. Modena*, série 5, **4**, 81-88). — 1922. Contribution à la faune myrmécologique de l'Espagne (*Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, **22**, 324-332).
1923. MÜLLER (G.). — Le Formiche della Venezia Giulia e della Dalmazia (*Bull. Soc. Adriat. Sc. Nat.*, Trieste, **28**, 11-190).
1907. SANTSCHI (F.). — Fourmis de Tunisie capturées en 1906 (*Rev. suisse Zool.*, **15**, 305-334). — 1929. Fourmis du Maroc, d'Algérie et de Tunisie (*Ann. Bull. Soc. Ent. Belg.*, **69**, 138-165). — 1933. Voyage de MM. L. Chopard et A. Méquignon aux Açores. V. Fourmis (*Ann. Soc. Ent. Fr.*, **102**, 21-22). — 1936. Liste et description de Fourmis du Maroc (*Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc*, **16**, 198-210).
1939. SMITH (M. R.). — A new species of North American *Ponera*, with an ergatandrous form (*Proc. Ent. Soc. Wash.*, **41**, 76-78). — 1944. Ants of the genus *Cardiocondyla* in the United States (*Ibid.*, **46**, 30-41).
1916. STITZ (H.). — Ameisen aus dem westlichen Mittelmeergebiet und von den Kanarischen Inseln (*Mitt. Zool. Mus.*, Berlin, **8**, 335-353).
1921. STUMPER (R.). — Études sur les Fourmis. III. Recherches sur l'éthologie de *Formicoxenus nitidulus* Nyl. (*Bull. Soc. Ent. Belg.*, série 7, **3**, 90-97).
1952. STUMPER (R.), KÜTTER (H.). — Sur un nouveau type de myrmécobiose réalisé par *Plagiolepis xene* Stärcke (C. R. Ac. Sc., Paris, **234**, 1482-1485).
1895. WASMANN (E.). — Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung (*Biol. Centralbl.*, **15**, 606-646).
1904. WHEELER (W. M.). — Three new genera of inquiline ants from Utah and Colorado (*Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **20**, 1-17). — 1908. Ants from the Azores (*Ibid.*, **24**, 169-170). — 1910. Ants, their structure, development and behavior (*Columbia Univ. Press*, New York, XXV + 663 pages). — 1937. Mosaics and others anomalies among ants (*Harvard Univ. Press.*, Cambridge, Mass., 95 pages).