

LES
SOCIÉTÉS D'INSECTES

LEUR ORIGINE - LEUR ÉVOLUTION

PAR

William Morton WHEELER

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ HARVARD (CAMBRIDGE, MASS.)

Avec 61 figures dans le texte

PARIS
LIBRAIRIE OCTAVE DOIN
GASTON DOIN & C^{ie}, ÉDITEURS
8, PLACE DE L'ODÉON, 8

—
1926

TOUS DROITS RÉSERVÉS
COPYRIGHT BY GASTON DOIN & C^{ie}, 1926



3893

411
Gaston DOIN & C^{ie}, Éditeurs, 8, place de l'Odéon, Paris-6^e

ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE

Publiée sous la direction du D^r TOULOUSE

BIBLIOTHÈQUE

DE

BIOLOGIE GÉNÉRALE

Directeur : Maurice CAULLERY

Professeur à la Faculté des Sciences de Paris

Le développement et le progrès des Sciences ont, tout à la fois, pour condition et pour résultat, leur fractionnement de plus en plus grand en spécialités qui, dans la pratique, deviennent, non seulement indépendantes, mais même étrangères les unes aux autres. C'est là une fâcheuse nécessité. Elle dérive de ce que la méthode scientifique est analytique par essence. Mais, l'analyse faite, il faut en rapprocher les résultats : plus la spécialisation est poussée loin, plus ce besoin est impérieux et en même temps plus il est difficile de le satisfaire.

Les sciences biologiques, par la complexité même de leur objet, ont subi au plus haut degré cet émiettement inéluctable et, plus que toutes les autres, elles exigent cette synthèse : car l'organisme est un et les divers

points de vue auxquels on le considère, dans les divers compartiments de la Biologie, n'ont de valeur véritable que confrontés les uns aux autres et agencés, en quelque sorte, pour reconstituer la Vie, dans la mesure où cela est possible. La liste des Bibliothèques composant l'*Encyclopédie* illustre suffisamment la multiplicité des sciences partielles auxquelles donnent lieu les Etres vivants ; la bibliothèque de *Biologie générale* doit être le lien entre toutes ; elle a la lourde tâche d'en assurer la synthèse.

Par là même, elle est plus malaisée à concevoir et surtout à exécuter. Il est assez facile d'inventorier et de découper le domaine d'une science spéciale ; on trouve, sans trop de peine, des spécialistes qualifiés pour fournir une mise au point de chacun des fragments ainsi délimités. Il n'en va pas de même pour la Biologie générale. Pour en traiter les problèmes d'une façon satisfaisante, il faut unir une connaissance précise et critique des faits et des techniques diverses à la vue d'ensemble qui permet de dominer ces faits et d'en extraire la signification générale.

On s'efforcera d'atteindre ce but dans les livres de la présente série. La liste et les titres, qui figurent ci-dessous, n'en sont pas donnés *ne varietur*. Ils expriment simplement le plan conçu.

La Biologie générale étant comprise comme la synthèse des disciplines particulières : zoologie, botanique, paléontologie, physiologie, chimie et physique biologique, etc., elle doit envisager les manifestations et le fonctionnement des organismes d'une façon globale.

Il faut donc extraire tout d'abord de ces sciences particulières les caractères généraux des phénomènes vitaux et préciser leurs rapports avec ceux qu'offre la matière inanimée. Ce sera l'objet d'un volume d'introduction.

Ayant ainsi dégagé ce qu'on peut, à l'heure actuelle, considérer comme le propre de la Vie et ajusté à nos connaissances modernes le vieux problème du mécanisme et du vitalisme, nous envisagerons le fonctionnement vital dans son substratum, l'Organisme. Mais cet examen peut et doit se faire à une série d'échelles différentes, si l'on peut dire.

Il y a une *vie élémentaire*, dont la Biologie du XIX^e siècle a mis en évidence l'abolue généralité, c'est la *vie cellulaire* ; pour beaucoup d'organismes inférieurs, c'est même toute la vie ; la cellule est l'unité fondamentale en matière d'organismes. Sa connaissance est la base sur laquelle doit être construite la Biologie générale.

Une seconde étape est l'étude de l'*individu considéré comme édifice pluricellulaire*. Une série de volumes formant la seconde partie de la Bibliothèque, seront consacrés aux lois générales de la réalisation, de la reproduction et du fonctionnement synergique de ces édifices. Il s'en dégagera la notion si complexe et parfois si fugitive de l'individualité, qui sera étudiée et discutée spécialement.

La vie de l'organisme ne se conçoit que dans le milieu, et même les frontières de l'organisme et du milieu sont beaucoup plus malaisées à tracer qu'on ne l'imagine

communément. La troisième partie de la Bibliothèque sera faite de volumes où ces rapports généraux seront étudiés. Certains se rattachent plus intimement à la Physiologie ; mais en ce cas, ou bien ils envisagent des fonctions extrêmement générales, telles que l'irritabilité ou l'assimilation et alors ils rentrent dans l'étude générale des rapports de l'organisme et du milieu ; ou bien ils traitent de fonctions (comme la luminosité, par exemple) qui, — tout en ayant une grande valeur biologique, pleinement reconnue par les physiologistes et se rattachant intimement aux conditions fondamentales du fonctionnement vital — échappent cependant à peu près complètement, en fait, au cadre de la physiologie classique. Celle-ci est, en effet, délimitée surtout, en réalité, par l'expérimentation sur les Vertébrés, où ces fonctions sont rudimentaires et font pratiquement défaut ; si elles sont bien représentées, c'est en tout cas, sur des types qui ne font pas partie de ce qu'on pourrait appeler assez irrévérencieusement la faune des laboratoires physiologiques.

Dans cette partie de la Bibliothèque, on voudrait aussi faire à l'Éthologie la part qui lui est due et qui n'est pas suffisamment reconnue.

La dernière partie de la série envisage les organismes à une échelle supérieure à l'individu, celle de la *lignée* ou de l'*espèce*. Est-il besoin de souligner que, depuis Darwin, ce point de vue, qui n'est autre que le problème de l'Évolution, domine toute la Biologie générale. Pour le traiter autrement que d'une manière philosophique et spéculative, il faut considérer les rapports

de l'organisme et du milieu dans la succession des générations : c'est-à-dire étudier, par les méthodes positives : l'Hérédité ; la Variation sous ses diverses formes ; la combinaison des lignées hétérogènes, c'est-à-dire l'Hybridation ; le problème de l'établissement de la conformité de l'organisme aux conditions du milieu, c'est-à-dire l'Adaptation ; les transformations successives des lignées, c'est-à-dire la Phylogénie ; enfin envisager les mécanismes par lesquels nous pouvons nous représenter ces transformations, c'est-à-dire les théories évolutionnistes. Là, plus qu'ailleurs, il serait fructueux de réaliser des livres courts, clairs, suffisamment documentés et d'une critique judicieuse.

Il est dans la nature de choses que la section de Biologie générale chevauche parfois sur les bibliothèques spéciales. Dans son intégralité, elle est une mise en œuvre des matériaux de celles-ci, mais à un point de vue différent et qui évitera tout double emploi véritable. Elle est, d'autre part, nécessairement dégagée du caractère strictement technique et souvent pratique, qui convient à beaucoup de volumes de ces bibliothèques particulières.

Elle ne vise cependant pas moins à l'utilité. Nous espérons qu'elle rencontrera un accueil favorable auprès de catégories très variées de lecteurs : biologistes, médecins, philosophes, esprits simplement cultivés, et aussi spécialistes divers.

La spécialisation enlève le plus communément le loisir de coordonner les notions partielles et cependant il y a là une nécessité essentielle pour la culture de

l'esprit et même pour la conduite judicieuse des travaux particuliers.

La Bibliothèque de Biologie générale s'efforcera de répondre à ce besoin, et, sans demander aux auteurs d'abdiquer leur personnalité, elle tâchera de conserver, dans son ensemble, une unité correspondant à celle de son objet : La Vie.

Les volumes sont publiés dans le format in-18 jésus ; ils forment chacun de 300 à 600 pages avec ou sans figures dans le texte. Chaque ouvrage se vend séparément.

Voir, à la fin du volume, la liste des bibliothèques de l'ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE et celle des volumes publiés.

TABLE DES VOLUMES ET LISTE DES COLLABORATEURS

Introduction

1. Les Phénomènes vitaux.

I. — La Vie élémentaire

2. **La Cellule (Morphologie)**, par M. HENNEGUY, Membre de l'Institut, Professeur au Collège de France.
3. **La Cellule (Physiologie)**, par M. E. FAURÉ-FRÉMIET, Préparateur au Collège de France.

II. — L'Individu

4. **L'Œuf et les facteurs de l'Ontogénèse**, par M. A. BRACHET, Correspondant de l'Institut, Professeur à l'Université de Bruxelles.
5. **La Tératogénèse**, par M. Et. RABAUD, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
6. **Les Formes larvaires et les Métamorphoses**, par M. Ch. PÉREZ, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
7. **La Reproduction asexuée.**
8. **La Régénération et la Greffe**, par M. CAULLERY, Professeur à la Sorbonne.
9. **Organisme et Sexualité**, par M. CAULLERY.
10. **Les Corrélations organiques et l'Individualité.**

III. — L'Organisme et le Milieu

11. **L'Irritabilité et les Tropismes.**
12. **Les mutations matérielles dans les êtres vivants (aliment et milieux nutritifs).**
13. **Les mutations énergétiques dans les êtres vivants (luminosité, chaleur, électricité; etc.).**
14. **La Biologie des Pigments**, par M. J. VERNE, Professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Paris.
15. **Les Sociétés d'insectes ; leur origine, leur évolution**, par M. W.-M. WHEELER, Professeur à l'Université Harvard.
16. **Parasitisme et Symbiose**, par M. M. CAULLERY, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
17. **Les Milieux biologiques marins**, par M. P. MARAIS DE BEAUCHAMP, Maître de Conférences à l'Université de Strasbourg.
18. **La Biologie des eaux douces**, par M. A. VANDEL, Maître de Conférences à l'Université de Toulouse.
19. **Les principaux faciès biologiques terrestres.**
20. **La Concurrence vitale.**

IV. — L'Espèce et l'Évolution

21. **L'Hérédité**, par M. E. GUYÉNOT, Professeur à l'Université de Genève.
 22. **La Variation**, par M. E. GUYÉNOT.
 23. **L'Hybridation.**
 24. **L'Espèce.**
 25. **L'Adaptation**, par M. L. CUÉNOT, Correspondant de l'Institut, Professeur à l'Université de Nancy.
 26. **La Phylogénie.**
 27. **Les Théories évolutionnistes.**
-

QUELQUES APPRÉCIATIONS

sur les Ouvrages parus

dans la Bibliothèque de Biologie
de l'“Encyclopédie Scientifique”

L'HÉRÉDITÉ

par E. GUYÉNOT

.....Il n'y a pas de livre à notre connaissance, dit M. S. J. HOLMES, Professeur à l'Université de Californie, qui donne en un espace aussi restreint, un exposé aussi clair et satisfaisant des faits et principes de l'hérédité. Ce livre est bien au courant et témoigne d'une compréhension et d'une pénétration philosophique complète du sujet.....

LA TÉRATOGENÈSE

Étude des variations de l'organisme

par E. RABAUD

.....L'étude de la Tératogenèse dépasse le cadre un peu restreint de l'embryologie morphologique pure ; les données qu'elle fournit projettent quelque clarté sur les phénomènes de variation et d'hérédité, donc sur l'origine et l'évolution des êtres. C'est ce qui est apparu constamment à l'auteur au cours de ses études et, cela est l'idée fondamentale qui lui a inspiré ce volume dont on ne saurait faire un suffisant éloge.....

L'ADAPTATION

par L. CUÉNOT

.....L'adaptation implique une idée d'utilité ou mieux de convenance. C'est une des questions les plus complexes, les plus difficiles, tant par son étendue qui embrasse le champ presque entier de la Biologie que par les problèmes de fait et de métaphysique qu'elle soulève. Le lecteur lira cet ouvrage avec le plus grand intérêt et sera étonné de voir ce problème passionnant traité d'une façon aussi complète, aussi claire dans un nombre de pages aussi restreint pour un sujet aussi considérable,

PARASITISME ET SYMBIOSE

par M. CAULLERY

.....Conçu d'un point de vue très général, appuyé sur une documentation considérable, justifié par une abondante bibliographie, ce livre trouve beaucoup de lecteurs, tant parmi ceux curieux de Biologie générale que parmi les spécialistes des divers ordres qui sont appelés à rencontrer des faits de parasitisme dans la science pure ou dans ses applications.....

LES SOCIÉTÉS D'INSECTES

par WILLIAM MORTON WHEELER

.....Non seulement les zoologistes, mais encore tous ceux qui s'intéressent aux problèmes généraux de la Biologie trouveront dans ce livre un puissant intérêt, sans parler des Philosophes et Sociologues qui ne manqueront pas d'en tirer le plus grand profit.

Cet ouvrage, qui est le fruit des recherches propres de l'auteur, est profondément original dans ses conceptions et nouveau dans sa documentation.....

LES PIGMENTS DANS L'ORGANISME ANIMAL

par J. VERNE

.....Il est inutile d'insister sur l'importance de l'étude des pigments. Quelle qu'en soit la branche de la Biologie que l'on cultive, on est tenu de s'intéresser à eux.

Entre autre mérite, cet ouvrage a celui de grouper les résultats d'un grand nombre de faits nouveaux qui ont été acquis ces dernières années sur divers pigments. Il coordonne ces faits avec ce que l'on connaissait déjà et en dégage des conceptions générales du plus haut intérêt.....

L'ŒUF ET LES FACTEURS DE L'ONTOGÉNÈSE

par A. BRACHET

.....Cet ouvrage contient l'analyse minutieuse des divers actes que comporte la fécondation et la signification biologique de chacun d'entre eux y est très clairement dégagée. Avec un talent d'exposition remarquable l'auteur s'est tout spécialement efforcé de déterminer les capacités évolutives du spermatozoïde, puis de l'œuf mûr, en réservant une très large part aux points de vue nouveaux qu'a fait naître l'application de la méthode expérimentale à une science qui était restée purement morphologique jusqu'en ces dernières années.....

ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DU **D' TOULOUSE**

Secrétaire général : **H. PIÉRON**

BIBLIOTHÈQUE DE BIOLOGIE GÉNÉRALE

Directeur : **M. CAULLERY**

Professeur à la Faculté des Sciences de Paris

LES

SOCIÉTÉS D'INSECTES

DU MÊME AUTEUR

Ants, their structure, development and behavior.
New-York (Columbia University Press) 1910, 8° 163 p.,
286 fig.

Social Life among Insects, New-York, (Harcourt-Brace
and C°), 1923, 8°, 375 p., 113 fig.

PRÉFACE

Si ce livre ne devait avoir pour public que de purs zoologistes, toute préface y serait inutile, car il serait superflu de présenter aux lecteurs M. W. M. WHEELER, dont le nom est un des plus connus parmi la brillante pléiade des biologistes américains contemporains. Avant d'être un des maîtres de l'entomologie générale, M. WHEELER avait marqué sa place en zoologie par d'importantes recherches sur des sujets variés, — il suffit de rappeler ici ses travaux sur la sexualité des Myzostomes et sur l'embryogénie des Poissons Cyclostomes. Depuis plus d'un quart de siècle, il s'est de plus en plus exclusivement consacré à l'étude des Insectes et particulièrement des sociétés d'Insectes, surtout du groupe des Fourmis. Les spécialistes savent quelle œuvre considérable il a publiée sur ces animaux, et il a donné, en dehors de très nombreux mémoires, la mesure de son esprit de synthèse par des articles d'ensemble et des livres dont le succès a été considérable (1).

(1) *Ants, their structure, development and behavior*. New-York (Columbia University Press, 1910, 8°, 663 p., 286 fig.). — *Social life among the Insects*, New-York (Harcourt Brace and C°, 1923, 8°, 375 p., 113 fig.).

Je suis donc très reconnaissant à mon ami WHEELER d'avoir bien voulu confier à la section de « Biologie générale » de l'*Encyclopédie scientifique* le présent ouvrage, que les circonstances ont fait naître en France. De celles-ci il y a lieu de nous féliciter. Ce livre est, en effet, un fruit précieux des échanges universitaires franco-américains ; le promoteur de ce mouvement, M. James H. HYDE, peut s'en réjouir une fois de plus. M. W. M. WHEELER a été, en 1924-1925, l'*exchange-professor* envoyé par l'Université Harvard à l'Université de Paris. Voici la trace solide qui reste de cette mission.

Pour le cours qu'il devait faire, il a choisi l'*Evolution des Insectes sociaux*, sujet où il disposait d'une information personnelle des plus étendues et d'une autorité indiscutable. Les douze leçons qu'il a professées, de mars à mai 1925, sont reproduites ici sans changement. Les nécessités de l'enseignement commandaient, en effet, à l'exposé un esprit de synthèse qui est comme la marque essentielle de cette collection. Ce livre est loin d'être le premier qui soit écrit sur les sociétés d'Insectes, mais il est profondément original dans les conceptions — fruit des recherches propres de l'auteur, — nouveau dans sa documentation, qui s'étend aux travaux des plus récentes années et, il faut le dire, tout à fait différent de ceux que M. WHEELER a précédemment écrits.

En dehors des zoologistes, il s'adresse à tous ceux qui s'intéressent aux problèmes généraux de la Biologie. Dans un sujet qui se rattache à la philosophie et à la sociologie, il apporte, pour la discussion des analogies avec les sociétés humaines, une base étendue de faits scientifiques, envisagés d'un point de vue strictement positif et expérimental et discutés avec une critique pénétrante, à la lu-

mière des connaissances les plus modernes. Philosophes et sociologues y trouveront donc certainement grand profit. Aux naturalistes il fournit une mise au point d'une extrême compétence sur des problèmes très complexes et où présentement foisonnent les recherches. Au point de vue du progrès de la science, M. WHEELER met fortement en évidence combien l'étude des groupes sociaux d'Insectes, Hyménoptères Aculéates et Termites, est un champ fécond, surtout dans la faune des tropiques, devenue aujourd'hui très accessible. Il a illustré d'ailleurs cette vérité par son effort personnel et par les beaux résultats qu'il a rapportés de ses voyages en Guyane et à Panama. On en trouvera maints échos dans les pages qui suivent. On peut donc espérer que son exemple, les idées qu'il suggère, la documentation qu'il a rassemblée, susciteront, à la lecture de ce livre, des vocations dans la voie qu'il trace.

M. CAULLERY,

Professeur à la Sorbonne.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
PRÉFACE	v
INTRODUCTION. — <i>Caractères généraux des sociétés d'insectes</i>	1
SOMMAIRE. — Extension des tendances sociales chez les animaux. Leur caractère d' <i>appétition</i> . — Les sociétés d'insectes sont des familles ; degrés divers de réalisation (insectes <i>infrasociaux</i> , <i>subsociaux</i> et <i>sociaux</i>). — Importance de l'augmentation de la durée de la vie. — Trente cas de sociétés d'insectes. — Exemple : <i>Coccidotrophus</i> (Coléoptères silvanides) ; rapports avec les Coccides. — Les méthodes de reconstitution de la phylogénie et les sociétés d'insectes. — L'étiologie de ces sociétés. — La société considérée comme un tout. — Programme du livre.	
CHAPITRE PREMIER. — <i>L'origine des térébrants et des aculéates</i>	25
SOMMAIRE. — Divisions principales et origine des Hyménoptères. — Documents paléontologiques. — Phytophages, Térébrants (Trigonalidés, histoire des Périlampidés, Eucharidés). — La forme primitive des larves d'Hyménoptères. — Modes d'alimentation de la progéniture : formes atrophaptique, dystrophaptique, eutrophaptique.	

CHAPITRE II. — *L'évolution des Vespidés* 55

SOMMAIRE. — Indication chez des Térébrants de caractères propres aux Aculéates. — Subdivisions des Aculéates et rapports des familles. — Les *Bethylidæ*. — Leurs façons de traiter la proie, types béthyliné, sclérodermatiné, dryininé. — Les Vespidés, solitaires subsociaux et formes sociales.

CHAPITRE III. — *L'évolution des Abeilles* 69

SOMMAIRE. — Affinités avec les *Sphecidæ* ; discussion, parallélisme des mœurs avec les *Vespidæ*. — Les *Allodapæ*, les *Haliectus* (nombre de générations et polymorphisme), les *Bombinæ Meliponinæ* et *Apinæ*. — Formes fossiles. — Progrès de la nidification. — La production de la cire. — Modes divers de constitution des colonies et les formes sociales supérieures.

CHAPITRE IV. — *L'évolution des Fourmis* 121

SOMMAIRE. — Principales subdivisions ; leurs rapports. — Origine monophylétique ou polyphylétique. — Origine des fourmis parmi les Aculéates. — Les *Tiphidæ*. — Documents paléontologiques. — Thermophilie et xérophilie des fourmis. — Apparition probable au Trias. — Ancienneté et longue durée de l'évolution du groupe.

CHAPITRE V. — *L'évolution des Termites* 153

SOMMAIRE. — Composition bisexuelle des colonies de termites. — Caractère tropical du groupe, ses subdivisions, ses affinités. — Documents paléontologiques. — Origine mésozoïque ou permienne. — Distribution géographique. — Affinités avec d'autres Orthoptères. — Mœurs nuptiales. — Habitudes alimentaires (*xylophagie*). — Rôle des Protozoaires intestinaux. — Ennemis des termites.

CHAPITRE VI. — <i>Le polymorphisme</i>	189
SOMMAIRE. — Cas divers. — La parthénogenèse et le sexe. Différenciation d'une caste ouvrière chez les fourmis ; son évolution. — Caractères adaptatifs des castes. — Polymorphisme des termites. — Différenciation congénitale ou épigénétique des castes. — Les diverses formes de soldats. — Soldats (fourmis ou termites) gardant l'entrée du nid (<i>phragmose</i>).	
CHAPITRE VII. — <i>Le polymorphisme (Suite)</i>	227
SOMMAIRE. — Prédétermination ou épigenèse ? — Rôle de l'alimentation : guêpes, bourdons, abeilles, fourmis. — Action des parasites : mermithergates, rôle des <i>Lomechusinae</i> . — Parasitisme de fourmis sur d'autres fourmis. — Principe d'EMERY et de VIEHMEYER. — Le gradient axial de CHILD. — Discussion des hypothèses trophogénique et blastogénique (WEISMANN).	
CHAPITRE VIII. — <i>Le milieu social et la trophallaxis</i>	269
SOMMAIRE. — Importance prépondérante de la caste ouvrière dans la constitution du milieu social. — Champ trophoporique. — Trophallaxis (échange de nourriture). — Exemples de ce processus dans les divers groupes d'insectes sociaux. — Rôle des perceptions gustatives et olfactives.	
CHAPITRE IX. — <i>Evolution des associés et des parasites des insectes sociaux</i>	297
SOMMAIRE. — Catégories diverses : Sphécophiles, Mélittophiles, Myrmécophiles, Termitophiles. — Exemples de <i>synæcètes</i> et de <i>synechthres</i> . — Associés vrais ou <i>sympiles</i> . — Parasites. — Termitophiles. — Parallélisme de l'évolution des associés des fourmis et des termites (<i>physogastrie</i> , etc.). — Critique des interprétations de WASMANN.	

CHAPITRE X. — <i>L'évolution des parasites sociaux</i>	337
SOMMAIRE. — Guêpes et abeilles parasites. — Fourmis parasites. — <i>Cleptbiose</i> , <i>Lestobiose</i> , <i>Parabiose</i> , <i>Xénobiose</i> , etc. — Esclavage (<i>dulose</i>), ses variétés : cas de <i>Formica sanguinea</i> , des <i>Polyergus</i> (fourmis amazones), des <i>Strongylognathus</i> , des <i>Harpagoxenus</i> . — Parasitisme temporaire. — Parasitisme permanent.	
CHAPITRE XI. — <i>Conclusions</i>	369
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	399
INDEX ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS	445
TABLE ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES.....	453

LES SOCIÉTÉS D'INSECTES

LEUR ORIGINE, LEUR ÉVOLUTION

INTRODUCTION

CARACTERES GENERAUX DES SOCIÉTÉS D'INSECTES

SOMMAIRE. — Extension des tendances sociales chez les animaux. Leur caractère d'*appétition*. — Les sociétés d'insectes sont des familles ; degrés divers de réalisation (insectes *infrasociaux*, *subsociaux* et *sociaux*. — Importance de l'augmentation de la durée de la vie. — Trente cas de sociétés d'insectes. — Exemple : *Coccidotrophus* (Coléoptères silvanides) ; rapports avec les Coccides. — Les méthodes de reconstitution de la phylogénie et les sociétés d'insectes. — L'étiologie de ces sociétés. — La société considérée comme un tout. — Programme du livre.

J'ai choisi pour plusieurs raisons l'évolution des insectes sociaux comme sujet de cette série de conférences. D'abord, il m'a paru éminemment approprié au laboratoire fondé par l'illustre GIARD pour l'étude de l'évolution des êtres organisés. En second lieu, je ne pouvais trouver un sujet qui intéressât davantage les jeunes biologistes d'un pays qui a produit un RÉAUMUR, un LATREILLE, un LEPELETIER DE SAINT-FARGEAU, un DUFOUR, un FABRE, un PÉREZ, un FERTON, un Paul MARCHAL et un BOUVIER, sans parler d'une foule d'autres brillants hyménoptéristes. Troisièmement, j'ai moi-même consacré un quart de siècle à l'étude d'un groupe d'insectes sociaux ; j'ai eu de

nombreuses occasions de voyager ; j'ai reçu l'aide d'un grand nombre d'entomologistes enthousiastes de toutes les parties du monde, j'ai donc pensé que je pourrais suggérer ou souligner quelques directions de pensées dignes de votre considération. Il m'a paru possible aussi que vous ne fussiez pas familiers avec tous les travaux qui ont été accomplis par mes compatriotes ; en les mentionnant, autant que mon sujet le comporte, je puis, dans une faible mesure, servir cette « entente cordiale » intellectuelle que nous désirons maintenir entre la France et les États-Unis. Enfin, je crois que l'étude des insectes sociaux a actuellement un intérêt particulier pour les travailleurs sérieux, à la fois en philosophie, en sociologie, en zoologie et dans l'étude des mœurs des animaux. Celui qui incline à la philosophie ne peut manquer de trouver un aliment pour la pensée dans les étranges analogies avec les sociétés humaines qui se révèlent continuellement parmi les guêpes, les abeilles, les fourmis et les termites, puisque nous sommes nous-mêmes des animaux — j'allais dire des insectes ! — sociaux, et le zoologiste et l'éthologiste noteront qu'ils suggèrent un cortège surprenant de faits et de problèmes fascinants. En outre, la vie sociale très remarquable des insectes, par le fait qu'elle est presque exclusivement déterminée par les réflexes, les tropismes et ce qu'on appelle les instincts, et non par l'intelligence, prend une grande signification théorique, si nous considérons les tendances et les courants présents anti-intellectualistes et relativistes de la pensée européenne et américaine.

Je me servirai en partie de matériaux rassemblés en vue de conférences faites à l'Institut Lowell, à Boston, sur « *La vie sociale chez les insectes* ». J'y avais insisté

sur le rôle fondamental de la nutrition dans le développement des diverses sociétés d'insectes ; ici, je voudrais traiter le sujet d'une façon différente et plus technique, et développer certaines matières qui avaient été simplement esquissées ou indiquées.

Je crois devoir essayer d'abord de donner des réponses au moins partielles à quatre questions générales :

1° Que sont les insectes sociaux ?

2° Peut-on montrer qu'ils ont eu une évolution ?

3° S'il en est ainsi, quelles sont les particularités de cette évolution, et à quelles méthodes devons-nous faire appel pour les élucider ?

4° A quelles causes ou conditions générales pouvons-nous rapporter cette évolution ?

*
**

Que sont les insectes sociaux ? Les mots « sociaux », « qui s'associent » sont, il va de soi, un peu vagues et teintés d'anthropomorphisme. Leur sens vague est dû à la multiplicité extraordinaire et au caractère protéiforme des phénomènes, même chez les Insectes, sans parler des diverses classes de Vertébrés. Ces phénomènes s'échelonnent le long du chemin qui mène d'un grégarisme ou d'une collectivité faibles, ou de la simple union des sexes, à des sociétés permanentes et hautement constituées, qui rappellent, de loin, la nôtre. L'anthropomorphisme qui s'attache au mot « sociaux » s'explique aisément, et le critique peut le condamner ou le pardonner selon ses convictions philosophiques générales (1).

(1) Je dirai seulement que je pense que, dans la discussion de matières psychologiques, — et les phénomènes en question sont psychologiques en partie, — nous ne pouvons éviter un certain anthropomorphisme, ou une certaine téléologie.

DEEGENER (1918) a essayé récemment, d'une façon hardie mais peu satisfaisante, de classer et de décrire toutes les formes variées d'association qu'on rencontre dans le règne animal. Il distingue quelque quatre-vingt douze catégories différentes, dont cinquante-trois sont représentées chez les Insectes. Il les a toutes dotées de noms scientifiques, dérivés surtout du grec, et dont quelques-uns, comme « *hétérosymphagopaedium* », « *amphotérosynhesmium* » et « *héiérosynépileium* », ont une lourdeur bien germanique. Les quatre-vingt douze catégories se partagent en deux groupes ; les sociétés ou associations accidentelles, chez lesquelles la réunion des organismes n'a pas de valeur intrinsèque, c'est-à-dire n'a pas une fin utile à l'individu, et les sociétés ou associations essentielles, chez lesquelles la réunion des organismes a une valeur intrinsèque et sert en partie des fins utiles à l'individu. Chacune de ces catégories principales se subdivise, suivant que l'association comprend des individus de la même espèce ou d'espèces différentes. Le « *principium divisionis* » finaliste, suivant lequel les principaux groupes sont constitués, est très douteux, pour ne pas dire plus ; car, dans les sociétés animales les plus hautement constituées, le fait d'être membre de la société implique parfois inévitablement la destruction de l'individu. Et, indépendamment du fait que le même animal (par exemple *Necrophorus*) est placé par DEEGENER dans différentes catégories, quelques-unes de ces catégories frisent la fantaisie ; par exemple, son « *hétérosymporium* », qui comprend les insectes de différentes espèces charriés ensemble par une crue, ou les différents animaux fuyant devant un feu de prairie, ou son « *symphotium* », qui comprend l'assortiment hétérogène d'in-

sectes attirés par une lampe. Se laisser aller à un tel verbalisme conduirait à donner à la biologie une réputation pire que celle de la scolastique médiévale.

Il semble bien évident que, pour prendre une figure, le comportement de tout animal gravite autour de deux axes, dont l'un est agressif et individualiste, l'autre coopératif ou social. Les darwiniens tenaient le premier mode de comportement pour amplement établi, et le soulignaient beaucoup, de telle sorte que le dernier paraissait être exceptionnel et demander une explication spéciale. Aujourd'hui, on demanderait plutôt une explication du mode de vie solitaire, tellement tous ceux qui étudient les animaux dans leur milieu vivant compliqué, sont profondément impressionnés par leurs inclinations sociales ou associatives. La chose est apparente, même dans les biocoénoses, puisque tout organisme, peu importe qu'il soit égocentrique, prédateur ou parasite, est social ou coopératif, au moins en tant que membre de quelque biocœnose (1).

Si l'on nous demandait d'indiquer un groupe d'animaux typiquement solitaires, nous choisirions peut-être les Araignées, mais, lorsque nous les étudions sous les tropiques, nous trouvons que plusieurs d'entre elles sont positivement grégaires, ou vaguement sociales. Récemment, à Panama, Nathan BANKS et moi, nous avons été frappés par les mœurs de plusieurs de ces Arachnides.

Une des araignées à toile orbiculaire les plus grandes et les plus connues, *Nephilla plumipes*, construit régulièrement ses toiles, pendant la saison humide, de façon que celles des

(1) La vérité de ce que nous venons de dire a été exprimée il y a longtemps et d'une façon admirable par ESPINAS, dans l'introduction de son ouvrage « *Des sociétés animales* » (1877).

différentes femelles se réunissent et forment parfois des édifices énormes et remarquables. Un nid composé, que nous avons observé dans les arbres, au sommet de la colline d'Ancon, près de la ville de Panama, avait bien vingt pieds de large et plus de vingt-cinq pieds de haut. Il s'y suspendait au moins deux cents femelles et presque autant de mâles de *Nephilla*, outre un nombre considérable d'*Argyrodes nephillæ*, petite araignée Thomiside parasite, qui vit uniquement sur les toiles de *Nephilla*. Nous avons aussi rencontré plusieurs espèces de *Theridion* et d'*Uloborus*, qui unissent leurs nids d'une manière semblable, et une espèce particulièrement sociale, non décrite apparemment, mais alliée à *Anelosimus socialis* Simon. Dans les nids de cette araignée, des douzaines de femelles de tout âge se promenaient librement et, selon toute probabilité, se nourrissaient en commun, au moins des plus grandes proies. Plusieurs de ces araignées portaient sur leur abdomen les larves d'un hyménoptère parasite (probablement *Polysphincta*). Des insectes étrangers eux-mêmes peuvent vivre impunément dans les nids de quelques-unes de ces araignées de Panama. Dans l'île Barro Colorado, nous avons trouvé de nombreuses nymphes rouges et des adultes noirs d'une petite Nabide à allure de fourmi (*Arachnocoris albomaculatus* Scott), immobile, ou se promenant sur les toiles d'*Uloborus* et de *Theridion*, et se nourrissant probablement des proies abandonnées par les araignées (voir MYERS 1925). A deux reprises, nous avons observé des douzaines de petites mouches Cécidomyides, pacifiquement stationnaires sur les toiles de *Nephilla* et d'*Uloborus*. Quand on secouait les toiles, les chétifs insectes ne s'envolaient que pour revenir immédiatement à leur première place.

SIMON a fait, en 1893, des observations analogues sur les mœurs sociales d'araignées du Vénézuéla et en cite de nombreux exemples dans d'autres contrées tropicales. Il donne une excellente histoire d'*Epeira bandelieri*, *Anelosimus socialis* et *Uloborus republicanus*. Dans les circonstances ordinaires, *E. bandelieri* est solitaire, mais, quand approche l'époque de la ponte, plusieurs femelles se réunissent et construisent ensemble une grande capsule elliptique, dans laquelle elles se retirent et filent leurs cocons ovigères. *A. socialis* vit en colonies de plusieurs milliers d'individus, qui construisent une toile commune. Les araignées s'y promènent librement, se rencontrent en se palpant, comme feraient des fourmis avec leurs antennes, et se mettent quelquefois à plusieurs pour dévorer une proie un peu volumineuse.

L'association de *U. republicanus* est de beaucoup la plus parfaite, car elle offre, sur la même toile, un travail commun, auquel contribuent tous les associés, en même temps qu'un travail individuel propre à chacun d'eux. Plusieurs centaines d'*Uloborus* vivent ensemble ; ils filent entre les arbres une toile immense, formée d'un réseau central assez serré, sur lequel se tiennent côte à côte beaucoup d'individus des deux sexes, mais principalement des mâles ; ce réseau est suspendu par de longs fils, divergeant dans toutes les directions et prenant attache sur les objets environnants. Dans les intervalles des mailles, formés par ces grands fils, d'autres *Uloborus* tissent des toiles orbiculaires à rayons et à cercles, qui ne sont alors habitées que par un seul individu. C'est dans le réseau central que doit avoir lieu l'accouplement, autant que nous avons pu en juger par la quantité de mâles qui y étaient réunis. C'est certainement là que s'effectue la ponte.

La ponte paraît être presque simultanée pour toutes les femelles d'une même colonie ; à ce moment, les mâles ont disparu, les femelles ont cessé de filer des toiles régulières, elles se retiennent sur le réseau central, à quelques centimètres les unes des autres, gardant chacune son cocon dans une immobilité complète (1).

D'après BOUVIER (1918), « SÉMICHON (1909) a constaté le même partage fraternel des proies que chez *U. republicanus*, dans une araignée sociale mexicaine, le *Cœnothele gregalis*, rapportée au Muséum par Léon DIGUET (1909 a-1909 b). Cette espèce établit sur les arbres de vastes toiles sociales, qui se développent concentriquement, au moyen de fils cardés où viennent se prendre les insectes ; des milliers d'individus vivent en bonne harmonie dans cet immense sac alvéolaire et n'en sortent ja-

(1) SIMON (1892-95), DISTANT (1898), MARSHALL (1898), POCOCK (1903), et JAMBUNATHAN (1908) ont donné des récits des mœurs d'une intéressante araignée sociale du genre *Stegodyphus*, représentée par plusieurs espèces dans l'Afrique du Sud. WALSINGHAM (1903), MARSHALL et POCOCK, décrivent également une teigne particulière (*Batrachedra stegodyphobius*) qui vit, à tous ses stades, dans les nids de ces araignées. M. J. H. EMERTON m'informe que certaines de nos araignées de la Nouvelle-Angleterre, elles-mêmes, peuvent filer des toiles étroitement contiguës, par exemple *Dictyna muraria* et *Amaurobius ferox*, et qu'il a vu plus d'une centaine de petits moucheron tranquille immobiles sur la toile de *Linyphia marginata*. Voir aussi SCHWARZ (1904) et BANKS (1904).

mais, sauf après la saison pluvieuse, où ils émigrent, — j'allais dire essaiment, — pour laisser place aux jeunes. Ces nids peuvent se diviser et, suspendus au plafond, servent de pièges à mouches dans certaines régions du Mexique ; l'un d'eux, exposé dans les galeries du Muséum, atteint plusieurs mètres de longueur » (1).

La plupart d'entre nous seront probablement d'accord avec PETRUCCI (1906), qui a fait il y a quelque temps une revue des diverses formes de sociétés chez les Vertébrés et a montré leurs dérivations polyphylétiques, quand il dit : « la seule chose héritée dans les activités sociales de l'animal, c'est la tendance au groupement, tendance affirmée de façon prédominante dans tout le domaine biologique, et qui se réalise en phénomènes concrets dès que les circonstances extérieures lui laissent la possibilité de le faire ». PETRUCCI ramène naturellement sa « tendance associative » à des phénomènes tels que la constitution cellulaire des Métazoaires et des Métaphytes et même que les équilibres atomiques et les associations moléculaires du monde inorganique. Mais cette conception, bien qu'elle ne soit pas sans impliquer des considérations philosophiques, devient très vague.

(1) DIGUET (1909 a) a écrit les notes suivantes, qui concernent deux commensaux qu'il trouva habitant les nids de *Cænothele* : « Dans toutes les parties de l'intérieur du nid, on rencontre en très grande abondance, vivant en commensal, un Latridide du genre *Melanophthalma*; le rôle qui paraît incomber à ce Coléoptère d'infime dimension est de présider à la propreté du nid, en faisant disparaître et en transportant les détritiques qui peuvent encombrer ou souiller les galeries ; sa principale nourriture paraît être les restes du repas de l'araignée. Comme commensale, on rencontre encore, vivant en parfaite harmonie avec la colonie du *Mosquero*, une araignée errante, qui s'est fait l'hôte de ce logis où elle trouve une vie facile et assurée. » Cette araignée a été reconnue par SIMON (1909) comme étant la *Pœcilochroa convictrix* Simon.

Dans le but de rendre la matière plus concrète et plus intelligible, au moins dans le domaine biologique, je préférerais considérer la « tendance associative » comme une « appétition », au sens dans lequel FOUILLÉE, (1920) et les psychologues anglais et américains DREVER (1917), CRAIG (1918) et THURSTONE (1924) ont employé ce terme. Elle se placerait ainsi près des autres appétitions, comme la faim, et le sexe, bien qu'elle soit plus faible, plus continue, c'est-à-dire moins spasmodique et, par conséquent, moins évidente.

Les animaux sociaux élevés, lorsqu'ils sont séparés des stimuli continuels et ordinaires de leur espèce, manifestent une inquiétude qui montre de la façon la plus frappante cet appétit social (1).

Il est peu douteux que cette appétition sociale se manifeste très clairement et très généralement chez certains insectes, mais il sera avantageux pour nous de rétrécir cette conception, si nous voulons l'utiliser ici, par l'introduction d'autres considérations. On a insinué que les sociétés de fourmis et d'abeilles elles-mêmes peuvent être dérivées phylogénétiquement d'associations fortuites de femelles de la même espèce. Mais c'était avant que la constitution effective et la genèse des sociétés d'insectes fussent connues. Tout le monde admet aujourd'hui que toutes les sociétés d'insectes dignes de ce nom et quelle que soit leur population, sont des familles, c'est-à-dire des affiliations entre les parents, et, dans la

(1) Il va de soi que, pour ma part, je n'adhère aucunement aux vues de BECHER (1917), qui pose en postulat l'existence chez certaines plantes et certains animaux, d'un penchant altruiste distinct à servir d'autres organismes tout à fait étrangers. Cette vue a été très justement critiquée par BEQUAERT (1924) et d'autres auteurs.

plupart des cas, la mère seule, avec la descendance. Cette vue est abondamment confirmée par l'étude de l'ontogénie des sociétés d'insectes existantes et par les indications fragmentaires de leur phylogénie que nous pouvons obtenir.

Il y a eu, évidemment, une longue évolution, passant par des stades nombreux d'intimité croissante entre la mère et sa progéniture, à partir du stade le plus rudimentaire d'indifférence complète ou presque complète jusqu'à la coopération mutuelle constante. Nous pouvons construire une série telle par exemple que la suivante, sans nous arrêter à énumérer des exemples concrets, dont la plupart vous viendront immédiatement à l'esprit :

1° La mère insecte dissémine simplement des œufs dans le milieu général dans lequel vivent normalement les individus de son espèce (insectes *atrophaptiques*). — Dans quelques cas, les œufs sont placés près de la nourriture des larves (insectes *dystrophaptiques*).

2° Elle place ses œufs dans une portion déterminée du milieu (feuilles, etc...), qui servira de nourriture aux larves venant d'éclore (insectes *eutrophaptiques*).

3° Elle pourvoit les œufs d'un revêtement protecteur. Ce stade peut se combiner avec (1) ou (2)..

4° Elle reste avec les œufs et les jeunes larves et les protège elle-même.

5° Elle dépose les œufs dans un emplacement sûr ou spécialement préparé (nid), avec une provision de nourriture aisément accessible aux jeunes qui viennent d'éclore (approvisionnement en masse).

6° Elle reste avec les œufs et les jeunes, protège et nourrit constamment ces derniers avec de la nourriture préparée (approvisionnement progressif).

7° La progéniture est non seulement protégée et nourrie par la mère, mais coopère éventuellement avec elle pour l'élevage de nichées additionnelles de jeunes, de telle sorte que le parent et sa descendance vivent ensemble en société annuelle ou durable.

Les insectes qui rentrent dans les catégories 1 à 5 peuvent être appelés « *infrasociaux* » ; ceux de la 6^e, qui sont plus intéressants pour nous, « *quasi* — » ou « *subsociaux* ». Il n'y a que la dernière (7^e) catégorie qui comprenne des formes vraiment *sociales*. Le stade final de la série est atteint primitivement par le développement d'un intérêt croissant de la mère pour le destin futur de sa descendance. Il va de soi qu'il est rendu possible par une augmentation de la durée de sa vie individuelle. Si ceux qui étudient la sociologie humaine s'étaient rendu compte de cette condition évidente, ils nous auraient épargné quelques spéculations qui se répètent constamment dans la littérature sociologique. JOHN FISKE, dans sa « *Philosophie cosmique* » (1874), soutenait que l'augmentation de la durée du premier âge et de l'enfance humaine avaient conduit à l'association définitive des parents avec la lignée. C'était là, pour lui, une nouvelle interprétation de l'origine de la famille. Mais LOVEJOY (1922) a montré récemment que la notion était déjà familière à plus d'un penseur du XVIII^e siècle. Il mentionne particulièrement le poète POPE et les philosophes LOCKE et ROUSSEAU, et montre que ROUSSEAU a détruit l'argument de LOCKE, qui était essentiellement celui de JOHN FISKE, dès 1755, dans son « *Discours sur l'origine de l'inégalité* ». ROUSSEAU faisait ressortir que, si l'habitude de la vie de famille n'avait pas été établie par l'homme primitif durant les mois qui précèdent la naissance du premier enfant, le mâle humain serait difficilement venu en aide à la femelle après l'accouchement : « Comment l'aiderait-il à élever un enfant qu'il ne sait pas toujours être sien, et dont il n'a ni désiré ni prévu la naissance ? ». Il va de soi que nous devons aujourd'hui,

nous orienter vers l'étude des Anthropoïdes, si nous désirons quelque lumière sur les origines lointaines et nébuleuses de la famille humaine. Toutefois, il est évident qu'aucune augmentation simple de la durée du premier âge et de l'enfance n'aurait de valeur, sans une augmentation précédente ou concomitante de la durée de la vie des parents. Cette considération, si clairement indiquée par les Insectes, paraît avoir complètement échappé aux auteurs mentionnés ci-dessus.

Nous ne savons rien des causes physiologiques de la longévité accrue des insectes sociaux adultes. Il est probable, comme l'a suggéré PEARL (1924), que la durée de la vie d'un animal est en raison inverse de l'activité de son métabolisme. La durée de la vie, dans les trois castes de fourmis et d'abeilles sociales, semble être grossièrement proportionnelle à leur dépense respective d'énergie. Mais le véritable problème est celui de l'augmentation de la vie de l'adulte *après* le commencement de la reproduction. La longue vie que mènent certains insectes avant de se reproduire (par exemple *Cicada septemdecim* ; les larves d'Ephémérides, de Cérambycides, etc.) ne peut pas conduire au développement de sociétés. Et il va de soi aussi que la longévité de l'adulte donne simplement au parent des possibilités, mais ne fait rien pour l'intérêt porté à la progéniture, ou le soin pris à son éducation.

Il me semble que la diminution de l'activité métabolique que l'on peut supposer, selon PEARL, augmenter la durée de la vie, spécialement chez les femelles fécondes, peut être dûe au fait que tous les insectes sociaux ou subsociaux vivent dans de petites cavités du sol ou du bois, ou, dans le cas le plus exceptionnel des guêpes so-

ciales ou de certaines fourmis tropicales, à l'intérieur de nids en carton. Le milieu, par conséquent, est de ceux qui restreignent ou inhibent les mouvements musculaires. Il est sombre, pauvre en oxygène et de température uniforme et plutôt basse. Toutes ces conditions favorisent nécessairement un métabolisme et une activité réduits, et une accumulation de graisse dans le corps de l'insecte. Les reines ou mères, des sociétés d'insectes donnent bien l'impression d'avoir acquis leurs particularités physiologiques et quelques-unes de leurs particularités morphologiques en réponse à un tel milieu, car elles sont très apathiques et tendent à perdre la faculté de voler (*Meliponinae*), ou même les ailes (fourmis et termites) et à acquérir un anabolisme accentué, comme le montrent l'accumulation de graisse, et la ponte d'œufs riches en vitellus. Aussi est-il très probable que l'augmentation de la vie de l'adulte et la fécondité de ces insectes ont été graduellement acquises en raison du milieu réduit dans lequel non seulement ils se développent, mais continuent à vivre quand ils sont adultes. Leur fécondité est, dans une certaine mesure, fonction de leur longévité, et s'exprime clairement par la grandeur de la colonie adulte dans toutes les espèces d'insectes sociaux, spécialement chez les termites les plus élevés (*Termes*), chez les fourmis comme les *Eciton* et les *Atta*, et chez l'abeille domestique. D'un autre côté, la petitesse des colonies complètes de plusieurs fourmis primitives (*Ponerinae*) et de termites (*Calotermitidae*) paraît être la conséquence de la vie plus courte de la reine mère.

J'ai dressé, pour en parler rapidement, la liste suivante des insectes que nous avons appelés subsociaux et sociaux.

COLEOPTERA

1. *Silvanidæ* (Coccidotrophus, Eunausibius).
2. *Scarabæidæ* (Copris, Minotaurus).
3. *Passalidæ* (Passalus, etc.).
4. *Tenebrionidæ* (Phrenapates).
5. *Ipidæ* (Xyleborus, etc.).
6. *Platypodidæ* (Platypus, etc.).

HYMENOPTERA (Aculeata).

7. *Bethylidæ* (Scleroderma).
8. *Masaridinæ* (Ceramius).
9. *Eumeninæ* (Synagris, Odynerus).
10. *Zethinæ* (Zethus).
- * 11. *Stenogastrinæ* (Stenogaster).
12. *Epiponinæ* (Belonogaster, Chartergus, etc.).
- * 13. *Ropalidiinæ* (Ropalidia).
- * 14. *Polistinæ* (Polistes).
- * 15. *Vespinæ* (Vespa).
16. *Sphecinæ* (Ammophila).
17. *Trypoxyloninæ* (Trypoxylon).
18. *Bembicinæ* (Bembex).
- * 19. *Halictinæ* (Halictus).
- * 20. *Ceratininæ* (Allodape).
- * 21. *Bombinæ* (Bombus).
- * 22. *Meliponinæ* (Melipona, Trigona).
- * 23. *Apinæ* (Apis).
- * 24. *Formicidæ* (Formica, etc.)

AUTRES ORDRES

25. *Blattoidea* (Dasypoma).
26. *Dermaptera* (Forficulidæ).
27. *Orthoptera* (Gryllotalpa).
28. *Embidaria* (Embiidæ).
29. *Zoraptera* (Zorotypus).
- * 30. *Isoptera* (Termitidæ).

Il n'est pas douteux que cette liste soit incomplète, puisque notre connaissance des mœurs de beaucoup d'insectes, surtout tropicaux, est encore très défectueuse. J'aurais dû joindre à la liste les espèces australiennes de *Perga*, appartenant aux *Tenthredinidæ*, et un certain nombre d'Hétéroptères, dont les femelles gardent les œufs et les jeunes qui viennent d'éclore. Mais ces cas et d'autres similaires conduisent insensiblement aux formes infrasociales.

On a donc reconnu une organisation sociale au moins dans trente cas distincts, et dans huit ordres naturels très différents. Douze au moins de ces groupes (désignés par des astérisques) sont devenus définitivement sociaux. Les autres n'ont pas dépassé une ébauche très imparfaite. Quelques-uns de ces insectes subsociaux, surtout les Coléoptères, sont très intéressants, mais leurs mœurs sont si variées que je dois vous renvoyer au bref récit que j'en ai donné dans mon livre « *Social life among the Insects* » (La vie sociale chez les insectes). Une esquisse des mœurs du Silvanidé social que j'ai observé d'abord pendant l'été de 1920, à la Guyane anglaise, servira d'exemple à toute la série.

Ces Coléoptères, que SCHWARZ et BARBER ont nommés *Coccidotrophus socialis* et *Eunaisibius wheeleri*, ont moins d'un quart de pouce de longueur, un corps allongé, grêle, subcylindrique, d'une couleur rouge ou châtain, avec des pattes courtes et des antennes en massue. On les trouve seulement dans les pétioles creux d'un arbre très intéressant, *Tachigalia paniculata*, et seulement chez les spécimens jeunes, d'une hauteur de 1 1/2 à 7 pieds, pendant qu'ils poussent à l'ombre des grands arbres de la jungle.

Les arbres plus âgés, qui peuvent atteindre quarante pieds et plus, ont tous leur pétioles habités par des fourmis qui mordent ou piquent désagréablement (*Pseudomyrma maligna* et *crucians*, *Azteca foveolata*). Chaque colonie de Coléoptères est établie par un mâle et une femelle, qui perforent la paroi du pétiole, le débarrassent de toute moelle ou de tous les restes d'occupants antérieurs qu'il peut contenir, et commencent à se nourrir d'un tissu particulier, riche en protéines, qui est disposé en bandes longitudinales parallèles sur la paroi du pétiole. En rongant ce tissu, ils creusent peu à peu des sillons et entassent leurs excréments dans les espaces non rongés, de telle sorte que l'intérieur de chaque pétiole prend un aspect particulier. Pendant que les Coléoptères s'occupent ainsi, de nombreuses petites cochenilles du genre *Pseudococcus* (*P. brevipes*), couvertes d'une cire d'un blanc de neige, pénètrent dans le pétiole par l'orifice percé par les Coléoptères, s'installent dans les sillons, enfon-

çent leurs suçoirs délicats dans le tissu nourricier et se gonflent de leurs sucs.

Bientôt, les Coléoptères commencent à pondre leurs œufs, petits, élliptiques et blancs, le long des bords des sillons, et les larves qui éclosent, joliment translucides, se promènent dans la cavité et se nourrissent du même tissu que les parents. Quelque incroyable que cela puisse paraître, les adultes, comme les larves de tout âge, ont appris à caresser les cochenilles avec leurs antennes, absolument comme nos fourmis communes caressent des cochenilles et des pucerons analogues et se nourrissent des gouttelettes de miellée que ces pucerons donnent, quand on leur titille convenablement le dos. Les *Silvanides* sont si friands de ce nectar que j'ai vu des Coléoptères et des larves caresser des



Fig. 1. — 1, *Eunausibius wheeleri*. Schwarz et Barber.
2, *Coccidotrophus socialis*. Shhwarz et Barber.

cochenilles pendant une heure et plus, recevant et avalant le liquide à des intervalles de quelques minutes. Lorsqu'il arrive que deux ou plusieurs Coléoptères, ou deux ou plusieurs larves, ou un groupe d'adultes et de larves se mettent à caresser la même cochenille, ils se placent en cercle autour d'elle, comme des porcs autour d'une auge. Les individus les plus grands ou les plus forts essaient de repousser les autres avec leur tête. Mais les individus écartés cherchent à revenir et à recommencer leurs caresses, jusqu'à ce que les coups deviennent trop durs, ou jusqu'à ce que les individus les plus forts s'en aillent caresser une autre cochenille. Les Coléoptères et leur progéni-

ture trouvent ainsi une nourriture substantielle, formée en partie des tissus riches en protéine du *Tachigalia* et en partie de l'eau sucrée émise par les cochenilles, lesquelles se gorgent à leur tour de la sève de l'arbre. Les Coléoptères échelonnent leur ponte, de telle sorte qu'on trouve, dans la même colonie, des larves à tous les stades. Quand elle est mûre, chaque larve se construit un cocon à l'aide de petites particules qu'elle détache des tissus de la plante, s'y glisse, ferme l'orifice de l'intérieur et se transforme en chrysalide. Quand les imagos éclosent, ils restent avec leurs parents, et commencent bientôt à pondre des œufs, de telle sorte que la colonie peut se monter à plusieurs douzaines d'adultes, larves, pupes et cochenilles à tous les stades. Tous vivent pacifiquement ensemble, excepté pendant les petites scènes de famille qu'amène la traite de leur patient troupeau blanc de neige. Quand le pétiole devient trop peuplé, des couples de Coléoptères le quittent, entrent dans d'autres pétioles du même *Tachigalia*, ou de pieds voisins, et fondent de nouvelles colonies. Lorsque l'arbre croît et, sortant du sous-bois, émerge à la lumière du soleil, les fourmis, qui prennent maintenant complètement possession de l'arbre, expulsent les Coléoptères de leurs cavités pétiolaires, mais adoptent leurs cochenilles, de même que les Allemands, pendant l'invasion, s'approprièrent le bétail français. La description précédente s'applique à *Coccidotrophus socialis*, mais *Eunausibius*, plus rare, a des mœurs très voisines (1).

*
* *

Il m'a fallu un temps si long pour répondre à la première des quatre questions que je posais au début de cette conférence, que je devrai être très bref dans mes réponses aux trois autres. Notre seconde question était : peut-on montrer que les insectes sociaux ont eu une évolution ? Je considère que nous acceptons tous la théorie de l'évolution, au moins dans le sens du « transformisme »,

(1) Le Dr W. M. MANN a, plus récemment, découvert une seconde espèce de *Coccidotrophus* (*C. cordia*, Barber), qui vit essentiellement de la même façon, avec les mêmes cochenilles, dans les renflements de la tige d'une autre myrmécophyte, *Cordia alliodora*, de la Bolivie.

BIN

et que nous répondrions tous affirmativement à la question posée.

D'ailleurs toute cette série de conférences corroborera, je pense, cette manière de voir et en précisera les contours. Nous devons admettre, en même temps, que notre connaissance très maigre des différents groupes auxquels appartiennent la plupart des insectes subsociaux nous empêche actuellement de donner une idée de leur évolution. Ils sont tropicaux pour la plupart, et ce sont des représentants, ou imparfaitement connus, ou isolés et sporadiques, de grands groupes, qui n'ont jamais été l'objet d'une étude éthologique comparée étendue. Il nous est donc impossible de tracer le cours probable de leur développement phylogénique. Par exemple, les *Coccidotrophus* et *Eunausibius* décrits plus haut appartiennent à la famille de Coléoptères des Silvanidés, dont la plupart des espèces ont des mœurs simples, non sociales. Mais, si nous connaissions les espèces tropicales qui sont étroitement alliées à *Coccidotrophus* et *Eunausibus*, nous pourrions projeter quelque lumière sur leur comportement particulier. Nous sommes dans la même situation difficile vis-à-vis des Ipidés (Scolytidés), Platypodidés, etc., Cette pénurie de documents nous oblige à nous restreindre à l'évolution des groupes vraiment sociaux, qui appartiennent exclusivement aux Hyménoptères aculéates et aux Isoptères. Ceux-ci ont été heureusement l'objet d'études pénétrantes et étendues de la part d'un tel nombre de chercheurs que nous pouvons édifier un corps remarquable d'observations et d'expériences précises.

Les conférences qui suivront répondront aussi à la première partie de la troisième question, savoir les particularités de l'évolution des insectes sociaux. Mais nous de-

vons discuter brièvement ici la deuxième partie, qui a trait aux méthodes à employer pour rechercher cette évolution. Notons bien que nous nous occupons de la phylogénie d'insectes caractérisés par un type particulier de comportement. Par conséquent, comme le comportement ne se fossilise pas, nous devons, pour le passé, l'induire des particularités morphologiques et des modes de comportement qui sont liés à des particularités analogues chez les insectes actuels. C'est dire que nous sommes contraints de procéder historiquement (1).

Mais, du point de vue du biologiste « pur sang », qui considère que la science n'est pas autre chose qu'une continuation de la physique et de la chimie, et n'est donc capable de se développer que par l'observation directe, l'expérimentation et les mathématiques, celui qui s'occupe de phylogénie, ou de l'aspect historique des organismes, est dans une position fâcheuse. Il ne peut pas observer le fonctionnement des formes éteintes, ni combiner d'expériences sur elles. Tous ses essais de reconstruire ce que fut la vie passée des animaux et des plantes sont donc nécessairement plus ou moins indirects, hypothétiques et problématiques. Il ne peut pas même recourir aux méthodes des archéologues, parce que, excepté dans des cas extrêmement rares, il ne reste pas d'objets cons-

(1) Il y a eu depuis quelque temps des discussions considérables, surtout en Allemagne, sur les relations précises de la biologie et de l'histoire, et de l'histoire et de la philosophie, et l'on paraît accepter à nouveau ce que pensaient la plupart des anciens chercheurs, savoir que la biologie au sens large, englobant l'anthropologie et la psychologie, a ceci de particulier qu'elle est à la fois une science naturelle et une branche de l'histoire (phylogénie). [Voir spécialement les travaux érudits de H. RICKERT (1921), KRONER (1913, 1919), MEHLIS (1915) et SCHAXEL (1922)].

truits par les animaux disparus. Les seuls exemples que je connaisse sont des nids fossiles de guêpes Euménides, décrits par HANDLIRSCH (1910), de l'Oligocène supérieur de Florsheim et les monticules des plus grandes fourmis Attides, que BRANNER (1900) pense avoir persisté dans quelques cas à travers les époques géologiques. Si l'on me permet d'employer le langage des psychoanalystes actuels, celui qui étudie la phylogénie ne peut que compenser son infériorité par rapport au biologiste expérimentateur ou statisticien, en épuisant et même surmenant les maigres ressources méthodiques dont il dispose. Ces ressources, qui sont certainement moins limitées en entomologie que dans maint autre domaine, sont les suivantes :

1° Les documents paléontologiques. Ils sont nombreux et ont été récemment l'objet de révisions critiques et d'additions de la part d'entomologistes compétents, familiers avec les espèces vivantes voisines. Et, bien que ce qui reste de certaines périodes géologiques soit d'une maigreur déplorable, un nombre suffisant de formes ont été conservées pour donner une image cohérente de l'évolution de la plupart des ordres et de beaucoup de familles d'insectes ailés (*Pterygogenea*). Ces documents constituent, évidemment, les sources les plus précieuses pour celui qui s'occupe de phylogénie.

2° La morphologie comparée, c'est-à-dire l'anatomie comparée et l'ontogénie des insectes actuels.

3° La grande masse de documents taxonomiques ou biotaxiques, codifiés et classés, et qui sont solidement fondés sur la morphologie externe des espèces actuelles.

4° Les documents sur la distribution géographique, ou chorologie, des espèces fossiles et actuelles.


5° L'éthologie comparée, ou comportement des formes vivantes (1).

(1) SCHAXEL (1922) a publié récemment un réquisitoire serré contre la phylogénie. Mais sa discussion révèle une connaissance singulièrement insuffisante de la technique actuelle de la phylogénie.

Dans des conférences comme celles-ci, il est facile de présenter certains documents, surtout des faits relatifs aux fossiles et à la morphologie des formes vivantes. Mais il est impossible de présenter d'une façon satisfaisante, même à un auditoire de biologistes, les innombrables documents taxonomiques et chorologiques enchevêtrés, qui, évidemment, tirent toute leur force et toute leur signification en grande partie par leur accumulation. C'est à l'entomologiste spécialiste seul qu'il est possible d'évaluer ces documents. Essayer de citer un grand nombre de noms spécifiques et génériques à un public qui n'a jamais manié ni même aperçu les insectes désignés, c'est, dans les circonstances les plus favorables, provoquer la somnolence et, dans les plus défavorables, un véritable coma. J'ai peur de ne pouvoir écarter une masse considérable de cette matière soporifique. La présentation de faits éthologiques se heurte également à des conditions défavorables. Bien que ces faits soient passionnants, ils ont actuellement une valeur secondaire. En effet, bien qu'il nous soit possible fréquemment d'inférer de la structure d'un organe sa fonction physiologique, nous passons sur un terrain dangereux, lorsque nous essayons d'inférer le comportement, qui implique l'organisme tout entier, de ses composants morphologiques. En outre, il faut tellement de mots pour donner une bonne description de faits éthologiques, surtout chez des formes si hautement spécialisées que les insectes sociaux, que ces faits se prêtent peu à être exposés oralement.

*
* *

Notre quatrième question concernait les causes ou les



conditions générales de l'évolution chez les insectes sociaux, ou l'étiologie du processus, comme aurait dit HUXLEY. Elle se résout naturellement elle-même en un certain nombre de problèmes intriqués. Il est évident que l'évolution des insectes sociaux ne peut être séparée des problèmes de l'évolution organique en général, mais le seul comportement de ces insectes comme organismes sociaux suggère des problèmes d'intérêt plus spécial. Les insectes sociaux descendent, ce n'est pas douteux, de formes solitaires qui ont acquis leurs caractères fondamentaux de structure et de comportement en réponse à un milieu analogue à celui des insectes non sociaux. Mais le développement d'un mode de vie sociale permanente a créé un milieu nouveau et exceptionnel. C'est une réponse multimillénaire continue à ce milieu qui a produit certains caractères nouveaux, qui ont pu modifier le patrimoine présocial physiologique, éthologique et morphologique acquis, se superposer à lui et quelquefois le masquer. La vie sociale, comme il serait facile de le montrer, si le temps le permettait, doit influencer profondément les activités organiques tout à fait fondamentales de reproduction, nutrition et protection, car toutes ces activités se règlent d'une manière très différente chez une espèce sociale comparée à une espèce non sociale. On a quelquefois exprimé des doutes sur le fait de savoir si l'homme montre des effets acquis de la vie sociale, puisque le langage lui-même doit être appris à tous les enfants. Mais la société humaine est quelque chose de très jeune comparée aux sociétés d'insectes les plus récentes.

Un autre problème plus général est suggéré par la société d'insectes ou la colonie *considérée comme un tout* ; celle-ci, comme je l'ai montré autre part (1911), est

si remarquablement analogue au corps d'un métazoaire considéré comme un ensemble de cellules, ou, même à n'importe quel organisme vivant considéré comme un tout, qu'elle doit être soumise aux mêmes lois. Mais le biologiste, avec ses méthodes actuelles, est impuissant à donner une explication de l'organisme considéré comme un tout. Il ne peut faire appel à l'entéléchie, ou « élan vital », quelque suggestives et satisfaisantes que de telles entités puissent être pour des philosophes. Il ne lui sert de rien, non plus, de dire qu'un essaim d'abeilles ou une colonie de fourmis ou de termites a une superentéléchie, une « âme de la ruche », pour employer l'expression de RÉAUMUR et de MÈTERLINCK, cette âme de la ruche étant conçue comme contrôlant les entéléchies des différents individus. C'est simplement une autre façon de poser le problème, une façon très vague et illusoire. Nous pouvons seulement considérer le caractère organique de la colonie considérée comme un tout, comme un mode d'expression de ce fait qu'elle n'est pas équivalente à la somme des individus qui la constituent, mais qu'elle représente un « niveau émergent », différent et actuellement inexplicable, dans le sens de C. LLOYD MORGAN (1923), SELLARS (1922), PARKER (1924) et d'autres.

*
* *

Pour finir, j'énumérerai brièvement le sujet des conférences suivantes, que nous restreindrons aux insectes vraiment sociaux, c'est-à-dire, comme nous l'avons vu, à une seule grande subdivision des Hyménoptères, les Aculéates, et à l'ordre des Isoptères, ou Termites. Dans la seconde conférence, j'aborderai la question de la phylo-

génie générale des Aculéates ; de la troisième à la sixième l'évolution plus spéciale des guêpes, des abeilles, des fourmis et des termites. La septième et la huitième seront consacrées au problème de polymorphisme ou pléomorphisme, phénomène qui a résulté d'une division du travail poussée très loin, et impliquée dans la vie sociale. Dans la neuvième, je me propose de discuter les activités réciproques, ou intercommunications, des stimuli et de la nourriture (trophallaxie), chez les individus sociaux, et dans les dixième et onzième conférences les types variés de parasitisme qui se sont développés par suite de ces actions réciproques, à la fois chez les insectes sociaux eux-mêmes, et entre eux et les insectes étrangers. Dans la conférence finale, j'indiquerai le cours probable du développement futur des sociétés d'insectes, ou leur destin sur une planète dont le balancement naturel des faunes et des flores est en train de se troubler rapidement sous l'influence d'un animal social plus jeune et plus puissant, l'Homme.

CHAPITRE PREMIER

L'ORIGINE DES TEREBRANTS ET DES ACULEATES

SOMMAIRE. -- Divisions principales et origine des Hyménoptères. — Documents paléontologiques. — Phytophages, Térébrants : (Trigonalidés, histoire des Périlampidés, Eucharidés). — La forme primitive des larves d'Hyménoptères. — Modes d'alimentation de la progéniture : formes atrophaptique, dystrophaptique, eutrophaptique.

A la seule exception des Termites, tous les groupes d'insectes vraiment sociaux, que nous avons reconnus tels dans notre dernière conférence, sont restreints non seulement à un seul ordre, les Hyménoptères, mais même à un sous-ordre unique, les Aculéates. Comme ces organismes sociaux dérivent indubitablement d'espèces solitaires, représentées, d'une façon plus ou moins étroite, dans la faune actuelle par des formes voisines, nous sommes amenés à nous poser le problème de l'origine phylogénique de l'ordre des Hyménoptères dans son ensemble, et des Aculéates et de leurs onze types sociaux en particulier. On a accumulé, dans ces dernières années, tant de matériaux intéressants sur cette question, que cette conférence et les trois suivantes seront nécessaires pour les considérer même brièvement.

Les Hyménoptères constituent un ordre d'insectes sin-

gulier, nettement caractérisé, et d'une étendue immense. Selon HANDLIRSCH, on a déjà décrit 70.000 espèces et le nombre d'espèces existantes est estimé à 200.000. Il comprend plus de 100 familles, renfermant plusieurs centaines de genres. Cet ordre est donc, tout de suite après les Coléoptères, le plus vaste de la classe des Hexapodes. Aucun de ceux qui se rendent compte de l'amplitude, de la complication et de la difficulté de la tâche, ne s'étonnera qu'un tel ordre ait été étudié de façon très inégale, bien qu'une armée d'entomologistes de valeur y aient consacré leur vie pendant plus d'un siècle.

Il n'avait pas échappé à ce merveilleux génie taxonomique que fut LATREILLE, que la division la plus naturelle de l'ordre des Hyménoptères était une coupure en trois sous-ordres. Il les appela *Phytophages*, *Térébrants* et *Aculéates*. Le premier comprenait les mouches à scie et les perce-bois, le second les espèces parasites, et celles qui produisent les galles, et le troisième les guêpes, les abeilles et les fourmis. Ces groupes ont persisté dans leurs grandes lignes jusqu'à nos jours, bien que masqués par l'introduction de noms nouveaux et par une conviction croissante, et, je pense, bien fondée, que les Térébrants et les Aculéates sont beaucoup plus étroitement unis entre eux qu'aux Phytophages (1).

(1) D'autres entomologistes ont appelé ce dernier sous-ordre : *Sessiliventres*, *Symphytes* ou *Chalastogastres*, et ont employé les termes *Pétioliventres*, *Apocrites* ou *Clistogastres* pour les Térébrants plus les Aculéates. Je crois qu'il faut louer HANDLIRSCH d'être revenu en 1924, dans le « *Handbuch der Entomologie* » de SCHRÖDER, à la division ternaire et à la terminologie de LATREILLE. Mais l'entomologiste autrichien a toutefois ajouté un quatrième ordre, les « *Pélécinoïdes* », pour le seul genre américain *Pelecinus*, que l'on a toujours considéré comme un Térébrant aberrant. Ce n'est pas très heureux, et l'on peut appliquer

Tous les auteurs sont d'accord pour placer les trois sous-ordres en série ascendante, les Phytophages étant le groupe le plus primitif et le plus près du type ancestral, les Aculéates le plus récent et le plus hautement spécialisé par sa structure et ses mœurs.

*
**

Laissons de côté pour le moment les relations mutuelles des trois groupes et passons à la question de l'origine phylogénique des Hyménoptères en tant que groupe naturel. Jusqu'à une époque très récente, ce groupe se trouvait dans une position isolée, à cause de la morphologie des espèces et du manque de fossiles significatifs. Tandis que, de la plupart des autres ordres, on pouvait remonter, en suivant les documents paléontologiques, avec une probabilité plus ou moins grande, à des ancêtres Paléodictyoptéroïdes ou Protoblattoïdes, les Hyménoptères restaient suspendus dans le vide. Les vieux entomologistes, et même ASHMEAD (1896) plus récemment, avaient tendance à relier les Hyménoptères aux autres Métaboles supérieurs (Lépidoptères, Diptères, etc.). Mais HANDLIRSCH (1908), dans son grand travail sur les insectes fossiles, entreprit de les faire dériver des Protoblattoïdes, et les plaça près des Coléoptères, qu'il supposait avoir un ancêtre similaire. Toutefois, on n'a généralement pas

le même jugement à l'essai récent de ROHWER (1917) et de BRADLEY (COMSTOCK, 1924), de faire un sous-ordre des *Idiogastres*, avec la vieille famille des *Oryssidés*, qui appartient évidemment aux Phytophages. On a promené des Térébrants aux Aculéates alternativement, un petit nombre de familles à caractères anormaux : les Trigonalidés, les Chrysidés, les Cleptidés, les Béthylidés et les Rhopalosomatidés.

accepté ses arguments. HANDLIRSCH passait en revue tous les matériaux paléontologiques, qui consistaient en quelque quinze espèces de *Pseudosirex* du Jurassique (Malm de Solenhofen; (Bavière) et Purbeckien inférieur d'Angleterre), un Térébrant unique (*Ephialtites jurassicus*, Meunier) du Malm de Catalogne (Espagne), et un grand nombre d'espèces appartenant aux familles les plus diverses du tertiaire d'Europe et de l'Amérique du Nord. Les matériaux du tertiaire, même les plus anciens, de l'Eocène et de l'Oligocène inférieur, montraient que l'ordre s'épanouissait déjà à cette époque avec sa magnifique diversité actuelle, tandis que les seize espèces citées du jurassique étaient les seules formes à qui l'on pût demander quelque lumière sur la première histoire des Hyménoptères (1).

TILLYARD (1918), dans ses travaux importants sur le complexe des Panorpoïdes, diverge des vues de HANDLIRSCH et incline à faire dériver les Hyménoptères de formes Mécoptéroïdes.

Les études récentes de TILLYARD (1924) sur les fossiles permien récoltés par l'Université Yale dans les schistes argileux de Wellington, près de Elmo (Kansas), ont projeté beaucoup de lumière sur l'origine probable des Hyménoptères. On a extrait quelques 4.000 spéci-

(1) L'espèce de *Pseudosirex* est très analogue aux Siricidés récents; elle montre la haute antiquité de cette famille, déjà hautement spécialisée, de Phytophages perceurs de bois. *L'Ephialtites* est indubitablement un vrai Térébrant, mais il est si mal conservé qu'on ne sait à laquelle de plusieurs familles actuelles le rapporter. Ce maigre matériel fossile ne nous donne, on le voit, aucune indication qui nous permette de faire dériver les Hyménoptères d'insectes plus primitifs. Il permet seulement de conclure que la première évolution de l'ordre est antérieure au Jurassique.

mens d'insectes de ce calcaire argileux tendre, qui représente le dépôt d'un lac d'eau douce (DUNBAR 1924, TILLYARD 1924). Bien que les échantillons soient constitués surtout par des ailes, ils sont souvent si bien conservés qu'on peut même y distinguer les couleurs.

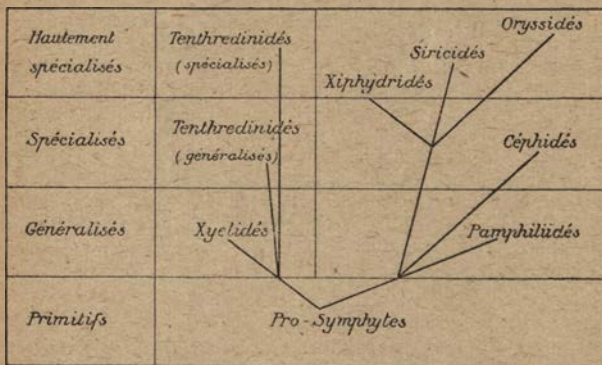
Dans ce matériel, qui a déjà donné un ordre nouveau, les *Protodermaptères*, un Paléodictyoptère particulier, *Dunbaria fasciatipennis* Tilly, plusieurs Ephémérides, de petites blattes, de grands Protodonates et de vrais Odonates, TILLYARD a découvert les ailes de trois espèces et genres d'un ordre nouveau, qu'il appelle les *Protohyménoptères*. Il place dans deux sous-familles les trois espèces *Protohymen permianus*, *Permothymen schucherti* et *Asthenohymen dunbari*. *Protohymen* est la forme la plus primitive; elle a une nervation alaire comparable à celle des Xyélidés et des Siricidés, parmi les Phytophages vivants. Toutefois, il y a de profondes différences, qui montrent non seulement que les *Protohyménoptères* se relient étroitement aux Mécoptères et aux Névroptères, mais qu'ils n'ont aucune affinité avec les Protoblattoïdes, ou blattes primitives. Les deux paires d'ailes sont plus semblables et sans tornus ou termen, la paire postérieure étant seulement légèrement plus courte et plus large que la paire antérieure et n'étant pas reliée à elle pendant le vol. La membrane alaire est rigide et translucide, comme chez les Hyménoptères vivants. *Protohymen* et *Permothymen* ont un stigma alaire distinct, mais cette formation manque chez *Asthenohymen*.

Les ailes décrites par TILLYARD sont donc si évidemment intermédiaires entre celles des Mécoptères et celles des Hyménoptères actuels, que l'hypothèse de HANDLIRSCH sur l'origine protoblattoïde de ce dernier ordre doit être abandonnée et que nous devons placer les Hyménoptères à la tête de la série des Hexapodes, parmi les membres actuels du complexe panorpoïde: les Lépidoptères, les Diptères et les Mécoptères (Panorpes). Une telle position s'harmonise mieux avec les données ontogéniques, et annule le postulat malheureux de HAND-

LIRSCH, que l'holométabolie se serait développée d'une façon autonome chez les Hyménoptères.

*
* *

Revenons maintenant à l'évolution à l'intérieur de l'ordre des Hyménoptères. Bornons nos remarques à une étude brève des trois sous-ordres et de leurs relations mutuelles. HANDLIRSCH a certainement raison, quand il affirme que les formes actuelles sont toutes si hautement



Arbre phylogénique, indiquant les affinités probables des diverses familles de Phytophages (d'après YUASA).

spécialisées dans des directions particulières, que l'établissement de lignées phylétiques n'a que la valeur d'une spéculation. Le premier groupe à considérer, les Phytophages, ou Symphytes, est considéré unanimement comme le plus primitif. On est de même d'accord sur les relations des familles dans ce sous-ordre.

Les Pamphiliidés et les Xyélidés, mangeurs de feuilles, peuvent être considérés comme les plus anciens non seulement de tous les Phytophages vivants, mais de tous les Hyménoptères vivants. A partir des Xyélidés, semble avoir pris naissance une série, qui a conduit aux Tenthredinidés et aux Cimbicidés ; à partir des Pamphiliidés, une autre série, qui a mené aux Siricidés mangeurs de bois, aux Xyphydriidés et aux Céphidés, et à la famille particulière des Oryssidés, qui paraît être un rejeton des Siricidés. L'allure de cette évolution, indiquée sur le tableau ci-joint de YUASA (1922), est confirmée par l'étude des larves comme des adultes. Les larves des Pamphiliidés sont considérées par HANDLIRSCH comme les plus primitives des larves d'Hyménoptères (1). Elles sont cylindriques, avec trois paires de pattes thoraciques bien développées et une paire de cerques, mais sans fausses pattes abdominales (2).

Enfin, chez les Oryssidés, tous les appendices thoraciques et abdominaux ont disparu, et la larve est vermiforme comme celle d'un Térébrant. Cette condition s'explique par le fait que la larve d'*Oryssus*, comme l'a récemment montré BURKE (1917), parasite la larve de Coléoptères buprestides variés (voir également ROHWER et CUSHMAN (1917) et COMSTOCK (1924).

Chez les Phytophages, on voit apparaître sporadiquement certaines particularités éthologiques qui s'accroissent et deviennent plus largement représentées chez les Térébrants et les Aculéates. Ainsi le parasitisme des *Oryssus* est le seul cas connu dans le sous-ordre ; il annonce clairement l'existence universelle du phénomène chez les Térébrants. Bien que tous les Phytophages soient végétariens à l'état de larves, les adultes de quelques-

(1) Pour de bonnes études du mode de vie des Pamphiliidés voir H. SCHMIDT (1910) et H. C. SEVERIN (1920).

(2) Toutefois, YUASA (1922) considère comme l'archétype une larve éruciforme, avec dix paires de fausses pattes abdominales, type dont s'approchent les Xyélidés et les Tenthredinidés. Chez les Céphidés (MIDDLETON, 1917), Xyphydriidés et Siricidés (YUASA) perceurs de bois, les fausses pattes abdominales disparaissent et les pattes thoraciques sont très réduites. Toutefois, les larves de Céphidés conservent yeux et pattes.

unes des mouches à scie, spécialement des genres *Tenthredo* et *Tenthredella* (MRAZEK 1909, ROHWER 1913, et d'autres), sont franchement entomophages. En outre, la parthénogenèse, très fréquente chez les Térébrants et les Aculéates, paraît être bien établie chez les Tenthredes (1).

Des mœurs grégaires et subsociales sont fréquentes chez les Tenthredinidés, surtout durant les stades de larve et de pupe (2).

Tandis qu'on distingue facilement des Phytophages les Clistogastres, qui comprennent les Térébrants et les Aculéates, par leur abdomen pétiolé, la nervation plus ou moins réduite de l'aile, les larves tout à fait vermiformes, et les différences de mœurs, il est beaucoup moins facile d'établir une ligne de démarcation nette et tranchée entre les Térébrants et les Aculéates. Un des

(1) Les mâles d'un grand nombre d'espèces sont beaucoup plus rares que les femelles. Selon MAC GILLIVRAY (1914), VON SIEBOLD a trouvé qu'on ne connaissait les mâles que d'un cinquième des espèces d'Allemagne, et CAMERON ne put reconnaître les mâles que d'un tiers des espèces d'Angleterre. Quand la parthénogenèse survient, elle est probablement mixte ou indéterminée, puisque, chez quelques mouches à scie, les œufs non fécondés ne produisent que des mâles (*arrhénotoquie*), chez d'autres que des femelles (*thélytoquie*), et chez d'autres encore les deux sexes (*amphérotoquie*). Autant qu'on sache, à peu d'exceptions près, les œufs non fécondés des Térébrants et des Aculéates produisent seulement des mâles.

(2) Voir, pour une partie de la bibliographie du sujet, mon livre « *Social Life among the Insects* », 1923, p. 290-292. Les travaux de CURTIS (1845), F. SMITH (1866) et DUCKE (1916) contiennent aussi des études et des figures intéressantes des cocons sociaux de mouches à scie brésiliennes du genre *Dielocerus*. Les singulières larves sociales observées par MANN et par moi-même à la Guyane anglaise et en Bolivie (WHEELER et MANN, 1923), peuvent aussi appartenir à ce genre.

meilleurs caractères distinctifs réside dans le fait que la tarière possède chez les Térébrants des apophyses séparées et est employée pour déposer les œufs dans ou sur d'autres insectes, ou dans des tissus de végétaux. Chez les Aculéates, au contraire, la tarière a ses apophyses soudées et est modifiée pour former un aiguillon, organe d'attaque ou de défense et non de ponte (1).

Les hyménoptéristes sont d'accord pour considérer que les Clistogastres dérivent des Phytophages primitifs et pour penser que les Térébrants sont plus intimement alliés aux Phytophages que ne le sont les Aculéates. Mais l'accord cesse quand il s'agit de savoir quelle est la famille des Térébrants qui est la plus primitive, et si les Aculéates descendent des Térébrants, ou tirent indépendamment d'eux leur origine directement des Phytophages. HANDLIRSCH (1908) considérait les Ichneumonides comme le groupe de Térébrants le plus primitif, celui qui aurait donné naissance aux Aculéates. BRUES (1921) rejette cette conception, en tant qu'elle concerne l'origine des Térébrants et considère les Stéphanidés comme la famille qui se relie le plus naturellement aux Phytophages. Il souligne aussi l'association singulière des familles de Térébrants primitives avec des insectes perce-bois. C'est ce qu'on observe chez les Oryssidés parmi les Phytophages. Le fait est visible également dans

(1) Il y a toutefois des exceptions. Ainsi les Sapygidés, que l'on place parmi les Aculéates, emploient la tarière comme les Térébrants, tandis que les Trigonalidés, que la plupart des hyménoptéristes placent dans les Térébrants, ont la tarière tellement réduite qu'elle ne peut pas être utilisée dans la ponte. On connaît également un certain nombre d'Aculéates (Chrysidés, un bon nombre de fourmis et quelques abeilles) chez lesquels, de même, l'aiguillon est vestigial.

le groupe plus généralisé des Evaniidés, les Braconidés les plus primitifs, beaucoup d'Ichneumonidés de structure primitive et chez les Capitoniidés.

A l'exception de l'*Ephialtites* du jurassique, dont nous avons parlé, tous les Térébrants fossiles connus sont du tertiaire. On ne connaît qu'un petit nombre d'espèces de l'éocène, mais on en a trouvé beaucoup, représentant des genres et des familles nombreuses, dans l'ambre de la Baltique, d'âge oligocène inférieur et dans les schistes argileux d'OENINGEN, Radoboj et Florissant, que l'on rapporte au Miocène. Les fossiles de l'ambre et ceux de Florissant ont été étudiés d'une manière critique par BRUES dans une série de travaux (1906, 1908a, 1910a, 1910b, 1923). Sa liste des Térébrants tertiaires connus, publiée en 1910b, comprend 212 espèces réparties en 101 genres et 21 familles, matériaux suffisants pour donner une idée convenable de l'étendue et de la diversité du sous-ordre pendant le Tertiaire ancien et moyen. Les espèces diffèrent toutes de celles qui vivent actuellement; elles appartiennent toutefois pour la plus grande partie à des genres actuels bien connus et toutes les familles tertiaires connues existent encore aujourd'hui. Pourtant, quelques-uns des genres disparus sont particuliers, ou uniques. KINSEY (1919) a décrit trois espèces du genre primitif de Cynipides *Aulacidia*, de l'ambre de la Baltique, et COCKERELL (1915, 1916a, 1920a, 1921a, 1921b) a décrit un certain nombre d'autres Térébrants du Miocène de Florissant et de l'Oligocène supérieur de l'île de Wight, et un petit nombre de formations encore plus anciennes, l'Eocène de Green River. Il rapporte ces derniers à deux genres d'Ichneumonides et à un genre de Braconides. Mais tous les genres et toutes les espèces tertiaires décrites jusqu'à présent sont absolument aussi spécialisés dans leur structure et étaient probablement aussi spécialisés dans leurs mœurs que leurs congénères actuels. Ils ne jettent donc aucune lumière sur la phylogénie des familles actuelles de Térébrants et d'Aculéates.

On applique souvent aux Térébrants le nom de « Parasites », parce que, à l'exception des Cynipides et de certains Chalcidoïdes qui s'attaquent aux plantes, ils déposent tous leurs œufs sur ou dans d'autres insectes, dont les tissus servent de nourriture à leurs larves. Le sujet

demande à être examiné brièvement, car on a souvent prétendu que le mot de « parasites » appliqué aux Térébrants, à beaucoup de Diptères et à quelques autres insectes qui ont des mœurs analogues, est impropre. Ces insectes diffèrent des parasites proprement dits de trois points de vue. D'abord, ils attaquent d'autres insectes, et les vrais parasites, à l'exception de quelques Crustacés et de quelques Infusoires, n'attaquent pas des membres de leur propre groupe. En second lieu ils causent presque toujours la mort de leur hôte. Enfin, ils ne vivent avec leur hôte que pendant le stade larvaire tout au plus nymphal, et, quand ils sont adultes ils ne présentent aucun effet « dégénéralif » de l'association (parasites protéliens de CAULLEY (1922). Ce sont, par conséquent, des prédateurs très raffinés.

On a essayé de matérialiser cette distinction par un mot. On pourrait accepter « *pseudoparasitisme* » s'il n'avait pas été employé par R. BLANCHARD dans un autre sens (1889).

RILEY, en 1893, a clairement reconnu le besoin d'un terme différent quand il appelait les Hyménoptères et les Diptères entomophages « parasites mortels », pour les distinguer des « parasites vrais » et des « parasites inquilins ». O. M. REUTER (1918, p. 53) a introduit le terme « *parasitoïdes* » pour ces prédateurs particuliers, et moi-même (1923) et plus récemment ROOR (1924) avons employé ce terme. Il est probable, cependant qu'on ne l'adoptera pas et que « parasite » continuera à être employé. Si l'on sous-entend clairement la distinction, il n'y a aucun inconvénient à en faire usage. Remarquons pourtant qu'il a naturellement amené des confusions dans les discussions phylogéniques, particulièrement dans le cas de l'opinion de HANDLIRSCH, qui fait dériver les Aculéates d'ancêtres Térébrants.

Le phylogéniste est, naturellement, si convaincu de la haute spécialisation adaptative de tous les parasites qu'il se garde de s'en servir comme d'ancêtres hypothétiques.

Mais cette objection ne tient pas dans l'exemple de HANDLIRSCH, si nous considérons les Térébrants comme une classe particulière de prédateurs, ou de parasitoïdes, surtout puisque les Aculéates inférieurs ont les mêmes mœurs. C'est ce qu'à bien clairement établi F. PICARD, dans son solide travail sur les Insectes du figuier (1919, p. 167).

*
**

Il ne me sera pas possible de discuter tout au long les nombreuses modifications extraordinaires que montre l'ontogénie des Térébrants, par exemple la polyembryonie, si soigneusement étudiée dans ces dernières années en France, en Italie et aux Etats-Unis. Toutefois, le phénomène le plus fréquent de l'hypermétamorphose demande à être examiné partiellement, dans une famille particulière et très primitive, les Trigonalidés. Au sujet des affinités de cette famille, les hyménoptéristes manifestent la plus grande diversité d'opinions. Quelques-uns (WESTWOOD, ASHMEAD, SCHMIEDEKNECHT), considèrent ces insectes comme des Aculéates primitifs, tandis que d'autres (BÖRNER, HANDLIRSCH, BRADLEY, etc.) les considèrent comme des Térébrants primitifs. Des attributions si différentes montrent que la famille doit se placer près du point de bifurcation à la fois des Térébrants et des Aculéates, à partir du tronc phytophagien ancien de l'ordre des Hyménoptères.

W. A. SCHULZ, qui a fait en 1907 une monographie des Trigonalidés, a reconnu quarante-deux espèces, réparties entre dix-sept genres et cinq sous-familles. Ils ont une distribution cosmopolite. Mais les espèces sont toutes

très rares et locales et apparemment en voie d'extinction. Ils sont plutôt petits, souvent vivement marqués de points ou de bandes. Leur aspect est très archaïque, montrant un alliage déconcertant de caractères de Phytophages, de Térébrants et d'Aculéates (1).

On connaît très imparfaitement les mœurs des Trigonalidés, et, comme j'essaierai de le montrer, on ne les a pas interprétées correctement. Ces insectes se rencontrent d'ordinaire volant près du sol et prenant le soleil sur la végétation basse, à des endroits où les guêpes sociales sont communes. Ces documents, et ceux qui vont suivre ont conduit les auteurs à les considérer comme parasites dans les nids des Vespides. Au British Museum, il est sorti d'un nid de *Polistes canadensis* qu'on secouait, un spécimen unique de *Seminota depressa*, espèce Sud-américaine ; et, au Muséum de Paris, d'un nid de *Parachartergus apicalis*, un spécimen de *S. mejicana*. G. W. TAYLOR (1898) prit vingt-trois mâles et quatre femelles de *Bareogonalos canadensis* sur des plantes à quelques pieds des entrées d'un nid de *Vespa occidentalis*. Il en déduisit que les parasites devaient s'être développés dans ce nid. SCHULTZ (1905) a décrit le mâle de *Nomadina cisandina* d'après un spécimen capturé par O. DREHER dans un nid de *Polybia dimidiata*, à São-Paulo (Brésil). De ces faits, SCHULTZ conclut que les Trigonalidés doivent en-

(1) L'antenne multiarticulée et le nombre de segments abdominaux sont térébrants, mais la tête rappelle les mouches à scie, la forme générale du corps, les Béthylidés, et la forme de l'abdomen, les Mutillidés. Dans quelques espèces (*Bareogonalinæ* et *Nomadininæ*), la portion antérieure de la tête se prolonge en museau, comme celle d'un certain nombre de Coléoptères archaïques et celle des Mécoptères. Il y a des cerques, mais l'oviscapte est réduit à un vestige minuscule. BÖRNER (1919) découvrit que les mâchoires possédaient des appendices paraglossaux bien développés et qu'elles étaient beaucoup plus primitives que celles des autres térébrants. Il créa pour la famille une section spéciale, les « *Archiglossata* ». La nervation alaire est très primitive, et ressemble beaucoup à celle des Aculéates, en ce qu'elle possède trois cellules cubitales fermées. Les tarses ont des vésicules plantaires bien développées. Ces formations, dit BÖRNER, manquent chez les Térébrants, mais se rencontrent souvent chez les Aculéates.

trer dans les nids de guêpes et pondre sur la couvée. Il interpréta même les articulations dilatées de leurs palpes comme des adaptations spéciales destinées à leur faire trouver leur chemin dans le dédale obscur des nids.

Deux observations, toutefois, montrent que les Trigonaliidés peuvent avoir occasionnellement des hôtes différents. Dès 1891, RILEY et HOWARD obtinrent *Tapinogonalos pulchella*, de l'Amérique du Nord, de la puppe d'une mouche Tachinaire (*Exorista lobeliae*), qui vit dans la chenille de *Acronycta lobeliae*, et en 1909, BISCHOFF a élevé un spécimen de l'espèce nord-américaine *Lycogaster pullata* à partir du cocon d'un Ichneumonide, *Ophion macrurus*, parasite lui-même de la chenille de *Telea polyphemus*. Dans ces deux cas, donc, les Trigonaliidés se conduisaient comme des hyper-parasites. Outre le fait que les pupes de ces insectes sont nues, c'est-à-dire non enveloppées d'un cocon, les faits que nous avons exposés constituent tout ce que nous savons de leurs mœurs. BUGNION (1910), a publié un travail sur l'anatomie de l'espèce européenne *Pseudogonalos hahni*, sur laquelle je reviendrai, et COCKERELL (1916 b) a décrit un *Trigonalis* (*T. pervetus*) de l'ambre de Burma, que l'on suppose être d'âge tertiaire.

*
**

Je pense maintenant qu'on peut, en faisant une revue brève de ce que nous savons du développement des Eucharidés et Périlampidés, familles de Térébrants, projeter quelque lumière, non seulement sur les Trigonaliidés, mais aussi sur quelques points obscurs du développement ontogénique des Hyménoptères en général.

Il y a quelques dix-huit ans (1907a), j'ai trouvé, dans les nids d'une fourmi du Texas (*Pheidole instabilis*), un Eucharide d'un vert métallique (*Orasema viridis*) qui, si j'en juge par des dissections de la femelle, produit un nombre énorme d'œufs minuscules. Je n'ai pas vu les œufs après la ponte, mais seulement les larves primaires, minuscules et actives, longues d'environ 0^{mm} 16, d'une couleur foncée, avec une face dorsale fortement chiti-

nisée, une tête bien développée, treize segments post-céphaliques et une paire d'appendices (cerques) à l'extrémité postérieure. Ces larves, que j'ai appelées plus tard « planidia », s'attachent elles-mêmes au cou des larves et



Fig. 2. — Développement d'*Orasema viridis*: A, premier stade larvaire; B — F, larves d'*Orasema o.*, à des stades divers, attachées au cou de pupes de *Pheidole instabilis*. (La puppe F, donnera une femelle phthisogyne); G. — I. Stades de pupaison d'*Orasema*.

des nymphes de fourmis et, après s'être nourries et avoir mué, passent à un stade comparable à la larve ordinaire des Hyménoptères, vermiforme et lourde. Quand elles ont achevé toute leur croissance, elles subissent la nym-

phose *in situ*, sans tisser de cocon, tombent de leur hôte, et, bientôt après, sortent, à l'état d'*Orasema* adultes, qui sont transportés et nourris par les fourmis, mais peuvent éventuellement sortir du nid et passer dans le monde extérieur.

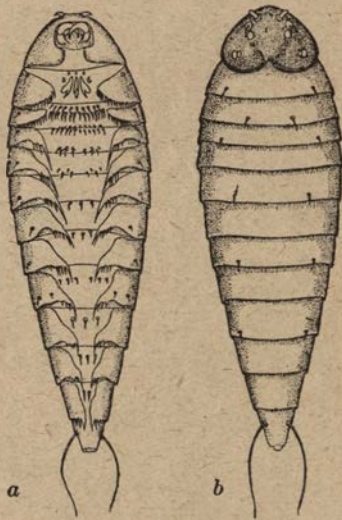


Fig. 3. — Planidium de *Perilampus hyalinus* ;
 a, face ventrale ; b, face dorsale (Gr. 270 environ).
 (d'après H. S. SMITH).

H. S. SMITH a fait faire ultérieurement un pas notable à notre connaissance du planidium et de son développement, par ses études de *Perilampus* (1912, 1916, 1917). Dans son premier travail, il montra que le planidium de *P. hyalinus* se rencontre quelquefois rampant à la surface de chenilles fileuses d'automne (*Hyphantria textor*),

et qu'il se fraie une voie à travers la chenille. Il ne subit alors aucun changement jusqu'à ce qu'il rencontre, à l'intérieur de l'hôte, la larve d'un de ses parasites com-

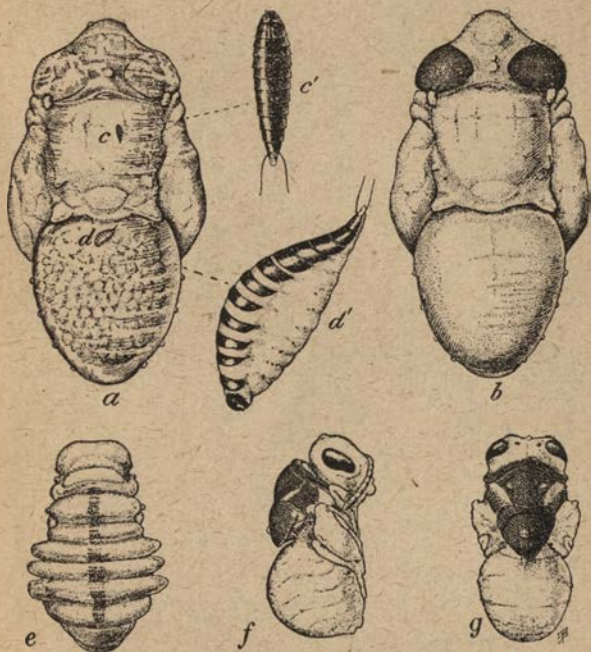


Fig. 4. — Puppe de *Varichæta aldrichi*; a, parasitée par *Perilampus hyalinus*; b, non parasitée; c, d, planidia (plus grossis en c', d'); e, larve avancée, f — g puppe de *P. hyalinus* (d'après H. S. SMITH).

muns, c'est-à-dire, ou bien le Tachinide *Varichæta aldrichi*, ou bien l'Ichneumonide *Linnaerium validum*. Dans le

cas où le planidium rencontre un asticot de *Varichæta*, il pénètre à son intérieur, même s'il est très petit, et ne bouge plus jusqu'à ce que l'asticot se change en puppe. Si c'est une larve de *Limnerium* qu'il rencontre, le planidium y pénètre de même et reste inactif jusqu'au printemps suivant. *Varichæta* subit la nymphose en automne, de sorte que le planidium y effectue sa sortie dans cette même saison et hiverne à l'extérieur. *Limnerium validum* hiverne à l'état de larve et se métamorphose au printemps. Le planidium reste donc, dans ce cas, interne jusqu'au printemps, époque à laquelle il sort au moyen de ses mandibules efficaces et de sa tête épineuse, et achève son développement précisément de la même manière que les individus qui avaient choisi des *Varichæta* pour hôtes. Le développement ultérieur du planidium de *Perilampus* sur les parasites de la chenille fileuse est tout à fait semblable à celui d'*Orasema*: le minuscule parasite, après s'être nourri, donne extérieurement une larve vermiforme avant la nymphose. Ainsi *Perilampus hyalinus* est un hyperparasite. On l'a élevé, lui et d'autres espèces du genre, à partir de plusieurs autres parasites de chenilles, dont SMITH donne une liste. Mais on connaît des cas de *Perilampus* élevés à partir d'autres insectes (*Chrysopa*, *Anthonomus grandis* et les parasites Sarcophagides des sauterelles). En 1915, W. R. THOMPSON a publié une étude de l'anatomie interne d'un planidium indéterminé, qu'il a trouvé sur des chenilles de Noctuelle qui se nourrissaient d'*Hamamelis virginica*, à Ithaca, New-York. En 1923, Norma FORD a décrit un planidium de *Perilampus* qu'elle a trouvé attaché à une sauterelle de prairie (*Conocephalus fasciatus*). Dans ce cas, l'hôte vrai est probablement la larve d'une *Sarcophaga*,

espèce que SWENK (1911), KELLEY (1914) et d'autres, ont montré être parasites de sauterelles.

Dans ses travaux de 1916 et 1917, SMITH a aussi résolu le problème de l'endroit où la femelle de *Perilampus* pond ses œufs. Après avoir élevé *P. chrysopæ* à partir de cocons de *Chrysopa*, il a réussi à observer le ponté du parasite. Les œufs sont pondus simplement sur les feuilles, près de colonies de pucerons infestées de larves de Chrysopes. La femelle dépose environ cinquante de ses œufs minuscules en un seul jour. « L'œuf est très faiblement attaché à la surface de la feuille par un de ses bouts. L'éclosion a lieu au bout de sept à dix jours, et le premier stade larvaire est du type planidium décrit dans le travail indiqué plus haut (1912). Pendant plusieurs jours avant l'éclosion, le planidium, de couleur foncée, se distingue parfaitement à travers la coque transparente de l'œuf. Le planidium est actif immédiatement après l'éclosion, rampant rapidement de-ci, de-là. Bientôt, il s'attache à la feuille par sa ventouse caudale et se dresse à angle droit sur cette feuille. Dans cette position, il demeure, pendant des journées entières, immobile, excepté quand quelque insecte vient à sa portée. Il se prend alors d'une activité frénétique, s'allongeant, se balançant dans toutes les directions, pour essayer de s'attacher à l'hôte en perspective (la larve de Chrysope). Si cette dernière a le malheur de trop s'approcher, le planidium s'attache avec la rapidité de l'éclair à un poil ou à une soie de l'hôte. Il passe ensuite à loisir des poils au corps de l'hôte et s'y attache par ses crochets buccaux. Il est très fréquent qu'on trouve les planidia attachés au pédoncule de l'œuf de Chrysope, dans une position perpendiculaire à ce pédoncule. Ceci montre un instinct intéressant du planidium ; il peut barrer la route, et effectivement le fait, comme l'auteur l'a observé, à la jeune larve de Chrysope, quand elle quitte l'œuf et rampe le long du pédoncule. La préscience de la mère *Chrysopa*, qui place ses œufs à l'extrémité d'un long pédoncule pour parer au penchant cannibale de ses larves est ici sa perte, car le planidium, attaché au pédoncule de l'œuf de Chrysope, est sûr d'atteindre son hôte, alors que ceux qui se trouvent à la surface de la feuille peuvent aussi bien s'accrocher à un Aphide, ou à un autre insecte ». SMULYAN (1916) a, en fait, trouvé un planidium de *Perilampus* attaché à l'antenne d'un Aphide. En étudiant le développement ultérieur de *P. chrysopæ*, SMITH a trouvé que le planidium reste accroché à la larve de *Chrysopa* sans se nourrir, jusqu'à ce que cette dernière soit prête à se

changer en pupe, bien qu'occasionnellement il puisse être détaché de l'hôte par les mues. Après que la larve de Chrysope a filé son cocon et a subi la nymphose, le planidium commence à se nourrir et se développe à la manière déjà décrite de *P. hyalinus*.

On a fait, dans ces dernières années, d'autres observations intéressantes et importantes sur les Eucharidés. Ce sont tous, comme *Orasema*, des parasites des fourmis.

En^m 1890, FOREL a trouvé un *Eucharis myrmeciae* adulte dans le cocon d'une fourmi bull-dog d'Australie (*Myrmecia forficata*). BRUES, plus récemment (1919 a), a décrit le planidium, les stades larvaires avancés, et la nymphe de *Psilogaster fasciventris*, trouvés par TILLYARD sur des nymphes d'une autre fourmi bull-dog, *Myrmecia gulosa*. G. H. et E. H. WHEELER ont, en 1924, décrit *Schizaspidia polyrhachicida*, des cocons d'une fourmi des Philippines, *Polyrhachis (Myrmhopla) dives*.

Mais les observations les plus complètes, et qui comblent à peu près complètement les lacunes de mes observations sur *Orasema*, ont été faites par CLAUSEN (1923) sur *Schizaspidia tenuicornis*, qui parasite la fourmi charpentière japonaise commune, *Camponotus japonicus*.

A la fin d'août, on trouva *S. tenuicornis* insinuant par paquets des œufs minuscules dans les bourgeons des divers arbres (*Morus alba*, *Castanea sativa*, *Cladrastis amurensis* et *floribunda*). Le nombre des œufs déposés par une seule femelle variait de 940 à 1.230 ; en moyenne, il était de 1.050. Plusieurs femelles peuvent pondre dans un seul bourgeon, et il peut y avoir un tel nombre de bourgeons utilisés, que nous avons calculé qu'un seul buisson pouvait porter 4.320.000 œufs ! Il y a, parmi ces œufs, une grande mortalité, qui est due à ce que, dans certains cas, les écailles des bourgeons tombent, exposant les œufs à l'humidité, aux moisissures, etc... Le planidium se développe dans l'œuf pendant l'hiver et il éclot en juillet. Il a, à peine plus de 0^{mm},1 de longueur et est capable de mouve-

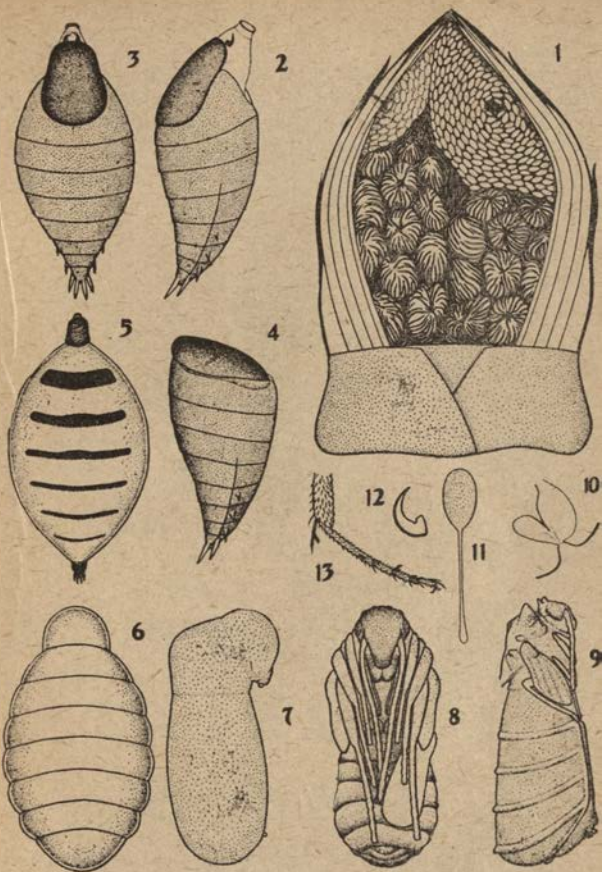


Fig. 5. — Développement de *Schizaspidia tenuicornis*, Ashm, 1, bourgeon de mûrier ouvert, pour montrer en place deux paquets d'œufs ; 2 — 4, première larve (latéralement, dorsalement et la tête rétractée) (Gr. 400) ; 5, première larve, stade avancé vue dorsalement (Gr. 160). 6, — 7, 2^e et 3^e stade larvaires, 8, 3^e stade, en place sur un mâle de *Camponotus* ; 9, pupa ♀ ; 10, Coupe sagittale des pièces buccales ; 11, œuf ovarien ; 12, mandibules (1^{er} stade) ; 13, 3 larves (1^{er} stade) sur une patte d'une ouvrière de *Camponotus*.

ments de flexion, mais assez limités, grâce à sa bouche qui fait ventouse et à un groupe de fortes épines qui, à l'extrémité postérieure du corps, remplacent les cerques des autres plaidia. Les larves se fraient un chemin hors du bourgeon et déambulent sur les branches et les feuilles. Là, elles arrivent

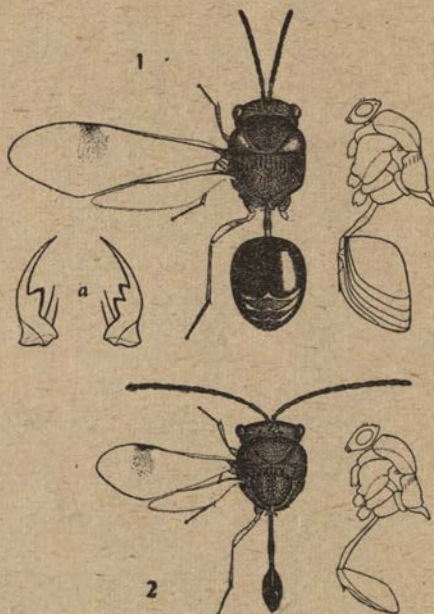


Fig. 6. — *Schizaspidia tenuicornis*, Ashm. 1, femelle adulte (face dorsale et profil) a, mandibule ; 2, mâle adulte (face dorsale et profil).

au contact des ouvrières de *Camponotus*, qui visitent les pucerons et recherchent les fruits des arbres, et elles s'attachent aux poils des tarse des fourmis. C'est ainsi qu'elles se font charrier dans les nids de celles-ci. Là, elles passent de leurs

porteurs au couvain des fourmis. « Si la chance les favorise, elles parviennent à s'attacher aux larves des fourmis. Après s'être promenées quelque temps sur tout le corps, elles finissent par se fixer, dorsalement, à l'une des articulations soit de la tête et du premier segment thoracique, soit des deux premiers segments du thorax. Elles enfoncent alors solidement les mandibules dans le derme de l'hôte, puis ne font plus aucun mouvement. » Ainsi se passent deux stades, pendant lesquels le pléridium se nourrit et devient vermiforme. Après que l'hôte a filé son cocon et, ayant mué, est devenu une semi-chrysalide, ou même une chrysalide, le parasite reprend sa prise. Le point d'attache à la nymphe de fourmi est presque invariablement situé sur le métathorax, juste au-dessous des pattes ou des bourrelets alaires. Le développement, maintenant, s'accélère beaucoup et la nutrition s'achève en quelques jours après la deuxième mue. La nymphose a lieu à l'intérieur du cocon de l'hôte, et les adultes, quand ils apparaissent dans le nid, ne sont pas nourris et soignés par les fourmis, comme c'est le cas pour *Orasema*. Ils sortent du nid, et l'accouplement a lieu à l'extérieur. Les mâles flânent autour des nids et saisissent les femelles, dès qu'elles arrivent à la lumière, avant même qu'elles puissent prendre leur vol. La vie de l'adulte de *S. tenuicornis* est extrêmement courte, comme le montre le tableau de CLAUSEN, que nous reproduisons ici :

Stade œuf.....	11 mois.
1 ^{er} stade larvaire.....	• 20 jours.
2 ^e — —	3 jours.
3 ^e — —	4 jours.
Stade nymphe.....	6 jours.
Adulte (à l'intérieur du cocon).....	1 jour.
Adulte (hors du nid).....	2 à 3 jours.

Dans mon travail de 1907, je considérais comme assuré que la femelle de *Orasema viridis* devait pondre ses œufs dans le nid des fourmis. Mais SMITH et CLAUSEN ont donné des raisons de penser que cet Eucharide pond probablement ses œufs sur les feuilles des buissons, comme *Perilampus*, ou dans des bourgeons, comme *Schizaspidia*. Toutefois, nous appelons l'attention sur le fait qu'*Orasema* est un hôte des fourmis bien plus que *Schizaspidia*, puisque les ouvrières de *Pheidole* les nourrissent réellement, les entourent de soins et les véhiculent. En outre, en novembre 1923, le Dr W. M. MANN a mis la main sur une autre espèce d'*Orasema*, dans les nids d'une petite *Pheidole* de la Basse Californie, et il a vu, dans les chambres

de ces nids, cinq des mâles réellement accouplés avec des nymphes de femelles. Cette observation semble bien indiquer, sans le prouver évidemment, que les œufs d'*Orasema* sont pondus dans les nids des fourmis.

*
**

Nous pouvons, après cette revue du développement compliqué des Périlampidés et des Eucharidés, tel que l'ont établi les entomologistes américains, revenir aux Trigonalidés. Notons que le fait que ces insectes se rencontrent très rarement, et d'une façon sporadique à l'état adulte comme à l'état larvaire, et que la larve est, soit parasite, soit hyperparasite d'hôtes très variés, amène à penser à un développement qui débute par une larve primaire petite et active, comme celle des Périlampidés et des Eucharidés. Ceci devient presque certain lorsque nous considérons des observations anatomiques de BUGNION sur la femelle de *Pseudogonalos hahni*, espèce européenne. Il dit : « La femelle n'a ni tarière, ni aiguillon. On remarque seulement, à l'entrée du conduit génital, quelques petites pièces chitineuses, qui, dans l'acte de l'accouplement, servent probablement à maintenir le pénis ». Et sa description de chaque ovaire montre qu'il se compose de 300 à 400 ovarioles grêles, contenant chacune une série d'œufs très petits, ayant seulement 0^{mm} , 18 de long. Si nous comptons 5 œufs par ovariole, comme l'indiquent ces figures, nous voyons qu'une seule femelle doit produire de 3.000 à 4.000 œufs ! BUGNION ne paraît pas avoir remarqué la signification de cette fécondité extraordinaire, beaucoup plus grande que celle de *Schizaspidia*, du Japon, décrit par CLAUSEN. Lorsque nous considérons la grande rareté des Trigonalidés à tous les

stades, nous ne pouvons que conclure à un gaspillage d'œufs énorme, et ce gaspillage ne peut résulter que d'un mode de ponte et de développement tel que celui que nous avons décrit chez les *Perilampidæ* et les *Eucharidæ*. Les petits œufs sont probablement pondus sur les feuilles des buissons ou des herbes. Les larves qui en sortent sont probablement très semblables à des planidia, et doivent s'attacher aux guêpes et aux chenilles qui passent. C'est ainsi qu'elles arriveraient au couvain des guêpes et aux parasites hyménoptères ou diptères des chenilles.

Le premier stade larvaire des Trigonalidés, quand il sera connu, aura certainement un grand intérêt, car, si nous en jugeons par l'allure archaïque de l'adulte, il peut fort bien être d'un type plus primitif et plus généralisé que les planidia des Chalcidoïdes que nous avons décrits. Peut-être a-t-il effectivement des pattes thoraciques et est-il, ainsi, un vrai triongulin ! La ressemblance frappante, à la fois de structure et de comportement, qu'il y a entre le planidium des Hyménoptères, la larve triongulin des Coléoptères Méloïdes et Rhipiphorides et les Strepsiptères a été remarquée par plusieurs observateurs (1).

Il y a, au surplus, à la fois chez les Térébrants et les Diptères, un certain nombre de premières formes larvaires, qui ressemblent à des planidia et d'autres, comme les larves cyclopoïdes et eucoïliformes de certains Platygastriidés et Cynipoïdes, qui paraissent représenter des modifications particulières du type planidial. RICHARDSON (1913) et E. H. WHEELER (1923) ont distingué, parmi les

(1) Pour les études récentes sur les larves des Méloïdes américains et des listes bibliographiques, voir les travaux de WILLIAMS et HUNGERFORD (1914), MILLIKEN (1921), PARKER et BÖVING (1924) et BRUES (1924b).

Térébrants, au moins une dizaine ou une douzaine de premiers stades larvaires. Chez les Diptères, on rencontre des larves à allure de planidium parmi les Acrocéridés et des stades larvaires actifs, qui se comportent comme des planidia, sont présents chez les Némestrinidés, les Tachinidés qui pondent sur des feuilles, et les Bombylidés (1).

*
**

On connaît des types de développement avec triongulin actif ou larve campodéiforme, également chez certains Névroptères, par exemple *Mantispa* (BRAUER, 1869) et chez certains Coléoptères, par exemple le carabide *Lebia scapularis* (SILVESTRI, 1904), qui est parasite de la

(1) Les Acrocéridés et les Némestrinidés sont d'un intérêt particulier, si on les compare aux Trigonalidés, parce que ces deux familles de Diptères sont également composées d'insectes rares, sporadiques et archaïques, qui pondent un grand nombre d'œufs tout petits à distance de leurs hôtes, mais dans leur entourage. KING (1916) a montré que la femelle de *Pterodontia flavipes*, stationne au vol devant un tronc d'arbre et projette ses œufs sur l'écorce, à laquelle ils se collent. Les larves à allure de planidia, actives, s'attachent à des araignées qui passent, s'enfoncent dans leur corps, puis deviennent des larves vermiformes, lourdes. Les Némestrinidés pondent leurs œufs très grêles dans des galeries creusées dans les piquets de bois et abandonnées par des Coléoptères, et les minuscules larves primaires pourvues de soies courbes, sortent en rampant. Arrivées dehors, elles se dressent de façon à être emportées par le vent. Elles s'attachent probablement à des Scarabéidés et peuvent devenir parasites de leurs larves (voir Adam HANDLIRSCH (1882), BRAUER (1883 a, 1883 b), et BRUCH (1917). Les Bombylidés sont des insectes beaucoup plus abondants que les Acrocéridés et les Némestrinidés, parce que la femelle pond ses œufs très près de l'hôte de la larve (voir SHELFORD (1913), FABRE, RILEY, CHAPMANN, etc...).

Galéruque de l'orme. On en connaît encore chez plusieurs Staphylinins du genre *Aleochara*, qui parasitent les pupes de divers Muscides (WADSWORTH 1915, SCOTT 1920). Dans tous les cas, les entomologistes parlent d'hypermétamorphoses, parce qu'il y a au moins deux formes larvaires différentes: une petite, active et sobre, qui effectue la recherche de l'hôte, et une seconde, gloutonne et obèse, qui se développe après que le contact avec l'hôte s'est effectué et assuré. BRAUER (1869) et plus récemment HEYMONS (1907), ont fait quelques objections à un tel emploi du terme hypermétamorphoses. On devrait le réserver, selon eux, aux cas analogues à celui des Méloés, décrit originellement par FABRE, c'est-à-dire aux cas où un stade larvaire immobile (pseudo-chrysalide ou larve coarctée) s'intercale entre le stade larvaire trophique et la vraie chrysalide. Il est probable, d'ailleurs, que les entomologistes continueront à employer le mot comme ils l'ont fait jusqu'à présent, dans les cas de di ou de trimorphisme larvaire successif. L'opinion de BRAUER et de HEYMONS, que de tels cas ne sont pas essentiellement différents des cas de métamorphoses ordinaires, aurait plus de poids qu'elle n'en a, si les phénomènes biologiques, en général, se prêtaient mieux à une discrimination logique précise.

Une question plus importante est de savoir si nous devons considérer des types de développement tels que ceux des Périlampidés, des Eucharidés et des Trigonalidés (probablement) comme plus primitifs que le type ordinaire de développement des Hyménoptères, ou au contraire, comme secondairement acquis. Cette dernière opinion est soutenue par quelques auteurs. BRUES (1919b) exprime clairement la chose quand il dit : « Il est évident

que le planidium et le triongulin se sont intercalés dans le développement larvaire, tout de même que le stade larvaire tout entier s'est ajouté au cycle évolutif des insectes métaboles. Leur présence, spécialement chez les Hyménoptères est tout à fait secondaire. » Je doute beaucoup que cette vue soit exacte. Des cas tels que ceux de *Mantissa*, d'*Aleochara*, de *Lebia*, des Méloïdes, des Acrocéridés, etc..., me paraissent indiquer très clairement que le stade larvaire vermiforme obèse s'est intercalé secondairement, et que le triongulin ou planidium, si semblable à la larve typique et évidemment primitive de la plupart des Mégaloptères, des Névroptères et des Coléoptères adéphages, est réellement un stade archaïque, bien que souvent considérablement modifié. Ce stade aurait disparu chez la plupart des Térébrants et chez tous les Aculéates, à l'exception possible du premier stade larvaire actif des Chrysididés. Par le fait qu'elle possède des pattes thoraciques et des cerques, la jeune larve des Pamphiliidés, parmi les Phytophages, peut être rapprochée du triongulin. Il est possible qu'on comble la lacune qui sépare une telle larve d'un planidium, quand on aura découvert le premier stade larvaire des Trigonalidés. La larve éruciforme des Mécoptères actuels, des Trichoptères, des Lépidoptères et des Tenthredinidés dérive évidemment de la larve campodéiforme, et on admet généralement que la larve vermiforme peut dériver soit de la larve éruciforme, soit de la larve campodéiforme.

Par conséquent, si je ne me trompe, c'est sous la forme de larves actives que les ancêtres éloignés des Térébrants recherchaient leurs proies ou leurs hôtes, puisque leurs mères n'avaient pas encore acquis l'habitude de pondre leurs œufs directement sur ou dans la nourriture de la

larve. Ces formes anciennes étaient ce que j'ai appelé des insectes « *atrophaptiques* » ou « *dystrophaptiques* ». L'existence, même chez quelques Ichneumonides et Braconides, d'un premier stade larvaire plutôt actif, qui rappelle de loin un planidium est significative à cet égard (1).

Si le temps le permettait, il serait intéressant de retracer l'intérêt croissant que la femelle des Térébrants porte à sa progéniture, en passant des conditions atrophaptique et dystrophaptique à la condition eutrophaptique. Dans cette dernière même, il y a deux phases : une, dans laquelle la femelle ne fait pas de nid, mais recherche l'hôte ou la proie et pond sur elle ou dans son intérieur ; et une autre, dans laquelle la femelle fait un nid et l'approvisionne en proies ou en nourriture pour le jeune.

La première méthode est caractéristique de la plupart des Térébrants et de quelques Aculéates. La femelle peut même entrer dans l'eau pour chercher la proie ou l'hôte. BRUES (1921, p. 151) a fait une revue rapide des cas connus de ce comportement singulier, qu'on rencontre dans plusieurs groupes différents de Térébrants. « Dans plusieurs cas bien connus, le comportement du parasite adulte s'est si profondément modifié que, non seulement les femelles pénètrent dans l'eau pour rechercher leurs hôtes, mais qu'elles peuvent être, au moins dans quelques cas, accompagnées par les mâles. La première observation de ce genre a été faite, il y aura bientôt un siècle,

(1) C'est le cas par exemple dans des espèces telles que *Calliephialtes messor*, selon CUSHMAN (1913) et *Ephedrus incompletus*, selon E. H. WHEELER (1923). L'étude future des premiers stades du développement larvaire des familles les plus primitives, telles que les Stéphanidés, les Evanidés et les Mégalyridés peut nous réserver quelques découvertes intéressantes.

par Francis WALKER (36) sur *Agriotypus*, et l'observateur bien connu Sir John LUBBOCK ('63), a fait plus tard une étude des mœurs de deux Chalcidiens, dans laquelle il décrit le mode de natation. Une espèce, le « Mymaride » (*Cataphractus cinctus*), utilise pour nager des ailes ciliées et en palettes, tandis que l'autre, un Trichogramme (*Prestwitschia aquatica*), se meut au moyen de ses pattes. De nombreuses autres contributions, notamment celles de von SIEBOLD ('58), W. MÜLLER ('89), MARCHAL ('00), ROUSSEAU ('07), SCHULZ ('07, '10a, '10b), et MATHE-SON et CROSBY ('12), en ont accru l'intérêt, non seulement en mettant en lumière les membres aquatiques de plusieurs familles, mais en déterminant quelques-uns des hôtes auxquels elles s'attaquent. Dans beaucoup de cas, l'adaptation à la vie aquatique n'est pas si parfaite que dans ceux dont nous venons de parler. Mais beaucoup d'autres espèces nagent rapidement, utilisant, soit leurs pattes, soit leurs ailes, qui montrent ordinairement des modifications adaptées à un tel comportement (1).

Le stade final, eutrophaptique, dans lequel la femelle apporte au jeune, dans une cellule ou un nid préparé d'avance, les proies ou la nourriture, se rencontre seulement chez les Aculéates, et seulement, même chez les membres les plus hautement spécialisés de ce groupe.

(1) A la liste des formes donnée par BRUES on peut ajouter un Braconide aquatique, *Giardinaia urinator*, découvert par P. DE STEFANI PÉREZ (1902).

CHAPITRE II

L'EVOLUTION DES VESPIDES

Indication chez des Térébrants de caractères propres aux Aculéates. — Subdivisions des Aculéates et rapports des familles. — Les *Bethylidæ*. — Leurs façons de traiter la proie, types béthyliné, sclérodermatiné, dryininé. — Les Vespides, formes solitaires, subsociales et sociales.

Nous avons attiré l'attention sur les liens qui unissent les Térébrants, ou Hyménoptères parasites, et les Aculéates, ou Hyménoptères à aiguillon ; liens si étroits que la plupart des auteurs modernes fondent ces groupes en un sous-ordre unique, les Clistogastres, et que les Aculéates sont supposés dériver d'ancêtres Térébrants ; cependant, d'autres auteurs donnent aux deux groupes des ancêtres communs et très voisins, qui auraient fait partie des Phytophages primitifs. Quelle que soit notre opinion sur ce point, et bien que, chez les Térébrants, l'oviscapte soit employé à déposer les œufs, tandis qu'il est transformé en aiguillon chez les Aculéates et ne sert pas pour la ponte, (sauf chez les Sapygidés, les Chrysididés et les Dryinidés), il nous faut admettre que les Térébrants possèdent déjà certains caractères qui se retrouvent, plus ou moins modifiés et élaborés, chez les Aculéates supérieurs. Parmi ces particularités, les suivantes méritent notre attention.

1° *Chez les Térébrants eux-mêmes, il existe une tendance sporadique au polymorphisme dans un sexe ou dans les deux.*

Ainsi, chez un Braconide, *Sycosoter lavagnei*, suivant LICHTENSTEIN et PICARD (1917) et PICARD (1919), on trouve deux formes pour chaque sexe, l'une ailée, l'autre aptère. On connaît bien, également deux formes de femelles chez certains Chalcididés, *Harmolita* par exemple (WEBSTER et REEVES, 1909), et certains Cynipidés ; tandis que, chez des insectes de la tribu des Chalcidoides, Idarnini (*Philotrypesis*), GRANDI (1921, 1923) a découvert l'existence d'un polymorphisme particulier, tout à fait semblable à celui de certaines fourmis ouvrières, quoique limité au sexe mâle. Chez *Pezomachus flavocinctus*, STRICKLAND (1912) a décrit un polymorphisme spécial du mâle, lequel peut être ailé, subaptère ou aptère. Après avoir ainsi noté, chez certains Térébrants, la disparition des ailes dans les deux sexes, et particulièrement chez la femelle, comme aussi, dans un même sexe, une grande diversité dans la taille de la tête et des mandibules, suivant les individus, nous sommes un peu moins surpris de retrouver ces caractères avec une plus grande fréquence chez certains groupes d'Aculéates sociaux.

2° Chez certains Térébrants, l'oviscapte peut fonctionner comme l'aiguillon des Aculéates, et introduire dans la proie une sécrétion qui provoque une paralysie au moins temporaire des muscles. Ceci a été observé par SILVESTRI (1907), chez un Chalcidide, *Elasmus flabellatus*, qui paralyse entièrement la larve d'un Tinéide, *Prays oleellus*, dans laquelle il pond. DOTEN (1911) a découvert que *Microbracon juglandis* paralyse totalement les chenilles de *Ephestia kühniella*, si bien que celles-ci restent fraîches de deux à quatre semaines ; et PICARD (1919) a noté une paralysie analogue, mais plus faible, des larves de *Hypoborus ficus*, atteintes par *Sycososter lavagnei*.

3° On sait que certains Térébrants déposent leurs œufs à l'intérieur du corps de la proie, tandis que d'autres les déposent à la surface ; ce dernier procédé est le seul qu'utilisent les Aculéates, à l'exception des Dryinidés. Plusieurs auteurs, et, en dernier lieu, PICARD (1919), ont fait remarquer que les Térébrants déposent leurs œufs à l'extérieur, quand la proie est dissimulée dans une plante ou une cavité du sol, ou bien dans un cocon ou une chrysalide ; la ponte à l'intérieur de la proie est, par contre, de règle, lorsque cette proie est à découvert ou vit librement (1).

(1) Parmi les rares exceptions, nous pouvons citer *Poly-sphincta*, qui parasite des araignées (LICHTENSTEIN et RABAUD (1922) et un Chalcide, *Schizonotus sieboldi*, qui, suivant CUSHMAN (1917) dépose ses œufs sur les nymphes, exposées à nu,

4° Chez les Aculéates qui paralysent leur proie, on a souvent constaté qu'ils malaxent et ingèrent des portions de cette proie. Un tel phénomène est fort naturel ; car, ce faisant, l'Aculéate adulte continue simplement à s'alimenter avec des portions d'un insecte de même espèce que celui sur lequel il s'est développé au stade larvaire. Cette tendance se manifeste chez beaucoup de Térébrants, mais sous une autre forme : ces insectes absorbent le suc exsudant des piqûres que l'oviscapte a faites dans les œufs, larves, nymphes, ou adultes de l'espèce parasitée, et immédiatement après la ponte ; à moins que l'oviscapte ait servi simplement d'outil pour procurer l'aliment. Ces mœurs singulières ont été observées en premier par MARCHAL (1905, 1909), chez *Tetrastichus xanthomelænx* qui pond dans les œufs de la Galéruque de l'orme (*Galerucella xanthomelæna*) et chez *Aphelinus mytilaspidis*, qui pond dans un Coccide (*Aspidiotus ostreæformis* (1)).

d'un Chrysomélide (*Melasoma interruptum*). Le même auteur signale un Eulophide, *Euplectrus comstocki*, qui pond sur le ver du coton. SILVESTRI (1911) a aussi décrit des mœurs identiques dans une espèce européenne, *Euplectrus bicolor*, qui parasite les chenilles de *Plusia gamma* et *Mamestra brassicæ*. Chez les Aculéates, c'est aussi une loi générale de pondre à la surface de la proie lorsque celle-ci se trouve placée dans une cavité ; cependant, on connaît les Rhopalosomatidés et quelques Pompilidés qui fixent leurs œufs sur des insectes vivant librement.

(1) Plusieurs entomologistes américains les ont aussi observées chez *Tetrastichus asparagi*, qui pond dans les œufs du Criocère (*Crioceris asparagi*) ; de même : SAUNDERS, chez *Aphelinus fuscipennis*, qui parasite un Coccide, *Aspidiotus rapax* (HOWARD (1910) ; SILVESTRI (1910) chez *Tetrastichus xanthomelæna* ; DOTEN (1911), chez *Pteromalus puparum* et chez une espèce de *Meraporus*, deux parasites des nymphes du papillon du chou (*Pieris rapæ*) et chez *Microbracon juglanaus*, parasite de la mite de farine (*Ephestia kühniella*) ; ROUBAUD (1917), chez *Nasonia brevicornis*, qui pond dans les nymphes des Muscidées ; LICHTENSTEIN (1921), chez un Chalcide, *Habrocytus cionicida*, qui dépose ses œufs sur les nymphes d'un charançon (*Cionus thapsi*) ; TROUVELOT (1921) chez un Braconide *Habrobracon johanseni* ; WHITING (1921a) chez *H. brevicornis*, qui attaque les vers de farine ; CAFFREY (1921) chez *Anastatus semiflavus*, parasite des œufs de la mite d'olivier, *Hemileuca olivæ* ; T. BAL-

Le cas le plus curieux est celui de l'*Habrocytus* décrit par LICHTENSTEIN ; en effet, le Chalcide coule l'oviscapte à travers le cocon du Charançon, puis entre le cocon et la nymphe, et enfin à l'intérieur de celle-ci, et il le laisse dans cette position pendant une demi-heure ; durant ce temps, un produit secrété se durcit autour de l'organe, et forme un tube délicat, à travers lequel le parasite aspire le sang de sa proie, dès qu'il retire l'oviscapte. On remarquera que, dans tous les exemples cités, l'insecte n'emploie pas ses mandibules pour s'alimenter, parce que sa proie est trop grosse et a une peau trop résistante ; tandis que les Aculéates, plus puissants et de plus grande taille, utilisent sans peine leurs mandibules dans ce but. Cependant, je vous montrerai, par la suite, que de petits Aculéates (Béthylidés) se servent de l'aiguillon comme les Térébrants, pour prélever leur nourriture.

5° Peut-être pouvons-nous discerner le germe d'une faible sociabilité, parmi les Térébrants, chez ceux qui se développent à plusieurs dans le même hôte, et qui, la nymphe une fois formée, ont leurs cocons groupés en masses compactes. Dans un genre de Chalcididés, *Cratotechus*, ou *Comedo*, comme on l'appelle actuellement (HOWARD, 1891), les nymphes sont nues, et sont fixées côte à côte sur une feuille, formant ainsi une ellipse régulière autour de quelques-uns des individus ; cette disposition laisse supposer chez les larves une particulière « Fühlung », pour employer le terme allemand. Nous devons cependant admettre que la sociabilité est bien moins prononcée chez les larves de Térébrants que chez les Phytophages plus anciens ou primitifs ; et il est bien prouvé que des jeunes larves sont souvent détruites quand la proie, trop réduite, ne peut nourrir plus d'un parasite.

Les diverses particularités signalées dans les cinq paragraphes précédents, peuvent être considérées comme représentant des tendances éthologiques très anciennes et primitives, qui réapparaissent, en se développant parallè-

FOUR-BROWN (1922) et PICARD (1923) chez un Chalcide, *Melittobia acasta*, qui dépose ses œufs sur les larves et les nymphes d'un grand nombre d'Hyménoptères, Diptères et Coléoptères, et VOUKASSOVITCH (1924), chez un Ichneumonide, *Dicælotus erythrostroma*, un parasite de *Polychrosis botrana*,

lement ou de façon convergente, et sous des formes plus prononcées et plus spécialisées, chez les Aculéates. Par contre, la plupart de ceux-ci s'écartent des Térébrants, tout d'abord par l'art qu'ils ont acquis de creuser des cavités dans le sol ou le bois et de s'édifier des cellules avec de la terre, des matériaux d'origine végétale ou même des produits sécrétés par leur propre corps et solidifiés, et aussi par l'habitude de mettre en réserve, dans ces constructions, un aliment (insecte ou végétal) destiné à leurs jeunes ou à eux-mêmes. La lente évolution de ces deux caractères peut être parfaitement suivie, dans le sous-ordre des Aculéates et spécialement chez les guêpes sociales et les abeilles ; mais ce sujet est si vaste, et a été si souvent traité dans les ouvrages de vulgarisation, que je ne lui accorderai pas longtemps mon attention.

*
**

En ce qui concerne la façon dont on peut grouper les diverses familles d'Aculéates, les relations de ces groupes entre eux, et l'ordre dans lequel on peut les ranger, les divergences d'opinions sont actuellement assez grandes, entre les divers hyménoptéristes, pour laisser les éthologistes dans l'incertitude. Des deux plus récentes classifications, celle de HANDLIRSCH (1924) et celle de BRADLEY, ROHWER et BEQUAERT (COMSTOCK, 1924), la première, plus conservatrice, porte plus fortement l'empreinte des travaux des savants européens ; tandis que la seconde, qui résume quelques-unes des façons de penser d'ASHMEAD, est mieux acceptée par les hyménoptéristes américains. Pour ma part, je préférerais plutôt

la classification de HANDLIRSCH, dans la mesure où elle conserve la plupart des anciens groupements de LATREILLE, bien que ceux-ci demandent à être en partie modifiés. Pour le but que je me propose, il me suffira d'adopter la disposition suivante :

SOUS ORDRE DES ACULEATES

(VESPOIDÉS OU VESPIFORMÉS)

Superfamille des **Bethyloïdées** : Familles des *Dicrogénéniidés*, *Béthylidés*, *Dryinidés*, *Embolémidés*, *Sclérogibbidés*, *Rhopalosomatidés*.

Superfamille des **Tubulifères** : Familles des *Cleptidés*, *Chrysidés*.

Superfamille des **Hétérogynes** : Familles des *Sapygidés*, *Scoliidés*, *Téphiidés* (inc. *Méthocidés* et *Myrmosidés*), *Mutillidés*, *Anthoboscidés*, *Thynnidés*, *Plumariidés*, *Formicidés*.

Superfamille des **Pompiloïdés** : Famille des *Pompilidés* (1).

Superfamille des **Diploptères** : Famille des *Vespidés*.

(SPHÉCOIDÉS OU SPHÉCIFORMÉS)

Superfamille des **Fouisseurs** : Familles des *Ampulicidés*, *Sphécidés*.

Superfamille des **Anthophiles** : Famille des *Apidés*.

La paléontologie ne nous apporte aucune lumière sur l'origine des diverses familles groupées ci-dessus. Comme les familles des Térébrants, beaucoup d'entre elles sont représentées, dans le Tertiaire inférieur et moyen, par des genres identiques à ceux qui vivent à l'époque ac-

(1) La position exacte des Pompilidés est sujette à discussion ; BÖRNER et HANDLIRSCH, comme bien d'autres hyménoptéristes avant eux, les placent parmi les Fouisseurs ; d'autres, tels ASHMEAD, ROHWER, BRADLEY, BANKS, etc..., parmi les Vespoïdés. Tant que leurs affinités ne seront pas mieux précisées, je crois qu'il n'y a aucun inconvénient à les considérer comme une superfamille indépendante.

tuelle, ou qui leur sont très étroitement alliés. Et la morphologie, comme l'éthologie, montre clairement que toutes les familles éteintes d'Aculéates étaient hautement différenciées ; aussi est-il impossible (à de rares exceptions près), de les faire dériver les unes des autres. Néanmoins, on peut trouver, dans l'étude du développement, de la structure et des mœurs, quelques exemples qui indiquent clairement certaines tendances d'évolution. Celles-ci paraissent très nettes dans le groupe des Béthylidés, placé en tête du sous-ordre, et qui mérite une attention particulière, à cause des rapports morphologiques qu'il a avec toutes les autres superfamilles, rapports nombreux et souvent difficiles à saisir.

Quoique HALIDAY (1838) ait considéré *Bethylus* comme un Fouisseur, ce genre, et les genres voisins, furent placés au nombre des Proctotrypidés, jusqu'à ce qu'en 1902, ASHMEAD les eût transportés parmi les Vespoïdés. Actuellement, on ne peut douter que ce soit là un groupe d'Aculéates cosmopolite et primitif, quoique s'étant spécialisé d'une façon particulière et très diverse. On en a décrit plus de 1.200 espèces, la plupart de petites dimensions, et plus de 100 genres, répartis entre quelque six familles.

Les spécialistes leur ont attribué les affinités les plus diverses avec les autres *Aculéates*. KIEFFER, qui publia des monographies des Béthylidés (1908) et des Dryinidés (1907), considère les premiers comme « très étroitement rattachés aux genres *Meria* et *Tiphia*, des Scoliidés *sensu lato* », et le genre *Mesilius* comme les rattachant aux Tubulifères (Chrysididés). En 1909, il a décrit un genre *Parachrysis*, qui peut être assigné, soit aux Béthylidés, soit aux Chrysididés. WESTWOOD (1881) remarque la ressemblance du genre de Béthylidés *Apenesia* avec les Mutillidés. PERKINS (1905) note la parenté des Béthylidés avec la série des anciens Fouisseurs d'une part et avec les Proctotrypidés d'au-

tre part. BRUES (1910b) signale la parenté des Béthylidés et des Dryinidés, spécialement des genres *Epyris* et *Pristocera*, avec les Ampulicidés, et du genre *Mystrocnemis*, des Sclérogibbidés, avec les Tiphiiidés et avec la famille des Cosilidés d'ASHMEAD (Anthoboscidés). Il pense que les Embolémidés sont un groupe ancien, se rapprochant des formes ancestrales des Proctotrypidés. BRIDWELL (1917a) considère comme purement superficielle la parenté des Béthylidés et des Proctotrypidés; mais comme « éminemment naturelle » celle des Scoliidés et des Chrysididés. BORNER (1919) range les Béthylidés comme les Chrysididés parmi les Térébrants, mais les croit liés aux Cleptidés. BRUES (1922, 1923c) note la ressemblance du genre *Algoella*, qui paraît être un Béthylide, avec les Anthoboscidés (*Sierolomorpha*) et les Mutillidés, et décrit un genre particulier de l'ambre de la Baltique, *Palæobethylus*, qui rappelle de façon frappante les Ampulicidés, les *Rhinopsis* spécialement. HANDLIRSCH (1924) fait des Béthyloïdés la première superfamille des Aculéates, tandis que BRADLEY (COMSTOCK, 1924), intercale la famille des Béthylidés entre les Formicidés et les Vespidés et la famille des Dryinidés parmi les Sphécoïdés, après les Ampulicidés.

La famille des Rhopalosomatidés demande une discussion spéciale, à cause de l'incertitude de sa place dans la classification. Elle ne comprend que trois genres et espèces connus: *Rhopalosoma poeyi*, présent des Antilles au Maryland et au Missouri; *Paniscomima erlangeriana*, dans l'Afrique-du Sud, et *Hymenochimæra abnormis*, aux Indes. HOOP (1913) a découvert la larve de *Rh. poeyi* fixée au troisième segment abdominal d'un criquet sauteur alerte (*Orocharis saltator*), à Plummers-Island, près de Washington, D. C. Le *Rhopalosoma* adulte est nocturne; il rappelle fortement, par la couleur et la texture de son tégument, les Vespidés nocturnes du genre *Apoica* et les mâles nocturnes de certaines fourmis (*Eciton*, *Diacamma*, *Lobopelta*, etc.).

WESTWOOD, (1874), qui étudia le premier avec soin, les affinités de cet insecte, dit qu'il existe « quoad affinitates animum excrucians », mais pense que ce doit être un Vespidé. NYLANDER le considère comme une fourmi, HALIDAY comme un Fouisseur; FRED SMITH comme un Ichneumonide Ophionine, CRESSON comme un Braconide, SHARP, comme allié aux Scoliidés et aux Sphécidés. Pour tout concilier, ASHMEAD (1902-03), fonde pour lui une famille spéciale qu'il situe entre ses Cosilidés et les Thynnidés. MORELY (1910) ne pouvant le placer nulle part parmi les Térébrants, se contente d'en faire un Aculéate allié aux Scoliidés, mais avec la nervation d'un Ichneumonide. ROHWER (1913) pense

que « les Rhopalosomatidés et les Dryinidés ont peut-être une origine commune, ce que semble indiquer la larve », TURNER et WATERSTON (1917) affirment que l'organe génital mâle des Rhopalosomatidés « présente des rapports très nets avec celui des Euménidés et diffère fortement de celui des autres Hyménoptères. Ainsi, de toutes les tentatives faites pour fixer une place à ce groupe, la meilleure est celle de WESTWOOD, qui le rattache aux Vespidae. Ce groupe descend presque sûrement de la même souche que les Euménidés, mais il a été fortement modifié par la vie nocturne et sans doute aussi par le parasitisme. La vaste extension de la famille indique une très grande ancienneté, quoi qu'elle paraisse absente en Australie. HANDLIRSCH (1924) place *Rhopalosoma* dans les Hétérogynes, entre les Sapygidés et les Anthoboscinés, BRADLEY, (COMSTOCK, 1924) entre les Vespidae et les Béthylidés. BRUES a suggéré verbalement, qu'il pourrait se situer au voisinage des Béthylidés, position qu'indiqueraient aussi les affinités, soupçonnées par ROHWER, avec les Dryinidés.

*
**

Mais, au lieu d'énumérer les opinions opposées, concernant les rapports taxonomiques des Béthylidés, il nous paraît plus intéressant, et plus conforme à nos desseins, d'examiner les mœurs de ces insectes. D'après les faits connus, et si nous exceptons les Rhopalosomatidés, il semble que la façon de traiter la proie, que la ponte et le développement correspondent, dans la superfamille, à trois méthodes ou types différents, qu'on peut désigner respectivement comme : type *béthyliné*, type *sclérodermatiné* et type *dryininé*.

1° Le type *béthyliné* a été observé dans les genres *Bethylus* (*Perisemus*), *Pristocera*, *Epyris* et *Holepyris*. Jusqu'à ces temps derniers, on ne savait que très peu de choses de ces insectes, hormis les observations, très fragmentaires, de HALIDAY (1835), FERTON (1901) et NIELSEN (1903).

HALDAY a vu une femelle de *Bethylus fuscicornis* trainer sur le sol une chenille paralysée de Tinéide, vers un roseau creux, pénétrer dans le roseau comme pour faire une reconnaissance, ressortir et tirer la chenille à l'intérieur de la cavité. Dans une ronce creuse, FERTON a trouvé quatre larves vertes, de la même espèce de *Bethylus*, dévorant une chenille verte. Avec elles, était un *Bethylus* adulte, femelle, que l'auteur considère comme la sœur des larves, mais qui évidemment était leur mère. En fendant un morceau de ronce dans lequel un *Pemphredon* avait niché auparavant, NIELSEN découvrit, à quelques pouces de l'entrée, une chenille de *Tortrix* qu'un *Bethylus fulvicornis* entraînait justement vers l'intérieur de la cavité, où l'auteur trouva une deuxième chenille, en partie dévorée déjà par quatre larves de *Bethylus*; la première chenille avait été paralysée, et NIELSEN conclut que *B. fulvicornis* est à un stade plus primitif que les guêpes fouisseuses vraies, parce qu'il s'abstient de faire un nid, et parce qu'il laisse les chenilles libres dans son abri, sans les séparer les unes des autres par des cloisons; tandis que toutes les guêpes fouisseuses vraies, vivant dans des troncs, construisent des alvéoles. Le *Bethylus* diffère en outre des Fouisseurs, en ce qu'il dépose plusieurs œufs sur la même chenille, coutume très répandue chez les Térébrants. Près du Cap (Afrique du Sud), BRIDWELL (1917 b) a observé un *Epyris* femelle traînant sur le sol une larve de Ténébrionide. Mais les observations les plus complètes ont été faites sur *Epyris extraneus*, aux îles Hawaï, par F. X. WILLIAMS (1918). Cette petite guêpe noire, qui ressemble à une *Tiphia*, capture la larve, beaucoup plus grosse qu'elle, d'un Ténébrionide (*Gonocephalum seriatum*), la pique jusqu'à ce qu'elle l'ait immobilisée, la saisit, par un palpe semble-t-il, et la transporte sur son dos jusqu'à quelque fissure du sol; là, elle façonne autour de sa proie un grossier alvéole et colle un œuf unique sur le milieu de la face ventrale du premier segment abdominal. La larve, une fois éclos, repose d'abord à la surface de la proie; mais elle se redresse ensuite, formant un angle droit avec l'axe longitudinal de sa victime. Quand elle est entièrement formée, elle abandonne ce qui reste de sa proie, et file un cocon. Des mœurs presque identiques ont été découvertes par BRIDWELL (1917 c, 1919) chez *Holepyris hawaiensis* et par HYSLOP (1916) chez *Pristocera armifera* de l'Amérique du Nord. L'œuf isolé de cette dernière espèce a été trouvé dans le sol, fixé à la surface ventrale d'une larve d'Elatéride (*Limonius agonus*). Suivant BRIDWELL, SILVESTRI a décrit le développement d'une espèce italienne d'*Holepyris*.

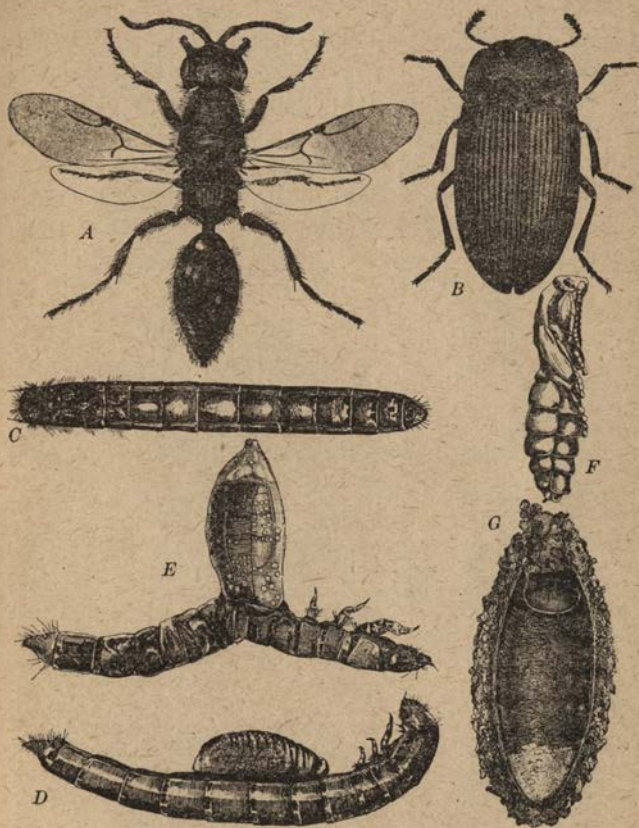


Fig. 7. — Evolution d'*Epyris extraneus* A, aux dépens de la larve de *Gonocephalum seriatum* (Ténébrionide B); C, larve de *Gonocephalum* avec œuf d'*Epyris* au milieu de la face ventrale; D, jeune larve d'*Epyris* se nourrissant sur celle de *Gonocephalum*; E, stade larvaire plus avancé d'*Epyris*; F, pupa d'*Epyris*; G, cocon (d'après F. X. WILLIAMS).

2° Le type de développement dit *sclérodermatiné* a été observé dans les genres *Cephalonomia*, *Lælius*, *Goniozus*, *Scleroderma*, *Neoscleroderma*, *Anoxus*, *Apenesia*, *Sierola*, et *Parasierola*. Dans ce cas, le Béthylide va en quête d'une proie qui est une larve de Coléoptère, d'un Lépidoptère ou même, quelquefois, d'une fourmi ; il la paralyse par des piqures répétées, et dépose sur elle plusieurs œufs. Après l'éclosion, les larves consomment la proie et les nymphes restent auprès d'elle, après que les cocons aient été filés.

Parmi les observations anciennes se rapportant à ce type de développement, les plus complètes sont celles de Busck sur *Lælius trogodermatis*, telles qu'elles sont publiées dans le « *Insect Book* » d'HOWARD (1905). La femelle de *Lælius* attaque et paralyse la larve de *Dermestes*, arrache les longs poils de la surface ventrale, sur laquelle elle fixe ensuite un à six œufs. Le cycle vital complet n'exige que trente à trente-cinq jours. La nymphe passe l'hiver, les cocons étant, en cette saison, plus compacts et de couleur plus foncée que ceux de la génération d'été. D'après Busck, le *Lælius* paralyse toutes les larves de Dermestides qu'il rencontre, mais il ne pond pas sur toutes ; d'autre part, la larve, quoique paralysée, peut évacuer ses déjections et même peut muer. Dans ce dernier cas, les œufs fixés sur la cuticule périssent. Busck a également trouvé que la femelle pond plus de deux fois son volume d'œufs, et qu'elle peut parfois être parthénogénétique, mais ne produisant alors que des mâles.

Des descriptions succinctes ont été données des mœurs de plusieurs espèces de *Goniozus* et de leurs proies par AUDOUIN (1842), POPENOE et MARLATT (1889), ASHMEAD (1893), PICARD (1919) et autres ; et de celles de *Parascleroderma* et *Cephalonomia* par PICARD. ASHMEAD (1893) a publié la liste d'un grand nombre d'hôtes dans sa monographie des Proctotrypidés de l'Amérique du Nord ; de même, KIEFFER (1908) dans sa monographie des Béthylidés.

Les genres *Scleroderma*, *Sierola*, *Parasierola* et *Cephalonomia* furent étudiés de façon plus étendue par BRIDWELL (1917, 1919, 1920), aux îles Hawaï, où ces intéressants insectes se trouvent en si grand nombre, qu'en un seul mémoire, FULLAWAY (1920) a pu décrire 171 nouvelles espèces du seul genre

Sierola. SWEZEY (1915) a lui aussi publié quelques séries d'hôtes des Béthylidés hawaïens.

Scleroderma immigrans, espèce des Philippines introduite aux Hawaï, a été étudiée en très grand détail par BRIDWELL (1920); plus récemment, il m'a été possible d'élever une espèce de nos Etats du Sud, *S. macrogaster*. Les mœurs de celle-ci ressemblent beaucoup à celles de *S. immigrans*; comme d'ailleurs toutes les espèces paraissent avoir essentiellement les mêmes mœurs, je puis décrire celles de *S. macrogaster* comme paradigme du genre. Ainsi que l'ont remarqué WESTWOOD (1881) et BRIDWELL, pour d'autres espèces du genre *Scleroderma*, *S. macrogaster* a deux formes de mâles et deux formes de femelles, ailées et aptères, les femelles ailées et les mâles aptères étant d'ailleurs plutôt rares. Le dimorphisme des sexes a donc beaucoup d'analogies avec celui qu'a observé PICARD chez *Sycosoter lavagnei*. Les deux formes de chaque sexe se comportent de la même façon. BRIDWELL m'offrit un lot de cocons de *S. macrogaster* du Texas et m'indiqua que je pourrais probablement élever cette espèce sur les larves de quelque Cérambycide Clytine. Je ne connaissais pas l'hôte originel, mais j'ai retrouvé ce que BRIDWELL avait justement montré dans le cas des Sclérodermes des Hawaï, c'est que cette espèce du Texas pouvait se développer sur des nymphes et des larves très diverses. Le résultat fut parfait avec des larves et les nymphes d'un Cérambycide de *Hicorea* (*Cylene pictus*) et d'un autre Cérambycide (*Liopus cinereus*); très bon avec d'autres Coléoptères (nymphes de *Pissodes strobi*, larves de Cléridés, nymphes de *Thymalus fulgidus*) et avec des larves d'Ichneumons; moins satisfaisant avec les nymphes et les larves molles de fourmis (*Camponotus americanus* et *Lasius americanus*). Lorsqu'on place dans un petit flacon une femelle de *Scleroderma*, qui est longue de 2,5 à 3 mm. seulement, avec une larve bien vivante de *Cyllene*, qui est plusieurs milliers de fois plus grosse, le *Scleroderma* l'évite au début, mais à la fin il grimpe sur elle, agrippe la cuticule avec ses mandibules, et pique la larve, en débutant généralement par la région des muscles mandibulaires. La femelle va, de place en place, continuant à mordre et à piquer la larve, aussi longtemps que les muscles sous-cutanés, saisis dans ses mandibules, donnent quelque signe de contraction, et jusqu'à ce que la larve soit totalement paralysée. Cela exige quelques jours, de un à quatre, suivant la taille de la victime. Les piqûres sont faites au hasard et ne se suivent pas de façon régulière. BRIDWELL considère le fait de s'attaquer d'abord aux muscles mandibulaires comme une

adaptation, destinée à empêcher que la proie saisisse et broie le Scléroderme, mais ceci se produit très rarement, même quand l'attaque débute en une autre région. Quand la proie est immobilisée, le Scléroderme s'en nourrit pendant plusieurs jours ; pour cela, il comprime la larve en divers endroits et il aspire le sang qui exsude en fines gouttelettes aux points où furent précédemment pratiquées les piqûres. Son abdomen grossit alors rapidement, en même temps que se développent les ovaires et bientôt, il se met à pondre un grand nombre d'œufs blancs, brillants, et qui sont plutôt gros par rapport à la dimension de la femelle ; celle-ci les dépose à la surface de la proie, et de préférence dans les sillons intersegmentaires. La proie, quoique vivante encore, demeure parfaitement immobile mais ni mues, ni développement d'aucune sorte ne surviennent jamais par la suite. Toutefois, si on a fourni une nymphe, le développement peut n'être pas arrêté, bien que l'abdomen reste paralysé ; et dans quelques cas exceptionnels, la peau peut se durcir, si bien que les larves de Scléroderme, écloses, meurent et l'imago de l'hôte apparaît, mais mourante. Les œufs déposés sur une larve ou sur une nymphe jeune produisent de petites larves qui, au début, gisent à la surface ; elles deviennent ensuite fuselées et se redressent ; si bien que l'hôte en paraît hérissé comme un porc-épic.

Le Scléroderme mère reste avec les larves ; il se tient souvent au-dessus d'elles, parfois, les prenant entre ses pattes antérieures, il les lèche. A l'occasion, la mère aussi continue à boire le sang de l'hôte qui exsude entre les têtes, profondément implantées, de ses jeunes larves. Il lui arrive parfois de dévorer ses œufs, mais jamais je ne l'ai vue s'attaquer à une de ses larves. En dévorant quelques-uns de ses œufs, elle paraît obéir à un instinct qui lui fait régler le nombre des œufs suivant le volume de la proie. Quand les larves sont mûres, elles abandonnent les débris ridés et desséchés de la proie, et filent des cocons d'un blanc neigeux, réunis en une seule masse. La nymphose dure de quatorze à trente jours. Les mâles sortent les premiers de leurs cocons ; ils percent les cocons femelles et fécondent les pupes. Les femelles mûres fécondées aussi sans délai, s'accouplent quelquefois avec le même individu cinq à huit fois, à courts intervalles. La même femelle peut aussi s'unir avec plusieurs mâles à la suite. Ces derniers sont d'ailleurs si ardents qu'ils tentent souvent de s'accoupler entre eux. La mère ayant une longue existence, peut s'accoupler avec un de ses fils, paralyser aussitôt une autre larve de Coléoptère, élever une autre couvée et s'accoupler encore avec un de ses

petits-fils. Les mâles meurent aussitôt après l'accouplement. Si des femelles vierges sont isolées, et qu'on leur fournisse une proie, elles la paralysent parfaitement, mais leur ponte est extrêmement retardée. Les œufs et les larves se développent cependant de façon normale, mais ne produisent que des mâles.

3° Le type *dryininé* a été observé chez les Dryinidés qui sont des parasites bien connus des Homoptères (Fulgorides, Jassides, Membracides) et des fourmis. Les femelles de Dryinidés, sauf celles du petit genre *Aphelopus*, ont un tarse antérieur très particulier, en forme de pince, avec lequel elles maintiennent l'hôte immobile tandis qu'elles introduisent un œuf dans son corps. La larve qui en provient sort finalement sur le côté de l'abdomen, dans une poche spéciale constituée, semble-t-il, dans quelques formes par les dépouilles de la larve, et dans d'autres formes par l'hypoderme évaginé de l'hôte ; une fois mûre, la larve se détache spontanément, et file son cocon sur une feuille où, plus rarement pénètre dans le sol pour s'empuper.

Les mœurs des Dryinidés ont été décrites par un grand nombre d'observateurs : PERRIS (1857), MIK (1882), SWEZEY (1903), PERKINS (1905), KIEFFER (1907), JEANNEL (1913), KEILIN et THOMPSON (1915), et d'autres, GIARD (1889 *a*, 1889 *b*) a décrit les larves d'*Aphelopus melaleucus* sur *Typhlocyba rosæ* et a constaté que les individus ainsi infectés sont atteints de « castration parasitaire ». MATAUSCH (1909, 1911) a décrit des altérations analogues produites par les larves d'*Aphelopus* sur des Membracides américains, et KORNHAUSER (1919) a publié une importante étude sur les modifications que subit un gros Membracide, très commun chez nous, *Thelia bimaculata*, lorsqu'il est parasité par *A. thelie*. Le temps me manque pour examiner l'effet particulier du parasite sur l'appareil génital mâle et femelle de l'hôte ; mais je soulignerai le fait, prouvé par KORNHAUSER, que *A. thelie* est polyembryonique. Il dépose dans la nymphe du Membracide un œuf unique, qui produit de quarante à soixante parasites. Quand ils ont atteint leur maturité dans l'hôte, ils s'en échappent, pas-

sent à l'état de nymphe et demeurent pendant tout l'hiver dans le sol.

A. thelia est également intéressant à un autre point de vue, car il constitue un exemple d'alimentation par l'oviscapte comme nous en avons décrit dans la première partie de chapitre. Suivant KORNHAUSER, après avoir choisi une nymphe de *Thelia*, la femelle d'*Aphelopus* « saisit entre ses mandibules la partie caudale de l'abdomen de la nymphe, et, se re-



Fig. 8. — *SpheX procerus* transportant une chenille de *Sphinx* à son terrier (Phot. C. HARTMAN).

tenant solidement par les pattes à l'abdomen de l'hôte, elle tente d'enfoncer la pointe de son oviscapte, semblable à un stylet, à travers les membranes intersegmentaires de chaque paire de terga abdominaux. La nymphe se débat lorsque l'oviscapte pénètre, et de l'orifice anal exsude une goutte de liquide; l'*Aphelopus* saisit cette goutte avec ses mandibules et la fait disparaître en une seconde. » Dans d'autres cas, KORNHAUSER a noté que l'*Aphelopus*, après avoir pondu, grimpe sur l'abdo-

men de la nymphe pour s'emparer d'une goutte d'excréments (miellée).

Les descriptions ci-dessus montrent que les Béthylloïdés se comportent de façon très hétérogène, les Dryinidés



Fig. 9. — Terrier de *Sphecx procerus* (en coupe). Le tunnel d'entrée est obstrué de débris. Dans le terrier, une chenille de sphinx paralysée, à laquelle est fixé un œuf de *Sphecx* (d'après C. HARTMAN).

rappelant essentiellement dans leurs mœurs les Térébrants ; quelques Béthylidés ressemblant aux Ampulicidés, Sphécidés, et Pompilidés, qui poursuivent leur proie, la paralysent et la traînent en lieu sûr, et d'autres ressem-

blant aux Scoliidés, Tiphiiidés et Thynnidés qui vont quêrir leur proie dans sa propre retraite et l'y paralysent. Bien mieux, le Scléroderme fournit l'exemple d'une méthode généralisée, combinant celle des Térébrants, celle des Tiphiiidés et, pour une faible part, celle des Formicidés. Cependant, les procédés des Sphécidés et des Tiphiiidés ne sont pas nettement séparés, puisque, d'après quelques observations publiées, les Tiphiiidés s'empareraient, à l'occasion, de leur proie à la surface du sol, la transporteraient à une courte distance et, là, l'enfouiraient (1).

Les Sclérodermes sont encore d'un intérêt exceptionnel, comme présentant les rudiments essentiels des mœurs sociales ; en effet, l'insecte mère vivant longtemps, subsiste sur la même nourriture que les jeunes, s'intéresse à ses larves, les lèche même, et peut élever plusieurs couvées successivement. Quand la mère et ses descendants femelles, ou plusieurs femelles de couvées différentes, sont enfermées dans le même récipient avec une larve de *Cyllene*, il n'y a point entre elles de rivalité, comme on pourrait s'y attendre, mais au contraire, elles coopèrent pour paralyser la proie et toutes pondent sur elle en commun. Effectivement, nous pouvons admettre à l'origine des mœurs sociales des guêpes, des abeilles et des four-

(1) Ainsi, d'après BRIDWELL, GOSSE aurait, autrefois observé un *Elis A-notata*, charriant dans sa bouche une larve d'un gros Lamellicorne ; et, suivant FORBES (1908) et DAVIS (1919), lorsque des larves de *Lachnosterna* sont placées sur le sol auprès d'une femelle de *Tiphia*, celle-ci les pique et les paralyse puis se met en devoir de les enterrer ; tandis que, dans les conditions normales, elle va en quête de sa proie sous terre et pond sur elle *in situ*. Dans le nord de l'Afrique, FERTOX (1911) a observé une petite *Myzine*, chassant sur le sable une larve d'un Ténébrionide du genre *Tentyria*, la piquant une fois et l'enterrant aussitôt au voisinage de la surface.

mis, des conditions analogues à celles qui sont réalisées pour les Sclérodermes (1).

*
* *

Les Guêpes sociales appartiennent toutes à une famille unique, les Vespides, qui constitue à elle seule la section des Diploptères, ainsi nommée parce que, au repos, les ailes sont repliées longitudinalement ; c'est là un groupe très homogène et très nettement défini. Beaucoup d'espèces sont solitaires, et, comme l'a montré DUCKE (1910, 1914), les espèces sociales ne possèdent pas de caractères morphologiques que l'on puisse rattacher à leur mode de vie, ou qui permettent de les séparer, en un groupe à part, des espèces solitaires. C'est pourquoi les particularités éthologiques, et surtout les méthodes de nidification, prennent une signification taxonomique considérable. D'après les autorités plus anciennes, on peut distinguer deux familles : les Masarides et les Vespides, les premières étant solitaires et strictement anthophiles, approvisionnant leurs nids avec du pollen et du miel ; les secondes étant solitaires ou sociales, plus ou moins anthophiles comme adultes, mais fournissant généralement à leurs larves des insectes comme aliment. On sait que quelques espèces sociales accumulent du miel dans leurs nids ; les unes comme *Nectarina lecheguana* d'une façon

(1) Bien entendu, je ne crois pas que les insectes sociaux soient dérivés d'ancêtres Béthylidés. Quoique les Béthylidés actuels soient certainement très anciens, ils sont à plusieurs égards hautement spécialisés et il n'y a aucune raison de supposer qu'ils aient donné naissance à l'une quelconque des autres familles d'Aculéates.

régulière, quelques autres, plutôt rares, (*Polistes*, *Polybia occidentalis*) à l'occasion seulement. Suivant H. de SAUSSURE (1853), GIRAUD (1871), FERTON (1901, etc), et BRAUNS (1910, 1911), les espèces solitaires des genres européens et africains *Masaris*, *Caramius* et *Celonites*, accumulent bien du miel dans les alvéoles de leurs nids de terre ; mais, suivant DAVIDSON (1913), les espèces du genre voisin *Pseudomasaris*, qui vit dans les Etats de l'Ouest, approvisionnent leurs jeunes avec des chenilles paralysées, comme font les Euméninés. Les observations de BRAUNS sur *Ceramius lichtensteini* du désert de Karoo (Afrique du Sud) sont d'un intérêt particulier ; elles montrent en effet que cet insecte, adapté lui-même à la vie dans des conditions de grande sécheresse, est en outre devenu subsocial (1).

(1) Les habitudes des nidification sont décrites comme suit : « J'ai souvent mis au jour les nids de *C. lichtensteini*. La galerie descend perpendiculairement, en ligne droite ou courbe suivant la nature du sol, et souvent jusqu'à une profondeur de quatre ou cinq pieds quand la terre est molle. Le long de cette galerie principale, la guêpe creuse de petites cavités verticillées et y construit des alvéoles ovales, en argile. Ces alvéoles rappellent ceux de *Sceliphron spirifex* et autres formes voisines, mais sont d'un ovale plus arrondi. Il est certain que la guêpe nourrit ses larves avec du miel de fleur, jusqu'à leur croissance complète. Je n'ai jamais trouvé de masses de miel ou de pollen accumulées dans les alvéoles avec les larves, même lorsque celles-ci sont toutes jeunes. Dès que la larve est entièrement formée, la guêpe ferme l'alvéole. Pour passer à l'état de nymphe, la larve édifie, à l'intérieur de l'alvéole d'argile un cocon d'aspect parcheminé, qui ressemble, par sa forme arrondie et sa base très aplatie, à une petite fiole pharmaceutique. Dans un tel alvéole, la larve peut vivre plusieurs années, suivant les périodes de sécheresse, et sans former de chrysalide. Actuellement, je conserve un certain nombre de ces alvéoles maintenus à sec pendant trois ans et renfermant encore des larves vivantes non transformées. »

BEQUAERT (1918), dans sa récente révision des guêpes solitaires et sociales du Congo, et BRADLEY (1922), dans sa monographie des guêpes Masaridés, ont abandonné la famille des Masaridés et considèrent les Diploptères comme constituant une seule famille, les Vespides, comprenant neuf sous-familles, étroitement liées entre elles. Celles-ci peuvent être classées de la façon suivante :

VESPIDES

Solitaires ou au plus

Subsociales

Euparaginé.
 Masaridinés.
 Euménidinés.
 Zéthiné.

Sociales

Stenogastrinés.
 Ropalidiinés.
 Epiponinés (Polybiinés).
 Polistiné.
 Vespiné.

Il n'y a point de spécialisation marquée, dans la structure du corps qui nous conduise de la première à la dernière de ces sous-familles ; mais il y a un développement graduel, très défini et une spécialisation des tendances sociales, montrant que les Vespides ont très amplement évolué, sur les plans fonctionnels (physiologiques et éthologiques, c'est-à-dire instinctifs) (1).

(1) Voir DUCKE (1914, p. 319) : « J'ai insisté déjà (en opposition avec ASHMEAD) sur le fait que les Euménidinés et les Vespines sont seulement des sous-familles de la famille des Vespides, puisque, même à l'époque actuelle, les deux sont reliées par des formes de transition très nettes et puisque nous ne connaissons aucun caractère morphologique qui puisse les distinguer complètement. En fait, ces deux sous-familles sont établies uniquement par la présence, chez les Vespides, de femelles ayant un appareil génital avorté (dites ouvrières), tandis que de tels individus ne se rencontrent pas chez les Euménidinés, ces derniers possédant tout au plus des femelles fécondes, qui, occasionnellement, édifient un nid commun. »

Nous ne savons rien des mœurs des Euparaginés, groupe ne comprenant que trois espèces rares des Etats

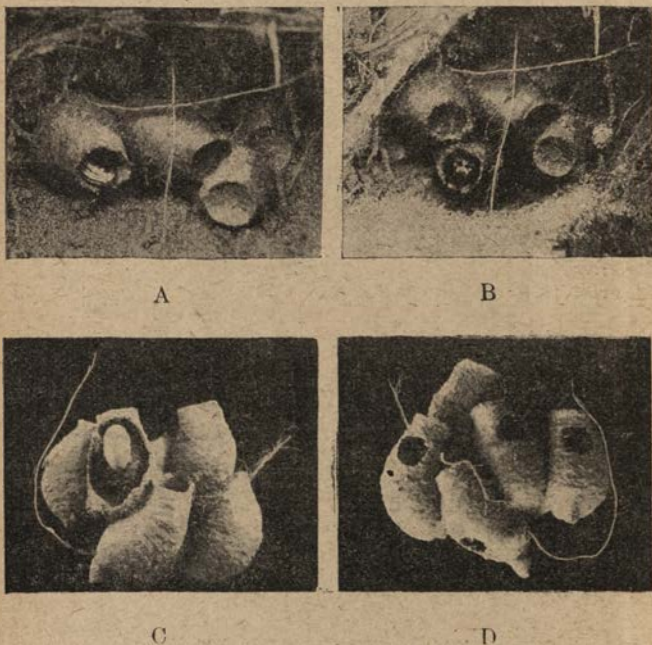


Fig. 10. — Quatre états du nid argileux d'*Odynerus dorsalis* : A, une des cellules est ouverte et approvisionnée de petites chenilles ; B, même nid, le lendemain (la guêpe s'est retirée dans une cellule faite la veille). C, une des cellules est ouverte pour montrer la larve se nourrissant des chenilles. D, même nid avec les trous par où se sont échappées les guêpes (d'après C. HARTMAN).

du Sud-Ouest, et étroitement relié aux Masaridinés. Le groupe primitif et central de toute la série est sans aucun

doute celui des Euméninés, de beaucoup le plus riche en espèces ; la plupart, appartenant aux genres *Odynerus* et *Eumenes*, sont familières à tous ceux qui étudient les Hyménoptères des régions tempérées. Toutes creusent des



Fig. 11. — Nids d'argile de *Synagris cornuta*, sur le chaume d'une hutte au Congo (d'après BEQUAERT, photo H. O. LANG). Certains de ces nids montrent un orifice pédiculé, par où les larves sont nourries.

alvéoles dans le sol, occupent les cavités des troncs d'arbres ou édifient, en des endroits nus, d'élégants alvéoles en argile. Toutes pondent d'abord, puis apportent, pour

la larve attendue, des provisions consistant en chenilles paralysées, renversant ainsi l'ordre habituellement suivi par la plupart des autres guêpes solitaires : la proie d'abord, l'œuf ensuite. C'est de ce groupe commun des Euméninés que, d'après DUCKE (1914), descendent les cinq sous-familles d'espèces sociales, suivant au moins cinq ou six lignes indépendantes.

Certains genres sociaux dérivent d'ancêtres analogues au genre *Eumenes*, d'autres d'ancêtres analogues au genre *Odynerus*. Mais, même chez les espèces actuelles de la sous-famille des Euméninés, quelques pas, très significatifs, ont été faits dans la direction de la vie sociale. ROUBAUD a trouvé que certaines espèces africaines d'*Odynerus* et de *Synagris* ne suivent pas la méthode habituelle d'approvisionnement en masse, — la quantité de chenilles paralysées nécessaire à la larve étant placée auprès de l'œuf, puis l'alvéole étant fermé, — mais qu'elles ont adopté effectivement la méthode de l'approvisionnement progressif, nourrissant jour après jour la larve qui se développe. Ceci se rapproche, de façon nette et significative, des mœurs sociales. Cette manière de se comporter paraît trouver sa source dans une pénurie saisonnière de proies, ainsi que l'a montré ROUBAUD (1908, 1910, 1916), dans le cas de *Synagris spiniventris* et *calida*.

La socialisation est un peu plus avancée chez les Zéthiniées, qui ont été étudiées récemment par DUCKE (1914), HOWES (1917) et F.-X. WILLIAMS (1919). D'après H. DE SAUSSURE (1852, 1875), les alvéoles de *Zethus (Didymogastra) romandinus*, de l'Amérique du Sud, sont faits, non d'argile comme ceux des Euméninés, mais d'un mélange de fibres ligneuses et de gommés. Suivant FORBES (1885), *Zethus cyanopterus*, de l'Inde Orientale, fait

ses alvéoles avec de petits morceaux de feuilles. Un travail sur cette même espèce, que WILLIAMS a étudiée aux Philippines, a paru dans ma « *Social Life among the Insects* » (1922). Il montre que la femelle nourrit sa larve, jour après jour, avec de petites chenilles qu'elle a partiellement dévorées. Elle veille sur sa larve avec soin, et, tant que cette dernière est de petite taille et que l'espace est suffisant, elle dort dans l'alvéole. Quand la larve est complètement formée, elle l'enferme dans l'alvéole et commence à en bâtir un autre.

Le mémoire de DUCKE est si intéressant qu'il faut en signaler la majeure partie. DUCKE a souvent trouvé dans le Parà le nid de *Zethuscus lobulatus* qui « consiste en alvéoles presque cylindriques, bâtis en lianes, les alvéoles étant ouverts d'un côté, en partie de l'autre et étant faits de débris arrondis de feuilles, irréguliers et paraissant cimentés par une matière analogue à la gomme. Ces alvéoles ont un aspect particulier, galeux pourrait-on dire ; au début, ils sont verts ; mais en peu de jours, ils deviennent bruns et durcissent. Aussitôt que l'alvéole en construction a atteint la moitié de sa hauteur, la guêpe pond un œuf sur le plancher et poursuit la construction qui s'achève juste au moment où la jeune larve éclot. Celle-ci est nourrie avec des larves d'insectes, très petites au début, puis plus grosses, larves telles que des chenilles, et qui ont été paralysées par la guêpe. Sur la larve développée, la mère ferme l'alvéole, avec les mêmes matériaux qui ont servi à la construction, la substance résineuse étant toutefois plus abondante. Les nids sont presque toujours construits par plusieurs guêpes réunies ; souvent plus d'une douzaine. Je vis une fois deux femelles travaillant à peu de distance l'une de l'autre ; chacune construisait des alvéoles qui furent réunis plus tard par l'addition d'alvéoles intermédiaires, et ne formèrent plus qu'un seul édifice commun. Dans les nids les plus grands, on trouve mâles et femelles et il y demeure au moins une partie de la nouvelle génération, dont les jeunes femelles agrandiront l'édifice. La femelle qui bâtit un nid, passe les nuits et les jours de pluie dans l'alvéole ouvert sur le plancher duquel gît la larve qui se trouve ainsi protégée par le corps de la mère. L'abdomen est dirigé vers le bas, tandis que la tête et

les antennes sortent de l'alvéole. Les mâles prennent une position semblable dans les alvéoles vides. »

Les travaux de DUCKE et WILLIAMS montrent que quelques-uns au moins des Zéthinéés sont, à tous égards des guêpes sociales. Ceux-ci sont nettement aussi avancés que certains Vespidéés sociaux de la première sous-famille, les Sténogastrinéés d'Orient. WILLIAMS, qui a étudié de façon un peu fragmentaire quatre espèces des Philippines appartenant à ce groupe et présentant une extraordinaire diversité dans la nidification, a montré par là que ces insectes seraient très primitifs. Trois de ces espèces emploient de la pulpe de bois ou de carton pour faire leur nid, et sont donc à ce point de vue, au même degré que les quatre autres sous-familles de guêpes sociales ; mais une espèce (*Stenogaster varipictus*) fait ses alvéoles, comme beaucoup d'Euméninéés, en grande partie avec de la terre.

Les Epiponinéés ou *Polybiinæ* sont un groupe tropical, vaste et hétérogène, comprenant un nombre de genres (23) et d'espèces beaucoup plus grand qu'aucune autre sous-famille de guêpes sociales, et s'étageant depuis des formes socialement très primitives, comme les *Belonogaster* d'Afrique, jusqu'à des formes hautement spécialisées, comme les *Nectarina* et les *Chartergus* néotropicaux. On observe également de grandes différences dans l'architecture du nid ; celui-ci, dans les genres plus primitifs, consiste en un rayon unique, non enveloppé, formé de cellules hexagonales, et fixé à un support quelconque par un pédoncule ; dans les formes plus avancées, il comprend un seul ou plusieurs rayons superposés et enfermés dans une enveloppe munie d'un orifice pour l'entrée et la sortie. Dans certains cas, les rayons sont pédon-

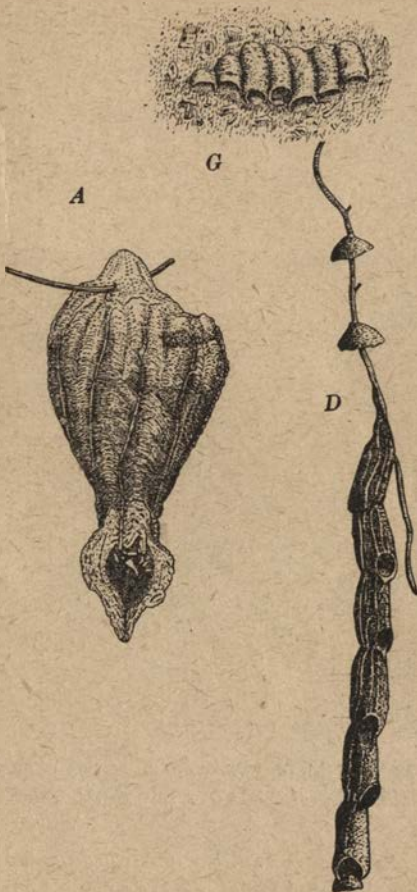


Fig. 12. — Nids de Sténogastrinés des Philippines (d'après F. X. WILLIAMS). Nid de *Stenogaster micans*, var. *luzonensis*; D, nid de *Stenogaster* sp.; G, nid de *St. varipictus* sur l'écorce d'un arbre.

culés (*stélocytlaires*) ; dans d'autres, ils sont fixés directement sur le support ou sur l'enveloppe (*phragmocytaires*). Dans presque tous les cas, le nid est entièrement fait en papier. Mais un petit nombre d'espèces américaines de *Polybia* emploient de l'argile. Sauf celui de *Polybia atra*, le nid est toujours au-dessus du sol et fixé



Fig. 13. — Nid de *Polybioides melana*, au Congo (d'après BEQUAERT, phot. H. O. LANG).

aux branches ou aux feuilles d'arbres, ou à la face inférieure de quelqu'abri (toits, terrasses, etc.). D'après ROUBAUD (1916), il est de règle chez les formes primitives comme *Belonogaster*, qu'une seule femelle fécondée commence à bâtir le nid en construisant une alvéole unique,

pédonculée ; puis elle accroît le rayon, en ajoutant de nouvelles cellules périphériques, disposées en cercles concentriques ; mais il n'est pas rare que d'autres femelles viennent se joindre à la fondatrice, avant que le travail soit poussé très loin. Chaque larve est nourrie avec des boulettes de chenilles triturées, durant tout son développement ; ensuite elle ferme sa cellule, en filant sur l'orifice un bouchon convexe, et elle forme son cocon. Les femelles qui sortent des cocons sont, comme la mère, toutes en possession d'ovaires bien développés, et prêtes à être fécondées. Autrement dit, toutes les femelles de la colonie sont physiologiquement égales, et, même si l'on observe entre elles quelque différence de taille, cela n'a rien à voir avec leur fécondité. Les colonies sont peu étendues, les nids n'ayant pas, en général, plus de 50 à 60 alvéoles, rarement ils arrivent jusqu'à 200 ou 300. Dans les colonies plus vastes, il y a une division rudimentaire du travail, les femelles les plus âgées étant consacrées à la ponte, tandis que les plus jeunes vont en quête de la nourriture et des matériaux destinés au nid, et celles qui viennent d'apparaître nourrissent les larves et entretiennent le nid. Les mâles aussi restent au nid ; mais ils se comportent comme des parasites, s'emparant de la nourriture aussitôt que les femelles en apportent. *Belonogaster* est considéré comme une guêpe polygyne, parce que chacune de ses colonies contient plusieurs femelles fécondées. Quand la colonie a atteint son développement maximum, les femelles l'abandonnent par petits groupes, et fondent de nouveaux nids, soit ensemble, soit séparément. Ce phénomène est connu sous le nom d'« essaimage », et ne se produit que chez les guê-

pes des tropiques, où il paraît être une adaptation à des conditions climatiques favorables.

Dans les genres d'Epiponinés plus élevés de l'Amérique du Sud, au contraire, les femelles ne sont pas toutes semblables ; elles sont différenciées en femelles vraies, ou reines (qui ont des ovaires bien développés et qui peuvent être fécondées), et des ouvrières, aux ovaires imparfaitement développés, et qui sont stériles ou qui produisent des œufs non fécondés et donnant des mâles. D'après H. et R. VON IHERING (1896, 1903) et DUCKE (1910, 1914), beaucoup de ces guêpes sont polygynes et elles forment des nids et des colonies nouvelles en envoyant au loin des essaims d'ouvrières avec une ou deux douzaines de reines. Les colonies deviennent souvent très populeuses et comprennent des centaines ou même des milliers d'individus.

Certaines espèces (*Nectarina*, *Polybia*) ont l'habitude d'accumuler du miel en quantité considérable dans leurs rayons ; pour d'autres, on sait qu'elles capturent et tuent de nombreux termites mâles et femelles, et des fourmis mâles, et qu'elles les emmagasinent dans les parois du nid, ou même dans les rayons, formant ainsi une réserve de nourriture qui est reprise quand cela devient nécessaire.

Les Ropalidiinés sont un petit groupe comprenant seulement trois genres de guêpes paléotropicales, le mieux connu des trois étant le genre *Ropalidia*. Ce sont des formes primitives, qui construisent un rayon unique, nu, comme celui des *Belonogaster*, et qui nourrissent leurs jeunes avec des insectes malaxés et mis en boulettes. Les colonies polygynes, sont peu étendues ; mais, d'après ROUBAUD (1916), on peut y distinguer de vraies ouvrières,

quoique celles-ci soient en nombre très restreint en comparaison des femelles vraies. Dans quelques espèces, il semble que se produisent des essaimages.

Les Polistinés ne sont représentés que par deux genres. L'un d'eux, *Polistes*, est cosmopolite et, comme *Ropalidia* et *Belonogaster*, construit un seul rayon nu, suspendu à la face inférieure de quelque abri, par un pédoncule central ou excentrique. Comme plusieurs espèces vivent en Europe et aux Etats-Unis, les mœurs du genre sont très bien connues. Une seule femelle, ou reine, fonde le nid et le construit au début. Ses descendants sont des ouvrières, mais elle paraît pondre aussi des œufs produisant des mâles. Les femelles vraies sont généralement plusieurs dans les colonies des espèces tropicales, qu'on peut regarder par suite comme polygynes, et peut-être alors ces colonies essaient-elles. Mais, dans les régions tempérées, la colonie de *Polistes* a un développement annuel et n'est généralement pas très populeuse. Les jeunes femelles, fécondées l'été précédent, passent l'hiver éparses et cachées sous l'écorce d'un arbre ou dans les creux des murailles, d'où elles ressortent au printemps, pour fonder les colonies nouvelles. On connaît plusieurs espèces, même dans les régions tempérées, qui emmagasinent dans leurs rayons de petites quantités de miel.

Comme les *Polistinae*, la sous-famille des *Vespinæ* ne comprend que deux genres : *Vespa* et *Provespa*. Le premier genre, le seul, en dehors des *Polistes*, qui se rencontre dans la zone tempérée nord, est formé d'espèces comprenant les guêpes sociales les plus grandes et les plus typiques. Autant qu'on sache, elles sont strictement monogynes. Le nid est fondé par une seule grosse

femelle, et consiste au début en un petit rayon pendant, comme celui des *Polistes* ; mais, tant qu'il n'est encore formé que d'un petit nombre de cellules, il s'entoure d'une enveloppe plus ou moins sphérique. Les premiers œufs pondus donnent des ouvrières, qui sont beaucoup plus petites que la mère et sont infécondes. Elles restent avec la mère, agrandissent le nid, rayons et enveloppe ; et, pour installer la couvée qui s'accroît rapidement, elles construisent des rayons additionnels, en une série dirigée du haut vers le bas, chaque nouveau rayon étant fixé au rayon qui le surmonte, par un ou plusieurs pédoncules (*stélocytaire*). Au début, il naît un grand nombre d'ouvrières. Mais quand l'été s'avance, apparaissent les mâles et les femelles. Les femelles étant de plus grande taille que les ouvrières, les alvéoles où elles se développent sont beaucoup plus vastes que ceux des ouvrières. Après l'accouplement des femelles et des mâles, la colonie disparaît, à l'exception des femelles fécondées, qui hivernent comme les femelles de *Polistes*, et qui fondent de nouvelles colonies au printemps suivant. Il s'est donc formé, chez les Vespiniés, une caste distincte d'ouvrières, ses membres pouvant, toutefois, occasionnellement ou peut-être d'une façon générale, pondre des œufs qui donneront des mâles. On divise habituellement les espèces de guêpes en deux groupes, l'un ayant les joues allongées, l'autre les ayant très courtes. Dans l'Europe et l'Amérique du Nord, les espèces de la première forme construisent de façon régulière des nids aériens, au-dessus du sol ; celles du second type font leurs nids dans des cavités qu'elles creusent dans le sol. A la fin de l'été, les colonies sont souvent très populeuses (3 à 5.000 individus).

Sur certaines particularités des Vespidiés sociaux, telles

que leurs habitudes d'alimentation, leurs castes et le polymorphisme rudimentaire qu'elles présentent, — tous sujets que j'ai à peine effleurés dans les précédents paragraphes, — j'aurai l'occasion de revenir encore dans les chapitres suivants, en liaison avec des phénomènes similaires que présentent d'autres insectes sociaux.

CHAPITRE III

L'EVOLUTION DES ABEILLES

Affinités avec les *Sphecidae* ; discussion, parallélisme des mœurs avec les *Vespidæ*. — Les *Allodape*, les *Halictus* (nombre de générations et polymorphisme), les *Bombinæ*, *Meliponinæ*, et *Apinæ*. — Formes fossiles. — Progrès de la nidification. — La production de la cire. — Modes divers de constitution des colonies chez les formes sociales supérieures.

Les Vespidés, succinctement étudiés dans la leçon précédente, forment un groupe d'Aculéates bien délimité, renfermant un nombre considérable d'espèces solitaires, et un nombre comparativement restreint d'espèces sociales, principalement tropicales. Néanmoins, les différentes sous-familles, telles qu'elles sont établies, présentent une évolution progressive des mœurs sociales, depuis les types très primitifs, comme les *Synagris*, les *Zéthiniés* et les *Sté-nogastrinés*, jusqu'au genre *Vespa*, qui est nettement spécialisé. La suite du développement est caractérisée par l'apparition graduelle et la différenciation d'une caste d'ouvrières, par la complication croissante de l'architecture du nid, par l'augmentation de population des colonies, et par la plus grande taille de la femelle féconde, ou reine, comme on le voit dans le genre *Vespa*. Certes, les colonies de quelques *Polistinés*, spécialement des *Epi-*

pouinés et des Vespinés, ont atteint un stade d'intégration sociale très définie; nous sommes cependant obligés de reconnaître qu'il n'est pas d'un ordre très élevé.

La différenciation de la caste ouvrière est extrêmement faible chez les Epiponinés, et les colonies de Vespinés et de beaucoup de Polistinés ont un développement annuel; c'est là une condition qui fixe des limites très définies à l'étendue de la population dans la colonie, et qui, en outre, retarde beaucoup, ou même empêche, tout progrès ultérieur dans le développement social. Il est probable qu'un tel progrès n'est désormais possible parmi les Vespides, que pour quelques-uns des genres les plus primitifs d'Epiponinés de l'Afrique et de l'Amérique tropicales.

Si nous considérons maintenant la seconde famille des Aculéates, chez laquelle se sont aussi développées les mœurs sociales, les Abeilles ou *Apidés* — *Anthophiles* ou *Mellifères* de LATREILLE —, nous nous trouvons en présence d'une tâche bien plus difficile. L'existence réelle de ce groupe — (quelque 20.000 espèces, d'après l'estimation de FRIESE (1923)) — est mal définie, et, comme l'étude attentive de leurs mœurs n'a été faite que pour quelques rares genres, surtout européens, toute généralisation éthologique est prématurée et provisoire. A l'époque actuelle, il n'y a parmi les Aculéates, aucune autre famille qui déploie une aussi splendide floraison d'espèces sur notre planète; elle est toutefois surpassée par les Formicidés, quant au nombre des individus. La majeure partie des espèces de Mellifères est confinée dans deux contrées étroitement limitées, correspondant aux parties les plus chaudes des zones tempérées nord et sud. La faune d'abeilles tropicales est bien plus réduite, sur-

tout dans le vieux continent, et le nombre des espèces diminue constamment à partir des zones tempérées chaudes et vers les pôles.

Les difficultés de notre tâche sont accrues par l'embaras où sont placés actuellement les taxonomistes, du seul fait des conditions éthologiques. La famille des Apidés est entièrement formée, d'une part d'espèces qui recherchent activement le nectar et le pollen, donc intimement associées aux fleurs, d'autre part, d'espèces qui ont perdu cette habitude, et sont devenus parasites d'autres espèces plus ou moins voisines. Dans le premier groupe, apparaissent des modifications remarquables des organes et de l'anatomie, de la langue par exemple, et des pattes postérieures; en même temps se développe la pilosité du corps et des appendices, qui facilite la récolte d'un aliment si spécial. Le second groupe, au contraire, présente une dégénérescence de ces mêmes modifications ou leur suppression totale. D'autres organes sont d'une extraordinaire uniformité dans les deux groupes, telles les ailes et leur nervation. Rien ne peut être plus défavorable pour les taxonomistes; car on admet comme loi générale qu'on définit et caractérise très mal les sous-familles, tribus et genres, au moyen de structures d'origine adaptative; d'autre part, il est, tout au moins, déconcertant de voir ces mêmes caractères adaptatifs faire défaut dans les espèces parasites, qui, dans beaucoup de cas, sont certainement dérivées, phylogénétiquement, des genres auxquels appartiennent leurs hôtes (voir WHEELER, 1919a) et doivent donc être placées à leurs côtés dans une classification naturelle. Considérons en outre qu'il existe plusieurs genres d'abeilles, cosmopolites, ou à très large extension, comprenant de très nombreuses espèces fort étroitement

alliées entre elles (*Megachile*, *Halictus*, *Andrena*, *Anthophora*, *Prosopis*, *Sphecodes*, *Colletes*, etc...) ; que beaucoup d'autres genres particuliers ou locaux sont monotypiques, ou sont formés d'un petit nombre d'espèces aux caractères instables, ou difficiles à apprécier ; et nous comprendrons pourquoi nul n'a pu établir, parmi les sous-familles et les tribus d'Apidés, une classification qui ait été acceptée par tout le monde. En fait, de telles tentatives sont prématurées ; car les taxonomistes eux-mêmes connaissent incomplètement les grandes faunes d'abeilles de tous les continents, sauf celles de l'Europe. Ceci est particulièrement vrai pour les faunes de l'Australie et de l'Amérique du Sud, où l'on trouve de nombreux types primitifs, qui, en dernier ressort, projetaient une grande clarté sur les relations des genres confinés actuellement dans les autres parties du monde.

*
**

Depuis longtemps, les avis sont parfaitement unanimes en ce qui concerne les affinités structurales très étroites des Abeilles et des *Sphécidés* ou *Fouisseurs* (1). Ces affinités sont si accentuées, que, dans la classification de

(1) Le seul auteur qui, à ma connaissance, ait repoussé cette opinion est BÖRNER (1919). Il place les Abeilles à côté des Vespidés, parce qu'elles ne possèdent pas de brosse aux pattes postérieures. Evidemment, l'absence de cet organe ne prouve pas que les Apidés ne sont pas étroitement liés à des formes analogues aux Sphécidés, ou qu'ils n'en dérivent pas. HANDLINSCH (1924) a suggéré que la structure très particulière du libia et du métatarse des pattes postérieures de l'abeille représenterait un strigile hautement modifié et adapté pour recueillir le pollen sur la surface du corps ; s'il était établi, ce fait répondrait à l'objection de BÖRNER.

BRADLEY (COMSTOCK, 1924), les Apidés sont considérés comme l'une des familles de la section des Sphécoïdés, et que des hyménoptéristes fort avertis ont décrit parfois les abeilles comme des Fouisseurs (1).

Il est très frappant de voir beaucoup d'abeilles posséder des habitudes qui sont nettement celles des Fouisseurs ; tels les genres parasites, à système pileux moins développé (*Sphecodes*, *Nomada*, *Epeolus*, etc), ou les types, comme *Prosopis*, qui ingurgitent le nectar et le pollen et chez lesquels fait défaut l'appareil collecteur habituel.

C'est pourquoi les hyménoptéristes ont été amenés à faire dériver les abeilles des Fouisseurs et à leur supposer des ancêtres entomophages. Dans la seconde moitié du siècle dernier, pendant la période romantique de spéculations darwiniennes, cette hypothèse fut envisagée dans deux mémoires pleins d'idées de H. MÜLLER (1872, 1881), l'auteur bien connu d'un bel ouvrage sur les relations des abeilles et des fleurs. Les Sphécidés adultes sont d'adroits explorateurs des fleurs, et MÜLLER suggère qu'ils ont acquis plus d'habileté à découvrir et à extraire le nectar des fleurs, en poursuivant les insectes dont ils font leur proie, en creusant et en édifiant des alvéoles, tandis que s'accroissait, en même temps, la stature de leur corps.

La conception, suivant laquelle les abeilles dérivent des Fouisseurs, a été envisagée à plusieurs reprises par

(1) Ainsi, l'espèce type de *Neolarra* (*pruinosa*) a été regardée comme une guêpe alliée aux Bembiciné, ou Larrinés, par ASHMEAD (1890) et FOX (1893) ; mais BAKER (1896) a reconnu ensuite que c'était une abeille, voisine du genre *Philoremulus*. Un genre d'abeilles du Chili, *Lipanthus*, (*Psænythia*) était aussi placé au début parmi les Fouisseurs.

FRIESE, et d'une façon très complète dans son récent ouvrage (1923). Il affirme que les Apidés ont une origine diphylétique et peut-être même triphylétique, et il présente trois arbres généalogiques de la famille, l'un établi par lui-même, et basé sur la nervation des ailes, un autre par TOSI (1895) et basé sur la structure anatomique du gésier, ou proventricule, et un autre par LANGHOFER (1897), basé sur la structure de la langue. Ces trois schémas ont été conçus indépendamment les uns des autres, et tous trois s'accordent à faire descendre les abeilles de deux souches indépendantes hypothétiques de Fouisseurs, l'une ayant conduit aux genres *Prosopis*, *Colletes*, etc., l'autre aux genres *Sphecodes*, *Halictus*, etc... (1).

FRIESE indique un troisième noyau ancestral possible pour les abeilles, parmi les Vespidés (*Odynerus*), à partir du genre australien très particulier *Hyleodes*, qui, autant qu'on le sache, n'a donné naissance à aucune autre forme. En attribuant ainsi aux Apidés une origine polyphylétique, on fait naître l'idée d'une convergence, peut-être masquée ou dissimulée, ou d'un parallélisme, dans le développement, qui serait dû à l'existence d'habitudes anthophiles chez certains groupes aberrants de Spécidés ou même de Vespidés.

Quoique des opinions analogues à celles de MÜLLER et de FRIESE aient été soutenues par von ALTEN (1910) et d'autres, on pourrait même aller plus loin et affirmer que

(1) FRIESE considère les *Sphecodes* comme une espèce très primitive d'abeilles non parasites, mais prédatrices. Ses arguments, fort intéressants mais nullement convaincants, renouvellent le débat concernant les mœurs des *Sphecodes*, qui paraissent être bien établies après les recherches de NIELSEN, FERTON, BREITENBACH et autres (voir WHEELER, 1919 a).

les Apidés ne dérivent nullement de la famille des Sphécidés, telle qu'elle est actuellement constituée, mais qu'ils sont eux-mêmes simplement l'équivalent taxonomique d'une sous-famille ou (s'ils sont diphyllétiques) de deux sous-familles anthophiles de Sphécidés, au même degré que n'importe quelle autre sous-famille entomophage actuelle, par exemple les Bembiciné, Crabroniné, Sphéciné, etc... Il n'est pas parfaitement prouvé que les Sphécidés nourrissent toujours leurs jeunes avec des insectes morts ou paralysés. Si les Aculéates descendent des Phytophages directement, et non à travers les Térébrants, les habitudes végétariennes des Abeilles seraient primitives, et rien ne nous prouve le contraire. C'est la position qu'a prise actuellement ROUBAUD (1918).

Deux groupes de faits semblent en quelque mesure appuyer cette conception. D'une part, les Sphécidés actuels sont formés d'un ensemble de sous-familles, ou, suivant KOHL (1896) et HANĀLIRSCH (1924), de groupes de genres, qui sont tous, autant que nous sachions, trop hautement spécialisés, tant au point de vue structural qu'au point de vue éthologique, pour servir d'ancêtres aux Apidés ; et, d'autre part, les données paléontologiques prouvent que, pendant tout le Tertiaire au moins, les rapports des Sphécidés et des Apidés sont essentiellement les mêmes qu'à l'époque actuelle. COCKERELL (1906, 1909, 1917) a trouvé dans l'ambre de la Baltique (Oligocène inférieur) des Sphécidés appartenant aux genres bien connus *Crabro* et *Pison*, et en même temps des abeilles nombreuses et hautement spécialisées (*Ilectrapis*, *Protobombus*, *Chalcobombus*, *Sophrobombus*, *Ctenoplectrella* et *Glyptapis*) ; dans les schistes de Florissant (Miocène), il a décrit des Fousseurs des sous-familles *Crabroninæ*, *Pemphredoninæ*, *Philanthinæ*, *Nyssoninæ* et *Sphécinæ*, contemporains de genres hautement spécialisés d'abeilles solitaires tels que *Ceratina*, *Anthidium*, *Dianthidium*, *Heriades*, *Andrena*, *Calyptapis* (voisin d'*Andrena*) ; et dans les schistes d'Oeningen (Miocène), il a décrit des abeilles des genres actuels *Lithurgus*, *Xylocopa* et *Andrena*. Il nous faut donc chercher les ancêtres des abeilles et des Sphéci-

dés dans les formations crétacées ou peut-être même précrétacées (1).

Il faut admettre cependant qu'il y a quelque vérité dans l'opinion ancienne d'une transformation des abeilles ancestrales, qui d'entomophages seraient devenues anthophiles, tout au moins lorsqu'on considère les Masaridinés parmi les Vespides (2).

J'ai insisté dans ma dernière leçon, sur le fait que le genre primitif *Pseudomasaris*, des Etats du Sud-Ouest, emmagasine des insectes comme nourriture pour ses jeunes ; tandis que les genres moins primitifs *Masaris*, *Celonites*, *Ceramius*, de l'Europe et de l'Afrique, sont, de l'avis général, strictement anthophiles comme les abeilles. Il est bien évident, comme le laisse supposer RABAUD (1922), que l'insecte adulte impose à ses descendants le genre de l'aliment ; et que le Sphécide adulte, différant en cela de beaucoup de Masaridinés et des abeilles, a en réalité un régime double, puisqu'il se nourrit, et de nectar, et d'insectes. Dans la plupart des cas, le second régime est limité simplement à une malaxation de la proie paralysée dont ils goûtent à peine ; c'est là, pourrait-on dire, une réminiscence du régime larvaire qu'a eu ce même Sphécide.

Si nous considérons les mœurs au point de vue de la reproduction, mœurs qui ont amené le développement des sociétés, nous trouvons un parallélisme extraordinaire

(1) Etant donné que les abeilles n'ont pu se développer qu'en symbiose avec les plantes à fleurs, la paléobotanique pourrait fournir quelque lumière sur l'époque la plus probable de l'évolution des Apidés. Le seul travail récent à retenir que j'aie rencontré à ce sujet est celui de WIELAND (1924).

(2) HANDLIRSCH (1924, p. 781) soutient nettement cette opinion : « Il est très probable, dit-il, que les Apides remontent à des formes plus anciennes de Sphécides primitifs, les strigiles des pattes postérieures de ceux-ci étant peut-être convertis en un organe compliqué ressemblant à une brosse. Dans ces formes, le régime végétarien ne dérive certainement pas de la phytophagie primitive des Symphytes, mais du mode de vie des formes zoophages, qui prennent soin de leur couvée. »

entre l'ensemble des Apidés et les Vespidés tels que nous les avons étudiés dans notre précédente leçon. En étudiant la progression qui va de la vie solitaire, telle que l'ont 95 % des espèces, aux habitudes de la forme la plus hautement socialisée, l'abeille domestique, nous retrouvons, pour ainsi dire, les mêmes *motifs* divers que chez les guêpes, mais transposés dans un autre ton. Chacune des milliers d'espèces solitaires a, dans ses mœurs, quelque particularité qui lui est propre ; mais la différence est généralement si minime que, dans l'ensemble, les habitudes sont très uniformes. A l'exception d'abeilles parasites qui dérivent secondairement de formes non-parasites, toutes les abeilles solitaires font leurs nids, soit dans le sol, soit dans des cavités de plantes ou des crevasses de murailles, etc..., ou bien construisent des alvéoles en terre ou en résines. Quelques espèces revêtent les creux de leurs nids avec des morceaux de feuilles ou de pétales de fleurs, avec des poils végétaux ou des particules ligneuses, ou avec des lamelles d'une substance qu'elles secrètent et qui ressemble au cellulose ou à la baudruche. Comme on le voit, ces matériaux proviennent en majeure partie de végétaux. Le nid est, en général, formé de quelques alvéoles cylindriques ou elliptiques, disposés en séries linéaires ou, plus rarement, en une masse compacte ; dès qu'un alvéole est achevé, il est muni d'une boule, ou d'une particule conique de pollen, ou de pollen imbibé de miel (et appelé *pain d'abeille*) ; un œuf est déposé à la surface, et l'alvéole est clos. Nous retrouvons là ce type de l'approvisionnement en masse, qu'emploient les guêpes solitaires, analogue à celui des Euméninés ou des Sphécidés, sauf que les provisions du jeune sont faites de matières végétales et non plus animales.

Cependant, le pollen et le miel sont une nourriture idéale, car le premier est riche en protéines et en huiles, le second en sucre et en eau, et tous les deux renferment des sels divers, en quantité suffisante, pour la croissance des

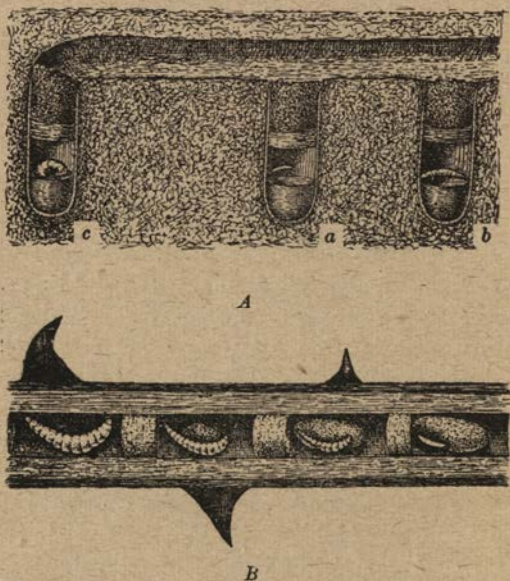


Fig. 14. — Nids d'abeilles solitaires. A, nid de *Colletes succinctus*, dans le sol (d'après Valéry MAYET) ; a, cellule approvisionnée, contenant un œuf ; b, cellule renfermant une jeune larve ; c, larve plus avancée ; B, nid de *Ceratina cucurbitacea*, dans une tige de ronce, montrant l'œuf et divers stades larvaires approvisionnés de pain d'abeilles (d'après DUFOUR et PERRIS).

larves. Comme dans le cas des guêpes solitaires, la mère abeille meurt avant que naisse sa progéniture,

Chez beaucoup de Sphécidés solitaires (*Bembex*, *Stizus*, *Philanthus*, etc...), qui font leurs nids dans le sol, les femelles installent leurs terriers très près les uns des autres, mais chacune s'occupe seulement de sa propre couvée et s'oppose à l'intrusion de ses voisines. Il en est de même absolument chez les abeilles de nombreux genres (*Panurgus*, *Eucera*, *Osmia*, *Andrena*, *Spinoliella*, *Melitoma*, *Pachycentris*, etc...), ainsi que l'ont vu bien des observateurs. Dans certains de ces cas, plusieurs femelles utilisent une seule entrée commune, pour les alvéoles, mais rien n'indique qu'un tel « parécisme » soit un pas fait dans le sens de la vie sociale. C'est en général l'expression d'une vague tendance grégaire, d'une tendance à l'association ; à moins que ce ne soit le résultat d'une attraction exercée sur plusieurs abeilles femelles de la même espèce par un ensemble particulier et limité de conditions ambiantes définies. Il est très probable que c'est un cas d'association de ce type qui est constitué par les espèces du genre *Euglossa*, souvent mentionnées dans la littérature et dont on sait qu'elles construisent des groupes d'alvéoles ellipsoïdaux avec du fumier, de la terre et de la résine. LATREILLE (1809) plaça près des Bombinés ce genre de grands et beaux insectes néotropicaux, qu'il a le premier décrit, en indiquant le développement de la corbula aux tibias postérieurs, structure qu'on ne retrouve chez aucune autre abeille, sauf les espèces sociales supérieures ; et c'est pourquoi cet auteur, avec LUCAS (1878), et d'autres, ont été conduits à supposer que les *Euglossa* devaient être sociales. LEPELETIER (1827), qui ne put trouver les brosses à cire aux pattes postérieures, a une opinion toute différente. MÖBIUS (1856) a même revendiqué la découverte d'un revêtement cireux dans les alvéoles de *E. surinamensis*. Plus récemment, SCHULZ (1902), DUCKE (1902, 1903, 1905), R. von IHERING (1904) et SCHROTTKY (1922), qui ont observé les *Euglossa* dans l'Amérique du Sud, conviennent qu'ils ne sont point sociaux, bien que certaines espèces, par exemple *E. nigrita*, édifient de vastes nids de plus de 200 alvéoles. Dans ce cas, le nid est fait par plusieurs femelles, mais chacune ne s'occupe que de sa propre couvée ; l'entrée seule est commune. On n'a point confirmé l'existence de cire dans les alvéoles, quoique FRIESE (1923, p. 76) ait établi que les basitarses postérieurs portent des brosses à cire chez *Euglossa*, *Eumorpha* et *Eulæma*.

*
**

Sauf de rares cas imparfaitement décrits et par suite

douteux, toutes les abeilles sociales connues appartiennent à cinq groupes, comprenant certaines espèces des genres *Allodape* et *Halictus* et toutes les espèces des trois familles hautement différenciées : Bombinés, Méliponinés, et Apinés. Les trois dernières sont depuis longtemps connues comme éminemment sociales, et leurs mœurs ont été si souvent décrites que j'en indiquerai seulement quelques rares aspects. Il nous suffira de dire pour l'instant qu'une origine commune n'est nullement certaine, pour les habitudes sociales de ces sous-familles. D'ailleurs, il n'y a pas de connexion phylogénétique entre les genres *Allodape* et *Halictus*, qui appartiennent à des groupes d'abeilles très éloignés l'un de l'autre, le premier aux Tarsilépidés, le second aux Podilépidés, et aucun n'est l'ancêtre direct des Bombinés, Méliponinés et Apinés. Nous pouvons donc conclure, tout au moins jusqu'à preuve du contraire, que les mœurs sociales ont apparu dans la famille des Apidés en cinq occasions différentes, au moins, tout comme nous avons trouvé cinq sources indépendantes du développement social chez les Diploptères ou Vespidéés. Etant donné l'extraordinaire intérêt qui s'attache aux genres *Allodape* et *Halictus*, je consacrerai une grande partie de cette leçon à la discussion de leurs mœurs.

Les abeilles sud-africaines du genre *Allodape* forment une remarquable transition entre les modes de vie solitaire et social, mais d'un type qui diffère absolument de celui du genre *Halictus* ou des trois sous-familles supérieures. Les espèces sont petites et se rapprochent plutôt fortement de nos abeilles menuisières du genre *Ceratina*, de l'Europe et de l'Amérique du Nord ; mais leurs larves se signalent par la présence de paires d'appendices avec

lesquels elles se maintiennent sur leur nourriture. Bien qu'ayant déjà publié (1923) la communication sur ces insectes que le Dr Hans BRAUNS a eu l'obligeance de m'adresser, il y a quelques années, je me permets de la reproduire ici, tant elle est suggestive :

« Les espèces du genre *Allodape* nichent dans les tiges sèches et creuses de végétaux, très rarement dans des galeries souterraines. Dans les deux cas, elles creusent des cavités, ou s'installent dans celles qui existent déjà. Elles choisissent de préférence les tiges qui contiennent de la moelle, comme celles des ronces, des Liliacées, d'aloès, des Amaryllidacées, d'*Asparagus*, d'acacia. Suivant la méthode suivie pour approvisionner le jeune, on peut distinguer trois groupes différents d'espèces :

1° *Espèces les plus primitives, rarement observées.* — La mère amasse dans le creux du nid du pain d'abeilles, en petits cônes ou petits paquets isolés, et autant qu'en exigent les larves jusqu'à la nymphose, exactement comme le font d'autres abeilles, par exemple les *Ceratina*, qui sont les plus proches des *Allodape*. Les petits tas isolés de nourriture sont disposés les uns au-dessus des autres, dans la tige creuse et chacun est pourvu d'un œuf. La larve s'accroche à son paquet d'aliment, au moyen de longs appendices segmentaires très particuliers, que j'ai provisoirement appelés « pseudopodes », et elle absorbe son propre paquet jusqu'au moment de la nymphose. La dimension de ce petit paquet est en rapport avec la dimension de l'espèce, comme chez les *Ceratina*, et chaque paquet nourrit une seule larve. La larve tient ses appendices allongés comme des pattes d'araignées, et est solidement fixée sur son paquet, comme les larves des abeilles solitaires telles que les *Ceratina*. Jusque là, il n'y a pas de grandes différences entre ces habitudes et celles des abeilles solitaires. Toutefois, il y en a une, et fondamentale : C'est que les *Ceratina*, après avoir mis des provisions et pondu dans un alvéole, le ferment aussitôt avec une cloison de matériaux obtenus en rongant les plantes, et construisent donc une série de cellules individuelles, tandis que les *Allodape* ne construisent absolument aucune cloison. Les petits paquets de nourriture, chacun

juste suffisant pour une seule larve et chacun muni d'un seul œuf, bien que disposés comme chez *Ceratina*, *Osmia*, etc..., en une série linéaire, l'un au-dessus de l'autre, dans le creux du nid, sont libres, l'un couronnant l'autre, et non séparés par des cloisons de matériaux tels que ceux que nous mentionnions ci-dessus. Le paquet inférieur est le plus âgé ; aussi le trouve-t-on généralement porteur d'une larve, alors que chacun de ceux qui le surmontent porte un œuf. Vous conviendrez que cette différence peut être considérée comme d'une importance capitale. Dans ces espèces plus primitives, la mère n'approche pas de la larve, puisque celle-ci a été fournie d'aliments *une fois pour toutes* et en assez grande quantité pour atteindre le moment de la nymphose ; ceci, comme chez les guêpes et les abeilles solitaires.

2° *Espèces plutôt communes, de petite et moyenne taille.* — La mère adulte co'le un certain nombre d'œufs, chacun par un de ses pôles, et suivant une demi-spirale, déterminée par la courbure de la cavité tubulaire du nid, sur la paroi, en général vers le milieu, soit un peu au-dessus, soit un peu au-dessous. J'ai rencontré une espèce commune qui occupait des cavités souterraines en tube, et qui disposait ainsi ses œufs. Les larves, après l'éclosion, s'agrippent fortement à la paroi du tube, grâce à leurs pseudopodes, et *sont toutes au même niveau, la tête tournée vers l'entrée de la cavité.* De temps en temps, la mère apporte un petit morceau de pain d'abeilles et le dépose au milieu des larves affamées. Les larves mangent donc *toutes simultanément de la même masse de pain.* A leur dernière mue, les larves perdent leurs pseudopodes et deviennent des nymphes qui restent l'une derrière l'autre dans la cavité du nid. Ainsi, dans ces espèces, la mère reste en contact continu avec les larves.

3° *La majorité des espèces, des plus petites comme taille aux plus grandes.* — La mère pond des œufs isolés et libres sur le fond du tube qui constitue le nid. Au regard de la taille de la mère, les œufs sont très gros, on pourrait dire anormalement gros, et ils paraissent être pondus à de longs intervalles. La mère nourrit individuellement chaque larve ; celle-ci serre entre ses deux gros pseudopodes les particules de pain d'abeille et elle garde ainsi pour elle-même toute la nourriture. Quand on examine un nid qui a été occupé quelque temps par une mère abeille, on y trouve une ou plusieurs larves, dans la position que j'ai décrite, chacune avec sa propre pelote de pain

d'abeille. Plus tard, les filles aident la mère à approvisionner les larves. Quand la colonie est devenue populeuse, on trouve la cavité du tube comblée par les larves et les nymphes à tous les stades. Cependant le dernier œuf git presque toujours sur le plancher du tube. Et, comme la mère doit toujours parvenir jusqu'au fond du tube pour nourrir les plus jeunes larves, le contenu du tube est souvent mélangé ; pourtant les larves les plus grosses et les nymphes sont le plus souvent tout près de l'orifice, donc tout au-dessus. Ainsi, dans ces espèces, les larves perdent leurs pseudopodes à la dernière mue » (1).

Les observations de BRAUNS sur les *Allodape* sont d'un très grand intérêt, car elles révèlent, dans les limites d'un seul genre, toute une série de degrés, débutant par l'approvisionnement en masse du jeune, comme chez les abeilles et les guêpes solitaires, et finissant par l'approvisionnement progressif. Et dans ce dernier cas, il y a non seulement des rapports étroits qui s'établissent entre la mère et ses descendants, mais dans le troisième groupe d'espèces décrit par BRAUNS, une association des descendants avec la mère pour former une famille ou une société qui travaille en commun. L'origine de ces conditions particulières doit être tout simplement, comme le suggère BRAUNS, l'absence de cloisons telles que celles qu'édifient les autres abeilles solitaires entre leurs alvéoles, pleins de provisions. Le degré final, celui des larves nourries individuellement, jour par jour, par la mère et ses filles avec de petites boulettes d'aliments, ne diffère pas dans son essence de ce que nous trouvons chez les bourdons et chez certaines fourmis (2).

(1) BRAUNS a publié, en 1902, une note brève sur ce troisième type de mœurs.

(2) A ce propos, notons que chez les abeilles Gastrilèges du genre *Lithurgus*, — qui sont liées aux *Megachile*, et qui creusent dans le bois des tunnels digitiformes, — on trouve certains

Le genre *Halictus* est le plus étendu des genres d'abeilles ; il se rencontre dans le monde entier, et comprend environ 1.000 espèces décrites, la plupart différant entre elles par des caractères si légers et si subtils, qu'elles font le désespoir des taxonomistes. On n'a étudié les mœurs que d'un petit nombre, les résultats étant presque toujours fragmentaires et souvent contradictoires (1).

A ce qu'on sait, les Halictes nichent dans le sol ou, plus rarement, dans les bois pourris, en agrégations comprenant des centaines de nids. Chaque nid débute par une

indices qui les rapprochent, d'une part des mœurs des *Allodape*, d'autre part de celles des abeilles sociales supérieures. GUTBIER (1914) a découvert qu'une espèce paléarctique, *L. fuscipennis*, pond plusieurs œufs sur la même masse de pain d'abeille, et que celle-ci est dévorée en commun par les larves naissantes. Quand elle atteint sa croissance complète et avant la nymphose, chaque larve s'isole cependant elle-même par des cloisons faites avec ses excréments. Dans une espèce australienne, *L. dentipes*, qu'on connaît aussi aux Carolines et dans d'autres îles du Pacifique, LUDWIG (1904) et FRIESE (1905, 1923) ont observé que certaines cavités digitiformes du nid sont employées comme magasins pour conserver du pollen.

(1) Les espèces européennes ont été examinées par les auteurs suivants : WALCKENAER (1817), EVERSMAÏN (1846), F. SMITH (1855), BREITENBACH (1878), FABRE (1879-80, 1903), VERHOEFF (1891, 1892, 1897), FRIESE (1891, 1923), J. PÉREZ (1895), AURIVILLIUS (1896), FERTON (1898), VON BUTTEL-REEPEN (1903), SEMICHON (1912), FAHRINGER (1914), ARMBRUSTER (1916), LEGEWIE (1922) et STÖRKHERT (1923). Aux Etats-Unis, très peu de savants ont étudié ces abeilles si communes. Les seuls mémoires importants que je puisse signaler sont, l'un, de J.-B. SMITH (1901) sur un *Halictus* non identifié et sur *H. (Augochlora) humeralis*, et l'autre, de MELANDER et BRUES (1903) sur *H. (Chloralictus) pruinosus*. R. VON IHERING (1904) a publié une description des nids de *Augochlora graminea* du Brésil, et LÜDERWALDT (1911), de courtes notes sur les alvéoles d'une espèce brésilienne, *Neocorynura erinnys*. Plus récemment, HERBST (1922) nous a donné quelques indications intéressantes sur les mœurs de trois sous-genres du Chili : *Augochlora*, *Agapostemon* et *Corynura*.

galerie étroite, plus ou moins verticale, ayant en général moins de deux pieds de long, mais pouvant atteindre, dans le cas de l'*Augochlora humeralis*, une profondeur de six pieds. Les cellules ellipsoïdales sont creusées isolément ou en groupes le long de la galerie. Dans certaines espèces (*H. sexcinctus*), elles forment un grossier rayon et, chez *H. quadricinctus*, ce rayon est entouré d'une cavité qui l'isole partiellement. Beaucoup d'*Halictes*, comme l'a observé FABRE, revêtent leur galerie et leurs alvéoles d'une fine couche de sécrétions qui durcissent et constituent comme un vernis hydrofuge. Pendant bien des années, on a discuté avec persistance sur le nombre de générations annuelles de ces abeilles, leur composition sexuelle et leur parthénogénèse. Il n'y aurait aucun intérêt pour nous à nous engager dans la discussion complète des diverses opinions émises par différents auteurs à ce sujet ; je choisirai seulement, pour les examiner rapidement, les interprétations de FABRE et d'ARMBRUSTER et surtout celle de STÖKHERT dont les investigations récentes et très exactes ont donné à cette question un aspect tout nouveau et d'un intérêt intense.

Depuis l'époque de Frederick SMITH, tous les mélittologues sont d'accord sur le fait qu'une couvée d'*Halictus* se développe pendant l'été et produit à l'automne des mâles et des femelles, qu'après l'accouplement et la mort des mâles, les femelles hivernent dans les terriers maternels ou aux alentours, et rétablissent, au printemps suivant, le vieux nid, ou en creusent de nouveaux, puis commencent à aller en quête de provisions pour leurs couvées. FABRE, qui a étudié surtout *H. calceatus* (= *cylindricus*) et, en une certaine mesure, *scabiosæ* (= *sexcinctus*) et *fodiens*, affirme que les femelles fécondées avant l'hiver

ne produisent que des descendants femelles et que ceux-ci produisent, parthénogénétiquement, la génération d'automne possédant des représentants des deux sexes. Il pense donc qu'il y a deux générations par an, l'une de l'automne au printemps, avec des femelles fécondées, l'autre, en été, parthénogénétique. Il est faux, on l'a prouvé, que cette dernière génération comprenne exclusivement des femelles parthénogénétiques, et que les deux sexes de la génération automnale s'accouplent dans le nid ; mais il est exact, comme nous le verrons, que les femelles qui passent l'hiver survivent plusieurs mois et restent les gardiennes du nid. Mais cela n'est pas la seule fonction, ni la plus importante, des femelles âgées.

ARMBRUSTER a entrepris de déterminer le nombre et le caractère des générations annuelles, en faisant la statistique des époques du vol des *Halictus* d'Allemagne, et il conclut que mâles et femelles s'accouplent à l'automne, mais que, tout au moins dans le Nord de l'Europe, les femelles, comme les mâles, meurent après avoir approvisionné leurs alvéoles. Ainsi, la couvée seule passe l'hiver et produit uniquement des femelles au printemps suivant. Celles-ci donnent, sans fécondation, une génération d'été de femelles, qui, à leur tour, produisent parthénogénétiquement la génération d'automne, avec mâles et femelles. Il y aurait donc, d'après ARMBRUSTER, trois générations par an, puisque les femelles de l'automne et du printemps ne sont pas les mêmes individus, comme le croyaient FABRE et d'autres auteurs, et il y aurait deux générations parthénogénétiques, la première ne produisant que des femelles (*thélytoque*), la seconde donnant des représentants des deux sexes (*amphérotoque*). ARMBRUSTER croit qu'il en est de même chez le Sphécode parasite de

Halictus, et va jusqu'à parler d'un type de génération spécial à l'*Halictus*, unique chez les abeilles, puisque les œufs non fécondés n'obéissent pas à la loi de DZIERZON et produisent des femelles à l'été et des mâles et femelles à l'automne.

STÖCKHERT s'élève avec un certain mépris contre cette opinion, qu'il traite de présomptueuse, erronée et appuyée seulement sur des données statistiques. Ses observations personnelles ont été exécutées pendant sept ans dans la Haute-Bavière, et ont porté principalement sur *H. malachurus*, *maculatus*, *sexcinctus*, *immarginatus* et *puncticollis*, qui sont les représentants de la plupart des groupes européens de ce genre. Les observations relatives à la reproduction et à la parthénogenèse ont été soigneusement contrôlées par ZANDER, au moyen de dissections des organes reproducteurs femelles. Il semble que le nombre des générations annuelles varie d'une espèce d'*Halictus* à l'autre. Ainsi certaines formes septentrionales, par exemple *H. lineolatus*, ont seulement une génération comme beaucoup d'espèces d'*Andrena*; d'autres (*H. lucasius*, *H. clavipes* et *H. soror*) en ont deux, chacune possédant des individus des deux sexes, également comme certaines *Andrena*. En outre, quelques *Halictus*, qui accomplissent des vols de longue durée, ont une troisième génération qui s'intercale en automne, surtout quand l'hiver est tardif (*H. morio*, *puncticollis*, *villosulus*). Mais qu'il y ait une, deux, ou trois générations, les mâles meurent à l'automne; il arrive toutefois, mais rarement, dans quelques espèces du Sud de l'Europe, qu'un petit nombre de mâles survivent et s'envolent au printemps suivant; tandis que les femelles hivernent toujours.

STÖCKHERT a donc bien établi que FABRE et ARMBRUSTER

ont eu tort de parler d'une ou de plusieurs générations parthénogénétiques ; cependant, il existe, chez certains *Halictus*, un type de reproduction qui est même plus intéressant parce qu'il éclaire l'évolution des mœurs sociales. On peut prendre comme exemple *H. malachurus*.

Cette abeille niche dans la terre argileuse durcie, et forme des congrégations de plus de mille terriers. Les femelles qui ont passé l'hiver reparaissent du début au milieu de mars ; elles commencent à nettoier les terriers, à les vernir et à visiter les fleurs des saules et des dents de lion. Bien que plusieurs femelles aient hiverné paisiblement dans le même terrier, il n'en reste plus à ce moment que trois, deux, ou le plus souvent une seule, à la suite des luttes qu'elles se livrent entre elles pour la possession du terrier. Les individus expulsés doivent chercher des nids inoccupés, ou en creuser de nouveaux. Les alvéoles des jeunes sont édifiés directement à partir de la galerie principale ; ils reçoivent des provisions et un œuf. S'il reste dans le nid plus d'une femelle, ces filles d'une même mère construisent néanmoins des groupes d'alvéoles séparés. Vers la mi-juin, la couvée éclôt ; elle consiste presque exclusivement en femelles. Celles-ci sont de plus petite taille que leur mère, et d'un autre type ; les taxonomistes les ont décrites sous le nom d'*H. longulus*. Les premiers individus formés sont anormalement petits. Il n'y a pas de mâles *longulus*. La mère est encore en vie et ses filles du type *longulus* restent auprès d'elle et commencent à édifier des alvéoles. Ce travail s'exécute surtout la nuit, comme FABRE l'a observé chez *H. calceatus*. Les œufs de ces alvéoles sont pondus par la mère et non par les *longulus*, qui cependant récoltent les provisions, consistant surtout en pollen de *Hieracium* et *Leontodon*. La mère reste au logis et en garde l'entrée, comme l'ont observé FABRE et d'autres. Les femelles *longulus* vont ainsi en fourrageurs jusque vers la fin de septembre, quoique chaque individu ne vive probablement pas plus de quatre à six semaines. Leur nombre augmente jusqu'en août ; il y en a alors environ une douzaine dans chaque nid. Vers le début d'août, commencent à apparaître les femelles du type *malachurus*, toujours à partir d'œufs pondus par la même mère. Ces femelles sont très engourdies et léthargiques, en comparaison des femelles *longulus* si actives et remuantes, et elles ne récoltent point le pollen, mais explorent les fleurs pour chercher le nectar. Les mâles, également fils de la vieille mère, ap-

paraissent en même temps et deviennent de plus en plus nombreux ; ils ne s'occupent point des femelles *longulus*, mais ils sont prompts à s'unir, sur la surface du nid, avec les jeunes femelles *malachurus*, lorsque celles-ci sortent du terrier à l'aurore de quelque jour ensoleillé. C'est une sorte d'esquisse d'un vol nuptial. A la dissection, on ne trouve jamais de femelles *longulus* fécondées. Après avoir survécu durant tout l'hiver précédent et avoir produit les *longulus* en été et les *malachurus* à l'automne, la vieille mère, tout usée et les ailes à demi détruites, survit jusqu'à la fin de la saison. Les dissections de ZANDER ont montré que ses ovaires peuvent contenir des œufs mûrs et son spermathèque être rempli de sperme, jusqu'à la fin d'août. Un peu plus tard, elle cesse de pouvoir voler, elle s'éloigne en rampant et meurt. Meurent aussi les femelles *longulus* et les mâles, mais les jeunes femelles *malachurus* fécondées s'apprêtent à hiverner dans leur nid maternel.

STÖCKHERT a retrouvé chez *H. maculatus* des mœurs très voisines de celles de *malachurus*. Les femelles d'été sont également plus petites que leur mère, mais elles ont le même dessin, et n'ont pas reçu des taxonomistes, un nom différent. Chez *H. immarginatus*, au contraire, les femelles d'été diffèrent de leur mère par leur taille, leur ponctuation et leur rugosité, et sont connues sous le nom de *pauillus*. La forme estivale de *H. puncticollis*, quoique ayant la même taille que la mère, en diffère assez pour avoir mérité des systématises le nom de *villosulus*.

Dans ce bref résumé des observations de STÖCKHERT, vous n'avez pu manquer de remarquer la ressemblance très frappante et très suggestive de *H. malachurus* et des genres *Vespa* et *Bombus*. Les femelles *longulus* stériles correspondent parfaitement aux ouvrières des *Vespa* et *Bombus*, tandis que la mère *malachurus* représente la reine, guêpe ou bourdon, qui passe l'hiver. En fait, l'organisation sociale de *H. malachurus* et des espèces voisines est presque aussi hautement développée que chez *Bombus*, sauf en ce qui concerne le nombre des individus collaborant. La ressemblance s'accroît encore du fait que, chez quelques espèces voisines (*H. sexcinctus* et *quadricinctus*), les cellules des jeunes ont la forme d'un rayon

grossier, et que, suivant FAHRINGER (1914), *H. scabiosæ* utilise certains alvéoles pour emmagasiner du pollen. Vous remarquerez, en outre, qu'il n'y a, dans le genre *Halictus*, aucune infraction à la loi de DZIERZON, aucune femelle ayant une origine parthénogénétique ; les affirmations opposées de FABRE et d'ARMBRUSTER proviennent d'une erreur d'interprétation des faits. Les observations de STÖCKHERT, sur lesquelles j'aurai l'occasion de revenir, nous montrent quelles nombreuses surprises nous sont réservées, lorsqu'on abordera, dans d'autres continents et surtout en Amérique du Sud et en Australie, l'étude expérimentale précise des mœurs de ces abeilles en apparence si monotones et dépourvues d'intérêt.

*
* *

Les abeilles sociales supérieures, les Bombinés, Méliponinés et Apinés, qui représentent les formes les plus hautement différenciées dans la section « podilège » de la famille des Apidés, offrent aux phylogénistes un si grand nombre de problèmes embarrassants, que toute une série de leçons suffirait difficilement à les examiner comme il convient. On a souvent supposé que ces trois familles étaient assez étroitement unies entre elles, en partie à cause de leurs ressemblances morphologiques, et en partie parce que toutes secrètent de la cire et s'en servent pour édifier leurs rayons et leurs alvéoles ; mais il y a de telles divergences dans leurs mœurs et la genèse de leurs sociétés que nous sommes conduits à soupçonner l'existence de trois développements convergents à partir de plusieurs sources ancestrales indépendantes, plutôt que trois branches divergentes d'un tronc commun. Cette

idée est bien suggérée par les colonies de formes telles que *Halictus malachurus*, dont nous avons vu qu'elles ressemblaient tant à celles des Bombinés. Mon temps est si mesuré, que je me limiterai à vous fournir un petit nombre d'indications sur la paléontologie, la sécrétion de la cire, le degré de polymorphisme et les méthodes suivant lesquelles s'établissent les colonies, dans ces trois sous-familles.

On a décrit des abeilles sociales dans l'ambre de la Baltique (Oligocène inférieur), dans l'ambre de la Sicile (Miocène) et dans les divers schistes de l'Oligocène supérieur et du Miocène d'Europe, et von BUTTEL-REEPEN (1906, 1915) a tenté d'interpréter certains de ces fossiles comme les ancêtres effectifs de notre moderne *Apis mellifica*. Mais une étude récente d'un spécialiste des abeilles, COCKERELL (1909 a, 1909 b), a montré que ces espèces, placées parmi les entomologistes antérieurs dans les genres modernes *Bombus*, *Melipona*, *Trigona* et *Apis*, appartiennent en majeure part à des genres éteints presque tous, et très différents.

Parmi les espèces de Bombinés trouvées dans l'ambre de la Baltique, *Bombus pusillus* Menge a seulement trois millimètres de long et ne peut donc être un *Bombus*; *B. carbonarius* Menge et *Bombusoides mengei* Motschulsky sont, suivant COCKERELL, absolument méconnaissables. COCKERELL (1909 a) a montré que, parmi les cinq espèces de *Bombus* de l'Oligocène supérieur et du Miocène qu'on a décrites, deux (*B. jurinei* et *abavus*) appartiennent au genre *Xylocopa* et on ne peut s'empêcher de conserver quelque doute sur l'identification générique des autres, *antiquus* Heyden, *crassipes* Novat et *grandævus* Heer.

COCKERELL (1909 b) a cependant trouvé trois genres distincts voisins des *Bombus*, dans l'ambre de la Baltique, à savoir : *Protobombus* avec deux espèces, *Chalcobombus* avec deux et *Sophrobombus* avec une seule. Il décrit *Protobombus* comme beaucoup plus proche de *Bombus* que d'*Apis*, et peut-être est-

il l'ancêtre direct du premier de ces genres, Les autres genres représentent des lignées collatérales, ne conduisant en aucune façon à nos abeilles modernes. Nous pourrions en conclure que les Bombinés étaient, pendant le Tertiaire, un groupe plus vaste, plus diversifié qu'à l'époque actuelle, où ils ne comptent qu'un seul genre.

BRISCHKE et BURMEISTER (HANDLIRSCH, 1908) ont cité des espèces de *Melipona* et *Trigona* trouvées dans l'ambre de la Baltique, mais COCKERELL regarde comme dénués de toute valeur ces rapports génériques. Cependant, TOSI (1896) a décrit et figuré très suffisamment deux Méliponinés appartenant à un genre éteint, *Meliponoryctes succini* et *sicula*, trouvées dans l'ambre de la Sicile, qui est plus récent. Cela est d'un grand intérêt, car cela montre que cette sous-famille, actuellement limitée aux régions néotropicales, Ethiopie, Indes, Australie, a été autrefois représentée en Europe. Il peut donc se trouver des Méliponinés authentiques dans l'ambre de la Baltique, qui contient de nombreux genres d'insectes confinés maintenant en Australie et dans les Indes Orientales.

Les deux espèces fossiles d'*Apis*, dont VON BUTTEL-REEPEN fit la base de ses vues sur l'origine germanique de l'abeille domestique, ont eu un triste sort. Suivant COCKERELL (1909 a), *Apis adamitica* Heer, du Miocène d'OËningen, se trouve être un *Lithurgus*, c'est-à-dire une abeille gastrilège voisine du genre *Megachile*, et, toujours d'après le même auteur, l'*Apis meliponoides* de VON BUTTEL-REEPEN, trouvé dans l'ambre de la Baltique, est, non un *Apis*, mais le type d'un genre nouveau, *Electrapis*. Une seconde espèce, *torquisti*, rapportée sans certitude par COCKERELL au genre *Electrapis*, est plus voisine encore du genre *Bombus*. L'*Apis proava* de MENGE, provenant aussi de l'ambre de la Baltique, s'identifie difficilement d'après la description donnée et appartient sans doute à quelque autre genre. Ainsi, nous demeurons pratiquement privés de toute donnée paléontologique permettant de dresser un arbre généalogique, analogue à celui de VON BUTTEL-REEPEN, pour les Bombinés, Méliponinés et Apinés.

*
* *

Dans ma dernière leçon, je n'ai peut-être pas assez insisté sur les progrès très frappants que fait la nidification chez les guêpes diploptères, à partir des nids construits

dans ou avec la terre et l'argile, et en passant par les nids faits de petits morceaux de feuilles (Zethinés), pour arriver enfin aux nids des cinq sous-familles sociales, qui fabriquent un véritable *papier mâché*, consistant en fines fibres végétales agglutinées avec une sécrétion buccale.

Une évolution parallèle se retrouve chez les Abeilles ; la plupart des formes solitaires inférieures nichent dans le sol ou font des alvéoles en terre, tandis que les formes supérieures utilisent des substances végétales très diverses, quelquefois même une pâte de feuilles, comme chez l'espèce européenne, *Osmia inermis*, et enfin, dans les trois sous-familles sociales les plus hautes, le matériel nécessaire à la construction des alvéoles pour les jeunes et pour les réserves est obtenu exclusivement sous la forme d'une sécrétion unique en son genre, connue sous le nom de cire des abeilles. Il y a donc, dans les deux groupes, une évolution similaire et très significative, depuis les mœurs les plus primitives, terricoles ou humicoles, jusqu'aux mœurs arboricoles plus élevées.

Il n'a jamais été prouvé qu'aucune des abeilles solitaires sécrète de la cire ; mais von BUTTEL-REEPEN (1903) et FRIESE (1923) ont fait remarquer que les spécimens femelles récemment tués de plusieurs genres (*Tetralonia*, *Eucera*, *Anthophora*, *Pachymelus* et *Xylocopa*) laissent exsuder, en séchant, entre les segments abdominaux et sur leur face dorsale, une substance qui rappelle beaucoup la cire, quoique l'analyse chimique, faite sur *Tetralonia*, n'ait rien révélé que la présence de graisse. Mais la cire a une composition analogue, étant aussi formée de lipoides. FRIESE ne croit pas que ces exsudats graisseux puissent être utilisés par les abeilles solitaires, puisqu'elles ne sont munies à leurs pattes postérieures d'aucun appa-

reil pouvant servir à les récolter entre les segments ; mais tout ceci a été très peu étudié, et il nous est impossible d'affirmer qu'il n'existe point, chez certaines espèces solitaires, des caractères physiologiques définis, qui conduisent graduellement à la sécrétion de cire telle qu'elle se produit chez les abeilles sociales supérieures (1).

Les régions qui sécrètent la cire chez les Bombinés, Méliponinés et Apinés, sont, on le sait, distribuées très différemment sur l'abdomen et suivant les individus des différentes castes ; chez les *Bombus*, la cire est sécrétée aussi bien par les reines que par les ouvrières, et du second au quatrième segments abdominaux, dorsalement et ventralement ; chez les Méliponinés, elle est sécrétée par les reines, les ouvrières et les mâles, du second au quatrième segments, mais seulement sur la face dorsale ; et chez les Apinés, seules les ouvrières en produisent et seulement sur la face ventrale, du second au cinquième segments. Dans tous les cas, la sécrétion n'a lieu que chez les individus jeunes. Les Bombinés seraient donc les représentants du degré le plus primitif et le plus généralisé, c'est-à-dire le degré qui aurait donné naissance aux conditions réalisées chez les Méliponinés, par la perte des

(1) HESELHAUS (1922) a montré que, sous les larges aires veloutées qui bordent l'orbite interne des *Andrena*, et dans certains segments abdominaux, chez les *Osmia*, il y a des glandes qui ressemblent beaucoup, par leur structure, aux vraies glandes à cire des Apinés, Bombinés et Méliponinés, telles que les a décrites DREYLING (1905). Ces organes ne produisent certainement pas de la cire typique, chez *Osmia* et *Andrena*. Chez *Andrena*, la sécrétion produite est peut-être une huile essentielle volatile et les glandes faciales seraient donc des organes odorifères ; toujours, celles-ci sont bien proches des organes olfactifs de l'antenne, et ce fait est, comme l'indique HESELHAUS, peu favorable à une telle interprétation.

glandes de la face ventrale de l'abdomen, et, chez les Apinés, par la perte de celles du côté dorsal. La façon dont la cire est utilisée présente aussi des différences intéressantes d'une sous-famille à l'autre ; les Apinés l'emploient pure ; les Bombinés la mélangent avec une grande quantité de pollen [voir les analyses de SUNDWICK citées par ARMBRUSTER (1914)] et de substances grasses ; et les Méliponinés la mélangent largement de terre, de résines (propolis) et d'autres substances d'origine végétale.

*
* *

Comme j'ai l'intention de discuter assez longuement la question du polymorphisme, ou développement de castes chez les insectes sociaux, dans deux leçons qui suivront, je ne ferai que l'effleurer, en ce qui concerne les abeilles. Chez certains *Halictus* et chez les *Bombus*, la femelle présente deux phases, mais elle n'offre que des différences minimales de structure, en comparaison de celles que nous montrent les guêpes sociales, les ouvrières étant, chez celles-ci, de plus petite taille que la reine, non fécondables, et par suite stériles ou pondant des œufs ne produisant que des mâles. La différenciation est quelque peu plus poussée chez les Méliponinés et les Apinés ; ici, les différences de mœurs entraînent une inversion significative des conditions observées chez les *Halictus* et *Bombus* ; la reine, tout en conservant et en exagérant même la fécondité des reines de ces dernières formes, subit une dégénérescence, réductrice de l'appareil de récolte du pollen aux pattes postérieures, et de certaines parties de la tête (plus petite taille de la tête chez les Méliponinés, réduction des parties buccales chez *Apis*).

Pour terminer, je vous dirai quelques mots des différentes façons dont se forment les colonies chez les Bombinés, Méliponinés et Apinés, et sur la question de la *monogynie* (« monogamie » ou « monomérose ») et de la *polygynie* (« polygamie » ou « pléomérose »), que j'ai effleurée dans la leçon précédente. Dans les régions tempérées nord, la colonie de *Bombus* a un développement annuel ; elle est fondée par une seule reine fécondée, ayant passé l'hiver, tout comme les colonies de *Vespa* ;



Fig. 15. — Abeille domestique (*Apis mellifica*). a, ouvrière ; b, reine ; c, mâle

mais, d'après R. VON IHERING (1903), les colonies de *B. carbonarius* et *cayennensis* du Brésil sont pérennantes et contiennent plusieurs reines fécondées, qui fondent de nouvelles colonies en essaimant, comme beaucoup de guêpes sociales tropicales, étudiées par DUCKE, par R. et H. VON IHERING et par ROUBAUD. Suivant SILVESTRI (1902) et H. VON IHERING (1903), les colonies de Méliponinés se fondent aussi par essaimage. Il y a seulement une reine dans chaque colonie, et, comme elle ne peut voler, étant alour-

die par son abdomen trop volumineux, et ses ailes, relativement petites, étant souvent mutilées, les essaims d'ouvrières quittent le nid avec de jeunes reines, comme dans le cas des guêpes tropicales et des bourdons. Chez l'abeille domestique, on sait parfaitement qu'il n'y a qu'une seule reine, mais elle conserve son aptitude au vol, et elle part avec un essaim d'ouvrières, aussitôt qu'une jeune reine est sur le point de naître dans la ruche. Par anticipation, je puis vous dire que, chez les Formicidés, la grande majorité des espèces, même tropicales, fondent indubitablement leurs colonies comme les *Vespa* et les *Bombus* des régions tempérées ; quoique des colonies puissent aussi se former par essaimage, c'est-à-dire au moyen de femelles fécondées, abandonnant les colonies vastes, en compagnie d'ouvrières et parfois aussi en association avec un petit nombre de jeunes sœurs reines (« pléomérose primaire »).

Si nous mettons à part, pour les considérer ultérieurement, les cas aberrants de certains parasites sociaux, nous pouvons donc distinguer quatre types dans le mode de formation des colonies chez les Aculéates sociaux, savoir :

1° *Le type Vespa*, observé aussi dans les espèces septentrionales de *Bombus* et *Polistes*, chez *Haliectus* et chez beaucoup de fourmis. La colonie naissante est concentrée en une reine fécondée unique.

2° *Le type Belonogaster*, rencontré aussi parfois chez les *Haliectus* et quelques fourmis (*Lasius*, *Myrmecocystus*, WHEELER, 1917, etc.). La colonie débute avec plusieurs reines fécondées, probablement sœurs.

3° *Le type Melipona*, représenté aussi par beaucoup de Vespidéés tropicaux (*Polistes*, *Polybia*, etc.) et par *Bombus*. La colonie ne renferme d'abord qu'une seule reine fécondée et un certain nombre d'ouvrières qui sont ses sœurs.

4° Le type *Apis mellifica*, qui ne paraît exister chez aucun autre insecte. La nouvelle colonie est formée d'une vieille reine fécondée et d'un certain nombre d'ouvrières qui sont ses filles.

Le quatrième type n'est peut-être qu'une variante du troisième, cela n'a pas été démontré de façon satisfaisante ; sans doute pourrait-on élucider quelque peu ce point litigieux par une étude sérieuse d'autres espèces d'*Apis*, *A. dorsata* et *A. florea* de la région indo-malaise. Le type *Vespa* est monogyne, tandis que les types *Belonogaster* et *Melipona* sont polygyne, avec la différence que, dans le premier, les individus fondant la nouvelle colonie sont tous fertiles, alors que, dans le second, un seul est fertile, tous les autres étant stériles.

*
* *

R. et H. VON IHERING, DUCKE et ROUBAUD admettent que les types polygyne sont plus primitifs, le type monogyne étant un type dérivé, qui a paru chez les abeilles et les guêpes septentrionales comme conséquence de conditions climatiques défavorables. Mais ceci ne peut s'appliquer à la monogynie quasi-universelle des fourmis. D'un autre côté, nous pourrions dire que les colonies de *Vespa* et de *Bombus* septentrionaux produisent chaque année un essaim de femelles et d'ouvrières, mais l'apparition du froid fait périr les ouvrières moins résistantes et ne laisse survivre que les reines fécondées éparses qui hibernent jusqu'au printemps suivant. Il me paraît que la question de la plus ou moins grande ancienneté de l'une ou l'autre méthode est purement scholastique ; que la méthode suivie ne doit dépendre que du degré de tolérance mutuelle et d'animosité des reines. Ceci semble prouvé par les sociétés primitives d'*Halictus* (STÖCKHERT, 1923). Un certain nombre de reines sœurs fécondées hibernent paisiblement dans le même terrier maternel ; mais, à l'arrivée du printemps, des conflits éclatent entre elles et cela conduit

à une colonie monogyne. Pourtant, dans certains cas, deux ou trois de ces sœurs peuvent calmer leur hostilité et établissent une colonie polygyne. Nous retrouverions une imprécision analogue dans le type de formation des colonies chez les guêpes et chez les *Bombus* de nos régions, si les reines fécondées avaient pour habitude d'hiverner dans le nid maternel, ou, chez les fourmis, si les reines, au lieu de se disperser au cours du vol nuptial, se groupaient dans des cavités appropriées. Cela se produit parfaitement pour plusieurs reines chez les *Lasius*, *Formica* ou *Myrmecocystus*, et VON BUTTEL-REEPEN (1905) a assisté à la naissance d'une colonie digyne de *Lasius niger*. Pendant douze mois, deux reines de cette espèce vécurent très amicalement côte à côte, soignant en commun leurs couvées, mais, dès qu'apparurent les premières ouvrières, elles se livrèrent, l'une à l'autre, de violents combats. On les sépara, et l'une d'elles, cruellement blessée par sa sœur, fut tuée par les ouvrières ; ainsi la colonie devint monogyne. Les instincts des deux reines subirent ainsi un brusque changement au moment où la couvée devint mûre. Un tel changement survient chez *Halictus*, mais à une phase bien plus précoce de la formation des colonies, tandis qu'il ne paraît pas se produire chez *Belonogaster* (1).

(1) D'après les observations de JANET (1904), on voit que dans les colonies polygynes avancées de *Solenopsis* et de *Tetramorium*, conservées dans des nids artificiels, les reines sont peu à peu tuées par les ouvrières, si bien qu'une seule subsiste. Comme cette élimination ne se produit pas dans les colonies sauvages, JANET suppose, avec juste raison, semble-t-il, que cela provenait sans doute d'un défaut de nourriture dans les nids artificiels.

CHAPITRE IV

L'ÉVOLUTION DES FOURMIS

Principales subdivisions ; leurs rapports. — Origine monophylétique ou polyphylétique. — Origine des fourmis parmi les Aculéates. — Les *Tiphiidæ*. — Documents paléontologiques. — Thermophilie et xérophilie des fourmis. — Apparition probable au Trias. — Ancienneté et longue durée de l'évolution du groupe.

Le troisième et dernier groupe d'Aculéates sociaux, le plus intéressant de maint point de vue, comprend la famille des *Formicidæ*, ou fourmis. C'est un groupe essentiellement tropical. Jusqu'à une époque récente, la connaissance que nous en avons se restreignait au petit nombre d'espèces de la zone tempérée nord ; aucune description compréhensive n'était possible. Toutefois, durant la seconde moitié du siècle dernier, FOREL, EMERY, ERN. ANDRÉ, SANTSCHI, VIEHMEYER, DONISTHORPE, CRAWLEY, MANN, moi-même, et d'autres, bâtissant sur les fondations posées par LATREILLE, Frederick SMITH et Gustave MAYR, avons entrepris de compléter l'édifice taxonomique de la famille, et d'acquérir à l'occasion quelque connaissance des mœurs des différentes espèces, autant qu'il était possible. Il reste encore évidemment beaucoup à faire, mais la masse de faits accumulés est déjà imposante.

Ces faits ont servi, et servent, à l'élaboration d'ouvra-

ges succincts, dont plusieurs sont déjà à la portée des travailleurs. Durant les vingt dernières années, des ouvrages généraux, semi-populaires, ont été publiés par FOREL en français, par ESCHERICH (1917) et BRUN (1924) en allemand, par EMERY en italien (1915 a) et par DONISTHORPE (1915) et moi-même, (1910, 1923), en anglais. Les « *Fourmis de la Suisse* » de FOREL (nouv. édit. 1920), et surtout son « *Monde Social des Fourmis* » (1921-23), embrassent si bien le sujet que je suis sans excuse de consacrer cette conférence à la structure et aux mœurs des fourmis. Je suis bien sûr que vous avez quelque connaissance des fourmis, aussi ne m'occuperai-je, aujourd'hui, autant que le temps le permettra, que d'un petit nombre de sujets généraux, tels que la phylogénie de la famille, ses restes fossiles, et sa distribution géographique.

*
* *

Le fait que la famille des Formicidés, à l'inverse de celles des Vespidés et des Apidés, se compose uniquement d'insectes sociaux, est un obstacle sérieux à la recherche de leur phylogénie. On en a décrit jusqu'à présent 6.000 formes différentes : espèces, sous-espèces, et variétés, de toutes les parties du monde, et il est probable que nos jeunes myrmécographes porteront le nombre à 10.000, avant la fin du siècle présent. On connaît à peine la moitié de ce nombre de formes de termites : les fourmis sont donc de beaucoup le plus vaste groupe d'insectes sociaux. Selon FOREL et EMERY, la famille des Formicidés comprend cinq sous-familles : les *Ponerinæ*, *Dorylinæ*, *Myrmicinæ*, *Dolichoderinæ* et *Formicinæ* (*Camponotinæ*). Les *Ponerinæ* sont un groupe primitif mais assez hétéro-

gène. Les *Dorylinæ* comprennent les fameuses fourmis d'Afrique, et les fourmis militaires ou fourmis visiteuses de l'Amérique tropicale. Les *Myrmicinæ* sont un assemblage vaste et assez hétérogène de genres. On les reconnaît toutefois aisément aux deux petits segments pétiolaires de l'abdomen, présents dans toutes les castes. Les *Dolichoderinæ* et *Formicinæ* se caractérisent toutes deux par un petit et unique segment pétiolaire, mais différent par la forme du gésier, celle de l'orifice anal et le caractère des glandes venimeuses. J'ai récemment reconnu deux autres sous-familles : les *Cerapachyinæ*, incluses primitivement dans les *Ponerinæ*, et les *Pseudomyrminæ*, placées autrefois parmi les *Myrmicinæ*. Il me semble qu'on devrait encore créer une huitième sous-famille pour la tribu très aberrante et très spécialisée des *Leptanillini*, qu'EMERY place parmi les *Dorylinæ*. Il est probable que les *Myrmicinæ* seront dans l'avenir scindées en plusieurs sous-familles.

Voici donc quelles sont les principales séries de sous-familles qu'on peut reconnaître à l'heure actuelle. J'indique en regard leur distribution géographique essentielle :

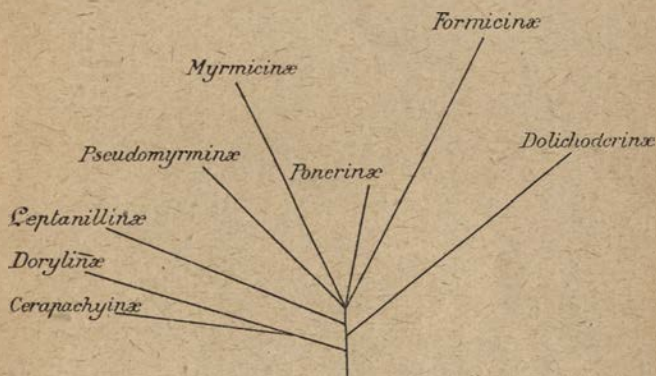
- Dorylinæ*. — Tropicales et subtropicales.
- Cerapachyinæ*. — Tropicales et subtropicales.
- Ponerinæ*. — Très largement tropicales.
- Leptanillinæ*. — Tropicales et subtropicales.
- Pseudomyrminæ*. — Tropicales.
- Myrmicinæ*. — Cosmopolites.
- Dolichoderinæ*. — Largement tropicales.
- Formicinæ*. — Cosmopolites.

On voit que presque toutes les fourmis nord-américaines et européennes appartiennent à deux sous-familles seulement : les *Myrmicinæ* et les *Formicinæ*. On a beau-

coup discuté les relations des familles entre elles. Un certain nombre de sous-familles sont dans leur ensemble très primitives (*Dorylinæ*, *Cerapachyinæ*, *Ponerinæ*), tandis que d'autres sont très hautement spécialisées (*Dolichoderinæ*, *Formicinæ*). Il y a en outre des groupes annexes comme les *Cerapachyinæ*, qui unissent les *Ponerinæ* aux *Dorylinæ*; *Rhopalomastix*, qui, selon FOREL, marque le passage des *Ponerinæ* aux *Formicinæ* et *Aneuretus* qui semble relier *Dolichoderinæ* et *Ponerinæ*. En outre, on peut reconnaître un certain nombre de tendances morphologiques et éthologiques : la réduction progressive de l'aiguillon dans les familles les plus spécialisées (quelques *Myrmicinæ*, les *Dolichoderinæ* et les *Formicinæ*), le passage de la vie terricole à la vie arboricole, dont je parlerai plus tard, et l'évolution d'un régime entomophage prononcé à un régime aphidicole et végétarien (spermatophage et mycétophage). Cette dernière évolution ressemble étrangement à celle de l'Homme, telle que la concevait, le premier, CONDORCET, du stade chasseur et pastoral au stade agricole ; elle ressemble aussi aux trois stades de l'histoire humaine reconnus par Auguste COMTE : conquête, défense, industrie.

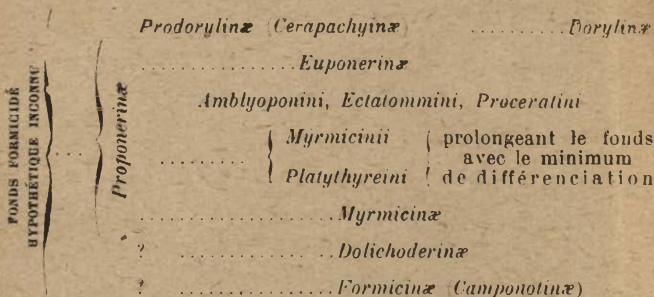
Je ne crois donc pas du tout, contrairement à HANDLIRSCH (1924) que la discussion des relations mutuelles des sous-familles de Formicidés soit inutile. On peut pardonner à HANDLIRSCH, auteur de maint arbre phylétique, de rejeter ceux des autres hyménoptéristes. Mais que penser de lui quand on le voit proclamer inutile une occupation à laquelle il s'est si souvent livré ? Après tout, ces arbres phylétiques ne sont que des traductions graphiques des relations phylogéniques concevables. Ils n'ont ni plus ni moins de valeur que les autres manières de présenter en raccourci des notions que nous savons provisoires, dans des domaines encore obscurs. Si nous osons donc, en dépit de l'éminent entomologiste autrichien, essayer de

construire l'arbre généalogique des sous-familles de Formicidés, nous lui donnerons l'allure suivante :



Les *Ponerinæ* représentent le fond primitif, d'où ont divergé les autres sous-familles. Le degré de spécialisation que ces sous-familles ont atteint est indiqué grossièrement par le niveau de leur nom.

Il y a une question que les myrmécologistes n'ont pas discutée explicitement, bien que notre étude des Vespides et des Apidés la suggère. C'est la suivante. Les différentes familles de fourmis dérivent-elles réellement d'un fond commun, où sont-elles polyphylétiques, comme les différentes sous-familles sociales de guêpes et d'abeilles ? Nous les avons considérées, dans le diagramme qui précède, comme monophylétiques ; c'est l'opinion soutenue par FOREL en 1910, et par moi-même en 1920. Mais EMERY croit à une origine polyphylétique des sous-familles, telle que le schéma ci-dessous (publié en 1920) l'indique :



EMERY suggère donc que, du fond commun d'ancêtres hypothétiques, ont pris naissance quatre séries parallèles d'évolution. Ce fond commun remonterait beaucoup plus haut que les *Proponerinae*, ancêtres des *Ponerinae*. Par conséquent, si nous adoptons les vues d'EMERY, nous sommes dans un cas tout à fait semblable à celui des Vespides ; les ancêtres hypothétiques ont dû être très primitifs. Ce sont très probablement des Aculéates solitaires et subsociaux. Il est très clair que, si tous les Vespides et les Apides solitaires avaient disparu, nous considérerions très probablement les formes sociales, seules survivantes, comme des familles monophylétiques. Mais, d'un autre côté, les différentes sous-familles de Formicidés ont toutes des relations très étroites et, comme nous l'avons dit, elles semblent être unies par des groupes annexes. Il est donc plus probable que la famille dans son ensemble, est bien monophylétique.

Nous avons maintenant à chercher le point d'origine des fourmis parmi les Aculéates solitaires, autant que nous le pouvons en faisant appel à la morphologie, la paléographie et l'éthologie. Dans l'ensemble, on a l'impression

d'une famille étroitement circonscrite et très archaïque. On trouve cet aspect archaïque dans les nombreux genres et espèces qui combinent des caractères évidemment

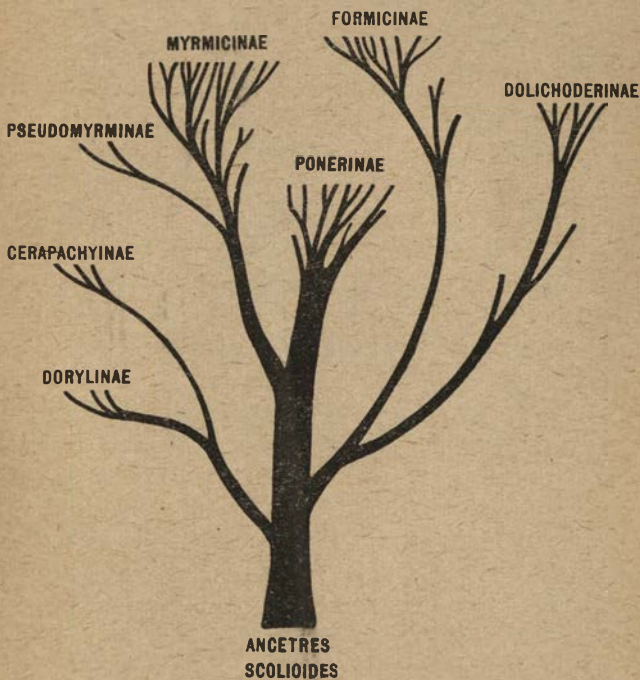


Fig. 16.

très anciens avec des caractères de haute spécialisation : dimorphisme sexuel prononcé, puisque les différences entre mâles et femelles sont, à part les ailes, plus pronou-

cées que dans tous les autres Aculéates, caste d'ouvrières extrêmement spécialisées, non seulement aptères, mais différant beaucoup plus de la femelle fertile, ou reine, que chez les Apidés ou les Vespidés solitaires. Toutes ces différences indiquent une évolution très longue, plus longue apparemment que celle des guêpes ou des abeilles sociales. Il est évident qu'il ne faut pas chercher les ancêtres des Formicidés parmi les *Sphecidæ*, ou Fouisseurs, mais, à cause de la structure du thorax, l'absence des strigiles aux pattes postérieures, la nervation de l'aile, etc..., parmi les Vespoïdés ou Vespiformes. Les Diploptères (*Vespidæ*) et *Pompilidæ* doivent être éliminés comme ancêtres, à cause de leurs caractères morphologiques. Nous restreignons donc la recherche à la série de dix familles qui constitue la section *Heterogyna*, la plus ancienne du sous-ordre des Aculéates : les *Sapygidæ*, *Scoliidæ*, *Tiphidæ*, *Thynnidæ*, *Methocidæ*, *Plumariidæ*, *Mutillidæ*, *Apterogynidæ*, *Fedschenkiidæ* et *Anthoboscidæ*. Le type de comportement de ces insectes, pour autant qu'on le connaisse, est très uniforme, et plus primitif que celui des Pompilidés, des Vespidés solitaires et des Sphécidés, puisque ils se conduisent précisément comme des parasitoïdes, cherchent et paralysent leur proie insecte, et pondent sur elle *in situ*, ou, dans de rares cas (*Sapygidæ*), se conduisent comme parasites d'abeilles ou de Sphécidés.

Les auteurs n'ont pas été longs à tirer parti du fait que nous venons de mentionner, pour soutenir des opinions différentes sur la famille à laquelle se relie le plus étroitement les Formicidés. La plupart d'entre eux, à la suite de LATREILLE, se sont arrêtés aux Mutillidés, mais d'autres ont montré des caractères de fourmis chez pres-

que toutes les autres familles d'*Heterogyna*. (Superfamille « *Formicina* », de BÖRNER) (1).

Selon BÖRNER (1919), on pourrait construire une fourmi idéale en combinant l'aile postérieure du mâle de *Mutilla*, les mâchoires d'un Myrmoside, les épines tibiales d'un Méthocide et le crâne d'un Sapygide. Il considère réellement les *Plumariidæ* comme une sous-famille de Formicidés et *Plumarius* comme « peut-être la plus ancienne des formes de fourmis ». Mais si sa suggestion que le crâne des fourmis est plus primitif que celui des Scoliidés, Thynnidés et Mutillidés est intéressante, il est d'autre part évident que les Sapygidés, et très probablement les Plumariidés, sont, à maint égard, moins analogues aux fourmis que beaucoup d'autres familles d'*Heterogyna*. Les Sapygidés sont connus comme parasites d'abeilles solitaires. Les mœurs de *Sapyga quinquepunctata*, telles que les décrit FABRE (1890), et celles de *S. similis*, telles que les décrit NIELSEN (1902), montrent qu'ils se conduisent comme des Térébrants et utilisent leur long aiguillon en oviscapte, pour percer les parois de la cellule de l'abeille et déposer l'œuf près de l'œuf de l'hôte, ou sur lui. La jeune larve de *Sapyga*, après avoir dévoré l'œuf de l'hôte, s'attaque aux provisions qui lui étaient destinées (pollen et miellée). A cause de ce régime végétal, NIELSEN voudrait placer les Sapygidés parmi les *Apidæ*, où CURTIS les avait une fois placés (près des abeilles parasites du genre *Nomada*), « ou même dans une famille alliée indépendante » (2).

(1) BÖRNER (1919), comme HANDLIRSCH, a opéré beaucoup de fusions dans ce groupe. Ce dernier auteur (1924), ne reconnaît que quatre familles : les *Sapygidæ*, les *Rhopalosomatidæ* (que j'ai placée dans les *Bethylqidea*), les *Mutillidæ* et les *Formicidæ*, et traite comme sous-familles les autres groupes dont nous avons parlé plus haut. Les *Mutillidæ* englobent donc, comme sous-familles, les *Mutillinæ*, les *Anthoboscinæ*, les *Scoliinæ*, les *Fedschenkiinæ*, les *Pterombrinæ*, les *Thynninæ*, les *Methocinæ*, les *Myrmosinæ*, les *Apterogyninæ* et les *Radobæninæ*. Il considère que les *Plumariidæ* constituent une superfamille indépendante, qu'il place au commencement de la série des Aculéates.

(2) Si ce qui dit ROHWER dans les « *Hymenoptera of Connecticut* » (1916, p. 620) est correct, à savoir que l'une des Sapygidés Nord-Américaines a été élevée sur les cellules d'une guêpe crépineuse (*Sceliphron cementarium*), le genre contiendrait au moins quelques espèces entomophages.

Des singuliers Plumariidés, on ne connaît que des mâles. Il n'y a que deux genres ; *Plumarius* (*Konowiella*), de l'Argentine et du Chili et *Myrmecopterina* (*Archihymen*) de l'Afrique du Sud (voir BRUES, 1924c), distribution qui indique que la famille est très ancienne. La nervation alaire est beaucoup plus primitive que celle des fourmis et les antennes et l'abdomen sont tout à fait différents. La femelle est probablement aptère.

On connaît peu de choses en ce qui concerne les *Fedschenkiidæ* et les *Anthoboscidæ*, chez lesquelles les femelles possèdent des ailes, comme les mâles. On ne connaît que deux espèces de *Fedschenkia*, toutes deux du Turkestan (Ernest ANDRÉ, 1903). La seule espèce d'*Anthoboscidæ* que j'aie vue, notre *Sierolomorpha ambigua* d'Amérique du Nord, alors qu'elle est très primitive, paraît être trop simple pour qu'on la regarde comme proche de l'ancêtre hypothétique des Fourmis. Les *Mutillidæ*, *Apterogynidæ*, *Thynnidæ*, *Myrmosidæ* et *Methocidæ* ont des femelles aptères ; on ne peut donc les considérer comme des groupes ancestraux. En ceci, je m'accorde avec HANDLIRSCH et je m'écarte de FOREL et d'EMERY. Dans son travail important sur les *Dorylinæ* (1895), EMERY rejette les Thynnidés, que FOREL avait inclus parmi les ancêtres possibles des Fourmis, mais il dit : « Dans l'ensemble, je suis d'accord avec Forel, mais je soutiens avec plus de force l'opinion que les ancêtres des fourmis étaient étroitement reliés aux formes les plus anciennes de Mutillidés et même que leur morphologie était celle de cette famille ». Il regarde la relation avec les Thynnidés comme « simplement collatérale, et fondée sur leur dérivation commune des Mutillidés ». Ce sont évidemment les organes génitaux mâles très généralisés des Mutillidés, la condition aptère de la femelle des fourmis Dorylines et le pédicule abdominal particulier d'Apterogyna, rappelant celui des Fourmis, qui ont conduit EMERY à sa conception. Mais la nervation alaire de ce genre, que E. ANDRÉ et EMERY incorporent aux Mutillidés, est particulièrement spécialisée, et très différente de celle des *Formicidæ*. EMERY a vu parfaitement que la condition aptère des femelles de Mutillidés est un obstacle ; aussi soutient-il hardiment que les femelles de fourmis étaient originellement aptères, mais auraient secondairement acquis des ailes parfaitement développées par héritage des mâles. MAC CLENDON et moi (1903) avons critiqué il y a longtemps cette opinion, mais, en 1920, le myrmécologiste italien affirmait qu'il n'en avait pas changé, bien que, dans le paragraphe suivant, il montrât que son opinion actuelle était différente ; les fourmis ancestrales auraient possédé deux sortes de femelles fertiles,

une ailée et une aptère, opinion que je suis heureux de partager (*vide infra*, p. 132). Il ne nous reste ainsi que deux familles, les *Scoliidae* et les *Tiphidae*, que l'on réunit souvent en une famille unique. HANDLIRSCH (en 1893 et en 1908), les considérait comme extrêmement voisines des fourmis.

Il me semble que le groupe qui mérite l'attention la plus sérieuse, au point de vue de l'origine des fourmis, est celui des *Tiphidae*, et spécialement le genre *Elis* (*Myzine*), car il ressemble aux fourmis par la forme des yeux, la nervation alaire et la tendance générale à posséder une constriction entre tous les segments abdominaux, fait qui rappelle si bien ce qu'on trouve chez certains *Cerapachyinae* (*Sphinctomyrmex*, *Zasphinctus*, *Eusphinctus*) et *Dorylinae* (*Leptanilloides*) (1).

Il est intéressant de noter que cette vraie famille des *Tiphidae* a des affinités de structure et de mœurs avec les *Bethylidés*, considérés dans une conférence précédente. Il est probable que les trois groupes convergents : *Bethylidae*, *Tiphidae* et *Formicidae*, ont une origine commune parmi les formes éteintes, formes ancestrales dont les mœurs auraient ressemblé à celles des *Bethylidae* disparus. Il est probable qu'ils chassaient des proies insectes, qu'ils les paralysaient et les traînaient dans leurs terriers, pour pondre leurs œufs sur elles. La mère insecte serait restée avec ses jeunes jusqu'à ce qu'ils fussent mûrs. Nous passerions aisément d'un tel état subsocial à un état social, tel qu'il existe chez toutes les fourmis, en imaginant que les filles, à l'éclosion, soient restées attachées à leur mère et aient amené leurs proies dans le terrier maternel. Une division physiologi-

(1) Nul taxonomiste, apparemment, n'a noté que les fourmis seules possèdent une paire de grandes glandes à la partie postérieure du thorax (voir JANET 1898b). Elles paraissent exister chez toutes les espèces, et dans toutes les castes, et s'ouvrent près des insertions des cuisses postérieures. Chez quelques fourmis, par exemple chez les espèces de *Crematogaster* du sous-genre *Physocrema*, des Indes Orientales, les chambres et les tissus de ces glandes sont si développés que tout le métathorax est visiblement enflé. Je n'ai pu retrouver aucune trace distincte de ces formations chez les autres Aculéates, ni dans les sous-ordres inférieurs d'Hyménoptères. Avant qu'on puisse se prononcer sur leur signification taxonomique, il est nécessaire de faire une étude comparative étendue, avec des préparations totales du tégument et des coupes de la région métasternale, dans des familles variées d'Hyménoptères.

que du travail a pu se développer ensuite graduellement chez ces individus associés, la femelle fondatrice de la colonie ayant appris à nourrir sa première couvée avec sa salive au lieu de proies, tandis que ses filles seraient devenues les nourrices stériles des portées suivantes. Nous pouvons aussi penser que ces ancêtres des fourmis, Béthyloïdés ou Tiphioïdés, avaient à la fois des femelles ailées et aptères, comme *Scleroderma*. Cette conception nous fournirait le point de départ nécessaire des trois formes de femelles ; fertile et ailée, fertile et aptère, et stérile et aptère (ouvrières), formes que nous trouvons chez les fourmis actuelles. Nous éviterions ainsi la dérivation très improbable que soutient EMERY : dérivation de femelles aptères avec héritage des ailes des mâles. L'aptérisme actuel des femelles de *Mutillidæ*, *Thynnidæ*, etc., pourrait se rapporter aussi au dimorphisme des femelles des ancêtres Béthyloïdés éloignés, mais nous devrions concevoir qu'il n'y aurait eu aucun progrès dans le type de comportement, pas même jusqu'à un stade subsocial comme celui de *Scleroderma*.

Le seul résultat de cette discussion, qui a été poussée, je le crains, au point de devenir ennuyeuse, est peut être le suivant : les *Formicidæ* ont les mêmes relations phylogéniques avec les familles les plus inférieures des Aculéates, spécialement avec les *Tiphiidæ* et les *Bethylidæ*, que les Vespides sociaux ont avec les *Eumeninæ* et les abeilles avec la famille des *Sphecidæ*.

*
**

Notre perspective des origines lointaines des Formicidés, telle que nous la découvrent leur morphologie et celle des autres familles d'*Heterogyna*, s'approfondit si nous faisons appel aux faits paléontologiques. Ici, nous sommes sur un sol un peu plus sûr que pour l'étude paléogéographique des autres familles d'Aculéates, parce que les fourmis sont les insectes les plus abondants dans les dépôts tertiaires. Nous les retrouvons jusqu'à l'Eocène,

mais, de cette dernière période, on ne connaît qu'un petit nombre de spécimens. Par contre, le nombre de fourmis oligocènes et miocènes est considérable. Si le nombre d'espèces décrites est moins important que celui de toutes les autres familles d'Hyménoptères réunies, les spécimens sont tellement plus abondants que notre connaissance des formes individuelles est notablement plus satisfaisante. Ainsi, jusqu'à présent, on a examiné 11.711 fourmis, représentant seulement 93 espèces, de l'ambre de la Baltique. Sur ce nombre, 1.461 ont été étudiées par MAYR (1868), 690 par Ernest ANDRÉ (1895) et 9.560 par moi-même (1914). On a accumulé dans les musées beaucoup de matériel d'autres formations, sans l'étudier. Il y a pas mal d'années, plusieurs musées américains m'ont envoyé, pour en faire l'étude, quelque 8.000 fourmis des argiles schisteuses miocènes de Florissant (Colorado), mais la pression incessante d'autres travaux m'a empêché d'en faire même une détermination générique satisfaisante. J'espère toujours que quelqu'un de mes étudiants reprendra le travail avec mon aide, et le mènera à bien. Il y a soixante-seize ans (1849), HEER a décrit un certain nombre de fourmis fossiles conservées de la même façon, et également d'âge miocène, des argiles schisteuses de OEningen (Bade) et Radoboj (Croatie), mais ses déterminations génériques sont si douteuses qu'elles sont inutilisables. Heureusement, un certain nombre de ces spécimens ont été examinés à nouveau plus tard, et réinterprétés par le célèbre myrmécologiste Gustav MAYR (1867). Une série d'espèces restreinte mais extrêmement intéressante, a été décrite en 1891 par EMERY, de l'ambre de Sicile (Miocène moyen). Plus récemment, COCKERELL (1915, 1920a) et DONISTHORPE (1920) ont décrit plusieurs espèces de l'Eo-

cène et de l'Oligocène moyen de l'Angleterre. Dans son livre monumental sur les insectes fossiles, HANDLIRSCH (1908) a dressé une liste de près de 300 espèces de fourmis tertiaires, mais je n'arrive pas à y trouver, pas plus que dans les espèces décrites jusqu'à présent, plus de 169 ayant des déterminations génériques valables et mon estimation est encore probablement trop libérale.

Bornons-nous d'abord au Tertiaire d'Europe. On connaît seulement deux espèces de l'Eocène (couches de Bagshot de Bournemouth). Elles ont été décrites par COCKERELL (1920a) sous les noms de *Formica heteroptera* et de *OEcophylla bartoniana*, toutes deux à partir d'ailes antérieures (1).

Vous noterez que les 169 espèces se répartissent entre 54 genres, dont 27, c'est-à-dire la moitié, sont éteints, tandis que la moitié restante est divisée à peu près également entre genres existants représentés par des espèces en Europe et dans d'autres continents, et genres qui sont actuellement confinés à la région indo-australienne. Beaucoup de genres éteints étaient également de cette région. C'est pour l'Oligocène inférieur (ambre de la Baltique) que le tableau montre le plus clairement ces faits. C'est la plus ancienne formation qui ait donné beaucoup de fourmis. Le fait est dû largement, sans aucun doute, au grand nombre de spécimens et à leur très belle conservation. C'est dans l'ambre de la Sicile (Miocène moyen), qu'on trouve le plus grand nombre de genres indo-australiens. Sur les

(1) COCKERELL compare l'aile de *F. heteroptera* à celle de *Colobopsis stricta* Jerdon, de l'Inde, je n'arrive pas à imaginer pour quelle raison, car *Colobopsis*, comme tous les autres sous-genres de *Camponotus*, n'a pas la cellule discoïdale qui est présente chez le fossile.

Bien que les spécimens soient des ailes de fourmis indubitables, ils ne se prêtent pas à une identification générique. Tout ce que nous pouvons dire en ce qui les concerne, c'est que, pendant les temps éocènes, de vraies fourmis, appartenant probablement à la famille la plus hautement spécialisée des *Formiciniæ*, vivaient dans ce qui est actuellement l'Angleterre. Pour être aussi bref que possible, j'ai condensé dans le tableau ci-dessous tous les documents valables de fourmis fossiles de l'Eocène, de l'Oligocène et du Miocène d'Europe.

seize espèces, représentant quatorze genres, huit sont indo-australiens, trois seulement sont éteints et trois seulement sont

PÉRIODES GÉOLOGIQUES	Nombre d'espèces	Nombre de genres	Nombre de genres éteints	Nombre de genres paléarctiques ou cosmopolites	Nombre de genres indo-australiens
Miocène supérieur	6	3	0	2	1
Miocène moyen	16	14	3	3	8
Miocène inférieur	28	12	2	8	2
Oligocène supérieur	5	5	1	3	1
Oligocène moyen	19	8	3	4	2
Oligocène inférieur	93	43	19	15	9
Eocène	2	2	0	1	1
TOTAL	169	54	27	45	12

encore représentés en Europe et dans d'autres régions. Par malheur, les fourmis et les autres insectes sont loin d'être

aussi abondants dans l'ambre de la Sicile que dans celui de la Baltique.

A part le Miocène de Florissant, auquel j'ai déjà fait allusion, les formations tertiaires de l'Amérique du Nord ont fourni très peu de fourmis. SCUDDER (1890) rapporte quatre espèces de l'Oligocène de Quesnel (Colombie britannique) aux genres actuels bien connus *Aphaenogaster*, *Myrmica*, *Dolichoderus* et *Formica*, et COCKERELL (1906a) a décrit une *Ponera hendersoni* de Florissant, mais la lecture attentive des descriptions et l'étude des figures me laisse des doutes sur la valeur de l'identification générique de tous ces insectes. On connaît six espèces



Fig. 17. — *Sicilomyrmea corniger*, de l'ambre de Sicile.
(d'après EMERY).

de l'Eocène. Elles ont un intérêt particulier, parce qu'à l'exception des deux de Bournemouth (Angleterre), ce sont les fourmis les plus anciennes qu'on connaisse. Trois d'entre elles ont été décrites par SCUDDER, à savoir *Camponotus vetus* et *Liometopum pinque* de l'Eocène de White River (Colorado) et *Lasius terreus* de l'Eocène de Green River (Wyoming). Je considère les identifications génériques comme très douteuses. Les trois autres espèces, décrites récemment par COCKERELL (1921a, 1923a et 1923b) sont *Eoformica eocenica* et *Archimyrmex rostratus* de la formation de Green River, et *Formica eoptera*, de l'Eocène supérieur (Jackson) du Texas. *Eoformica* et *Archimyrmex* sont

décrits comme genres éteints. Le premier, que COCKERELL pense pouvoir être identique à *Liometopum pinque* de SCUDDER, n'a certainement aucun rapport avec *Formica* ou *Liometopum*. La restauration de la tête faite par COCKERELL, telle qu'on la voit de face, ne peut être identifiée, au moins en ce qui concerne les yeux et ocelles, à la tête de profil dans la photographie du fossile. Tout ce qu'on peut dire, à l'examen de la figure, c'est que le spécimen est un mâle, probablement de quelque Formicidé. COCKERELL pense qu'il se relie à *Œcophylla*, mais c'est une question de le savoir. Il pense aussi que son *Archimyrmex rostratus* est un Ponériné voisin de *Prionomyrmex* de l'ambre de la Baltique et du genre actuel *Myrmecia*, d'Australie. Mais, à en juger par la figure, le spécimen est plus probablement un Myrmiciné. C'est ce que suggèrent la forme du pétiote, la pointe émoussée ou brisée (?) de l'épinotum et la forme de la tête, qui est différente de celle des *Ponerinæ* actuelles. *Eoformica eocenica* est décrite à partir d'une simple aile antérieure, magnifiquement conservée, qui est nettement celle d'une fourmi et probablement d'une *Formicinæ*, mais une détermination générique plus précise n'est pas possible.

Bien que la position générique précise du petit nombre de fourmis connues de l'Éocène d'Europe et de l'Amérique du Nord, soit si incertaine, il est sûr que ces fourmis ne sont en aucune manière plus primitives ou plus généralisées que les fourmis de l'ambre, et ces dernières sont presque aussi hautement spécialisées que nos formes vivantes. Toutes les huit sous-familles, à l'exception des *Dorylinæ* et des *Leptanillinæ*, — sont représentées dans la faune de l'ambre, et si bien qu'il n'a nullement été nécessaire de modifier leur définition pour les accommoder aux espèces tertiaires. Non seulement les trois castes étaient aussi nettement différenciées chez les fourmis de l'ambre que chez les fourmis actuelles, mais les ouvrières de quelques genres (*Pheidologeton*, *Pseudolasius*, *Dimorphomyrmex*) étaient déjà pléo- ou polymorphes. Les larves et pupes également, qui sont quelquefois conservées, sont précisément semblables à

celles des espèces vivantes. Comme je l'écrivais en 1914 : « Il y a donc des indications certaines que les mœurs et les instincts des fourmis de l'ambre étaient presque aussi évolués, sinon autant que ceux des fourmis vivantes. Plusieurs d'entre elles avaient appris à visiter les pucerons, étaient en conséquence devenues « trophobiotiques », comme le montre un bloc d'ambre de la collection de Königsberg, contenant un certain nombre d'ouvrières de *Iridomyrmex gæpperti* mélangées à un lot de pupilles pucerons. On peut difficilement douter que les fourmis de l'ambre eussent des myrmécophiles dans leurs nids, puisque KLEBS mentionne, dans sa liste des Coléoptères de l'ambre (1910), trois genres de *Paussidæ* (*Cerapterus*, *Pleuropterus* et un genre non décrit). Ces fourmis avaient aussi des Acariens parasites, comme le montrent deux ouvrières de *Lasius schiefferdeckeri* de la collection de Königsberg, chacune portant un Acarien attaché à la base de l'un des tibias postérieurs. Ces spécimens montrent également que les Acariens avaient déjà acquis l'habitude particulière de se fixer dans des régions définies du tégument de leur hôte ». La faune de l'ambre de la Baltique est, en vérité, si semblable à la faune vivante que nul myrmécologiste ne serait surpris de trouver n'importe lesquels de ces genres éteints encore vivants à l'heure actuelle dans les forêts des Indes Orientales ou de l'Australie, ou de trouver dans l'ambre les genres bizarres et archaïques de ces régions. En fait, cela est arrivé deux fois. *Gesomyrmex* a été décrit par MAYR comme genre éteint en 1868, mais plus tard, ERN. ANDRÉ (1892), en décrivit une espèce vivante (*G. chaperi*) de Bornéo, et j'en ai récemment indiqué un autre du sud de la Chine (1921). ERNEST ANDRÉ a décrit le genre *Dimorphomyrmex* de Bor-

néo, et, en 1905, EMERY en trouva une espèce dans l'ambre. J'en ai trouvé une seconde espèce dans la même formation (1914) et une autre vivante dans les Philippines (1916) (1).



Fig. 18. — Ouvrière de *Prionomyrmex longiceps* (Ponériné) de l'ambre de la Baltique.
a, profil ; b, face dorsale ; c, tête vue dorsalement

(1) Il est à peine nécessaire d'indiquer qu'on ne peut fonder, dans des spéculations sur la distribution géographique d'un genre particulier à l'époque actuelle, aucune conclusion sur l'absence de certains genres dans l'ambre ou d'autres formations géologiques. Mais les zoogéographes ignorent continuellement un truisme si évident. Tous les documents paléontologiques *positifs* sont extrêmement précieux. Au contraire, les assertions sur l'*absence* de formes particulières dans des parties du monde diverses durant les périodes géologiques sont absolument sans valeur. Nulle part l'exactitude de cette vue n'est plus clairement illustrée que chez les insectes, et spécialement les fourmis fossiles. La nature des formations dans lesquelles se rencontrent les fossiles peut avoir empêché la conservation de portions significatives de la faune. Ainsi, l'ambre a englué seulement les insectes petits et délicats, et, parmi les

*
* *

Avant d'entamer la discussion de certains points en rapport avec la distribution géographique actuelle des fourmis, je dois appeler l'attention sur certaines de leurs particularités générales que personne ne me semble avoir suffisamment soulignées. Nous avons vu que les *Formicidæ* sont l'une des familles étroitement reliées d'une série, celle des *Heterogyna*, dont plusieurs ont des mœurs si exclusivement terrestres, que leurs femelles ont complètement perdu leurs ailes. Ces familles, dans leur en-

fourmis, surtout les espèces arboricoles, ou celles qui montent à l'occasion sur les arbres. Nous n'y trouvons par conséquent qu'un petit nombre de *Myrmicinæ*, *Cerapachyinæ* et *Ponerinæ*, qui sont surtout terricoles, et, au contraire, un grand nombre de *Dolichoderinæ* et *Formicinæ* qui, ou bien vivent dans les arbres, ou bien aiment visiter, dans leur feuillage, les Aphides, les Coccides, etc. L'absence complète des deux sous-familles *Dorylinæ* et *Leptanillinæ* de l'ambre peut s'expliquer de la même façon, parce que la plupart des espèces actuelles de la première famille, et toutes les espèces actuelles de la dernière sont souterraines, ou hypogées. On peut aussi concevoir, il va de soi, que ces sous-familles peuvent ne pas avoir été représentées dans les forêts de l'ambre. L'action sélective du milieu est encore plus manifeste dans le cas des fossiles miocènes de Florissant, Oeningen et Radoboj. Presque tous ces fossiles, contrairement à ceux de l'ambre, sont des femelles et des mâles ailés, ou qui viennent de perdre leurs ailes récemment, et les arguments géologiques montrent que les argiles schisteuses dans lesquelles on les trouve ont été déposées dans des lacs peu profonds; les fourmis mâles et femelles y sont tombés en descendant du vol nuptial, et les ouvrières n'y ont été entraînées que rarement par des crues. Faute d'avoir remarqué cette explication très simple, un éminent géologue américain Joseph LECONTE (1884) a conclu que les mœurs sociales, les instincts et la caste ouvrière se sont développés chez les fourmis depuis le Miocène, alors qu'un regard, même hâtif, sur les fourmis de l'ambre de la Baltique (Oligocène inférieur) l'aurait convaincu du contraire.

FAMILLES		TEMPÉRÉES	SUBTROPICALES	TROPICALES
Phytophaga	Pamphilidæ, Cephidæ	179	119	1
	Tenthredinidæ	1964	752	817
Terebrantia	Ichneumonidæ Braconidæ, Chalcididæ, etc.	17011	2953	6644
	Cynipidæ	1181	333	182
	Evaniidæ	168	147	502
	Stephanidæ, Pelecinidæ	10	8	106
Aculeata	Sapygidæ	34	14	5
	Scoliidæ	148	274	592
	Mutillidæ	380	493	1156
	Formicidæ	458	597	2888
	Sphecidæ	1489	1461	2243
	Vespidæ	468	591	1763

semble, dépendent beaucoup des conditions du sol (édaphiques) et du climat, et presque toutes sont nettement thermophiles. Le tableau (p. 141) de HANDLIRSCH (1913b) montre que ce n'est pas vrai des Hyménoptères en général. Dans ce tableau est indiqué le nombre d'espèces de plusieurs grandes familles des trois sous ordres dans les zones tempérées, subtropicales et tropicales.

On observera que les Phytophages abondent dans la zone tempérée mais diminuent de nombre vers les tropiques, — que quelques familles de Térébrants montrent la même particularité, tandis qu'on observe une augmentation vers les tropiques des autres familles, et que les Aculéates, à la seule exception des *Sapygidæ*, ont une thermophilie similaire prononcée, qui se manifeste le plus nettement chez les *Formicidæ* et les familles alliées : *Scoliidæ* et *Mutillidæ* (qui sont évidemment prises ici *sensu latiore*). Les Vespides montrent une thermophilie presque aussi marquée que celle des autres Vespoïdés. Si les abeilles avaient été comprises dans le tableau, nous aurions observé un développement maximum dans les zones subtropicales. Par conséquent, nous pouvons conclure que les *Heterogyna*, dans l'ensemble, constituent un groupe d'Aculéates fortement thermophile.

Il serait intéressant de construire un autre tableau pour marquer les degrés de xérophilie des Aculéates, mais ce serait plus difficile. La grande majorité des espèces de beaucoup de familles d'*Heterogyna*, notamment des *Mutillidæ*, *Apterogynidæ*, *Thynnidæ*, *Plumariidæ*, *Methocidæ*, *Myrmosidæ* et *Fedschenkiidæ* préfèrent indubitablement un milieu sec. Tous ces groupes abondent donc dans les déserts, quelques-uns y sont confinés. La xéro-

philie des *Formicidæ* est moins évidente, parce qu'elle est masquée par certaines autres tendances. Alors qu'il est vrai que les espèces de fourmis sont très nombreuses sous les tropiques humides des deux hémisphères, il est également vrai que les individus de fourmis sont presque aussi abondants dans les déserts, dans des régions telles que les garrigues de New-Jersey et d'autres endroits, qui portent une végétation plus ou moins xérophYTE. Par contre, elles sont pauvrement représentées, en espèces comme en individus, dans les régions froides et humides, comme la Nouvelle-Zélande, le sud du Chili, la Patagonie, le nord de l'Europe et les Selkirk-Mountains de l'Amérique britannique. Le fait que la grande majorité des fourmis nichent dans la terre, montre que la famille était originellement terricole, et cet habitat l'oblige à éviter tous les sols qui ne sont pas bien drainés. D'où leur rareté dans les prairies humides et les marécages, et leur prédilection pour les pentes des montagnes et des collines, spécialement celles qui font face à l'est et au sud dans l'hémisphère nord et au nord et à l'est dans l'hémisphère sud. Dans les portions pluvieuses des tropiques, où nous trouvons plusieurs grands genres arboricoles, elles ont évidemment choisi la nidification dans ou sur les arbres pour éviter l'humidité excessive et néfaste du sol. Mais, même dans ces régions, comme je l'ai observé dans l'Amérique centrale, et ailleurs dans les régions tropicales humides, les fourmis terricoles préfèrent les talus, le sol sous les pierres ou les troncs d'arbres abattus, ou le bois décomposé qui absorbe peu d'eau de pluie.

J'ai insisté sur ces faits, parce qu'ils me semblent indiquer en définitive, chez les fourmis, une xérophilie profondément enracinée et une origine très probable, — en

même temps que les Scoliides, les Mutillides, les Thynnides, etc... —, sur les grandes plaines et les plateaux continentaux intérieurs, durant l'époque Mésozoïque, dans les régions même, en fait, où quelques botanistes pensent que les Angiospermes ont pris naissance. Il faut noter à ce propos que, même les forêts de l'ambre, dans lesquelles les fourmis doivent avoir été extrêmement abondantes, étaient probablement plutôt xérophytiques. L'ambre lui-même était produit par une espèce de pin, et la grande quantité de poils étoilés disséminés dans les morceaux de résine fossile montre que les chênes étaient abondants. En fait, la faune du Samland doit avoir été assez semblable à celle des garrigues de New-Jersey, mais avec une adjonction plus grande d'éléments tropicaux. ULMER (1912), dans sa monographie des Trichoptères (Phryganes) de l'ambre de la Baltique, a ingénieusement montré que la région était montagneuse. Il trouva que, sur les trente genres actuels de Phryganes qui étaient représentés dans la résine fossile, les larves de 13 % devaient avoir vécu dans des eaux fortement agitées, 8 % dans des eaux stagnantes, et 4 % dans des cours d'eau à cours lent. Il conclut que 35 genres, avec 73 espèces, connus seulement de l'ambre, passaient leur vie larvaire dans des torrents, que 7 genres avec 14 espèces vivaient dans des eaux tranquilles, et que 7 genres avec 7 espèces étaient probablement indifférents pour leur habitat aqueux. Parmi les aires continentales existantes, l'Australie me semble présenter les conditions les plus rapprochées de celles dans lesquelles je considère que les fourmis mésozoïques doivent avoir évolué. Ce continent possède une végétation plus ou moins xérophyte, excepté dans l'extrême nord, où il y a un apport considérable d'immigrants papous dans

la flore et la faune. Le grand développement des Thynnidés en Australie est aussi significatif du même point de vue.

Nous pouvons conclure, par conséquent, que les fourmis sont primitivement une famille d'insectes terricole et thermophile, qui a pris naissance dans un milieu sec, et qui préfère toujours un tel milieu. A partir de cette condition, nous pouvons tracer trois lignes de rayonnement et de spécialisation adaptatifs. Un certain nombre de genres, dans toutes les sous-familles, excepté les *Pseudomyrminae* et les *Dolichoderinae*, ont abandonné la vie à la surface du sol et sont devenus souterrains, ou hypogés. D'autres ont renforcé leur tolérance naturelle pour la sécheresse et sont devenus déserticoles, et il est intéressant de noter que cette catégorie comprend plusieurs genres primitifs, spécialement parmi les *Myrmicinae* (*Messor*, *Novomessor*, *Veramessor*, *Pogonomyrmex*). Finalement, un certain nombre de genres et de sous genres, dans les régions à grandes pluies, sont devenus arboricoles. Il est intéressant de noter que cette dernière catégorie est représentée à peu près exclusivement par les genres les plus spécialisés des quatre sous familles les plus élevées, les *Myrmicinae*, les *Pseudomyrmicinae*, les *Dolichoderinae* et les *Formicinae*, et n'a pas de représentant parmi les *Dorylinae*, ni les *Leptanillinae*, et seulement un très petit nombre (par exemple *Neoponera*), parmi les *Ponerinae*. En outre, même des genres, aussi exclusivement arboricoles que *Pseudomyrma* et *Crematogaster* contiennent quelques formes terricoles. *Pseudomyrma elegans*, par exemple, comme l'a montré FOREL, niche toujours dans le sol, et il y a plusieurs *Crematogaster*

qui nichent dans un sol plutôt sec dans l'Amérique du Nord, l'Australie et ailleurs (1).

(1) Si mes conclusions sont correctes, EMERY (1920) doit s'être trompé dans son interprétation des successions d'habitat dans la section des *Eucamponotinae*, groupe qui comprend le genre *Camponotus*, avec plus de 1.000 espèces, sous-espèces et variétés décrites, et plusieurs genres alliés.

Tous les groupes arboricoles cités par EMERY se rencontrent en Australie, excepté *Gesomyrmex*, qui est indo-malais et *Gigantiops*, qui est néotropical. Mais *Gigantiops*, comme je l'ai montré (1922b), n'est pas arboréal. Dans la Guyane britannique, je l'ai trouvé nichant dans de vieux troncs d'arbres sur le sol, et le Dr W. M. MANN m'informe qu'il l'a pris sous des pierres en Bolivie. *Gesomyrmex*, également, est probablement terricole. Les types de *G. howardi* m'ont été adressés mélangés à un lot de fourmis bien connues comme terricoles. Selon mes observations, quelques-unes au moins des espèces d'*Opisthopsis* et de *Calomyrmex* nichent dans la terre. Parmi les nombreux sous-genres de *Polyrhachis*, toutes les espèces australiennes de *Campomyrma* et *Chariomyrma* sont terricoles et, en outre, comme *Calomyrmex*, distinctement xérophiles. En Afrique, certains membres du sous-genre *Myrma* sont terricoles et il en est probablement de même de quelques-uns des espèces des Indes Orientales. On ne connaît rien des mœurs de l'*Echinopla*, mais il est probablement arboricole. Et, quand nous bornons notre attention à *Camponotus*, nous trouvons que les sous-genres terricoles *Myrmoturba*, *Dinomyrmex*, *Myrmosericus*, etc..., sont évidemment beaucoup plus primitifs que les sous-genres *Myrmorhachis*, *Colobopsis* et ses alliés, etc..., qui ont la tête et les mandibules de la reine et des soldats plus ou moins spécialisées pour vivre dans le bois. Ici encore, il faut noter que *Myrmoturba*, qui embrasse un nombre considérable d'espèces, sous-espèces et variétés, est hautement xérophile, car la plupart de ses formes sont confinées à des régions quelque peu arides ou désertiques. Dans l'Amérique du Nord, *Myrmoturba* se rencontre seulement dans les portions les plus sèches des états du Sud-Ouest et de l'Ouest. Par conséquent, à mon avis, l'évolution des *Eucamponotini* a été exactement l'inverse de celle qu'à indiqué EMERY. Je considère comme également fallacieuse son opinion, que les fourmis ancestrales, qui ont donné naissance à *Oecophylla*, *Camponotus* et *Polyrhachis*, avaient l'habitude d'employer leurs larves à unir en filant des feuilles et des détrit

L'existence, dès l'Oligocène inférieur, d'une grande série, remarquable par la diversité des genres, — dont beaucoup, représentant presque toutes les sous familles modernes de *Formicidæ*, existent toujours et comprennent même des espèces comme *Formica flori* et *Lasius schieferdeckeri*, identiques pratiquement à *F. fusca* et *L. niger*, espèces actuelles communes d'Eurasie, et de l'Amérique du Nord, — indique que la faune actuelle, même sous les tropiques, peut avoir diminué de nombre d'espèces et de genres depuis le début du Tertiaire. Il n'y a certainement aucun indice d'évolution progressive durant l'ère cœnozoïque. Nous sommes donc amenés à penser que l'origine et les premiers stades d'évolution de la famille, les plus significatifs, se placent à l'ère mésozoïque. Mais nous ne pouvons que conjecturer ce développement ; tout fossile nous manque.

HANDLIRSCH (1908) et EMERY (1920) diffèrent quant à la période d'origine des *Formicidæ*. Selon le premier, « nous devons nous rallier à l'opinion que le foyer d'évolution (« Entwicklungsherd ») de toute la famille des *Formicidæ* (au sens large) doit être cherché dans les aires continentales eurasiatiques du Tertiaire le plus ancien ou du Crétacé supérieur. Les formes qui auraient pris naissance là, auraient atteint l'Amérique du Nord par les connections continentales orientales et occiden-

pour construire le nid. Cette habitude, que l'on connaît actuellement si bien chez *Œcophylla*, se rencontre seulement chez deux espèces néotropicales de *Camponotus*, parmi plusieurs centaines, et chez quelques sous-genres du genre paléotropical *Polyrhachis* (*Cyrtomyrma*, *Myrmotherinx*, *Myrmhopta*), et il n'y a rien qui indique qu'il n'ait pu être acquis indépendamment dans tous les trois genres, longtemps après qu'ils ont passé à la vie arboréale.

tales de l'hémisphère nord, et auraient émigré vers le sud, à partir de l'Amérique du Nord, aussi bien que de l'Europe et de l'Asie. EMERY conçoit une origine mésozoïque plus lointaine de la famille ; il pense que les *Ponerinæ* remonteraient au moins au Crétacé inférieur, les *Dorylinæ* aux temps précétacés, et la famille peut être à la fin du Jurassique. Pour ma part, j'estime que ce n'est pas encore assez haut. Ce que nous avons dit de la thermoxérophilie des *Formicidæ*, rend probable leur apparition au Trias, sinon à la fin du Permien, périodes qui, selon les paléométéorologistes (SCHUCHERT 1914, HUNTINGTON 1914 et d'autres), se caractérisent par une température élevée et une grande aridité. Les mœurs terrestres des fourmis et leurs relations très intimes et très plastiques avec leurs larves et leurs pupes, qui s'opposent aux mœurs des guêpes et des abeilles sociales, d'une évolution plus récente, semblent indiquer une origine dans des conditions plutôt arides : celles qui ont probablement existé sur les grandes masses continentales, durant le Trias et le début du Jurassique. Les adaptations arboréales de certains genres pourraient ainsi être conçues comme ayant pris naissance durant le Crétacé, période de température continuellement élevée, mais d'humidité plus grande, comme celle des forêts tropicales actuelles.

Si nous postulons un passé géologique si lointain pour les fourmis, nous leur accordons le temps nécessaire pour acquérir, non seulement une grande diversité générique et spécifique, mais encore une distribution cosmopolite, avant le début du Tertiaire. Un certain nombre de problèmes suggérés par la distribution géographique actuelle des genres prennent aussi un aspect différent. Ces problèmes sont l'origine de controverses nombreuses et nous

ne pouvons ici les examiner en détail. EMERY, influencé, il semble bien, par H. VON IHERING et SCHARFF, a fait un usage considérable de communications continentales transatlantiques et antarctiques, pour les genres représentés à l'heure actuelle seulement dans l'Amérique du Sud, l'Afrique du Sud, l'Australie et la Nouvelle Zélande, tandis que HANDLIRSCH (1913b) et moi-même (1917c), inclinons à adopter, comme explication satisfaisante de la distribution actuelle de tels genres « résiduels », la vue plus ancienne d'une origine circumpolaire et probablement eurasiatique des *Formicidæ*, et leur migration par la communication terrestre bien établie de la mer de Behring, ainsi que leur migration vers le sud dans les deux hémisphères. Cette dernière opinion est appuyée par les statistiques soignées de la distribution actuelle de 16.100 genres et 180.000 espèces d'insectes. Ces statistiques montrent que les communications continentales diverses, dont VON IHERING, SCHARFF, EMERY et d'autres postulent l'existence, ne sont rien moins qu'assurées. HANDLIRSCH montre en outre que, sur une carte du monde indiquant seulement les plus importantes des communications continentales que réclame l'école analytique des zoogéographes, les océans sont réduits à un petit nombre de petites lagunes. Ceci nécessiterait une distribution des organismes marins passés et présents différente de celle qu'on observe. D'autre part, dans cette hypothèse, les faunes tropicales de tous les continents et des îles seraient homogènes, loin donc de montrer les différences considérables qu'on constate actuellement.

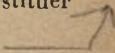
L'étude de notre faune néarctique prédispose naturellement les naturalistes américains à défendre l'hypothèse d'une origine boréale des organismes, et leur migration

vers le Sud, dans d'autres parties du globe, sans l'aide de communications continentales autres qu'entre l'Alaska et l'Asie Orientale et entre l'Est de l'Amérique du Nord et l'Europe. Actuellement, le plus valeureux champion de cette vue, et le plus énergique adversaire des « constructeurs de ponts » est le D^r W. D. MATTHEW (1915), autorité bien connue en matière de Mammifères vivants et fossiles. Mais, même en Australie, où des communications continentales antarctiques ont trouvé beaucoup de défenseurs, le courant d'opinions semble changer, si nous en jugeons par un intéressant travail récent de LONGMAN (1923), qui ne trouve que peu d'indications en faveur des opinions de HEDLEY, HASWELL et d'autres (1).

Ce sont évidemment les géologues à venir qui décideront en dernier ressort, si les communications continentales des anciens géologues et des zoogéographes de l'école de von IHERING ont réellement existé. Si nous en jugeons par des travaux récents très intéressants comme celui de KOBER (1921) sur la structure de la lithosphère, il n'y a aucune preuve géologique de l'existence, ni des ponts construits par von IHERING pour le Tertiaire, ni de communica-

(1) KOLBE (1913) et moi, avons été pris à partie par EMERY, parce que nous considérons la faune entomologique d'Australie (fourmis comprises), comme essentiellement mésozoïque. Alors qu'il est bien connu que cette faune comprend également un certain nombre d'éléments de la Papouasie et de l'Inde Orientale, il n'y a pas de preuve qu'ils n'aient pénétré en Australie avant les temps tertiaires. SCHUCHERT (1916) dit : « Nous devons conclure que l'Australie a été un continent insulaire, au moins depuis l'Eocène supérieur, puisque c'est depuis cette période que les Mammifères placentaires ont pris partout la prééminence sur toute la vie terrestre ». Et LONGMAN apporte de bonnes raisons de penser que les Marsupiaux ont eu une évolution prétertiaire longue et particulièrement locale, en Australie.

lions intercontinentales similaires durant l'ère mésozoïque. Les conclusions de KOBER semblent bien fondées. Elles se résument en cette phrase : « Nous voyons, par conséquent, que, sans aucun doute, les six grandes masses continentales, à savoir : l'Amérique du Nord, l'Eurasie, l'Amérique du Sud, l'Indo-Australie et l'Antarctide ont eu une existence permanente depuis l'ère mésozoïque ». Et on peut tirer la même conclusion de sa description condensée des continents durant l'ère mésozoïque. Toutefois, il indique l'existence de deux masses continentales, « hypothétiques », dans le Pacifique, l'une dont le centre actuel est dans les Hawaï et l'autre dans l'hémisphère sud, mais toutes deux sont petites et loin de pouvoir constituer des ponts continentaux.



CHAPITRE V

L'EVOLUTION DES TERMITES

Composition bisexuelle des colonies de termites. — Caractère tropical du groupe, ses subdivisions, leurs affinités. — Documents paléontologiques. — Origine mésozoïque ou permienne. — Distribution géographique. — Affinités avec d'autres Orthoptères. — Mœurs nuptiales. — Habitudes alimentaires (*xylophagie*). — Rôle des Protozoaires intestinaux. — Ennemis des termites.

Au nombre des caractères présentés par les divers groupes de fourmis, d'abeilles et de guêpes sociales que nous avons examinés dans les leçons précédentes, il en est un particulièrement frappant : c'est le retour constant, dans les mœurs de tous ces groupes, du même type général, du même *motif*, avec des modifications déterminées par le genre de nourriture et par d'autres nécessités ambiantes. Cette répétition est sans aucun doute provoquée en partie par des ressemblances morphologiques et éthologiques entre les ancêtres solitaires immédiats de ces insectes, et, en partie, par l'ancêtre commun le plus lointain de tous ces groupes. Comme nous l'avons vu, tous les Aculéates sociaux sont dérivés de Sphécoïdes et de Vespoïdes solitaires et j'ai essayé de rattacher ces deux groupes à des Béthyloïdes éteints hypothétiques, qu'on peut supposer être la souche primitive du sous-ordre des Acu-

léates tout entier. Que les abeilles sociales, quoique descendant de Sphécoïdes, soient néanmoins, et à beaucoup d'égards, plus proches des Vespides sociales que ne le sont les Formicidés descendant des Vespoïdes, ce fait remarquable peut sans doute s'expliquer par une évolution de ce dernier groupe plus longue et plus fertile en événements.

Ce que l'on pourrait appeler l'héritage ou le fonds « solitaire » des Aculéates sociaux est recouvert naturellement par les caractères, de structure ou d'habitudes, que ces insectes ont acquis, à une époque plus récente, comme conséquence de la vie sociale :

1° Le dimorphisme sexuel prononcé, qui, chez les Aculéates solitaires comme chez les Térébrants, se manifeste plus dans leurs mœurs que dans leur structure. — Les exemples complexes d'instinct sont patents chez la femelle uniquement et le mâle en est réduit au simple rôle d'agent fécondateur. Grâce à la perfection du spermathèque de la femelle, qui peut emmagasiner le sperme du mâle et le conserver vivant très longtemps, cette femelle se comporte comme si elle était bisexuée ou hermaphrodite, et elle exerce un contrôle fonctionnel sur toute la reproduction. Elle seule est donc soumise à la pleine incidence des stimuli ambiants, et, en réagissant vis-à-vis d'eux, elle peut s'avancer dans la voie de la spécialisation ou de l'adaptation progressive, aussi loin que le lui permet la plasticité de sa constitution. Le mâle, à part quelques légères modifications spécifiques, est condamné à la stabilité dans sa structure, et à la monotonie dans sa manière de vivre. Il constitue le sexe conservateur, le *sexus sequior*.

2° La mise en réserve, comme aliment pour les jeunes, d'insectes ou de produits d'origine végétale, par les Vespoïdes ou les Sphécoïdes solitaires. — Cette prévoyance peut être considérée comme une activité sociale potentielle, car les conditions du développement social sont présentes implicitement et dans le temps, et la société deviendra effective ou explicite, dès que les conditions spatiales nécessaires seront réalisées, c'est-à-dire lorsque les parents coexisteront avec leurs descendants adultes.

3° Le nid, qui va du simple terrier creusé dans le sol, ou de la cavité toute faite, aux alvéoles soigneusement bâties en terre ou en matériaux empruntés aux plantes.

4° Le développement des réactions de défense chez la mère. Ces réactions sont la suite naturelle des habitudes de chasse et de lutte des ancêtres, les Béthuloïdes primitifs, et aussi de la transformation de l'oviscapte en aiguillon. Certains Térébrants eux-mêmes (Ichneumons) piquent quand on les touche.

Les Aculéates solitaires usent aussi de leurs mandibules comme arme de défense, car ces organes ont peu à peu acquis plus d'efficacité, en servant à prendre et à transporter la proie, à creuser le terrier, etc. Au début, ils sont employés en même temps que l'aiguillon, mais ils peuvent se substituer à lui comme organe principal de défense, ainsi que l'a montré ROUBAUD (1918).

Comme conséquences du contact réel, effectif, entre l'Aculéate mère et ses enfants, et aussi de l'association entre elle et ses semblables, d'où naît la division physiologique du travail, on observe, dans la vie en sociétés, des modifications et des additions dont les plus significatives sont les suivantes :

1° La différenciation des femelles en deux castes, ou deux formes, l'une fertile (reines), l'autre stérile (ouvrières). En outre, la reine se distingue du mâle, stationnaire, conservateur, par sa longévité accrue, sa taille et des différences morphologiques. De plus, sa fécondité est beaucoup plus grande que celle de la femelle solitaire ; tandis que, les ouvrières, surtout chez les fourmis, tendent à se différencier de plus en plus de la reine et finissent par être dimorphiques, par dissociation de leur double fonction primitivement combinée : alimentation et protection (ouvrières proprement dites et soldats).

2° La réunion d'individus qui forment la colonie voit se développer diverses méthodes de transmission des stimuli ou de distribution de la nourriture ou des sécrétions (*trophallaxis*).

3° La récolte de la nourriture, sa mise en réserve, son utilisation se font en commun.

4° Le nid, qui est l'œuvre combinée et coordonnée de la communauté, s'agrandit, se perfectionne et devient permanent.

5° Les fonctions de protection et de défense deviennent aussi beaucoup plus efficaces et formidables, étant réservées à toute la caste ouvrière ou à une partie de celle-ci, tout particulièrement spécialisée, la caste des soldats.

Il faut remarquer qu'avec l'apparition de la vie sociale, les mœurs deviennent non seulement plus compliquées, mais aussi *cumulatives*. C'est là un point important. Auguste COMTE a montré il y a longtemps, et DE GRANGE également (1923), tout récemment et très nettement, que la meilleure définition à donner d'une société est de la considérer comme une *collectivité cumulative*. Naturellement, ces sociologues, et d'autres qui ont exprimé des opinions semblables, pensaient avant tout à la société humaine, qui est, par essence et de façon manifeste, caractérisée par une accumulation extraordinaire de pensées et d'actes et de tout ce que cela implique : mœurs, institutions, langages, inventions, capital, art, science, etc.

Dans son livre intitulé « *The Manhood of Humanity* », le comte KORZYBSKY (1921), a également insisté sur les aspects cumulatifs de la société humaine, et emploie pour les désigner le terme de « *time binding* ». Pour lui, c'est là une activité exclusivement humaine ; mais, comme l'a montré DE GRANGE en plusieurs endroits, c'est en réalité un caractère commun à toutes les véritables sociétés, qu'elles soient animales ou humaines. Chez les Aculéates sociaux, les cumulations se révèlent très clairement, bien qu'elles soient généralement très primitives et rudimentaires, en comparaison de celles que présente l'humanité, et qu'elles soient en grande mesure confinées dans la

sphère de ce qu'on appelle les instincts et des effets de ces instincts. Mais il a dû en être également ainsi aux tous premiers degrés des sociétés humaines. Au point de vue matériel, les communautés sauvages sont bien plus éloignées, économiquement, du stade cumulatif, que ne le sont les abeilles des ruches ou les fourmis et les termites les plus élevés.

Au cours de leur passage de l'état solitaire à l'état social, les Aculéates se sont trouvés, semble-t-il, dans l'impossibilité de modifier un caractère très particulier : les conditions d'existence du mâle. Dans toutes leurs sociétés, ce sexe n'intervient pas dans les actes sociaux ou cumulatifs comme tel, mais il demeure dans un état qui est, par essence, identique à celui du mâle chez les ancêtres solitaires. Je dis « par essence », parce que, chez certaines guêpes et abeilles sociales, il paraît se socialiser légèrement, au moins dans la mesure où il sent sa dépendance vis-à-vis du nid ou de la ruche, vers lesquels il revient après être allé en quête de nourriture ou à la recherche de femelles vierges. Mais cette lueur de sociabilité fait elle-même défaut chez les mâles de beaucoup de Formicidés, bien qu'ils soient traités avec une certaine sollicitude par le personnel ouvrier (1).

Mais, en règle générale, chez tous les Aculéates sociaux, les mâles, bien qu'étant produits souvent en nombre considérable, sont simplement tolérés pour un certain

(1) Ainsi, quand un nid de *Lobopelta elongata* est dévasté, les ouvrières saisissent les mâles et les emportent ; dans ce cas, les mâles adoptent une attitude rigide, restent immobiles avec leurs appendices et leurs ailes repliés dans la même position que chez la nymphe, et ils sont transportés sous le corps des ouvrières, absolument de la même façon que les larves et les cocons.

temps comme des parasites dans la colonie. Etant indispensables pour la fécondation, cependant, on ne peut les considérer comme absolument inutiles !

Cette conception anthropomorphique ne doit point, évidemment nous conduire à considérer comme une erreur, de la part des Aculéates sociaux, la moindre socialisation du mâle en regard de la femelle. Même de notre point de vue humain, il ne paraît pas probable qu'une telle utilisation sociale du mâle aurait amélioré les sociétés d'abeilles, de guêpes et de fourmis. Ceci nous est suggéré par les termites, qui réalisent véritablement ce que les Aculéates n'ont pu accomplir, ou tout au moins n'ont pas accompli ; puisque, dans les colonies de termites, les diverses spécialisations morphologiques et les diverses activités (division du travail) sont supportées également par les individus des deux sexes. A cet égard, ils nous paraissent des insectes sociaux plus parfaits que les Aculéates sociaux ; et pourtant je me demande si, pour quelque future métempsychose, il était offert à l'un de nous de choisir entre le sort d'une fourmi et celui d'un termite, si le dernier serait préféré.

*
* *

Un examen superficiel pourra faire croire que les termites présentent des ressemblances frappantes avec les Aculéates sociaux et surtout avec les fourmis. Comme les Formicidés, ils sont tous sociaux, et ils offrent un polymorphisme très prononcé parmi les individus de la colonie, certains étant aptères et se comportant comme les ouvrières et les soldats des fourmis. Dans les cas typiques, il y a une seule mère reine, et, bien qu'elle soit ac-

compagnée d'un roi, les deux perdent leurs ailes avant de fonder la colonie et après un vol de dissémination qui ressemble au vol nuptial des fourmis. On retrouve un même parallélisme entre certaines fourmis et les termites supérieurs, en ce qui concerne les façons de récolter et d'emmagasiner des graines et de cultiver des champignons. Mais, si intéressantes et suggestives soient-elles, ces ressemblances, et quelques autres moins frappantes, sont simplement le résultat de développements parallèles ou convergents. Lorsque nous en venons à une étude plus serrée des termites, nous découvrons un certain nombre d'idiosyncrasies fondamentales, dont l'une des plus significatives est celle que nous avons indiquée ci-dessus : *la composition bisexuelle de la colonie dans son ensemble.*

Les termites constituent un ordre indépendant, les Isoptères de BRULLÉ. Parce qu'ils sont presque tous des insectes tropicaux, et qu'ils ne constituent pas des spécimens intéressants pour les collections, ils ont été très négligés par les entomologistes jusqu'au début du siècle actuel. Depuis ce moment, par contre, ils ont attiré un certain nombre de chercheurs éclairés, si bien que nous nous trouvons maintenant, en possession d'une littérature abondante, concernant leur anatomie, leurs mœurs et leur taxonomie. Des travaux d'ordre plus général commencent aussi à paraître, tels, les traités de HOLMGREN (1909-1913), ESCHERICH (1909, 1911), BANKS et SNYDER (1920), et HEGH (1922) ; ils contiennent une telle quantité de renseignements que je n'essaierai même pas de concentrer, dans cette leçon, un résumé, même des plus importantes de ces données. Le récent volume de HEGH « *Les Termites* », (1^{re} partie), travail très étendu et illustré à profu-

sion, constitue la lecture souhaitée pour tous ceux que cette question intéresse. Comme dans les leçons précédentes, je m'en tiendrai, pour ma part, à la discussion de certains problèmes de l'évolution.

Jusqu'ici, on a décrit un peu plus de 1.200 espèces de Termites ; la majorité appartient aux régions tropicales les plus chaudes, et spécialement, pour un tiers environ, à la région éthiopienne, c'est-à-dire au sud du Sahara africain. Aux Etats-Unis, nous comptons quelque 34 espèces ; une ou deux seulement dépassent les frontières nord des Etats-Unis et pénètrent dans l'Amérique britannique. L'Europe ne paraît posséder que deux espèces limitées au centre et au sud de la France et au littoral méditerranéen (1).

Présentement, la délimitation des groupes principaux et leurs noms sont quelque peu instables. HOLMGREN reconnaît trois familles, qu'il a appelées les *Protermitidés*, les *Mésotermitidés* et les *Métatermitidés* (2).

Ces familles embrassent respectivement les formes les plus primitives, celles qui sont peu spécialisées et celles qui sont le plus hautement spécialisées ; mais, malheureusement, ces noms de famille sont mal venus et ont été abandonnés, parce qu'ils ne correspondent à aucun nom générique (3).

(1) Le Dr Alfred Emerson m'a aimablement fourni quelques certitudes sur le nombre total de termites décrits aujourd'hui, pour les diverses régions du globe. Sa liste comprend un certain nombre d'espèces qu'il a décrites, provenant de la Guyane anglaise et du Congo, mais elle n'est pas encore publiée. Il y a 123 genres et sous-genres, comprenant 1.237 espèces. Si l'on exclut les espèces cosmopolites et celles dont l'habitat est inconnu, les autres se distribuent de la façon suivante : Ethiopie, 452 ; Madagascar, 38 ; Indo-Malaisie, 272 ; Papouasie, 30 ; Australie, 111 ; zones paléarctiques, 22 ; néarctiques, 34 ; néotropicales, 282.

(2) C'est là la classification qu'HOLMGREN a publiée en 1910 dans le « *Zoologischer Anzeiger* », et dans laquelle le groupe des *Mastotermes* est considéré comme une sous-famille des *Protermitidés*. Dans sa monographie de 1911, il accepte les vues de SILVESTRI (1909) et place au rang de famille les *Mastotermitidés*.

(3) Il existe un genre *Protermes*, mais appartenant aux *Métatermitidés* de HOLMGREN !

Actuellement, ses Protermitidés sont divisés en deux familles, les Mastotermitidés et les Calotermitidés, et BANKS et SNYDER ont réuni les Méso- et Métatermitidés, en une famille, les Termitidés. Si l'on veut conserver la distinction de HOLMGREN en deux familles, les Mésotermitidés pourraient prendre le nom de « Rhinotermitidés », celui de « Termitidés » étant réservé alors aux Métatermitidés. Les Mastotermitidés et les Calotermitidés, étant les termites les plus primitifs, requièrent une attention toute spéciale, au point de vue de la phylogénie de l'ensemble des Isoptères. Dans la leçon précédente, j'ai négligé de montrer qu'il y a, chez les Formicidés, un accroissement très net et très significatif dans l'importance de la colonie et dans son polymorphisme, comme dans la complexité des mœurs, lorsqu'on passe des genres primitifs, surtout chez les Ponérinés, aux genres plus spécialisés de cette même sous-famille ou des autres sous-familles. Il en est de même, en général, pour les Termites, les colonies de Mastotermitidés et de Calotermitidés étant habituellement très réduites, et d'un polymorphisme moins défini, que celles de *Termes* ou d'*Eutermes*, les genres les plus élevés des Termitidés.

Les Mastotermitidés sont représentés par une seule espèce vivante, *Mastotermes darwiniensis*, de l'Australie du Nord, décrite par FROGGATT (1896, 1905). Les caractères spécifiques sont tirés des formes sexuées, qui ont une longueur de 2 cm ; mais FROGGATT a décrit aussi le soldat (1897) sous le nom de *Termes errabundus*. Les colonies sont petites et vivent dans des troncs d'arbre, sans faire de véritables nids. Elles s'établissent souvent dans les charpentes des maisons et y provoquent, comme d'autres termites, des dommages considérables. DESNEUX (1904) ; puis SILVESTRI (1909) et HOLMGREN (1911) ont très soigneusement étudié les *Mastotermes* ; ils ont découvert que ces insectes constituaient un véritable type synthétique du plus grand intérêt. Quoiqu'étant sans aucun doute de vrais termites, ils possèdent néanmoins des caractères si nombreux des Blattoïdés, qu'ils doivent en être certainement les descendants phylogénétiques. HOLMGREN a montré qu'ils pouvaient dériver des Protoblattoïdés, groupe qui, dans la mesure où peut nous renseigner l'étude des fossiles, se serait éteint dans le Permien, en donnant naissance à deux rameaux, l'un conduisant aux Blattoïdés, ou blattes, l'autre aux Isoptères. Les *Mastotermes* mâles et femelles, ont un lobe anal bien développé à l'aile postérieure, caractère qui a disparu chez tous les autres termites ; la nervation de l'aile est identique à celle des Protoblattoïdés, les tarses ont cinq articulations distinctes, les tibias sont épineux, il n'y a pas de

glande frontale, et la femelle possède des gonapophyses distinctes. Suivant SILVESTRI, il y a une véritable caste de soldats, mais pas de caste ouvrière proprement dite. Il décrit une forme analogue à l'ouvrière, mais la considère comme un stade nymphal. Bien qu'HOLMGREN considère cette forme comme une ouvrière vraie, l'opinion de SILVESTRI paraît confirmée par les faits observés chez les Calotermitidés. HOLMGREN et JUCCI (1924) ont montré que l'hypoderme des *Mastotermes* a la même structure très particulière que celui des Blattoïdes, et JUCCI a découvert que les réserves graisseuses renferment des cellules à bactéries contenant des bactéries symbiotiques analogues à celles qui ont été décrites par BLOCHMANN, moi-même et d'autres, chez les Blattes. CLEVELAND (1923b), et JUCCI ont aussi montré que l'intestin postérieur du *Mastotermes* contient des Infusoires flagellés identiques à ceux qui se trouvent dans tous les autres groupes inférieurs de termites. On ne connaît pas les œufs de *Mastotermes*, mais, si l'on en juge d'après la petitesse des colonies et d'après la taille des œufs de Calotermitidés, ils doivent être de grande dimension. Ceci constituerait également un caractère de Blattoïdes.

Les Calotermitidés, qui sont un peu plus spécialisés que les Mastotermitidés, comprennent un certain nombre de genres, dont plusieurs forment de petites colonies dans le bois, en bon état de préférence, et ne construisent pas de vrais nids. Miss THOMPSON (1919) a montré que leurs œufs sont de beaucoup plus gros que ceux des termites supérieurs (Termitidés). Elle donne les mesures suivantes pour les œufs de quatre des genres : *Termopsis*, 1,3 à 1,7 mm. ; *Calotermes*, 1,2 à 1,4 mm. ; *Cryptotermes*, 1,2 à 1,3 mm. ; *Neotermes*, 1,6 mm. Je n'examinerai, et très brièvement, que les trois genres les plus primitifs : *Archotermopsis*, *Termopsis* et *Calotermes*.

Archotermopsis wroughtoni, l'unique représentant du genre, habite le nord-ouest de l'Himalaya, à des altitudes variant de 4.000 à 9.000 pieds ; il a été étudié très consciencieusement par IMMS (1919). Les colonies entièrement développées comprennent, en plus du couple royal, des femelles et des mâles ailés, des soldats, des formes analogues aux ouvrières, des nymphes à des stades divers, mais non de vraies ouvrières. Toutes les formes ont des yeux ; toutefois ils sont petits chez les soldats. Les œufs sont en petit nombre et de grande taille (0,95 à 0,98 millimètre de long. 0,45 à 0,50 mm. de large). « Les soldats comptent parmi les plus grands que l'on connaisse et sont surtout remarquables en ce qu'ils présentent des caractères secondaires externes bien définis, particularité qui a disparu en

grande partie chez tous les autres termites. Dans le système reproducteur, on n'observe pas trace de dégénérescence ou d'arrêt de développement ; il est dans les mêmes conditions que dans les formes sexuées ailées, avant l'essaimage. » Les tarsi d'*Archotermopsis* présentent cinq articulations comme chez *Mastotermes*, *Termopsis* et *Hodotermes*, caractère qui ne se retrouve chez aucun autre termite ; les styles et les cerques sont très longs, les derniers ayant six ou sept articulations. IMMS attire l'attention sur plusieurs caractères de Blattoïdés que présente *A. wroughtoni*. CUTLER (1921) a appelé l'attention sur le fait que les Protozoaires intestinaux d'*Archotermopsis* sont d'un type plus primitif que ceux qui vivent dans l'intestin des termites supérieurs (1).

Le genre *Termopsis* est représenté par trois espèces, limitées au Pacifique et aux états du Nord-Ouest de l'Amérique du Nord. L'une de ces espèces, *T. angusticollis*, a été bien étudiée par HEATH (1902, 1907), qui a constaté que ses colonies peuvent parfois atteindre des dimensions considérables (2).

Il n'existe pas, dans le genre *Termopsis*, de véritables castes ouvrières et les soldats peuvent, au moins dans certains cas, devenir fertiles et pondre des œufs donnant des descendants viables ; toutefois on n'a pas suivi leur développement complet. Au moment où HEATH a rédigé son mémoire, il avait trou-

(1) « Il est très intéressant de voir ainsi associés des parasites, ou bien des symbiotes primitifs, avec un hôte également primitif, et ce fait suggère que les deux groupes d'organismes ont dû être ainsi associés l'un à l'autre au cours d'une longue période, sans avoir évolué vers une complexité plus grande, comme cela s'est produit pour d'autres termites et pour les Protozoaires qui leur étaient associés. » (IMMS.)

(2) « Lorsque la colonie est accompagnée d'un couple royal primaire et qu'elle dure depuis un à trois, quatre ou peut-être cinq ans, elle compte de 50 à 1.000 membres. Lorsque le couple royal primitif est mort et que plusieurs formes royales de substitution se sont développées, le processus de formation des œufs s'accélère rapidement, et conduit à la formation de communautés très vastes. Une telle colonie, occupant un énorme tronc de pin, comptait 3.221 membres, et, à en juger par les milliers d'œufs déposés dans les galeries, ce nombre se serait vite accru, et fortement. Toutefois, dans les conditions normales, le nombre habituellement atteint est sans doute d'environ 2.000 ». (HEATH).

vé trois de ces soldats fertiles ayant des ailes assez bien développées. Dans une lettre récente, il m'annonce qu'il en a trouvé quatre autres, et il m'en a envoyé un. Celui-ci possède de faibles vestiges d'ailes, ressemblant à ceux des *Archotermopsis* fertiles, reproduits par IMMS, et aux soldats de *Calotermes occidentis*. (Vide infra). Toutefois, Miss THOMPSON (1922), qui a également étudié *Termopsis*, croit que les soldats sont toujours inféconds ; mais cela me paraît insuffisamment prouvé.

Les *Calotermes* ont été étudiés par GRASSI et SANDIAS (1893), HEATH (1902), JUCCI (1924) et d'autres. Ce genre, dont on a décrit plus de cinquante espèces, est cosmopolite, et est représenté même en Nouvelle-Zélande et dans les îles Galapagos. Les colonies sont petites et comprennent les mêmes castes que celles de *Termopsis* et d'*Archotermopsis*. La fécondité, au moins occasionnelle, des soldats est indiquée par les observations de GRASSI et SNYDER a établi que, dans l'espèce la plus primitive et la plus répandue, *Calotermes occidentis*, de l'Amérique centrale, les soldats ont tous des vestiges d'ailes. Retenons donc que le développement de la caste des soldats a précédé l'apparition de la stérilité. IMMS l'avait vu clairement pour *Archotermopsis*, comme HEATH pour les soldats fertiles de *Termopsis*, et les soldats, normalement subaptères, de *Calotermes occidentis*, suggèrent la même conclusion. On peut penser qu'une étude, pratiquée sur du matériel frais, de *Mastotermes darwiniensis*, montrerait aussi que, chez ces termites très primitifs, les soldats sont féconds, sinon toujours, au moins occasionnellement. Chez les *Hodotermes* africains, comme chez les *Hodotermopsis* du Japon, qui sont aussi des Calotermitidés, il s'est développé également une caste d'ouvrières et une caste de soldats, et nous trouvons donc ici le nombre typique de castes des Termitidés, ou termites supérieurs. Mais chez ces derniers, les soldats et les ouvrières sont toujours stériles et, chez les *Termes*, il semble même qu'il ne se développe pas de formes royales complémentaires.

*
* *

Si nous considérons la paléographie des termites, nous voyons qu'ils sont signalés dans presque toutes les formations tertiaires où l'on a retrouvé des fourmis, mais qu'ils sont encore inconnus dans les formations mésozoï-

ques. HANDLIRSCH (1908) cite un grand nombre d'espèces fossiles. Plus récemment, Von ROSEN (1913) a publié une révision des formes connues, qui a donné des résultats particulièrement révélateurs.

Presque toutes les espèces de l'Eocène, de l'Oligocène et du Miocène de l'Europe et de l'Amérique du Nord se trouvent appartenir aux genres primitifs que nous avons examinés, c'est-à-dire *Mastotermes*, *Archotermopsis*, *Termopsis* et *Calotermes* et à des genres éteints très voisins. Ainsi, le seul termite signalé dans l'Eocène européen est *Mastotermes bournemouthisis*, de Bournemouth (Angleterre). Deux autres espèces, *anglicus* et *batheri*, ont été décrites dans l'Oligocène moyen de l'île de Wight, et une autre, *M. croaticus*, est signalée, dans le Miocène de Rabodoj. D'après von ROSEN, l'*Eutermes fossarum*, du Miocène du Colorado, serait très probablement un *Mastotermes*. Il y a quelques mois, le Dr E. W. BERRY m'a présenté un dessin d'une aile de *Mastotermes* admirablement conservée, qu'il avait trouvé dans l'Eocène du Texas. Tout ceci est plein d'intérêt, car cela indique que les *Mastotermes*, actuellement représentés par une seule espèce confinée dans le Nord de l'Australie, formaient un genre cosmopolite florissant pendant le tertiaire inférieur et moyen. Von ROSEN attribue à un genre très voisin, *Miotermes*, quatre espèces du Miocène européen (Radoboj, Oeningen et Wurtemberg) et une de Florissant, Colorado (*M. coloradensis* Scudder). Dans l'ambre de la Baltique, il se trouve une espèce d'*Archotermopsis* (*A. tornquisti*), genre qui, nous l'avons vu, est présentement limité à l'Himalaya, et trois genres éteints, voisins d'*Archotermopsis* et de *Termopsis*, qui sont : *Xestotermopsis*, *Proelectrotermes* et *Electrotermes*. En outre, les quatre espèces de *Parotermes* de Florissant, dont trois ont été décrites par SCUDDER (1883, 1890) et une par COCKERELL (1913) sont très certainement rattachables au genre *Hodotermes*, actuellement réduit de l'Afrique, à l'Asie centrale et méridionale, et elles appartiennent donc aux Calotermitidés. COCKERELL (1916b) a décrit un *Termopsis swinhoi* de l'ambre de la Burma (Miocène). Ce genre ne se trouve actuellement que dans l'Ouest de l'Amérique du Nord. Von ROSEN a reconnu un véritable *Calotermes* (*C. oeningensis*) dans le Miocène d'Oeningen. Ces faits montrent clairement que les termites primitifs étaient représentés, à l'époque tertiaire, par des espèces et des genres plus nombreux qu'à l'époque actuelle. Les espèces de

termites supérieurs sont rares dans le Miocène : *Odontotermes pristinus* de Radoboj, *Eutermes fraasi* de Würtemberg et deux espèces de *Termes*, *obscurus* et *croaticus*, de Radoboj, et encore les références génériques en sont-elles, pour la plupart, douteuses. Pour les Termitidés inférieurs, le genre moderne *Leucotermes* est représenté par une espèce (*L. hartingi*) dans le Miocène de l'Europe et par une au Colorado (*L. meadi*). L'ambre de la Baltique contient trois espèces de *Reticulitermes*, genre auquel appartiennent le plus grand nombre des termites de l'Europe et de l'Amérique du Nord (*R. lucifugus* et *flavipes*). La rareté des restes des Termitidés, dans le Tertiaire inférieur et moyen de l'Europe et de l'Amérique du Nord, semble prouver, ou que cette famille apparaissait tout juste à ce moment, ou que le climat de ces régions était trop froid pour elles. Même aujourd'hui, les Termitidés ne prospèrent que dans les parties les plus chaudes de l'Ethiopie et des régions orientales et néotropicales.

Ainsi, les données paléographiques confirment les conclusions phylogénétiques générales, tirées de l'étude morphologique et taxonomique des termites vivants, et suggèrent que ces insectes ont paru dès les temps mésozoïques. Rien ne prouve qu'ils n'aient pas commencé leur évolution pendant le Permien, au moment où disparaissaient les derniers Protoblattoïdés. HANDLIRSCH (1903) montre les termites naissant de la souche des Blattoïdés, pendant le Crétacé, mais ce début doit être plus ancien. WARREN (1919) a fait ressortir certaines particularités de leur distribution géographique actuelle, montrant que les genres plus primitifs ont survécu plutôt dans les zones subtropicales nord et sud, et que les genres de termites les plus élevés sont représentés surtout dans les régions tropicales. Après avoir désigné comme les plus primitifs les genres *Mastotermes*, *Termopsis*, *Archotermopsis*, *Calotermes*, *Leucotermes* et *Coptotermes*, il dit : « Si on ajoute les unes aux autres les espèces de ces genres contenues dans une région donnée, et qu'on compare ce total au

nombre total des espèces de cette région, le pourcentage établi donnera le *facies* général de la faune de termites ».

Le tableau suivant indique les résultats obtenus :

RÉGION	% d'esp. primitives	RÉGION	% d'esp. primitives
Amérique du Nord	67	Nord de l'Inde	22
Amérique du Sud et centrale	18	Péninsule de l'Inde et Ceylan	13
Sud de l'Europe et Nord de l'Afrique	18	Japon et Chine	63
Ethiopie	9	Malaisie	9
Ethiopie + Madagascar	7	Australie et Tasmanie	30

Je reproduis aussi les conclusions générales de WARREN, en ce qui concerne la distribution géographique actuelle des Isoptères, parce qu'elles s'accordent bien, dans l'ensemble, avec celles que nous ont suggérées les Formicidés dans la leçon précédente.

1° Les portions nord et sud, de l'aire de distribution des Termites prises dans leur totalité, ont un aspect ancien et primitif. Ainsi, l'Amérique du Nord, le Nord de l'Inde, le Japon et la Chine, qui forment la limite septentrionale, et l'Australie, dans le Sud, possèdent une faune ayant ce caractère.

2° L'Afrique possède une faune de termites plus élevée, puisqu'elle contient un plus grand nombre d'espèces, et qu'elle a un plus fort pourcentage en espèces appartenant à des genres plus spécialisés que ceux d'aucune autre région du monde. On peut objecter que, pour pouvoir faire cette comparaison, il faudrait tenir compte des aires comparées des différentes régions. Mais, ce faisant, les résultats globaux ne seraient pas modifiés, puisqu'on peut constater que, dans l'aire relativement

réduite de la région malaise, on a signalé quelque 185 espèces, tandis qu'il n'y en a que 77 pour l'Hindoustan et Ceylan, et 53 seulement pour toute l'Australie.

3° Immédiatement après, vient la faune de la région indo-malaise, qui comprend la péninsule de l'Inde, l'Assam, la péninsule et l'Archipel malais. Ces régions renferment une plus grande proportion que la faune africaine, d'espèces appartenant à des genres moins spécialisés.

4° L'Amérique du Sud, avec l'Amérique centrale et les Antilles, a une faune un peu plus primitive que celle de la région indo-malaise ; et le nombre des espèces signalées est beaucoup plus petit, variant de 188 à 262.

5° Les Termites de l'Amérique du Nord sont peu nombreux et de caractère primitif.

6° Les Termites du Japon et du Sud de la Chine sont peu nombreux, mais renferment un pourcentage élevé d'espèces non spécialisées.

7° En Australie, le nombre des espèces de termites est un peu moindre, mais compte un haut pourcentage en formes non spécialisées et archaïques.

Les faits rapportés ci-dessus suggèrent l'hypothèse suivante : Si, dès l'époque tertiaire, les genres *Termes* et *Eutermes* étaient complètement formés, il nous faut admettre qu'aux temps prétertiaires, alors que le dessin des grandes masses continentales n'était pas le même qu'aujourd'hui, une faune de genres non spécialisés de termites s'étendait sur des portions considérables de l'Australie, de l'Afrique, de l'Amérique, de l'Europe et de l'Asie. Dans l'absence de toute autre communication directe entre l'Ancien et le Nouveau Monde, nous devons supposer que la faune se continuait au nord, jusqu'au détroit de Behring même. Pour expliquer la distribution des termites, comme celle des mammifères, il faut admettre au moins l'existence d'un pont continental dans ces régions. Avec le refroidissement du climat, et les masses

continentales prenant peu à peu leurs contours actuels, de nouvelles espèces évoluèrent, surtout d'un bout à l'autre des portions centrales les plus chaudes du monde (Amérique du Sud, Afrique, Inde et région malaise), tandis qu'au nord (Amérique du Nord, Europe et Asie centrale) et au sud (Australie), les survivants de l'ancienne faune de termites subsistaient, mais reculaient en s'éloignant de l'équateur.

Il est donc possible d'expliquer la distribution actuelle des termites sans l'hypothèse d'un pont réalisé par un continent antarctique.

Suivant cette opinion, le genre *Porotermes*, que l'on trouve au Chili et en Australie, serait une partie de l'ancienne faune cosmopolite, qui aurait persisté tout le long du bord méridional de l'aire de distribution des termites.

Le caractère relativement primitif de la faune malgache de termites proviendrait simplement de la préférence qu'ont les *Calotermes* pour les contrées forestières, mais ce fait est à rapprocher de la persistance, à Madagascar, de l'ancienne faune lémurienne, qui a été largement remplacée sur le continent ».

*
* *

Il est certain que les termites paraissent être des insectes très archaïques, bien plus même que les fourmis. Ceci n'est point pour surprendre, si nous considérons qu'ils sont les descendants de formes primitives comme les *Protoblattoïdes*. Mais les ordres vivants eux-mêmes auxquels ils sont étroitement alliés, ont un aspect archaïque analogue, et constituent le rameau survivant d'une branche

ancienne issue du tronc primitif des Hexapodes (Palæodictyoptères).

Il serait intéressant de faire la lumière sur les ordres voisins ; en effet, certains d'entre eux sont connus depuis peu de temps, et la plupart nous donnent à penser que les plus primitifs même des insectes des âges passés ont dû manifester des tendances sociales. Que des sociétés aussi compliquées et aussi complètes que celles des termites aient pu prendre naissance chez ces formes archaïques, ceci nous confirme la conclusion que les Aculéates, trop richement doués, nous suggéraient moins aisément ; à savoir que de simples activités appétitives et physiologiques sont bien suffisantes pour produire et perpétuer des organisations sociales très perfectionnées.

Les cinq ordres d'insectes vivants actuels qui nous paraissent se rapprocher le plus des Isoptères, sont les Blattoïdés, les Embiidinés, les Dermatoptères, les Zoraptères et les Grylloblattoïdés ou Notoptères. Nous allons brièvement les passer en revue.

1° Les *Blattoïdés*, étant dérivés des Protoblattoïdés, ont donc eu le même ancêtre que les termites, et, bien qu'ayant acquis l'habitude particulière d'enfermer leurs œufs dans un oothèque, ils manifestent néanmoins quelquefois des soupçons d'habitudes sociales, rappelant celles des termites. Un des meilleurs exemples est *Cryptocercus punctulatus*, le seul représentant, dans l'Amérique du Nord, de la sous-famille des Panesthinés. On l'a trouvé dans les Etats de l'Atlantique, depuis les Catskill-Mountains jusqu'à la Géorgie et, vers l'ouest, jusqu'au Kentucky, et, en outre, dans les Etats du Pacifique. Sa distribution est donc discontinue. On connaît une autre espèce au Japon. Les conditions dans lesquelles on trouve *C. punctulatus* sont toujours les mêmes ; il vit en colonies comprenant les parents et leurs descendants, creusant des passages, comme les termites, en dévorant l'aubier mort des troncs et des souches, aux endroits où le bois est mou, humide et pourri. *Cryptocercus* est, sans aucun doute, un survivant très ancien, analogue

à plusieurs autres animaux de l'Amérique du Nord et de l'Asie orientale, comme la Limule, la Salamandre géante du Japon, le *Necturus*, le *Menobranthus* de l'Amérique du Nord, etc. J'ai relevé, en Nouvelle-Zélande, l'existence d'un autre cafard, *Polyzosteria novæ-zelandiæ*, qui a des mœurs très semblables, quoiqu'étant subaptère et appartenant à une sous-famille différente, celle des Blattinés. SNYDER (1924) a attiré l'attention sur le fait que, chez les blattes des genres *Salganea* et *Panesthia*, « il se produit souvent une rupture, suivant en gé-

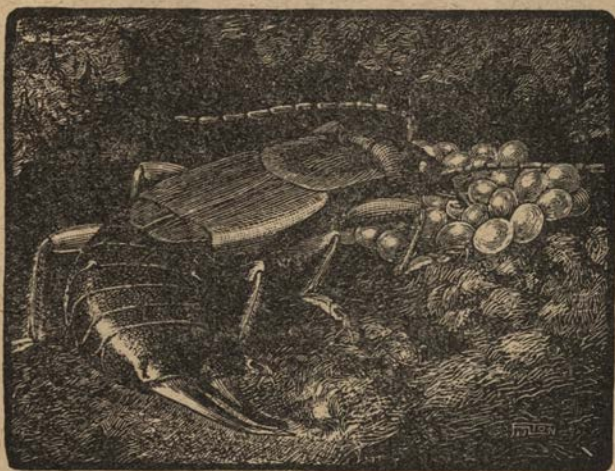


Fig. 19. — Forficule femelle, avec ses œufs, dans ses quartiers d'hiver. (d'après B.-B. FULTON.)

néral le sulcus anal, à la base de l'aile, comme la suture humérale des termites, à l'endroit où se détache l'aile, après le vol qui précède la fondation de la colonie ; chez les termites primitifs, cette suture est souvent aussi très médiocrement indiquée. » L'auteur ajoute : « Il est intéressant de noter que les blattes et les termites s'accouplent de la même façon », mais cette affirmation est quelque peu erronée, comme je vous le montrerai par la suite.

2° Les *Dermaplères* sont si connus que je ne juge pas nécessaire de m'appesantir sur les mœurs. Je reproduis ici deux figures récemment publiées, et montrant la femelle d'une es-



Fig. 20. — Coupe d'une motte de gazon, montrant une forficule, avec ses jeunes, dans son nid souterrain.
(d'après B.-B. FULTON.)

pèce européenne très répandue, *Forficula auricularia*, soignant ses œufs et ses jeunes. Cette espèce a été introduite depuis peu aux Etats-Unis et s'est montrée très nuisible en plusieurs endroits. JONES (1917) et FULTON (1924a et b) ont publié de bons travaux sur ses mœurs, qui rappellent beaucoup celles qu'à décrites BENNETT (1904) pour *Anisolabis maritima*, qui a été aussi introduite dans l'Amérique du Nord.

3° L'ordre des *Zoraptères* est demeuré inconnu jusqu'en 1913, époque à laquelle il fut créé par SILVESTRI, pour une espèce unique du genre *Zorotypus*. Depuis, on a décrit plusieurs formes supplémentaires, provenant de diverses contrées tropicales, Afrique, Ceylan, Java, Costa-Rica et Floride. Le Prof. A. EMERSON en a trouvé une espèce dans la Guyane anglaise, et moi-même une autre dans l'Etat de Panama. On ne sait rien des mœurs de ces insectes, qui ont avec les termites plus de ressemblance qu'aucun des autres groupes mentionnés ci-dessus, sauf en ce qu'ils vivent en petites colonies, sous l'écorce ou dans le bois mort, et quelquefois à proximité des termitières ; de plus, leurs colonies comprennent des femelles ailées et aptères et des mâles aptères, et les premières peuvent perdre leurs ailes comme les termites. Les adultes ailés ont des yeux bien développés, mais les adultes aptères sont aveugles. L'aile n'est pas du tout veinée comme celle des termites, et les tarsi ont deux articulations.

4° En 1914, le Prof. E.-M. WALKER a décrit sous le nom de *Grylloblatta campodeiformis*, un petit insecte aptère, ressemblant aux Thysanoures, qu'il trouva courant çà et là, comme un mille-pattes, sous les pierres, au revers d'un talus, à Banff (Alberta), à l'altitude de 6.000 pieds. Depuis, la même espèce, ou une espèce très voisine, a été découverte dans les montagnes de Plumas-County, Californie, et, plus récemment, une autre espèce a été trouvée au Japon. Ces insectes sont sans aucun doute des formes survivantes très anciennes, comme les *Cryptocercus* et les *Termopsis*, qui vivent dans les mêmes régions. Suivant WALKER, le *Grylloblatta* présente les caractères combinés des Blattoïdés et des Dermaptères. CRAMPTON (1915) le considère comme un chaînon entre les Dermaptères et les Isoptères. WALKER en a fait le type d'une nouvelle famille d'Orthoptères, mais BRUES et MELANDER (1915) ont créé un ordre, celui des Grylloblatoïdés, pour le situer. D'autres ont adopté pour l'ordre le nom de « Notoptères » ou « *Grylloblattaria* ». COMSTOCK (1924) ne se prononce pas sur la position taxonomique de cet insecte ; HANDLIRSCH (1924) place cette superfamille

parmi les Orthoptères, entre les Locustariés et les Tridactylidés.

*
**

Vous avez observé que, à l'exception des Grylloblattoïdés, dont le mode de reproduction est inconnu, tous les ordres voisins des termites font montre de tendances sociales vagues, mais indiscutables. Il me semble que cela nous autorise à en déduire que ces ordres, comme les Isoptères, quoique formés d'insectes archaïques et primitifs, indiqueraient une prédominance possible de la vie sociale chez leurs ancêtres, les anciens Orthoptéroïdes. Et, comme j'ai montré dans ma seconde leçon que nous avons maintenant de très bonnes raisons de supposer que les Hyménoptères ne descendent pas des Orthoptéroïdes, suivant l'opinion de HANDLIRSCH (1904, 1908), mais d'ancêtres très différents, les Mécoptéroïdes, il nous faut donc nier tout rapport génétique entre les sociétés d'Aculéates et celles des termites. Les différences fondamentales qui séparent ces deux groupes ressortent fortement de leurs méthodes de formation des colonies. Chez les Aculéates, la colonie est, typiquement, fondée par une femelle fécondée, soit seule, après le vol nuptial, soit accompagnée d'une compagnie, ou essaim d'ouvrières. Chez les termites, il y a aussi un vol de mâles et femelles ailés, mais chaque colonie est fondée par un couple (paire royale), après perte des ailes, ce dernier processus n'atteignant, chez les fourmis, que la femelle. FULLER (1915), dans son important mémoire sur les termites de l'Afrique du Sud, a montré que les mâles et les femelles de chaque espèce ont une façon plutôt compliquée de se faire la cour après leur vol de dispersion. Je prends

comme exemple, parmi plusieurs récits qu'a donnés cet auteur, ceux qui ont trait à *Termes natalensis* et *T. latericius* :

« Les mâles et les femelles de *T. natalensis* s'élèvent d'un vol soutenu et beaucoup planent assez haut. Les femelles redescendent les premières, en général ; elles choisissent des brins d'herbe frais et rigides : sur ceux qui s'élèvent à un pied environ (15 à 20 pouces au-dessus du sol), elles se renversent immédiatement, leur tête dirigée vers le bas. Leurs quatre ailes sont à demi ouvertes et l'extrémité de leur abdomen se gonfle visiblement. Quelques mâles volent à ce moment assez bas au-dessus de l'herbe ; en peu d'instants, ils découvrent les femelles. Le mâle descend alors directement sur le dos de la femelle, vers laquelle il vole avec la plus grande précision ; vivement, il se place à ses côtés, les ailes entièrement repliées et la tête soulevée, et il frotte, de ci de là, passant d'un cerce à l'autre, l'abdomen dilaté de la femelle. Pendant ce temps, la femelle reste immobile, mais, très vite, elle donne des signes évidents d'agitation ; lorsque ses mouvements ont suffisamment stimulé le mâle, celui-ci monte sur le dos de la femelle. Elle s'avance alors en descendant le long de la tige ; le mâle la retient en arrière avec ses organes buccaux, qui frottent sans cesse les plaques anales de la femelle. Pour réaliser cet accouplement, il est certain que le mâle, attiré vers la femelle dans d'autres cas par le sens de l'odorat, comme chez *T. vulgaris*, dans celui-ci voit sûrement la femelle, au moins à l'intérieur d'un certain rayon, comme le prouve la précision avec laquelle il descend vers elle ; les rayons du soleil couchant jouant sur les ailes à demi éployées en font d'ailleurs un objet particulièrement visible. »

Sur *T. latericius*, voici ce qu'écrit FULLER : « J'ai observé l'accouplement de cette espèce à Pretoria, au crépuscule, les 4, 16 et 18 décembre 1914. Je vis les femelles descendre les premières, et se poser, en se renversant, sur les parties pendantes des herbes des prairies. Dès qu'elles eurent pris cette attitude, elles commencèrent à agiter violemment leurs ailes, et continuèrent jusqu'à ce qu'un mâle vint les rejoindre. Je ne pourrais dire si une femelle peut rester ainsi longtemps sans qu'un mâle arrive, mais l'une d'elles attendit vingt minutes sans cesser d'agiter ses ailes et, à la nuit, elle ne s'était pas encore accouplée. Les mâles paraissent éprouver de grandes difficultés pour trouver les femelles ; ils volaient bas et sans arrêt

sur les pointes des herbes, passant à plusieurs reprises tout près d'une femelle, et même l'encerclant à quelques pouces de distance, puis s'envolant à nouveau au loin à travers champs. Après la réunion, qui se fait au crépuscule, on constate que le mâle volait en cercles de plus en plus serrés autour de la femelle et redescendait près d'elle. Dès que le mâle eut touché la femelle, leurs ailes à tous deux se détachèrent avec une soudaineté inexplicable, celles de la femelle paraissant tomber tandis qu'elles s'agitaient encore. Puis la femelle se met en route vers la terre, le mâle la suivant de près. Ils creusent aussitôt le sol et forment une alvéole. Deux couples, que j'ai vus, creusant ainsi leurs cellules, le 16 décembre, produisirent l'un et l'autre quinze à vingt œufs en huit jours.

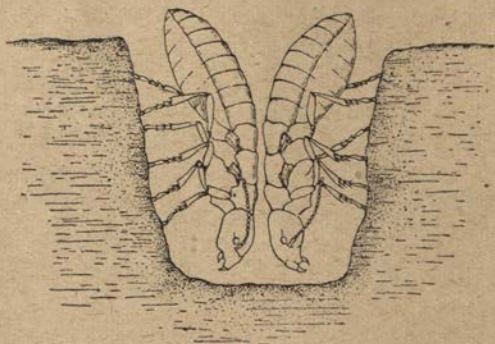


Fig. 21. — Jeunes roi et reine d'*Hodotermes turkestanicus* commençant leur nid dans le sol, après le vol nuptial.
(D'après G. JACOBSON.)

Ainsi, le couple royal ne s'unit pas tant que la cellule initiale du nid n'a pas été creusée par lui. Etant donné que le pénis du mâle fait défaut ou est très réduit, la copulation se fait par simple apposition des orifices génitaux. Cet acte, observé pour la première fois par GRASSI (1893-94), se répète souvent au cours de la vie du couple

royal, comme l'ont vu HEATH (1902) et FEYTAUD (1912). Avec le temps, la reine des termites supérieurs devient, comme on le sait, très physogastrique. Elle est toujours accompagnée du roi, dont l'abdomen se développe très peu.



Fig. 22. — *Leucotermes tenuis* des Bahamas (Gr. 2).
a, ouvrière ; b, soldat ; c, reine (physogastrique) ; d, roi.

FULLER donne la description suivante des habitudes de cette majesté (*Termes natalensis*) : « Cet animal fait preuve d'une dévotion extraordinaire à l'égard de son épouse ; il ne s'en éloigne guère jamais de plus d'un pouce ; sans cesse, il approche d'elle sa tête et lui fait, semble-t-il, sa cour ; puis, il ins-

pecte ses flancs et ses œufs avec une vive attention ; se comportant, en un mot, comme paraissent le faire la plupart des mâles de termites, mais ne laissant jamais voir le but de son existence. Le mâle est toujours un peu gonflé par des masses graisseuses, qui distendent le tissu conjonctif des côtés de son abdomen, mais non les sclérites dorsaux et ventraux. »

Les habitudes nuptiales décrites ci-dessus me paraissent fournir une nouvelle indication au sujet des affinités des Orthoptéroïdes et des Isoptères. On sait très bien que ces types de mœurs compliquées n'existent pas chez les Hyménoptères, bien qu'ils soient fréquents chez les Diptères, les Lépidoptères et les Orthoptères. J'ai publié récemment (1925) un récit de quelques cas assez singuliers survenant chez les mouches. Les séduisantes descriptions de FABRE sur les habitudes nuptiales des Mantides et des Locustides sont bien connues, et HANCOCK (1905), von ENGELHARDT (1914) et FULTON (1915) les ont décrites chez les Gryllidés du genre *Oecanthus*. Chez ces derniers insectes, la femelle est attirée vers le mâle, grâce à une glande particulière placée sur la face dorsale du thorax et dont elle absorbe la sécrétion avant et après l'accouplement. Récemment, WILLE (1920) a décrit en détail les mœurs nuptiales analogues et la copulation chez notre blatte commune, *Phyllodromia germanica*. Dans ce cas, la femelle absorbe la sécrétion du mâle, mais les glandes sont situées à la face dorsale de l'abdomen. Chez les termites, les rôles sont inversés, le mâle étant attiré par la sécrétion glandulaire émanant de la pointe de l'abdomen de la femelle, et la copulation est un processus bien moins perfectionné que chez les Blattidés. La remarque de SNYDER rapportée ci-dessus exige donc quelque restriction.

Le passage suivant montre avec évidence que les observations de FULLER sur les habitudes nuptiales et la fonda-

tion des colonies, chez les termites sud-africains, ont aussi une signification plus générale au point de vue des mœurs :

« Il semble bien certain que cette phase de l'histoire d'un termite est une succession d'événements qui se suivent dans un ordre régulier, et, si la chaîne se rompt en un point quelconque, elle en reste là. Ceci peut être montré par plusieurs cas spécifiques. L'*Eutermes trinervius*, qui vole de nuit, descend, s'il est attiré par un tissu blanc éclairé, et les deux sexes perdent les ailes après s'être rencontrés. Si plusieurs d'entre eux sont capturés immédiatement avant qu'ils se rencontrent et qu'ils soient placés dans un tube, ils ne se désaillent pas. Plusieurs, ainsi capturés, ont été conservés vivants et enfermés pendant plus de quatre jours, et, tandis que quelques-uns perdaient leurs ailes, il n'y eut aucune tentative d'accouplement. Il en est de même avec *Termes incertus*, qui vole au crépuscule, mais avec quelques modifications. En outre, pour ces deux espèces et pour trois autres (non déterminées), il n'est fait aucune tentative pour creuser le sol, si les deux sexes sont isolés. Si on enferme deux mâles ensemble, l'un suit souvent l'autre comme si le second était une femelle. Ils sont alors poussés à creuser le sol ensemble, mais ils s'arrêtent bientôt, quoique s'excitant l'un l'autre à continuer pendant quelque temps ; enfin, ils meurent à la surface du sol. Autre cas : un certain nombre de couples de *T. natalensis* furent faits prisonniers un soir et placés dans une petite boîte ; au matin, on trouve les couples tout désorientés les uns en face des autres ; placés sur une table, ils purent y circuler mais ils ne cherchèrent pas d'eux-mêmes à s'accoupler. Cependant, leur ayant préparé des terriers artificiels et les y ayant placés couple par couple, le milieu réagit sur eux immédiatement, et ils creusèrent vers le fond du vase. En 1914, les mêmes résultats accompagnèrent les accouplements répétés de cette espèce. »

*
* *

Je serai bref maintenant pour exposer le reste de mon étude sur les aspects archaïques des termites. Après les particularités sexuelles, déjà discutées, les traits primitifs les plus frappants peut-être sont présentés par l'ontogénèse

et les habitudes alimentaires, qui ont des effets très lointains sur toutes les activités sociales. Parce qu'ils ont conservé très strictement le type progressif, amétabolique, d'ontogénèse qui est si caractéristique de toute la série des Orthoptéroïdes, les termites ne réalisent pas des relations aussi intimes entre les parents, ou les autres membres adultes de la colonie, et les jeunes, que celles que nous avons découvertes chez les Aculéates sociaux. Chez ces insectes, les larves et les nymphes sont absolument impotentes ; aussi les premières sont-elles soigneusement nourries, et les unes et les autres, chez les fourmis, sont transportées dans des conditions favorables de température, d'humidité, etc..., à l'abri de toutes conditions défavorables, nuisibles. Chez les termites, des soins de ce genre sont accordés seulement aux œufs et aux très jeunes nymphes. En outre, il y a, chez ces nymphes, une particularité, n'existant pas chez les Aculéates ; c'est leur développement graduel avec sa série d'états actifs, séparés par des mues ; ceci permet un arrêt permanent de la croissance à plusieurs périodes différentes du développement. Cet arrêt peut affecter à la fois le soma et les gonades, comme chez les soldats et les ouvrières des termites supérieurs ; ou il n'atteint que le soma seul. Dans des cas de ce genre, la néoténie se produit, et on obtient des mâles et des femelles complémentaires, ou de substitution, qui, dans les colonies de certains termites, peuvent remplacer, en tout ou en partie, le couple royal, s'il meurt de vieillesse ou d'autre cause. Chez les Aculéates, le développement n'offre évidemment pas de telles ressources, quoiqu'il puisse se produire des formes adultes atypiques (femelles ergatomorphiques, pseudogygues, ptérergates, etc.) Le développement progressif, amétabolique des

termites, s'ajoutant à la présence en égale proportion des deux sexes dans le personnel de la colonie, fournit certainement la base d'un polymorphisme plus compliqué que celui que nous avons trouvé dans les colonies femelles d'Aculéates sociaux.

Les termites n'ont pas acquis cet extraordinaire ensemble d'instincts que nous observons chez les Aculéates so-



Fig. 23. — Jardin de champignons d'*Acanthotermes militaris* (Congo belge) (phot. H.-O. LANG).

ciaux, sans doute parce que leurs ancêtres immédiats n'ont jamais traversé un stade d'habitudes carnivores et prédatrices. Différant en cela de ces insectes agressifs et si batailleurs, ils ont vécu, et vivent en majeure partie encore au sein de leur nourriture, comme les Coléoptères qui creusent dans le bois. L'adresse à récolter des aliments végétaux et à les emmagasiner, n'existe même que chez certains Calotermitidés et Termitidés, tels que les es-

pièces d'*Hodotermes*, qui récoltent de l'herbe à la lumière du jour ; les espèces les plus hautement spécialisées du genre *Eutermes*, par exemple *E. monoceros* de Ceylan, qui, suivant BUGNION (1909, 1914) récolte des lichens ; diverses espèces africaines et australiennes du même genre, qui récoltent de l'herbe morte, et *Termes latericius*, qui moissonne des graines (FULLER). Mais, même les espèces de *Termes*, seules formes sachant élever des champignons sur leurs propres excréments et les utiliser pour la nourriture des jeunes et du couple royal, même ces espèces se nourrissent encore en grande partie d'humus, d'herbe morte et de bois, et sont, semble-t-il, bien loin d'avoir atteint l'habileté des Attinés, ces fourmis qui cultivent, propagent et utilisent si bien les champignons (voir MORS-TATT, 1922).

L'habitude ultra-conservatrice de dévorer le bois et de vivre dans ses cavités fournit la clef qui permet de comprendre la plupart des particularités sociales des termites. Depuis longtemps, on a soupçonné qu'il leur était impossible de digérer sans aide la cellulose et plusieurs chercheurs ont supposé que les Protozoaires ciliés qu'on trouve en grand nombre dans les espèces lignivores, chez les ouvrières lignivores et surtout dans la région intestinale, où le bois est assimilé, sont les véritables agents de la digestion de la cellulose et la rendent assimilable à leur hôte (1).

(1) Voici ce qu'a pu établir CLEVELAND (1923a), en ce qui concerne la présence des Protozoaires chez les termites. « Par un examen attentif du contenu intestinal de cinq ouvrières de chacune des espèces de termites représentées au U. S. National Museum, on a constaté que lorsqu'il y avait des Protozoaires, il y avait également du bois ; et, *mutatis mutandis*, les Protozoaires ne se trouvaient que là où il y avait du bois.

Un ensemble considérable de travaux ont été publiés sur les Protozoaires des termites ; beaucoup d'espèces ont été décrites, depuis qu'ils ont été découverts par LESPÈS en 1856. Plus récemment, BUSCALIONI et COMES (1910); IMMS (1919), JUCCI (1924) et CLEVELAND (1923 a, 1923 b, 1924) se sont consacrés, avec la plus grande attention, à l'étude des problèmes intéressants que suggèrent ces organismes unicellulaires et leur rôle possible comme symbiotes. GRASSI, en 1911, chauffa des termites à environ 35° et réussit ainsi à détruire les protozoaires intestinaux sans léser les termites mêmes. Il affirme que ces termites purent vivre ainsi plusieurs mois, et en conclut qu'ils digèrent le bois sans le secours des protozoaires. Mais, CLEVELAND, qui a poussé plus loin ses expériences de chauffage, sur *Reticulitermes flavipes*, *Termopsis*, et d'autres espèces nord-américaines, réussit à débarrasser complètement les termites de leurs protozoaires intestinaux en maintenant les insectes vingt-quatre heures à la température de 36°. Les individus ainsi traités, nourris au ré-

Ainsi est confirmé le postulat de IMMS. On connaît quatre familles de termites. Chez les dix-huit genres et soixante-quatre espèces examinées, appartenant à la famille des Termitidés, on n'a trouvé des Protozoaires et du bois que chez une seule des vingt et une espèces du genre *Nasutitermes* et chez deux des huit espèces du genre *Mirotermes* ; mais les Protozoaires et le bois étaient présents dans dix-huit genres et soixante-seize espèces, soit toutes celles qui furent examinées, des trois autres familles (Mastotermitidés, Calotermitidés et Rhinotermitidés). Il y a donc une corrélation parfaite et positive entre l'alimentation stricte au bois, et la présence de Protozoaires intestinaux. » Cette répartition concorde avec celle qu'a donnée GRASSI (1917) et qu'a confirmée JUCCI (1924, p. 209).

Dans un autre mémoire (1923 b), CLEVELAND donne une liste taxonomique étendue des termites chez lesquels on a trouvé ou non des Protozoaires.

gime normal du bois, moururent en dix à vingt jours ; mais, si on leur donnait du bois digéré (humus) ou de la cellulose digérée par des champignons, ils survivaient indéfiniment. Ils continuent aussi à vivre après avoir été réinfectés par des Protozoaires. CLEVELAND trouve en outre que, tandis que les autres organismes intestinaux des termites, bactéries et champignons, sont inaptes à digérer la cellulose, les Protozoaires des genres *Trichonympha* et *Pyrsonympha*, si communs chez *Reticulitermes flavipes*, en sont capables. Mais cette faculté fait défaut chez plusieurs des autres Protozoaires intestinaux. CLEVELAND pense que les Protozoaires tirent leurs protéines de leur hôte, mais JUCCI (1924) a trouvé que les Protozoaires sont sans doute digérés, si bien que les hôtes tireraient la majeure partie de leurs protéines des corps de leurs symbiotes. Cette méthode indirecte et dépendante d'obtenir les protéines et les hydrates de carbone semble avoir été abandonnée par les Termitidés plus élevés de l'Ancien continent, qui en sont arrivés à vivre d'humus (*Cubitermes*, *Anoplotermes*, etc.) et de champignons poussant sur leurs excréments (Termes).

La xylophagie a eu deux autres effets lointains sur l'organisation sociale des termites. En premier lieu, cette nourriture encombrante et d'une digestion extrêmement lente paraît être l'origine de l'habitude qu'ont ces insectes de se nourrir les uns les autres avec des aliments « *stomodæal* », régurgités, et partiellement digérés, et avec des aliments « *proctodæal* », évacués et complètement digérés, ce qui est une forme de trophallaxis, et ce qui facilite, sans grande nécessité d'ailleurs, l'infection générale des divers individus de la colonie par les Protozoaires symbiotiques. BRUNELLI (1904) a donné avec quelque rai-

son le nom de « *ruminatio sociale* » à ce mode d'alimentation des termites qui mangent ainsi le contenu intestinal, digéré en tout ou partie, d'autres individus.

En second lieu, l'habitude de saper et de parcourir l'intérieur du bois en le dévorant a amené tout naturellement



Fig. 24. — Coupe d'une poutre rongée par *Calotermes hubbardi* (Arizona) (d'après Th. E. SNYDER).

l'apparition d'une *cryptobiose peureuse*, et de tout ce que cela implique : dégénérescence ou perte des yeux, spécialement chez les castes d'ouvriers et de soldats ; perte du pigment et amincissement du tégument, sauf chez les

formes ailées et sur la tête et le thorax des soldats ; et enfin tendances photophobes et hygrophiles très générales chez tous les membres d'une colonie. La fragilité ainsi acquise entraîne à son tour l'apparition de diverses formes de protection et de certaines habitudes de défense, comme les mandibules, le crâne résistant et les glandes céphaliques des soldats et, chez les termites supérieurs, l'édification d'un nid solide ou termitière, avec de la terre, des excréments, etc., agglutinés.

*
**

Ces adaptations protectrices sont rendues nécessaires par le nombre d'ennemis des termites, en particulier contre les fourmis, dont beaucoup vivent en grande partie ou même complètement à leurs dépens. Ceci s'applique spécialement aux Ponérinés prédateurs, par exemple *Megaporera færens*, *Paltothyreus tarsatus* et *Euponera senaarensis* en Afrique, *Neoponera commutata*, *N. crassinoda* et *Paraponera clavata* dans l'Amérique centrale et l'Amérique du Sud et à un grand nombre d'espèces de *Leptogenys* des tropiques des deux hémisphères. Dans un mémoire décrivant les divers modes de défense des termites, BUGNION (1923) dit : « Les termites n'ont, dans les contrées tropicales, pas d'adversaires plus redoutables, plus redoutés, que les fourmis. C'est, entre ces petits êtres, une lutte incessante, une guerre implacable, poursuivie sans merci, depuis des milliers d'années. Aussi peut-on constater que les moyens de défense si ingénieux et si divers mis en œuvre par les termites sont, à peu près tous, destinés à les préserver des attaques des fourmis, leurs ennemies héréditaires. » Notons, en même temps, que plusieurs fourmis tropicales ne dévorent pas les termites. Ceci pa-

rait exact pour nos énormes fourmis néotropicales (Dorylinés) du genre *Eciton*. Par contre, les Dorylinés d'Afrique, *Anomma*, *Typhlopone*, *Rhogmus*, etc., en semblent très friands. Il y a toute une armée d'espèces (*Carebara*, *Pædalgus*, *Aëromyrma*, etc.), installées comme des voleurs dans les murs des termitières et pillant leurs habitants, et une autre série, encore plus importante, qui chassent, en partie ou totalement, les termites de leurs nids, et s'emparent de leurs galeries. C'est la façon d'agir accoutumée, en Australie, d'*Iridomyrmex sanguineus* et de beaucoup de fourmis des genres *Opisthops*, *Calomyrmex*, *Polyrhachis*, *Camponotus*, etc. D'autres, trop nombreuses pour être nommées, se comportent de même vis-à-vis des Termitidés africains. Lorsqu'on a été témoin de cette hostilité incessante et implacable régnant sous les tropiques entre les fourmis et les termites, on se demande avec étonnement si le sort des seconds n'est pas d'être exterminés par les premières.

Si, pour conclure, nous en revenons à la définition de DE GRANGE, faisant d'une société une collectivité cumulative, nous constatons que, au moins chez les termites supérieurs, les activités cumulatrices les plus frappantes sont architecturales et résultent primitivement du genre de leur aliment qui est abondant, d'une obtention aisée, mais d'une assimilation difficile. Cette alimentation spéciale facilite et simplifie aussi la formation de leurs colonies, qui devaient, à l'origine, ressembler à celles de divers Coléoptères subsociaux (*Passalus*, *Phrenapates*, *Parandra*, *Coccidotrophus*, *Micromalthus*, etc.) (1).

(1) Après avoir rédigé ce paragraphe, j'ai relu un intéressant mémoire de LAMEERE (1909) et j'y ai trouvé une tentative analogue, plus détaillée, d'expliquer l'origine possible de la colo-

Tous ces insectes vivent dans des cavités des tissus végétaux. Les développements, ou cumulations ultimes les plus perfectionnées (polymorphisme, trophallaxis, mycétophagie, etc.) ont probablement été acquis de façon très nette, comme résultant d'interactions plus compliquées chez des termites pris individuellement, et naissant entre eux et le milieu ligneux qu'ils avaient élu.

nie de termites ; la voici : « Rendons-nous compte, par l'imagination, de la situation de *Blattes* s'adaptant au régime xylophage, et forant, pour se nourrir, les troncs qui deviennent en même temps leur habitat naturel ; que d'énergie à dépenser, que de précautions à prendre pour assurer le sort des petits. L'oothèque peut disparaître : elle est devenue inutile, puisque les œufs seront aussi bien protégés s'ils sont pondus dans les galeries creusées dans le bois qui forment maintenant un nid ; c'est donc une économie réalisable. Mais les jeunes, au sortir de l'œuf, sont incapables de se sustenter suffisamment en attaquant une nourriture peu réconfortante ; ils sont alimentés par la mère, et l'on conçoit qu'il ait été fort utile que le père vienne à la rescousse. Nous aurions ainsi quelque chose de très analogue à ce que montrent les *Passalus* : ces *Lucanides* fouillent en tous sens le tronc vermoulu des arbres pourris, le mâle et la femelle mâchant le bois pour l'alimentation des larves. »

Nous n'aurions qu'à substituer dans ce passage le terme de « *Protoblattoïdes* » à celui de « *Blattes* ».

CHAPITRE VI

LE POLYMORPHISME

Cas divers. — La parthénogenèse et le sexe. — Différenciation d'une caste ouvrière chez les fourmis ; son évolution. — Caractères adaptatifs des castes. — Polymorphisme des termites. — Différenciation congénitale ou épigénétique des castes. — Les diverses formes de soldats. — Soldats (fourmis ou termites) gardant l'entrée du nid (*phragmose*).

Le polymorphisme a souvent été évoqué dans les leçons précédentes, mais j'ai évité toute discussion de ce sujet, car il se retrouve dans l'étude de presque tous les insectes sociaux, et une juste vue d'ensemble n'en est possible qu'après avoir examiné toutes les idiosyncrasies de ces insectes. J'ai discuté ce sujet troublant il y a dix-huit ans (1907 *a*). Depuis, il a toujours été présent à ma pensée et, naturellement, j'ai consulté tous les ouvrages compétents qu'il m'a été donné de rencontrer. A aucune époque, les études sur les insectes sociaux n'ont été aussi nombreuses, aussi intéressantes, aussi pénétrantes ; jamais les travailleurs n'ont eu autant de facilités pour aborder ce sujet. Et pourtant, je ne suis point d'avis que nous ayons beaucoup avancé vers la solution des nombreux problèmes que suggèrent les phénomènes du polymorphisme. Cette question est effectivement très complexe ; et, bien qu'ayant réservé deux leçons à sa discus-

sion, je ne pourrai vous présenter rien de plus qu'un petit nombre de ses nombreux aspects et de ses difficultés. Pour plus de clarté, je me contenterai, dans cette leçon, de passer en revue quelques-uns des faits principaux et les conclusions les plus évidentes ; et, dans notre prochaine réunion, nous pénétrerons au sein des théories que tout cela nous suggère et nous suggèrera sans doute encore longtemps.

Il est difficile de donner une définition du polymorphisme, parce que les phénomènes auxquels les zoologistes appliquent ce terme dans son sens le plus étendu, passent par des transitions insensibles aux phénomènes de variation, mutation et métamorphose, aux alternances de générations (hétérogenie), à la pædogénèse, à l'hétéromorphose et à l'hétérochromatisme saisonnier ou autres. Si nous restreignons ce terme aux cas dans lesquels deux (ou plusieurs) formes différentes coexistent dans la même espèce, il comprendra naturellement le dimorphisme sexuel, et les différences entre jeunes et adultes ; mais, tel que l'emploient les entomologistes, il s'applique essentiellement à la coexistence de deux (ou plusieurs) formes adultes du même sexe ; c'est la « pœcilandrie » et la « pœcilogynie » de PEYERIMHOFF (1897).

Il existe aussi des formes larvaires polymorphiques, exemples de ce que GIARD (1891, 1894, 1905) a appelé « pœcilogonie ». J'aurai l'occasion de mentionner des cas de polymorphisme chez les insectes divers, mais mon intérêt ira principalement aux espèces sociales. Ces dernières sont constituées de façon si particulière que leur polymorphisme est souvent regardé comme lié nécessairement à certains autres phénomènes, tels que le déterminisme des sexes, la parthénogénèse, la néoténie, la stérilité et

l'arrêt de développement ; certains de ces phénomènes demandent à être examinés sommairement dans le but de les éliminer de la discussion générale. La question du sexe des descendants d'une femelle d'insecte parthénogénétique a été très embrouillée par l'interminable controverse qui s'est attardée, surtout en Allemagne, autour de l'abeille domestique, créature exceptionnelle, qu'il est très difficile de déloger des manuels de zoologie et des salles de cours, où elle représente le paragon des insectes sociaux.

*
* *

Il est certain, bien entendu, que les descendants d'un Hyménoptère non fécondé sont généralement des mâles ; mais les exceptions signalées deviennent si nombreuses, que la soi-disant « loi » de DZIERZON doit être considérée comme la simple expression d'un phénomène habituel, chez les espèces particulières où il a été observé. Ce n'est pas une loi, mais au plus une règle. Qu'il n'y ait pas de lien nécessaire entre ce phénomène et le polymorphisme des insectes sociaux, cela est suffisamment prouvé par les termites, chez lesquels les deux sexes proviennent d'œufs fécondés, et sont également polymorphiques.

WINKLER (1920, p. 76 ; 108) a récemment pris la peine d'enregistrer les sexes produits par les femelles parthénogénétiques, chez les insectes et surtout chez les Hyménoptères. Chez les Phytophages, il a compté vingt-quatre espèces définitivement classées comme thélytoques, deux qui sont amphérotiques, et plus de quarante qui sont arrhénotoques. Mais quelques-uns des cas notés comme thélytoques ne le sont pas absolument, car un petit nombre de mâles peuvent naître parmi les femelles. Chez les Térébrants, en mettant à part les Cynipidés, chez lesquels il y a alternance entre l'amphérotocie et la reproduction bisexuée, et en comptant les Bethylidés, il cite quatorze

espèces, représentant treize genres et plusieurs familles, qui sont certainement thélytoques et plusieurs qui le sont incomplètement, les couvées comprenant aussi quelques mâles. Les formes amphérotiques sont rares; le type dominant de parthénogénèse étant certainement le type arrhénotique. On a signalé des cas particuliers rares, que l'on a découverts en Amérique, depuis la publication du travail de WINKLER. En étudiant le développement de plusieurs milliers d'individus de *Habrobracon brevicorne*, WHITING (1921a) a démontré que les mâles peuvent parfois être produits par des œufs fécondés. Il m'a fait savoir qu'il a obtenu des femelles à partir d'œufs vierges, et LEIBY (1922) affirme que, chez *Copidosoma gelechia*, Chalcidide polyembryonique, les œufs fécondés fournissent aussi bien des mâles que des femelles, tandis que les œufs vierges donnent seulement des mâles. M. S.-M. DOHANIAN, qui, au *Federal Gypsy Moth-Laboratory* de North-Melrose, près Boston, Mass., a expérimenté plusieurs années sur les Hyménoptères parasites, me communique d'intéressants renseignements encore inédits. Un hyperparasite de *Liparis dispar*, *Hemiteles tenellus* Say, parasite d'*Apanteles melanoscelus*, s'est montré strictement thélytoque dans les lignées pures réalisées au laboratoire (douze générations en trois ans) et dans l'élevage de plusieurs milliers d'individus, à partir de cocons d'*Apanteles* recueillis dans la campagne. Le mâle de cette espèce est d'ailleurs inconnu. Au contraire, chez l'espèce européenne, *Hemiteles areator* (si voisine de *tenellus* qu'il est difficile de bien les distinguer morphologiquement), le mâle est commun et DOHANIAN en a obtenu à partir de femelles vierges. La même opposition existe entre les deux espèces de *Pleurotropis* et celles d'*Anastatus* obtenues de cocons d'*Apanteles*, l'une des deux, pour chaque genre, produisant toujours des mâles, l'autre des femelles, et les mâles des espèces thélytoques étant encore inconnus.

PICARD (1922) a aussi étudié deux des espèces européennes d'*Hemiteles*, *fulvipes* et *longicauda*. La première est un parasite général, qui attaque les autres parasites, spécialement *Apanteles spurius*, différents *Microgaster*, quelques Tenthredinidæ (*Blennocampa pusilla*) et apparemment même les œufs des araignées. Les femelles vierges produisent seulement des mâles. *H. longicauda*, qui est un hyperparasite de *Apanteles glomeratus*, est, par contre, régulièrement, sinon exclusivement, thélytoque. PICARD dit: « Les mâles doivent être bien rares, car je n'en ai pas obtenus en élevage et n'en ai pas rencontrés dans la nature. Les individus que je récoltais au dehors ne produi-

sirent que des femelles et j'ai tout lieu de croire qu'ils n'étaient pas fécondés. Leur progéniture, en effet, qui ne l'était certainement pas, ne pondait aussi que des œufs femelles. »

En fin de compte, on a signalé chez les Aculéates sociaux plusieurs cas dans lesquels des femelles se sont développées à partir d'œufs vierges. Sans nous attarder à citer les travaux d'autres adversaires de DZIERZON, nous attirerons l'attention sur ceux de ONIONS (1912, 1914) et de JACK (1917), suivant lesquels l'ouvrière d'une race sud-africaine d'*Apis mellifica* (var. *kaffra* ou *intermissa*) possède un spermathèque et produit parthénogénétiquement, non seulement des mâles et des ouvrières, mais même des reines. Chez les abeilles solitaires et sociales, suivant les récentes et habiles recherches de DESCY (1924) sur *Osmia*, de STÖCKHERT (1923) sur *Halictus*, et de plusieurs observateurs sur *Bombus*, les femelles parthénogénétiques sont toujours arrhénotoques. Des résultats analogues ont été enregistrés pour les fourmis reines et ouvrières, non fécondées, par FOREL (1874), LUBBOCK (1888), Miss FIELDE (1901), JANET (1909), TANGUARY (1913) et moi-même ; mais il y a des exceptions. TANNER (1892) affirme que, dans ses nids artificiels d'*Atta cephalotes*, la grande fourmi rongeuse de feuilles de la Trinidad, les ouvrières produisaient des mâles, des ouvrières et des reines ; et REICHENBACH (1892), Mrs. A.-B. COMSTOCK (WHEELER, 1903a) et CRAWLEY (1912) ont élevé des ouvrières à partir d'œufs vierges d'ouvrières de *Lasius niger*.

Les exemples que je vous ai présentés montrent clairement que les phénomènes n'ont pas un lien nécessaire avec le polymorphisme ; et, quelle que puisse être la solution définitive du problème, pour les races communes de l'abeille domestique, soit que les ouvrières et les reines non fécondées produisent uniquement des mâles ou parfois aussi des ouvrières ; soit que les œufs fécondés puissent quelquefois donner des mâles, cela n'ajoutera au problème du déterminisme des sexes aucune donnée théorique importante qui n'ait déjà été fournie par d'autres Hyménoptères, chez lesquels de telles possibilités se réalisent sous des conditions bien plus favorables au contrôle expérimental.

*
* *

Il nous est difficile de parler de polymorphisme chez les Aculéates sociaux, tant qu'une caste d'ouvrières n'a pas fait son apparition, comme l'expression morphologique distincte de la division physiologique et éthologique du travail, entre les membres femelles, primitivement monomorphiques, de la colonie. Chez les abeilles, nous constatons l'existence d'une telle caste dans les sous-familles des Bombinés, Méliponinés, Apinés et Halictinés. Chez les *Halictus* sociaux, cette caste est représentée par la génération d'été des femelles, qui est quelquefois assez différente de leur mère, pour avoir été décrite comme une espèce distincte. (STÖCKHERT, 1923). Les espèces sociales d'*Allodape* sont encore à un degré trop primitif pour avoir développé une caste d'ouvrières différenciées morphologiquement, quoiqu'on puisse dire qu'elle est représentée, à un degré primitif et seulement dans les mœurs de l'espèce, par les filles qui s'associent avec la mère, fondatrice du nid.

Chez les Vespidés, on peut suivre l'évolution graduelle de la caste ouvrière à travers les cinq sous-familles sociales. Chez les Sténogastrinés et certaines Epinoninés on n'a pas signalé d'ouvrières ; chez d'autres Epinoninés, la dissection seule révèle si une femelle fonctionne comme ouvrière, c'est-à-dire comme un individu stérile, ou nourrice. Chez les Ropalidiinés et Polistinés, les ouvrières diffèrent peu, extérieurement, des reines, mais, chez les Vespinés, les différences s'établissent bien, à la fois dans la taille et dans la coloration. Chez les fourmis et les termites, la caste ouvrière est aptère, différenciée généralement de façon tranchée, et souvent elle-même dimorphi-

que ou pléomorphique, au second degré, par suite d'une division physiologique du travail plus profonde. Chez ces insectes aussi, la différenciation entre les castes d'ouvrières et de soldats n'apparaît évidemment au début que sur le plan fonctionnel, c'est-à-dire dans la physiologie et dans les mœurs ; puis elle devient aussi morphologique et les deux castes prennent les caractères qui nous permettent alors de les reconnaître sans hésitation (1).

S'il est exact, comme je l'ai supposé et répété dans mes leçons précédentes, que les fourmis, les termites et les divers groupes de guêpes et d'abeilles sociales sont des sociétés phylogénétiquement indépendantes, nous devons aussi admettre une indépendance analogue pour le développement de ces castes d'ouvrières ; il n'y a pas moins de dix de ces groupes qui en possèdent, et elles tirent leurs caractères communs et convergents des conditions sociales, trophiques et autres, similaires, auxquelles ces groupes ont été constamment soumis au cours de leur ontogénie et de leur phylogénie.

Une étude plus serrée nous montre que les dix sociétés indépendantes dont nous parlons ci-dessus peuvent se diviser en quatre groupes, suivant les idiosyncrasies de

(1) Comme caste physiologique, on peut citer, chez les fourmis, les *plerergates* ou « pots à miel » de diverses espèces de *Myrmecocystus*, *Prenolepis*, *Plagiolepis*, *Camponotus*, *Melophorus*, *Pheidole*, etc., des régions arides. Ce sont des ouvrières ou des soldats qu'on ne peut distinguer d'abord des autres membres de leurs castes respectives ; mais éventuellement, elles deviennent très lentes et subissent une forte distension du jabot et de l'abdomen, par suite de l'accumulation des aliments liquides. De même, les ouvrières gynécoïdes, qui développent leurs ovaires et assument le rôle de reines dans les colonies qui en sont privées, peuvent être considérées comme constituant une amorce de caste physiologique. (EMERY, 1915.)

leurs castes d'ouvrières : 1° les *Halictus*, les bourdons et quatre sous-familles de guêpes ; 2° les abeilles des sous-familles des Méliponinés et des Apinés ; 3° les termites ; 4° les fourmis.

Chez les Vespidés, Bombinés et Halictinés, la forme ouvrière, en se développant, voit croître sa stérilité, tandis que la reine conserve intactes la taille, la morphologie et la physiologie de la femelle des Vespidés ou Apidés solitaires. Dans ce cas, les conditions apparaissent très clairement ; tous les phénomènes s'expliquent bien par ce que MARCHAL (1896, 1897) a appelé la « *castration nutritionnelle* » (de *nutrix*, nourrice). Rappelons qu'il a donné ce nom à l'atrophie fonctionnelle ou à l'arrêt de développement des ovaires chez les ouvrières destinées à assurer l'alimentation des larves. Il a montré qu'après l'élimination de la reine, dans une colonie de guêpes, plus d'un tiers des ouvrières deviennent fécondes. Le même effet suit la suppression complète, ou même l'arrêt temporaire, de la ponte de la reine. MARCHAL affirme, et cela est possible, que cette transformation est due à l'abolition des fonctions nourricières des ouvrières, lesquelles s'approprient les aliments qui, normalement, sont destinés aux larves. La castration nutritionnelle conduit naturellement à la castration des organes reproducteurs chez les larves qui donneront des ouvrières. Nous avons donc là un processus cyclique, dont les effets sont accentués par la tendance qu'ont les ouvrières adultes à distribuer la quantité limitée de nourriture disponible entre des larves beaucoup trop nombreuses pour pouvoir être ainsi nourries convenablement (voir ROUBAUD, 1916). Le polymorphisme réduit des guêpes et aussi, très probablement, des bour-

dons est dû à des processus instinctifs et physiologiques bien connus et spéciaux au milieu social.

Tandis que la caste ouvrière, chez les guêpes et chez les abeilles, paraît acquérir sa stérilité graduellement et avant ou pendant sa différenciation morphologique, la caste correspondante des termites, et surtout la caste des soldats, paraît s'être développée morphologiquement avant que sa fécondité se fût atténuée ou eût disparu. Dans les espèces très primitives comme *Archotermopsis* et certainement aussi, en une certaine mesure, chez *Termopsis*, la caste des soldats est féconde, et il existe des mâles et des femelles néoténiques, mais pas d'ouvrières. Chez *Archotermopsis*, chaque sexe est trimorphique et représenté par trois formes fécondes, des individus parfaitement ailés, des individus néoténiques ailés incomplètement, et des soldats subaptères ou aptères. Avec le progrès du développement social, une caste ouvrière apparaît, par suite d'un arrêt précoce dans le développement de la nymphe, et de même le soldat devient stérile.

A première vue, les conditions paraissent être chez les Formicidés les mêmes que chez les guêpes, sauf que la caste ouvrière présente des modifications somatiques plus profondes et une stérilité plus prononcée. Cependant, en faisant une étude comparative des fourmis primitives, spécialement des Ponérinés, Cérapachyiné, Dorylinés et Pseudomyrminés, on soupçonne que cette ressemblance n'est que superficielle. Comme nous l'avons vu, les fourmis sont beaucoup plus anciennes que les guêpes sociales et dérivent d'un groupe de Vespoïdés solitaires bien plus rapprochés des ancêtres archaïques des Aculéates, les Béthyloïdés, dont plusieurs genres ont conservé deux formes de femelles fécondes, l'une ailée, l'autre aptère.

Dans ce cas, par conséquent, le polymorphisme est antérieur à la stérilité, même chez les ancêtres solitaires, et il n'est pas improbable que les premiers Formicidés aient conservé le dimorphisme de la femelle après être devenus sociaux, et s'en soient servi pour produire les reines ailées et les ouvrières aptères. La femelle ailée a gardé comme seule fonction de disséminer l'espèce et de fonder la colonie, tandis que ses filles aptères, mais encore fécondes, et restant auprès d'elle, se sont spécialisées en prenant soin de la couvée de la reine, puis de leurs propres couvées, et en allant en quête de la nourriture. La reine ailée a acquis la faculté de perdre ses ailes et les volumineux muscles vibratoires ont été alors supprimés et ont servi à alimenter ses œufs dans les ovaires et à prolonger sa vie jusqu'à l'apparition de ses descendants aptères. En effet, JANET (1907) et C. PÉREZ (1912, 1920) ont montré que la perte des ailes se fait suivant un processus de ce genre chez les reines fourmis actuelles, après leur vol nuptial. Un pas de plus fut fait lorsque les femelles aptères fécondes furent réduites au rang d'ouvrières. Cette hypothèse pourrait expliquer les conditions observées dans certains genres de fourmis, comme le maintien d'une femelle aptère comme reine unique chez les Dorylinés, beaucoup de Ponérinés et les Cérapachylinés, la présence à la fois de reines ailées et aptères dans une même colonie (*Ponera*), ou en des endroits différents (*Harpagoxenus*), l'existence assez fréquente de reines ergatomorphiques dans plusieurs genres (*Leptogenys*, *Onychomyrmer*, etc.).

A ce sujet, il me faut mentionner l'opinion de MRAZEK (1916), qui s'est efforcé de montrer que, chez les Hyménoptères sociaux, le polymorphisme est la conséquence de générations

alternantes dissimulées ou se télescopant les unes les autres, comme il arrive chez les Cynipidés. A première vue, une telle hypothèse paraît difficile à soutenir, mais elle est au moins appuyée par les observations de STÖCKHERT sur les *Halictus* sociaux (1923). Evidemment, on peut faire dériver très justement *Halictus malachurus* et les espèces voisines, d'espèces ayant deux générations annuelles (le genre en compte plusieurs), en tenant compte de la longévité croissante et de la survie des femelles d'automne qui passent l'hiver, et de la stérilisation progressive de la génération d'été, qui finit par amener celle-ci à l'état de caste ouvrière. Si nous acceptons l'interprétation que j'ai donnée plus haut, la colonie de fourmis pourrait se concevoir comme naissant du « télescopage » de deux générations ayant, à l'origine, l'une des reines fertiles ailées, l'autre des reines fertiles aptères. Mais les guêpes sociales, les Epinoninés par exemple, me paraissent constituer un obstacle insurmontable pour l'hypothèse de MRAZEK, car elles sont étroitement liées aux Euméninés solitaires, elles en dérivent trop naturellement, et rien n'indique dans ce dernier groupe, l'existence de générations alternantes. De même, les tentatives faites par MRAZEK pour trouver trace de telles conditions chez l'abeille domestique ne me paraissent ni bien nettes ni bien heureuses, mais la mouche à miel paraît destinée à confondre les biologistes. Autant que je puisse voir, il n'y a rien qui puisse faire soupçonner une alternance de générations dans la constitution des colonies de termites.

*
**

Vous avez remarqué qu'au lieu de rattacher le polymorphisme à une hétérogonie contractée ou « télescopée », j'ai préféré le considérer, au moins chez les fourmis et les termites, comme antérieur phylogénétiquement aux conditions qui ont rendu stériles une ou plusieurs formes. Cette opinion implique que le polymorphisme est, par essence, identique à la pœcilogynie et à la pœcilandrie de beaucoup d'insectes non sociaux.

Bien que beaucoup de ces derniers cas aient été passés en revue par DE PEYERIMHOFF, il y a assez longtemps (1897), il me paraît intéressant de mettre en lumière quelques-uns de ceux

qui ont été étudiés au cours de ces dernières années. Le plus familier est celui des Lucanidés mâles, qui présentent souvent une ressemblance singulière avec les soldats et ouvrières pléomorphiques de certains termites et fourmis, par la structure de la tête et des mandibules. Par exemple, chez les soldats du genre *Eciton s. str.*, nous pouvons reconnaître des formes extrêmes létodontes et priodontes, avec tous intermédiaires, comme chez beaucoup de Lucanidés Odontolabins, ainsi que les ont décrits GRIFFINI (1905) et d'autres. Si j'en avais le temps, j'examinerais en détail cette ressemblance qui n'a pas échappé à VIEHMEYER (1923). Les petits Coléoptères Psélaphides du genre *Bythynus* fournissent un exemple rappelant la variabilité des yeux dans la série pléomorphique de fourmis ouvrières, ou dans les castes de termites. Chez *B. algericus*, suivant DE PEYERIMHOFF (1910), la femelle a de petits yeux, tandis que les mâles sont dimorphiques, l'une des formes ayant des yeux plutôt petits, l'autre les ayant grands. Un polymorphisme des ailes, ressemblant à celui des formes néoténiques des termites, est fréquent chez les Hémiptères des deux sexes, et a été soigneusement étudié par POISSON (1924), chez un grand nombre d'espèces aquatiques. Les insectes particuliers aux figuiers (Chalcididés) du genre *Philotrypesis*, décrits par GRANDI (1921, 1923), fournissent un autre exemple, plus proche encore que les précédents du cas des fourmis, bien qu'apparaissant seulement chez le mâle. Les têtes des divers mâles de *Ph. erythraea* et *unispinosa* var *ornata*, telles qu'elles sont représentées, pourraient très bien se confondre avec une série de têtes d'ouvrières pléomorphiques du genre *Camponotus*. GRANDI adopte les termes de BERLESE pour les formes extrêmes et intermédiaires, les mâles « épimégétiques » étant les plus grands de la série, les « eumégétiques » faisant transition, et les « hypomégétiques » étant les plus petits. Mais la pœcilandrie du *Philotrypesis* est devenue plus compliquée même que la pœcilogynie des fourmis : ainsi, chez *Ph. minuta*, dont les mâles forment deux séries, une « acanthocéphale » et un « mutique », chacune d'elles comprenant des formes eumégétiques et hypomégétiques, et en outre, des eumégétiques macrognathes (hétérodonles) ». La ressemblance de cette espèce de *Philotrypesis* et des fourmis est accrue encore par son caractère subaptère poussé à l'extrême.

Que le polymorphisme relève d'autres causes que celles qui déterminent le dimorphisme sexuel, cela est, je crois,

nettement indiqué par les exemples précédents et par l'existence, toujours vérifiée, d'un polymorphisme identique dans l'un et l'autre sexe chez les termites. Cette conclusion devient une certitude, si nous considérons les cas de polymorphisme (« pœcilogonie ») chez les larves de certains insectes, qui, adultes, sont homomorphiques. Il y a 20 ans, GIARD (1905) a passé en revue tous les cas connus, dans un important mémoire. Aussi n'en citerai-je que deux, l'un découvert plus récemment, et l'autre étudié depuis avec plus de précision. SILVESTRI (1906) a découvert qu'il existe deux types très différents de larves chez le Chalcidide polyembryonique *Litomastix truncatellus*, l'un possédant des organes reproducteurs et évoluant en insecte adulte, l'autre (« larve asexuée ») n'ayant pas d'organes reproducteurs et mourant sans se développer davantage. Les mêmes types de larves furent ensuite découverts par PATTERSON (1918, 1921) dans un autre Chalcidide polyembryonique, *Paracopidosomopsis floridanus*. Au nombre des exemples de pœcilogonie, GIARD range succinctement les Chironomidés et les Cécidomyidés pædogénétiques, comme « déterminés en partie par les facteurs primaires de température et alimentation ». Les études les plus récentes de SPRINGER (1915) et HARRIS (1923, 1924) ont démontré que les larves des Cécidomyidés des genres *Miastor* et *Oligarces* sont nettement trimorphiques. SPRINGER les désigne respectivement sous les noms de larves pædogénétiques typiques », « larves errantes » et « larves nymphes » et croit que leur différenciation provient de conditions externes variables.

*
* *

Le polymorphisme a acquis un tel degré de com-

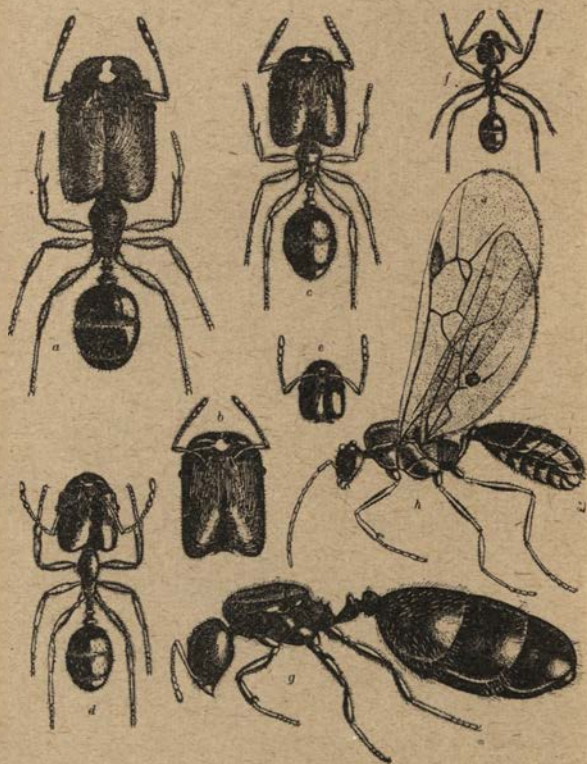


Fig. 25. — Myrmicine moissonneuse du Texas (*Pheidole insularis*) avec caste ouvrière polymorphe. *a*, soldat ; *c*, ouvrière ; *b*, *e*, formes intermédiaires ; *g*, reine (désailée) ; *h*, mâle. Même échelle pour toutes les figures.

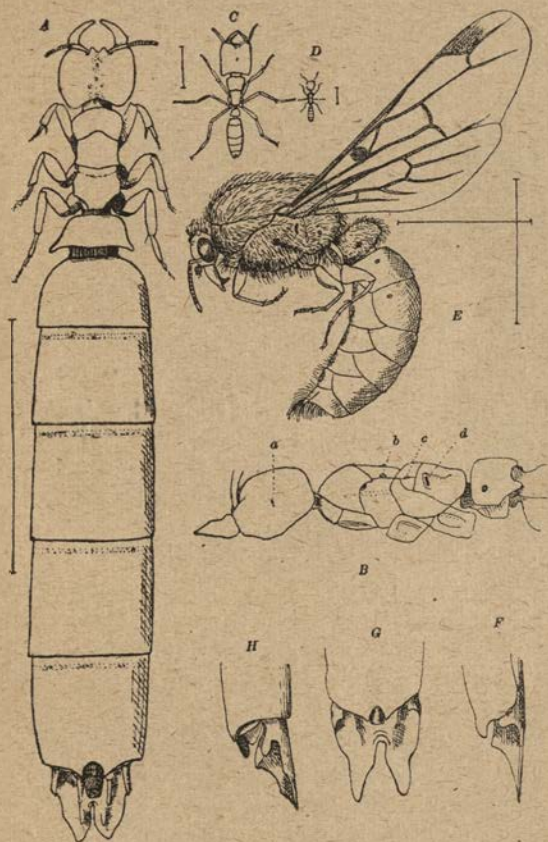


Fig. 26. — Castes de *Dorylus helvolus* (grossissement uniforme). Reine, vue dorsalement (A) et de profil (B); *b*, *c*, vestiges d'ailes; C, grande ouvrière; D, petite ouvrière; E, mâle (d'après EMERY).

plexité chez les fourmis et spécialement chez les termites qu'il sera bon de concentrer notre attention sur ces groupes. La fourmi mâle est un organisme extraordinairement stable et conservateur ; on sait pourtant qu'il est dimorphique, et qu'il présente une phase aptère chez de rares espèces (p. ex. *Ponera eduardi*) et qu'il est exclusivement aptère dans de rares genres (*Anergates*, *Formicoxenus*, *Symmyrmica*, *Cardiocondyla*). En ce qui concerne au moins la taille, il peut être utilisé dans chaque espèce, ainsi que l'a montré EMERY, comme terme de comparaison, auquel ramener les reines et les ouvrières beaucoup plus soumises à des variations. L'extraordinaire degré auquel atteignent ces variations, dans le sexe femelle des Formicidés, est indiqué par le fait qu'on n'a pas reconnu moins de vingt et une formes différentes. De ce nombre, huit sont nettement pathologiques et proviennent soit de la présence de parasites dans les colonies, soit d'anomalies dans l'embryogénie ou la croissance de la larve (anomalies dans les chromosomes⁽²⁾, dans la nutrition) ; quatre formes représentent simplement des excès ou des défauts de développement dans la taille (nanisme ou gigantisme), et les neuf formes restantes sont, ou des formes normales se présentant de façon très générale, ou des formes spéciales particulières à certains genres. Si nous classons les vingt et une formes en typiques, atypiques et pathologiques, nous trouvons qu'il existe seulement trois formes ou phases typiques de la femelle : la reine, le soldat et l'ouvrière, et que chacune d'elles peut être regardée comme le centre de développement de formes atypiques et pathologiques, dont j'étudierai un certain nombre dans la prochaine leçon.

Une étude comparative de certaines d'espèces et de

tous les genres connus nous a permis de dresser la liste suivante, groupant les degrés supposés de l'évolution dans la pœcilogynie des Formicidés (1).

1° Le mâle, la reine et l'ouvrière sont de la même taille ou presque, et l'ouvrière diffère de la reine uniquement par l'absence d'ailes, les ocelles et les yeux quelque peu plus petits, un thorax moins compliqué et des organes reproducteurs plus ou moins avortés. Tous les degrés suivants dérivent de celui-ci, qui est représenté par les sous-familles de fourmis les plus primitives, les Ponérinés, Cérápachylinés et Pseudomyrmicés.

2° La reine a disparu, l'ouvrière est féconde et peut s'accoupler avec le mâle. Ce degré se présente chez nombre de genres de Ponérinés (*Diacamma*, *Rhytidoponera*, *Dinoponera*, etc...), probablement aussi dans le genre *Leptomyrmex* parmi les Dolichodérinés et le genre *Ocymyrmex* parmi les Myrmiciné.

3° La reine augmente de taille, tandis que l'ouvrière conserve à peu près la taille du mâle (*Lasius*, *Brachymyrmex*, *Crematogaster*, *Iridomyrmex*, etc.).

4° La reine et l'ouvrière sont fortement différenciées ; la première augmente de taille, et la seconde devient très variable, très instable et est représentée par toute une série s'étageant d'individus grands et à grosse tête jusqu'à des individus petits, microcéphales. Dans les ouvrages taxonomiques, les membres de cette série sont décrits comme « ouvrières majeures » ou « mineures », ou ouvrières « maxima », « media » et « minima ». (*Camponotus*, *Atta*, *Pheidologeton*, *Dorylinés*, etc.).

5° De la série d'ouvrières du quatrième degré, seules survivent les « maxima » et les « media », les premières se convertissant en soldats. (*Myrmecocystus bombycinus*.)

6° Les media, ou desmergates, qui relient les maxima et les minima du quatrième degré, sont si peu développées que seuls les extrêmes persistent. Les maxima sont désignées comme soldats, (*miles*, *dinergates*), les minima comme ouvrières proprement dites. A ce stade, la femelle est donc nettement trimorphique (*Pheidole*, *Ceratopheidole*, *Acanthomyrmex*, *Ischnomyrmex*, *Oligomyrmex*, etc.).

7° La reine disparaît et le soldat, devenant fertile, prend sa

(1) Ces degrés et leur ordre de groupement diffèrent quelque peu de ce qu'a publié EMERY en 1894 et de ce que j'ai publié moi-même en 1907.

place, tandis que la caste ouvrière est représentée par les « minima » seules. Ce degré est hypothétique, mais il semble exister dans quelques espèces de *Pheidole* et *Oligomyrme* (*Ph. lamia* et *Q. panamensis*).

8° Les formes reine et soldat persistent seules, les ouvrières étant supprimées. C'est le cas, semble-t-il, des fourmis spéciales, faisant des esclaves, des genres *Polyergus* et *Strongylognathus*.

9° Toutes les formes ouvrières du quatrième degré disparaissent, sauf les « minima », si bien que nous avons des reines énormes, et des ouvrières d'un type unique très petites (*Carebara*, *Pædalagus*, beaucoup de *Solenopsis*, etc.).

10° La caste ouvrière tout entière disparaît, si bien que l'espèce retourne à un simple dimorphisme sexuel, c'est-à-dire qu'elle est représentée par des formes mâle et femelle uniques, comme dans la plupart des insectes et les autres Métazoaires. A ce degré, qui se présente seulement chez certaines fourmis parasites de façon permanente (*Anergates*, *Wheeleriella*, *Epœcus*, etc.) la femelle est à peine plus grosse que le mâle.

Nous ne devons pas considérer ces degrés comme se succédant l'un à l'autre en formant une série linéaire définie, mais comme rayonnant à partir du premier degré qui forme la base. Les degrés (2) à (10) ont évidemment pris naissance indépendamment et à plusieurs reprises, dans des genres éloignés. On peut en outre prouver que la plupart de ces types constituent une réponse à des exigences spéciales, extérieures ou éthologiques, lesquelles sont le plus souvent reconnues en dernière analyse comme de nature trophique. Ceci est peut-être particulièrement clair dans les degrés (9) et (10), que nous illustrerons par les exemples des genres *Carebara* et *Anergates*.

Les espèces de *Carebara* sont des « fourmis voleuses », qui vivent dans les parois des termitières des termites africains et sud-américains. Le nid est relié aux chambres des termites par des galeries très fines, trop ténues pour permettre le passage

des termites, mais suffisantes pour laisser les petites ouvrières de *Carebara* pénétrer dans les chambres et dévorer les couvées des termites. La réserve de nourriture est si abondante que les ouvrières peuvent élever des reines géantes, mais elles-mêmes sont condamnées à un perpétuel nanisme, à cause des nécessités de leur vie de rapine.

Chez *Anergates atratulus*, qui est monotypique, et qui vit en parasite de façon permanente dans les colonies du *Tetramorium cæspitum*, espèce commune en Europe, il n'est pas besoin de caste ouvrière, parce que les couvées des deux espèces sont élevées par les ouvrières de l'espèce hôte. Aussi les ouvrières d'*Anergates* ont depuis longtemps disparu, et les reines sont de taille plus réduite. Du fait de ce retour secondaire au dimorphisme sexuel des Aculéates solitaires, le nombre de femelles pouvant se développer est fortement accru, avantage évident pour un parasite, et leur taille réduite leur permet d'être plus facilement adoptées par les colonies de *Tetramorium*. Ces dernières semblent réellement préférer les petits parasites à leur propre reine qui est très grosse, tout comme certaines dames préfèrent, pour des raisons esthétiques ou économiques, les minuscules chiens pékinois aux énormes dogues.

Ces quelques faits, et bien d'autres que l'on pourrait produire, montrent que, dans la colonie de fourmis, le nombre et le caractère des castes femelles sont réglés absolument comme le sont le nombre et le caractère des cellules dans le corps d'un Métazoaire. Cette régulation, qui est visible aussi bien dans le développement que dans l'abolition des castes, a un aspect ontogénique et phylogénétique à la fois, et constitue un processus déterminé, très plastique à certains égards, à d'autres assez rigide, et paraissant dépendre de l'âge phylogénétique des castes dans l'espèce particulière que l'on étudie.

Il est difficile de douter du caractère adaptatif que présentent les diverses castes femelles, puisque ces castes apparaissent dans la colonie comme l'expression d'une division, physiologique et éthologique, du travail. Une confusion considérable paraît s'être établie du fait des tra-

vaux récents sur la morphologie du cerveau des fourmis et autres Aculéates sociaux, et on n'a pas suffisamment tenu compte des particularités des mœurs. Il semblerait que la femelle féconde, a été choisie comme le type fondamental auquel se rattachent les diverses formes d'ouvrières et de soldats, qui en seraient des expressions ou des différenciations partielles ou plus ou moins modifiées. Les instincts de la reine embrassent tous les instincts essentiels des castes stériles ou substériles. Ceci n'a jamais été discuté pour *Vespa* et *Bombus*, et il est indubitable que les reines de ces insectes ont un cerveau plus développé et mieux organisé que les ouvrières de la même espèce (Von ALTEN 1910). Beaucoup d'auteurs ont soutenu que la différenciation des *corpora pedunculata* de DUJARDIN, ou « corps fongueux » (« mushroom bodies »), comme on les appelle souvent, et qui sont situés dans la portion antérieure du proto-cerebrum, est directement proportionnelle aux capacités instinctives de l'insecte ; ceci s'applique bien aux cerveaux de la reine, de l'ouvrière et du mâle des guêpes. Mais, chez l'abeille domestique, JONESCU (1909) a montré que le cerveau de la reine est inférieur à celui de l'ouvrière. Il est vrai que, chez cet insecte, la reine est réellement un parasite sur sa propre colonie et n'est pas, comme chez la guêpe, capable d'élever ses descendants sans le secours des ouvrières. Chez les fourmis, beaucoup de reines se comportent comme chez les guêpes et ont un cerveau aussi développé ; mais certaines reines, particulièrement celles des espèces parasites d'autres espèces, sont moins bien douées au point de vue instinctif, et possèdent des cerveaux plus petits et moins hautement différenciés que ceux des ouvrières de la même espèce. D'après mes observations, ce dernier

type est exceptionnel, le premier prévaut de beaucoup ; et c'est la base du désaccord qui sépare d'une part Miss THOMPSON et moi-même, d'autre part FOREL (1874), PIETSCHKER (1910), ZIEGLER (1912, 1920) et BRUN (1923a). Le premier, FOREL, a présenté comme un fait général la supériorité du cerveau de l'ouvrière sur celui de la reine chez la fourmi, au cours de son étude sur *Lasius fuliginosus*, connu maintenant pour être un parasite social temporaire de *L. umbratus*, lequel à son tour est parasite de *L. niger*. Et, bien que j'ai appelé l'attention sur cette particularité, BRUN a récemment produit la même conclusion que FOREL, après avoir étudié principalement *L. umbratus* ! Les recherches de Miss THOMPSON sur trois espèces et genres de fourmis non parasites, *Camponotus pennsylvanicus*, *Formica schaufussi*, et *Lasius americanus*, confirment les idées que j'ai émises en 1910, bien qu'elle ait constaté que le cerveau de la reine de *F. schaufussi* est dégénéré en comparaison de celui de l'ouvrière.

Les différences entre les résultats de Miss THOMPSON et les miens d'une part, et ceux de FOREL, PIETSCHKER, ZIEGLER et BRUN d'autre part, sont difficiles à expliquer. Deux des espèces étudiées par PIETSCHKER et Miss THOMPSON sont en réalité identiques (*Camponotus pennsylvanicus* et *ligniperda* étant des sous-espèces de *C. herculeanus* et *Lasius americanus* étant une variété de *L. niger*), et tous ces auteurs, comme moi-même, ont utilisé leur matériel au même degré de développement, c'est-à-dire qu'ils ont employé des nymphes très avancées, avant la pigmentation. Je mentionne ce fait, parce que HOLMGREN (1909) a montré que le cerveau de la reine physogastrique âgée, chez *Eutermes chaquimayensis* est réduit aux deux tiers de la taille qu'a cet organe chez la reine vierge, ce qui est l'indice de changements, d'une involution se produisant pendant la phase imago. Il n'est pas improbable que des modifications similaires puissent survenir dans les cerveaux des reines fourmis perdant leurs ailes, au moment où se dissout leur musculature thora-

cique. Ainsi donc, la comparaison des cerveaux de ces reines âgées avec ceux de leurs ouvrières semblerait appuyer l'opinion de FOREL, PIETSCHKER et BRUN. Il sera donc opportun, dans les travaux futurs sur le cerveau des fourmis, de faire grande attention à l'état dans lequel se trouvent les reines. Il est très singulier que je n'aie jamais découvert une reine de *F. schaufussi* en train de fonder indépendamment une colonie, bien que cette espèce soit une des plus abondantes de nos fourmis nord-américaines. Si, comme cela se pourrait, les jeunes reines établissent leurs colonies après avoir émigré avec des compagnies d'ouvrières, elles réalisent ainsi les mêmes conditions que la mouche à miel (ou plutôt celles des Méliponinés), et nous pourrions admettre l'existence d'un cerveau plus petit et dégénéré chez la reine (1).

(1) Je me suis attiré les critiques de FOREL (1921-23) et BRUN (1923), par suite de mon scepticisme à l'égard des rapports étroits qui uniraient les conditions psychiques et le développement des corps pédonculés chez les fourmis (1910). Il y a plus de vingt-cinq ans, un de mes élèves, feu le Dr C.-H. TURNER, entreprit l'étude comparative des corps pédonculés chez les Annelides et les Arthropodes inférieurs; il publia en 1899 un mémoire préliminaire, mais non définitif, sur ce sujet. Comme ce mémoire n'a jamais été consulté, semble-t-il, par ceux qui ont étudié le cerveau des insectes, il me paraît bon de mettre en lumière son contenu. Avant sa publication, HAMAKER (1898) avait montré qu'il existait des *corpora pedunculata* dans le cerveau de l'Annélide Polychète *Nereis virens*, et DIETL (1876), BERGER (1878), et VIALLANES (1893) avaient noté leur présence chez les Crustacés décapodes. TURNER en trouva aussi chez les Annelides (*Nereis*, *Polynoë*, *Lepidonotus*) et les Décapodes (*Cambarus*). Les figures de son mémoire indiquent que ces corps sont beaucoup plus développés chez *Polynoë* et *Lepidonotus*, que chez *Nereis*, ou chez les insectes inférieurs, comme, par exemple, *Tomocerus* et *Lepisma*, d'après KUEHNLE (1913), BOETTGER (1910) et BRETSCHNEIDER (1915). Mais ces corps se présentent dans des conditions particulièrement surprenantes chez les Limules, où, suivant PATTEN (1894) et TURNER, les *corpora pedunculata* sont si gros et si compliqués, qu'ils rappellent les hémisphères cérébraux d'un vertébré supérieur. En fait, ils sont, dans ce cas, au point de vue du volume relatif et de la différenciation morphologique, bien plus avancés, en comparaison des *corpora pedunculata* de la fourmi, que ne le sont ces derniers vis-à-vis de ceux des Orthoptéroïdes inférieurs. Je demanderai donc en-

*
* *

Le polymorphisme des termites, que nous allons examiner maintenant est plus compliqué que celui des fourmis, à la fois parce qu'il affecte également les deux sexes et parce qu'il est, dans chacun d'eux, plus compliqué. Il nous faut distinguer les huit castes suivantes, comprenant seize sortes différentes d'individus :

1° Première forme de mâles et de femelles (rois et reines vrais).

2° Deuxième forme de mâles et de femelles (rois et reines néoténiques).

3° Troisième forme de mâles et de femelles (rois et reines ergatoïdes).

4° Grandes ouvrières mâles et femelles.

5° Petites ouvrières mâles et femelles.

6° Grands soldats mâles et femelles.

7° Soldats moyens mâles et femelles.

8° Petits soldats mâles et femelles.

Il est probable qu'une même colonie de termites ne produit pas toujours toutes ces formes, mais on en ren-

core : que fait une créature, comme la Limule, si stupide et si archaïque, de corps pédonculés, qui sont les plus développés de tout le rameau des Arthropodes ? FOREL dit qu'il ne sait rien de la Limule et il ne paraît pas y ajouter d'importance, tant il est convaincu de la fonction précise des organes en question ; mais si ces derniers sont réellement, comme l'affirme BRUN, un index infaillible « des capacités mnémoniques individuelles et plastico-psychiques chez les insectes », nous devrions admettre, soit que la Limule, quelque part dans le fond des mers et sans que nous en sachions rien, fait étalage d'une richesse extraordinaire, au point de vue de la « mentalité plastique », soit que ses corps pédonculés surprenants sont un dépôt merveilleux de « substance mnémique » acquis peut-être avec grand-peine par les Protolimules actifs de l'époque paléozoïque, et transmis comme un meuble inutile à leurs descendants modernes si stupides.

contre souvent cinq ou même six. En outre, les soldats peuvent appartenir à deux types très différents, la plupart des espèces possédant des formes à grosse tête dites « *mandibulées* », alors que certains genres de Termitidés ont un type très différent, dit « *nasuti* », à tête petite, à région buccale réduite, et avec un long museau, à l'extrémité duquel s'ouvre la glande frontale. La question se complique du fait que les ouvrières, soldats et individus néoténiques, peuvent être, surtout chez les termites inférieurs, à différents degrés de différenciation, et qu'ils diffèrent aussi par le nombre des articulations des antennes ou d'autres petits caractères. On suppose généralement que le polymorphisme a tendance à s'accroître lorsqu'on passe des termites inférieurs aux termites supérieurs ; mais HOLMGREN est d'avis que c'est en sens inverse qu'il y a développement du polymorphisme. Il donne la série suivante comme formée des degrés les plus communs, série qu'il est intéressant de comparer avec celle que nous avons énumérée ci-dessus pour les fourmis.

1° *Soldats (mandibulés) fortement polymorphiques, d'un type unique ; néoténiques et ergatoïdes fréquents ; pas d'ouvrières proprement dites (Calotermes, Termopsis).*

2° *Soldats (mandibulés) polymorphiques, d'un seul type ; néoténiques et ergatoïdes fréquents ; ouvrières d'une forme unique (Leucotermes).*

3° *Soldats polymorphiques, de deux types (mandibulés) et à museau fourchu ; probablement des ouvrières proprement dites, d'un seul type. (Rhinotermes).*

4° *Soldats (mandibulés) dimorphiques, de deux types, grands et petits, pas d'individus connus néoténiques et ergatoïdes ; ouvrières dimorphiques, de deux tailles. (Acanthotermes, Termes).*

5° *Soldats (mandibulés), monomorphiques, d'un seul type, très grands ; pas de néoténiques ni d'ergatoïdes ; ouvrières dimorphiques, de deux tailles (Syntermes, Odontotermes).*

6° Soldats (mandibulés), monomorphiques, d'un seul type, plus petit ; pas de néoténiques ni d'ergatoïdes ; ouvrières dimorphiques, de deux tailles (*Odontotermes*).

7° Soldats (mandibulés) et ouvrières monomorphiques ; néoténiques et ergatoïdes peuvent exister parfois. (La grande majorité des termites supérieurs.)

8° Les soldats manquent secondairement ; ouvrières monomorphiques. (*Anoplotermes*.)

9° Soldats (« nasuti ») secondairement dimorphiques, d'un seul type ; ouvrières monomorphiques ; pas de néoténiques ni d'ergatoïdes (*Eutermes bivalens*, *aquilinus*, groupe de *E. trinerivius*.)

10° Soldats (« nasuti ») secondairement trimorphiques ; ouvrières monomorphiques. (*E. diversimiles*, *castaneiceps*.)

11° Soldats (« nasuti ») secondairement dimorphiques ; ouvrières monomorphiques (*E. heteropterus*, *velox* et autres.)

12° Soldats (« nasuti ») secondairement monomorphiques ; ouvrières monomorphiques. (*E. cypherigaster*, *tenuirostris*, *hospitalis*, etc.).

A cette liste, HOLMGREN ajoute le commentaire suivant : « L'évolution paraît se produire ici d'un polymorphisme très étendu vers des conditions plus simples. La simplification atteint son maximum chez les *Anoplotermes*, chez lesquels les soldats disparaissent vite et dont les ouvrières sont monomorphiques. Dans le degré (7), dans lequel existe un trimorphisme simple, apparaît, par différenciation secondaire, une nouvelle caste, ce qui constitue le degré (10), suivi lui-même d'un second accroissement du nombre de castes. Ce polymorphisme secondaire, plus pénétrant (pentamorphisme) est à son tour réduit ensuite à un simple trimorphisme (12° degré). L'évolution du 1^{er} au 7^e degré se fait des conditions les plus labiles (fluctuantes) aux plus stables ; en effet, dans les premiers degrés de cette série, la classe des soldats provient

du développement d'un plus grand nombre de formes larvaires différentes ».

Puisque nous avons parlé du cerveau des Aculéates, il sera intéressant d'examiner celui des termites, d'autant plus que certaines observations très significatives à propos de la différenciation des castes ont été faites sur cet organe. Il a été étudié par HOLMGREN (1909), KUEHNLE (1913), Miss THOMPSON (1913, 1916, 1917, 1919), von ROSEN (1913) et JUCCI (1923). Après avoir étudié comparativement les diverses castes de *Reticulitermes flavipes*, Miss THOMPSON résume de la façon suivante ses observations sur les corpora pedunculata. « Les corps pédonculés diffèrent très peu comme taille, d'après les mesures effectuées, et d'après le nombre supposé des cellules. Leur taille est maxima chez les ouvrières, minima chez les soldats et de dimension intermédiaire chez les formes sexuées : toutefois ces corps, chez l'adulte vrai, sont presque aussi grands que chez les ouvrières. Si l'on compare les corps pédonculés des *Reticulitermes* et ceux des fourmis et des abeilles, on voit, comme on pouvait s'y attendre que ces corps sont, chez les termites, beaucoup plus simples et plus primitifs. Ce caractère primitif apparaît dans la dimension réduite et uniforme de toutes les cellules nerveuses », etc.

Ceci est en parfait accord avec les affinités des termites et des Orthoptéroïdes archaïques, quoique, d'après KUEHNLE, le cerveau des termites possède des corps pédonculés beaucoup plus développés que ceux du cerveau des Dermaptères.

Dans ses derniers mémoires, (1916, 1917, 1919), Miss THOMPSON décrit le cerveau et les organes reproducteurs des formes sexuées, comme étant nettement plus grands

que ceux des ouvrières sortant juste de l'œuf. Ces intéressants résultats sont résumés dans un mémoire qu'elle a publié avec SNYDER (1919).

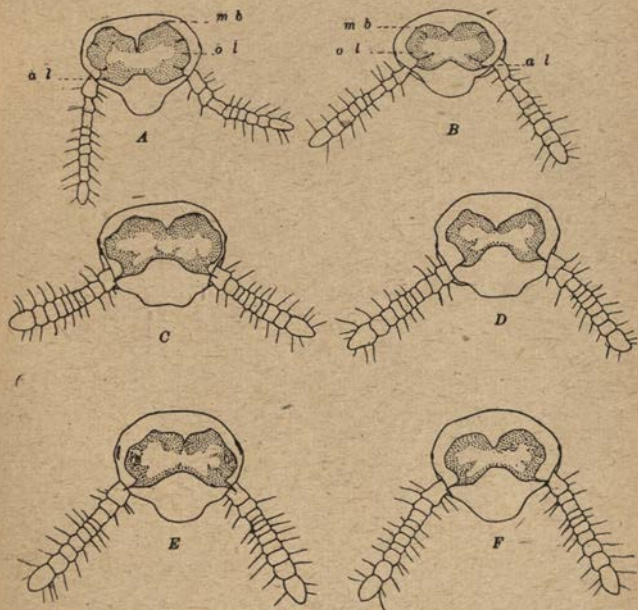


Fig. 27. — Coupes de têtes de jeunes termites, montrant la taille relative du cerveau et des yeux. — A, C, E, formes sexuées venant d'éclorre. — B, D, F, ouvrières et soldats venant d'éclorre ; *m, n*, corps fongueux du cerveau ; *ol*, lobes optiques ; *al*, lobes antennaires (d'après Caroline B. THOMPSON).

Les mêmes auteurs concluent que les individus sexués adultes de la première forme (royale), possèdent en réalité un cerveau plus développé que les autres castes, que

le cerveau des seconde et troisième formes est plus grand que celui des ouvrières, et que le cerveau des soldats est plus petit.

Evidemment, la découverte d'une différenciation intrinsèque des castes fertiles et stériles dans l'œuf même, est d'un intérêt tout particulier. BUGNION (1912, 1913 b, 1914) a décrit et figuré les soldats de *Eutermes lacustris* comme ayant le museau allongé (*nasuti*) dès la sortie de l'œuf ; mais KNOWER (1894) a affirmé que les soldats de *E. pilifrons* ne présentent pas cette forme au moment de l'éclosion. En étudiant de nouveau cette question, Miss THOMPSON (1919) est arrivée à la conclusion que BUGNION s'est absolument mépris et a confondu le labre en saillie de *E. lacustris* naissant, avec la corne céphalique des formes « *nasuti* ». Ses observations, portant sur les nymphes juste écloses de *E. pilifrons*, *morio* et *sanchezi*, confirment celles de KNOWER, et, dans son mémoire de 1919, elle a révélé l'existence, chez treize espèces appartenant à neuf genres de termites, de cette même différenciation, observée par elle précédemment chez les nymphes naissantes, différenciation en deux formes correspondant aux deux séries de castes d'adultes fertiles et d'adultes stériles. Mais, plus récemment, ses résultats ont été sérieusement mis en doute par JUCCI (1923) et HEATH (1924). Pour le premier de ces auteurs, une étude soignée des formes sexuées néoténiques de *Reticulitermes lucifugus* l'amène à soutenir l'opinion de GRASSI, suivant laquelle, les termites, au moment de l'éclosion, sont tous identiques, et acquièrent, grâce à leur alimentation, les caractères distinctifs des castes. L'exposé de JUCCI est très positif, pour ne pas dire dogmatique, mais la partie de son travail actuellement publiée et qui contient des mesures

faites sur les cerveaux des castes d'adultes ailés et néotoniques, ne parle pas des soldats et des ouvrières, ni des nymphes durant les premiers stades; il déçoit donc et n'apporte rien au problème que nous discutons ici. Quant aux recherches de HEATH, dont les résultats ont été présentés au Congrès de Washington de l'Association américaine pour l'Avancement des Sciences (1923), elles n'ont pas encore été publiées. Elles paraissent absolument en contradiction avec les résultats de Miss THOMPSON, si nous en jugeons d'après une analyse sommaire parue dans l'« *Anatomical Record* » (1924, p. 115).

*
**

En terminant, je désire ajouter quelques remarques sur les différents types de soldats qui présentent un intérêt extraordinaire, chez les termites comme chez les fourmis. Bien qu'apparaissant indépendamment dans les deux groupes, ils ont entre eux des ressemblances accentuées, et constituent, dans ces deux groupes, une caste défensive ou protectrice, au moins primitivement. Tandis que cette caste est présente de façon constante chez tous les termites, sauf dans le genre *Anoplotermes* où elle disparaît secondairement, chez les fourmis, par contre, elle ne se développe de façon définitive que dans des genres beaucoup moins nombreux. Et, tandis que chez les termites, comme on l'a vu pour les genres *Mastotermes*, *Archotermopsis*, *Termopsis* et *Calotermes*, la caste des soldats précède dans la phylogénie l'apparition des ouvrières, chez les fourmis cette caste s'est certainement différenciée à partir de la caste ouvrière plus ancienne. Chez les fourmis, il n'y a qu'un type général de soldats, les « *mandibulés* », qui est aussi développé de

façon très générale chez les termites, mais chez certains Termitidés supérieurs (*Eutermes*), il est remplacé par un second type, dit « *nasutus* ». Il y a, en plus, une autre différence entre les fourmis et les termites ; chez les premières, les soldats diffèrent moins des reines et ouvrières de même espèce, dans la taille et la conformation de la tête et des mandibules, que les soldats des termites ne diffèrent des ouvrières et des formes sexuées de la même espèce.

Les méthodes de défense peuvent différer beaucoup suivant les espèces, et, par suite, nous trouvons, aussi bien chez les fourmis que chez les termites, des soldats adaptés à des offices spéciaux, à des « professions » particulières. Dans l'une des formes, qu'on rencontre chez les deux groupes, le soldat peut se servir de sa tête pour clore et obturer presque entièrement la galerie d'entrée du nid, ceci pour l'interdire aux intrus. Mais, dans le cas le plus fréquent, le soldat possède un crâne énorme, des mâchoires puissantes, dont il use pour attaquer les envahisseurs. Grâce au développement excessif de leurs mandibules et des muscles qui les actionnent, développement qui entraîne la forme particulière, la grande taille et la dureté du crâne, les soldats sont employés, chez certaines espèces de fourmis, à broyer les graines ou les parties les plus résistantes des insectes qui servent d'aliment, et qui, sans cette aide, ne pourraient être utilisées par la caste la plus faible des ouvrières (*Pheidole*, *Pheidologeton*, etc.). Chez certains termites et fourmis, les soldats paraissent aussi diriger en quelque sorte l'office d'approvisionnement (1).

(1) HINGSTON (1922) a décrit d'une façon très vivante un cas de cette espèce chez *Pheidole indica*. Je cite une partie de son

Chez beaucoup de soldats mandibulés, parmi les termites, et chez tous ceux du type « nasuti », il existe une grosse glande frontale qui produit un liquide gluant, ou latex, qui peut être projeté contre les ennemis, particulièrement contre les fourmis en maraude, et les paralyse. Chez certaines espèces, par exemple chez *Rhinotermes taurus*, suivant HOLMGREN (1909) et chez *Copto-*

récit : « Dès qu'une ouvrière découvre une chenille ou tout autre matériel pouvant servir comme aliment, elle commence par examiner soigneusement sa proie. Elle tourne autour de la chenille, l'explorant avec ses antennes sensibles, la secouant avec ses mâchoires et essayant de la traîner jusqu'au nid. S'étant ensuite convaincue que sa découverte est bonne à être mise en réserve et jugeant que le transport de sa proie excède ses forces, elle se hâte vers le nid, très agitée, et par le plus court chemin. Qu'elle rencontre une autre ouvrière sur son chemin ; les deux unissent leurs antennes, et la seconde, saisie du même enthousiasme que la première, ayant appris la découverte, se hâte aussi vers la proie. Une troisième, une quatrième ouvrière, plus si c'est possible, sont ainsi renseignées sur la route à prendre, et accourent de loin pour porter secours. Mais celle qui a fait la découverte se hâte vers le nid, très excitée. La voilà à l'entrée. Elle y pénètre et on la perd de vue. Quelques secondes après, un essaim de fourmis, s'excitant, se bousculant, surgit en hâte et pêle-mêle, du nid. Elles étaient là dans la galerie, juste auprès de la sortie, et toutes prêtes, et elles émergent toutes en même temps en un seul corps, comme si elles attendaient qu'on les appelât à l'aide. Mais je suis certain, que, chez ces fourmis, le travail est divisé entre elles, certaines ouvrières ayant comme attribution spéciale la recherche de la nourriture ; d'autres sous la conduite des soldats, doivent être toujours à l'entrée du nid, prêtes à courir au dehors et à porter secours lorsqu'elles apprennent qu'une trouvaille a été faite. Que la nouvelle arrive, l'essaim se précipite au dehors, en une foule serrée, précédée par les soldats. Sans la moindre hésitation, elles se hâtent sur le sol, se montant les unes sur les autres dans leur hâte folle. De tous côtés elles se pressent autour de la chenille, qui tente vainement, par de violentes contractions, de rejeter au loin ses ennemis. La bataille

termes ceylonicus, suivant BUGNION et POPOFF (1910) et BUGNION (1914, 1923), cette glande est tellement développée qu'elle s'étend en arrière dans l'abdomen et occupe une grande partie de la cavité abdominale. D'autres conformations curieuses de la tête, chez les termites soldats, sans aucune ressemblance avec les adultes et les ouvrières, s'observent aussi chez les types mandibulés ; ainsi, chez les *Capritermes*, les mâchoires sont longues, étroites,

se poursuit, toujours plus ardente et furieuse. En luttant, la chenille parvient parfois à dominer, mais les fourmis, surgissant en nombre toujours croissant, la maîtrisent peu à peu. De temps en temps, des ouvrières se retirent de la bataille et la quittent pour courir au nid avec la plus grande célérité, afin d'appeler de nouveaux renforts qui, entraînés par elles, se rendent au combat. La chenille faiblit : elle ne peut faire face à la puissance sans cesse croissante de son adversaire. Elle est accablée sous le nombre de ses ennemis, bientôt elle est épuisée, et git à la merci des fourmis, qui, se cramponnant en un seul bloc autour de leur victime impuissante, la traînent lentement vers le nid. »

HINGSTON décrit aussi les coutumes particulières des soldats au moment où se fait la migration vers un nouveau nid : « Ce sont les ouvrières, plus petites, qui sont chargées du plus lourd travail ; ce sont elles seules qui transportent les larves et qui conduisent souvent leurs compagnons d'un nid à l'autre. Les soldats ne transportent rien. Ils ne sont point d'humbles travailleurs ; mais ils dirigent simplement le transport. Ce sont les aristocrates dans la société des fourmis. Ils sortent en hâte du nid, isolément, et à intervalles, avec une troupe de fourmis chargées marchant à leur suite, et chacun de ces puissants soldats, s'empressant le long de la troupe en marche ressemble à un officier conduisant et dirigeant sa compagnie d'hommes. Les soldats ne retournent jamais au vieux nid. Les petites ouvrières, après avoir déposé les larves qu'elles portent dans le nouveau nid, reviennent en hâte chercher un second fardeau, mais jamais on ne voit un soldat revenir ainsi. Ils ont certainement d'importants devoirs à remplir dans le nouveau nid, mais ils ne s'occupent pas davantage de la troupe en voyage ».

tordues et fortement asymétriques, et permettent à leurs possesseurs de bondir en l'air (1).

Très curieux est aussi le type du soldat, fourmi ou termite, dont la tête est modifiée de façon à pouvoir s'adapter à l'entrée du nid et à en rendre l'accès plus difficile ou impossible. Le seul exemple de moi connu parmi les termites est offert par le genre *Cryptotermes*, quoique les soldats du genre voisin *Calotermes* puissent se servir de leur tête de la même façon. En général, cette modification ne s'observe jamais dans les nymphes des *Cryptotermes* qui jouent le rôle d'ouvrières, ni dans les formes sexuées, dont les têtes ont toujours la conformation très simple ordinaire. Chez les fourmis possédant ce type de soldats, la tête de la reine est conformée presque de même mais moins parfaitement adaptée. Les exemples les plus connus, parmi ces insectes, sont les *Camponoti* du sous-genre *Colobopsis*, dont plusieurs se rencontrent en Eurasie et dans l'Amérique.

Leur tête est courte, cylindrique et tronquée nettement à la partie antérieure; la surface tronquée, comprenant les mandibules, est circulaire, indurée, et plus grossièrement sculptée que le reste du corps, si bien qu'elle s'adapte très aisément dans l'entrée circulaire du nid qui est creusé dans du bois dur, dans des galles ligneuses ou dans des liges de roseaux. Quand un *Colobopsis* ouvrière désire quitter le nid, elle frôle de ses

(1) « Les *Capritermes* (soldats) ont des mandibules d'une forme très particulière, tordues à la manière des cornes de bouc, adaptées à la fonction du saut. Prenant appui sur le sol, agissant comme un ressort, ces organes servent au termite à projeter son corps en l'air. L'insecte qui retombe à 20 ou 30 centimètres de distance parvient, en sautant de côté et d'autre, à échapper à ses ennemis. Je ne puis dire toutefois (mes observations étant encore incomplètes) si la singulière catapulte dont usent les *Capritermes* est spécialement destinée à les garer des fourmis. » (BUGNION, 1923.)

antennes l'abdomen du soldat ; la porte vivante se retire et, dès que l'ouvrière a franchi l'ouverture, elle reprend sa première position. Au retour, l'ouvrière heurte de ses antennes la surface tronquée, tournée vers l'extérieur, de la tête du por-



Fig. 28. — Galle d'*Holecaspis cinerosus* (sur chêne vert) occupée par une fourmière de *Colobopsis etiolata*, dont un soldat ferme l'entrée avec sa tête (phragmose).

tier ; l'effet produit est le même et l'ouvrière peut rentrer. J'ai trouvé ce même type de tête dans les seules espèces exotiques de trois autres genres éloignés, *Pheidole* (*Ph. colobopsis* du Brésil), *Crematogaster* (*Coloboerema* subg. nov. des Philippines, et *Colobostruma* (gen. nov.) de l'Australie, qui ont très probablement les mêmes habitudes. Des modifications analogues de la tête s'observent aussi dans les reines et les ouvrières les plus grandes de quelques sous-genres lignicoles de *Camponotus* (*Paracolobopsis*, *Pseudocolobopsis*, *Manniella*, *Neomyrmamblyis*). Dans beaucoup d'espèces de *Cryptocerus*, qui vivent aussi dans du bois dur, les têtes des soldats sont larges, et en forme d'écu ; elles servent aussi à fermer l'entrée du nid.

Des adaptations très voisines, permettant l'occlusion de l'entrée des terriers, etc., existent non seulement chez un grand nombre d'autres Arthropodes, mais même chez les animaux appartenant à d'autres embranchements. Dans certains cas c'est la tête, dans d'autres l'extrémité postérieure du corps qui subit la modification et qui s'adapte ; dans l'un et l'autre cas, il y a une étrange similitude dans les caractères acquis : surface circulaire tronquée à tégument durci. Parfois, comme dans les larves de Cicindèles et chez les abeilles à terrier du genre *Halictus*, la tête entière est presque circulaire et a l'air d'un tampon ; dans d'autres formes, comme les Scolytidés (Ipidés, Platypodidés) et les chenilles d'un phalène de l'Amérique du Nord, *Cicinnus melsheimeri*, et dans une espèce voisine de l'Amérique du Sud, *Perophora sanguinolenta*, qui habite de grands fourreaux tubulaires, faits avec des feuilles, l'extrémité postérieure du corps est tronquée nettement et a une surface rugueuse ou épineuse (1).

(1) Voir les figures et les descriptions de *Cicinnus* données par HARRIS (1862, p. 416, fig. 206) et de *Perophora* données par SHARP (1899, p. 379, fig. 188).

Chez certaines Annélides tubicoles (Maldanidés, Amphictenidés), et chez un singulier crapaud de l'Inde occidentale (*Bufo empusus*) qui vit dans les terriers, la tête a la forme d'un tampon (1).

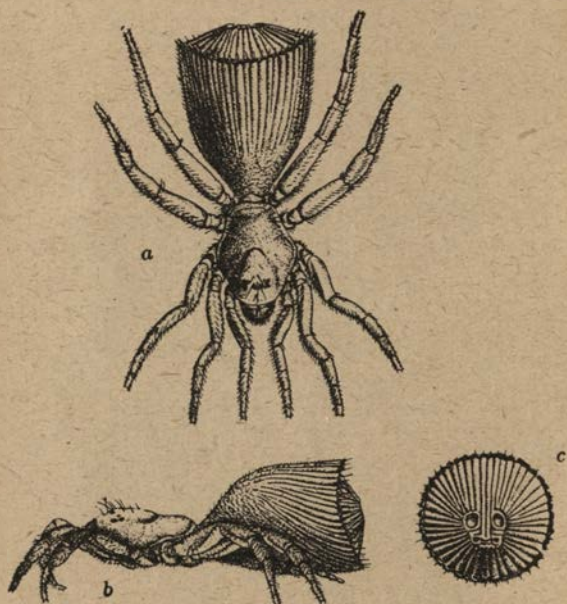


Fig. 29. — *Chorizops loricatus*. a. vue dorsalement ;
b. latéralement ; c. extrémité postérieure
(d'après PETRUNKEWITCH).

Je reproduis ici la figure que donne PETRUNKEWITCH d'une araignée spéciale, une Théraphosidée (*Chorisops*

(1) Voir BARBOUR 1914, p. 242, 243 ; 1919, p. 100, pl. 1, (fig. 3).

loricatus), qui, au lieu de construire une porte à piège comme les espèces voisines, ferme son nid avec l'extrémité postérieure, modifiée, de son corps. Le D^r Thomas BARBOUR m'écrit que « certains serpents des Indes ont, au lieu de la forme normale, l'extrémité de la queue finissant en un bouclier ovale, effilé, en biseau, et couvert de tubercules. Ces serpents creusent aussi des terriers et les ferment avec leur queue qui fait un superbe opercule ».

Puisqu'il n'existe pas de terme général englobant toutes ces modifications particulières, sporadiques et convergentes, grâce auxquelles les extrémités du corps sont employés pour clore des cavités tubulaires, je propose le mot « *phragmose* » (de *φραγμα*, défense ou barricade). Si l'on considère du point de vue de l'évolution et des mœurs ce phénomène qui représente l'une des méthodes de protection et de défense les plus frappantes et les plus efficaces, on pensera qu'il mérite un examen plus précis que celui dont il a été l'objet. Au lieu de sécréter ou de construire une fermeture, comme l'opercule ou épiphragme des escargots et les portes ou barricades en terre ou en soie édifiées à l'entrée de leurs nids par les fourmis, les guêpes et les araignées à trappes, l'insecte phragmotique emploie réellement dans ce but une partie spécialisée de son propre corps, fournissant ainsi une preuve de l'impossibilité qu'il y a de tracer une ligne de démarcation rigoureuse et solide entre les mœurs d'une part et les processus morphogéniques et physiologiques d'autre part. Le développement phylogénétique de la phragmose est obscur. Les fourmis et les termites, du moins, paraissent montrer que ce phénomène ne provient pas d'une mutation, ou variation brusque, sans transi-

tions, mais qu'il a dû se développer graduellement, puisque nous trouvons, chez beaucoup de *Camponoti* et d'espèces de *Calotermes* lignicoles, des approximations variées, à rapprocher des conditions perfectionnées observées chez les *Colobopsis* et les *Cryptotermes*.

J'ai insisté sur les cas sporadiques de phragmose, parce qu'ils montrent très clairement le caractère adaptatif de l'un au moins des types de soldats existant chez les fourmis et les termites, laissant supposer que, très probablement, cette caste n'est pas née d'une mutation, d'un caprice. La signification de ces faits sera établie dans le chapitre suivant.

CHAPITRE VII

LE POLYMORPHISME (Suite).

Prédétermination ou épigénèse ? — Rôle de l'alimentation : guêpes, bourdons, abeilles, fourmis. — Action des parasites : mermithergates, rôle des *Lomechusinæ*. — Parasitisme de fourmis sur d'autres fourmis. — Principe d'EMERY et de VIEHMEYER. — Le *gradient* axial de CHILD. — Discussion des hypothèses trophogénique (EMERY) et blastogénique (WEISMANN).

Si, après avoir examiné les faits de polymorphisme tels que les établissent l'observation et l'expérience, nous passons à leur interprétation, nous nous trouvons aussitôt plongés dans les problèmes physiologiques de l'ontogénie et de la croissance, de la phylogénie ou évolution, et des mœurs ou activités de l'organisme, en fait dans tous les problèmes biologiques véritablement fondamentaux. Aussi n'y a-t-il aucune raison *a priori* pour supposer qu'il faille chercher une explication spéciale, neuve et extraordinaire pour le développement des castes chez les insectes ; car, même chez les Aculéates sociaux, les activités physiologiques et instinctives l'emportent de beaucoup sur l'activité intelligente, celle-ci, par contre, jouant un rôle si considérable et si particulier dans l'interprétation des sociétés humaines et offrant un vaste champ à la multiplicité des opinions diverses qui partagent les so-

ciologues et les philosophes. Dans mon mémoire sur le polymorphisme, publié en 1907, j'ai essayé de traiter ce sujet en me plaçant à des points de vue nombreux ; mais ici il me paraît préférable de réduire le problème à un choix à faire entre la prédétermination et l'épigenèse. Ce problème, comme vous savez, a longtemps divisé les biologistes en deux camps comparables à ceux qui divisèrent les philosophes en platoniciens ou aristotéliens, idéalistes ou réalistes, nativistes ou empiristes, etc. Le morphologiste, qui est surtout un observateur, incline de préférence, naturellement, vers l'idée de la prédétermination ; le physiologiste, surtout expérimentateur, vers l'idée de l'épigenèse. Chacun a tendance à donner des faits une interprétation unilatérale, et tous deux ont raison, nous pouvons en convenir maintenant ; il y a, en effet, prédéterminisme, et épigenèse aussi, dans le développement organique ; mais il y a encore des occasions nombreuses de voir naître des opinions divergentes, en s'en tenant à ces deux facteurs, au sujet de chaque cas particulier. En fait, les généticiens et les physiologistes actuels sont presque aussi profondément séparés que le furent les anciens préformationistes ou évolutionnistes et les épigénétilistes.

*
* *

Il est difficile de fixer dans quelle mesure la différenciation des deux ou trois castes femelles des Aculéates sociaux, et des cinq castes (ou plus) des termites, est intrinsèque, ou prédéterminée dans l'œuf, ou dans quelle mesure elle peut dépendre des conditions extérieures ; cette difficulté provient du fait que les castes se dévelop-

pent seulement dans un ensemble de conditions extérieures très particulières, standardisées, pour employer le mot de CUILD (1924), et qui ne peuvent être aisément soumises au contrôle expérimental. Elles n'apparaissent que dans les sociétés vivantes, dont les activités sont si multiformes, si interdépendantes et si délicatement équilibrées, que les divers facteurs n'en peuvent être isolés que mentalement, en théorie. Il est même très difficile de conserver des colonies dans des conditions artificielles pendant de longues périodes, et la petite taille des insectes présente des obstacles presque insurmontables à toute enquête physiologique s'adressant, avec les méthodes dont nous disposons actuellement, à la plupart de ces modes d'activités. Bien plus, toutes leurs habitudes familières les plus significatives ne se manifestent que dans la complète obscurité, et la seule intervention de la quantité de lumière nécessaire à l'observation de ces mœurs subtiles est déjà un grand facteur de trouble. Néanmoins, dans notre étude des causes de la différenciation des castes, nous devons exclure dès le début les facteurs extrinsèques, tels que température, humidité, obscurité, non qu'ils soient inopérants, mais parce qu'ils agissent uniformément sur toutes les castes, aux divers stades de l'ontogénie. Il est, de plus, évident, que les facteurs extrinsèques efficaces doivent avoir leur origine dans la caste ouvrière adulte ; en effet, chez tous les insectes sociaux, une fois fondée la colonie, cette caste, toujours et de beaucoup la plus riche en individus, est, en outre, la seule à intervenir dans l'acquisition et la répartition de la nourriture et dans l'éducation de toutes les castes, y compris elle-même naturellement. Ainsi donc, si les facteurs de différenciation ne sont pas blastogéniques, ou

présents dans l'œuf, ils doivent être trophogéniques, ou provenant de différences dans le mode d'alimentation pratiqué par les ouvrières, qui constituent le milieu social. Mais, même avec ces restrictions, le problème du polymorphisme conserve encore une complexité exaspérante, puisqu'on en peut donner au moins six interprétations différentes que l'on peut formuler ainsi :

1° Les œufs sont tous identiques ; les castes sexuées, ouvrière et soldat sont produites, différenciées, de par le milieu social, et grâce à l'alimentation des larves. (GRASSI, MARCHAL, et tous les méliittologistes).

2° Les diverses castes sont prédéterminées dans des œufs différents, mais la prédétermination est si faible, ou si incomplètement établie, que la nourriture des larves peut l'intervertir ou l'abolir, les résultats étant essentiellement identiques à ceux de 1°, (BOUVIER).

3° Les castes sont prédéterminées, comme telles, dans les œufs ; c'est-à-dire que chaque caste provient d'une sorte particulière d'œufs, et l'influence trophique du milieu social a des effets non morphogéniques, mais tout au plus quantitatifs, (mégétiques) en déterminant la taille. (BUGNION, THOMPSON, IMMS, etc.).

4° Les castes sont prédéterminées dans une certaine mesure ; les œufs, quoique tous identiques, possèdent chacun, ou :

a) une collection de déterminants, ides ou gènes, qui peuvent être activés par une espèce particulière de nourriture et qui produisent une caste spécifique (WEISMANN) ;

b) une sensibilité différentielle, une potentialité qui réagira spécifiquement à une sorte particulière de nourriture (EMERY).

5° Les castes seraient blastogéniques (3°, 4°) dans certains groupes d'insectes sociaux et trophogéniques (1°, 2°) dans d'autres.

6° Dans une même espèce, certaines des castes seraient blastogéniques, les autres étant trophogéniques.

Je vous ferai remarquer que certaines des distinctions entre ces interprétations possibles sont assez subtiles et obscures, spécialement en ce qui concerne la nature du

déterminisme blastogénique. Comme ces causes déterminantes doivent relever de la biochimie ou de la physiologie, et qu'elles sont encore inconnues, je n'abuserai pas de votre temps en discutant les hypothèses essentiellement morphologiques que les généticistes ont mises en avant pour expliquer ces phénomènes, hypothèses qui, à mon avis, sont par essence des répliques des erreurs de WEISMANN, et tout au plus de simples transpositions du problème dans un langage pseudomathématique. Tout ce que nous savons avec certitude, c'est que l'œuf de chaque espèce d'organisme a une constitution colloïdale spécifique, et donne naissance à un organisme qui est déterminé en partie par cette constitution, en partie par l'action du milieu dans lequel il est maintenu durant sa vie et dans lequel il se développe. Et, bien que les œufs de mêmes parents soient sans aucun doute différents de constitution, il est aussi certain que la nature précise de ces différences n'a, jusqu'à présent, pas été découverte par nos généticistes, dont les tendances sont trop statiques et morphologiques. Tournons-nous donc vers les facteurs extrinsèques, vers les divers modes d'alimentation des larves, qui, bien qu'extrêmement variés, permettent néanmoins, jusqu'à un certain degré, l'observation directe et l'expérience.

*
* *

L'alimentation des larves peut varier soit quantitativement, soit qualitativement, cela est évident ; on admet généralement que la première sorte de variations influe uniquement sur la croissance en grandeur, en taille, tandis que la seconde peut déterminer des différences mor-

phologiques. Si nous considérons la nutrition au sens physiologique le plus large, nous distinguerons dans les aliments ceux qui sont utilisés seulement dans le métabolisme de la croissance, de l'équilibre et du remplacement, et ceux qui ont un effet stimulant, excitant, sur les processus métaboliques. Ces derniers seraient nettement morphogéniques, même à doses extrêmement faibles, comme les vitamines et les hormones. D'autre part, des aliments qualitativement différents peuvent n'avoir pas d'effets appréciables sur la différenciation des formes, tandis que, chez les plantes, des différences morphologiques très marquées peuvent résulter de différences quantitatives dans la nourriture : ainsi, par exemple, des formes diverses de feuilles portées par des rameaux plus ou moins vigoureux. Bien qu'il soit difficile de découvrir des exemples aussi peu équivoques chez les animaux, il en est probablement de même.

Il faut noter, en outre, que ce n'est pas la nourriture administrée qui est effective, mais celle qui est réellement assimilée et l'expérience nous a montré que cette dernière dépend de l'état physiologique et de l'appétit de l'organisme.

Tous les entomologistes savent que des différences dans la quantité de nourriture consommée par la larve affectent la taille de l'imago. WEISMANN (1892) a élevé des larves de la mouche à viande avec des quantités différentes de nourriture, et a obtenu des individus très petits, mais féconds. Il est douteux pourtant que ces individus aient fourni autant d'œufs que des individus abondamment nourris. Des expériences similaires ont été poursuivies par HERMS (1907) et WHITING (1914) sur les mouches et par NELSON et STURTEVANT (1924) sur l'abeille. POPOVICI-BAZNO-SANU (1910 *a*, 1910 *b*) a réussi à élever des abeilles du genre *Osmia* ayant environ 1/6 de la taille normale, en leur fournissant seulement de petites portions du « pain », que les mères avaient

mis en réserve auprès des œufs. Ces exemples montrent bien que, d'une façon très générale, des larves d'insectes soumises au jeûne produisent des adultes nains, mais normaux à tous autres points de vue. Une résistance bien plus remarquable à l'inanition a été constatée dans les expériences de WONSSEDALEK (1917) sur *Trogoderma tarsale*, un fléau très répandu dans les musées. Il a réussi à conserver vivantes les larves de cet insecte pendant cinq ans et deux mois environ sans nourriture. Pendant ce temps, les individus qui avaient atteint leur pleine croissance (8 mm. de long), devinrent de plus en plus petits, et finirent par reprendre la taille qu'ils avaient au moment de l'éclosion (1 mm.) ce qui représente 1/600^e de leur taille du début. En nourrissant ces larves, elles recommencèrent à croître.

Quoiqu'il n'y ait rien d'analogue, au point de vue résistance à l'inanition, chez les larves des Aculéates sociaux, on a observé des cas très fréquents où la nymphe se formait précocement, la quantité de nourriture absorbée étant alors très faible. Ainsi, chez certaines fourmis des genres *Dorylus* et *Carebara*, les nymphes des petites ouvrières sont quelque mille fois plus petites que celles des reines. Quelle que soit la cause déterminant ces différences, il est certain que la quantité de nourriture administrée à la larve peut, à elle seule, être un facteur essentiel dans la croissance de cette larve.

On sait parfaitement que les Vespides sociaux nourrissent leurs larves avec des boulettes formées d'insectes malaxés et parfois humectés avec de la salive ou autre sécrétion buccale. On n'est pas certain que le miel soit consommé par les larves, même chez les guêpes qui en emmagasinent habituellement dans leurs rayons. Mais les portions molles d'insectes malaxés peuvent être de très inégale valeur au point de vue alimentaire. Les différences entre ouvrières et reines sont si faibles, et les formes intermédiaires si nombreuses, que des différences

quantitatives dans l'alimentation pourraient expliquer la production des unes et des autres. La stérilité coutumière des ouvrières paraît due à une accélération dans le développement des tissus somatiques, à un retard dans la formation des tissus reproducteurs, ce qui réalise une condition inverse de la néoténie, due probablement à la formation précoce de la nymphe et par suite à la nature de la prothétélie. Les ovaires des ouvrières sont inhibés, non avortés ; ils peuvent produire des œufs viables, si l'insecte adulte est en état de se procurer une nourriture suffisante, et ne subit, par la castration nutritielle, par suite d'un défaut excessif de nourriture. Sans aucun doute, les reines guêpes proviennent des larves les plus abondamment nourries. Ainsi donc, chez les Vespidés sociaux, il ne paraît pas nécessaire de faire appel à des différences qualitatives dans la nourriture des larves, pour expliquer le faible dimorphisme du sexe féminin.

Chez les bourdons, malgré de grandes différences dans la qualité de la nourriture, le développement des castes ressemble tellement à ce qu'il est chez les Vespidés, que nous sommes naturellement tentés de lui attribuer des causes identiques, d'ordre simplement quantitatif. Chez l'abeille domestique et les abeilles sans aiguillon, par contre, la question se complique quelque peu. La plupart des auteurs semblent admettre que les différences somatiques entre la reine et l'ouvrière, chez la mouche à miel, sont déterminées directement par des différences qualitatives dans l'alimentation de la larve ; mais, si l'on compare avec les Méliponinés, on soupçonne que les différences d'alimentation agissent, en premier lieu, sur la fécondité des deux castes, et que les différences somatiques dépendent du développement des tissus ovariens ou lui sont

liées. SILVESTRI (1902) et H. VON IHERING (1903) ont montré qu'il existe deux manières d'être différentes chez les Méliponinés. Dans le genre *Melipona*, les cellules dans lesquelles se développent les mâles, les reines et les ouvrières sont toutes identiques, et de même taille. Elles sont approvisionnées avec la même espèce d'aliment, pollen et miel, et dans chacune un œuf est déposé. Elles sont ensuite closes ; et, bien que la larve soit nourrie, non point jour après jour comme chez l'abeille ordinaire, mais, comme chez les abeilles solitaires, grâce à des provisions emmagasinées, ce traitement uniforme entraîne néanmoins la production de deux castes femelles nettement différenciées. Mais, au moment de l'éclosion, la reine a des ovaires très petits avec des œufs non encore mûrs. Dans les espèces du genre voisin *Trigona*, au contraire, qui diffèrent des Méliponinés en ce qu'elles construisent pour les reines de grandes cellules qu'elles munissent d'une provision de miel et de pollen plus grande que celle des cellules à ouvrières, la reine naît avec des ovaires pleins d'œufs mûrs. Ces faits sembleraient indiquer que la grande dimension des cellules de reines et leurs provisions plus abondantes sont de simples adaptations destinées à accélérer le développement des ovaires. Pour l'abeille domestique, nous pouvons peut-être adopter une explication similaire du mode d'alimentation de la larve de la reine avec une substance spéciale, la « gelée royale ». On sait depuis longtemps que les larves de reines et d'ouvrières, chez la mouche à miel, sont nourries de substances différentes, dès le deuxième ou troisième jour de leur vie post-embryonnaire. A partir de ce moment, la larve d'ouvrière reçoit pollen et miel, tandis que

la larve de reine reçoit une pâtée spéciale, la « gelée royale » (1).

La reine éclôt environ seize jours après que l'œuf a été pondu, tandis que l'ouvrière, plus petite pourtant et ayant des ovaires imparfaits, exige quatre à cinq jours de plus pour parfaire son développement. Cette interprétation du développement de la reine est certainement exacte, comme l'indique aussi le fait que cette reine peut pondre dans les dix jours qui suivent son éclosion. Il semblerait donc que l'alimentation qualitative spéciale de la larve de reine intervient principalement dans la croissance des gonades et non dans la morphogenèse. La reine diffère des ouvrières par certains caractères de dégénérescence, tels que la tête et la langue plus courtes, les ailes plus réduites, les pattes postérieures simplifiées, l'absence de certaines glandes salivaires, etc. Ces déficiences résultent peut-être de l'hypertrophie ovarienne, si l'on en croit la loi d'EMERY, que nous discuterons plus tard (2).

(1) SCHIEMENZ (1883) croit que c'est une sécrétion salivaire des ouvrières nourrices ; PLANTA (1888) et SCHÖNFELD la considèrent comme des aliments partiellement digérés et régurgités hors de l'estomac chylifique. Plus récemment, METZGER (1910) et ZANDER (1911) ont montré que la structure du proventricule interdit toute régurgitation du contenu stomacal ; si bien que la gelée royale doit être regardée comme une sécrétion salivaire (voir aussi VON BUTTEL-REEPEN (1915), NELSON et STURTEVANT (1924) et LINEBURG (1924).

(2) Dans une intéressante discussion des effets de la salive sur la différenciation des castes chez les insectes sociaux. JUCCI (1924, p. 221, en note) indique que AEPPLER (1924) a trouvé de la cystine en quantités extraordinairement grandes parmi les constituants protéiques de la gelée royale, et que, « chez les abeilles, suivant BISHOP, l'absorption de cette salive peut exclure les facteurs qui inhibent le développement des organes re-

Les éleveurs d'abeilles ont expérimentalement démontré le fait qu'un œuf ou une jeune larve, transportés d'une cellule ouvrière à une cellule de reine, où la larve reçoit comme aliment de la gelée royale, ou de la salive, produit une reine. Ces expériences ont été récemment répétées par KLEIN (1904) et von BUTTEL-REEPEN (1911).

Ce dernier cite les résultats de KLEIN comme suit : « Si on prend dans une cellule d'ouvrière une larve âgée d'une demi-journée à un jour et demi, et qu'on la place dans une cellule de reine, cette larve donne une reine *parfaite*, la larve d'ouvrière ayant reçu jusqu'à ce moment la même espèce de nourriture. Mais si l'on pratique la même expérience avec des larves âgées de deux jours et demi à trois jours et demi, on observe certaines petites différences, les reines obtenues étant légèrement plus petites, et leurs pattes, qui sont toujours plus claires de teinte chez les reines que chez les ouvrières, étant tachées de noir, surtout les tibias postérieurs, qui présentent, dans la dernière caste, une concavité, la corbula... Avec les larves qui ont vécu quatre jours et demi dans la cellule d'ouvrières, et qui sont ensuite transportées dans les cellules de reine, il y a une différence très nette (c'est-à-dire que les

producteurs, facteurs consistant en un excès de certaines protéines ». PÉZARD (1919), qui semble partager cette opinion, dit à propos de la castration alimentaire chez les poules exclusivement nourries de viande : « Le régime exclusif à la viande produit dans l'organisme une lente intoxication, à laquelle sont particulièrement sensibles les glandes reproductrices, et à la suite de laquelle, ces glandes s'atrophient graduellement ou ne se développent pas. » JUCCI cite également quelques autres cas, dont on pourrait inférer que les ovaires des larves d'abeilles ouvrières seraient inhibés par un régime trop riche en protéines (pollen), tandis que, pour la larve de reine, la présence de cystine dans la gelée royale neutralise cette action inhibitrice des protéines et assure le développement des ovaires. Il adopte une explication analogue pour le développement des termites néoténiques. Une telle explication ne convient point au cas des Méliponinés, sauf si nous supposons qu'une quantité considérable de salive est mêlée au pollen et au miel emmagasinés dans les grandes cellules des reines.

individus obtenus ressemblent plus aux ouvrières), ceci provenant de la nourriture des larves, qui, pour la reine, a une composition-différente à partir du second jour. « KLEIN a, en outre, transporté une larve âgée d'une demi-journée à un jour et demi, d'une cellule d'ouvrière à une cellule de reine, l'a laissée dans cette dernière pendant deux jours, puis l'a de nouveau retransportée dans la cellule primitive où elle a été nourrie comme une ouvrière pendant un jour à un jour et demi. L'adulte obtenu a les caractères de l'ouvrière bien prononcés, mais ses pattes postérieures portent des poils plus courts, et ont la forme, en une certaine mesure, de celles de la reine. On peut penser qu'en faisant varier ces expériences d'alimentation, il serait possible de produire artificiellement toute une série, à degrés très rapprochés, de formes intermédiaires entre la reine et l'ouvrière typiques, comparable aux séries offertes normalement par les colonies de guêpes ou de bourdons.

*
* *

Chez les fourmis, on n'a pu jusqu'à présent démontrer l'existence d'une dépendance nette entre l'alimentation, et la différenciation des castes, parce que ces insectes, se nourrissant eux-mêmes avec une grande variété de substances, alimentent aussi de façon très variée toutes leurs larves, même les plus jeunes. Ces substances comprennent : des portions d'insectes les plus divers, des parties molles de graines, le nectar des plantes, les excréta sucrés des Aphides, Coccides, etc., et les hyphes de champignons. Certaines espèces sont strictement entomophages ; d'autres s'attachent particulièrement aux Aphides et aux Coccides ; d'autres sont exclusivement mycétophages, quelques-unes, très rares, comme *Solenopsis geminata*, peuvent être qualifiées d'omnivores. Et malgré cette extraordinaire variété dans le choix de l'aliment, et sauf quelques exceptions dues au parasitisme, la famille entière présente uniformément un dimor-

phisme du sexe féminin, ou pléomorphisme. Ceci apparaît clairement par les exemples suivants :

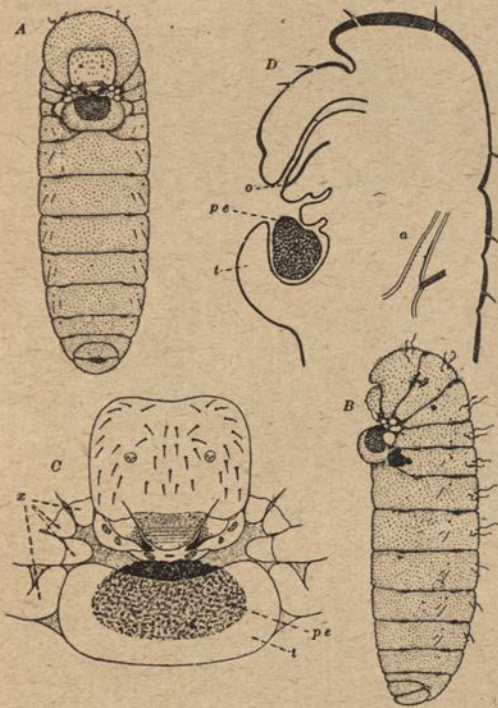


Fig. 30. — Larve de *Pseudomyrma gracilis*. A, vue ventralement ; B, latéralement ; C, tête et portions voisines grossies ; D, coupe sagittale de la région antérieure : o, bouche ; x, exsudatoire ; t, trophothylax, pe, pelote nourricière déposée par une ouvrière.

I. -- Dans la sous-famille tropicale des Pseudomyrminés, comme je l'ai montré (1918 a, 1920 a, 1922 a, WHEELER et BAYLEY 1920,)

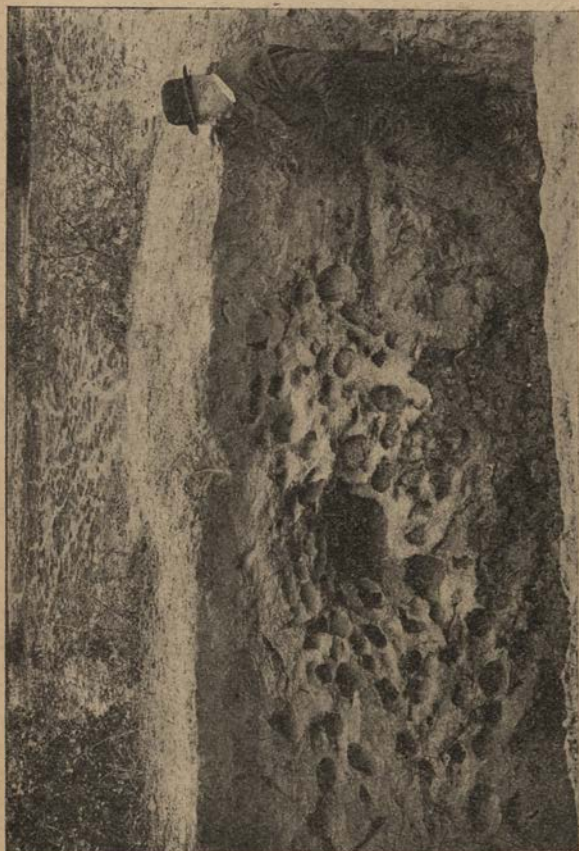


Fig. 31. — Coupe verticale et centrale d'un nid d'*Atta rollenweideri* (fourni coupe-feuilles d'Argentine) montrant les chambres à champignonnières. (Phot. Carlos Bruch).

les larves ont comme particularité de posséder, juste en arrière de la bouche, à la face ventrale du premier segment abdo-

minal, une poche, le *trophothylax*, dans laquelle les ouvrières

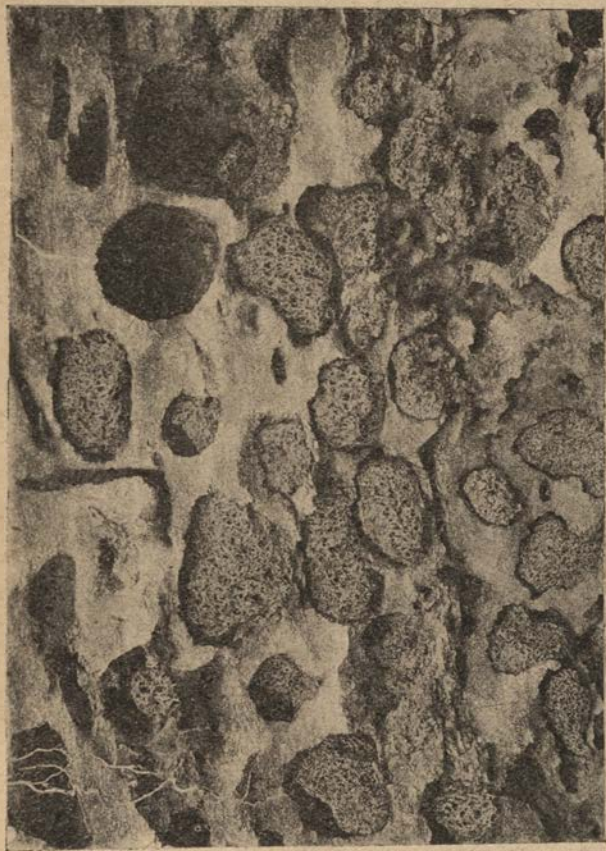


Fig. 32. — Portion plus grosse du nid de la fig. 31. montrant les champignonnières.

nourrices déposent la nourriture, qui consiste en une boulette

façonnée dans la propre poche infrabuccale des ouvrières. Cette boulette est en réalité du rebut ; elle consiste en fragments triturés d'insectes, dont l'ouvrière a extrait tous les sucs, plus des spores de champignons, des grains de pollen et autres particules de détritius, que l'ouvrière a ratissées sur son corps, au moyen des peignes de ses pattes antérieures. Les fourmis des autres sous-familles rejettent cette boulette sans valeur, mais les Pseudomyrmnés sont si parcimonieuses qu'elles en nourrissent leurs jeunes ; c'est absolument comme si nous en arrivions dans nos ménages à un tel degré d'économie que nous nourrissions nos enfants exclusivement avec le contenu des boîtes à ordures et des seaux de toilette. Bien qu'une telle méthode d'alimentation semble exclure toute régulation qualitative du régime des larvès, il existe cependant, chez toutes les Pseudomyrmnés, deux castes, ouvrières et reines, nettement différenciées, quoiqu'à peu près de même taille (1). Les toutes jeunes larves sont nourries de salive, jusqu'à ce que leurs mâchoires soient assez fermes pour triturer les boulettes ; et peut-être certaines larves âgées reçoivent-elles aussi cette même substance, ce qui déterminerait leur transformation en reines ; mais ceci n'est pas prouvé.

II. — Comme deuxième exemple, nous pouvons choisir les Attines, fourmis de l'Amérique tropicale ; c'est une tribu de Myrmicinéés, qui utilise comme aliment, pour les larves comme pour les adultes, le mycélium de champignons spéciaux cultivés sur un substratum formé de tissus foliaires triturés ou d'excréments de chenilles, ou de Coléoptères. Dans le genre *Atta*, le plus hautement spécialisé, les colonies sont très peuplées, les reines sont de très grande taille, et la caste ouvrière présente une longue série de formes intermédiaires, s'étageant depuis les soldats à tête énorme jusqu'aux formes très petites qui ne quittent jamais le nid mais ont pour office de soigner les cultures de champignons. Chez *Acromyrmex*, les reines sont plus petites, et le pléomorphisme des ouvrières moins prononcé ; et dans les genres inférieurs, *Trachymyrmex*, *Cyphomyrmex*, *Sericomyrmex*, *Apterostigma*, etc., les colonies sont très réduites, les ouvrières monomorphiques, et souvent presque aussi grosses que les reines.

Dans les derniers genres, suivant mes récentes observations, faites sur les colonies de *Sericomyrmex* de Panama, la reine

(1) Sauf chez *Viticicola tessmanni*, qui, pour une raison encore inconnue, possède des formes intermédiaires entre la reine et l'ouvrière. (WHEELER, 1922 a.)

éparpille les œufs parmi les champignons, et les larves naissantes dévorent le mycélium qui se trouve à portée de leur bouche, laquelle est parfaitement adaptée comme chez d'autres *Attini* (WEELER et BAILEY 1920) à pratiquer des ponctions sur les hyphes et à aspirer leur contenu protoplasmique. Parfois les ouvrières transportent les larves sur des pâtures fraîches, mais jamais on ne les voit nourrir directement ces larves avec des champignons qu'elles auraient recueillis. Cependant, suivant TANNER (1890), les *Atta* nourrissent leurs jeunes suivant cette dernière méthode. Mais, quelle que soit la méthode suivie, l'alimentation des larves chez les *Attini* est quantitative; cependant, on ne peut exclure absolument la possibilité d'une addition de salive au régime de certaines larves, ce qui assurerait le développement de ces dernières en reines.

L'alimentation des larves de fourmis avec des liquides régurgités a été observée par un grand nombre de myrmécologistes (Miss FIELDE 1901, NEWELL 1909, NEWELL et BARBER 1913, EMERY 1916, moi-même et d'autres), et dans certaines espèces (Dolichoderinés, Formicinés), c'est peut-être le seul mode d'alimentation employé. Chez beaucoup de Ponérinés, et certaines Myrmicinés (*Aphœnogaster*) et Formicinés (*Lasius*), les larves reçoivent des fragments bruts d'insectes; celles de *Messor* et de *Pogonomyrmex*, des fragments de graines. Mais les larves les plus jeunes sont toujours alimentées avec des aliments régurgités et les observations d'EMERY montrent que les larves plus âgées de reines et de soldats sont traitées de même. Il est difficile cependant de préciser la composition du liquide régurgité. Il peut consister en salive, ou en aliment liquéfié contenu dans le jabot, ou en un mélange des deux. Il y a un cas pour lequel nous savons que les larves sont nourries durant leur vie larvaire avec de la salive pure, c'est celui de la première ponte de la reine qui fonde une colonie. On sait très bien que cette reine, qui ne peut absorber de nourriture pendant huit

ou neuf mois après avoir quitté le nid maternel pour son vol nuptial, est cependant en état d'élever une couvée avec sa seule salive. Mais cette couvée ne renferme que peu d'individus, qui, de plus, sont toujours de petite taille, et toujours des ouvrières ! Dans ce cas, le régime



Fig. 33. — Début de colonie de *Camponotus pennsylvanicus*, dans un ancien cocon de *Rhagium lineatum* (Coléoptère), sous l'écorce d'un Pin. La reine a élevé quelques ouvrières et a fait une seconde ponte (amas de larves, à la partie supérieure de la figure).

exclusif de salive ne produit certainement ni soldats ni reines, et la faible grandeur de la couvée et de ses membres montre que la quantité de la nourriture importe plus que sa qualité. Cet aspect particulier n'est point dû

à quelque incapacité constitutionnelle de la reine ; ceci est bien prouvé par le fait que, chez les fourmis parasites, dont les reines pondent leurs premiers œufs dans les colonies d'autres espèces, la taille des adultes qui en proviennent n'est nullement réduite, puisqu'elles sont nourries convenablement pendant leur vie larvaire par les ouvrières de l'hôte.

La dépendance étroite qui lie la différenciation des castes reine et ouvrière et l'alimentation est parfaitement révélée dans le développement des colonies d'Aculéates qui sont établies par une reine unique. La première ponte donne toujours de petites ouvrières ; celles des pontes suivantes ont une plus grande taille et ce n'est qu'après la production des plus grandes ouvrières qu'apparaissent les reines. Ceci se voit clairement chez les fourmis ayant des ouvrières polymorphiques, comme dans les genres *Atta*, *Pheidologeton*, *Camponotus*, etc. (1).

La même succession très lente de petites ouvrières, de grandes ouvrières, de soldats, de formes néoténiques et royales, s'observe aussi dans les colonies en formation de termites. Le phénomène est si constant et apparaît comme dépendant si nettement de l'amélioration graduelle des conditions trophiques dans la colonie de fourmis et de termites, que c'est là un des arguments les plus frappants

(1) PRICER (1908) a étudié le développement des colonies de *Camponotus pennsylvanicus* et a eu les résultats suivants : les ouvrières de la première ponte sont du type le plus petit (ouvrières minima) et les ouvrières les plus grandes ou maxima ne sont formées que la troisième année, alors que la colonie compte environ 900 à 1.200 individus. Jusqu'à la troisième et même à la sixième année, la population d'ouvrières s'élevant alors à 2.000 individus, on ne voit ni mâle ni reine.

en faveur de l'hypothèse trophogénique de la différenciation des castes.

*
* *

En dehors des observations sur les modes d'alimentation des larves de fourmis, et des expériences d'élevage de ces larves dans des conditions soigneusement contrôlées, il existe une troisième méthode d'aborder le problème qui nous occupe : c'est l'étude des effets produits par certains parasites sur les larves isolées, et des troubles introduits dans les mœurs alimentaires de la colonie, prise dans son entier, à la suite de la présence dans son sein de certains myrmécophiles. Je décrirai brièvement ici quatre exemples de ces « expériences naturelles » :

I. — Dans ma seconde leçon, j'ai insisté sur les Chalcididés Eucharinés, dont les larves planidium, introduites dans les nids de fourmis, s'attachent aux larves ou aux nymphes à demi formées, et aspirent leurs humeurs. Dans le cas de *Orasema viridis*, que j'ai observé au Texas (1907 a), et qui infeste les colonies de *Pheidole instabilis*, les planidia se fixent d'elles-mêmes au cou de la larve ou de la nymphe en formation ; lorsqu'elles en ont retiré une nourriture suffisante, telles les sangsues ou les vampires, et lorsqu'elles ont atteint elles-mêmes le stade de la nymphose, elles se détachent, s'éloignent, et achèvent leur développement comme des organismes indépendants. La larve ou nymphe de fourmi attaquée ne périt pas immédiatement ; elle peut achever sa nymphose, mais elle ne parvient jamais au stade adulte. Par suite de cette soustraction qu'elle a subie d'une telle quantité de sa propre substance, la nymphe a un aspect particulier, des caractères d'infériorité, tels qu'une moindre dimension de la tête, du thorax et des yeux, si on les compare à ceux des nymphes qui se sont développées à partir de larves non parasitées. Cette forme correspond à une nouvelle caste « *phthisergate* », non viable, résultant du retrait purement mécanique des sucs du corps et de la capacité que

possède l'organisme larvaire de réaliser un tout symétrique mais microcéphale. Si l'adulte était en état de naître et de prendre part à l'activité de la colonie, von BUTTEL-REEPEN et bien des généticiens de l'école néo-darwinienne diraient sans doute que ses caractères singuliers dérivent de déterminants spéciaux, de gènes présents dans l'œuf qui l'a produit ; mais une telle déduction serait bien erronée et n'expliquerait nullement l'extraordinaire pouvoir régulateur de la larve de fourmi. Il

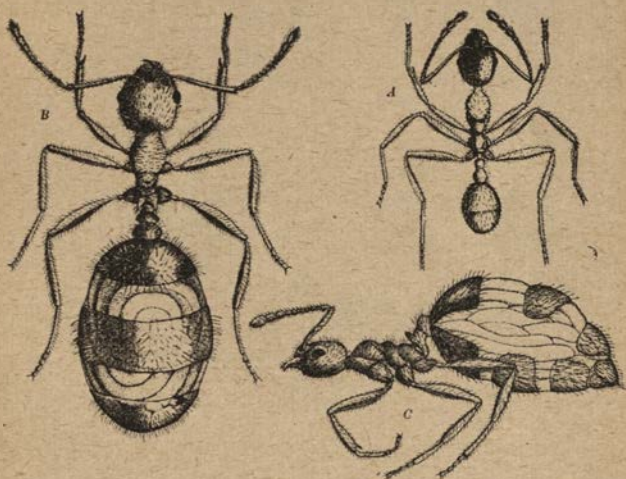


Fig. 34. — *Pheidole communata*. A, ouvrière normale ; B, et C, mermithergate (vues dorsale et latérale).

faut ajouter que des formes inférieures analogues (*phthisodiergates* et *phthisogynes*) semblent apparaître dans les nymphes sous l'influence des *Orasema*, lorsque les larves parasitées auraient normalement produit des soldats ou des reines.

II. — Il y a un certain nombre d'années (1901a, 1907b, 1910b), j'ai décrit un autre cas de parasitisme d'une fourmi du Texas, *Pheidole commutata*. Les larves de cet insecte sont parfois

infestées par un ver Nématode du genre *Mermis*, et produisent des formes aberrantes, que j'ai appelées *mermithergates*. Elles sont beaucoup plus grandes que les ouvrières normales, qui leur ressemblent néanmoins par leur structure et la petite taille de leur tête, quoique possédant des ocelles très petits. Par la structure du thorax, ces formes se rapprochent des soldats, tandis que l'abdomen est fortement distendu par le *Mermis*, les organes reproducteurs, comme les autres viscères et comme les réserves grasses, ayant presque entièrement disparu. Les mœurs des individus ainsi parasités sont aussi très particulières ; ils ne creusent jamais le sol, et ne s'occupent pas de la couvée comme les ouvrières normales, mais ils s'en vont de côté et d'autre, toujours affamés, quémendant de la nourriture auprès de leurs compagnons restés normaux. EMERY (1890, 1904) a décrit des *mermithergates* analogues dans toute une série de fourmis, y compris *Pheidole absurda* et divers Ponérinés des genres *Odontomachus*, *Neoponera*, *Ectatomma*, *Pachycondyla* et *Paraponera*.

Comme toutes les anomalies observées atteignaient les ouvrières des espèces néotropicales, on a supposé que les larves d'ouvrières étaient seules attaquées par un *Mermis* spécial à l'Amérique. Mais j'ai décrit récemment (1922 a) un *mermithergate* de *Camponotus* (*Dinomyrmex*) *cassius* du Congo, et MRAZEK (1908) a montré que les reines vierges du *Lasius alienus*, espèce commune en Europe, peuvent être infestées par des vers et que ces individus, qu'il a appelés *mermithogynes*, possèdent des ailes anormalement petites. Ces *mermithogynes* avaient déjà été remarqués en 1898 par CRAWLEY (1919 a) qui les avait décrits, comme brachyptères, pour les distinguer des femelles ordinaires macroptères. J'ai également trouvé quelques *mermithogynes* chez une espèce de l'Amérique du Nord, *Lasius neoniger* (1910 b).

En 1920, un myrmécologiste anglais, DONISTHORPE (1921), a découvert de nombreux *mermithogynes* dans une colonie de *L. niger* typique, et, la même année, CRAWLEY et BAYLIS (1921) ont publié un mémoire très détaillé sur un certain nombre de *mermithogynes* de *L. flavus* et *alienus*, avec une description du *Mermis* (*M. myrmecophila* Baylis), EMERY (1924) a décrit deux *mermithogynes* de *Lasius umbratus*, var. *meridionalis*, de l'Italie.

Le caractère brachyptère des *mermithogynes* est très probablement dû à l'absorption, par le *Mermis*, au cours de sa vie larvaire, de substances constituant le thorax, mais il est moins facile d'interpréter le cas des divers *mermithergates*.

Dans les deux espèces de *Pheidole* (*absurda* et *commutata*) qui possèdent trois castes femelles bien nettement définies, reines, soldats à grosse tête et petites ouvrières, les mermithergates présentent un mélange singulier de leurs divers caractères. Nous devons sans doute en conclure que le *Mermis* exerce un double effet sur son hôte ; 1° en augmentant l'appétit de la larve, et en stimulant par là les soins alimentaires des ouvrières nourricières ; 2° en modifiant les proportions des différentes parties du corps, peut-être grâce à quelques sécrétions du parasite, agissant comme une hormone sur les tissus en voie de croissance de la larve. Mais, quelle que soit l'interprétation adoptée, la fusion des caractères des trois castes, chez l'adulte mermithergate, permet de supposer que ces trois castes sont également en puissance chez la jeune larve.

III. — Le troisième exemple intéressant, sur ce point, est celui des Coléoptères Loméchusinés, Coléoptères de la tribu des Staphylinidés, qui ont été étudiés par WASMANN pendant plus de trente ans et sur lesquels il a publié presque autant de mémoires. Comme le dernier de ces mémoires (1920) contient une bibliographie complète, je ne citerai pas le détail des travaux parus, et je m'en tiendrai ici à exposer un court résumé des observations que j'ai publiées dans ma « *Social Life among the Insects* ». Les Loméchusinés ne renferment que trois genres : *Lomechusa* et *Atemeles* spéciaux à l'Europe et au nord de l'Asie, et *Xenodusa*, connu seulement aux Etats-Unis et au Mexique. Les espèces de *Atemeles* et *Xenodusa* ont deux hôtes, celles du premier vivant pendant l'été et se reproduisant dans les colonies de *Formica*, et hivernant dans les colonies de *Myrmica* ; celles du second se reproduisant aussi chez *Formica*, mais hivernant parmi les fourmis du genre *Campotonotus* ; *Lomechusa*, par contre, n'a qu'un seul hôte, *Formica sanguinea*, sur lequel il vit durant toute l'année. Les adultes de ces trois genres se ressemblent beaucoup entre eux. Ils sont colorés en rouge gras, possèdent de longues antennes mobiles, des élytres courtes et un abdomen volumineux qui peut se replier sur le thorax, et qui porte, de chaque côté et sur le dessus, une série segmentaire de superbes trichomes dorés. Les *Atemeles* et les *Xenodusa* quêtent leur nourriture auprès des fourmis en leur frottant les joues avec les pattes antérieures. Leurs larves sont très actives, elles ont de longues pattes et emploient la même méthode que les adultes pour obliger les fourmis à régurgiter. Elles dévorent également les larves sans défense des *Formica*. Le *Lomechusa*

adulte est plus passif dans sa façon de faire et emploie ses antennes pour demander sa nourriture. Ses larves ont des pattes très courtes, et, étant incapables d'aller et de venir, elles restent immobiles au milieu de la couvée de fourmis. Elles dévorent cette couvée et mangent aussi des aliments régurgités. Il est très probable qu'elles secrètent des exsudats gras-



Fig. 35. — *Xenodusa cava* (Noter les deux paquets de trichômes sur les côtés de l'abdomen).

seux qui sont vivement appréciés par les fourmis. Quoi qu'il en soit, les fourmis semblent préférer ces larves parasites à leurs propres larves, ou peut-être les considèrent-elles comme destinées à produire des fourmis extraordinaires. Cet engouement a pour conséquence que les larves de *Lomechusa* détruisent souvent la plus grande partie de la couvée, si bien que,

dans les colonies de *F. sanguinea* fortement infestées, les larves de reines ont un développement anormal. Ou bien elles sont négligées, ou bien les fourmis s'efforcent de les transformer en ouvrières, sentant que cette caste est insuffisamment représentée dans la colonie. Mais, quel que soit le traitement subi par ces larves, elles produisent des adultes pathologiques, connus sous le nom de « pseudogynes », individus avortés, ressemblant aux ouvrières par leur taille et par le dessin de la tête et de l'abdomen, mais ayant un thorax volu-

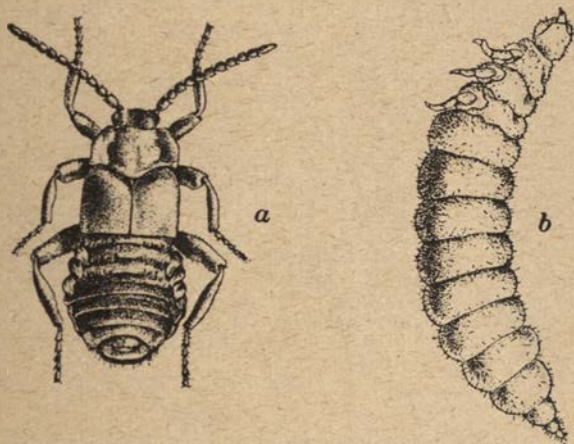


Fig. 36. — *Lomechusa stramosa*: a, adulte ; b, larve.

mineux et convexe, se rapprochant de celui de la reine. Elles sont de teinte plus pâle que les ouvrières normales, et très paresseuses, peureuses et ma'adroites. En général, elles forment cinq à sept pour cent du personnel de la colonie de *sanguinea* infestée, moins souvent, elles arrivent à atteindre vingt pour cent ou plus. Leur apparition dans le nid indique un état pathologique de la colonie qui est en voie d'extinction. Des pseudogynes analogues se produisent dans les colonies de *Formica* infestées par les *Atemeles* et les *Xenodusa*, mais non

dans les colonies de *Myrmica* et de *Camponotus* où hivernent les Coléoptères, parce que ces derniers ne se reproduisent pas parmi leurs hôtes d'hiver, et qu'ils ne peuvent donc interférer avec le développement normal des couvées de ces hôtes.

On voit, qu'à l'opposé des *Orasema* et *Mermis*, le *Lomechusa* n'est pas parasite sur ou dans la larve de son hôte prise isolément ; c'est plutôt un parasite social, qui vit aux dépens de la communauté, en influençant en premier lieu la façon dont le personnel ouvrier s'occupe d'élever la couvée, lui faisant négliger les larves de reines ou l'entraînant vivement à modifier le mode normal d'alimentation de ces larves. WASMANN a montré que ces effets peuvent persister dans les colonies de *sanguinea* longtemps après la disparition de ces parasites, sous la forme d'une tendance qu'ont les ouvrières à élever encore des pseudogynes, jusqu'à ce que la colonie succombe sous l'influence d'une véritable maladie sociale. VIEHMEYER (1904) a démontré expérimentalement que la production des pseudogynes est véritablement due à une modification, d'origine parasitaire, des mœurs des ouvrières et non à un état pathologique quelconque des œufs pondus par la reine. Dans une de ses colonies de *sanguinea*, la production des pseudogynes a persisté pendant trois ans en dehors de la présence de *Lomechusa*. Durant la quatrième année, il a séparé la reine de ses ouvrières et a réussi à la faire adopter par un groupe d'ouvrières d'une colonie qui n'avait jamais été infestée par les parasites, et qui n'avait donc jamais acquis l'habitude d'élever des formes anormales. Le nouveau personnel ouvrier éleva immédiatement les larves issues des œufs de la reine et en fit des individus normaux.

IV. — Lorsque les fourmis elles-mêmes deviennent parasites d'autres fourmis, les habitudes des deux espèces s'en trouvent forcément modifiées, parce que les conditions sociales de chacune sont altérées. Laissant pour une leçon ultérieure l'examen détaillé de ce sujet, je donnerai ici seulement un exemple qui montre que les modifications des habitudes alimentaires des parasites se reflètent dans la structure de leur reine et de leurs ouvrières. Il y a quelques années (1901 a, 1903 c, 1907 c), j'ai découvert, dans les hauteurs de la Nouvelle Angleterre et plus tard dans les montagnes du Colorado, une petite fourmi, *Leptothorax emersoni*, qui est toujours associée avec une Myrmicinée plus grosse, *Myrmica canadensis*. Le *Leptothorax* occupe de petites chambres, au voisinage de la surface du nid de *Myrmica* et les réunit par de fines galeries aux cham-

bres de ses voisins. Les ouvrières du *Leptothorax* passent presque tout leur temps dans le nid de *Myrmica*; elles grimpent sur le dos des ouvrières de *Myrmica*, et leur lèchent assidûment le corps, particulièrement la tête et la région buccale. Les *Myrmica* paraissent apprécier vivement ces façons, et, de temps à autre, récompensent leurs petits cavaliers avec des gouttelettes d'aliments régurgités. Mais, tandis que les *Leptothorax* s'arrogent le droit de se mêler en toute liberté aux *Myrmica*, et savent les amener à régurgiter leurs aliments, elles s'opposent à l'intrusion de ces *Myrmica* dans leurs propres habitations, et persistent à maintenir leurs couvées en un isolement absolu. Grâce à l'abondante nourriture qu'elles reçoivent et grâce aussi, peut-être, à la grande quantité de salive que cette nourriture contient, les couvées de *Leptothorax* produisent en proportion considérable des formes intermédiaires entre les reines ailées et les ouvrières du type réglementaire. Une de mes premières élèves, Miss Margaret HOLLIDAY (1903), à la suite d'une étude très soignée de 1.000 spécimens de *L. emersoni*, put distinguer non moins de onze formes différentes, s'étageant depuis la reine ailée jusqu'aux plus petites ouvrières, les micrergates. Des dissections des organes reproducteurs montrèrent que « les onze types possédaient tous des ovaires bien développés, contenant des œufs mûrs. Tous les spécimens disséqués avaient des ovaires mieux développés que la reine. Tous, sauf deux, avaient un spermathèque. Des formes de transition analogues entre les reines et les ouvrières sont connues également dans certaines espèces de *Leptothorax*, non parasites, mais elles sont toujours rares (1).

(1) Miss HOLLIDAY a observé que, « chez *Leptothorax longispinosus* Rog., *L. curvispinosus* Mayr., *L. obturator* Wheeler et *L. canadensis* Prov., les phases sexuées sont représentées par les mâles, les reines, les macro- et microergates. Dans ces espèces, on n'a pas trouvé de femelles ergatoïdes. Chez *L. canadensis*, on constata la présence d'une ouvrière triocellée, d'une bi- et d'une uniozellée. Les reines et les ouvrières différaient par leur structure externe. Les ovaires des ouvrières possédaient un tube unique de chaque côté; et il n'y avait point de spermathèque! » Cependant, WASMANN (1895) a trouvé des formes intermédiaires (« Mischformen »), microgynes et ergatogynes, ces dernières nombreuses dans une colonie de *L. acervorum*, et ADLERZ (1884), WASMANN, STUMPEER (1921) ont observé des ergatogynes chez *Formicoxenus nitidulus*. Ce dernier vit comme hôte dans les nids de *Formica rufa*, et *L. acer-*

*
* *

Avant d'aborder d'autres questions, il faut attirer l'attention sur les deux principes d'EMERY (1904, 1921) et de VIEHMEYER (1923), les lois du développement larvaire et prénympgal chez les fourmis et autres insectes métaboliques. EMERY appelle sa loi « *loi du contraste entre la tête et l'abdomen* » ; il l'a établie, à la suite de son étude des mermithergates, de la façon suivante :

« La larve a pour fonction principale d'accumuler des provisions pour le travail de la métamorphose, sous forme de corps adipeux, et de préparer les ébauches des plaques imaginaires des organes internes. Ces ébauches s'apprenent à la concurrence qui a lieu dans la période prénympgale, lorsque le corps de la fourmi se divise en tête, thorax et abdomen. Les organes essentiels à la vie, notamment l'intestin, qui siège dans l'abdomen, ont la préférence toutefois pour les organes de la tête (ouvrières à petite tête). Quand les provisions sont plus abondantes, les plaques imaginaires de la tête, qui sont plus voraces, tirent à elles le surplus (ouvrières à grosse tête, sol-

vorum fait souvent ses nids au voisinage d'autres fourmis plus grandes, vivant ainsi en plésobiose ou parœcisme, tout comme le *canadensis* de l'Amérique du Nord, qu'on regarde généralement comme une sous-espèce d'*acervorum*.

Cette plus grande fréquence des formes de transition, chez *L. emersoni*, peut, je crois, provenir des conditions trophiques extraordinairement favorables dans lesquelles les larves sont élevées. On peut s'attendre, dans ce cas, à voir l'évolution conduire à l'élimination totale des ouvrières stériles, et à un retour à deux types très semblables de femelles fertiles, l'un ailé et nomade, fondateur de colonies, l'autre aptère, combinant la fécondité de la reine à des habitudes voisines des ouvrières. Les exemples précédents suffisent à montrer que, chez les Formicidés, la larve femelle est beaucoup plus plastique que celle des guêpes ou des abeilles sociales. Ceci ressort également bien, en général, du plus grand nombre de castes femelles et de leur différenciation plus prononcée dans la plupart des genres et des espèces.

dats). Enfin, lorsque les provisions surabondent, les ébauches des ovaires et les plaques imaginales des ailes entrent en jeu et le thorax et l'abdomen croissent aux dépens de la tête (femelle ailée). »

Sans aucun doute, cette loi a une valeur considérable comme description générale de l'ontogénie des diverses castes, non seulement chez les fourmis, mais aussi chez l'abeille domestique et les termites. Ce n'est là, cependant, qu'un cas particulier et assez frappant d'un phénomène plus général, que CUILD (1924) a appelé le « *gradient axial* » et son inverse. Les tissus de la prénymphe présentent une différentielle dans la localisation de la croissance, laquelle est antéro-postérieure chez les soldats et les grandes ouvrières, et postéro-antérieure chez la reine. Dans les deux cas, la décroissance est rapide. Dans le langage de CUILD, le gradient axial des soldats et des grandes ouvrières est l'inverse de celui de la reine, et peut-être dirait-il que l'alimentation de certaines larves ne permet pas les variations du gradient originel : dans ce cas, il se produirait des reines ; ou bien, elle peut inverser ce gradient, ce qui, suivant la puissance des facteurs déterminants, peut amener l'apparition d'un soldat. Dans les petites ouvrières, la décroissance antéro-postérieure est faible. Tout ceci est purement descriptif et constitue les préliminaires à une connaissance certaine des processus réels du métabolisme que nous ignorons encore.

La loi de VIEHMAYER pourrait peut-être être considérée comme une application de la conception du gradient à la phylogénie comme à l'ontogénie. Cet auteur considère la plupart des organes de la fourmi femelle, comme étant dans un état de variation, de flux, mais il les répartit en

trois catégories : ceux qui sont relativement fixes, ou stables, ceux qui tendent vers un maximum de développement, et ceux qui sont en voie d'atrophie. Sa loi s'applique aux deux dernières catégories d'organes qui sont seules influencées par l'alimentation de la larve et elle affirme qu'il y a une tendance à accélérer ces deux processus dans le polymorphisme. VIEHMEYER dit :

« Il me semble qu'une longue série d'irrégularités dans la disposition des organes de la femelle et dans l'acquisition des caractères de l'ouvrière peut s'interpréter comme une accélération ou un retard de leur développement. Partant du même principe, peut-être pourrions-nous expliquer aussi beaucoup de différences existant entre les petites et les grandes ouvrières, ou entre les ouvrières vraies et les soldats, dans la mesure où ses différences impliquent le non-développement d'un organe. »

Comme exemples spécifiques, VIEHMEYER cite la disparition très rapide des vestiges de dents mandibulaires chez les fourmis mâles (*Formica*), et des vestiges d'yeux chez les ouvrières (*Lasius flavus* et *myops*), sous l'influence des conditions trophiques défavorables où se trouvent les colonies.

*
**

Au cours des dernières années, la vive discussion de la différenciation des castes chez les insectes sociaux s'est déplacée des Aculéates aux Termites. GRASSI est arrivé à la conclusion que les termites qui viennent d'éclore ont tous la même constitution et que les castes sont le résultat d'une alimentation qualitative. L'absorption de salive par les nymphes, dans les premières phases, accélère le développement des organes reproducteurs, si bien qu'il en résulte l'apparition de formes sexuées fertiles des pre-

mier, second et troisième type. Les individus du second et troisième type sont néoténiques parce que le développement de leurs caractères somatiques (ailes, yeux, pigmentation, etc.) a été inhibé tout à la fois (1).

Les ouvrières et les soldats sont des formes inhibées à la fois du côté somatique et du côté sexuel, à cause d'un régime perpétuel de bois, brut ou partiellement digéré, et d'excréments. Cette conception de la différenciation des castes chez les termites a été acceptée par FEYTAUD (1912), WASMANN (1908a), HEATH, ESCHERICH, JUCCI et d'autres. HOLMGREN (1908) l'accepte aussi, mais il pense que la production d'exsudats graisseux par la peau doit être le stimulus qui détermine l'alimentation différentielle des divers individus. Les larves, à tous les stades et de toutes les castes, produisent de tels exsudats, mais en quantité très variable. La quantité, et peut-être aussi la qualité des exsudats « est l'objet d'un choix amical ». Les individus qui produisent le plus d'exsudats reçoivent plus de nourriture et le tissu qui donne ces exsudats, s'accroît par là, puisque le tissu adipeux emmagasine les aliments superflus et les rejette ensuite sous forme d'exsudats. Donc, quand des larves, supposées toutes semblables, naissent des œufs de termites, certaines d'entre elles reçoivent dès le début un peu plus de nourriture. Ces larves étant mieux nourries, secrètent des exsudats en plus grande quantité que les autres et ceci

(1) La question de la castration par les Protozoaires de l'intestin postérieur s'est trouvée être une complication inutile, puisqu'on a montré que ces Protozoaires n'étaient pas des parasites, mais des symbiotes digérant le bois, qui disparaissaient naturellement des intestins d'individus nourris seulement de salive.

indique pour elles un développement différent de celui des larves qui sont plus pauvrement nourries, ce qui apparaît très tôt dans la distinction possible en larves dites « à petite tête », et en larves à « grosse tête », celles-ci représentant les individus moins bien nourris. Les « petites têtes » sont les larves des individus sexués, les « grosses têtes » celles des individus asexués. HOLMGREN pense que la différenciation ultérieure des premiers en formes néoténiques et royales, des seconds en ouvrières et soldats est aussi dûe à des différences quantitatives dans la stimulation par les exsudats.

Très différentes sont les opinions de BUGNION, de Miss THOMPSON et SNYDER et d'IMMS, qui regardent les castes comme blastogéniques, ou prédéterminées dans l'œuf. Des observations de BUGNION sur les *Eutermes*, on peut au moins dire, comme nous l'avons vu, qu'elles sont peu nettes. Miss THOMPSON et SNYDER admettent que les termites sortant de l'œuf sont tous identiques extérieurement, mais ils affirment que l'on peut distinguer intérieurement deux types, suivant les dimensions du cerveau et des organes reproducteurs, et que la différenciation ultérieure en castes définies est dûe également à des facteurs intrinsèques ou blastogéniques et non extrinsèques et alimentaires. Ils considèrent donc les castes comme des mutations, comparables à celles qu'a découvertes DE VRIES chez l'*Oenothère*, et ils sont portés à interpréter le polymorphisme comme un phénomène mendélien. Mais il est évident que le caractère mendélien des castes ne peut être prouvé que par des expériences de reproduction. Celles-ci seraient peut-être possibles, puisqu'il existe trois castes fertiles et peut-être quatre, si nous

comptons les soldats, qui peuvent parfois produire des descendants, chez les termites inférieurs (1).

Voilà où en est actuellement la question et nous pouvons seulement, comme GOETHE mourant, réclamer plus de lumière.

*
* *

S'il est exact, comme je l'affirme, que le polymorphisme soit né et se soit développé indépendamment dans les divers groupes d'insectes sociaux, et si ces groupes sont, comme c'est probable, d'âges géologiques très différents, si, de plus, les castes, apparues tout d'abord comme des résultats fonctionnels — c'est-à-dire ayant trait à la fois à la physiologie et aux mœurs — d'une division du travail, n'ont acquis que progressivement leur différenciation morphologique, nous pouvons penser que ces castes diffèrent entre elles au point de vue de leur déterminisme héréditaire dans le plasma germinatif. Tandis qu'il paraît très possible que, dans les deux groupes récents des abeilles et des guêpes sociales, la reine et l'ouvrière, si faiblement différenciées, se développent à partir d'œufs de même espèce, il est plus probable que, dans les deux groupes plus anciens, les fourmis et les termites, les castes bien tranchées, — sexuée, ouvrière et soldat, — sont blastogéniques. Cette dernière considération ne peut s'appliquer à la caste des soldats, qui est évidemment d'âge très différent chez les fourmis et les termites. Chez les termites, elle est complètement diffé-

(1) SILVESTRI (1901) a décrit également des ouvrières gynécoïdes fécondes (peut-être des adultes d'une troisième forme ?) chez un termite de l'Amérique du Sud.

renciée dès l'Oligocène, et, puisqu'on a trouvé des spécimens ailés de *Mastotermes* dans l'Éocène, il y a toute raison de penser que les soldats étaient aussi présents et aussi parfaitement développés que chez les *M. darwiniensis* actuels.

La reine est évidemment la caste de fourmis la plus ancienne et la plus stable et correspond à la femelle typique des Aculéates solitaires. Même si nous admettons qu'à l'origine les fourmis avaient deux reines fécondes dimorphiques, les ouvrières sont une forme postérieure, secondaire, et les soldats, étant simplement des ouvrières particulièrement spécialisées, constituent forcément la plus récente des castes. Cette caste correspond donc plutôt aux ouvrières des termites, phylogénétiquement sinon fonctionnellement. L'existence de soldats chez les fourmis, au début du Tertiaire, n'est pas établie de façon satisfaisante. La plupart des genres de l'Oligocène inférieur qui ont survécu jusqu'à l'époque actuelle n'ont pas de soldats, et, chez d'autres, comme *Pheidologeton*, nous ne connaissons que des ouvrières mineures (les plus petites). Si ce genre a été exactement identifié, il devrait posséder des soldats, mais cela n'est même pas sûr, car il y a des genres vivants très voisins, comme *Solenopsis*, dont certaines espèces, peu nombreuses (*S. geminata*, *saxivivissima*) ont à la fois des soldats et des ouvrières pléomorphiques, tandis que la majorité d'entre elles ont seulement de petites ouvrières monomorphiques. La caste des soldats ne serait donc différenciée des grandes ouvrières qu'à partir du Tertiaire moyen. Cette caste semble, en outre, avoir pris naissance indépendamment dans la plupart des genres où elle se présente, et n'avoir pas encore acquis une représentation définitive dans le plasma ger-

minatif. Comme suite de ma tentative, exposée dans les précédentes leçons, de faire dériver les fourmis d'ancêtres solitaires ou subsociaux à femelles dimorphiques, et les termites d'ancêtres solitaires ou subsociaux, ayant des mâles dimorphiques comme les femelles, nous pourrions admettre que les reines et les ouvrières chez les Formicidés, les formes royales et les soldats chez les Isoptères, sont véritablement blastogéniques, mais que les autres castes et surtout les formes pléomorphiques d'ouvrières et de soldats sont trophogéniques.

Les considérations précédentes en amènent d'autres qui rendent douteuse l'origine trophogénique uniforme des castes dans tous les insectes sociaux et spécialement chez les fourmis et les termites. Quoique assez générales, ces considérations sont de prime abord très frappantes ; suffisamment pour que FOREL (1902) ait eu recours à certaines d'entre elles pour appuyer l'hypothèse blastogénique de WEISMANN, en l'opposant à l'hypothèse principalement trophogénique soutenue par EMERY dans plusieurs mémoires (1894, 1896, 1904, 1906, 1910, 1918, 1921). Les considérations dont il s'agit sont : 1° l'extraordinaire stabilité des castes typiques chez les espèces existantes de fourmis et de termites ; 2° leur extraordinaire constance au cours des âges géologiques ; 3° la difficulté qu'il y a à expliquer les formes de fourmis gynandromorphiques par l'hypothèse trophogénique, et 4° la difficulté qu'il y a à expliquer les caractères adaptatifs des soldats et des ouvrières.

1° Le myrmécographe qui manie sans cesse des fourmis de toutes les régions du globe, et qui compare minutieusement des milliers de spécimens provenant de nombreuses colonies, ne peut manquer d'être impressionné par l'extraordinaire sta-

bilité des castes, malgré les innombrables et très faibles différences qui créent les variétés, les espèces et sous-espèces et les genres.

Certes, la caste ouvrière fait défaut dans certains genres parasites, et la reine dans certains autres; mais de tels cas proviennent de conditions éthologiques inaccoutumées, et sont assez exceptionnels pour confirmer plutôt la règle.

Les plus grandes différences climatiques de température n'ont elles-mêmes aucun effet perturbateur sur les castes dont on pense qu'elles sont si facilement modifiées par l'alimentation. Et notre scepticisme s'accroît encore, devant la difficulté qu'on éprouve à produire des modifications morphologiques comparables à celles des castes, au moyen d'une alimentation spéciale, chez les autres insectes et chez nos oiseaux et mammifères domestiques.

2° Encore plus extraordinaire est la fixité des castes de fourmis et de termites au cours des âges géologiques. Il m'est absolument impossible de distinguer les ouvrières de *Formica flori* de l'Oligocène et celles de *F. fusca* de l'époque actuelle, sauf par les différences dues au long séjour des premières dans une enveloppe résineuse; et les ouvrières des autres espèces fossiles diffèrent des reines de même espèce par des caractères qui sont précisément identiques à ceux qui les différencient dans les espèces actuelles. Les termites ouvriers et soldats, représentés par von ROSEN, ont le même aspect tout moderne. Il nous faut donc conclure que les mêmes castes se sont produites et reproduites au cours de plusieurs millions d'années et dans les régions du globe les plus diverses et les plus éloignées.

Les objections que nous venons de faire à l'hypothèse trophogénique se retrouvent lorsqu'on considère que la constance remarquable des castes implique une constance similaire des espèces auxquelles elles appartiennent durant les longues périodes des époques cœnozoïque et tertiaire, dans toutes les parties du monde, et il devrait donc être de même pour le milieu alimentaire, dans lequel les castes se sont produites de toute nécessité, âge après âge. On peut admettre cette dernière supposition, mais cela ne prouve pas que les castes sont entièrement trophogéniques, car les blastogénistes admettront que ces castes quoique prédéterminées dans l'œuf, ont été produites dans un milieu particulier et grâce à une alimentation spéciale.

3° On a décrit un nombre considérable de fourmis gynandromorphiques. Ce sont des individus peu communs, anormaux, dont le corps est fait de deux moitiés, l'une droite, l'autre gauche, de deux portions antérieure et postérieure, ou d'une mosaïque de parties, appartenant à des sexes différents (WHEELER, 1903 b). Les spécimens les plus curieux sont ceux qui possèdent un corps, dont la moitié gauche est mâle, la moitié droite femelle, ou vice versa. Il existe en réalité deux types pour chacun des cas de gynandromorphisme, latéral, antéropostérieur et en mosaïque, suivant que le composant femelle correspond à la reine ou à l'ouvrière. J'ai appelé le premier type, gynandromorphisme proprement dit, le second type, « *ergatandromorphisme* ». Les différences sont presque toujours nettement tranchées, et il n'y a que peu de cas connus où l'on puisse avoir quelque doute sur la caste femelle qui s'est combinée avec le composant mâle (1).

Comme on a reconnu que les gynandromorphes sont formés dans l'œuf, il semble que les composants reine et ouvrière doivent être blastogéniques ; mais cela n'est pas une conséquence nécessaire (2).

Bien que les composants mâle et femelle soient très probablement déterminés au moment de la fécondation de l'œuf, si non avant, on conçoit que des différences dans l'alimentation larvaire puissent influencer le composant femelle tout comme elles déterminent les castes des adultes. Néanmoins, nous pour-

(1) En 1919, j'ai décrit un gynandromorphe de *Camponotus (Colobopsis) albocinctus* Ashm., des Philippines, dont la moitié droite de la tête était d'un mâle, la moitié gauche étant d'un soldat. Suivant EMERY (1924), cette moitié gauche présenterait seulement des caractères généralisés de reine et d'ouvrière et non les caractères spécifiques des soldats. Je demeure convaincu que ce composant ne peut être d'une reine, vu l'absence d'ocelles, et qu'il possède distinctement la structure de la carène frontale, du front, des joues et des mandibules, qui est celle de la caste des soldats.

(2) KOMINSKY (1924a et 1924b) affirme avoir produit des « gynandromorphes » et des formes intersexuées, chez les Phalènes, en soumettant les larves et les nymphes à des températures anormalement élevées ou basses, et en nourrissant les larves avec une nourriture inaccoutumée ; mais son mémoire est très court et on n'est pas bien fixé sur ce qu'il entend par un « gynandromorphe ».

rions nous attendre à ce que la forme résultante, dans sa partie femelle, soit plus souvent une forme intermédiaire, c'est-à-dire une reine ergatoïde ou pseudogyne, et non point, d'une façon aussi nette, soit une gynandromorphe vraie, soit une ergatandromorphe vraie, ce qui est le cas de presque toutes les anomalies décrites jusqu'à ce jour. EMERY (1924) a décrit récemment deux gynandromorphes antéro-postérieurs de *Myrmica ruginodis*, qui présentaient un mélange particulier des caractères de l'ouvrière, de la reine et du mâle. C'était, en fait, comme dit cet auteur, « des pseudogynes, avec des organes



Fig. 37. — *Epipheidole manilina* Gynandromorphe.
(mâle à gauche, femelle à droite).

génitaux mâles ». Que l'alimentation de la larve puisse déterminer la caste du composant femelle du gynandromorphe, ceci est prouvé également par les nombreux cas de ce genre observés chez les abeilles domestiques (voir von SEBOLD, 1861). BÖVERI (1915) et M^{lle} MEHLING (1915), car ils semblent se produire tous dans les cellules d'ouvrières et donc être ergatandromorphes.

4° L'objection la plus grave faite à l'hypothèse blastogénique

est la structure nettement adaptative, ou plutôt adaptée, des diverses castes, en particulier des ouvrières et des soldats, telle que l'indiquent l'absence d'ailes, la structure de la tête et des mandibules, les yeux, etc., et les mœurs particulières qui y sont liées (différence de professions) (PRICER, 1908, Miss BUCKINGHAM 1911, HINGSTON 1922, etc.). Et la difficulté s'accroît du fait que, dans les espèces les plus hautement spécia-

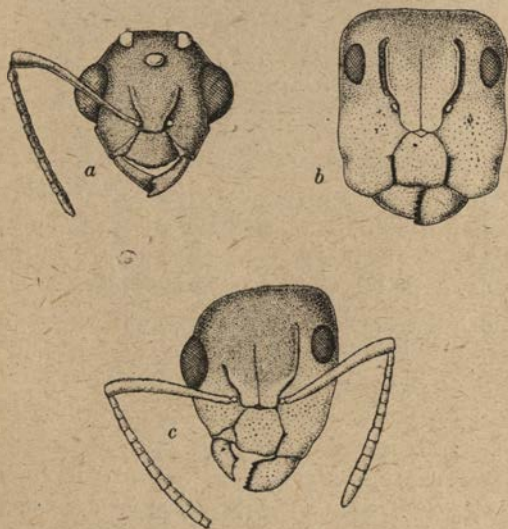


Fig. 38. — *Camponotus (Colobopsis) albocinctus* : a, tête de mâle ; b, tête de soldat ; c, tête de gynandromorphe (mâle à gauche ; femelle à droite).

lisées, qui révèlent ces adaptations dans leur forme la plus parfaite, les soldats et les ouvrières sont stériles, ou, s'ils sont fertiles, ne pondent des œufs que dans des conditions exceptionnelles (abondance de nourriture, haute température, etc.). Comme, chez les termites, le problème se pose de façon très semblable, il me semble que nous sommes contraints d'adopter l'une des trois hypothèses suivantes :

1° Les castes stériles sont fertiles beaucoup plus souvent qu'on ne l'a supposé, et peuvent transmettre leurs caractères particuliers à travers leurs descendants mâles (fourmis) ou mâles et femelles (termites) et finissent donc par être représentés dans le plasma germinatif de l'espèce.

2° Les castes se produisent comme des variations fluctuantes, ou comme des mutations qui sont passées au crible par une sélection naturelle, n'agissant pas sur les castes stériles, mais seulement sur la reine pondeuse et sur ses descendants reines, comme l'ont affirmé DARWIN et WEISMANN.

3° Il existe quelque facteur finaliste, métaphysique, une entéléchie spéciale qui initie et guide le développement adaptatif des castes stériles.

Il est inutile de dire qu'aucune de ces hypothèses n'est satisfaisante. Evidemment, nous nous sommes trop fortement attachés aux aspects statiques, morphologiques du polymorphisme, et trop peu à ses aspects dynamiques, physiologiques et éthologiques. Cependant beaucoup de physiologistes sont capables de concevoir ou tout au moins d'amoindrir les particularités régulatrices et adaptatives des processus biologiques et celles-ci sont certainement très significatives dans la pœcilogynie et la pœcilandrie des insectes sociaux. On a suggéré que la production des ouvrières et des soldats dans la colonie est une sorte de tératogénie expérimentale provoquée par les ouvrières nourrices, mais il est fort étrange que les monstres ainsi produits soient, par leur structure et leur fonction, aussi parfaitement adaptés à leurs professions particulières, comme les soldats portiers du *Colobopsis* chez les fourmis, et les soldats « *nasuti* » chez les termites. Et cela nous oblige à croire que de telles formes prennent naissance dans des genres spéciaux, surgissant on ne sait d'où dans le plasma germinatif, ou bien qu'elles se sont développées graduellement sous la conduite d'une sélection naturelle, à partir de formes, qui, autant que nous puissions le

voir, ont une valeur ou une puissance de survie égale ou même plus grande. Aboutissant à une telle impasse, nous n'embrasserons pas l'entéléchie aristotélicienne, cette aïeule de plus de 2.000 étés, qui est aujourd'hui si en faveur de l'autre côté du Rhin ; nous ne nous unissons point non plus aux apôtres de la théorie de la survivance des plus aptes, qui répètent sans fin « sélection naturelle », mais il est de beaucoup préférable de s'arrêter, dans le laboratoire ou dans la nature, et se taire ou ne plus prononcer que le mot « ignoramus », jusqu'à ce que nous ayons achevé, de ce phénomène, une étude parfaite, tant au point de vue des mœurs que de la physiologie. Ainsi que dit Roger BACON : « *Nullus sermo in his potest certificare, totum enim dependet ab experimentia* ».

CHAPITRE VIII

LE MILIEU SOCIAL ET LA TROPHALLAXIS

Importance prépondérante de la caste ouvrière dans la constitution du milieu social. — Champ trophoporique. — *Trophallaxis* (échange de nourriture). — Exemples de ce processus dans les divers groupes d'insectes sociaux. — Rôle des perceptions gustatives et olfactives.

L'étude du polymorphisme nous a conduits à concevoir avec exactitude la signification du milieu social. Dans la société humaine, ce milieu est d'une telle complexité qu'ils sont sans doute rares, ceux qui en ont une notion précise, quoique nous connaissions tous son importance. Les sociétés d'insectes étant beaucoup plus simples, elles nous permettent d'acquérir une idée plus nette de la nature de ce milieu social. Dans mes précédentes leçons, j'ai souligné le fait que les activités des insectes sociaux sont de simples modifications des habitudes de leurs ancêtres solitaires. Ceci est évident chez les Aculéates et est certainement exact aussi pour les Termites, quoique nous ne sachions rien des habitudes de leurs antécédents solitaires, les Protoblattoïdés. Dans l'exposé qui va suivre, je m'occuperai principalement des Aculéates. Les formes d'activité qui nous intéressent sont : 1° le vol nuptial ou de dissémination ; 2° la nidification ; 3° la récolte et l'emmagasinement de la nourriture et sa répar-

tition entre les membres de la colonie, et 4° la défense. Dans les espèces solitaires, ces activités sont exclusivement réalisées par les femelles, sauf le vol nuptial ou son équivalent. Chez les espèces sociales, ces quatre formes d'activité deviennent des phénomènes collectifs et sont donc intensifiées, et modifiées, le vol nuptial faiblement, la nidification et la protection fortement et, plus que toutes, les habitudes trophiques, dont le but est de fournir l'aliment aux membres de la colonie, larves et adultes. Au sens très général, le milieu social peut être défini comme l'ensemble de ces activités modifiées et intensifiées. Chez les Aculéates sociaux, la nidification et la protection ont subi une évolution si longue et si compliquée qu'il faudrait une série spéciale de leçons pour l'exposer convenablement. Le temps dont je dispose me permet seulement d'examiner les habitudes trophiques, qui dominent et tiennent sous leur dépendance toutes les autres activités de la colonie.

Chez les insectes sociaux, nous connaissons deux types primitifs pour la création des colonies ; celles-ci naissent, soit des seuls parents (reines des Aculéates, couples royaux des termites), soit de l'essaimage, c'est-à-dire d'individus sexués accompagnés d'un certain nombre d'ouvrières de la colonie mère. Le premier type peut encore se subdiviser en deux sous-types : indépendant et dépendant. Dans le sous-type indépendant, la reine, ou le couple royal, est en état de fonder la colonie sans l'aide d'ouvrières ; c'est ce qui se produit chez les Polistinés des régions tempérées, les Vespiniés, les Bombinés des régions tempérées et boréales, les Halictinés et la grande majorité des fourmis et des termites. Le sous-type dépendant est représenté par de rares Vespiniés, les Bombinés para-

sites et un certain nombre de fourmis, ordinairement parasites, dont les reines sont absolument incapables de fonder indépendamment les colonies et doivent être adoptées par des colonies de leur propre espèce ou d'espèces différentes, ou bien doivent s'assurer de la couvée d'une autre espèce qui leur fournira le concours d'ouvrières indispensable à l'élevage de leurs propres enfants. Je m'occuperai de ces cas dans une prochaine leçon. Les groupes qui fondent leurs colonies par essaimage sont les Epiponinés (Polybiinés) et quelques Polistinés des tropiques chez les guêpes, les Bombinés, Apinés et Méliponinés des tropiques chez les abeilles, et quelques termites (p. ex. *Reticulitermes lucifugus* en Italie). Remarquons que l'essaimage n'existe pas dans les régions tempérées, sauf pour l'abeille domestique, qui est en réalité un insecte indien.

Les types de formation dépendante et par essaimage peuvent être regardés l'un et l'autre comme des modifications du type de formation indépendante des colonies ; ils expriment en réalité de façon plus précise la dépendance de la reine vis-à-vis de la caste ouvrière. Mais le type indépendant lui-même n'est qu'un intermède dans la vie sociale des reines et des couples royaux qui le réalisent, puisque les formes sexuées vierges de tous les insectes sociaux demeurent quelque temps dans le nid maternel avant le vol nuptial de dissémination et mènent ensuite une vie latente, jusqu'à ce qu'ils soient à leur tour entourés des ouvrières auxquelles ils ont eux-mêmes donné naissance. L'insecte social est donc, comme l'homme, social de façon permanente, les ouvrières durant toute leur vie, et les formes sexuelles du type indépendant aussi, sauf pendant une courte période, au cours de laquelle mûrissent leurs organes reproducteurs. Dans ces conditions,

il devient forcément très difficile, ou même impossible, de déterminer dans quelle mesure les mœurs d'un insecte, pris individuellement, résultent du milieu social où il est plongé et qui agit sur lui de façon constante, ou dans quelle mesure ces mœurs dépendent de mécanismes reçus héréditairement. Cette difficulté est cause de différences dans l'interprétation qu'ont donnée de ces mœurs les divers savants. Le physiologiste qui étudie les insectes sociaux seulement en tant qu'organismes individuels, isolés expérimentalement de leur milieu social, a tendance à conclure que leurs actes sont entièrement réflexes, sont l'effet de tropismes, (BETHE, 1898, 1900, 1902, et HENNING, 1916) ; tandis que ceux qui les observent dans leur ambiance sociale arrivent à une conclusion toute différente, et, tout en admettant que beaucoup de leurs activités soient réflexes (*actes « automatiques »* de FOREL), ils insistent néanmoins sur les marques indiscutables que donnent ces insectes, de mémoire, d'appétits, d'émotions, d'imitation, et d'une faible intelligence, ou faculté de modifier leurs réactions conformément à des expériences antérieures et aux variations ambiantes (*actes « plastiques »* de FOREL). L'accord général existant sur ces sujets laisse encore une grande place aux divergences dans leur interprétation, suivant la culture, les prédilections et les goûts philosophiques du chercheur. FOREL et BRUN, qui ont une formation de neurologistes, sont frappés fortement par la mémoire organique, et font un constant usage de l'hypothèse mnémique de SEMON et de sa terminologie en décrivant les mœurs des insectes sociaux. Le père jésuite WASMANN, formé par la philosophie scholastique, opère avec des instincts, des vertus, des facultés (*Vermögen*) à la manière de saint THOMAS D'AQUIN ; et, avec cette habileté,

pour laquelle son ordre est si réputé, à forger des arguments spécieux et à ignorer les faits pertinents, il enveloppe la question tout entière de la myrmécologie et de la myrmécophilie dans un épais brouillard de téléologie, de « *Fremddienlichkeit* », de sélection amicale, de mimétisme et de casuistique théiste. Ces dernières années, j'en suis venu à éviter de plus en plus le mot « instinct » et à lui préférer le mot « appétit », ou « appétition », au sens de FOUILLÉE (WHEELER 1921). Il n'y a évidemment là aucune nouveauté, puisque ce mot était employé à peu près dans le même sens par les philosophes scholastiques (*appetitus sensitivus*, « *sinnliches Begehrungsvermögen* » de WASMANN). C'est bien ce qu'Aristote appelait *ὄρεξις* et le synonyme du « *libido* » et du « *désir* » (*craving*) des psychanalystes modernes.

Pour exposer, comme il conviendrait, les facteurs centraux (cérébraux) intervenant dans le comportement des insectes sociaux, en les opposant aux facteurs périphériques (sensoriels ou récepteurs), il faudrait beaucoup de temps et cela n'entre point dans mes plans actuels, qui sont d'insister sur le fait que le milieu social est entièrement et nécessairement créé par la caste ouvrière. Cette caste se développe en si grand nombre qu'elle constitue la presque totalité de la colonie et elle a seule la prérogative de toutes les activités importantes, nidification, protection, approvisionnement et soins à donner à la reine et aux jeunes, sans compter sa propre subsistance. Ces activités sont ininterrompues, sauf dans des conditions climatiques défavorables et s'étendent non seulement à l'intérieur du nid, mais sur une aire très étendue que les insectes parcourent pour récolter la nourriture. Ce territoire, qui a un périmètre circulaire et qu'on pourrait ap-

peler le « *champ trophoporique* », est déterminé par les excursions des individus qui font la récolte et il s'accroît naturellement avec l'agrandissement de la colonie. Le champ trophoporique d'une colonie qui débute, et qui compte un nombre très faible d'ouvrières de petite taille, est extrêmement restreint ; mais les fourrageurs augmentent en nombre et en dimensions avec les couvées successives, et le champ trophoporique s'élargit, jusqu'à ce qu'il atteigne son extension maxima, lorsque la croissance de la colonie est achevée. Sauf quand elles sont peu nombreuses et sporadiques, les champs trophoporiques des colonies d'une espèce ou d'espèces différentes empiètent plus ou moins les uns sur les autres. La quantité de nourriture est donc limitée et l'exploitation du champ est intensive. Aussi toute source convenable de nourriture est-elle scrupuleusement explorée et utilisée méticuleusement. Suivant les habitudes de l'espèce considérée, les ressources nutritives comprennent tous les insectes pouvant servir de proie, tous ceux dont les excréta sucrés peuvent être récoltés (Homoptères), toutes les plantes dont le nectar et le pollen sont accessibles. Bien que les champs trophoporiques des abeilles sociales soient bien plus étendus que ceux des fourmis, les ressources alimentaires sont précaires et soumises à des fluctuations saisonnières très grandes. Certains termites fourrageurs (*Eutermes*, *Hodotermes*, *Termes*, etc.) ont des champs trophoporiques plutôt étendus, d'autres en ont de très restreints. Chez les Dorylinés, ces fourmis entomophages si voraces qu'elles ne peuvent demeurer dans des nids permanents, le champ trophoporique se déplace comme celui d'un peuple nomade ou chasseur.

Comme l'importance de la colonie est une fonction de

la quantité de nourriture que peut fournir le champ trophoporique, celui-ci détermine et règle la croissance de la population. Les ouvrières sont sans cesse occupées à recueillir le plus de nourriture et à élever le plus de jeunes possible. Aussi pratiquent-elles l'économie et l'épargne à un haut degré, surtout quand les champs trophoporiques de plusieurs colonies se superposent. Les formes sexuées et surtout les reines, qui exigent une quantité considérable de nourriture durant leurs stades larvaires, ne peuvent être élevées que pendant la saison la plus favorable de l'année. Des conditions trophiques défavorables poussent l'économie à un tel point que la couvée peut être dévorée toute entière ou en partie, et que des portions de la population adulte sont sacrifiées ; ainsi sont massacrés les faux-bourçons chez l'abeille domestique, ou les soldats chez certaines fourmis du genre *Pheidole*. Notre *Ph. militicida* de l'Amérique du Nord récolte des graines, et ses soldats à grosse tête sont employés à les broyer ; mais quand vient l'hiver et que les services de ces broyeurs de graines deviennent inutiles, ceux-ci sont décapités, et leurs restes sont jetés hors du nid. Naturellement la caste ainsi éliminée sera rapidement reconstituée avec de jeunes larves, au printemps et à l'été suivants.

Les ouvrières de tous les insectes sociaux sont bien des formes inanitiées, comme le montrent leur voracité, leur stérilité, leur développement atrophique et, surtout, chez les fourmis et les termites, leur apparence d'adultes rachiques fourmis et les termites, leur apparence d'adultes rachitiques et aptères. Elles sont affamées et voraces comme un prolétariat stérile, qui n'a aucun intérêt à produire, mais

qui trouve un vif intérêt à élever les larves et à assurer la nourriture nécessaire pour mener à bien tous les travaux.

*
* *

Il est évident que le milieu social comprend non seulement les activités habituelles des ouvrières dans le nid, et principalement la récolte de la nourriture et sa répartition entre ces ouvrières, les reines, les mâles et les larves, mais aussi les rapports avec les insectes et les plantes fournissant la nourriture dans le champ trophoporique, et avec les divers hôtes qui sont quelquefois présents à l'intérieur du nid même, en tant que parasites *sensu latissimo*. L'absence fréquente de ces derniers, leur petit nombre, quand ils sont présents, leurs relations exclusives avec les ouvrières qui sont normalement stériles, tous ces faits constituent des objections presque insurmontables à l'idée de WASMANN, qui attribue à des « instincts » blastogéniques spécifiques la conduite des ouvrières vis-à-vis de leurs commensaux particuliers. On peut admettre, soit qu'il y a là une hérédité de caractères acquis, — et ceci est excessif — à travers les mâles issus d'œufs pondus à l'occasion par des ouvrières ; soit que leur conduite vis-à-vis des commensaux est une modification purement ontogénique ou une perversion des habitudes threptiques coutumières que suivent les ouvrières à l'égard les unes des autres, ou à l'égard des reines, des mâles et des jeunes. Je soutiens que cette dernière hypothèse est la plus probable, la plus économique et la seule qui soit en accord étroit avec les faits généralement observés dans les habitudes organiques. Même dans l'étude des mœurs humaines, beaucoup mieux connues que celles d'aucun

animal, la tendance actuelle est de réduire le nombre des postulats « instinctifs », à un minimum, ou à les éliminer complètement par un examen sérieux (1).

Dans un mémoire publié en 1918, j'ai essayé de souligner l'importance des habitudes trophiques et threptiques des insectes sociaux et de construire, à partir des nombreux faits disparates, une conception générale à laquelle j'ai appliqué le terme de *trophallaxis* (de τροφή nourriture et ἀλλάσσω, j'échange). Cette notion a été favorablement reçue par les physiologistes et les éthologistes, mais elle a été traitée d'innovation scandaleuse par les Jésuites, fabricants d'instincts (1).

(1) En examinant le dernier mémoire de Kuo (1924), on peut glaner quelques indications sur les conceptions que se font des instincts et de leur hérédité les éthologistes de laboratoire. Quoiqu'exprimées dans un langage excessif, les vues de l'auteur ont une valeur indubitable, car elles fixent l'attention sur les assertions extraordinairement imprécises, peu scientifiques et dogmatiques de WASMANN et d'autres, en ce qui concerne les bases héréditaires des mœurs.

(2) Je pouvais m'attendre à voir mes efforts, comme tous les essais de ce genre, mal compris ou mal interprétés ; mais je n'avais pas conscience de ma profonde ignorance concernant la biologie des Formicidés et de leurs hôtes. Dans un traité de 176 pages, le Père WASMANN (1920) a promptement démontré ma déplorable ignorance et, comme si je m'étais aussi rendu coupable du péché mortel d'orgueil, il a très modestement placé comme devise sur la couverture de son écrit polémique les lignes bien connues de « Faust » « *Was glänzt ist für den Augenblick geboren, Das Echte bleibt der Nachwelt unverloren* ». Le premier vers se rapporte, évidemment, à ma fille la *Trophallaxis*, le second aux propres rejetons immortels de WASMANN, les « *Instincts symphiliques* ». Comme on craignait dans le camp de la Société de Jésus que son obusier ait manqué le but, j'ai subi quelques tirs de mitrailleuses dans les mémoires de l'Académie pontificale et romaine des « *Nuovi Lincei* » (1923 b). En même temps, Herr REICHENSBERGER accourait à l'aide de son mentor outragé, et, avec sa propre bien-

Nous avons vu que la colonie ou société d'insectes peut être regardée comme un superorganisme, donc comme un tout vivant et tendant à assurer son équilibre mouvant et son intégrité. Les individus composant la colonie doivent donc être en communication les uns avec les autres. L'exactitude de cette affirmation ressort bien de l'observation d'une société quelconque d'insectes, mais les méthodes de communication employées diffèrent tellement les unes des autres que leur interprétation précise et même leur détection présentent d'énormes difficultés. Sans aucun doute, les insectes communiquent au moyen de signes, c'est-à-dire par des mouvements du corps et de ses appendices, des antennes en particulier (FOREL, WASMANN, CRAWLEY (1910b), DOFLEIN (1920), etc.), par des vibrations, ou stridulations (WHEELER, 1914), des odeurs (VON FRISCH, 1923) et des saveurs. Tout ceci appartient à la catégorie biologique générale des stimuli et des réponses, et, comme les actes sont en grand rapport avec la nourriture et sa distribution, les stimuli sont principalement olfactifs et les réponses dépendent des chémorécepteurs et des appétits. Bien des critiques soulevées contre la tro-

veillance toute chrétienne, émettait un petit nuage de gaz asphyxiant (1921), sous forme de commentaires à ma « *recht kindliche Analogiebeweise* », etc. Tout ceci montre combien il est dangereux de mettre en doute même les dogmes biologiques des révérends pères et de se permettre de plaisanter leurs élucubrations favorites. Comme je n'ai pas célébré les charmes de la *Trophallaxis* dans tous les mémoires écrits depuis 1918, WASMANN conclut que je dus l'abandonner comme un pauvre enfant mort-né. Ici sa perspicacité lui fait certainement défaut, car je suis si éloigné d'une telle intention que je me propose de consacrer à ce sujet le reste de cette leçon et quelques parties des deux suivantes, afin de montrer que c'est là un enfant mieux portant et plus viable que je ne l'avais supposé.

phallaxis sont immédiatement dissipées, si l'on fait ressortir qu'en employant le mot « nourriture », je ne désigne pas seulement la matière même introduite dans le tube digestif et assimilée, mais aussi son rôle comme stimulus, ou comme excitant des chémorécepteurs. Ce dernier rôle a évidemment une signification majeure dans les organismes sociaux.

Je n'avais pas exposé des considérations aussi évidentes dans mon mémoire sur la trophallaxis, parce que je l'avais écrit pour les biologistes et non pour des théologiens. Ces derniers, en effet, reconnaissent deux sortes de nourriture, — une licite, qui est employée seulement dans la mesure nécessaire pour assurer la conservation du corps et de l'âme, et une autre qui est stimulante et peut être considérée comme « *Leckerbissen* » (friandise) et mène à la gourmandise (« *Naschhaftigkeit* ») ; c'est cette distinction que WASMANN a introduite dans la discussion sur les mœurs des insectes, comme un argument de poids contre la trophallaxis, après que j'eusse expressément indiqué (1918a) que les substances échangées ne sont pas quantitativement égales, par exemple dans des cas comme *Formica sanguinea* et son commensal *Lomechusa*, mais que les exsudats du commensal, bien que produits en très petite quantité, peuvent néanmoins susciter des réactions intenses. On croirait que la nourriture servie dans un réfectoire de Jésuites doit être moins savoureuse que celle qui se sert dans un restaurant de cinquième ordre à New-York.

D'autres critiques ont imaginé que, par trophallaxis, j'entendais, non seulement un échange de quantités égales de nourriture comme simple aliment, mais un échange nécessairement et immédiatement réciproque. D'autres

encore, comme MORSTATT (1922), croient que la trophallaxis peut se surajouter au soin de la couvée (*Brutpflege*), quoique je considère cet acte comme la manifestation d'activité la plus primitive et la plus caractéristique. KEMNER (1923) a également critiqué la trophallaxis, en se fondant sur quelques observations intéressantes mais mal interprétées, faites sur un phalène myrmécophile de Java. Je discuterai ce cas dans la prochaine leçon. Parmi les entomologistes, BRUN (1923b) paraît être le seul à avoir saisi le véritable sens de mon mémoire. Sa connaissance de la psychiatrie l'a rendu capable de montrer que la trophallaxis comprend le principe de « plaisir » en tant qu'opposé au principe de « réalité », et d'attirer l'attention sur le rôle déterminant que joue le premier, même dans la vie des insectes sociaux. Puisque tel est l'état des opinions concernant la trophallaxis, je m'excuse de passer rapidement en revue les faits concluants. Il me faudra y ajouter quelques considérations, dont j'espère qu'elles préviendront les objections vraiment sérieuses, tout en rendant ce principe d'une plus grande utilité pour l'explication et la découverte des faits.

La trophallaxis s'observe très aisément chez les guêpes, les fourmis et les termites. DU BUYSSON (1903) et JANET (1903) furent je crois, les premiers à montrer que les larves de *Vespa* et de *Polistes*, après avoir été nourries par les ouvrières, ou lorsqu'on excite leurs parties buccales, secrètent, par leurs glandes salivaires, des gouttes d'un liquide clair, ou douceâtre, qui sont aussitôt absorbées avidement par leurs nourrices. J'ai observé le même fait à plusieurs reprises chez notre *Polistes metrica* de l'Amérique du Nord. C'est ROUBAUD (1916, 1924) cependant, qui fit, le premier, une étude détaillée de l'alimentation réciproque chez certaines guêpes africaines (*Belonogaster*) et qui en saisit la signification sociale. Il appela cela « *acotrophobiose* », terme qui me paraît gauche et peu adéquat. Je l'ai donc remplacé par le terme « *trophallaxis* ». Dans son dernier

mémoire (1924), ROUBAUD a adopté le mot « trophæcisme » et a, par suite, appelé la colonie de guêpes un « trophæcium ». Dans mon étude des larves de fourmis (1918 *a*), je mentionne un certain nombre de phénomènes qu'on ne peut interpréter autrement que comme la trophallaxis des Vespidés. Chez certaines Ponérinés (*Pachycondyla*), qui sont des fourmis primitives, analogues aux guêpes, les larves, lorsqu'elles sont nourries, produisent une sécrétion salivaire que les nourrices absorbent en la léchant. Certaines larves de Myrmicinés

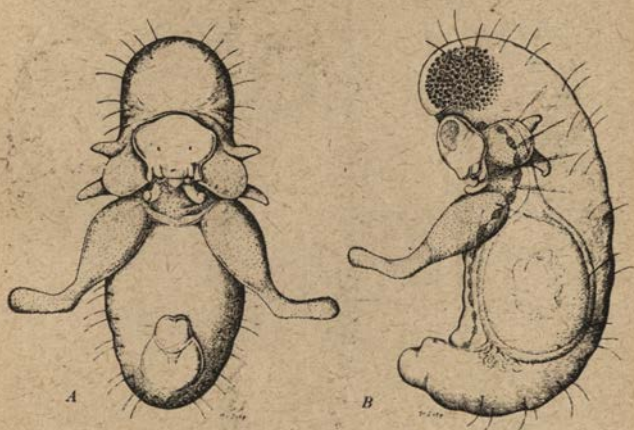


Fig. 39. — *Pachysima latifrons* (d'Ethiopie) 1^{er} stade larvaire (trophidium). A, vu ventralement ; B, dorsalement, montrant les exsudatoires (appendices entourant la tête et appartenant aux trois segments thoraciques et au premier abdominal).

(*Pædalagus*) ont d'énormes glandes salivaires, dont la sécrétion a très probablement une fonction analogue, puisqu'elle n'est pas utilisée pour filer un cocon, une enveloppe de ce genre n'étant jamais fabriquée par aucune des espèces de cette sous-famille. Chez les larves de toutes les Pseudomyrmicines, la bouche est entourée d'une grappe de papilles particulières, ou d'appendices qui produisent certainement des exsudats, très

analogues à ceux de certains termitophiles (*Spirachtha*). Ces formations sont extrêmement développées chez les très jeunes larves (*trophidia*) de deux espèces du genre africain *Pachysima* (*arthiops* et *latifrons*), mais, au cours des derniers stades, elles

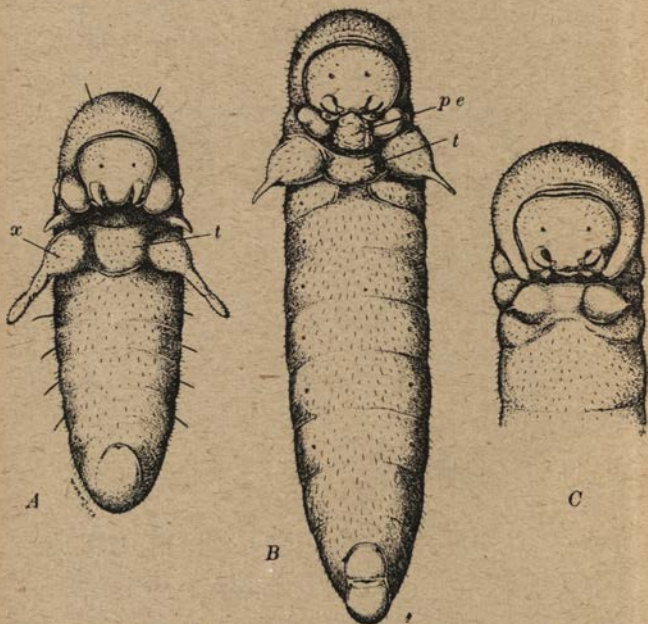


Fig. 40. — *Pachysima latifrons*. A, B, C, 2^e, 3^e et 4^e stades larvaires, montrant la régression graduelle des exsudatoires *x*; *pe*, pelote nutritive dans le trophothylax *t*.

décroissent rapidement, quand se développent les glandes salivaires, qui doivent probablement s'emparer de leur fonction sécrétoire. En outre, toutes les larves de fourmis accumulent dans leur corps une énorme quantité de graisse, dont une par-

tie exsude à travers l'épaisse cuticule chitineuse que lèchent souvent les fourmis ouvrières. La surface des larves de fourmis est, en fait, toujours recouverte par une substance lipodique hydrofuge, qui doit provenir du sang ou des masses graisseuses. Les observations de PANTEL (1909), ROUBAUD (1924) et d'autres, sur les jeunes larves de Tachinidés montrent bien que des substances de ce genre peuvent bien traverser une chitine assez épaisse. Bien que ces larves soient entièrement enveloppées dans un sac de chitine produit par la région interne des trachées de leurs hôtes, elles se procurent néanmoins leur nourriture, par filtration ou osmose, à partir du sang de l'hôte. Il est donc probable que toutes les larves de fourmis produisent de petites quantités d'exsudats, qui sont bien appréciées par leurs nourrices. Mais même si cela n'est pas certain, on peut admettre que la trophallaxis se produit d'une façon générale chez les fourmis, puisque la reine, après avoir élevé sa première couvée, est nourrie avec des aliments régurgités par celle-ci, c'est-à-dire par ses descendants ayant atteint leur état d'adulte. L'emploi quasi universel de cette forme d'alimentation réciproque par les ouvrières des fourmis supérieures (Myrmicines, Dolichoderines et Formicines) est un fait trop bien connu pour qu'il soit nécessaire de le développer davantage. Mais, en outre, je considère comme indubitable que les fourmis adultes produisent aussi des exsudats graisseux ou des sécrétions glandulaires attractives et que l'habitude qu'ont ces insectes de se lécher les uns les autres peut être attribuée à la présence de substances de ce genre sur leurs corps et non à un sentiment affectueux ou à un goût particulier pour la propreté. Les opérations de toilette auxquelles se livre chaque fourmi n'obéissent pas à de tels motifs, mais sont des réactions réflexes suivant l'irritation que cause un corps étranger à la surface du corps ou des appendices.

L'échange mutuel d'aliments liquides trouve son expression la plus frappante chez les fourmis à miel, lesquelles appartiennent, comme je l'ai montré (1908b, 1914, 1923), à un certain nombre de genres et d'espèces confinées dans les régions désertiques ou à température sèche, où l'aliment liquide est chose rare. Habituellement, certaines ouvrières accumulent les aliments dans leur jabot, qui est tellement distendu que l'abdomen devient très vaste et sphérique (*Myrmecocystus*, *Camponotus inflatus*, *Melophorus bagoti*), mais, dans beaucoup d'espèces de *Pheidole*, *Pheidologeton* et *Oligomyrmex*, les soldats se comportent comme des pots à miel et l'abdomen s'agrandit de façon moins visible. Il y a plusieurs années, EMERY (1898) a

observé, chez les ouvrières de certaines fourmis des déserts de l'Asie mineure et du Nord de l'Afrique (*Camponotus fedschenki* et *atlantis*), un développement particulier des masses graisseuses abdominales. Il observa que cette « adipogastric », comme il l'appela, était plus développée chez les espèces nocturnes et que cette graisse représente des aliments emmagasinés, non seulement pour la subsistance de l'ouvrière elle-même, mais aussi pour celle des larves, après que ces aliments

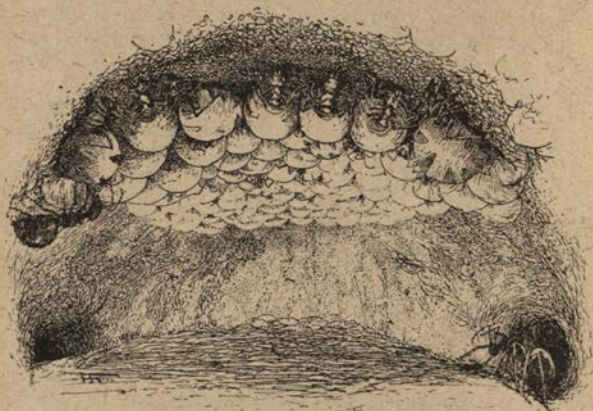


Fig. 41. — Chambre à miel de la fourmière de *Myrmecocystus horti-deorum* (d'après Mc Cook). Les ouvrières en réplétion sont suspendues à la voûte de la chambre.

ont été métabolisés. Une adipogastric très similaire s'observe souvent chez beaucoup de fourmis hypogéiques, spécialement chez les *Lasius* de l'Amérique du Nord, appartenant au sous-genre *Acanthomyops*, qui vivent presque uniquement de Coccides et d'Aphides des racines. Les formes nocturnes jaunes de *Camponotus castaneus* en Nouvelle-Angleterre et de *C. Maculatus* des déserts de l'Arizona présenteraient aussi la même adiposité (« Fettleibigkeit »). Comme l'a montré OTTRAMARE (1919), il y a évidemment un lien très significatif entre l'absence de lumière

et l'accumulation de graisses. Ceci apparaît aussi dans la physogastrie graisseuse des termites et des termitophiles.

Il y a longtemps de cela, GRASSI a décrit le développement très étendu de la trophallaxis chez les termites, et tous les cher-



Fig. 42. -- Fourmi à miel, *Myrmecocystus horti-deorum* (d'après Mc Cook). Ouvrières à l'état de réplétion (vues dorsalement et latéralement).

cheurs qui l'ont suivi ont confirmé ses observations. Les membres de la colonie se nourrissent l'un l'autre avec de la salive, des aliments partiellement digérés et régurgités (stomodéaux),

et des excréments ou scybalum (aliments proctodéaux). Cette singulière coprophagie a pour résultat l'infection mutuelle des ouvrières par les Protozoaires symbiotiques, qui digèrent le bois. Comme nous l'avons dit antérieurement, HOLMGREN (1909) a montré que toutes les castes de termites, mais surtout les reines, ont de volumineux tissus à exsudats, formés par les couches périphériques des masses graisseuses abdominales. Les trophocytes de ces couches ne contiennent pas de graisse, mais de nombreux granules minuscules qui sont rejetés dans le sang et se convertissent en un exsudat qui traverse les nombreux poils très fins, ou lacunes, de la cuticule chitineuse, jusqu'à la surface, où ils sont léchés par les membres de la colonie. L'étendue de ces tissus à exsudats diffère considérablement, non seulement dans les diverses castes, mais aussi aux divers degrés de leur développement, et nous avons vu dans la leçon précédente que, d'après HOLMGREN, la différenciation des castes suit l'absorption ou la non-absorption d'exsudats. ESCHERICH (1911) a donné un récit encore plus vivant, pour ne pas dire plus imagé, de la voracité des termites. Chez les *Termes redemanni* de Ceylan, les ouvrières sont si avides des exsudats de leur grosse reine physogastrique, qu'elles vont jusqu'à déchirer de petits lambeaux de sa cuticule, afin d'atteindre plus aisément le liquide. ESCHERICH observa que les reines âgées ont parfois leur abdomen blanc tacheté de petites cicatrices brunes, provenant des blessures que leur a ainsi infligées leur progéniture. Dans ce cas, le mode d'alimentation de la mère et des enfants est l'inverse de celui qui se pratique dans les colonies de fourmis à leur début, puisque les reines sont nourries avec des aliments régurgités par les ouvrières et nourrissent ces dernières avec leurs exsudats; mais il en est très probablement de même dans les colonies de fourmis développées, quand les ouvrières sont venues à maturité et que la reine ne nourrit pas plus longtemps sa couvée.

Il est plus difficile de mettre en évidence la trophallaxis chez les abeilles sociales, mais le cas n'est peut-être pas aussi désespéré que je l'avais supposé (1918 a). Les abeilles ouvrières adultes nourrissent la reine et se nourrissent entre elles du miel régurgité (von FRISCH, 1921), mais on ne paraît pas avoir jamais observé si c'est là une pratique constante chez les Bombinés et les Méliponinés. LINEBURG (1924) a fait une étude attentive de la larve de l'abeille domestique, dans le but de s'assurer s'il existe dans ce cas une alimentation réciproque, comme chez les guêpes et les fourmis. « L'alimentation réciproque, dit-il, n'a jamais été observée chez la mouche à miel, mais comme la

nourriture donnée aux larves âgées n'est pas d'un caractère complexe et n'exige sans doute pas beaucoup de travail, de la part des nourrices, pour son élaboration, il est difficile d'expliquer le temps considérable que passent les nourrices dans les cellules, en croyant simplement que tout ce temps est employé à donner aux larves leur nourriture. Comme on ne trouve jamais d'aliments en quantité appréciable sur le fond ou sur les côtés des cellules de larves âgées, on peut penser que, d'une façon générale, l'alimentation se fait directement par la bouche de la larve. En déterminant le poids des résidus de nourriture trouvés dans les cellules, on a constaté qu'il est très constant pour les divers âges. Si on a la hardiesse d'admettre l'existence de l'alimentation réciproque, celle-ci pourrait peut-être rendre compte du développement particulier de l'abeille ouvrière, de la régression de ses organes sexuels et de ses modifications morphologiques. » Ces remarques montrent que l'alimentation réciproque entre les ouvrières et les larves d'ouvrières, chez l'abeille domestique, n'est pas absolument improbable. Les œufs et les larves d'ouvrières possèdent certainement quelque puissance d'attraction, car les ouvrières leur rendent d'innombrables visites et passent dans les cellules un temps considérable. « En prenant la moyenne des résultats trouvés pour des œufs et des larves de tous âges, on a vu que cette moyenne s'élève à plus de 1.300 visites en vingt-quatre heures. Le dernier jour avant la fermeture, les abeilles nourrices ne font pas moins de 2.855 visites à une seule cellule ; et ce jour-là, les ouvrières passent environ quatre heures trois quarts à l'intérieur de la cellule... Plus de 10.000 visites sont faites par chaque abeille adulte au cours des huit jours qui s'écoulent entre la ponte de l'œuf et l'occlusion de la cellule. »

Dans une leçon précédente, j'ai attiré votre attention sur la sécrétion de la cire chez les abeilles sociales et sur celle d'une substance analogue chez certaines espèces solitaires (*Tetralonia*, *Eucera*, etc.). La cire, qui est en majeure partie constituée par un palmitate de myricile, est véritablement un exsudat lipoïdique lié aux graisses (MATHEWS, 1921). Sa production serait peut-être le résultat de la grande absorption de sucre par les abeilles, puisque des exsudats semblables sont produits par les

Coccides, les Aphides, les Fulgorides, etc. qui vivent de la sève des plantes ; ils ingèrent tant de sucre qu'ils en éliminent eux-mêmes en grande quantité dans leurs excréments. Ce qui est assez curieux, c'est que beaucoup de larves de Coccinellidés (par exemple *Brachyacantha*), qui mangent exclusivement ces Homoptères, produisent aussi en abondance des exsudats cireux (WHEELER, 1911b). Suivant FRIESE (1923), les exsudats graisseux des abeilles solitaires « représentent de toute évidence une énergie en excès dérivant des aliments et qui distend le corps de la larve, sous forme du corps adipeux blanchâtre, avant la nymphose. Cette énergie chimique emmagasinée qui est utilisée dans les trophocytes pour conserver la vie de la nymphe et, pendant quelques années, celle de l'imago, n'est en général pas entièrement consommée mais produit les exsudats graisseux déjà signalés chez les abeilles solitaires tuées depuis peu de temps. Ces exsudats ressemblent aux « matelas d'une substance analogue à la graisse ou à la cire » que l'on trouve entre les quatre segments médians, sur la face dorsale de l'abdomen de l'abeille à longue corne, *Tetralonia ruficollis* » (1).

Bien qu'actuellement la cire soit employée exclusivement pour la construction des alvéoles dans lesquels les

(1) En connexion avec le fait que, seules, les jeunes mouches à miel secrètent la cire, FRIESE remarque : « Nous voyons donc qu'on a ajouté une faible attention au lien organique existant entre les masses graisseuses de la larve et la production de cire de l'abeille adulte. Je suis d'avis que la sécrétion de cire dépend entièrement de la quantité d'énergie fournie, par les graisses de la larve. En se plaçant à ce point de vue, on peut aisément expliquer les conditions dans lesquelles se trouvent les abeilles âgées, en ce qui concerne la production de cire, comme aussi l'origine phylogénétique des écailles et des glandes à cire. »

larves sont élevées et les aliments emmagasinés, on peut se demander si elle n'était pas utilisée, dans une certaine mesure, pour la nourriture des larves chez les ancêtres immédiats des Bombinés, Méliponinés et Apinés. Deux des anciens, et au moins l'un des modernes observateurs des bourdons (SWAMMERDAM 1737, RÉAUMUR 1742 et HAERTER, 1890), ont en effet affirmé que la « pâte de pollen », ou mélange de pollen et de cire, dans laquelle la reine des *Bombus* pond ses œufs, est dévorée par les larves. Cependant, la plupart des chercheurs récents ont été incapables de confirmer cette observation. Comme la larve de la mite des ruches, bien connue, (*Galleria mellonella*) peut digérer la cire, bien qu'elle ne puisse achever son développement sans l'addition d'autres substances (DÖNHOFF 1882, et SIEBER et METALNIKOW 1904, BIEDERMANN 1911), il n'est pas invraisemblable que les larves de bourdons soient capables de produire quelque ferment apte à rendre assimilable la cire. Ce serait de la spéculation pure de supposer que les ancêtres des trois groupes les plus élevés d'abeilles sociales auraient nourri leurs larves avec des exsudats graisseux, mais nos connaissances sur les habitudes cachées de ces insectes sont si rudimentaires, qu'il n'est pas mauvais d'attirer l'attention sur cette possibilité.

*
* *

Etant donnée la grande place que tient, chez les divers insectes sociaux, la trophallaxis, ou échange de nourriture, le principe est suffisamment élastique pour couvrir un nombre de phénomènes beaucoup plus grand encore, si nous l'étendons, des substances qui sont socia-

lement excitatrices par les récepteurs gustatifs, à celles qui affectent les autres sens chimiques, l'olfaction en particulier. A première vue, ceci paraît improbable, sinon absurde, mais je crois que les remarques suivantes indiquent qu'il y a de nombreuses raisons de concevoir le goût et l'odorat, chez les insectes, d'une façon très différente de celle qui est communément retenue, pour ces sens, par la physiologie de l'homme et des mammifères. Chez les mammifères, les récepteurs gustatifs et olfactifs sont nettement séparés dans leur structure et dans leur position, bien que nous sachions parfaitement que l'olfaction intervient très fortement dans ce que nous appelons les sensations du goût et on sait que, chez certains poissons, les papilles gustatives sont dispersées sur la surface du corps (1).

Dans les deux genres de récepteurs, les terminaisons nerveuses sont affectées par les substances chimiques se dissolvant dans la couche liquide ou muqueuse qui les recouvre. On a l'habitude d'appliquer aux insectes notre

(1) Parmi les poissons, HERRICK (1903) a relevé plus de 35 espèces, chez lesquelles des papilles gustatives ont été trouvées à la surface externe de l'animal aussi bien qu'à l'intérieur de la bouche. Le poisson-chat, *Amiurus*, est remarquable à cet égard, en ce que la totalité de la surface externe y est munie de tels organes, qui sont abondants en particulier sur les barbillons. Lorsqu'une parcelle de viande est mise en contact avec les barbillons d'un de ces poissons, l'animal cherche aussitôt à s'emparer du morceau et l'avalier. Il en est de même quand l'aliment est mis en contact avec le flanc du poisson (PARKER, 1922). HERRICK a démontré que les réactions produites lorsqu'on laisse écouler d'une pipette du jus de viande contre le flanc du poisson, sont dues au sens du goût et non au toucher, et PARKER (1912) a montré qu'après lésion du septième nerf crânien qui innerve les papilles gustatives dans le flanc de l'*Amiurus*, les réponses aux excitations gustatives cessent vite de se produire.

notion des récepteurs olfactifs et gustatifs distincts ; pourtant, même chez les Vertébrés, le goût n'est pas un sens chimique unitaire et, chez les insectes, on ne peut le distinguer de l'odorat par la structure des organes de ces sens.

Nous avons tout simplement pris l'habitude de considérer les chémorécepteurs (*sensillæ*) comme gustatifs dans la région buccale et comme olfactifs sur les antennes. Mais MINNICH (1921, 1922 *a*, 1922 *b*, 1924) a récemment prouvé, par des expériences conduites avec le plus grand soin, que les papillons goûtent avec leurs pattes (avec les quatre portions terminales, tarsales et distales, des articulations du basitarse des seconde et troisième paire de pattes). Cette forme de réception des sensations est probablement très fréquente chez les insectes. Il est de même inutile de distinguer des récepteurs à distance pour l'olfaction et des récepteurs par contact pour le goût, car les insectes utilisent leurs antennes d'une façon et de l'autre, comme pour les sensations tactiles.

L'étude des chémorécepteurs des insectes est troublante et déconcertante, à cause de la diversité des appareils sensoriels et de leur large distribution sur le corps. Et la confusion s'accroît du fait des divergences d'opinion, à l'égard de leur structure, qui parcourt tous les degrés depuis les *sensillæ*, qui peuvent être ou tactiles ou olfactives, en passant par des *sensillæ* très diverses qui sont probablement olfactives et gustatives, jusqu'aux *sensillæ* de Hicks, qui ont été interprétées de façon variable, comme des organes sensoriels pour la pression, la température, l'humidité ou les vibrations. Tandis que beaucoup d'auteurs croient que les organes sensoriels olfactifs sont localisés exclusivement ou en grande partie dans les antennes, MAC INDOO (1914 *a*, 1914 *b*, 1914 *c*, 1915, 1916, 1917, 1918, 1920) pense, pour quelque raison inconnue, que les organes olfactifs sont répartis sur presque toutes les régions du corps, sauf les antennes, et il croit avoir fourni la preuve expérimentale indéniable de cette assertion. BERLESE (1909),

dans un travail remarquablement clair sur les organes de l'olfaction, a décrit ceux-ci comme contenant toujours des éléments glandulaires en plus des cellules sensorielles. Il rappelle les anciens mémoires d'ERICHSON (1847) et de SAULCY (1891), qui trouvèrent sur les antennes des insectes une mince couche de liquide. Suivant BERLESE, cette pellicule est la sécrétion des éléments glandulaires et forme avec la substance olfactive une solution qui agit sur les terminaisons des cellules sensorielles. Il est, en effet, difficile de concevoir comment l'olfaction peut se produire sans un tel solvant. HOCHREUTER (1912), DEGENER (1912), DEMOLL (1917), MAC INDOO, etc, interprètent les éléments glandulaires de BERLESE comme des cellules sensorielles et ne disent rien ou presque rien au sujet d'un liquide olfactif ou de son origine. A certains égards, les études physiologiques sont plus satisfaisantes que les morphologiques et permettent presque sûrement de croire que les chémorécepteurs sont largement distribués sur les antennes, la région buccale et peut-être d'autres portions des téguments et que les réactions aux substances chimiques, soit à distance, soit par contact, sont de beaucoup les plus importantes réactions sensorielles des insectes. Ceci est vrai surtout pour les espèces sociales, et de nombreux chercheurs ont montré que beaucoup de leurs actes sont déterminés par de telles réactions. Chez les fourmis, les abeilles et les termites, des odeurs d'individu, de caste, de colonie, d'espèce et de nid ont pu être distinguées expérimentalement, par FOREL (1910 a), BETHE (1898), BRUN (1917), WASMANN (1909 a, Miss FIELDE (1904, 1905) et autres. L'odeur de la couvée des fourmis, surtout des nymphes et des cocons, est nettement perceptible, même pour le grossier odorat humain. Beaucoup de fourmis adultes ont une odeur intense, souvent très différente de celle de l'acide formique ; ainsi par exemple, *Acanthomyops*, *Crematogaster*, *Eciton*, *Megaponera*, beaucoup de *Pheidole*, *Tapiroma*, *Atta*, etc. Il en est de même aussi pour les abeilles et les termites. Les violentes odeurs des Méliponinés sont souvent très agréables ; certains *Trigona* néotropicaux sentent la noix de coco, d'autres le citron, d'autres la rose, etc. Le siège de l'odeur, chez l'abeille domestique, paraît avoir bien été localisé dans la glande de Nasonoff [SLADEN (1902), von FRISCH (1923)], entre les cinquième et sixième segments abdominaux. Chez les fourmis, l'odeur provient peut-être des glandes épinoles spéciales, décrites par JANET (1898 a, 1898 b), qui existent dans toutes les castes et qui sont admirablement construites pour produire, conduire à l'extérieur et volatiliser les sécrétions

odoriférantes. D'autres glandes comme les glandes à poison ou les glandes à acide formique des Formicinés et les glandes anales des Dolichodérinés (*Tapinoma*, *Azteca*, etc.) produisent des sécrétions à odeur très forte, et, d'après FOREL, il en serait de même pour certaines glandes de la tête. On sait depuis longtemps que les substances odoriférantes sont aisément absorbées et retenues par les graisses. Toute ménagère est accoutumée à cette propriété du beurre, et, dès les temps les plus anciens, des onguents ont été utilisés comme véhicules pour des parfums. On emploie encore les graisses et les paraffines dans « l'enfleurage », procédé d'extraction des parfums de fleurs. Evidemment, l'enduit lipoïdique des surfaces des fourmis, larves, nymphes ou adultes, et le revêtement pileux si dense des abeilles retient aisément les odeurs de l'individu et celles qui lui viennent du dehors, ou du nid, et retardent leur diffusion.

Les sécrétions glandulaires des insectes sociaux sont certainement émises en plus grand volume sous l'influence d'une excitation ; mais les odeurs permanentes des individus, des castes, des colonies ou des nids étant des moyens importants de reconnaissance et de communication, il n'y a aucune raison pour ne pas considérer les odeurs, aussi bien que les stimuli gustatifs, comme trophallactiques. Dans un livre très intéressant, von FRISCH (1921) a montré récemment que les abeilles domestiques emploient vraiment pour communiquer les odeurs adventices du nectar et du pollen adhérent à leur corps. Quand les abeilles chargées de nectar retournent à la ruche, elles se livrent à une danse particulière (« *Rundtanz* »), qui attire l'attention des ouvrières inactives et il en est de même pour les abeilles revenant chargées de pollen. Ces dernières exécutent une danse différente (« *Schwänzeltanz* »). D'après les deux cas, les individus inactifs sont informés de l'espèce des fleurs qui ont fourni le nectar et le pollen en abondance, et sont stimulés à prendre leur vol à leur recherche. Les abeilles déposent aussi parmi les fleurs les odeurs de la glande de Nasonoff, et les individus qui font la récolte peuvent ainsi plus aisément diriger leur vol. Feu M. F. W. L. SLADEN, une autorité célèbre en matière de Bombinés, me fit voir un jour au Canada, comment les mâles de certains de nos bourdons découvrent les femelles vierges. Ces dernières volent dans les creux des racines de grands arbres et y déposent une odeur particulière, nettement perceptible même par l'odorat humain ; cette odeur est si lourde et diffuse si lentement que les mâles peuvent la suivre d'arbre en arbre et atteignent ainsi leurs

épouses. Le même fait s'observe aussi chez les mâles et les femelles des abeilles solitaires, sauf que les odeurs sont déposées sur les fleurs ou le feuillage, non dans les cavités des troncs d'arbre. Tous ceux qui ont chassé des femelles d'*Andrena* sont familiers avec leurs odeurs violentes, qui semblent émaner des grosses glandes des foveæ faciales, dont j'ai parlé dans une leçon précédente.

Il est peut-être exact que, dans mon mémoire de 1918, j'ai négligé d'insister suffisamment sur le rôle de l'olfaction dans les rapports réciproques des insectes sociaux. Il semblerait pourtant, d'après l'exposé précédent, que c'est une question purement scolastique que celle de savoir si une fourmi ou une abeille goûte ou sent avec ses antennes, sa nourriture, une larve, une nymphe, ou une autre fourmi ou abeille ; cette question n'a, en tous cas, qu'une signification physiologique bien faible. Puisque les termes de « goût » et d' « odorat » sont entachés d'anthropomorphisme, et que, dans les deux cas, les stimuli sont chimiques, pourquoi n'emploierait-on pas plutôt le mot de « chémoréception » ? Et puisque, en outre, les stimuli alimentaires sont nécessairement chimiques, je ne vois pas de raison de changer le terme de « trophallaxis », parce que beaucoup des actes des insectes sociaux sont, comme nous avons dit, « olfactifs ». Le fait que certains de ces actes soient dépendants de stimuli autres qu'alimentaires, n'est pas non plus un argument valable contre la trophallaxis, car je n'ai jamais affirmé que cette trophallaxis comprit toutes les activités sociales. Je crois néanmoins qu'elle constitue la caractéristique essentielle du milieu social. Si nous comparons la distribution de la nourriture dans la colonie regardée comme un super-organisme avec le courant circulatoire (« milieu intérieur ») d'un insecte ou d'un vertébré, la

trophallaxis, qui est l'échange réciproque de nourriture entre les individus de la colonie, peut être comparée aux échanges chimiques entre les éléments des tissus et le sang, ou entre les diverses cellules elles-mêmes. Ce processus comprend nécessairement, non seulement le transport et la distribution des matériaux nutritifs, mais aussi la transmission des stimuli, ou excitations, au sein des éléments vivants. Et, attendu que les divers organismes étrangers qui sont établis dans les nids des insectes sociaux font, dans la plupart des cas, partie intégrante de la colonie, tout comme certains de nos animaux domestiques forment partie intégrante des sociétés humaines, les commensaux et les parasites des insectes sociaux doivent aussi être compris dans le circuit trophallactique. (1).

Dans les deux chapitres suivants, j'exposerai les faits et les arguments qui confirment cette opinion.

(1) Cf. De GRANGE (1923): « Les phénomènes sociologiques ne sont jamais exclusivement humains. Les animaux inférieurs furent fréquemment une partie intégrante du groupe primitif. Le chien, par exemple, ne fut en aucun sens un concurrent sauvage, subjugué par la ruse et par la force, ni un simple objet de luxe, mais un véritable allié, un *socius*. »

CHAPITRE IX

EVOLUTION DES ASSOCIES ET DES PARASITES DES INSECTES SOCIAUX

SOMMAIRE

Catégories diverses : Sphécophiles, Mélittophiles, Myrmécophiles, Termitophiles. — Exemples de *synæcètes* et de *synchithres*. — Associés vrais ou *symphiles*. — Parasites. — Termitophiles. — Parallélisme de l'évolution des associés des fourmis et des termites (*physogastrie*, etc...). — Critique des interprétations de WASMANN.

Les Insectes sociaux ayant réussi à se créer à eux-mêmes un milieu particulier, se sont trouvés exposés à l'invasion d'une armée d'associés et de parasites pleins d'avidité, qu'il est de notre devoir d'étudier maintenant. Presque tous ces intrus sont des Arthropodes, la grande majorité sont des Hexapodes appartenant aux ordres et aux familles les plus diverses. Nous comprenons sans peine que des espèces étrangères viennent en si grand nombre s'installer dans les nids, ou dans les champs trophoporiqnes qui les entourent, car le milieu spécial des insectes sociaux leur offre bien des attractions et des conditions très favorables. En premier lieu, les galeries et les chambres de leurs nids fournissent des retraites très commodes ; en outre, elles sont à une température un peu plus élevée que l'extérieur, surtout par temps froid,

du fait de l'entassement de leur population. En second lieu, les ouvrières de rebut, affaiblies et mourantes, ou même les bien portantes, représentent une abondante provision de nourriture, et, plus encore, les larves et les nymphes, inertes et sans défense. Et troisièmement, comme les insectes sociaux ont une tendance plus ou moins prononcée à combattre les ennemis de toutes sortes qui les attaquent, cette protection s'étendra aussi à tous les petits organismes qui pourront éviter l'hostilité des propriétaires du nid. Les inconvénients sont moins frappants ; ils existent néanmoins, car les ouvrières, même dans un nid donné, présentent souvent des variations considérables dans leur tolérance vis-à-vis des intrus. Et, même si la plupart des ouvrières d'une colonie consentent à tolérer ou à adopter un insecte étranger, celui-ci peut être éventuellement chassé ou détruit, pour peu qu'il y ait quelques rares ouvrières s'obstinant dans leur hostilité et leur intolérance, car, tôt ou tard, elles arriveront au contact de l'intrus. Ainsi, la tolérance unanime ou l'adoption, de la part de la colonie, doit être assurée pour chaque insecte, s'il survient un associé régulier, et c'est beaucoup plus difficile qu'on pourrait le supposer. Il est donc surprenant de trouver un si grand nombre de satellites dans les nids des divers groupes d'insectes sociaux sans exception. Nous établirons une division naturelle parmi ces intrus, en les séparant en deux groupes, comprenant, le premier d'autres insectes sociaux (parasites sociaux), et le second, des espèces non sociales, solitaires, sporadiques. Je parlerai aujourd'hui de ces dernières, renvoyant à la prochaine leçon l'étude des divers parasites sociaux.

L'attraction exercée sur les insectes étrangers par les

colonies des espèces sociales est intéressante aussi à certains points de vue sur lesquels CUÉNOT (1911) a attiré l'attention. Cet auteur pensait que les aires inhabitées, les « places vides » comme il les appelait, ont tendance à attirer les éléments de la faune plus fortement que les aires déjà pourvues d'êtres vivants. Mais RABAUD (1911, 1917, 1922 a) et PICARD (1919) ont montré, au contraire, que plus une aire est peuplée, plus elle tend à attirer de nouvelles espèces, tandis que les « places vides » n'exercent nullement une telle attraction, et souvent restent complètement désertes pendant des périodes indéfinies. Les nids des insectes sociaux, bien qu'étant au nombre des aires les plus fortement peuplées dans la nature, tendent néanmoins, de façon constante, à attirer et à retenir des habitants étrangers supplémentaires provenant du milieu externe général ; ils peuvent donc être considérés comme une démonstration frappante de l'exactitude des opinions de RABAUD et PICARD.

Il n'est nullement facile de classer les Arthropodes qui envahissent le milieu social. Le mode de groupement général le plus commode serait peut-être la division en Sphécophiles, Mélittophiles, Myrmécophiles et Termitophiles, suivant qu'ils sont associés aux guêpes, aux abeilles, aux fourmis et aux termites. Nous pourrions aussi les classer suivant le type des rapports qu'ils entretiennent avec leurs hôtes. WASMANN, après des années de recherches laborieuses, a adopté les cinq catégories suivantes :

1° *Synechthres*, ou prédateurs ; c'est-à-dire espèces qui font leur proie des insectes sociaux ou de leur couvée, et ne sont pas, en général, tolérés, mais persécutés.

2° *Synœcètes* ou commensaux et nettoyeurs, qui sont, ou

ignorés, ou indifféremment tolérés. Evidemment ils sont ou inodores, ou porteurs d'odeurs neutres, qui n'éveillent pas la curiosité ou l'animosité de leurs hôtes.

3° *Trophobiontes*, ou insectes tels que les Aphides, les Coccides, les Membracides, etc., qui excrètent de la miellée, et les larves de certains Lépidoptères (Lycænidés), qui produisent des sécrétions sucrées ; ils sont, de ce fait, recherchés ou même nourris par leurs hôtes. Ces trophobiontes vivent le plus souvent en dehors des nids, dans le champ trophoporique, mais ils peuvent éventuellement se trouver dans les nids (sur les racines des plantes, à la surface inférieure des pierres, etc.).

4° *Symphiles*, ou associés vrais, qui entretiennent avec leurs hôtes les relations les plus intimes et les plus amicales, et présentent des adaptations structurales spéciales (trichomes, exsudatoires, etc.) à leur mode particulier d'existence.

5° *Parasites (sensu strictiore)*, qui vivent sur ou dans l'insecte social pris individuellement, et peuvent donc être classés en externes ou internes.

D'une façon générale, les groupes de WASMANN représentent des catégories suivant lesquelles l'intimité va croissant entre l'intrus et l'hôte. Les symphiles et les parasites sont évidemment des synechthres ou des synœcètes évolués, et, tout au moins pour les Hexapodes, les parasites sont le plus souvent des parasitoïdes, au sens qui a été donné à ce terme dans l'une des premières leçons. Bien que la classification de WASMANN soit la meilleure qui ait été établie jusqu'aujourd'hui, il est difficile de la regarder comme satisfaisante ou définitive. Non seulement certaines formes possèdent successivement les habitudes distinctives de différentes catégories à leurs stades larvaire et adulte, mais quelques-unes combinent les habitudes de plusieurs catégories, à un stade unique de leur existence. D'autres encore se comportent de façon si aberrante qu'il est difficile de les situer dans l'une des

catégories de WASMANN. L'une au moins de ces catégories, celle des symphiles, n'existe que chez les myrmécophiles et les termitophiles, et, bien que les guêpes et les abeilles absorbent la miellée des Aphides et des Coccides, il est très rare qu'elles sollicitent directement cette sécrétion (1).

Ainsi donc, les sphécophiles et les mélittophiles sont tous des prédateurs ou des parasitoïdes qui attaquent la couvée, soit des nettoyeurs (syncœcètes) qui dévorent les matériaux du nid ou les détritrus. Il n'est pas douteux que les plus intéressants, et de beaucoup les plus nombreux des intrus, sont ceux qui vivent avec les fourmis et les termites. Malheureusement, personne n'a encore cherché à faire, des sphécophiles et des mélittophiles, une étude d'ensemble ; mais on en sait suffisamment à leur sujet pour être sûr que serait amplement récompensé de ses efforts, tout jeune investigateur qui les soumettrait à une étude aussi patiente que celle à laquelle WASMANN, DONISTHORPE, SILVESTRI, MANN, REICHENSBERGER et autres, se sont livrés sur les termitophiles et les myrmécophiles.

Comme j'accorderai une très grande attention, dans cette leçon, aux myrmécophiles et aux termitophiles, mon étude des sphécophiles et de mélittophiles sera très brève.

*
* *

Les sphécophiles appartiennent à plusieurs ordres ; l'un des plus curieux, celui des Strepsiptères, comprend des parasites internes des Vespides, solitaires aussi bien que sociaux. Dans

(1) BELT (1874) a décrit une guêpe du Nicaragua qui recherche les pucerons et sollicite leur miellée, de la même façon que les fourmis.

l'Amérique du Nord, les espèces solitaires d'*Odynerus*, d'*Eumenes* et de *Zethus* sont occasionnellement styloplisées par un genre spécial, qui est actuellement étudié par un de mes élèves, M. George SALT. Les espèces de *Xenos*, en Europe comme dans l'Amérique du Nord, sont particulières aux guêpes sociales du genre *Polistes*. Il arrive que près de 25 % des guêpes d'une localité donnée soient infestées par ce Strepsiptère (voir WHEELER, 1910). Suivant ROUBAUD (1924), les guêpes sociales d'Afrique du genre *Belonogaster* ne sont que très rarement styloplisées, évidemment par quelque genre spécial de Strepsiptère. D'autres sphécophiles intéressants, voisins des Strepsiptères, appartiennent à une famille de Coléoptères, les Rhipiphoridés, dont CHABAUT (1891) a décrit une espèce, *Emenadia flabellata*, qui se nourrissait, au stade larvaire, de la couvée d'*Odynerus simulator*; et CHAPMAN (1870), MURRAY (1870) et d'autres ont décrit le développement, à peu près identique, de *Metæcus paradoxus*, dans les nids de *Vespa*. Il y a aussi plusieurs Hyménoptères sphécophiles. J'ai indiqué, dans ma deuxième leçon, le parasitisme des Trigonaliides sur les larves de diverses guêpes, et, récemment, BEQUAERT a découvert un intéressant Chalcidide, *Polistomorpha*, dans les nids de certaines Epinoninés de l'Honduras. Ed. ANDRÉ, qui, dès 1881, a publié une appréciable revue des sphécophiles européens, mentionne un Ichneumonide, *Typhon vesparum*, comme parasite fréquent de *Vespa germanica* et *vulgaris*, et plusieurs autres espèces (*Crypturus argiolus*, *Mesostenus gladiator* et *Ephialtes extensor*) comme parasitant les larves de *Polistes*. *Mutilla brutia* et *littoralis* envahissent aussi les nids de cette dernière guêpe. BRAUER (1869) signale un Névroptère, *Trichoseelia*, allié aux *Mantispa*, comme se développant dans les nids d'une espèce de *Polybia* sud-américaine qui fabrique du miel. Les larves d'un petit Tinéide, *Melissoblaptus anellus*, sont connues pour détruire les matériaux des nids de *Vespa*. Parmi les Diptères, il y a au moins trois groupes remarquables de Sphécophiles, à savoir : diverses espèces de *Volucella* (*zonaria*, *inanis*, etc.), dont certaines ont été parfaitement étudiées, il y a longtemps, par KUNCKEL d'HERCULAI (1869, 1870, 1875-81, 1895); certaines espèces de Conopidés, et certaines espèces d'un genre de Tachinidés, *Anacamptomyia*. ROUBAUD (1924) a publié un beau et suggestif mémoire sur ce dernier genre, qui comprend des parasites internes de larves de *Belonogaster*. Divers auteurs ont attiré l'attention sur les nombreux Coléoptères, qui sont, soit prédateurs, comme un Staphylinide, *Quedius dilatatus*, dans les nids de guêpes européennes et *Triacrus superbus*, dans les nids

de *Polybia vicina*, au Brésil (WASMANN, 1904), soit simplement nettoyeurs, vivant des détritius du nid (petites espèces de Staphylinidés, Cryptophagidés, Dermestidés, Phoridés, etc.). Les larves d'un Syrphide, *Microdon*, bien qu'étant le plus souvent associées avec les fourmis, ont été trouvées également dans les nids de *Veepa*.

Tout aussi multiformes sont les mélittophiles, qui sont associées avec tous les groupes d'abeilles sociales, sauf peut-être les espèces d'*Allodape* de l'Afrique du Sud. Les Halictinés, qui, nous l'avons vu, font leurs nids en groupes, sont infestés par de nombreux parasites et nettoyeurs (mouches, Coléoptères, Mutillidés, etc.) comme l'ont montré MELANDER et BRUES (1903), dans le cas de l'espèce nord-américaine, *Halictus pruinosus*. On sait depuis longtemps que les Bombinés sont parasités par des Mutillidés, des Conopidés, des Tachinidés, des Méloïdés, et par un ver nématode particulier, *Sphærulearia bombi*, qui a été étudié par RÉAUMUR (1742), DUFOUR (1837), von SIEBOLD (1836); LUBBOCK (1861), SCHNEIDER (1883, 1885), LEUCKART (1886) et DIMMOCK (1886). Leurs cellules à cire sont dévorées par des larves de phalènes, *Aphomia colonella* en Europe et *Nephropteryx edmondsi* dans l'Amérique du Nord (PACKARD, 1865), tandis que les débris du nid sont mangés par des larves de Coléoptères du genre *Antherophagus*, qui, au stade adulte, visitent les fleurs et qui se fixent d'eux-mêmes aux pattes et aux antennes des abeilles et sont ainsi transportées à l'intérieur du nid (voir WHEELER (1919c). Le genre *Volucella* fournit une série remarquable de parasites des couvées de bourdons, ces parasites étant souvent colorés comme leurs hôtes. Ils sont communs en Europe, mais on n'a encore rien publié sur les habitudes de nos espèces américaines. GABRITCHEVSKY (1924) a donné récemment un intéressant mémoire sur la génétique et le mimétisme chez *V. bombylans*, *hæmorrhoidalis*, *flava*, *plumata* et *caucasica*. Il a trouvé que ces cinq formes sont simplement des variétés d'une espèce unique, car elles s'hybrident aisément et produisent des descendants suivant les proportions mendéliennes. WASMANN (1904) a signalé un Staphylinide chasseur, *Belonuchus mordens*, et quatre espèces d'un genre de Silphides, *Scotocryptus*, trouvés par GOELDI dans les nids de quelques espèces de *Melipona* du Brésil, et un Silvanide, *Nausibius clavicornis*, qui, avec sa larve, vivait dans un nid de *Trigona ruficornis*. On connaît depuis longtemps un grand nombre d'insectes infestant les mouches à miel (voir ASSMUS 1865). Les plus célèbres sont la mite des ruches, si répandue, *Galleria mellonella* (PHILLIPS, 1907), qui détruit les rayons; un Cléride, *Tri-*

chobius apiarus, et certaines espèces de *Meloe*, qui, en Europe, s'emparent de la couvée ; un Diptère aberrant, aptère, de très petite taille, *Braula cœca*, le « pou d'abeille », qui est un ectoparasite de l'abeille et *Mermis albicans*, qui en est un entoparasite. Evidemment, les bactéries, les moisissures et les microsporidies, auxquelles sont dûes diverses maladies des abeilles, doivent aussi être comprises dans les parasites des Apinés (voir WHITE 1906).

*
* *

Le nombre des Myrmécophiles paraît être très élevé. 2.000 espèces au moins ont été décrites à l'heure actuelle, et un examen attentif des colonies de fourmis, surtout des tropiques, révèle sans arrêt l'existence de nouvelles formes remarquables. Bien que le plus grand nombre de ces espèces soient fournies par l'ordre des Coléoptères, presque tous les ordres d'insectes, et quelques-uns de ceux des autres classes d'Arthropodes sont représentés. Les mœurs de ces organismes sont si extraordinaires qu'il faudrait des volumes entiers pour les décrire convenablement. Je ne peux exposer ici que quelques exemples choisis pour montrer la diversité des relations qu'ils entretiennent avec leurs hôtes.

Les *synechthres*, ou intrus persécutés, sont principalement des Staphylinidés, qui se cachent dans les galeries les moins fréquentées des nids, évitant autant que possible le contact des fourmis, et s'emparant des couvées ou des adultes débilites. Comme cette catégorie ne présente pas un intérêt extraordinaire, je citerai seulement un exemple, celui d'un Coléoptère assez commun dans les nids de notre *Formica exsectoides*, de l'Amérique du Nord, *Megastilicus formicarius*, qui ressemble à son hôte par la coloration et par la forme. Si on l'enferme

avec des fourmis dans un nid artificiel, il est invariablement tué en l'espace de quelques heures, mais, dans les nids naturels, il évite adroitement son hôte, de la même façon que les espèces européennes de *Myrmedonia* : lorsqu'une fourmi essaie de s'en saisir, il relève la pointe flexible de son abdomen, et émet un liquide blanchâtre, qui oblige la fourmi à reculer, comme si un flacon d'ammoniaque avait été subitement débouché à sa face ; cette manœuvre donne naturellement au Coléoptère le temps de s'échapper.

Une grande proportion de myrmécophiles sont *synœcètes*, ou tolérés, mais il se comportent de façon si diverses, qu'ils défient toute classification, et, dans certains cas, ils passent même au groupe des symphiles. Beaucoup appartiennent à un groupe que j'ai appelé *synœcètes neutres*, parce qu'ils vivent sans que les fourmis les remarquent, sur les décheffs ou les matériaux du nid.

Des exemples typiques sont : un petit Podure panmyrmécophile, blanc, du genre *Cyphodeira*, un Isopode européen, blanc de neige, à mouvements très lents, *Platyarthus hoffmannseggi*, beaucoup de petits Coléoptères, des Acariens, des larves de *Phoridés*, de Lépidoptères et de Diptères, et la curieuse larve de *Microdon*. L'aliment de ces dernières fut pendant longtemps ignoré, jusqu'à ce que DONISTHORPE (1912, 1921) montra qu'il consiste en petites pilules (« boulettes de nettoyage ») rejetées par les fourmis de leurs poches infrabucales. Plus récemment, BORGMEIER (1923) a trouvé que les larves d'une espèce brésilienne dévorent réellement les larves de son hôte, la fourmi de feu, *Solenopsis scævissima*. Le phalène *Nurthia aurivillei*, que KEMNER (1923) a décrit comme vivant dans les parois soyeuses des nids de *Polyrhachis bicolor*, à Java, et qu'il regarde comme représentant un type nouveau de myrmécophiles, « hyphænosymphiles », est nettement un *synœcète*, comme tant d'autres Tinéides (1).

(1) Je ne m'explique pas pourquoi KEMNER regarde cet insecte comme une sorte de symphile. Comme je n'ai jamais af-

Parmi les syncécètes, on doit placer aussi un grand nombre de Staphylinidés et d'Histéridés, associés aux Dorylinés, *Ecton*, dans les tropiques du Nouveau Continent et *Dorylus* dans les tropiques de l'Ancien. (WASMANN, 1910a, 1915a, etc.). Ces Coléoptères s'emparent probablement de portions de la proie recueillie par leurs hôtes et transportée dans leurs nids temporaires. WASMANN a supposé que certains Staphylinidés sont protégés contre leurs hôtes par leur forme qui rappelle celle des fourmis et le dessin particulier de leur tégument qui res-



Fig. 43. — *Atelura formicaria* happant une gouttelette nutritive régurgitée par une ouvrière de *Lasius mixtus* pour une autre ouvrière (d'après Ch. JANET).

semble étroitement à celui des Dorylinés ; d'autres le seraient par leur corps arrondi, convexe, et leurs surfaces dures et glissantes. Un autre groupe comprend les myrmécocleptiques, dont les meilleurs exemples sont fournis par les nombreuses espèces du genre de Thysanoures, *Atelura*, dont la distribution est mondiale. *Atelura formicaria* observé tout d'abord par

firmé que tous les insectes simplement tolérés dans les nids de fourmis entretiennent avec leurs hôtes des relations trophalactiques, il m'est impossible de découvrir quelque intérêt aux observations qu'il a publiées en 1918, au sujet de mes propres idées. Il paraît accepter l'interprétation erronée et préjudiciable que WASMANN a donnée de mon article, sans même avoir pris la peine de le lire attentivement.

JANET (1896), pourrait être considéré comme un synechthre, puisqu'il est quelquefois menacé par les fourmis, qui ne peuvent s'en emparer à cause de son tégument glissant et de son abdomen très effilé. Il se déplace avec circonspection parmi les fourmis (*Lasius mixtus*) et happe des gouttelettes de nourriture, pendant que les fourmis sont occupées à régurgiter entre elles. Un myrmécocleptique encore plus intéressant est la larve d'une petite Phoridé, *Metopina pachycondylæ*, que j'ai observée au Texas (1901a), dans les nids d'un Poneriné, *Pachycondyla montezumia*. Les larves de cette fourmi sont nourries par les ouvrières avec des fragments d'insectes placés sur la surface ventrale large et plate de leur abdomen ; et la larve



Fig. 44. — *Myrmecophila nebrascensis* (Orthoptère) grignotant sur le tibia d'un *Pogonomyrmex molefaciens*.

de *Metopina* qui encercle le cou de la larve de fourmi, comme un collier de la reine Elisabeth, tend sa tête en avant et prend sa part du festin. Quand les deux larves, celle de la fourmi et celle du commensal, sont entièrement développées, la première file un cocon à l'intérieur duquel la seconde forme sa puppe, au pôle postérieur. La fourmi adulte émerge en premier, laissant à l'extrémité antérieure du cocon une ouverture, à travers laquelle la mouche peut s'échapper.

Il existe enfin un groupe de synécètes qui passe la majeure partie du temps rongéant ou léchant la surface des fourmis adultes et tirant certainement quelque aliment des sécrétions ou exsudats qui recouvrent leurs corps. Les criquets presque

aveugles du genre *Myrmecophila* (WHEELER (1900b), WASMANN (1901b), SCHIMMER (1909, 1910)) et le Staphylinide *Oxysoma oberthuri* du Nord de l'Afrique appartiennent à ce groupe (ESCHERICH 1902); aussi les petites blattes subaptères du genre *Attaphila*, qui vivent dans les jardins de champignons des *Attini* rongeurs de feuilles. J'ai décrit en 1900 le type de ce genre, *Attaphila fungicola*; des nids d'*Atta texana* et j'ai récemment trouvé la même espèce, en Guyane anglaise, dans les jardins de champignons de *A. cephalotes* et dans ceux d'*Acromyrmex octospinosus*, dans l'Etat de Panama. A la même époque, d'autres espèces du même genre ont été trouvées dans l'Amérique du Sud avec d'autres *Attini*. SHELFORD (1906, 1907) a décrit une



Fig. 45. — *Oxysoma oberthuri* (staphylinidæ) sur *Myrmecocystus viaticus* (d'après ESCHERICH).

blatte voisine, *Sphecophila polybiarum*, vivant dans les nids d'un Epiponiné, *Polybia pygmæa*, dans la Guyane anglaise, et une seconde espèce, *S. termitium* des termitières de l'Afrique occidentale.

C'est ici le lieu d'étudier aussi quelques synœcètes et synechthres spéciaux, peu nombreux, qui ont été observés tout récemment et sont d'un très grand intérêt, soit parce qu'ils vivent entièrement hors des nids de fourmis; dans le champ trophoporique, soit parce qu'ils sont réellement importés de ce champ dans le nid par les fourmis; ils y ont alors un comportement tout à fait différent. Ce qui est remarquable, c'est qu'ils appartiennent aux ordres des Diptères, Lépidoptères et Hété-

roptères, ordres qui ne nous semblent guère capables d'acquiescer, avec les fourmis, des relations aussi spéciales.

1° On connaît certains Calliphorinés paléotropicaux appartenant aux genres *Bengalia* et *Ochromyia*, qui se postent près des files de fourmis émigrant ou cherchant leur nourriture, et qui se jettent sur leurs proies ou leurs couvées. Ces mouches diffèrent nettement des autres Calliphorinés par la structure de leur trompe, qui est rigide et chitinisée et munie d'une pointe à fortes dentelures, dirigée en avant. Ces mouches ont été étudiées en premier par NANGLE (1905) dans l'Inde et par E. E. GREEN, à Ceylan (1906, 1908) ; les observations de ces auteurs ont été ensuite confirmées par BEQUAERT (1922), qui a examiné les mêmes insectes au Congo (1).

(1) Les mouches observées par NANGLE et GREEN étaient *Bengalia obscuripennis* et elles chassaient les termites ailés volant à la nuit. « J.-W. YERBURY vit cette même espèce » essayant de transporter une grosse fourmi (d'une espèce de *Lobopelta*). » J.-W. THOMPSON fit l'observation suivante sur *B. jejuna* (Fabricius) de l'Inde : « J'ai, de tout temps, remarqué des spécimens de cette espèce sur le sol, ou sur une pierre ou une feuille, près d'un nid de fourmis. En les épiant, je les vis se jeter sur une fourmi transportant un œuf ou un larve, prendre cet œuf ou cette larve à la fourmi, la transporter à quelque distance et se mettre à la sucer. » *Bengalia latro* de Meijere, à Java, se poste au voisinage d'une colonne de *Pheidologeton diversus* (Jendon) ; quand une fourmi ouvrière s'avance portant sa proie, la mouche se jette au milieu de la colonne en marche, prend vivement la proie au porteur et retourne à son perchoir où elle dévore à loisir sa capture (JACOBSON, 1910, DE MEIJERE, 1910). Plus tard, G.-R. DUTT, dans son intéressant ouvrage « *Life Histories of Indian Insects* » (1912) écrit les lignes suivantes à propos de *Monomorium indicum* Forel : « Un matin, je vis les locataires d'un nid en sortir avec des jeunes. Tout près du nid, était posée une mouche, une Muscidée (une espèce d'*Ochromyia*), qui s'attaquait de temps en temps aux larves et aux nymphes qui transportaient les ouvrières. La mouche n'enlevait jamais sa victime à la fourmi qui la tenait, mais elle la « léchait » simplement, de sa place avec sa trompe qui, en se retirant, laissait la larve ou la nymphe entièrement ratatinée. » Les *Bengalia* africaines ont donc beaucoup des habitudes de leurs congénères indiens. Suivant W.-A. LAMBORN (1913, 1919) *Bengalia depressa* (Walker) de la Nigéria du Sud,

2° *Ptilocerus ochraceus* est un Héteroptère javanais très intéressant, qui vit sur les fourmis dans le champ trophoporique. Sa conformation et ses mœurs ont été décrites par KIRKALDY (1911) et JACOBSON (1911a). Au milieu de la face ventrale, il porte une glande particulière avec une touffe de poils fauves (trichomes). Quand l'insecte est posté sur le bord d'une file de fourmis allant en quête de nourriture, fourmis communes dans l'Inde, *Hypoclinea bituberculata*, il surveille la venue d'une d'elles et dès qu'elle approche, il relève la portion antérieure de son corps de façon à découvrir ses trichomes. Leur odeur attire la fourmi et l'incite à les lécher et à les mordiller. Le Ptilocère s'abaisse doucement, repliant simplement ses pattes antérieures sur la tête de la fourmi, comme s'il était sûr d'en faire sa proie. La fourmi mordille souvent si avidement les trichomes avec ses mandibules qu'elle agite le Ptilocère de haut en bas. Mais la sécrétion de la glande a un effet toxique paralysant sur la fourmi. Dès que la pauvre bête retire ses pattes et veut s'y poser, le Ptilocère la saisit avec ses pattes antérieures, enfonce sa trompe à travers l'une des sutures thoraciques ou de préférence au point d'insertion d'une antenne et aspire le contenu du corps. La paralysie est bien due à une substance de la glande absorbée par la fourmi et non à la blessure faite par la trompe du Ptilocère ; ceci, d'après JACOBSON est « prouvé par le fait que, lorsqu'un grand nombre de fourmis ont léché quelque temps la sécrétion du trichome, elles s'écartent quelque peu du Ptilocère. Mais elles sont très vite saisies par la paralysie, même si elles n'ont été nullement touchées par la trompe du Ptilocère. De cette manière, un bien plus grand nombre de fourmis est détruit qu'il n'en est utilisé pour la nourriture des Ptilocères et il faut s'émerveiller de la fécondité des fourmis qui permet au Ptilocère de prélever un si lourd tribut sur la population d'une communauté. » Les nymphes de Ptilocères, tout comme les adultes, attaquent indistinctement les fourmis et quoique ces Hémiptères soient confinés en un seul endroit, ils peuvent infester en grand nombre les routes de fourmis.

3° Les fourmis, dans le champ trophoporique, sont également soumises à l'exploitation, bien plus bénigne d'ailleurs, d'un moustique paléotropical, superbement coloré en noir suit toujours les armées en maraude de *Dorylus nigricans*, pour leur dérober leurs proies. » Voir aussi SURCOUR (1912), CRAGG (1917, 1918) et FARQUHARSON (1919).

étoilé d'argent et appartenant au genre *Harpagomyia*. Sa distribution et sa taxonomie ont été étudiées par MUIR (1918), EDWARDS (1922) et autres, ses métamorphoses par DE MEJERE (1909, 1911) et ses mœurs curieuses par JACOBSON (1909, 1911b), à Java, JAMES (1914) à Ceylan, BANKS aux Philippines et FARQUHARSON (1918, 1922) dans la Nigéria. *Harpagomyia* se reproduit dans les cavités remplies d'eau des troncs d'arbres, et, sur ces troncs, il fréquente les routes suivies par diverses espèces de *Crematogaster*, importunant les fourmis jusqu'à ce qu'elles régurgitent des aliments, ce qui s'obtient sans peine. Leur mode d'alimentation a été très bien décrit par JACOBSON et FARQUHARSON. Voici ce que raconte ce dernier auteur pour *H. farquharsoni* (1918, p. XXXIV) : « Tandis qu'ils vont et viennent du haut en bas des troncs d'arbres, les *Crematogaster* sont sans cesse en train d'effectuer entre eux de « petits échanges d'aliments régurgités » et c'est cet acte trophallactique qu'exploite le moustique. L'insecte voltige à un pouce, ou même moins, de la ligne de fourmis (parfois se posant sur le tronc et s'écartant du chemin quand cela est nécessaire), jusqu'à ce qu'il avise quelque fourmi qui soit sans doute de son goût. Si la fourmi chemine vers le bas, le moustique se laisse tomber, en plein vol, également vers le bas, se maintenant un peu en avant de la fourmi, aussi près d'elle que possible sans la toucher. La fourmi cherche à l'éviter, mais le moustique, en général, l'empêche de s'évader et la fourmi finit par s'arrêter. Le moustique se pose vivement et l'échange habituel commence, très rapide, le moustique projetant sa trompe, — qui, au repos, est recourbée en-dessous du corps tout comme le rostre d'un Réduviide, — de telle sorte que l'extrémité renflée se place pratiquement à l'intérieur des mâchoires de la fourmi. J'ai vu vibrer sur lui les palpes (non les antennes) de la fourmi. » FARQUHARSON (1918, 1922 a) a décrit également les mœurs d'autres petites mouches du Niger (*Milichia argyratoides*, *praectes*, *prosetes* et *dectes*) qui sollicitent et reçoivent leurs aliments des fourmis. Une autre espèce, un Cécidomyidé, *Farquharsonia rostrata* (COLLIN, 1922), a été vue volant au-dessus des nids en carton de *Crematogaster alligatorix*, s'approchant des fourmis en train de se nourrir l'une l'autre et enlevant adroitement quelques portions des gouttelettes régurgitées, ce qui constitue un type de mœurs analogues à celui qu'a décrit JANET pour *Atelura*.

4° Encore plus extraordinaires sont les mœurs d'autres mouches décrites par JACOBSON (1909) et FARQUHARSON (1918, 1922b).

Le premier auteur a observé un Milichiidé, *Prosætomilichia myrmecophila* (de Mejiere, 1909), qui va et vient autour des fourmis (*Hypoclinea biturberculata*) et lèche l'extrémité de leurs abdomens, absorbant évidemment leurs sécrétions anales. Dans quelques cas, on vit aussi cette mouche absorber les excréta (miellée) des nymphes de Membracides. La mouche observée par FARQUHARSON est une Ephyridé, *Rhynchopsilopa apicalis* (COLLIN 1922). Il la vit tout d'abord (1918) s'alimentant à l'anus d'ouvrières mortes de *Crematogaster*; mais plus tard (1922b), il la vit tournant autour des pointes des abdomens de fourmis vivantes, et les lèchant, tout comme les *Prosætomilichia* javanaises. Les deux observateurs disent que les fourmis paraissent être sensibles aux attentions persistantes des mouches.

Les deux cas suivants se rapportent à des chenilles de Lépidoptères, qui se trouvent en relation avec les fourmis après avoir été transportées par elles à l'intérieur de leurs nids.

5° F.-P. DOBB (1912) a découvert que la larve d'un petit phalène gris du Queensland (*Cyclotorna monocentra*), est, à son premier stade, un ectoparasite d'un Homoptère Jasside, qui se nourrit sur certains arbres et qui est accompagné et exploité par *Iridomyrmex sanguineus*. La fourmi transporte le parasite, mais non le Jasside, dans son nid. Là, le parasite file un cocon temporaire, et en sort plus tard sous la forme d'une larve au second stade, plate, rouge, munie de deux longs appendices anaux. A ce stade, elle ne subsiste que « sur les larves de fourmi, en aspirant leurs sucs », mais, comme dans le cas des *Lomechusa* vivant dans les nids de *Formica sanguinea*, en Europe, la fourmi est partiellement récompensée de la destruction de sa couvée. DOBB dit : « On a rapporté que les chenilles, même celles qui sortent du cocon, tiennent soulevés leurs segments terminaux. Ceci m'a suffi pour tenter quelques recherches. J'ai donc, à divers moments, placé une chenille dans un vase en verre avec des fourmis et des larves; je pouvais ainsi les observer facilement et sans les troubler. Quand la partie anale était projetée en avant, quelque fourmi s'en apercevait vite et on la voyait y porter la plus grande attention. J'observai bientôt qu'une liquide était émis, souvent parfaitement transparent (il avait cette apparence sur le fond bleu-vert, mais peut-être était-il bleu pâle), et ce liquide était bu avidement par les fourmis. A maintes reprises, avec ou sans loupe, j'ai vu cette émission et sa rapide absorption par les fourmis. Certaines fourmis, peut-être à jeun, ou plus entreprenantes que d'autres, cherchaient un supplément auprès d'une seconde

chenille. Si une fourmi n'est pas satisfaite de la quantité émise, elle saisit délibérément la partie saillante et la pince doucement ; on voit très bien les mandibules presser sur la chair juteuse ; si la demande ne reçoit pas de réponse immédiate, une plus vigoureuse étreinte est donnée et les appendices peuvent être saisis et comprimés. Ce manège est extrêmement comique ; on ne peut se méprendre sur le désir de la fourmi et la chenille le saisit si bien, qu'elle obéit toujours à la seconde injonction. Dobb vit aussi des chenilles lécher et nettoyer les fourmis ! A maturité, la chenille quitte le nid, émigre jusqu'au tronc le plus proche, en compagnie des fourmis en quête de nourriture ; elle file son cocon dans une fente de l'écorce et forme la puppe. Au bout de vingt jours environ la phalène éclot.

6° La seconde chenille est celle de *Lycæna arion*, qui a été étudiée par CHAPMAN (1915a, 1915b) et FROHAWK (1915) en Angleterre. Le papillon pond ses œufs sur le thym ou d'autres plantes. La larve s'y nourrit et elle est souvent recherchée par les fourmis, parce qu'elle possède une glande à miel, comme beaucoup d'autres larves de Lycénidés. Quand elle a atteint le troisième, ou dernier stade, elle rampe sur le sol et, quand elle rencontre un ouvrier fourrageur de *Myrmica lævinodis* ou *scabrinodis*, elle soulève les segments antérieurs de son corps d'une façon toute particulière. FROHAWK considère ce geste comme un signal qui amène la fourmi à saisir la chenille et à la transporter à l'intérieur du nid. CHAPMAN a pu constater que la chenille se nourrit avec des larves de *Myrmica*. Pendant cette période de son existence, on ne la voit point produire la sécrétion de sa glande à miel, et elle est traitée par les fourmis comme un associé toléré et indifférent, ce que WASMANN appelle un synœcète.

Je me suis occupé de ces cas particuliers, — et bien d'autres pourraient être indiqués aussi, — parce qu'ils montrent que les prédateurs et les synœcètes ne limitent pas nécessairement leur activité au nid, et parce qu'ils illustrent la diversité vraiment surprenante des méthodes employées pour exploiter les activités normales des fourmis. Les *Bengalia* sont, ordinairement, de véritables pré-

dateurs ; les *Harpagomyia* et les Milichiidés pourraient être désignés comme myrmécocleptiques ou symphyloïdes ; le Ptilocère est un prédateur, mais ses trichomes paralysants rappellent plutôt les conditions de la symphilie vraie dont nous allons parler ; le *Cyclotorna* est parasite d'un Homoptère à son premier stade larvaire, et un symphile prédateur d'une fourmi à son second stade ; tandis que la chenille de *Lycæna arion* est un trophobionte à son premier stade larvaire et un synœcète prédateur à son dernier stade (1).

*
* *

Les associés vrais, ou symphiles, comprennent seulement 300 à 400 espèces, surtout des Coléoptères (Loméchusiens, Clavigéridés, Paussidés, Histéridés, etc.) et constituent l'élite des Myrmécophiles ; ils ne sont pas seulement adaptés à leurs hôtes au point de vue de leurs actes, comme les prédateurs et les synœcètes ; mais ils présentent aussi des adaptations structurales particulières. D'une façon générale, ces dernières adaptations sont : le développement d'un tégument spécial, rouge, huileux ; la présence, sur divers points du corps, de trichomes jaune doré, et de glandes produisant des sécré-

(1) La littérature concernant les chenilles de Lycænidés associées aux fourmis est trop étendue pour pouvoir être indiquée ici. Il m'est impossible, cependant, de ne pas signaler l'important mémoire de LAMBORN (1914), sur les Lycænidés de l'Afrique Occidentale et autres trophobiontes, car il donne une image très instructive du nombre et de la diversité des insectes recherchés par les fourmis dans une aire tropicale bien délimitée. Voir aussi les publications intéressantes de DODD (1902 a, 1902b) et CHAPMAN (1902), sur *Liphyra brassolis*.

tions éthérées agréables ; des modifications de la région buccale : réduction de la langue et du nombre des articulations des palpes ; des modifications des antennes telles que la fusion de leurs articulations qui se soudent souvent et s'adaptent à caresser l'hôte (Clavigéridés) ou qui s'élargissent et s'épaississent, servant alors comme de poignées, par lesquelles les fourmis saisissent leurs associés et les transportent à travers le nid (Paussidés). Was-



Fig. 46. — A, *Adranes lecontei* (Amérique du Nord). — B, *Claviger testaceus* (Europe), avec trichômes jaune d'or au sommet des fourreaux alaires et à la base de l'abdomen.

MANN a fait une étude détaillée des symphiles européens, et surtout des Loméchusiens (1915 a) ; mais nos connaissances sont encore très réduites en ce qui concerne les mœurs des associés des fourmis tropicales. J'ai parlé des Loméchusiens dans une leçon précédente, à propos de la production de pseudogynes dans les colonies où se

reproduisent ces Coléoptères. J'ajouterai ici quelques indications au sujet de *Lomechusa strumosa*, l'un des plus typiques et certainement le mieux connu des symphiles.



Fig. 47. — Divers Paussidæ : A. *Pleuropterus brevicornis* ; B. *Paussus hora* ; C. *Pantaplatarthrus natalensis* ; D. *Paussus dama* ; E. *Labrocerus goryi* ; F. *Paussus spiniceps* (d'après WASMANN).

A son stade larvaire, ce Staphylinide est véritablement un parasite prédateur des nids de *Formica sanguinea*, y dévorant les larves de la fourmi. Le tissu graisseux de la larve de *Lomechusa* fournit sans doute aux fourmis un exsudat agréable et l'adulte leur procure certainement une sécrétion aussi

agréable, provenant des glandes abdominales à trichomes. Quand ces larves, qui sont traitées absolument comme des larves de fourmis, sont entièrement développées, elles sont enfouies dans le sol, de la même manière que les larves de fourmis, afin qu'elles s'y transforment en nymphes. Les pupes sont ensuite déterrées, comme les pupes de fourmis, après qu'elles ont filé leurs cocons, mais ce traitement est fatal pour le parasite, et seules les pupes qui ont été négligées ou ou-



Fig. 48. — Ouvrière de *Formica sanguinea*,
nourrissant *Lomechusa strumosa* (d'après DONISTHORPE).

bliées (?) et laissées dans le sol peuvent se transformer en adultes. Lorsque la majeure partie de la couvée des fourmis a été détruite par les larves de *Lomechusa*, beaucoup des larves reines mal soignées donnent, comme nous l'avons vu, des pseudogynes, ou formes pathologiques intermédiaires entre les ouvrières et les reines, et incapables d'accomplir les fonctions d'aucune des castes qu'elles représentent imparfaitement. Telle est, dans ces grandes lignes, l'histoire des *Lomechusa* (1).

(1) Pour plus de détails, je vous renvoie aux nombreux mémoires de WASMANN (voir la bibliographie, dans ses mémoires de 1915a et 1920).

Faute de temps, je ne pourrai étudier les myrmécophiles parasites. Dans les précédentes leçons, j'ai décrit déjà certains d'entre eux, des plus intéressants, tels que les Eucharidés et les *Mermis*, qui provoquent des modifications nettes de la structure chez les fourmis qu'ils infestent; beaucoup de formes, telles que les acariens, les champignons parasites, etc., sont tellement semblables à ceux qui infestent les insectes solitaires, qu'ils n'offrent que peu d'intérêt pour l'étude générale faite ici.

*
* *

Nous considérerons donc maintenant les termitophiles, qui peuvent être groupés, très sommairement, suivant les mêmes catégories que les myrmécophiles, c'est-à-dire en synechthres, synœcètes, symphiles et parasites. La catégorie des trophobiontes n'est pas représentée, les termites ne sachant, en aucun cas, réclamer les excréments sucrés d'Homoptères ou des chenilles de Lycanidés.

Quoique les termitophiles aient été moins étudiés que les myrmécophiles, on en connaît néanmoins de 600 à 700 espèces. 70 % au moins d'entre elles sont des Coléoptères, les 30 % restant appartiennent à un grand nombre d'autres ordres d'insectes. WARREN a dressé le tableau ci-après, montrant la distribution des termitophiles connus en 1919. Depuis cette époque, on a pu ajouter quelques représentants d'autres ordres, particulièrement des Hyménoptères Braconides. parmi lesquels CUSHMAN (1923) a décrit deux espèces d'*Ypsisterocerus* de Bolivie, et BRUES (1923 a) une espèce de *Termitobracon* (*T. emersoni*) de la Guyane anglaise. Dans sa liste, WARREN indique que le nombre de termitophiles éthiopiens (319) excède de beau-

Distribution des Termitophiles

FAMILLES, etc.	Amérique du Nord	Amérique du Sud	Europe	Afrique au Sud du Sahara	Madagascar	Indes	Ceylan	Japon et Chine	Région malaise	Australie	Nombre d'espèces
<i>Coléoptères</i>											
Cicindelidæ.....	—	5	—	1	—	—	1	—	—	—	7
Carabidæ.....	—	1	—	10	—	1	3	—	1	—	16
Staphylinidæ.....	3	47	—	45	3	21	30	2	9	7	167
Pselaphidæ.....	—	6	—	3	—	—	—	—	4	4	17
Scydmanidæ.....	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Silphidæ.....	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Histeridæ.....	—	7	1	12	—	1	2	—	—	1	24
Lathridiidæ.....	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
Scarabæidæ.....	—	8	—	22	—	6	5	—	—	2	43
Lymexylonidæ.....	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Tenebrionidæ.....	—	—	—	5	—	1	1	—	—	1	8
Cossyphidæ.....	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	2
Rhyssoaussidæ.....	—	—	—	41	—	3	—	1	7	—	52
Curculionidæ.....	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Brenthidæ.....	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Chrysomelidæ.....	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	2
Erotylidæ.....	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	2
	3	80	1	143	3	34	43	3	21	17	348
<i>Autres Insectes.</i>											
Isoptera.....	—	2	—	3	—	—	3	—	—	—	8
Formicidæ.....	—	7	—	8	2	—	8	—	—	—	25
Apidæ.....	—	6	—	—	—	—	—	—	—	—	6
Heterocera.....	—	—	—	2	—	—	1	—	—	—	3
Diptera.....	—	5	—	6	2	3	3	—	3	—	22
Hemiptera.....	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	2
Homoptera.....	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1
Coccidæ.....	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—	3
Termitocoriidæ (Aphidæ)	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—	4
Pseudoneuroptera (Embiidina)	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	1
Orthoptera.....	—	2	—	2	—	—	1	—	—	—	5
Thysanura.....	—	3	—	22	—	7	5	—	1	—	38
	—	30	—	46	5	11	21	—	4	1	118
<i>Arthropodes</i> (autres que les insectes)											
Arachnida (autres que les Acari).....	1	1	—	2	—	—	—	—	1	—	5
Acari.....	—	5	—	5	—	—	1	—	—	—	11
Isopoda.....	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	5
Myriapoda.....	—	3	—	4	—	—	2	—	—	—	9
	1	9	—	16	8	—	3	—	1	—	30
TOTAL DES ESPÈCES...	4	119	1	205	8	45	67	3	26	18	496

coup celui de toute autre région ; mais tant d'espèces ont été découvertes récemment dans l'Amérique du Sud et l'Amérique centrale, que nous devons sans doute regarder la région néotropicale comme possédant le plus grand nombre de formes. Ceci est exact également pour d'autres organismes ; la richesse de la faune d'insectes, en particulier, est presque inépuisable dans l'Amérique tropicale. On connaît très peu de termitophiles provenant des nids des termites primitifs (Calotermitidés) ; la plupart proviennent des termitières si populeuses des Termitidés. De même, les myrmécophiles sont rares dans les petites colonies des sous-familles de fourmis les plus primitives (Ponérinés, Cérapachyiné, et Pseudomyrminés) et nombreux, comme espèces et individus, dans les seules colonies des fourmis les plus spécialisées, Dorylinés, Myrmicinés, Dolichodérinés et Formicinés. En d'autres termes, les associés et les parasites sont adoptés plus aisément et mieux tolérés dans les colonies des espèces, fourmis et termites, les plus hautement spécialisées, — fait très suggestif, sur lequel on n'a pas suffisamment insisté dans la littérature.

Comme presque tous les termites sont tropicaux, on sait actuellement très peu de chose des mœurs des termitophiles. Vivant comme ils le font dans les galeries sombres et fraîches ; entassés avec leurs hôtes, ils ont certainement un milieu plus hautement spécialisé et moins variable que celui des myrmécophiles. Dans presque tous les cas, on a déduit avec plus ou moins de certitude les relations avec l'hôte de la structure du termitophile, et non d'observations réelles ou d'expériences. WARREN (1919) a si clairement résumé nos connaissances actuelles sur ces relations que je cite ici ses remarques :

« La conformation des mandibules montre clairement que beaucoup de termitophiles attaquent les jeunes des termites et aspirent les fluides de leurs corps ; aussi, lorsque les termitophiles sont nombreux dans un nid, ils sont très nuisibles à la communauté. Il est par suite nécessaire que le termitophile ait quelque moyen de plaire aux termites, puisque le termitophile ne pourrait, de toute évidence, résister à une attaque concertée d'un groupe nombreux de soldats ou d'ouvriers. Les divers moyens adoptés peuvent actuellement se résumer comme suit :

1° En adoptant un contour très simple, arrondi, le corps se rend inaccessible à toute attaque facile, et il peut, en outre, être uni et aplati. C'est là le type défensif de WASMANN (« *Trutztypus* »).

2° Plus rarement, le corps est muni de poils raides, qui en rendent l'approche difficile ou désagréable aux termites.

3° Il est très probable que certains termitophiles peuvent se protéger eux-mêmes contre toute attaque en dégageant quelque odeur déplaisant aux termites, ce qui conduit ces derniers à éviter autant que possible les intrus.

4° D'autre part, il y a des termitophiles que les termites ne fuient, tout au moins, pas, et qui vivent dans les rapports les plus étroits, avec leurs hôtes. Ces termitophiles peuvent ne pas posséder des organes exsudateurs, mais ils doivent avoir des glandes à parfum bien développées et on peut supposer que ce parfum est agréable aux termites.

5° Chez d'autres termitophiles, le corps est muni d'excroissances très bien visibles, dont la structure microscopique indique qu'elles laissent exsuder des liquides. Par analogie avec les myrmécophiles, on peut être certain que ces liquides s'évaporent en donnant un parfum agréable, ou bien sont léchés par les termites.

6° Dans quelques rares cas, les corps des termitophiles portent des touffes de poils jaunes brillants. De tels poils existent très souvent sur les myrmécophiles, et on a vu les fourmis les lécher avec une grande assiduité. Le Dr BRAUNS a attiré mon attention sur la présence occasionnelle de ces poils chez les termitophiles, et nous pouvons penser qu'ils exercent sur les termites une attraction du même genre.

7° ...Il arrive parfois que les corps des termitophiles sont fortement distendus, ou physogastriques, comme on dit ; et ceci résulte d'une imitation manifeste des termites jeunes ou adultes. Cette ressemblance avec les termites peut être utile en diminuant les attaques auxquelles sont exposées les termi-

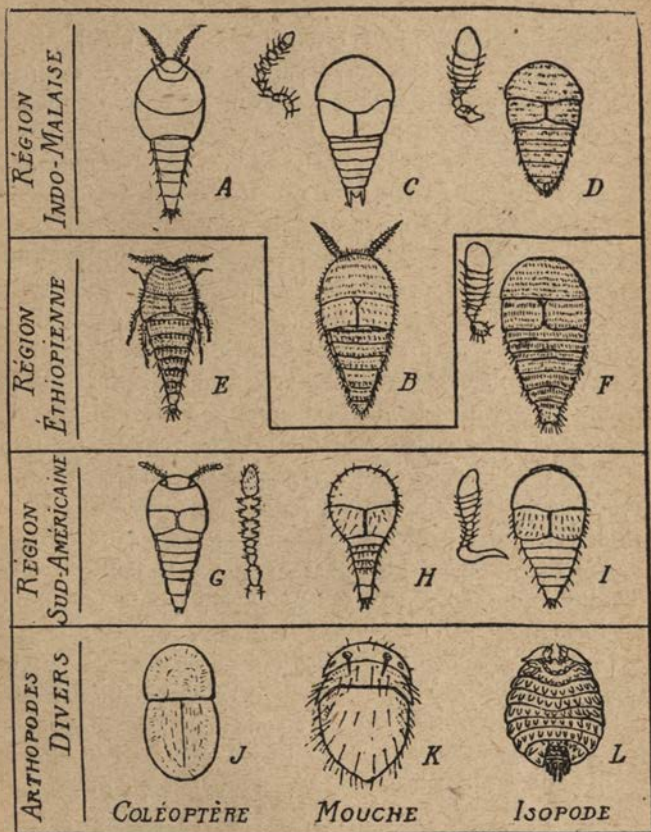
trophiles ; mais ceci ne suffit certainement pas à expliquer complètement l'origine du physogastrisme. »

Il est clair que l'évolution des termitophiles et celle des myrmécophiles se sont déroulées parallèlement. Dans les deux cas, on trouve à l'origine des synechthres et des syncécètes, qui, en pénétrant plus avant dans l'intimité de leur hôte, prennent peu à peu les caractères spéciaux des symphiles. WARREN ne considère pas les parasites internes et externes, ni les Protozoaires symbiotiques dont il a été question dans une leçon précédente (1).

(1) La note suivante, de CUTLER (1921), sur les symbiotes intestinaux des termites est intéressante à rapprocher des études d'autres auteurs sur le parallélisme phylogénétique entre hôtes et parasites, notamment, des travaux de METCALF (1923) sur *Opalina* et de KELLOGG (1913, 1914) sur les poux des oiseaux et des mammifères : « Chez tous les Protozoaires examinés, provenant de l'intestin d'*Archotermopsis wroughtoni*, la division nucléaire est très différente de ce qu'elle est chez les espèces voisines. En outre, chez *Ditrichomonas termitis*, la division nucléaire du complexe locomoteur est de nature plus primitive que celle qui a été décrite pour d'autres Trichomonadés : ce fait doit s'appliquer sans doute aussi à *Joënodes polytricha* et *Pseudotrichonympha pristina*. Il semble que les Protozoaires hospitalisés par *Archotermopsis wroughtoni* sont en général plus primitifs que ceux habitant d'autres espèces de Termites. IMMS décrit *A. wroughtoni* comme « un des termites les plus primitifs ». Ainsi, l'association de parasites (ou d'« associés » suivant le cas) primitifs, avec un hôte primitif est extrêmement intéressante, et suggère que les deux groupes d'organismes sont restés associés l'un à l'autre pendant une longue période, comme ceci s'est produit avec d'autres termites et les Protozoaires qui leur sont associés. »

Fig. 49. — Termitophiles du type défensif, dans trois régions zoologiques.

A. *Doryloxenus transfuga* Wasm. (2.0 mm.). — B. *Discoxenus lepisma* Wasm. (2.0 mm.). — C. *Hæmitopsenus caudatus* Wasm. (1.3 mm.). — D. *Termitodiscus heimi* Wasm. (1.3 mm.). — E. *Pygostenus pubescens* Wasm. (2.8 mm.). — F. *Termitodiscus splendidus* Wasm. (1 mm.). — G. *Termitonan-*



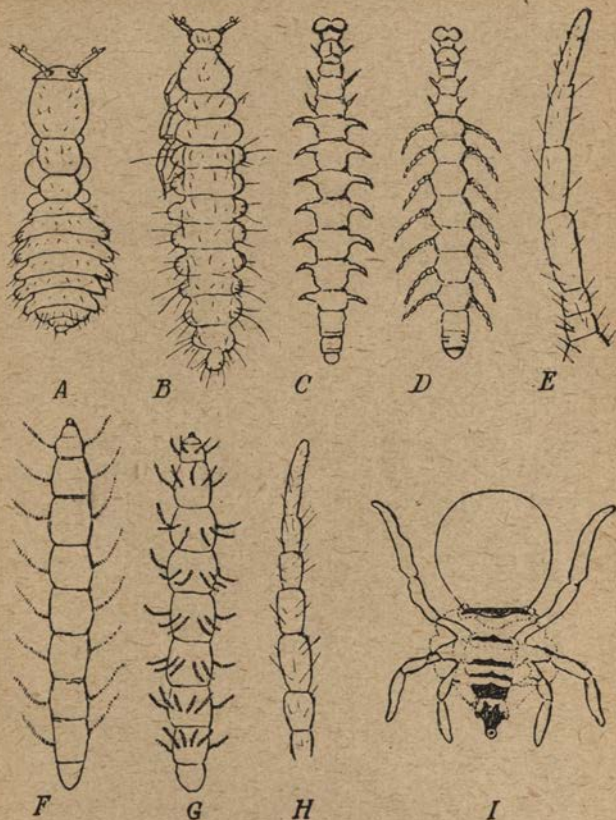
nus major Wasm. (1.8 mm.). — H. *Termitopsenius linulus* Silv. (2 mm.). — I. *Eupsenius clavicornis* Silv. (1.2 mm.). — J. *Endostomus sudanensis* Wasm. (1.8 mm.). — K. *Thaumatoxena wasmanni* (B. et B.) (2 mm.). — L. *Termitoniscus fulleri* Silv. (4 mm.). — (F. Original ; G, H, I, L d'après SILVESTRI ; K d'après TRAGARDH ; A, F., J. d'après WASMANN).
 (D'après E. WARREN.)

WARREN appelle pourtant l'attention sur un fait intéressant : c'est que les modifications adaptatives particulières caractérisant les sept catégories de termitophiles se sont développées, de façon indépendante, dans chacune des zones à termites, pour lesquelles on a convenablement étudié les termitophiles, c'est-à-dire les régions indo-malaise, africaine et sud-américaine. Parmi les figures de WARREN, la première, montre le développement du type défensif, des Staphylinidés dans les trois séries supérieures et, en bas, un Coléoptère (*Termitodiscus*), une mouche extrêmement aberrante (*Thaumatoxena*) et un Crustacé Isopode (*Termitoniscus*), tous ayant la même forme générale. La figure suivante montre des larves de Coléoptères (A. B.), des chenilles (C. D.) et des larves de Muscidés (F. G.), avec des organes à exsudats spéciaux tubulaires et quelquefois articulés. TRAGARDI (1907) a étudié la structure de ces organes chez des chenilles de Tinéidés, WARREN (1920) chez les larves de *Paracorotoca* (Staphylinidés) et SILVESTRI (1920) dans toute une série de formes.

Le caractère le plus frappant de beaucoup de termitophiles est la *physogastrie*, ou développement excessif de l'abdomen, qui ressemble étroitement à la physogastric de l'hôte et surtout des reines âgées. Ce développement relève de plusieurs causes, telles qu'un grand

Fig. 50. — Structures exsudatoires des Termitophiles.

- A. Coléoptère (*Corotoca* ?), Larve (8 mm.), Natal, avec renflements abdominaux latéraux. — B. Coléoptère (*Termitomimus* ?), Larve (2 mm.), Natal, avec renflements latéraux. — C. Lépidoptère (*Tinéide*), Larve (15 mm.), Natal, avec appendices abdominaux non articulés. — D. Lépidoptère (*Tinéide*), Larve (14 mm.), Congo, avec appendices abdominaux articulés. — E. Appendice articulé de D. — F. Diptère (*Musci-*

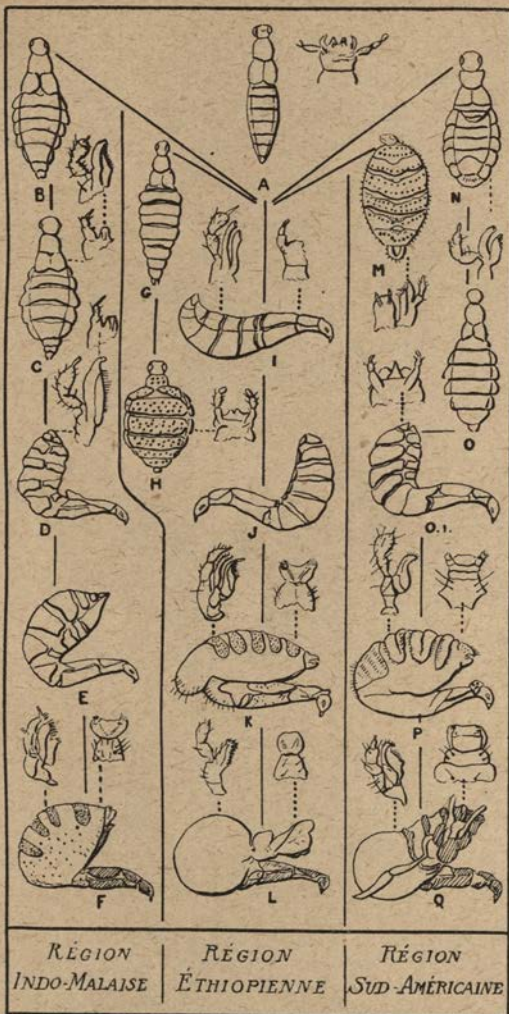


dae), Larve (11 mm.), Madagascar, avec appendices latéraux, pairs, à nombreuses articulations. — G. Diptère (*Muscidae*), Larve (33 mm.), Transvaal, avec appendices articulés disposés en anneaux. — H. Appendice articulé de G. (cf. E.). — I. Surface dorsale de l'abdomen (2 mm.) du Coléoptère *Spirachtha* du Brésil, avec appendices abdominaux à trois articles (fig. D, F modifiées d'après WASMANN; fig. I d'après SCHÜDTE).

accroissement des tissus gras ou des exsudats, un élargissement du tube digestif ou des organes reproducteurs [(WASMANN (1903), TRAGARDH (1907) et WARREN (1919, 1920)] ; il est particulièrement remarquable chez certaines larves de Coléoptères, des Staphylinidés adultes de nombreux genres, et chez d'étranges Diptères, appartenant aux genres *Termitoxenia*, *Termitomyia*, *Ptochomyia*, *Timeparthenus*, etc. Chez les larves de certains Coléoptères prédateurs, comme celles d'un Carabide, *Glyptus punctulatus*, qui vit dans les nids d'une espèce africaine, *Termes bellicosus*, la physogastrie est moins prononcée, mais, chez les Staphylinidés, elle se produit à tous les degrés et atteint son point culminant chez certaines formes remarquables, qu'on peut véritablement qualifier de monstrueuses. WARREN a établi un diagramme illustrant les trois modes indépendants du développement phylogénétique, pour la physogastrie de ces Coléoptères, dans les trois grandes régions géographi-

Fig. 51. — Coléoptères termitophiles physogastres de trois régions zoologiques.

- A. *Myrmedonia* (condition non modifiée). — B. *Jacobsonella termitobia* Silv. — C. *Disticta capritermitis* Wasm. — D. *Asticta butteli* Wasm. — E. *Termitolima assmuthi* Wasm. — F. *Termitoptochus indicus* Silv. — G. *Termitopædia kohli*. Wasm. — H. *Termitobia physogastra* Wasm. — I. *Termitotecn braunsi*. Wasm. — J. *Idiogaster escherichi* Wasm. — K. *Paracorotoca akermani* War. — L. *Termitomimus entendveniensis* Träg. — M. *Timeparthenus regius* Silv. — N. *Termitophia heyeri* Wasm. — O. et Ol, *Xenogaster inflata* Wasm. — P. *Corotoca melantho* Schiödte. — Q. *Spirachtha eurymedusa* Sch. (Fig. F, M, d'après SILVESTRI, K original, L simplifiée d'après TRAGARDH, P et Q d'après SCHIÖDTE, le restant simplifié (d'après WASMANN).
(D'après E. WARREN.)



ques, en prenant comme exemple un Staphylinidé prédateur commun, comme *Myrmedonia*.

Parmi un nombre considérable de formes, nous choisirons comme exemples de physogastric très développée : *Corymbo-*

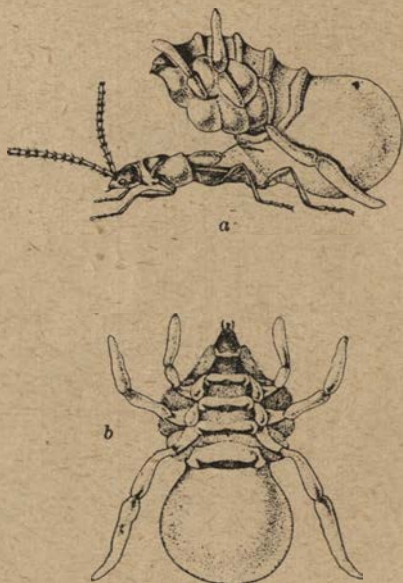


Fig. 52. — *Spirachtha eurymedusa*, Staphylinide physogastrique : a. profil; b. vue dorsale de l'abdomen, montrant les trois paires d'exsudatoires en forme d'appendices (d'après SCHIÖDTE).

gaster miranda de la Guyane anglaise, *Corotoea melantho* et *phylo* du Brésil, *Oediprosoma mirandum* de l'Afrique, et *Thyriorenus pulchellus* de la Guyane anglaise. Ces dernières formes sont si aberrantes que seul un coléoptériste très averti

peut y reconnaître des Staphylinidés. Mais il existe des types encore plus bizarres, qui non seulement sont fortement physogastriques, mais possèdent en outre de longs appendices exsudatoires; ainsi l'espèce vivipare *Spirachtha eurymedusa*, du



Fig. 53. — Mouches termitophiles physogastriques : A. *Termi-toxenia heimi*, Phoride des nids de *Termes obesus* (Inde) (d'après WASMANN); B. *Plochomyia afra*, Phoride des nids d'*Ancistrotermes crucifer* (Afrique occidentale) d'après SILVESTRI); C. *Termitomastus leptoproctus*, Nématocéride des nids d'*Anoplotermes retunditus* (Amérique du Sud) (d'après SILVESTRI).

Brésil, décrite il y a longtemps par SCHÖNTE (1853, 1856), et la forme plus extraordinaire encore, *Spirachtha mirabilis*, récemment découverte par EMERSON dans la Guyane anglaise et

décrite par MANN (1923). La structure particulière de ses trois paires d'exsudatoires a été élucidée par MAC INDOO (1923). Je me trouvais auprès du Dr EMERSON quand il découvrit un certain nombre de spécimens de ce termitophile, dans un nid de *Nasutitermes* (*Constrictotermes*) *cavifrons*, dans la superbe forêt de Kalacoon. Lorsque les termites et leurs associés eurent été placés dans le laboratoire, nous vîmes les premiers transporter les Coléoptères et lécher souvent, non seulement leurs exsudatoires, qui semblent présenter des surfaces gluantes ou visqueuses, mais aussi d'autres portions de leur corps. Il est très suggestif de comparer les exsudatoires de cet étrange insecte avec ceux des larves d'une fourmi africaine, *Pachysima*, décrite dans une leçon antérieure.

Les Diptères physogastriques mentionnés plus haut sont à certains égards encore plus aberrants que les Staphylinidés, parce qu'ils ont en outre des ailes et des yeux plus réduits. L'un des genres, *Timeparthenus*, appartient au sous-ordre des Nématocères, et a été découvert par SILVESTRI (1903) dans l'Amérique du Sud. Les autres genres, *Termitoxenia*, *Termitomyia* et *Ptochomyia*, se trouvent dans les régions orientale et éthiopienne, et ont été étudiés par WASMANN (1900, 1901a, etc.), ASSMUTH (1913), BUGNION (1913 a) et SILVESTRI (1920). Ces caractères, déjà notés chez les termites, et qui se retrouvent semblables chez ces mouches et ces Coléoptères : physogastrie, subaptérisme, microphthalmie, nous paraissent s'expliquer très naturellement comme résultant d'une adaptation aux habitudes trophallactiques particulières des termites, et aux mêmes conditions physiques et trophiques, en particulier, l'entassement dans des cavités obscures, pauvres en oxygène et de température plutôt basse, en comparaison de l'air et du sol environnants, l'abondance de la nourriture, etc. Ces conditions produisent, on le sait, des résultats absolument identiques chez d'autres insectes (comparer par exemple la physogastrie et l'accumulation de graisses, la microcéphalie et l'absence d'yeux chez les larves parasites d'Hyménoptères, de Diptères, etc., l'absence d'ailes et la cécité de beaucoup d'insectes hypogéiques, etc.).

*
**

Pour conclure, je parlerai quelque peu des opinions avancées pour expliquer, d'une part, les mœurs extra-

ordinaires et les idiosyncrasies morphologiques des myrmécophiles et des termitophiles ; d'autre part la façon dont se comportent vis-à-vis d'eux leurs hôtes. Malheureusement, la question considérée dans son ensemble, a été tout enveloppée dans les nuées de la spéculation, en grande partie à cause des efforts toujours croissants qu'a faits WASMANN pour la transporter, du champ des recherches biologiques légitimes, dans celui de la philosophie néothomistique que cultivent si assidûment, aujourd'hui, les Jésuites. Il a exposé ses opinions dans une longue série d'articles, dont on trouvera la bibliographie dans ses travaux de 1910, 1915 et 1920. Comme son dernier article est consacré en grande partie à une polémique contre mes propres idées de 1918, et comme je continue à n'être nullement convaincu par ses arguments, ou plutôt par ses affirmations, je répéterai ici quelques-unes des idées que j'ai déjà exposées.

Ayant constaté que des symphiles particuliers vivent seulement avec certaines fourmis ou certains termites, WASMANN conclut : 1° que ces derniers ont acquis, au cours de leur phylogénie, des instincts symphiliques spéciaux, par différenciation ou modification de leurs instincts primitifs de nourrices ou de mères adoptives ; et 2° que les associés vrais des termites et des fourmis ont été produits par ces instincts symphiliques, grâce à un processus appelé « sélection amicale » que WASMANN compare à la sélection artificielle consciente employée par l'homme pour perfectionner les variétés si nombreuses et souvent si bizarres de ses plantes et animaux domestiques. Ces vues n'ont jamais été acceptées ni par ESCHERICH (1898, 1902, 1911), ni par SCHIMMER (1909, 1910), et je ne vois nullement que WASMANN ait heureusement

réfuté nos arguments. Le sujet tient entièrement dans les réponses à deux questions : les termites et les fourmis possèdent-ils des instincts symphiliques spéciaux ? et : L'hypothèse de la sélection amicale est-elle nécessaire pour expliquer les faits ? A mon idée, les deux questions doivent recevoir des réponses négatives.

Il est inutile d'examiner tous les divers symphiles que WASMANN a étudiés si longuement et si assidûment. J'ai donné déjà un court exposé du cas de *Lomechusa strumosa*, son grand cheval de bataille et, suivant lui-même, l'un des symphiles les plus typiques ; c'est là un exemple suffisant. WASMANN pense que l'hôte de cet insecte, *Formica sanguinea*, a acquis, au cours de sa phylogénie, un instinct symphilique spécial, qui le pousse à nourrir *Lomechusa* au détriment de ses propres colonies et donc au détriment de son espèce ; il considère que ce cas fournit un argument crucial contre la sélection naturelle. Il applique naturellement le même raisonnement, *mutatis mutandis*, à *Claviger testaceus* qui vit avec *Lasius flavus*, aux Paussidés qui vivent avec différentes espèces de *Pheidole*, aux Staphilinidés physogastriques qui vivent avec divers termites, etc., etc.

Pour que l'argument semble plausible, il ne faut point lui appliquer une critique bien profonde. Lorsque nous demandons comment s'établissent chez *sanguinea*, les instincts particuliers qui poussent à nourrir le *Lomechusa*, comment ils deviennent héréditaires, nous voyons que WASMANN a considéré en grande partie les points en litige comme déjà donnés. Nous ne savons évidemment rien de la phylogénie de *sanguinea* dans ses rapports avec *Lomechusa*. Dans les colonies assez âgées pour être infestées par le Coléoptère, la reine de *sanguinea* et ses descendants femelles, n'accordent pas une attention particulière au parasite, et ne pourraient donc acquérir que par inspiration un instinct comme celui que WASMANN suppose. Les ouvrières, qui s'occupent du Coléoptère, se reproduisent rarement et ne se reproduisent sans doute jamais dans les colonies infestées ; elles ne sont donc point en état de transmettre un instinct, en admettant qu'elles l'aient acquis. Et comme la couvée de *sanguinea* est ou bien largement dévorée ou bien convertie en pseudogynes infécondes, si bien que la colonie tend à disparaître, il n'y a plus rien qui puisse

engendrer et transmettre un instinct aussi spécialisé que celui qui a trait à un symphile donné, sauf quelque circonstance extérieure favorable (1). Ajoutons à cela le fait que le *Lomechusa* est un parasite local ou sporadique ; cela rend le cas de WASMANN absolument désespéré. Il pourrait évidemment prétendre que primitivement le *Lomechusa* était un parasite universel de *sanguinea*, ou tout au moins, un parasite beaucoup plus abondant et distribué plus uniformément qu'à l'époque actuelle, mais si cela était, comment *sanguinea* aurait-elle pu survivre, si les ravages avaient été aussi importants que l'affirme WASMANN, surtout si nous considérons que cette fourmi est elle-même, comme nous le montrerons dans la prochaine leçon, parasite d'une autre fourmi, *Formica fusca*, et donc dépendante d'un hôte ?

La lecture des mémoires de WASMANN laisse l'impression que cet auteur est d'avis de voir dans la symphilie un phénomène biologique unique, et nous serions conduits à admettre *a priori* un instinct spécifique pour expliquer toute particularité des mœurs des fourmis. Si, parmi mes tantes, il se trouve trois vieilles demoiselles ayant quelque animal favori, et préférant, l'une des chats, l'autre les perroquets, et la troisième les singes, je ne suis guère renseigné si le médecin de la famille, me prenant à part, m'annonce sentencieusement que ma tante Elise a certainement un instinct ælurophile, ma tante Marie, un instinct psittacophile et ma tante Jeanne un instinct pithécophile, et que toute leur conduite s'ex-

(1) D'après LOMNICKI (1921), les mâles formés dans les colonies de *sanguinea* infestées par le *Lomechusa*, peuvent aussi être affectés, atteints de nanisme, (« *micraners* »), n'ayant plus en longueur que la moitié environ de la taille des individus normaux. En admettant que de tels mâles puissent peut-être descendre des ouvrières, ils ne constituent certainement pas un matériel favorable à la transmission des instincts de symphilie acquis par ces ouvrières.

plique de façon satisfaisante par l'existence de ces instincts. Il est visible que le médecin a simplement baptisé de noms grecs les stimuli qui affectent chacune de mes trois tantes, en y ajoutant un suffixe indiquant le « penchant » ; il a supposé l'existence de ces stimuli comme des entités dans l'esprit de mes tantes, et les fait ressortir naïvement comme une « explication ». On s'étonne que tant de siècles soient nécessaires pour déraciner ce mode scolastique de raisonner, déjà si finement raillé par MOLIERE, qui alléguait la « *virtus dormitiva* » comme explication des effets soporifiques de l'opium.

Les faits et considérations rapportés dans cette leçon et la précédente me paraissent former un argument formidable contre l'existence d'instincts symphiliques spécifiques ; en particulier, si les rapports entre parents et enfants, ou entre les ouvrières nourrices et la couvée, sont trophallactiques, il en est de même, par essence, des rapports entre l'hôte et le symphile. Il n'est donc pas nécessaire de supposer que, chez les fourmis et les termites, l'instinct nourricier primitif, qui est une alimentation mutuelle, a été spécialisé ou modifié au cours de la phylogénie en s'adaptant à des symphiles particuliers. De légères modifications ontogéniques, restant dans les limites des actes plastiques, ou « intelligents », des fourmis, apparaissant comme une réponse à l'organisation et aux habitudes spécifiques des symphiles, paraissent amplement suffire à expliquer tous ces phénomènes.

Mais les instincts symphiliques et la sélection amicale ne sont que deux des notions particulières introduites par WASMANN dans l'étude générale des associés des fourmis et des termites. Il se sert aussi d'autres conceptions con-

estables, telles que le mimétisme (1), l'hypertélie, la « *Freunddienlichkeit* », et les rapports de son Dieu personnel avec les fourmis et les myrmécophiles. Je ne souhaite point discuter de telles idées, mais seulement indiquer que le biologiste qui subit leur charme risque d'être tôt ou tard conduit à des spéculations qui outrepassent de beaucoup les faits d'observation, ou qui tendent à les déformer. WASMANN a été incapable d'éviter ce piège, comme le montrent ses considérations sur *Termitoxenia* et les genres voisins, ces Phoridés particuliers, subaptères et physogastriques dont je vous ai parlé. Quand il les découvrit pour la première fois, il émit cette affirmation sensationnelle qu'ils étaient hermaphrodites ; qu'ils ne pondaient pas d'œufs et n'avaient pas de larves, comme les autres Diptères, mais qu'ils étaient vivipares, ou plutôt imaginipares et produisaient des jeunes de la forme adulte ; que leurs ailes spéciales étaient utilisées comme organes d'équilibration, ou comme poignées permettant aux termites de les transporter ; qu'ils étaient nourris comme des parasites sur les couvées de termites, etc. Après que ces suppositions ont été répétées par WASMANN, ASSMUTH et autres, pendant quelques années et qu'elles ont été mentionnées comme des faits dans divers ouvrages populaires, il est prouvé maintenant qu'elles sont dénuées de tout fondement. BRUES (1908 b), BUGNION (1913) et SILVESTRI (1920) ont montré que *Termitoxenia* n'est pas hermaphrodite, et KEMNER (1922) a trouvé qu'il pond des œufs, qu'il a des larves du type normal des Diptères, qu'il mange les œufs de termites, que l'adulte

(1) Voir la discussion des idées de WASMANN sur le « mimétisme » chez les associés des fourmis, et de la façon incorrecte dont il use de ce terme, in HEIKERTINGER (1919).

est très probablement nourri par régurgitation, que les ailes ne servent ni de balanciers ni de poignées, etc. En présence de l'écoulement de cet édifice aux conséquences sensationnelles, érigé sur une collection restreinte de spécimens conservés dans l'alcool, sommes-nous blâmables si nous soupçonnons que quelques autres des constructions compliquées dressées par le savant Jésuite peuvent se révéler aussi peu solides lorsqu'on les examinera un jour plus attentivement ?

CHAPITRE X

L'EVOLUTION DES PARASITES SOCIAUX

Guêpes et abeilles parasites. — Fourmis parasites. — *Cleptobiose*, *Lestobiose*, *Parabiose*, *Xénobiose*, etc. — Esclavage (*dolose*), ses variétés : cas de *Formica sanguinea*, des *Polyergus* (fourmis amazones), des *Strongylognathus*, des *Harpagoxenus*. — Parasitisme temporaire. — Parasitisme permanent.

Nous allons aujourd'hui considérer les insectes sociaux qui ont adopté eux-mêmes l'existence de parasites dans les colonies d'autres insectes sociaux ; sujet qui a été extrêmement étudié durant le dernier quart de siècle. Des cas de parasitisme social ont été observés chez tous les groupes de guêpes, abeilles, fourmis et termites, mais ils sont surtout fréquents, et ont été plus soigneusement étudiés, chez les fourmis. Les rapports entre les parasites sociaux et leurs hôtes sont très divers, à la fois dans leur caractère et dans le degré d'intimité. Un parasite et un hôte qui sont étroitement parents par leur structure et par leur éthologie, et qui représentent des espèces d'un même genre, ont entre eux des rapports beaucoup plus étroits que des espèces ayant des relations lointaines ou que celles qui appartiennent à des sous-familles ou à des ordres différents. Ainsi, bien que des colonies de fourmis et de termites puissent contracter des rapports les

unes avec les autres, ces rapports ne sont jamais très intimes et consistent soit en prédatisme de la part des fourmis, soit en un simple parœcisme, ou tolérance indifférente. Du point de vue de l'évolution, il est intéressant de noter que les nombreux cas actuellement connus de parasitisme social sont tous des développements convergents et sporadiques ; et si nous laissons de côté, comme nous en avons l'intention, les termites, du fait de l'insuffisance de nos connaissances et de notre temps trop limité, si nous fixons notre attention sur les seuls Aculéates, nous trouverons que l'infestation de leurs colonies par d'autres Aculéates est, par beaucoup de ses caractères, très différente de tous les types connus de parasitisme. Les seuls phénomènes qui s'en rapprochent sont la parasitisation de groupes et de races humaines par d'autres groupes de races humaines, c'est-à-dire, une parasitisation se produisant entre sociétés de même espèce, sujet qui n'a pas attiré comme il le méritait l'attention des sociologues depuis qu'il fut mis en lumière, il y a de nombreuses années, par MASSART et VANDERVELDE (1893). Certes, GIARD avait parfaitement saisi la signification du parasitisme humain, puisqu'il donna aux travaux des savants belges une place dans son « *Bulletin Scientifique* » (1).

(1) Des cas analogues à ceux que rapportent MASSART et VANDERVELDE dans les paragraphes suivant et beaucoup d'autres, peuvent se présenter à tout observateur, non prévenu, des sociétés humaines actuelles ou à tout historien : « Le parasitisme social, caractérisé par l'emprunt des moyens d'existence, n'occasionne pas de perturbations aussi graves que le parasitisme de nutrition dont nous venons de décrire les effets. Cependant il arrive que les parasites sociaux se multiplient de telle sorte, ou acquièrent un tel degré de nocuité, qu'ils épuisent complètement les travailleurs qui les font vivre. SPENCER rapporte qu'en Orient, la rapacité des monarques a été quel-

*
**

Nous parlerons rapidement des guêpes et des abeilles qui sont des parasites sociaux, avant de passer en revue les cas de parasitisme social offerts par les fourmis. Les guêpes solitaires parasites sont elles-mêmes rares et limitées, autant qu'on sache, aux espèces des genres *Ceropales*, *Nysson*, quelques *Pompilus* peu nombreux (*pectinipes*, *campestris* et *aculeatus*), et quelques *Stizus* (*unicinctus*). Chez les espèces sociales, nous connaissons seulement deux formes parasites, *Vespa austriaca* et *V. arctica*. La première est connue depuis longtemps en Europe, où elle vit dans les nids de *V. rufa* [MORAWITZ (1864), ROBSON (1898), CARPENTER et PACK-BERESFORD (1903), etc.] Tout récemment, BEQUAERT (1916) et SLADEN (1918) ont trouvé *austriaca* aux États-Unis, au Canada et à l'Alaska, mais on ignore encore quel est son hôte nord-américain, bien qu'on le suppose être *V. con-*

quefois jusqu'à prendre une si grande partie du produit des sujets, qu'il fallait ensuite leur rendre de quoi faire les semaines.

L'Espagne, à la fin du siècle dernier, peut être considérée comme le type de la communauté réduite à une sorte de consommation économique par le développement effrayant des parasites et des travailleurs insuffisamment productifs. Sous Philippe III, on comptait 988 couvents de femmes et 32.000 moines mendiants ; le nombre des monastères avait triplé pendant les cinquante années qui précédèrent 1624, et le nombre des moines s'était accru dans une proportion plus forte encore. Le recensement de 1788 donna un total de 1.221.000 prêtres, soldats, marins, nobles, avocats, employés du fisc, étudiants et domestiques sur environ 3.800.000 hommes, desquels il faut déduire encore une masse de mendiants, de vagabonds, etc. (ROCHER, *Principes d'Econ. Pol.* II. p. 144, 145. Trad. NOLOWSKI) ».

sobrina. FLETCHER (1908), TAYLOR et moi (1921), nous avons prouvé que *V. arctica* vit dans les nids de l'espèce si commune, *V. diabolica*. *Austriaca* et *arctica* ont l'une et l'autre complètement perdu leur caste d'ouvrières, et ne sont donc représentées que par des mâles et des femelles fécondes. Il fut un temps, certainement, où elles n'étaient pas parasites, tout comme leurs hôtes actuels ; mais aujourd'hui, elles sont élevées et nourries par les ouvrières des hôtes, absolument comme les propres formes sexuées, plus favorisées, de ces derniers. Il résulte de ce mode d'alimentation que ces insectes sociaux, primitivement indépendants, et possédant deux castes distinctes de femelles, sont actuellement revenues au statut des insectes solitaires, n'ayant qu'un type unique de femelle.

Comme nous connaissons plusieurs genres d'abeilles solitaires parasites, (voir WHEELER 1919a), nous ne sommes point surpris de découvrir des Apidés parmi les parasites des abeilles sociales. En fait, toutes les sous-familles possèdent de tels satellites, sauf les Apinés, et, dans chaque cas, il est évident que le parasite dérive du même genre que l'hôte. BRAUNS (1902) a décrit une espèce, *Eucondylops konowi*, comme parasite de l'*Allodape*, mais il n'a recueilli aucune observation sur ses mœurs. Les abeilles banales du genre *Sphécodes*, ont été étudiées par un grand nombre de chercheurs : WALCKENAER (1817), WESMAEL (1835), LEPELETIER (1841), SPINOLA (1851), TASCHENBERG (1866), F. SMITH (1851), SICHEL (1865), BREITENBACH (1878), J. PÉREZ (1884), PERKINS (1887, 1889), MORICE (1901), FERTON (1890, 1898, 1905), MARCHAL (1890, 1894), SLADEN (1895), NIELSEN (1903), FRIESE (1923), mais il nous manque encore des données définitives sur leurs relations avec leurs hôtes, les abeilles du genre *Halictus*. Un mémoire de STÖCKHERT, qui promettait d'éclaircir la question, n'a pas encore été publié. D'après les observations de la plupart des auteurs indiqués plus haut, il semblerait que les femelles âgées d'*Halictus* qui veillent à l'entrée du nid, s'opposent violemment à l'invasion des Sphécodes. FERTON (1905) a vu un *S. subquadratus* faire irruption dans un nid de *Halic-*

tus malachurus : « Ne pouvant saisir la sentinelle qui lui barrait le passage avec sa tête, il creusait un trou contre le terrier des Abeilles ; il parvint ainsi à saisir et à tuer la gardienne, qu'il rejeta derrière lui en dehors du conduit. Un second, puis un troisième *Halictus* vinrent successivement remplacer le premier, et eurent le même sort. » Après avoir conquis une entrée du nid, le Sphécode paraît détruire les œufs des cellules achevées par les *Halictus*, et pondre ses propres œufs à leur place, de sorte que les larves qui en naissent n'ont point à entrer en compétition avec les propriétaires légitimes du pollen et du nectar emmagasinés. Le Sphécode est donc un parasite prédateur. Cependant, quelques auteurs (HESELHAUS 1923, etc.) ont récemment soutenu que cette abeille construit et approvisionne ses propres alvéoles à l'intérieur des nids d'*Halictus*.

Les parasites les plus intéressants des abeilles sont incontestablement les espèces de *Psithyrus* (*Apathus*), qui sont depuis longtemps connues pour vivre et se reproduire dans les colonies de *Bombus*. Les espèces européennes ont été étudiées par F. SMITH (1855), HOFFER (1881, 1888), FRIESE (1888, 1923), SLADEN (1899, 1912), WAGNER (1907), etc. ; certaines espèces de l'Amérique du Nord par SLADEN (1915), FRISON (1916, 1921) et PLATH (1922). Le genre *Psithyrus* est évidemment un rejeton du genre *Bombus*, et, comme les guêpes parasites, il a perdu sa caste d'ouvrières. Il est très probable que les espèces de ce genre sont polyphylétiques, c'est-à-dire qu'elles dérivent de plusieurs espèces différentes de *Bombus*. Comme chez d'autres abeilles parasites, les femelles n'ont point développé l'appareil collecteur des pattes postérieures, mais, à tous autres égards, elles ressemblent absolument à leurs hôtes. Dans quelques espèces, cette ressemblance est remarquablement frappante, surtout dans la coloration, et on l'a interprétée comme une forme de mimétisme ; mais, d'après la théorie de la dérivation polyphylétique, elle serait véritablement génétique (PLATH, 1922). La femelle de *Psithyrus* a quelque difficulté à pénétrer dans un nid de *Bombus* ; mais, lorsqu'elle y est installée, elle ne tolère plus la présence d'une autre femelle de *Psithyrus*. Suivant SLADEN, le parasite tue la reine de l'hôte, mais SMITH, HOFFER, et PLATH ont montré que cela ne se produit pas toujours, ni même d'une façon générale. PLATH a découvert, pour une espèce nord-américaine, *Ps. laboriosus*, qu'après avoir réussi à pénétrer dans le nid de *Bombus vagans*, le parasite intimide les ouvrières en les bousculant avec violence, mais il ne les pique pas. Après cette période de « prise de contact », les membres de la colonie de *vagans-laboriosus* ne présentent entre eux pas plus

d'hostilité que les membres d'une colonie non infestée. La reine parasite ne pond pas toujours (si même cela lui arrive) ses œufs dans une masse de pollen contenant déjà des œufs ou des larves de l'hôte ; mais, comme la reine des *Bombus*, elle construit ses propres alvéoles et, comme cette dernière, elle les fixe à un ou à plusieurs des cocons déjà existants. Néanmoins, suivant PLATH, la femelle de *Psithyrus* détruit les œufs et les jeunes larves de son hôte, ce qui lui assure l'élevage de sa propre couvée par les ouvrières de *Bombus*. Ainsi donc, le parasite se comporte bien comme un prédateur.

FRIESE (1923) a publié de courtes notes, extrêmement intéressantes, sur une abeille néotropicale prédatrice de la famille des Méliponinés. Il considère cette espèce, précédemment appelée *Trigona limao*, comme le type d'un nouveau sous-genre, *Lestrimelitta* (FRIESE 1903), parce que les ouvrières n'ont point de corbula aux pattes postérieures, caractère prouvant qu'elles ne récoltent pas de pollen. Il soutient que *limao* est bien une abeille voleuse, qui subjugué les colonies de quelques espèces industrielles de *Trigona*, chasse ou tue les propriétaires légitimes du nid, s'installe dans ce nid et se nourrit du pollen et du miel qui y sont accumulés, puis s'en va conquérir le nid de quelque autre colonie pacifique.

Ces quelques indications sommaires sur les abeilles sociales parasites montrent très nettement qu'elles sont toutes plus ou moins prédatrices. La *Lestrimelitta* est, par le fait, si fortement prédatrice qu'on peut à peine la considérer comme un parasite. *Psithyrus* dénote aussi un caractère nettement prédateur dans sa façon de pénétrer dans le nid, d'assurer par force son adoption et de détruire les œufs et les larves de son hôte. Les mœurs des Sphécodes paraissent similaires, d'après ce que nous en savons. Celles de *Vespa austriaca* et *arctica* n'ont pas été étudiées, mais ces parasites ne doivent certainement pas être adoptés par leurs hôtes sans qu'il y ait conflit.

*
* *

La littérature se rapportant aux parasites sociaux des

fourmis a pris une extension si considérable qu'il m'est impossible de la mentionner toute. La majeure partie en est consignée dans mes ouvrages (1910, 1923) et dans le premier volume de WASMANN, « *Gesellschaftsleben der Ameisen* » (1915 c). Comme on pouvait s'y attendre, les faits se compliquent singulièrement quand un superorganisme social, comme une colonie de fourmis, s'associe intimement avec une autre colonie. Il y a longtemps déjà, WASMANN (1891) divisa ces associations en deux catégories, les « *nids composés* » et les « *colonies mixtes* ». Quoique cette division soit encore assez correcte, la distinction n'est pas aussi tranchée que WASMANN le supposait ; je le montrerai par la suite. Les nids composés sont des associations entre deux ou plusieurs colonies entières de fourmis, de fourmis et de termites, ou de termites, vivant dans une contiguïté étroite, mais en réalité dans des nids différents, et élevant séparément leurs couvées respectives. Les colonies mixtes de fourmis (on n'en connaît pas chez les termites) représentent une fusion du personnel de deux ou rarement plusieurs colonies, qui occupent le même nid et élèvent leurs couvées en commun. A quelques rares exceptions près, seule l'une des colonies est complète, c'est-à-dire possédant une reine fertile aussi bien que des ouvrières. Les fourmis qui forment des nids composés peuvent être divisées en plusieurs sous-catégories, les *cleptobiotiques*, *lestobiotiques*, *parœcismiques* (*plésiobiotiques*), *parabiotiques* et *xénobiotiques*, ou *myrmécophiles*. Tous ces sous-groupes comprennent un certain nombre de cas, allant de la simple contiguïté, basée sur le prédatisme actif de l'un des composants, jusqu'à l'état de symphilie pure et simple, en passant par la tolérance indifférente ou une coopéra-

tion modérée. Cette série, dont je décrirai quelques cas, se développe donc parallèlement à la série progressive des myrmécophiles et des termitophiles, passant dans leurs relations avec leurs hôtes, des synechthres aux symphiles, par les synœcètes.

1° Différentes colonies de fourmis, même d'une seule espèce, sont si hostiles entre elles que leur simple existence côte à côte implique que l'une des espèces exploite plus ou moins sa voisine. On donne à juste titre le nom de brigands (*cleptobiotiques*) à certaines espèces, de petite taille, mais agressives, qui s'assurent une partie au moins de leur subsistance en guettant au passage les fourrageurs d'une autre espèce et en s'emparant de leur proie. De telles fourmis édifient naturellement leurs nids auprès de ceux des espèces qu'elles dépouillent. Ainsi, *Dorymyrmex pyramicus*, des Etats du Sud-Ouest, construit souvent ses nids dans les environs immédiats, ou même sur les larges talus des fourmis moissonneuses du genre *Pogonomyrmex*.

2° Dans le cas de *lestobiose*, ou de vol, l'exploitation est plus subtile et plus efficiente. Les fourmis voleuses, qui vivent toutes dans le sol et ont des ouvrières très petites, nichent dans les cloisons en terre des fourmilières ou termitières bien peuplées. Les chambres des deux nids sont reliées par des galeries extrêmement étroites, permettant aux fourmis voleuses d'envahir les nids et de dévorer la couvée de leurs voisins plus gros, mais ne permettant pas à ces derniers de pénétrer dans les nids de leurs voleurs, qui sont, ou ignorés, ou négligés, à cause de leur petite taille et de leur odeur neutre. L'abondance de la nourriture qui leur est ainsi assurée leur permet d'élever des reines et des mâles très gros et souvent fortement colorés, mais les ouvrières même sont condamnées à un nanisme perpétuel et à une coloration très atténuée, à cause de leur mode de vie criminel. Les fourmis voleuses les plus remarquables appartiennent au genre *Carebara* et ont été trouvées dans les énormes termitières des tropiques. Les ouvrières de ces fourmis sont minuscules, jaune pâle et aveugles; les reines et les mâles fortement colorés et plusieurs milliers de fois plus gros que les ouvrières. ARNOLD (1916) a suggéré récemment que ces différences extraordinaires dans la taille empêcheraient absolument la reine de nourrir sa première

couvée d'ouvrières et d'établir par suite sa fourmilière de la façon indépendante qui est le type normal chez les autres fourmis. Pour ces raisons, lorsque la reine abandonne le nid maternel pour accomplir son vol nuptial, elle emporte, fixées par leurs mandibules aux masses pileuses de ses pattes, quelques-unes de ces minuscules ouvrières qui l'accompagnent ainsi



Fig. 54. — Reine ailée de *Carebara vidua*, portant de petites ouvrières aveugles de son espèce sur les poils de ses tarse.

jusqu'à ce qu'elle ait édifié sa cellule dans quelque termitière et qui assurent alors l'élevage de sa première couvée.

3° La *plésiobiose* ou *parœcisme* (« voisinage amical ») est un type très banal de relations entre deux ou plus rarement trois ou même quatre espèces de fourmis, vivant dans des nids ayant souvent des galeries entremêlées, mais jamais des galeries communicantes, sous la même roche ou dans la même prairie. En général, quand les fourmis des différentes colonies se rencontrent, elles manifestent une certaine hostilité. Si l'une des espèces est petite et faible, elle se trouve sûrement quelque peu protégée en vivant simplement dans le champ trophoporique de sa voisine plus grosse et plus puissante ; ou bien la plus faible se nourrit en une certaine mesure des déchets de la plus forte. Lorsque les deux espèces sont de grande taille et agressives, elles peuvent peut-être trouver quelque avantage à présenter un front hostile combiné aux attaques d'autres fourmis.

4° Ce que FOREL (1898) a baptisé « *parabiose* », (ce que l'on pourrait traduire par « tutelle »), paraît être un type de relation mieux défini, consistant en une protection mutuelle ou unilatérale. Dans un cas typique que j'ai récemment observé dans la Guyane anglaise (1921), nous avons deux espèces, un petit *Crematogaster* noir, (*C. parabiatica*), et un gros *Camponotus* brun (*C. femoratus*) habitant ensemble dans une grosse boule de terre qu'ils ont agglutinée autour d'une branche d'arbre. Dans ce nid, qu'on peut appeler « jardin de fourmis » puisqu'il porte de nombreux épiphytes, le *Crematogaster* occupe uniquement les portions superficielles et le *Camponotus* les portions centrales. Si le nid est légèrement attaqué, les petites fourmis noires se précipitent au dehors pour lutter contre les intrus ; mais si le danger est plus grave, aussitôt apparaissent les bataillons de l'espèce brune, plus forte et extrêmement belliqueuse. Les *Crematogaster* seraient donc comme les lignes avancées protégeant les *Camponotus*. Bien que les galeries communiquent librement entre elles, et bien que leurs ouvrières aillent ensemble quêter leur nourriture, formant de longues files communes, parmi les végétaux environnants, les deux espèces maintiennent une séparation absolue entre leurs couvées.

5° Les rapports entre les fourmis occupant les nids composés deviennent encore plus intimes dans les cas de *xénobiose*, dont le meilleur exemple est fourni par *Leptothorax emersoni* et

Myrmica canadensis. Comme nous l'avons vu dans une précédente leçon, ce *Leptothorax* est véritablement un associé ou symphile, s'alimentant des sécrétions superficielles de son hôte et de nourriture régurgitée par ce dernier (WHEELER 1901 c, 1903c, 1907c). Bien que les deux espèces élèvent séparément leurs couvées, il est possible, dans les nids artificiels ne contenant pas de terre, de les amener à fusionner leurs couvées et à former une colonie mixte. Au même groupe de fourmis associées appartient probablement une autre espèce nord-américaine, *Synmyrmica chamberlini*, qui vit dans les nids de *Neomyrma nutica*, dans l'Utah, et qui a des mâles aptères; et aussi l'espèce européenne, *Formicoxenus nitidulus* qui vit dans les talus de *Formica rufa* et *pratensis* et a aussi des mâles aptères, mais nettement ergatomorphiques. Bien que *F. nitidulus* ait été étudiée par ADLERZ (1884), WASMANN (1891, 1915c), STAEGER (1918) et STUMPER (1918a, 1918b, 1921), on a encore quelques doutes sur la nature de son aliment. STUMPER pense qu'elle se nourrit de l'eau de pluie chargée de matières végétales, après sa filtration à travers les matériaux du nid de son hôte, mais ceci semble peu probable. Suivant BRUN (1924), STAEGER a indiqué que *Formicoxenus* est bien nourri par son hôte comme *Leptothorax emersoni*.

J'ai trouvé récemment, dans une petite clairière pratiquée pour la construction du laboratoire tropical de l'île Barro Colorado dans le lac de Gatun, Panama, un nouvel associé des fourmis, très spécial, dont je donnerai ici une description succincte, en attendant la publication de mes mémoires sur sa taxonomie et ses mœurs (1925). Pendant la saison des pluies, on trouve dans cette île au moins quatorze espèces de fourmis cultivant des champignons, appartenant à la tribu des Attini, et représentant à peu près tous les genres décrits; beaucoup d'entre elles sont présentes dans la petite clairière en question. J'ai découvert plus de douze nids d'une forme minuscule, *Sericomyrmex amabilis*, sp. nov., à quelques pas du laboratoire, chacun renfermant un ou plusieurs jardins de champignons dans de petites chambres et souvent suspendus à des racines laissées intactes par les fourmis quand elles creusèrent le sol. Il y avait cent à trois cents ouvrières par nid, une seule reine très nonchalante et une nombreuse couvée, élevée dans les jardins de champignons, qui avaient seulement deux à trois pouces de diamètre. Dans presque tous les nids, j'ai rencontré une colonie d'une fourmi associée, appartenant à un genre néotropical très singulier, *Megalomyrmex*, mais représentant une espèce et un sous-genre nouveaux, que j'ai appe-

lée *Cepobroticus symmetochus*. C'est une fourmi menue, plus petite et plus grêle que son hôte, rouge et hérissé de

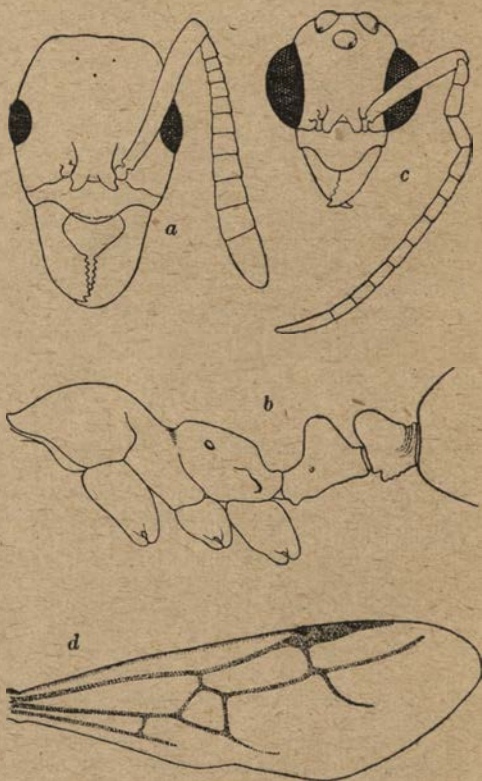


Fig. 55. — *Megalomyrmex (Cepobroticus) symmetochus* Wheeler. a. tête d'ouvrière ; c. tête de mâle.

poils. En outre, ses colonies sont plus petites, comprenant seulement de quarante à cinquante individus, et une reine uni-

que, pas plus grosse que les ouvrières. Les deux espèces vivent ensemble amicalement, et, à l'occasion, se lèchent entre elles, mais elles n'échangent aucune autre attention. Quand on les transporte dans les nids artificiels, on voit les ouvrières des deux espèces vivre et se nourrir sur les jardins de champignons qui sont cultivés exclusivement par les *Sericomyrmex*. Les reines, qu'on trouve souvent côte à côte sur les champignons, éparpillent leurs œufs parmi les bouquets d'hyphes. Les larves et les pupes sont donc mélangées les unes aux autres, mais, à ce que j'ai vu, chaque espèce s'occupe uniquement de sa propre progéniture. Ce cas est exceptionnellement intéressant, d'abord parce que la fourmi associée appartient à un genre particulier, dont les autres espèces connues ne sont nullement mycétophages, et, d'autre part, parce qu'il se présente dans des conditions qui forment nettement un intermédiaire entre les nids composés et les colonies mixtes de WASMANN. J'ai désigné cette forme nouvelle et unique de symbiose sociale du nom de « *mycétométochie* ».

*
**

Les fourmis vivant dans les divers nids composés ne sont pas très proches parentes, mais appartiennent à des genres différents ou même à des sous-familles différentes; ceci explique qu'elles occupent des nids séparés et qu'elles n'élèvent pas en commun leurs couvées, les soins réclamés par la couvée étant extrêmement délicats et variant beaucoup d'une espèce à l'autre. Nous nous attendons par suite à trouver que les colonies mixtes soient formées seulement par des espèces très rapprochées, c'est-à-dire appartenant soit au même genre, soit à des genres très voisins; cela a bien été reconnu exact. Mais avant d'examiner les divers types de colonies mixtes, il nous faut insister sur deux faits :

1° On a découvert que beaucoup de fourmis volent et mangent les larves et les pupes appartenant à d'autres colonies, de leur propre espèce ou d'espèces différentes.

Toute une sous-famille, celle des Dorylinés, pratique très nettement et de façon constante ce genre de rapt.

J'ai été souvent témoin de telles expéditions accomplies par nos très petites espèces d'*Eciton* (*Acamatus*), et j'ai observé tout récemment les mêmes habitudes, mais à plus grande échelle, dans des espèces plus grosses (*E. burchelli* et *hamatum*). J'ai, en outre, observé, en Australie, que les membres d'un genre, au moins, de Cérapachylinés, *Phyracaces*, font des ravages du même genre dans les colonies d'autres fourmis, dont elles prennent la couvée et la transportent comme une proie dans leurs propres nids. M. J. CLARK, de Perth (Australie occidentale) m'a raconté qu'il a été récemment témoin d'une expédition de ce genre, exécutée dans une colonie d'*Iridomyrmex gracilis*, par une espèce non décrite de *Phyracaces* (1).

Il arrive fréquemment que les jeunes ainsi volés soient dévorés, mais, dans les colonies bien approvisionnées, on leur laisse achever leur développement et les ouvrières ainsi formées sont adoptées comme membres *bonâ fide* de la colonie, même si elles appartiennent à une espèce différente. Il est ainsi possible de produire expérimentalement une colonie mixte, en fournissant à la colonie la couvée, à maturité, d'une autre espèce. Par ce moyen, Miss FIELDE (1905) parvint à amener des espèces appar-

(1) Rappelons que Darwin faisait dériver de ces mœurs l'habitude de faire des esclaves, que possède *Formica sanguinea*, et, en dépit de tous les arguments dont WASMANN appuie l'hypothèse inverse, je crois encore qu'il y a une très grande part de vérité dans l'hypothèse phylogénétique du grand naturaliste. *F. sanguinea* a été primitivement une fourmi prédatrice, descendant très probablement de formes ayant des habitudes très voisines de celles d'*Eciton*; mais actuellement, elle en est venue à limiter ses incursions à certaines espèces, abondantes et prolifiques, du même genre qu'elle (variétés de *F. fusca*, *cinerea*, *neogagates*, *pallidefulva*, etc.). Elle dévore toujours la plus grande partie des larves et des pupes dont elle s'est emparée.

tenant même à des sous-familles différentes, à vivre ensemble dans une entente parfaite. Il est intéressant de constater, en outre, que les fourmis élevées ainsi dans la colonie d'une espèce étrangère peuvent se montrer très hostiles vis-à-vis de leurs propres sœurs qui sont restées et se sont développées dans le nid maternel.

2° Le second point, sur lequel je désire insister, est le suivant : les colonies mixtes rencontrées dans la nature ne sont point produites, dans le premier cas, simplement par le vol de la couvée d'une espèce étrangère, mais aussi par une jeune reine d'une espèce parasite, qui n'est point capable d'établir une colonie indépendante et qui envahit le nid d'une autre espèce, laquelle devient ainsi son hôte. L'envahisseur et l'hôte se comportent différemment suivant les espèces ; mais, dans presque tous les cas observés, la reine de l'hôte, si elle existe, est tuée, et l'intruse prend sa place. Comme la reine des fourmis est véritablement l'organe reproducteur de la colonie considérée comme un superorganisme, on peut dire que la colonie envahie est castrée et son personnel d'ouvrières stériles est contraint de consacrer toutes ses forces à élever la couvée que produit aussitôt le parasite fécond.

Ayant présentes à l'esprit ces considérations générales, nous allons examiner maintenant les divers types de colonies mixtes, parmi lesquelles nous distinguerons trois catégories : celles des *faiseurs d'esclaves*, et celles des *parasites sociaux, temporaires ou permanents*.

*
* *

1° Le phénomène particulier connu sous le nom d'*esclavage*, ou « *doulose* », se produit dans deux genres de

Formicinés, *Formica* et *Polyergus*, et deux genres de Myrmicinés, *Strongylognathus* et *Harpagoxenus* ; il présente trois stades phylogénétiques : un stade primitif, (a) chez *Formica sanguinea*, un stade culminant (b) chez *Polyergus* et un stade évanescent (c) ou dégénéré (d) chez *Strongylognathus* et *Harpagoxenus*.

a) *Formica sanguinea* est une fourmi rouge esclavagiste, commune mais plutôt localisée et ayant un abdomen noir ou brun ; elle est représentée par de nombreuses sous-espèces et variétés, occupant le nord de l'Europe, l'Asie et le Nord de l'Amérique. Elle est facile à distinguer des autres espèces du genre, au moins dans l'Ancien Continent et les Etats-Unis de l'Est, par la découpeure très accentuée du chaperon. *Sanguinea* est l'une des fourmis les plus intelligentes, et par suite l'une des plus intéressantes à conserver dans les nids artificiels. Ses mœurs furent étudiées en premier lieu, il y a plus d'un siècle, par Pierre HUBER (1810), le fils de François HUBER, l'aveugle, et, depuis, elle a toujours attiré l'attention des myrmécologistes, parce que ses armées d'ouvrières font des incursions périodiques dans les colonies d'une espèce noire très commune, *Formica fusca* ; elles enlèvent les larves et pupes d'ouvrières, les transportent dans leur nid, en laissant beaucoup se développer et les conservent comme membres de leur colonie. Ainsi la colonie est mixte, et les individus noirs ont été appelés *esclaves* à cause de leur provenance et de leur couleur. Il est évident toutefois, que ce terme est peu approprié, car un esclave est « un homme qui est la propriété d'un autre homme, occupant politiquement et socialement un niveau inférieur à celui des citoyens ordinaires, et contraint par la force au travail » (NIEBOER) ; et aucun de ces caractères distinctifs n'est applicable aux ouvrières *fusca* dans le nid de *sanguinea*. On devrait plutôt les appeler des « *auxiliaires* » (Hilfsameisen). L'une au moins des sous-espèces de *sanguinea* (*aserva*) ne fait pas d'esclaves, et les colonies de quelques formes perdent cette habitude au bout d'un certain temps ; la colonie de *sanguinea*, une fois établie, peut donc parfaitement mener une vie indépendante.

DARWIN et d'autres ont fourni des explications variées de cette habitude particulière aux *sanguinea*, mais la signification en est restée obscure, jusqu'à ce que j'aie découvert (1905, 1906, 1907a, 1908b) qu'elle a son origine dans les mœurs de la

jeune reine. Celle-ci est absolument incapable de fonder seule une colonie ; aussi, après son vol nuptial, doit-elle adopter l'une des trois méthodes suivantes : ou retourner au nid ou elle a été élevée, ou pénétrer dans quelque autre nid de *sanguinea*, ou envahir un nid de *Formica fusca*. Comme le premier et le second moyens sont quelquefois adoptés par d'autres fourmis et ne conduisent point à la formation de colonies mixtes, nous ne nous y arrêterons pas davantage et nous étudierons seulement le troisième. Dès que la reine *sanguinea*



Fig. 56. — *Formica sanguinea* (profil). a. reine (ailes et pattes supprimées) ; b. pseudogyne ; c. ouvrière ; d. tête d'ouvrière, avec l'échancre caractéristique sur le clypeus.

a envahi une colonie de *fusca*, elle devient très agitée, elle s'intéresse beaucoup à la couvée, prend et réunit en une pile autant de pupes qu'elle en peut saisir et monte la garde autour d'elles. Elle tue quelques ouvrières *fusca* qui sont assez hardies pour tenter de reprendre leur bien et elle est bientôt laissée en toute tranquillité, maîtresse du produit de son larcin. Parfois, des ouvrières *fusca* sortent des cocons et adoptent immédiatement une attitude amicale à l'égard de la reine, la

nourrissent par régurgitation et la traitent comme si elle était leur propre mère. Elle commence à pondre des œufs et les larves qui en sortent sont nourries et élevées par les ouvrières noires, si bien que l'apparition des ouvrières *sanguinea* coïncide avec la formation d'une colonie mixte. Ces ouvrières prouvent qu'elles ont hérité de leur mère les tendances à voler la couvée des colonies voisines de *fusca*, mais elles pratiquent ce vol en groupe et transportent la couvée de *fusca* dans leur nid. Dans certaines colonies, comme je l'ai indiqué, cette tendance au vol et à l'esclavage peut disparaître après un certain temps et, chez *aserva*, elle semble s'effacer très précocement, ou peut-être même n'est-elle pas transmise aux ouvrières. Dans de tels cas, le personnel des colonies âgées peut donc être uniquement formé de *sanguinea*, après que soient mortes de vieillesse les ouvrières *fusca* du premier lot volé et élevé par la reine.

Ces mœurs, que j'ai observées chez les jeunes reines de sous-espèces américaines de *sanguinea*, ont été plus tard retrouvées chez les formes européennes typiques, par VIEHMEYER (1908, 1909, 1910 a, 1910 b), WASMANN (1908 a, 1909 c, 1910 b) et DONISTHORPE (1910, 1911). Il est évident que l'esclavage est au fond une forme de prédatisme et tire son origine de l'impossibilité où se trouve la jeune reine de fonder une colonie sans l'aide d'ouvrières. A l'encontre de la plupart des reines de fourmis, elle n'a pu accumuler dans son corps assez de nourriture pour supporter un long jeûne et alimenter sa première couvée. A un autre point de vue, elle est certainement un parasite, et les ouvrières *fusca* en sont l'hôte. La colonie pouvant éventuellement cesser d'accroître son personnel ouvrier par le vol de couvées de *fusca*, c'est là une raison suffisante pour donner à ce type d'esclavage le qualificatif de temporaire, aigu ou facultatif.

b) Les espèces de *Polyergus*, ou « amazones » comme les a appelées Pierre HUBER (1810), ont à peu près la même distribution que *sanguinea* et ont pour esclaves les mêmes espèces

de *Formica*; mais leur façon de s'assurer ces esclaves est extrêmement perfectionnée. Les amazones sont de très belles fourmis rouges (sauf l'espèce japonaise, *P. samurai*, qui est noire); elles ont des mandibules minces, en forme de faucille, parfaitement adaptées pour le combat, mais inutilisables pour creuser le sol ou capturer une proie. Ces insectes ne peuvent donc, ni faire des nids, ni se nourrir eux-mêmes, ni soigner leurs jeunes; ils dépendent absolument de leurs esclaves. Comme *sanguinea*, les amazones font des incursions périodiques, qui ont toujours lieu, pour on ne sait quelle raison, l'après-midi; mais leurs armées ont une organisation et une tactique des plus perfectionnées; la soumission et le pillage



Fig. 57. — *Polyergus lucidus*. a. ouvrière (profil);
b. tête avec mandibules en faucille.

des colonies de *fusca* s'effectuent avec rapidité et précision, on peut dire même avec l'éclat le plus consommé. En général, à l'approche des amazones, les ouvrières *fusca* fuient terrifiées; mais si elles tentent quelque résistance, les amazones leur transpercent la tête de leurs mandibules recourbées. Au sortir des pupes volées, les jeunes ouvrières creusent le nid, nourrissent les *Polyergus*, et élèvent leur couvée, mais elles ne suivent pas les armées dans leurs raids. Les premiers stades de la fondation des colonies ont été étudiés par EMERY (1908b, 1909a, 1909b, 1911a, 1911b), qui trouva que les jeunes reines *Polyergus* se font adopter par quelque petite et faible colonie de *fusca*, après en avoir tué la reine d'une blessure à la

tête. Elle donne ensuite naissance à la couvée qui se livrera plus tard à la conquête et à la soumission des colonies de *Iusca*. Ces tendances aux expéditions ne disparaissant jamais, même dans les colonies âgées, on peut regarder *Polyergus* comme un faiseur d'esclaves chronique, ou obligatoire.

c) En Europe, il y a plusieurs espèces du genre *Strongylognathus*, fort intéressant ; ces fourmis ont, comme *Polyergus*, des mâchoires en faucille, elles appartiennent toutefois à une sous-famille toute différente, celle des Myrmiciniés, et elles vivent toujours dans les colonies de la fourmi des pavés, *Tetramorium cæspitum*. Nos connaissances fragmentaires



Fig. 58. — *Strongylognathus testaceus*. a. ouvrière ; b. tête d'ouvrière ; c. tête d'ouvrière de *Str. huberi* ; d. ouvrière de *Tetramorium cæspitum*.

nous indiquent que ce cas représente un type d'esclavage dégénéré ou évanescent. Les ouvrières de *S. rehbinderi* et *huberi* paraissent faire encore des incursions dans les colonies de *Tetramorium* et transporter les couvées prises (FOREL, 1900), KUTTER (1920, 1923) a observé aussi des raids nocturnes accomplis par *alpinus*, une sous-espèce de *huberi* que j'ai découverte, il y a plusieurs années (1909), près des sources de Visp, en vue du Matterhorn ; dans ces raids, elle est accompagnée par ses esclaves, qui prennent une grande part au combat et ramènent au nid la couvée de leur propre espèce. Dans ce

cas, les esclaves sont vraiment les maîtres et ils semblent employer les *Strongylognathus* simplement pour déconcerter ou effrayer les colonies de *cæspitum*, dont ils veulent voler la couvée. En dernier lieu, l'espèce du genre la mieux connue, *S. testaceus*, ne fait aucune expédition, et sa caste ouvrière tend à disparaître. WASMANN (1891, 1915c), MRAZEK, FOREL et moi (1908), nous avons découvert que les colonies de *cæspitum* infestées par cette espèce conservent leur reine. Il est donc probable que pour fonder sa colonie, la jeune reine *testaceus* s'associe avec une jeune reine *cæspitum*, au moment où celle-ci établit son nid. Dans les colonies mixtes d'autres espèces de *Strongylognathus* et de *Tetramorium*, la reine de l'hôte paraît être éliminée, comme dans les colonies de *Polyergus*.

d) On peut compter encore au nombre des fourmis faiseuses d'esclaves ou doulotiques, un autre genre de Myrmiciniés, *Harpagoxenus*, comprenant seulement deux espèces, *H. sublævis* de l'Europe centrale et septentrionale, et *H. americanus* des Etats de l'Est. Il y a plusieurs années (1906), je découvris cette dernière espèce dans une localité isolée de l'Etat de New-York ; elle vivait au sein des colonies de *Leptothorax curvispinosus*, dans des troncs creux de sureau ; mais jamais on ne l'a retrouvée en cet endroit. L'espèce européenne *sublævis* a été étudiée par ADLERZ (1896) en Suède, où elle n'a que des reines ergatoïdes, et par VIEHMEYER (1906, 1912, 1921) en Allemagne, où elle a, en plus, des reines ailées. Ces deux chercheurs ont trouvé que les ergatoïdes et les ouvrières font irruption dans les nids de *Leptothorax acervorum* ou *muscorum*, prennent la couvée et l'emportent dans leur nid. Suivant VIEHMEYER, cet *Harpagoxenus* se comporte comme *Polyergus* et présente une dépendance absolue vis-à-vis de ses esclaves. Cet auteur décrit comme suit le mode de formation de la colonie, qui rappelle celui de *sanguinea* : « Comme chez toutes les fourmis parasites, la colonie se fonde suivant le type dépendant. La fondation a lieu sans doute pendant les expéditions de conquête. Les femelles ergatoïdes participent à ces raids et restent en arrière dans le nid dépouillé, afin d'y élever pour leur propre compte un premier lot d'auxiliaires provenant des races pupes de *Leptothorax* qui y ont été laissées ou qui leur sont échues en partage. J'ai découvert deux fois de telles colonies, récemment fondées (Dresde 1908, et Oberrittergrün 1915). Elles consistaient en une femelle solitaire, ergatoïde, avec, dans un cas, une seule, dans l'autre

↑
deux, ouvrières *Leptothorax* et quelques jeunes des auxiliaires. Des expériences ont, en outre, prouvé qu'une femelle isolée parvient très bien à piller un nid et voler les pupes. Mais, dans le cas des femelles ergatoïdes, ce type de fondation est improbable, car la réussite en est moins sûre que lorsque la colonie se fonde au cours d'un raid. D'ailleurs, les deux jeunes colonies paraissaient avoir été établies dans les nids pillés. »

*
**

↓
2° En 1904, j'ai découvert un autre mode de formation des colonies mixtes, que j'ai appelé *parasitisme temporaire*, et qui pourrait aussi être appelé parasitisme aigü, ou protélien. Ce type se rencontre chez un certain nombre d'espèces appartenant au moins à trois sous-familles de fourmis ; plusieurs *Formicæ* et *Lasii*, parmi les Formicinés, certaines espèces de *Bothriomyrmex* chez les Dolichoderinés, et quelques rares espèces d'*Aphænogaster* et de *Crematogaster* chez les Myrmicinés.

Je l'ai découvert d'abord chez *Formica consocians*, qui appartient à un groupe d'espèces (groupe de *microgyna*) représentées seulement dans l'Amérique du Nord et caractérisées par les reines très petites, souvent plus petites ou du moins pas plus grosses que les plus grandes ouvrières, et parfois très différentes par la couleur ou la pilosité, — jaunes ou rouges, avec de longs poils dorés. Ces caractères sont très significatifs, puisqu'ils sont justement ceux des myrmécophiles symphiles. La jeune reine de ces fourmis pénètre dans le nid d'une autre *Formica*, appartenant au groupe de *fusca*, ou de *pallidifulva* ; elle se fait adopter facilement, sans doute à cause de sa petite taille et de son odeur attirante. On ne connaît pas avec certitude le sort de la reine de l'hôte, dans les nids ainsi envahis, mais elle est probablement tuée par ses propres ouvrières. Le parasite commence alors à produire sa couvée, qui est soignée par les ouvrières de l'hôte, et il en résulte une colonie mixte. Comme les descendants de la reine n'ont aucune tendance à piller d'autres nids de l'espèce-hôte, et, comme les ouvrières de l'hôte meurent naturellement au

cours de quelques années, il ne reste qu'une colonie pure de l'espèce parasite, qui peut s'accroître jusqu'à être très populeuse et très agressive ; cela rappelle de superbe façon certaines institutions humaines, qui, après un stade de parasitisme humble et servile, ont acquis, au cours des siècles, une puissance exubérante et insolente. Par la suite, ce mode de

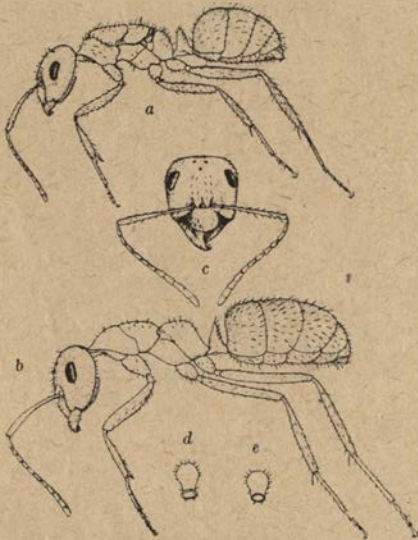


Fig. 59. — *Formica microgyna*. a. reine (ailes supprimées) ; b. grande ouvrière (à la même échelle) ; c. sa tête ; d. et e. petioles d'ouvrière et de reine, face postérieure.

parasitisme temporaire fut découvert dans deux autres groupes, dont les types sont *F. rufa* et *exsecta*. Ces fourmis (*F. rufa*, *pratensis*, *obscuripes*, *exsectoides*) dressent souvent des nids en monticule atteignant des dimensions considérables, soit en Europe, soit dans l'Amérique du Nord. La méthode suivie pour fonder leurs colonies a été étudiée par WASMANN, VIEHMEYER

(1908), DONISTHORPE (1909, etc.), BRUN (1910, 1912 a, 1912 b, 1913 a, 1913 b, 1924), CRAWLEY et DONISTHORPE (1913), KUTTER (1913 a, 1913 b, 1917), TANQUARY (1911), moi-même (1908 c, 1909) et d'autres (1).

On a découvert aussi que les diverses sous-espèces et variétés de *Lasius umbratus*, d'Europe et d'Amérique du Nord, sont des parasites sociaux temporaires de *L. niger* et de ses variétés (CRAWLEY 1909, CRAWLEY et DONISTHORPE 1913, WASMANN 1909b, 1923a, TANQUARY 1911, WHEELER 1917a, RUSHKAMP 1924), et, ce qui est plus remarquable, que l'espèce européenne aberrante *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* établit ses colonies avec l'aide d'ouvrières *umbratus* et *bicornis*. (DONISTHORPE 1897, 1922, etc., CRAWLEY 1910a, CRAWLEY et DONISTHORPE 1913, DE LANNOY 1908, FOREL 1908, EMERY 1908a, WASMANN 1909, BÖNNER 1915, LOMNICKI 1922). *L. fuliginosus* est donc un type hyperparasite social temporaire. TANQUARY a observé un cas d'adoption d'une reine de *L. umbratus minutus* par une colonie de *L. niger* var. *americanus*, et, en 1917, il m'a été donné de voir de nombreuses jeunes reines de *L. umbratus subumbratus* rechercher les colonies de *L. niger* var. *neoniger* et *sitkaënsis* et se faisant adopter par elles, à l'altitude de 9.000 pieds, à Cloudcroft, dans les Monts Sacramento, au Nouveau Mexique. La femelle de *subumbratus* est couverte de longs poils jaunes et a une odeur suave particulière. On observe une pilosité analogue chez la femelle de *L. ciliatus* du Cashmir. Les espèces nord-américaines *L. (Acanthomyops) latipes* et *murphyi*, dont les femelles ont aussi des poils dorés ressemblant à des trichomes, sont peut-être des parasites temporaires, ou des hyperparasites de quelques-unes de nos formes de *L. niger* ou *umbratus*.

On ne connaît pas avec certitude le sort exact des reines de l'hôte dans les colonies mixtes de *Lasius*, mais il est probable que la reine de *niger* est tuée par la reine *umbratus*. Dans le cas de *Bothriomyrmex decapitans*, le massacre de la reine de l'hôte a parfaitement été observé par SANTSCHI (1906, 1920), à Tunis. La jeune reine redescendant après son vol nuptial, erre sur le sol, jusqu'à ce qu'elle rencontre le nid d'une colonie de

(1) Plus de vingt espèces de *Formica*, des groupes de *rufa*, *exsecta* et *microgyna*, comprenant un grand nombre de sous-espèces et de variétés, peuvent être aujourd'hui considérés comme des parasites sociaux temporaires, d'espèces et de variétés des groupes de *fusca* et *pallidifulva*.

Tapinoma nigerrimum ; elle se laisse prendre et arrêter par les ouvrières ; celles-ci se mettent en devoir de l'entraîner dans leur terrier en la tirant par ses pattes et ses antennes. Après avoir pénétré dans le nid, le parasite est parfois attaqué par les ouvrières ; mais elle se réfugie alors sur la couvée ou sur le dos de la grosse reine de *Tapinoma*. Dans l'une ou l'autre de ces positions, elle paraît absolument à l'abri de toute attaque, sans doute parce que sa propre odeur est dominée par celle de la couvée ou de la reine de l'hôte. SANTSCHI a observé que le parasite passe souvent de longues heures sur le dos de la reine de *Tapinoma*, et que, dans cette position, elle s'occupe à couper la tête de son hôte. Tout en accomplissant ce cruel exploit, elle acquiert peu à peu l'odeur du nid et elle est adoptée par les ouvrières *Tapinoma*, à la place de leur malheureuse mère. A partir de ce moment, le parasite s'occupe de leur faire élever sa couvée. Il arrive que les ouvrières hôtes meurent de vieillesse et le nid devient alors la propriété d'une colonie pure et prospère de *Bothriomyrmex decapitans*.

*
**

3° Il n'y a pas moins de 14 genres et 17 espèces de fourmis, de diverses parties du monde, qui puissent être classées au nombre des *parasites sociaux permanents* ou *chroniques*. Elles ont toutes complètement perdu leur caste ouvrière, et ressemblent étroitement, à cet égard, à *Vespa austriaca* et *arctica* et aux espèces de *Psithyrus*.

Nous distinguons deux types parmi ces parasites permanents, ceux chez lesquels mâles et femelles ont une même taille et même structure et qui ont des mœurs normales ou peu modifiées (*Epipheidole*, *Sympheidole*, *Wheeleriella*, *Epæcus*, etc.), et ceux chez lesquels l'un des sexes, ou les deux, présentent des modifications dégénératives nettes (*Anergates*, *Anergatides*, *Bruchomyrma*).

Les jeunes reines pénètrent dans les nids d'autres fourmis, et se font adopter, comme les reines des parasites temporai-

res. Il semble que la reine de l'hôte soit régulièrement assassinée par ses propres ouvrières. Ceci a du moins été observé par SANTSCHI (FÖREL 1906) dans le cas de *Wheeleriella santschii*, qui vit dans les nids d'une espèce nord-africaine banale, *Monomorium salomonis*. Après la fécondation, la reine de *Wheeleriella* erre de ci de là à la surface du sol, cherchant un nid de *Monomorium*. Quand elle s'approche de l'entrée d'un tel nid, elle est « arrêtée », comme dit SANTSCHI, par une bande d'ouvrières de *Monomorium*, qui s'attachent à ses pattes et a



Fig. 60. — *Wheeleriella santschii*, femelle (Tunis).

ses antennes et l'entraînent ainsi dans leurs galeries. Quelquefois, on l'a vue s'élancer subitement, et de son propre mouvement, dans l'entrée du nid, et être arrêtée à l'intérieur. Les *Monomorium* ne donnent aucune marque d'irritation et la reine peut bientôt aller et venir le long des galeries sans être molestée. Les ouvrières commencent à la nourrir et l'adoptent, et en peu de jours, elle pond ses premiers œufs qui sont acceptés et soignés par les hôtes. Le parasite n'accorde aucune atten-

tion à la reine, beaucoup plus grosse, de *Monomorium*, mais celle-ci est parfois tuée par ses propres ouvrières.

D'autres espèces, comme le fameux *Anergates atratulus* d'Europe, l'*Anergatides kohli* (WASMANN 1915b), récemment découvert au Congo, et le *Bruchomyrma* d'Argentine (SANTSCHI), sont bien plus fortement modifiés et représentent les stades ultimes de la dégénérescence par parasitisme. Chez *Anergates*, qui vit avec *Tetramorium caespitum* et a été étudié par de nombreux chercheurs, la reine est petite et ailée, mais lorsqu'elle



Fig. 61. — *Anergates atratulus*, a. reine vierge ; b. vieille reine pondreuse à abdomen renflé ; c. sa tête vue de face ; d. mâle aptère et pupoïde ; e. sa tête.

a perdu ses ailes et a été adoptée, son abdomen devient démesurément gonflé par les œufs, si bien qu'elle ressemble à une reine âgée de termites. Le mâle est aptère et ressemble à une nymphe ; il est incapable de quitter le nid ; aussi l'accouplement se fait-il entre frères et sœurs (« adelphogamie » de FOREL). On retrouve des conditions analogues chez *Anergatides* et *Bruchomyrma*, qui vivent dans les nids de *Pheidole*. Chez toutes ces espèces sans ouvrières, les descendants de la

reine sont, tous, forcément des mâles et des femelles et sont formés pendant la durée de vie des ouvrières de l'hôte. Les colonies sont donc mixtes durant toute leur existence qui s'achève nécessairement par la mort de l'hôte.

*
**

Bien que le précédent exposé des diverses formes de parasitisme social ait été fortement condensé, afin de le réduire aux limites d'une seule leçon, fort peu de temps me reste pour terminer sur quelques courtes remarques. On a pu noter que tous les hôtes sont très abondants, ont une aire très vaste et sont donc des espèces dominantes. Ceci est particulièrement exact pour les fourmis, *Formica fusca*, *Tetramorium cæspitum*, *Tapinoma sessile*. *Monomorium salomonis*, *Leptothorax acervorum*, etc... En outre, presque tous les hôtes forment de grandes colonies, parce qu'ils ont des reines prolifiques et des ouvrières réussissant parfaitement l'élevage des couvées. Tout au contraire, les parasites sont très rares et sporadiques. C'est particulièrement le cas des faiseurs d'esclaves dégénérés, et des parasites permanents sans caste ouvrière, dont certains comptent parmi les fourmis les plus rares. Pendant plus de quarante ans, FOREL ne put trouver en Suisse qu'un très petit nombre de colonies d'*Anergates atratulus*, bien que ce pays ait une faune de fourmis plutôt exubérante, et cette espèce n'a été découverte que tout récemment en Grande-Bretagne. Dans l'Amérique du Nord, *Epæcus pergandei* a été trouvé une première fois il y a de nombreuses années, et ni MANN ni moi n'avons pu le rencontrer de nouveau, quoique nous ayons examiné des centaines de colonies de son hôte, la banale *Monomorium minimum*. Presque tous les

autres parasites ne sont connus que par des spécimens trouvés dans des colonies uniques de leurs hôtes pourtant si abondants. Il faut aussi remarquer que certains de ces derniers, par exemple *Formica fusca* et *Tetramorium cæspitum*, sont parasités par plusieurs espèces de fourmis. Il est vrai, en outre, que seules les fourmis ayant des colonies vigoureuses et appartenant à des espèces dominantes abritent des myrmécophiles nombreux et variés.

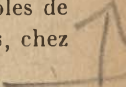
Cette sensibilité particulière à l'infestation parasitaire, de la part des espèces vigoureuses de Formicidés est intéressante à rapprocher des conclusions analogues de RAINES (1922) au sujet des rapports entre la vigueur végétative d'une plante hôte et sa sensibilité aux maladies.

Tous les chercheurs sont d'avis que les parasites permanents, sans ouvrières, représentent le stade final, dégénéré et évanescent de l'évolution dans la série des parasites sociaux ; mais les opinions sont divergentes en ce qui concerne le stade initial ou primitif. WASMANN et PIÉRON (1910) soutiennent qu'il est représenté par les parasites temporaires et font dériver les mœurs de ces derniers de celles des reines fourmis, qui, après la fécondation, recherchent et s'assurent l'adoption des colonies de leur propre espèce (pléomérose secondaire). Suivant ces auteurs, les types de parasitisme doulotique et permanent dériveraient l'un et l'autre de ce parasitisme temporaire. VIEHMEYER, EMERY, BRUN et moi, nous soutenons au contraire, que les habitudes prédatrices du type réalisé par *Formica sanguinea* représentent plus probablement le stade initial, et que le parasitisme conciliant, temporaire et finalement servile et permanent représente le développement naturel ultérieur de cette forme violente et agressive des relations entre hôte et parasite. Cette af-

firmation est basée sur les considérations suivantes : 1° d'une façon générale, le parasitoïdisme et le parasitisme sont dérivés évidemment du prédatisme, chez la plupart des insectes solitaires ; la même succession se retrouve chez les myrmécophiles, les parasites sociaux des abeilles, les faiseurs d'esclaves dégénérés (par exemple *Strongylognathus*), les fourmis qui forment les nids composés, etc. ; et 2° plus particulièrement, les reines de certains parasites temporaires, ayant de grosses reines, comme *Formica rufa*, se comportent quelquefois comme *F. sanguinea*, quand elles fondent leurs colonies et les espèces à petites reines, de couleur jaune ou rouge et ayant des trichomes, sont évidemment des formes dérivées, etc.

Les relations entre hôte et parasite, considérées ci-dessus, ont aussi une grande importance au point de vue de la « sélection amicale » et des « instincts symphiliques » de WASMANN. On peut admettre que les parasites temporaires et permanents, et au moins plusieurs espèces dulotiques (*Strongylognathus*, *Polyergus*), se comportent comme des myrmécophiles symphiliques, puisqu'ils profitent comme ceux-ci des tendances progénitophiles de leurs hôtes et ont avec eux des relations trophallactiques. Nous avons vu que certains parasites temporaires ont véritablement acquis des caractères symphilitiques (petite taille, coloration jaune ou rouge, trichomes, habitudes de conciliation ou de sollicitation). En outre, les parasites permanents, qui ont perdu leur caste ouvrière, sont aussi réellement des insectes solitaires et peuvent être considérés comme des symphiles. La disproportion considérable entre l'abondance de ces parasites et celle de leurs hôtes montrent bien que les premiers ne peuvent tirer leurs caractères particuliers d'une sélection amicale accomplie

par les derniers, et le fait que les parasites provoquent réellement la castration de la colonie qu'ils infestent, ou y conduisent, et qu'ils ne tolèrent jamais la formation de descendants mâles provenant des ouvrières, ce fait prouve qu'il n'existe aucune base héréditaire pour le développement d'instincts symphiliques de la part de l'espèce de l'hôte. Comme dans le cas des myrmécophiles, les adaptations particulières, soit de structure, soit de mœurs, à des hôtes spéciaux, débutent et se développent entièrement sous l'action des parasites sociaux eux-mêmes, et rien n'indique que ces adaptations exigent quelque explication biologique différant de façon fondamentale de celles qui ont été proposées pour les cas innombrables de parasitisme se produisant chez les insectes solitaires, chez les autres animaux ou chez les plantes.



CHAPITRE XI

CONCLUSIONS

Si les conclusions auxquelles nous sommes parvenus dans les leçons précédentes sont exactes, il est possible d'esquisser dans ses grandes lignes le plan probable de l'évolution des insectes vraiment sociaux, appartenant à l'ordre des Isoptères et au sous-ordre des Aculéates, chez les Hyménoptères. 7

Nous avons vu que les premiers sont issus des Proto-blattoïdés, peut-être dès la période permienne, et, après avoir traversé des stades primitifs analogues à ceux des Mastotermitidés et Calotermitidés actuels, ils ont atteint leur point culminant chez les Termitidés spécialisés et puissants de l'Ethiopie et de l'Orient. Il est évident que le caractère et la direction de l'évolution des Isoptères ont été, dans leur ensemble, déterminés principalement par le mode d'alimentation spécial à ces insectes. Un régime de cellulose ou d'humus est responsable de leurs particularités les plus frappantes : leur tégument vulnérable, leur microphthalmie et leur photophobie, leur habitude d'employer leurs excréments comme matériaux de construction, les relations trophallactiques qu'ils ont entre eux, leur utilisation des Protozoaires symbiotiques dans la digestion de la cellulose, etc. Seuls, les termites supérieurs ont acquis une habitude nouvelle, celle de

cultiver et de manger des champignons, habitude qui est aussi liée étroitement avec leur régime et leur milieu d'existence, qui sont l'un et l'autre la cellulose. Le choix d'un aliment abondant, mais de digestion difficile, et l'existence confinée dans de petites cavités aux cloisons résistantes, déterminent une prolongation de la vie, comme chez la plupart des insectes qui creusent le bois, et une tendance au groupement des adultes, au rapprochement des parents et des enfants. Nous trouvons des transformations semblables, mais plus atténuées, subsociales, chez beaucoup de Coléoptères, appartenant aux familles des Scolytidés, Platypodidés et Passalidés, chez *Phrenopates*, parmi les Ténébrionidés et chez *Parandra*, parmi les Cérambycidés.

L'évolution des Aculéates sociaux présente une bien plus grande diversification, un plus grand rayonnement des caractères d'adaptation, une intensité et une accélération plus grandes. Nous l'avons indiqué précédemment pour leurs ancêtres, les Béthyloïdés, qui sont dérivés des Térébrants primitifs, descendant eux-mêmes de Phytophages inconnus. Les premiers Vespoïdés et Sphécoïdés provenaient probablement des Béthyloïdés ; ils forment actuellement un complexe, hautement différencié, de petites formes archaïques. Les abeilles, qui sont les plus élevées des Apidés sociaux, ont certainement des ancêtres Sphécoïdés, et les Vespidae et Formicidés sociaux descendent certainement des Vespoïdés primitifs. Là aussi, comme chez les Isoptères, le caractère de l'aliment a été le facteur déterminant de l'évolution, en même temps que l'indépendance et les initiatives du sexe femelle. Cette indépendance résulte naturellement elle-même de l'existence d'un spermathèque très spécialisé

et permettant une longue rétention du sperme, conservé vivant. L'évolution des Hyménoptères débute par des formes comme les Protohyménoptères permien, découverts par TILLYARD et rattachés à nos Mécoptères modernes ; ce groupe avait des potentialités d'évolution beaucoup plus grandes que les Protoblattoïdés et il a conduit aux Phytophages rongeurs de feuilles et de bois. Certains d'entre eux, comme les Oryssidés, devinrent parasitoïdes et ouvrirent ainsi la voie à l'extraordinaire floraison des Térébrants ; tous conservèrent des habitudes entomophages, sauf quelques rares familles (Cynipidés, certains Chalcidoïdés). Les Béthyloïdés conservèrent aussi les mêmes habitudes dans leur essence, mais quelques genres (*Bethylus*, *Scleroderma*) devinrent plus plastiques et établirent des relations plus intimes les uns avec les autres et avec leurs descendants. Les Vespoïdés et Sphécoïdés primitifs présentaient pratiquement les mêmes mœurs que les Béthyloïdés, mais avec l'accroissement du nombre des plantes à fleurs durant le Crétacé, quelques groupes (Apidés, Masaridés) devinrent exclusivement anthophiles, d'autres le devinrent partiellement (au stade adulte). La plupart des fourmis, issues également d'ancêtres Vespoïdés (Tiphidés ou Scoliidés), sont encore entomophages, mais beaucoup de genres sont devenus de plus en plus végétariens.

Il est intéressant de noter que les changements de régime qui se sont produits au cours de l'évolution des Aculéates, apparaissent d'abord chez la femelle adulte et sont transmis ultérieurement à la larve. Ainsi, chez les Phytophages, les adultes et les jeunes vivent les uns et les autres d'aliments végétaux grossiers (feuilles ou bois), mais les adultes de quelques Tenthredinidés sont devenus en-

tomophages. Chez les Oryssidés et les Térébrants, ces habitudes ont été acquises aussi par la larve. Chez les Sphécoidés et les Vespoïdés, les adultes sont devenus plus ou moins nectarivores, cependant que chez les abeilles et beaucoup de Masarinés, les larves, aussi bien que les adultes, se nourrissent exclusivement de nectar et de pollen. Comme nous l'avons déjà indiqué, les fourmis présentent des tendances semblables. Sans aucun doute, la consommation du nectar, de graines, de champignons, et de miellée (cette dernière substance étant simplement des sucs végétaux modifiés par la traversée des intestins d'Aphides, Coccides, etc.), était, à l'origine, limitée aux fourmis adultes. Mais quelques espèces granivores nourrissent aussi leurs larves de graines, et les larves de toutes les espèces myécophages ont le même régime que les adultes.

Une intéressante observation, que m'a communiquée Mr. W. F. FISKE, indique que même l'habitude de manger les excréments sucrés des Homoptères est en train de se transmettre aux larves. Il y a quelques années, dans l'Afrique orientale anglaise, il a vu des fourmis transportant leurs larves hors du nid, en les hissant sur un tronc d'arbre, dans le feuillage, où elles les maintenaient, la bouche fixée à l'orifice anal des pucerons, afin que ces larves puissent boire la miellée. Comme Mr. FISKE est un entomologiste très compétent, je ne doute nullement de l'exactitude de son observation, tout en regrettant qu'il ait négligé de conserver quelques spécimens des fourmis, qui nous auraient permis d'identifier l'espèce et d'étudier de nouveau plus aisément ces curieuses habitudes.

L'un des résultats, et des plus intéressants, de notre étude de l'évolution est la conclusion suivante à laquelle on se trouve amené : c'est que le même type d'organisation et de mœurs sociales a été atteint indépendamment par au moins douze groupes différents d'insectes. Il n'y

a peut-être pas, dans tout le règne animal, d'exemple plus frappant de ce qu'on appelle un développement « *parallèle* » ou « *convergent* ». En outre, les diverses manifestations du type social se sont arrêtées dans leur phylogénie, à des stades très différents et il y a toute raison de supposer que ces arrêts sont dûs en partie à une stabilisation ou à une standardisation des conditions extérieures, et en partie à une standardisation constitutionnelle concomitante, ou à l'incapacité où se trouvent les insectes mêmes de se développer davantage. Même les formes supérieures, les plus spécialisées (fourmis, termites, abeilles domestiques) paraissent ainsi avoir depuis longtemps achevé leur évolution. Peut-être se forme-t-il encore lentement de nouvelles variétés ou sous-espèces, mais ce sont là de faibles oscillations qui n'introduisent point de déviations significatives dans les caractères essentiels de l'organisation sociale.

*
**

Dans les leçons précédentes, je me suis permis, à l'occasion, d'établir des comparaisons entre les insectes sociaux et l'homme, et je voudrais consacrer une grande partie de cette leçon à une tentative plus approfondie dans cette direction. Ce n'est point là, à mon avis, une entreprise futile, quoique présentant seulement un intérêt théorique. Bien entendu, on a fait de nombreuses comparaisons, et, pour toutes sortes de motifs, aussi bien sérieux que satiriques, et sur la base de conceptions souvent inadéquates ou erronées des caractères qu'offrent les sociétés des hommes ou des insectes. Dans l'ensemble, les résultats en ont été si peu satisfaisants que les sociologues

s'en sont détournés avec dédain. Mais, quoique l'homme, à cause de sa structure, de son hérédité et de ses mœurs très particulières, ne puisse tirer des insectes sociaux aucun renseignement applicable avec profit à la solution des problèmes sociaux complexes qui le concernent, il ne faut pas oublier que cet homme ne cessera jamais d'être un animal et que ses activités ont des assises puissantes et irrévocables dans les fonctions de nutrition, de reproduction, de relation et d'appétition, communes à tous les autres organismes vivants. Aussi, quand bien même le sociologue tiendrait peu compte des sociétés animales dans ses études spéciales, le biologiste, qui doit toujours considérer l'homme comme un Primate, a parfaitement le droit de considérer la société humaine comme une société animale. Et le sociologue n'a aucune objection à faire, puisqu'il est le premier à admettre que la sociologie est encore une science rudimentaire et théorique.

1° Les sociétés animales et humaines représentent-elles des entités, ou des ensembles comparables, quoique d'un ordre plus élevé, à l'organisme individuel, celui-ci étant, comme on le sait, une colonie de cellules ? Cette question a été souvent discutée, spécialement par Herbert SPENCER, ESPINAS, STAECKEL, RIBOT, LILIENFELDT, DE GREEF, FOULLÉE, NOVICOW, WAXWEILLER, René WORMS, BARTH, etc. Récemment FERRIÈRE (1915) a repris toute la question et l'a soumise à un examen approfondi. L'intérêt est évidemment concentré sur la société humaine. Les différences entre celle-ci et les sociétés animales sont si grandes, que la plupart des sociologues ont abandonné la question comme étant simplement verbale et scolastique. L'humanité est en réalité une association très intri-

quée de groupes liés les uns aux autres, dans leurs coopérations et leurs antagonismes, par des activités en partie conscientes et en partie inconscientes, sans limites spatiales définies, mais s'effectuant dans le temps, et ayant un caractère si mobile et si compliqué, que chaque individu est simultanément membre fonctionnel de plusieurs groupes.

Ainsi, FERRIÈRE se refuse à regarder la société humaine comme un organisme au sens statique, quoiqu'il admette que ce soit un organisme au sens dynamique. Il paraît cependant obscurcir le problème en négligeant de fournir une juste estimation de sociétés telles que les sociétés d'insectes. Celles-ci sont certainement des entités distinctes, comme les simples Métazoaires ou Métaphytes, possédant une limite, une taille, une structure et une ontogénie, toutes bien définies, et consistant en éléments polymorphiques, en dépendance mutuelle. Elles peuvent donc être appelées *superorganismes* et constituent un stade intermédiaire très intéressant entre le Métazoaire solitaire et la société humaine. Chaque société d'insectes est une famille, comme la famille humaine ou la horde qui constitua probablement la société humaine à son premier stade postanthropoïde. On pourrait donc regarder la société humaine actuelle comme une fusion de sociétés, un *hyper-hyperorganisme*, ou *hyperorganisme du second degré*.

La distinction établie par FOUILLÉE et FERRIÈRE, d'après laquelle les individus, dans les sociétés animales ou humaines, conservent leur mobilité et sont isolés spatialement, tandis que les éléments histologiques de l'organisme sont fixes et contigus, est peut-être moins significative que le pensent ces auteurs. Les globules du sang

sont aussi une partie de l'organisme et les distances séparant les éléments des tissus sont relatives. Bien mieux, les cellules, le sérum, la lymphe, etc., sont des masses d'électrons séparés par des distances si énormes que, si le corps humain pouvait être comprimé jusqu'à ce que tous ses électrons fussent au contact les uns des autres, il aurait un volume total n'excédant pas quelques millimètres cubes. L'inter-relation, ou ce qui se passe entre les électrons, les atomes, les molécules, les micelles, les cellules et les organismes individuels, est la chose significative et c'est dans les zones entre les éléments que les scientifiques concentrent de plus en plus leur attention.

2° La caractéristique distinctive de la vie sociale a été définie différemment par les différents sociologues ; pour Herbert SPENCER c'est la « coopération » entre les membres ; pour TARDE (1921), c'est leur « imitation » les uns par les autres ; pour DURCKHEIM (1922) c'est leur « contrainte » ; pour DE GRANGE (1923) leurs « activités cumulatives ». Indubitablement, toutes ces caractéristiques, si frappantes dans les sociétés humaines, ont été aussi relevées chez les guêpes, les abeilles, les fourmis et les termites. L'imitation et la contrainte, au moins si on entend par ce dernier mot la dépendance biologique, sont moins apparentes, mais on ne peut nier la coopération et surtout la cumulation, telles qu'elles apparaissent dans la mise en réserve de la nourriture, la prise de possession d'un territoire, qui est le champ trophoporique avec son troupeau d'Aphides, de Coccides, etc., le développement de la couvée et l'acquisition de myrmécophiles, de termitophiles et de myrmécophytes, la construction du nid, etc. Cette réelle cumulation, conséquence fatale des ac-

tivités de nombreux individus associés, et source de surproduction ou de suraccumulation, est d'une importance fondamentale dans toute la vie sociale, comme l'a suggéré DE GRANGE et aussi LE DANTEC (1918) dans les intéressantes remarques qui suivent : « La seule formule générale qui puisse s'appliquer à toutes les associations, quelles qu'elles soient, est la suivante : il faut, pour que l'association continue, que chaque associé retire de l'association des avantages compensant, et au-delà, les inconvénients qui résultent de la concurrence des appétits spécifiques. Dans tous les cas, quand il s'agira d'associations d'individus libres, on aura à évaluer l'excès de la *production* individuelle sur la consommation individuelle, et non, comme dans le cas des individus pluricellulaires, la collaboration de chaque cellule à un *travail d'ensemble*, qui seul est capable d'assurer la vie de l'agglomération. C'est surtout par cette particularité très nette que les associations d'individus libres sont différentes des agglomérations de cellules fixées réduites à l'état de simples éléments histologiques ».

Il est non seulement exact, comme dit DE GRANGE, que « la première des conditions de l'opération du processus sociétal est l'accumulation des produits matériels, mais aussi la suraccumulation qui en résulte naturellement, surtout dans les sociétés humaines, a des conséquences d'une importance considérable par ses réactions sur les individus » (1).

(1) Bien entendu, les accumulations immatérielles sont aussi importantes, même des accumulations aussi surprenantes que la théologie et la philosophie scolastique (voir ROUGIER 1925). Les différences entre ces accumulations et celles de l'industrie moderne ont été bien mises en lumière par TULGHER (1921) dans sa critique de FERRERO : « C'est l'ère de ce que Guglielmo

Dans nos sociétés civilisées, la surproduction et la suraccumulation sont si considérables, les produits de nos activités, les excreta de notre métabolisme social si abondants, non seulement sous la forme d'objets matériels, mais aussi sous la forme moins tangible de mœurs, rites, superstitions, modes, lois, institutions, etc., que les générations, en se succédant l'une à l'autre, éprouvent une difficulté croissante, non point même à progresser, mais seulement à vivre. En outre, l'accoutumance à ces conditions a créé en nous un tel respect du passé et de ce qui est vieux, que, de quelque nom que s'appellent nos gouvernements : monarchies, républiques, aristocraties ou démocraties, tous pourraient plus exactement s'appeler gérontocraties. Certes, des parties complètement usées s'éliminent constamment, mais c'est là un processus très lent. De temps en temps, quand la société arrive à être complètement intoxiquée par cette accumulation, la guerre ou la révolution peuvent seules briser la croûte des dépôts sociaux et fournissent l'occasion d'un progrès ultérieur. Ces douloureuses méthodes resteront sans doute notre unique ressource, jusqu'à ce que nous ayons acquis un savoir et un courage suffisants pour rejeter (« *to scrap* », comme nous disons en Amérique), un lot de nos héritages sociaux, traditions et

FERRERO appelle la *civiltà quantitativa*, (la civilisation quantitative), à laquelle il oppose, comme civilisation de type contraire (*civiltà qualitativa*), (civilisation qualitative), ayant pour idéal la qualité, la perfection, l'achèvement) la civilisation antique, prouvant ainsi qu'il n'a pas compris que cette dernière, plus encore que la civilisation moderne, marchait vers l'illimité, et que la seule différence entre les deux réside dans l'objet divers de leurs aspirations : la domination absolue de soi-même pour l'une ; du monde extérieur pour l'autre ».

habitudes, — jusqu'à ce que nous nous refusions à accorder aux vieillards, dont le seul désir est de ne pas changer, une prépondérance indue, et que nous nous tournions vers les jeunes qui possèdent au moins l'amour de la nouveauté et de l'expérimentation. La vérité, « crue, nue, verte et sans phrase », c'est ce que nos corps politiques, nos universités, nos académies, nos églises et autres institutions, renferment beaucoup trop d'insensés et, comme disait GOETHE à ECKERMANN, nos funérailles nationales ne se suivent pas avec une fréquence suffisante. Et la situation devient d'autant plus intolérable, que la science médicale progressant prolonge la vie humaine et accroît la population en général et le nombre des vieux fous en particulier (1).

Comme le problème se résout différemment, chez les insectes sociaux ! Quand la colonie est parvenue à l'apogée de ses accumulations, elle produit des individus frais et jeunes, qui fondent de nouvelles colonies, tout comme le corps adulte du Métazoaire émet de jeunes cellules germinatives, et elle se laisse ensuite mourir avec une résignation pleine de modestie, ce qui est parfait au point de vue cosmique. Cette méthode ne peut évidemment pas permettre une accumulation phylogénétique rapide et excessive, mais elle conduit à une stabilité plus uniforme durant de longues périodes, comme nous l'avons vu dans l'évolution des insectes sociaux, des temps pré-tertiaires à l'époque actuelle ; et elle offre aussi le retour plus fréquent de circonstances permettant certaines

(1) Ce langage est très choquant, mais il serait facile de dresser une liste de cinquante réactionnaires chargés d'ans, ayant à leur tête William Jennings BRYAN, qui, au cours des dernières années, ont fait plus de mal à la civilisation qu'un nombre égal de n'importe quels criminels, au choix.

adaptations nouvelles, comme celles qui sont exigées par un milieu extérieur variant graduellement.

3° Autrefois, ESPINAS a divisé les sociétés animales en *nutricielles* et *reproductives* ; les premières étant représentées par des formes telles que les Siphonophores, les secondes par les Insectes sociaux. Cette distinction est toujours valable. Dans les sociétés humaines, les activités les plus caractéristiques sont évidemment psychiques, mais, dans chaque type de société, le plus élevé renferme les caractères saillants de celui qui lui est immédiatement inférieur ; ainsi, dans le vieux schème aristotélicien, la nutrition caractérise les plantes, la nutrition et la sensation caractérisent les animaux, et la nutrition, la sensation et la raison, l'homme. Il ne fait aucun doute que la raison d'être des sociétés d'insectes est la reproduction. Leur fin naturelle, si elles en ont une, est de produire le plus de jeunes et le plus de colonies possibles. C'est là un fait manifeste et qu'il n'est pas nécessaire de décrire en langage téléologique. Il s'ensuit, naturellement, que le sexe femelle est prééminent, et cela est exact aussi pour les sociétés de termites, comme le montre l'énorme développement somatique et gonadique des reines dans les espèces supérieures. Les sociétés d'Aculéates sont franchement femelles, les mâles étant réduits à une simple action fécondante temporaire. Ainsi, dans son développement, tant ontogénique que phylogénique, la colonie d'insectes dépend d'une élite de femelles fertiles, condition qui diffère beaucoup de celles que nous trouvons dans les sociétés humaines, dont les progrès dépendent d'une élite d'individus intellectuels des deux sexes. Les biologistes savent parfaitement qu'il y a une

sorte d'antagonisme entre les activités sexuelles et intellectuelles, et certains historiens (p. ex. TOWNER, 1923) ont relevé aussi ce fait dans les civilisations humaines. Les sociétés dépérissent intellectuellement ou plutôt se rapprochent du type de l'insecte social quand elles ont des tendances excessives à la reproduction.

4° L'extension extraordinaire de la reproduction dans la société d'insectes a conduit directement au développement de castes et au polymorphisme, quelques rares individus féconds, les reines, se spécialisant dans la production des œufs, tandis que la majorité des individus, les ouvrières, très mal doués au point de vue sexuel, se spécialisent dans la récolte de la nourriture nécessaire et le soin des jeunes. Dans les espèces prolifiques, ces dernières fonctions sont si exigeantes qu'il se forme une classe supplémentaire, celle des soldats, qui assure la défense de toute la société ou s'acquitte d'autres devoirs que ne pourraient accomplir convenablement les ouvrières nourrices ou approvisionneuses. Ces diverses différenciations sont si anciennes et sont si strictement établies, au moins chez les insectes sociaux supérieurs (fourmis et termites), que les mœurs et la structure spécifiques des individus appartenant aux différentes castes sont fixées définitivement dès leur sortie de la nymphe. Chez l'homme, le développement des castes, bien que dépendant aussi d'une division du travail, est, naturellement, très différent, et a une origine purement professionnelle. Ce sujet a été étudié si parfaitement par DURCKHEIM (1922) qu'il est inutile de l'examiner ici. Il suffira de noter que l'individu humain normal, quoique naissant dans la société avec des dons héréditaires particu-

liers, est néanmoins si généralisé et si plastique, qu'il peut, grâce à l'éducation, se transformer en un membre plus ou moins efficient d'une caste quelconque ou de plusieurs castes (professions). Et, comme nous le savons tous, après avoir exercé sa profession pendant des années, il acquiert dans ses actes, les idiosyncrasies de son métier particulier ou même des stigmates physiques spéciaux. L'acteur lui-même, dont la profession consiste en une imitation neuromusculaire d'individus appartenant à de nombreuses castes, acquiert souvent une expression caractéristique, dans son visage et dans ses attitudes.

5° Comme les castes résultent d'une spécialisation prononcée dans la structure et dans les mœurs, leurs membres deviennent nécessairement des représentants partiels, plus ou moins avortés, de leur espèce, et présentent donc des caractères qui ont souvent été qualifiés de « *dégénératifs* ». Mais ce terme est toujours pris dans une acception pathologique. Pourtant, comme les caractères dont il s'agit ont persisté pendant des centaines et des milliers d'années, non seulement sans porter atteinte à l'espèce, mais comme des adaptations nécessaires à un milieu particulier, il est plus exact de les regarder comme des spécialisations. Il est évident qu'elles peuvent mettre en péril la vie de l'organisme, si le milieu social ou extérieur varie, mais il en est de même pour toute adaptation précise, serait-elle d'une sorte dont on ne pourrait jamais dire qu'elle est « *dégénérative* » ou « *pathologique* ». La confusion est née de notre anthropomorphisme indéracinable et de notre habitude de toujours tenir compte de « *valeurs* », surtout dans tout ce qui concerne la vie et la mort. La meilleure voie, pour sor-

tir de ces difficultés, est sans doute d'éviter les termes tels que « dégénératifs » et de les remplacer par des expressions descriptives neutres comme « *atrophique* » « *hypertrophique* », « *régressif* », « *involué* », etc.

*
* *

Il y a grand profit à examiner en détail les faits se rapportant à la spécialisation des caractères dans les castes d'insectes. Il existe des signes indéniables d'involution morphologique ou de régression, chez l'insecte qui a subi une adaptation au milieu social et ces signes se multiplient et s'aggravent, quand nous passons des sociétés les plus primitives aux plus avancées. Ces signes comprennent non seulement des caractères comme la plus grande simplification des dessins de l'aile et des pièces buccales chez les abeilles sociales comparées aux abeilles solitaires (1), l'absence d'ailes, la microphthalmie, la simplification du thorax, des organes génitaux, etc., des ouvrières et des soldats comparés aux formes reproductrices, chez les fourmis et les termites, lorsqu'on

(1) SUIVANT LANGHOFER (1897), les pièces buccales de l'abeille domestique et du bourdon sont moins développées que chez des abeilles solitaires comme *Trachusa* et *Anthidium*, et TOSI a découvert que le proventricule de l'abeille domestique est moins développé que chez *Bombus*. FRIESE (1923) admet comme certaine la réduction de nervation de l'aile chez les abeilles sociales. Chez les Formicidés, ces dessins présentent une simplification croissante, quand on passe des Ponérinés et des Dorylinés primitifs aux Formicinés plus hautement spécialisés. Il en est de même pour la réduction de l'aiguillon qui est très développé chez les groupes inférieurs et dont il n'y a plus qu'un vestige chez les Dolichoderinés et Formicinés, comme aussi chez les Méliponinés parmi les abeilles sociales.

passer des espèces primitives, ayant des colonies réduites, à des espèces hautement spécialisées ayant des colonies très populeuses. Les organes internes présentent aussi des altérations régressives croissantes pendant la vie adulte des formes sexuelles, et surtout de la reine, qui représente le type complet ou parfait de l'espèce chez presque tous les insectes sociaux.

Les observations de HOLMGREN (1909) et de von ROSEN (1913b), sur les termites, sont particulièrement instructives à ce point de vue. Le premier a découvert que, chez les reines âgées, le cerveau se réduit au tiers de ses dimensions primitives et cette réduction, qui se produit en quelques jours après la fondation de la colonie, est due principalement à l'atrophie des lobes et nerfs optiques et des ommatidies. Mais il y a aussi des variations hypertrophiques concomitantes dans beaucoup d'organes. Ainsi, les ganglions du système nerveux sympathique augmentent de volume, même chez le roi. La section transversale du ganglion postcéphalique, chez le roi comme chez la reine jeunes, ne mesure que 67μ , chez le roi âgé, sa taille croît jusqu'à $135-162 \mu$, chez la reine âgée, jusqu'à $175-190 \mu$. Le cœur, les masses graisseuses, le tube digestif s'agrandissent aussi, surtout chez la reine âgée, cet accroissement étant dû pour l'intestin à un régime uniquement composé de salive. Les organes respiratoires aussi sont transformés, les stigmates s'agrandissant, et les ramifications des trachées devenant plus nombreuses, ceci étant sans doute une adaptation directe au confinement dans l'étroite chambre royale, et à l'hypertrophie des masses graisseuses et des autres viscères. Von ROSEN a découvert une atrophie identique de l'appareil visuel adulte des formes royales néoténiques de *Calotermes flavicollis*. On trouverait probablement des modifications de la même espèce chez les reines de fourmis. Nous avons rappelé dans une leçon antérieure l'extraordinaire involution de la volumineuse musculature thoracique, découverte par JANET et Ch. PÉREZ, chez les reines de fourmis après leur vol nuptial. À côté de ces variations ontogéniques, et d'autres, analogues, qui se produisent chez les insectes sociaux, à mesure qu'ils s'adaptent à des fonctions particulières dans la dernière partie de leur existence, il en est d'autres qui se sont fixées dans la phylogénie ou au cours des stades larvaires, en corrélation avec d'autres

caractères. Ainsi, chez les reines de l'abeille domestique et des fourmis parasites, le cerveau est moins développé, même chez la nymphe, que celui des ouvrières, et, chez l'abeille domestique, il y a aussi une atrophie des pièces buccales, de l'aiguillon, des éperons des pattes postérieures, des glandes salivaires, etc. Chez quelques castes des Formicidés, comme les plérogales des fourmis à miel, le jabot s'hypertrophie au stade adulte. Mais, chez l'abeille domestique, quoique l'ouvrière soit, par sa structure, très proche du type femelle primitif de l'espèce et présente une atrophie plus marquée, en ce qui concerne les organes reproducteurs, elle fait preuve néanmoins de mœurs régressives, dans sa dépendance vis-à-vis des autres ouvrières. Suivant von BUTTEL-REEPEN (1905), elle meurt en peu d'heures, si on l'isole dans la colonie, tandis qu'une ouvrière de fourmi peut être conservée en vie dans l'isolement pendant six mois (Miss FIELDÉ, 1902, p. 599). Quand la température tombe au-dessous d'un certain niveau, l'abeille domestique isolée ne peut conserver assez de chaleur pour rester en vie. Mais la différence entre les fourmis et les abeilles domestiques est seulement une question de degré, en ce qui concerne la dépendance de l'ouvrière vis-à-vis de ses sœurs.

HOLMGREN a découvert que les termites ont, dans l'ensemble, une structure corporelle assez uniforme, et que, malgré l'acquisition évidente de caractères morphologiques au cours de la phylogénie, la disparition de certains caractères est encore plus évidente. Les termites inférieurs renferment toute chose *in nuce*, et bien que des spécialisations aient pris naissance à tous les degrés du développement phylogénétique, il n'est apparu rien de véritablement nouveau, mais seulement des modifications ou des réductions de ce qui existait primitivement. HOLMGREN conclut donc de la façon suivante : « Une étude de la vie en communauté nous suggère, théoriquement que ce mode de vie conduirait graduellement à une dégénérescence des membres participants, puisque la sélection naturelle accomplirait non la différenciation maxima des individus, mais seulement celle des

colonies. Puisque, très probablement, la différenciation des castes est le résultat de la vie sociale, et la division du travail, très vraisemblablement, la cause immédiate de la différenciation des castes, les effets dégénératifs de la vie sociale pourraient être attribués à une division toujours croissante du travail et à la différenciation toujours plus marquée des castes. Ainsi, somme toute, nous pourrions admettre *a priori* l'existence d'un développement régressif des termites. » Une étude d'ensemble des Formicidés amène à la même conclusion. Le développement des diverses castes existant chez les sous-familles supérieures était présent, en puissance, chez les Ponérinés primitifs, et si nous comparons par exemple une ouvrière de *Pheidole*, de *Camponotus* ou de *Dorylus*, avec une ouvrière du genre primitif australien *Myrmecia*, nous sommes contraints d'admettre qu'en tant qu'individu, la dernière est un insecte plus puissant et d'une organisation bien plus élevée.

Il est intéressant d'observer que l'on peut déceler aussi chez l'homme civilisé, comparé au sauvage ou au barbare, des effets analogues à ceux que nous venons d'examiner chez les insectes. Comparons par exemple, l'indépendance et les ressources individuelles dont disposait un grand général de l'époque homérique, ACUILLE ou HECTOR, se livrant à des combats singuliers, avec la dépendance d'un FOCH ou d'un PERSHING vis-à-vis de leurs armées et du reste de la société, au cours de la récente guerre. Nul Homère ne pourra peindre ces gentlemen si civilisés, provoquant HINDENBOURG ou LUDENDORFF en combat singulier pour décider du sort d'une bataille. L'ouvrière de *Myrmecia*, avec ses grands yeux, part seule à l'attaque d'autres insectes, tandis que l'ouvrière aveu-

gle de *Dorylus* est obligée de se maintenir en communication constante, par le toucher et l'odorat, avec la colonne en maraude, ou alors elle est désespérément impotente. On retrouve des contrastes analogues dans les sociétés civilisées, même entre les divers groupes ; ainsi entre voleurs et employés de banque. La place qu'on donne dans les journaux aux premiers, comparée à celle qu'on accorde aux seconds, indique à qui va notre intérêt. Et si nous nous intéressons tellement aux voleurs, ce n'est point parce qu'ils sont criminels, mais parce que nous ne pouvons nous empêcher d'admirer leur hardiesse, leur ingéniosité et peut-être parce que nous avons une vague conscience de la servile dépendance dans laquelle nous vivons nous-mêmes, vis-à-vis des lois et de l'opinion publique.

On a constaté depuis longtemps les signes d'involution que la vie sociale imprime sur l'individu humain : c'est là, actuellement, le sujet d'une littérature abondante, scientifique et historique, tout comme ce fut, dans la dernière partie du XVIII^e siècle, le sujet d'une littérature aussi abondante, mais ni historique, ni scientifique.

Les recherches de LE BON (1925), MARTIN (1920), MAC DOUGALL (1920), FREUD (1921), et autres, sur les mœurs de ces associations temporaires appelées foules, ont mis en lumière des manifestations nettement régressives, dans le domaine psychologique. Comme dit FREUD : « Un individu d'un groupe est soumis à l'influence de ce groupe, qui altère souvent profondément l'activité mentale de l'individu. Les émotions de celui-ci s'en trouvent extraordinairement intensifiées, tandis que ses capacités intellectuelles diminuent fortement, les deux processus

tenant évidemment à rapprocher l'individu des autres membres du groupe ; et le résultat ne peut être atteint que par la substitution de ces inhibitions aux instincts qui sont particuliers à chaque individu et par l'abandon des manifestations de toutes préférences personnelles » (1).

Bien entendu, la foule étale sous une forme aiguë et exagérée des tendances qui sont présentes sous une forme chronique, mais moins apparente, dans les masses ou groupes de toute la société. Mais il y a des exemples plus surprenants des effets régressifs de la vie sociale. Les psychologues ont découvert que peu de nous atteignent un âge intellectuel de dix-huit ans et que la plupart conservent durant toute leur vie la mentalité d'enfants de 14 ans, ou moins. Cela même est trop flatteur, et les psychanalystes attirent l'attention sur la grande difficulté que les meilleurs d'entre nous éprouvent à conserver une attitude d'adulte ou même d'adolescent en face de la réalité et sur la facilité extraordinaire avec laquelle nous glissons à l'infantilisme. Ils montrent aussi la prédominance effrayante, dans nos civilisations, des névroses et des psychoses, caractérisées de façon habituelle ou chronique par ces façons enfantines. Et le sociologue prouve par des statistiques la grande extension du suicide et ses liens de dépendance intime avec la

(1) Il est intéressant de noter que les insectes sociaux supérieurs, surtout les guêpes, les abeilles domestiques et les fourmis, font montre de phénomènes analogues à ceux que révèlent les foules humaines, forte émotivité, suggestibilité, violence, etc. En outre, ces manifestations ne se produisent que dans les colonies peuplées, puisqu'une foule implique un grand nombre d'individus coopérant ; des colonies faibles ou naissantes, de guêpes, d'abeilles ou de fourmis sont toujours très timides.

civilisation (DÜRCKHEIM). D'innombrables individus se donnent la mort, simplement parce que la société les lasse et les pousse à la mort. Ces considérations et bien d'autres ont conduit différents chercheurs tels que DIDE et JUPPONT, BOAS et STAERCKE, sans compter les historiens comme SPENGLER et TOWNER, à exprimer des vues également pessimistes sur les civilisations et les capacités humaines. Suivant DIDE et JUPPONT (1924), « une considération propre à susciter l'humilité humaine s'impose. Les formes subalternes de la conscience, liées étroitement à l'instinct, demeurent encore vibrantes d'énergie formative, alors que les fonctions perceptives, pourtant de date ontogénique bien plus récente, non seulement paraissent ne plus évoluer, mais encore marquent chez l'homme une certaine régression. Et ceci concorde avec ce que nous révèle la cytogénèse comparée. Les cellules mal différenciées sont dotées d'une prodigieuse activité reproductrice, au lieu que les cellules hautement différenciées, particulièrement celles de la corticale cérébrale, qui président aux fonctions perceptives et gnostiques, ont perdu toute activité reproductrice. L'un de nous s'est attaché depuis longtemps à cette étude spéciale et, ayant constaté encore quelques traces de division directe dans les cellules pyramidales des Rongeurs, il a vainement recherché pareille tendance chez l'homme, au lieu que, dans des travaux encore inédits, il a pu noter la constance du processus amitotique dans les cellules du sympathique, agent des fonctions viscérales. Ces faits, désormais indiscutables, laissent peu d'espoir sur les destinées lointaines des races biologiques supérieures. »

*
**

Suivant BOAS (1924), « lorsque nous cherchons la signification des différences de races, nous devons nous souvenir que les races humaines ne peuvent se comparer aux formes sauvages de la vie animale, mais que l'homme est la forme domestiquée la plus ancienne. L'usage d'une nourriture préparée artificiellement, qui s'est établi avec l'invention du feu, à l'époque glaciaire, marque le début de la période de domestication ; celle-ci peut d'ailleurs être encore plus ancienne et débiter en même temps que l'emploi d'outils. Cette opinion fut exprimée en premier par LE SALLES en 1849. HAHN la rappela plus tard ; je m'en préoccupai en 1911, et, en 1913, Eugen FISCHER, puis KLATT, ont repris cette question du point de vue des preuves anatomiques. Les cheveux blonds, les yeux bleus, la peau claire, sont des caractères de domestication, aussi bien que les cheveux bruns et frisés. Aussi la réduction des dimensions de la face et son allongement. La permanence de la poitrine chez la femme, des anomalies dans les habitudes sexuelles, l'absence d'une saison pour l'accouplement, appartiennent à la même catégorie. » Le psychanalyste STAERCKE (1921), frappé comme beaucoup d'autres du caractère névrotique prédominant de notre civilisation, va jusqu'à la considérer comme une maladie spéciale qu'il baptise « *métaphrénie* », qui « est imposée à une certaine partie de la société, afin d'obtenir un certain gain anormal dont tous tirent avantage ». Et il conclut son chapitre sur la métaphrénie par l'exposé suivant : « Les sublimations et la formation des réactions, chez l'être humain social, suivent les mécanismes des névroses par obsession (il y a bien une res-

semblance entre la contrainte morale logique et esthétique et la contrainte de névroses). Le côté matériel subjugué tend à reprendre le dessus. Nous voyons la civilisation d'un peuple ou d'une race s'édifier en cycles, suivant les mécanismes des névroses par obsession, jusqu'au jour où elle ne peut plus être tolérée davantage ; elle parvient alors à une limitation de l'effet utile par le retour sous une forme déguisée des parties matérielles comprimées, et des choses interdites se font jour, par la guerre et la révolution, suivant les principes des psychoses maniaques, sans que fassent défaut divers « ismes » analogues aux champs paranoïdes. »

La notion de « *domestication* » que, dans un autre passage, STAERCKE voudrait remplacer par celle de « *sublimation* », est applicable aussi aux insectes sociaux. Mais la domestication est proche parente du parasitisme. La différence entre la faible contribution personnelle de l'individu et les avantages considérables qu'il recueille comme membre de la société, pour la nourriture et la protection seules, cette différence est si énorme, qu'on peut la comparer à bien des égards à la différence entre l'hôte et le parasite. Par suite, les caractères de régression physique et mentale des individus ressemblent à ceux des parasites, comme nous le voyons pour nos animaux domestiques. Mais la domestication produit des effets opposés sur différents organismes. Chez certains, elle amène la stérilité, tandis que chez d'autres elle entraîne l'atrophie des organes de relation (système sensoriel et neuromusculaire), et l'hypertrophie des gonades, du tube digestif et d'autres viscères. Chez les insectes sociaux, ces deux effets peuvent être observés, le premier chez les ouvrières et à certains degrés chez les sol-

dats, le second chez les reines. Il y a là des analogies évidentes avec la société humaine. Cet effet bivalent de la domestication a été dissimulé, au moins en ce qui concerne les animaux domestiques, par le fait que l'homme peut choisir et retenir seulement les espèces fécondes, et en ce qui concerne les plantes, parce qu'elles peuvent avoir une reproduction asexuée.

*
* *

6° Mais, malgré tous les caractères régressifs que nous avons mentionnés comme caractérisant l'individu social on peut admettre que les sociétés, considérées chacune comme un tout, sont des agents très puissants, comparés à n'importe quel organisme solitaire, non social. Les seuls rivaux dangereux des espèces sociales sont donc d'autres espèces sociales. Elles constituent en effet les forces les plus virulentes de toute la faune, puisqu'elles sont capables de se détruire entre elles comme elles détruisent les espèces solitaires qui les entourent, soit par la lutte, soit par la rapine. Nous devons donc attendre des organismes sociaux que leurs activités, si elles ne sont contenues par des facteurs externes, climatiques ou autres, amènent éventuellement l'extermination des espèces solitaires et la survivance d'un petit nombre d'espèces sociales très puissantes et très prolifiques. Il est à peine nécessaire d'attirer l'attention sur la façon dont agit l'homme à ce point de vue. Ayant exterminé presque toutes les sociétés humaines primitives, et presque tous les mammifères, sauf les races qu'il a été en état de domestiquer, il a entrepris maintenant, la destruction de presque tout ce qui reste encore vivant sur la planète. Et les insectes so-

ciaux assument le même rôle parmi les Arthropodes terrestres, surtout dans les régions des tropiques, où ils ont la prépondérance absolue et ne sont pas encore entrés en contact avec l'homme civilisé. Mais avant de développer ce thème, disons quelques mots de la mort des sociétés.

Les plus pessimistes des penseurs eux-mêmes (SPENGLER, etc.) ne croient pas que les sociétés humaines périssent par les effets de leur culture et de leurs guerres exterminatrices. Après une floraison superbe, elles retournent à un état de somnolence, de paresse, comme celui des Egyptiens, des Chinois et des peuples des âges des ténèbres en Europe, et la race humaine ne peut être exterminée que par quelque catastrophe cosmique. Les sociétés d'insectes ressemblent plus à des organismes simples, parce qu'elles meurent. Malheureusement nos connaissances sur la durée, le déclin et l'extinction des sociétés pluriannuelles sont beaucoup moins précises que nous le désirerions. Nous connaissons, évidemment, les conditions d'existence des guêpes, bourdons et *Halictus* des régions tempérées, dont les colonies vivent seulement six à huit mois, puis disparaissent, laissant les jeunes reines fécondées qui fonderont de nouvelles colonies l'année suivante. La vie d'une colonie de fourmis, ne contenant qu'une seule reine fécondée, doit prendre fin peu après la mort de cette reine. Pour certaines de nos espèces, on sait que la reine vit au moins quinze ans, ce qui doit être aussi, à peu près, la durée d'existence de la colonie, tandis que les ouvrières ont une vie bien plus courte (trois à quatre ans). Mais, quand les filles fécondées de la reine sont adoptées, année après année, par la colonie, cette dernière doit vivre bien plus longtemps — quarante à cinquante ans, ou peut-être plus — mais sur ce point

comme sur la longévité des colonies de termites, nos connaissances sont limitées. Cependant, puisque la vie de l'espèce ne dépend pas de la vie de la colonie seule, un autre problème, plus obscur, se pose, à savoir comment se fera l'extinction des espèces d'insectes sociaux. Comme nous l'avons vu, leurs colonies sont bien plus puissantes et persistantes que des organismes individuels, et leur aire de distribution est si vaste, qu'elles ne peuvent guère être détruites, même par des animaux plus gros (oiseaux, fourmiliers, etc.) ou par de simples conditions climatiques locales ou temporaires ; de sorte que l'extermination des espèces d'insectes sociaux doit provenir d'autres causes. Elle s'est produite certainement et à plusieurs reprises au cours des époques géologiques, et il est fort probable qu'elle s'effectue encore. Dans les régions tempérées et boréales, les conditions climatiques contraires ont certainement les plus cruels effets sur les colonies de guêpes et de bourdons. Pour ce qui est des causes d'extinction agissant sur les Vespinés, les Apinés et les Méliponinés des tropiques, nous n'en savons rien, quoique ces colonies soient beaucoup moins nombreuses que celles de fourmis et de termites. Leur croissance et leur déclin sont probablement réglés par les aliments qu'elles exigent, plantes ou insectes. Les fourmis de la famille des Dorylinés sont certainement de redoutables ennemis pour les guêpes. Les plus grands ennemis des termites sont les fourmis ; et ceux des fourmis sont d'autres fourmis ; et, sans aucun doute, l'homme civilisé est l'ennemi le plus implacable de ces deux groupes d'insectes sociaux. L'abondance des espèces et la survivance de beaucoup de types primitifs dans certaines parties de l'Inde, de l'Australie et des régions néotropicales, qui n'ont pas encore

été touchées par l'homme civilisé, indiquent qu'en ces points s'est conservé, au cours des âges, un équilibre biocœnotique très perfectionné ; mais partout où l'homme s'établit, cet équilibre est promptement bouleversé. La suppression de la végétation indigène et l'introduction de plantes étrangères cultivées et d'animaux domestiques, sont, on l'a bien constaté, les facteurs les plus graves de l'extermination des fourmis et des termites. Les effets de la civilisation sont donc, pour une grande part, indirects. C'est bien visible dans l'Amérique du Nord, où toutes les fourmis les plus primitives comme les Ponérinés, qui, pendant des siècles, s'étaient accomodées de conditions édaphiques ou autres, précises, disparaissent aujourd'hui rapidement. Seules, les Myrmicinés et les Formicinés, indigènes, plus plastiques et s'adaptant mieux, arrivent à survivre dans les régions colonisées, mais elles tendent à disparaître, à mesure que s'accroît la densité de la population humaine. Dans les tropiques, une destruction plus rapide encore est amenée par certaines espèces de fourmis, ayant une facilité d'adaptation extraordinaire, capables de vivre même sur des bateaux et qui ont été ainsi transportées dans toutes les régions du monde où elles ont pris rapidement possession des aires ayant la même température annuelle moyenne que leur habitat originel. Nous allons examiner succinctement deux de ces espèces, une Myrmicinée, *Pheidole megacephala* et une Dolichoderinée, *Iridomyrmex humilis*.

On suppose que *Pheidole megacephala* est originaire de Madagascar, parce que cette île renferme le plus grand nombre des variétés et des espèces voisines. Au cours du siècle dernier, elle a été transportée dans toutes les régions tropicales et elle y a exterminé toute la faune autochtone

de fourmis, partout où l'homme avait préparé la voie à ses conquêtes, en détruisant la végétation indigène et en introduisant de vastes cultures de plantes étrangères. Ces cultures ont été rapidement infestées par des insectes et spécialement par des Coccides qui sont les protégés favoris de *megacephala*. HEER a montré qu'en 1852, cette fourmi a pris complètement possession de l'île de Madère. Elle a aussi exterminé toutes, ou presque toutes les fourmis de certaines des Antilles, particulièrement les Bermudes, les Bahamas, Saint-Thomas et Culebrita, près de Porto-Rico, et elle a fait des progrès considérables à Cuba et aux Hawaiï. Dans les aires plus vastes, surtout sur les continents, ses progrès sont plus lents, parce qu'il en est de même pour celui qui la précède, l'homme civilisé. J'ai été témoin de son invasion graduelle le long de la côte orientale de l'Australie, où les colons anglais ont fondé de nombreuses cités en des points très éloignés les uns des autres. *Ph. megacephala* est apportée dans ces villes par les bateaux de commerce ; elle se confine d'abord dans les rues et les jardins, remplaçant complètement la faune indigène de fourmis, établissant ses nids partout, autour des racines des arbres, dont les feuilles et l'écorce nourrissaient les Coccidés. En avançant quelque peu à l'intérieur des terres, dans une zone défrichée et mise en culture, on peut voir *megacephala* en conflit avec les fourmis indigènes, envahissant leurs nids, enlevant leurs couvées, et massacrant les adultes. J'ai vraiment assisté à la destruction d'une colonie de *Podomyrma femorata*, une superbe fourmi, de grande taille, mais assez stupide, qui occupe des cavités dans le bois dur de troncs sur pied. Ces fourmis étaient parfaitement incapables de se défendre elles-mêmes contre les hordes des

petites ouvrières de *Pheidole*. La colonie fut complètement détruite, les larves et les adultes tués, et emportés lentement. Plus avant dans l'intérieur des terres, on atteint la forêt primitive intacte, où, grâce aux rapports parfaitement équilibrés qui lient les divers composants de la faune et de la flore, *megacephala* ne peut pénétrer, tant que l'homme n'y a pas porté la dévastation.

L'histoire d'*Iridomyrmex humilis* est identique. Elle semble originaire d'Argentine, aussi l'a-t-on appelée la fourmi d'Argentine. Après avoir pénétré dans la Nouvelle-Orléans, elle s'est beaucoup accrue numériquement et s'est répandue rapidement sur tous les Etats du Sud et la Californie, exterminant partout les fourmis indigènes. Elle traversa l'Atlantique et infesta des régions aussi éloignées l'une de l'autre que la colonie du Cap et le Portugal. Suivant STOLL (1898), elle s'installa aussi à Madère et réussit à y supplanter *Pheidole megacephala*, qui était restée maître de cette île depuis l'époque de HEER. Plus récemment, *humilis* a fait son apparition en France et aux îles Canaries. Le fait que, partout où cette fourmi entre en contact avec *megacephala*, cette dernière lui laisse la place, est très intéressant à rapprocher de mes remarques sur le contraste existant entre la puissance d'une colonie et la faiblesse de ses membres. *I. humilis* est une Dolichodérinée au corps mou, dépourvue d'aiguillon, tandis que *megacephala* a un tégument dur, un aiguillon, et des soldats à la grosse tête et aux mandibules puissantes. Quoique la fourmi d'Argentine soit individuellement la plus faible, elle surpasse *Pheidole* par la fécondité de sa reine et l'importance de ses colonies, par son activité entreprenante et son ingéniosité, tous caractères qui la rendent supérieure à *Pheidole*, comme

cette dernière est supérieure aux autres fourmis, lorsqu'elle s'introduit dans une faune qui a été plus ou moins affaiblie sous l'action de l'Homme.

Il est à prévoir qu'avec les progrès de la civilisation, l'homme exterminera la faune et la flore terrestres, sauf tout ce dont il peut tirer quelque profit. Mais les fourmis les plus prolifiques et les plus ingénieuses resteront comme ses rivaux et son tourment, et seront sans doute au nombre des insectes qui disparaîtront les derniers. Et dans sa lutte contre ces fourmis, l'homme triomphera surtout grâce à des méthodes indirectes, c'est-à-dire en modifiant ou en supprimant les conditions externes indispensables pour leur survie.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ADLERZ (G.). — 1884. Myrmekologiska Studier. I. *Formicoxenus nitidulus* Nyl. *Ofv. Vet. Akad. Förh.* 8, p. 43-64, 2 pls. — 1896. Myrmekologiska Studier III. *Tomognathus sublævis* Mayr. *Bihang K. Svensk. Vet. Akad. Handl.* 21 p. 3-76, 1 pl.
- ALTEN (F.) (von). — 1910. Zur Phylogenie des Hymenopteren-gehirns. *Jen. Zeitschr. Naturw.* 46. p. 511-590, 4 pls., 28 figs.
- ANDRÉ (Edm.). — 1881. Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie. 2.
- ANDRÉ (ERN.). — 1892. Voyage de M. CHAPER à Bornéo. *Mém. Soc. Zool. France* 5, p. 46-55, 5 figs — 1895. Notice sur les fourmis fossiles de l'ambre de la Baltique et description de deux espèces nouvelles. *Bull. Soc. Ent. France* 20, p. 80-84. — 1903. Famille *Mutillidæ* in WYTSMAN, *Geneva Insectorum*, p. 1-77, 3 pls.
- ARMBRUSTER (L.). — 1914. Problème des Hummelstaates. *Biol. Centralbl.* 34, p. 685-707, 1 pl., 1 fig. — 1916. Zur Phylogenie der Geschlechtsbestimmungsweise bei Bienen. *Zool. Jahrb. (Abt. Syst.)* 40, p. 328-388, 1 pl., 6 figs.
- ASHMEAD (W. H.). — 1890. *Neotarra pruinosa* n. gen. n. s. p. *Colorado Biol. Ass.* p. 8. — 1893. Monograph of the North American *Proctotrypidæ*. *Bull.* 45, U. S. Nat. Mus. Washington, 472 pp., 18 pls. — 1896. The Phylogeny of the *Hymenoptera*. *Proc. Ent. Soc. Washington*, 3, p. 323-336, 2 figs. — 1902-03. Classification of the Fossorial, Predaceous and Parasitic Wasps, or the Super-family *Vespoidea*. Paper no. 10, *Canad. Ent.* p. 287-291; Paper no. 12, *Ibid.* p. 39-44.
- ASSMUS (E.). — 1865. Die Parasiten der Honigbiene und die durch dieselben bedingten Krankheiten dieses Insektes. Berlin, E. Schotte et Co. 56 pp., 3 pls.
- ASSMUTH (J.). — 1913. *Termitoxenia assmuthi*. *Wasm. Nova Acta Leop. Carol. Akad. Naturf.* 98, p. 191-316, 11 pls.

- AUDOIN (J. V.). — 1842. Histoire Naturelle des Insectes Nuisibles, p. 189.
- AURIVILLIUS (C.). — 1896. Ueber Zwischenformen zwischen sozialen und solitären Bienen. *Festschr. Wilh. Lilljeborg*. Upsala, p. 69-77.
- BAKER (C. F.). — 1896. On the Affinities of *Neolarra*. *Proc. Ent. Soc. Washington* 4, p. 20-23, 1 fig.
- BANKS (N.). — 1904. (On Social Spiders), *ibid.* 6, p. 148.
- BANKS (N.) et SNYDER (T. E.). — 1920. A Revision of Nearctic Termites with Notes on Biology and Geographic Distribution. *U.S. Nat. Mus. Bull.* 108, 228 pp., 35 pls., 70 figs.
- BARBOUR (T.). — 1914. Zoogeography of the West Indies. *Mem. Mus. Comp. Zoology* 44. — 1919. The Herpetology of Cuba. *Ibid.* 47.
- BECHER (E.). — 1917. Die fremddienliche Zweckmässigkeit der Pflanzengallen und die Hypothese eines überindividuellen Seelischen. Leipzig. 149 pp.
- BELT (T.). — 1874. The Naturalist in Nicaragua. London, Bumpus.
- BENNETT (C. B.). — 1904. Earwigs (*Anisolabis maritima*), *Psyche*, 11, p. 47-53, 2 figs.
- BEQUAERT (J.). — 1916. On the Occurrence of *Vespa austriaca* Panzer in the Northeastern United States. *Bull. Brooklyn Ent. Soc.* 11, p. 101-107. — 1918. A Revision of the *Vespidæ* of the Belgian Congo, etc. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 39, p. 1-384, 267 figs., 6 pls. — 1922. (On *Bengalia*) in Wheeler Ants of the Belgium Congo. *Ibid.* 45, p. 281. — 1924. Galls that secrete Honey-dew. *Bull. Brooklyn Ent. Soc.* 19, p. 101-124.
- BERGER. — 1878. Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. *Arb. Zool. Inst. Wien* 1.
- BERLESE (A.). — 1909. Gli Insetti. I. Milano, Soc. Edit. Libr.
- BETHE (A.). — 1898. Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben. *Arch. Gesam. Physiol.* 70, p. 15-100, 2 pls., 5 figs. — 1900. Noch einmal über die psychischen Qualitäten der Ameisen.
Heimkräftigkeiten der Ameisen und Bienen, zum Teil nach neuen Versuchen. *Biol. Centralbl.* 22, p. 193-215, 234-238.
- BIEDERMANN (W.). — 1911. Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. *Winterstein's Handbuch d. vergleich. Physiol.* 2.
- BISCHOFF (H.). — 1909. Neue Beiträge zur Lebensweise der Trigonaloiden, Berlin. *Ent. Zeitschr.* 54, p. 76-80, 1 fig.

- BLANCHARD (R.). — 1889. Pseudoparasites. *Dictionn. Encyclopédique des Sciences Médicales* (2) 27, p. 704-709.
- BÖNNER (W.). — 1915. Der temporäre soziale Hyperparasitismus von *Lasius fuliginosus* und seine Beziehungen zu *Claviger longicornis* Müll. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 11, p. 14-20.
- BÖRNER (C.). — 1919. Stammesgeschichte der Hautflügler. *Biol. Zentralbl.* 39, p. 145-186, 6 figs.
- BÖTTGER. — 1910. Das Gehirn eines niederen Insekts. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, 45.
- BORGMEIER (T.). — 1923. Beitrag zur Biologie der Feuerameise und ihrer Gäste (*Solenopsis geminata saevissima*) *Zeitschr. deutsch. Ver. Wiss. Kunst, São Paulo* 3, p. 1-9, 1 fig.
- BOUVIER (E. L.). — 1918. La Vie psychique des Insectes. Paris, Flammarion.
- BOVERI (T.). — 1915. Ueber die Entstehung der Eugsterschen Zwitter-Bienen. *Arch. Entwicklungs mech. Org.* 41, p. 264-311, 2 pls.
- BRADLEY (J. C.). — 1922. The Taxonomy of the Masarid Wasps, including a Monograph of the North American Species. *Univ. Cal. Publ., Techn. Bull.* 1, p. 369-464.
- BRANNER (J. C.). — 1900. Ants as Geologic Agents in the Tropics. *Journ. Geol. Chicago* 8, p. 151-153, 3 figs.
- BRAUER (F.). — 1869. Beschreibung der Verwandlungsgeschichte der *Mantispa styriaca* Poda und Betrachtungen über die sogenannte Hypermetamorphose Fabres. *Verh. Zool. bot. Ges. Wien* 19, p. 831-840, 1 pl. — 1883a. Zwei Parasiten des *Rhizotrogus solstitialis* aus der Ordnung der Dipteren. *Sitzb. K. Akad. Wiss. Wien* 88, p. 865-877, 2 pls. — 1883b. Ergänzende Bemerkungen zu A. HANDLIRSCH's Mitteilungen über *Hirmonera obscura* Meig. *Wien. Ent. Zeitg.* 2, 1883, p. 26.
- BRAUNS (H.). — 1902. *Eucondylops* n. g. *apidarum*. *Zeitschr. Syst. Hym. Dept.* 2, p. 377-380. — 1910-11. Biologisches über süd-afrikanische Hymenopteren. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 5, p. 384-387, 445-447; 7, p. 16-19, 90-92, 117-120, 238-240.
- BREITENBACH (W.). — 1878. Ueber *Halictus 4-cinctus* F. und *Sphcodes gibbus* L. *Stettin. Ent. Zeitg.* p. 241-243.
- BRETSCHNEIDER (F.). — 1915. Neuere Untersuchungen über das Gehirn der Insekten. *Wochenschr. n. f.* 14, p. 17-24, 17 figs.
- BRIDWELL (J. C.). — 1917a. Notes on a Peregrine Bethyloid. *Proc. Hawaii Ent. Soc.* 3, (1916), p. 276-279. — 1917b. A Note on an *Epyris* and its Prey. *Ibid.* 3 (1916) p. 262-263. — 1917c. Notes on *Bruchidae* and their Parasites in the Hawaiian Islands. *Ibid.* 3 (1916) p. 465-500. — 1919. Some Notes on Hawaiian and other *Bethyloidea*, with Descriptions of new Species. *Ibid.* 4

- (1918) p. 21-38. — **1920**. Some Notes on Hawaiian and other *Bethylidæ*, with the Description of a new genus (second paper). *Ibid.* 4 (1919) p. 291-314.
- BROWNE (F. B.). — **1922**. On the Life History of *Melittobia acasta* Walk., a Chalcid Parasite of Bees and Wasps. *Parasitology* 14.
- BRUCH (C.). — **1917a**. Observaciones sobre *Hirmonoura exotica* Wiedem. *Physis* 3, p. 427-430, 2 figs. — **1917b**. Nuevas capturas de insectos mirmecofilos. *Physis* 3, p. 458-465, 3 figs.
- BRUES (C. T.). — **1906**. Fossil Parasitic and Phytophagous Hymenoptera from Florissant. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 22, p. 491-498, 7 figs. — **1908a**. New Phytophagous Hymenoptera from the Tertiary of Florissant, Colorado. *Ibid.* 51, p. 259-276, 10 figs. — **1908b**. Some Stages in the Embryology of certain degenerate *Phoridæ* and the supposed hermaphroditic genus *Termitoxenia*. *Science* n. s. 27. — **1908c**. The Correlation between Habits and Structural Characters among Parasitic Hymenoptera. *Journ. Econ. Ent.* 1, p. 123-128. — **1910a**. The Parasitic Hymenoptera of the Tertiary of Florissant, Colorado. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 54, p. 3-125, 1 pl. 88 figs. — **1910b**. Some Notes on the Geological History of the Parasitic Hymenoptera. *Journ. N. Y. Ent. Soc.* 18, p. 1-22. — **1919a**. A New Chalcid Fly Parasitic on the Australian Bull-Dog Ant. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 12, p. 13-21, 2 pls. — **1919b**. The Classification of Insects on the Characters of the Larva and Pupa. *Biol. Bull.* 37, p. 1-21. — **1921**. Correlation of Taxonomic Affinities with Food Habits in Hymenoptera, with Special Reference to Parasitism. *Amer. Natural.* 55, p. 134-164. — **1922**. On the Hymenopterous Genus *Harpagoeryptus* and its Allies. *Psyche* 29, p. 101-109. — **1923a**. *Termitobracon*, a Termitophilous Braconid from British Guiana *Zoologica* 3, p. 427-432, 2 figs. — **1923b**. Some New Fossil Parasitic Hymenoptera from Baltic Amber. *Proc. Amer. Acad. Arts. Sc.* 58, p. 327-346, 1 fig. — **1923c**. A Fossil Genus of *Dinapsinæ* from Baltic Amber. *Psyche* 30, p. 31-55, 1 fig. — **1924a**. Triungulins of a Meloid Beetle borne by *Xylocopa*, with Remarks on the Type of Larva in the *Coleoptera* and *Strepsiptera*. *Zoologica* 5, p. 125-136, 5 figs. — **1924b**. Some South African Parasitic Hymenoptera of the Families *Evaniidæ*, *Braconidæ*, *Alysiidæ* and *Plumariidæ*, in the South African Museum, with a Catalogue of the Known Species. *Ann. S. Afric. Mus.* 19, p. 1-150
- BRUES (C. T.) et MELANDER (A. L.) — **1915**. Key to the Fami-

- lies of North American Insects. Boston, Mass et Pullman Wash.
- BRUN (R.). — **1910**. Zur Biologie und Psychologie von *Formica rufa* und enderen Ameisen. *Biol. Centralbl.* 30, p. 524-545. — **1912a**. Zur Psychologie der künstlichen Allianzkolonien bei den Ameisen. *Ibid.* 32, p. 308-322. — **1912b**. Weitere Beiträge zur Frage der Koloniegründung bei den Ameisen mit besonderer Berücksichtigung der Phylogenese des sozialem Parasitismus und der Dulosis bei *Formica*. *Ibid.*, 32, p. 154-180, 216-266. — **1913b**. Zur Biologie von *Formica rufa* und *Camponotus herculeanus* i. sp. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 9, p. 15-19. — **1913b**. Ueber die Ursachen der künstlichen Allianzen bei den Ameisen. *Journ. Psych. u. Neurol.* 20, p. 171-181. — **1917**. Die moderne Ameisenpsychologie, ein anthropomorphischer Irrtum. *Biol. Centralbl.* 37, p. 357-372. — **1923a**. Vergleichende Untersuchungen über Insektengehirne, mit besondere Berücksichtigung der pilzförmigen Körper (*Corpora pedunculata* Dujardin). *Schweiz. Arch. Neurol. Psychiatr.* 13, p. 144-172, 5 figs. — **1923b**. Selektionstheorie und Lustprinzip. *Internat. Zeitschr. Psychoanal.* 9, p. 183-200. — **1924**. Das Leben der Ameisen. Leipzig, Berlin, Teubner.
- BRUNELLI (G.). — **1904**. Collezionismo e Ibernazione nell'Origine degli Istinti delle Api Solitarie e Sociali. *Revist. Ital. Sc. Nat.* 24, p. 3-7.
- BUCKINGHAM (E. N.) — **1911**. Division of Labor among Ants. *Proc. Amer. Acad. Arts. Sci.* 46, p. 425-507, 1 pl.
- BUGNION (E.). — **1909**. Le termite noir de Ceylan (*Eutermes monoceros* Koen.) *Ann. Soc. ent. France* 78, p. 271-281, 3 pls. — **1910**. La structure anatomique du *Trigonalys Hahni* Spin. *Mitteil. schweiz. Ent. Gesell.* 12, p. 14-20, 4 pls. — **1912**. Observations sur les Termites. Différentiation des castes. *C. R. Séances Soc. Biol.* 72, p. 1091-1094, 2 figs. — **1913 a**. *Termitoxenia*, étude anatomo-histologique. *Ann. Soc. Ent. Belg.* 57, p. 23-44, 3 pls. — **1913 b**. La différenciation des castes chez les Termites. *Bull. Soc. Ent. France* p. 213-218. — **1914**. La Biologie des Termites de Ceylan. *Bull. Mus. d'Hist. Nat.* Paris p. 170-204, 8 pls. — **1923**. La Guerre des Fourmis et des Termites, la genèse des instincts expliquée par cette guerre. In FOREL's « *Le Monde Social des Fourmis* », 1923, p. 1-55, 8 pls.
- BUGNION (E.) et POPOFF (N.). — **1910**. Le termite à latex de Ceylan, *Coptotermes travians* Haviland. *Mém. Soc. Zool. France* p. 107-123, 2 pls., 1 fig.

- BURKE (H. E.). — 1917. *Oryssus* is Parasitic. *Proc. Ent. Soc. Washington* 19, p. 87-89.
- BUSCALIONI (L.) et COMES (S.). — 1910. La digestione delle membrane vegetali per opera dei Flagellati contenuti nello intestino dei Termitidi e il problema della Simbiosi. *Atti. Accad. Gioenia Sc. Nat.* (5) 3, 16 pp., 4 figs.
- BUTTEL-REEPEN (H. von). — 1903. Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, sowie Beiträge zur Lebensweise der solitären und sozialen Bienen (Hummeln, Meliponen, etc.) Leipzig, G. Thieme, XII et 138 pp., 20 figs. — 1905. Soziologisches und Biologisches von Ameisen- und Bienenstaat. Wie entsteht eine Ameisen-Kolonie. *Arch. Rassen. Gesell. Biol.* 2, p. 1-16, 1 fig. — 1906. *Apistica*, Beiträge zur Systematik, Biologie, etc. der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), ihrer Varietäten und der übrigen *Apis* Arten. *Mitteil. zool. Mus. Berlin* 3, p. 121-201, 8 figs. — 1911. Atavistische Erscheinungen im Bienenstaat (*Apis mellifica* L.), etc. 1^{er} Congr. Internat. d'Ent. Bruxelles, p. 113-132. 1 pl., 3 figs. — 1915. Leben und Wesen der Bienen. Braunschweig, Viehweg u. Sohn.
- BUYSSON (R. du). — 1903-05. Monographie des Guêpes ou *Vespa*. *Ann. Soc. Ent. France* 72, p. 260 ; 74, p. 485.
- CAFFREY (D. J.). — 1921. Biology and Economic Importance of *Anastatus semi-flavidus*, a recently described Egg Parasite of *Hemiteuca olivæ*. *Journ. Agric. Research* 21, p. 373-384, 1 pl. 3 figs.
- CARPENTER (G. D. H.). — 1919. The Fly *Bengalia depressa* Walk., attacking a wingless Termite. *Proc. Ent. Soc. London*, p. LVIII.
- CARPENTER (G. H.) et PACK-BERESFORD (D. R.). — 1903. The Relationship of *Vespa austriaca* to *Vespa rufa*. *Ent. Month. Mag.* (2) 4, p. 230-244, 1 pl.
- CAULLERY (M.). — 1922. Le Parasitisme et la Symbiose. Paris, Doin.
- CHAPMAN (T. A.). — 1870. Some Facts towards a Life-History of *Rhipiphorus paradoxus*. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 6, p. 314-326. 1 pl. — 1878. On the Economy, etc. of *Bombylius*. *Ent. Month. Mag.* 14, p. 196. — 1902. On the Larva of *Liphyra brassolis* Westw. *Entomologist* 35, p. 225-228, 252-255, 4 pls. — 1915 a. What the Larva, of *Lycæna arion* does during its last Instar. *Trans. Ent. Soc. London* p. 291-297, 9 pls. — 1915. b. Observations completing an Outline of the Life History of *Lycæna arion* L. *Ibid.* p. 298-312, 2 pls.

- CHILD (C. M.). — 1924. *Physiological Foundations of Behavior*. New York, Henry Holt et Co.
- CHOBAUT (A.). — 1891. Mœurs et métamorphoses de *Emenadia flabellata* F., insecte Coléoptère de la famille des Rhipiphorides. *Ann. Soc. Ent. France* 60, p. 447-456, 6 figs.
- CLAUSEN (C. P.). — 1923. The Biology of *Schizaspidia tenuicornis* Ashm., a Eucharid Parasite of *Camponotus*. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 16, p. 195-217, 2 pls.
- CLEVELAND (L. R.). — 1923a. Symbiosis between Termites and their intestinal Protozoa. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 9, p. 424-428. — 1923b. Correlation between the Food and Morphology of Termites and the Presence of Intestinal Protozoa. *Amer. Journ. Hygiene* 3, p. 444-461. — 1924. The Physiological and Symbiotic Relationship between the intestinal Protozoa of Termites and their Host, with special reference to *Reticulitermes flavipes* Kollar. *Biol. Bull.* 46, p. 177-225.
- COCKERELI (T. D. A.). — 1906a. A New Fossil Ant. *Ent. News*, p. 27-28. — 1906 b. Fossil Hymenoptera from Florissant Colorado, *Bull. Mus. Comp. Zool.* 50, p. 33-58. — 1909a. Descriptions of Hymenoptera from Baltic Amber. *Schrift. Physik. ökon. Gesell. Königsberg* 50, p. 1-25, 14 figs. — 1909 b. Some European Fossil Bees. *Entomologist*, p. 313-317. — 1913. The Genera *Parotermes* and *Hodotermes*. *Ent. News* 24, p. 6-8. — 1915. British Fossil Insects. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 49, p. 469-499, 6 pls. — 1916 a. Some American Fossil Insects. *Ibid.*, 51, p. 99-106, 1 pl. — 1916b. Insects in Burmese Amber. *Amer. Journ. Sci.* 42, p. 135-138, 4 figs. — 1917. Descriptions of Fossil Insects *Proc. Biol. Soc. Washington* 30, p. 79-81, 4 figs. — 1920 a. Fossil Arthropods in the British Museum I, *Ann. Mag. Nat. Hist.* (9) 5, p. 273-279. — 1920 b. Eocene Insects from the Rocky Mountains. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 57, p. 233-260, 5 pls. — 1921 a. Some Eocene Insects from Colorado and Wyoming. *Ibid.* 59, p. 29-39, 1 pl. 9 figs. — 1921 b. Fossil Arthropods in the British Museum, V. Oligocene Hymenoptera from the Isle of Wight. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (9) 7, p. 1-25, 32 figs. — 1923a. Fossil Insects from the Eocene of Texas. *Amer. Journ. Sci.* 5, p. 397-400, 1 fig. — 1923 b. The Earliest Known Ponerine Ant. *Entomologist* 56, p. 51-52, 1 fig.
- COLLIX (J. E.). — 1922. Description of a new Genus and two new species of *Cecidomyidæ*, and six new species of Acalyprate *Muscidæ* (*Ephydridæ* and *Milichiidæ*). *Trans. Ent. Soc. London*, p. 504-517, 4 pls.

- COMSTOCK (J. C.). — 1924. An Introduction to Entomology. Comstock Publ. Co. Ithaca, N. Y.
- CRAIG (W.). — 1918. Appetites and Aversions as Constituents of Instincts. *Biol. Bull.* 34, p. 91-107.
- CRAGG (F. W.). — 1917-18. The Mouthparts of *Ochromyia jejuna*, a Predaceous Muscid. *Ind. Journ. Med. Research* 5, p. 516, 1 pl.
- CRAMPTON (G. C.). — 1915. The Thoracic Sclerites and the Systematic Position of *Grylloblatta campodeiformis* Walker, a Remarkable Annectant « Orthopteroid » Insect. *Ent. News.* 26, p. 337-350, 1 pl.
- CRAWLEY (W. C.). — 1909. Queens of *Lasius umbratus* Nyl. accepted by Colonies of *Lasius niger* L. *Ent. Month. Mag.* (2) 20, p. 94-99. — 1910 a. Summary of Experiments with Fertile Females of Several Species of Ants. *Ent. Rec.* 22. — 1910 b. How Ants greet Members of the Same Colony. *Ibid.* 22, p. 43-44. — 1912. Parthenogenesis in Worker Ants, with Special Reference to two Colonies of *Lasius niger*, Linn. *Trans. Ent. Soc. London.* p. 657-663.
- CRAWLEY (W. C.) and BAYLIS (H. A.). — 1921. *Mermis* parasitic on Ants of the Genus *Lasius*. *Journ. Roy. Micr. Soc.* p. 353-372, 12 figs.
- CRAWLEY (W. C.) and DONISTHORPE (H.). — 1913. The Founding of Colonies by Queen Ants. *Intern. Ent. Congr. Oxford* (1912) 2, p. 5-55.
- CUÉNOT (L.). — 1911. La Génèse des Espèces animales. Paris, F. Alcan.
- CURTIS (J.). — 1845. Description of the Nests of two Hymenopterous Insects inhabiting Brazil, and of the Species by which they were constructed. *Trans. Linn. Soc.* 19, p. 249-259, 1 pl.
- CUSHMAN (R. A.). — 1913. *The Calliephialtes* Parasite of the Codling Moth. *Journ. Agric. Research* 1, p. 211-237, 1 pl., 15 figs. — 1917. Notes on the Biology of *Schizonotus sieboldii* Ratz. *Proc. Ent. Soc. Washington* 19, p. 128-129, 1 pl. — 1923. A New Subfamily of *Braconidæ* from Termite Nests. *Ibid.* 25, p. 54-55, 1 pl.
- CUTLER (W.). — 1921. Observations on the *Protozoa* parasitic in *Archotermopsis Wroughtoni* D. Part. III. *Pseudotrichonympha pristina*. *Quart. Journ. Micr. Sci.* 65, p. 247-264, 10 pls., 8 figs.
- DAVIDSON (A.). — 1913. « *Masaria respoides* », *Bull. Southern Cal. Acad. Sci.* 12, p. 17.
- DAVIS (J. J.). — 1919. Contributions to a Knowledge of the

- Natural Enemies of *Phyllophaga*. *Bull.* 13. *Nat. Hist. Surv. Illinois* p. 53-138, 13 pls., 46 figs.
- DEGENER (P.). — 1912. Sinnesorgane, in *Schröder's Handl. d. Ent.* Bd. I, p. 142-158. — 1918. Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche. Leipzig, Veit et Co.
- DE GRANGE (Mc Q.) — 1923. La Courbe de Mouvement Societal. Paris.
- DE MEIJERE (J. C. H.). — 1909. Drei myrmekophile Dipteren aus Java. *Tijdschr. v. Ent.* 52, p. 165-174, 1 pl. — 1910. Ueber drei von Jacobson auf Java bei *Pheidologeton diversus* Jerdon beobachtete Fliegen. *Ibid.* 53, p. 336-340. — 1911. Zur Metamorphose der myrmekophilen Culicide *Harpagomyia splendens* de Meij. *Ibid.* 54, p. 162-167, 1 pl.
- DEMOLL (R.). — 1917. Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig.
- DESCY (A.). — Recherches sur la Sexualité et l'Instinct chez les Hyménoptères. *Bull. Biol. France Belg.* 58, p. 1-37.
- DESNEUX (J.). — 1904. A propos de la Phylogénie des Termitides. *Ann. Soc. Ent. Belg.* 48, p. 278-286, 2 figs.
- DIDE (M.) and JUPPONT (P.) — 1924. La Métaphysique Scientifique. Paris. Alcan.
- DIETL (M. J.). — 1876. Die Organisation des Arthropodengehirns *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 27, p. 489.
- DIGUET (L.). — 1909a. Sur l'araignée Mosquero. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 148, p. 735-736. — 1909b. Le Mosquero. *Bull. Soc. Nat. Acclim. Paris*, 56, p. 368-375.
- DIMMOCK (G.). — 1886. *Sphaerularia* in America. *Amer. Natural.* 20, p. 73-75.
- DISTANT (W. L.). — 1898. Zoological Rambles in the Tranvaal. *Zoologist*, (4) 2, p. 249-260, 1 pl.
- DODD (F. P.). — 1902a. Notes on the Queensland Green Tree Ants (*Oecophylla smaragdina* Fabr. ?). *Victorian Natural.* 18, p. 136-140. — 1902b. Contribution to the Life History of *Liphya brassolis*. *Westw. Entomologist* 35, p. 153-156. — 1912. Some Remarkable Ant-friend *Lepidoptera* of Queensland. *Trans. Ent. Soc. London* 10, p. 577-590, 1 pl.
- DÖNHOF (E.). — 1882. Ein Wachsspaltungsferment im Darm der Larve der Wachsmotte. *Arch. Anat. Phys. Abt.* p. 163.
- DOFLEIN (F.). — 1920. Mazedonische Ameisen. Jena.
- DONISTHORPE (H.). — 1897. Myrmecophilous *Coleoptera* in 1897. *Ent. Record* 9 p. 246. — 1910. Some Experiments with Ants' Nests. *Trans. Ent. Soc. London*, p. 142-150. — 1911. Further Observations on Temporary Social Parasitism and Slavery in

- Ants. *Ibid.* p. 175-183. — **1912**. Mymecophilous Notes for 1911. *Ent. Record* 24, p. 4-10, 34-40. — **1915**. British Ants, their Life History and Classification. Plymouth, Brendon et Son. — **1920**. British Oligocene Ants. *Amer. Mag. Nat. Hist.* (9) 6, p. 81-94, 1 pl. — **1921 a**. Myrmecophilous Notes for 1920. *Ent. Record* 33, p. 21-25. — **1921 b**. The subfamilies of *Formicidae*. *Proc. Ent. Soc. London*, p. XL-XLVI, 5 figs. — **1922**. The Colony Founding of *Acanthomyops (Dendrolasius) fuliginosus* Latr. *Biol. Bull.* 42, p. 173-184.
- DOTEN (S. B.). — **1911**. Concerning the Relation of Food to Reproductive Activity and Longevity in Certain Hymenopterous Parasites. *Techn. Bull.* 78. *Agric. Exper. Stat. Univ. Nevada*, p. 7-30, 10 pls.
- DREYER (J.). — **1917**. Instinct in Man, a Contribution to the Psychology of Education. Cambridge Univ. Press.
- DREYLING (L.). — **1905**. Die wachsbereitenden Organe bei den gesellig lebenden Bienen. *Zool. Jahrb. (Abt. Anat.)* 22, p. 289-330, 2 pls. 1 fig.
- DUCKE (A.). — **1902**. As Especies Paraenses do Genero *Euglossa* Latr. *Bol. Mus. Para* 3, p. 561-577, 1 pl. — **1903**. Biologische Notizen über einige südamerikanische Hymenoptera. *Allgem. Zeitschr. Ent.* 8, p. 367-372, 5 figs. — **1905**. Biologische Notizen über einige südamerikanische *Hymenoptera*. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 1, p. 175-177. — **1910**. Revision des Guêpes Sociales Polygames d'Amérique. *Ann. Mus. Nation. Hungarici*-8, p. 449-544, 17 figs. — **1914**. Ueber Phylogenie und Klassifikation der sozialen Vespiden. *Zool. Jahrb. (Abt. Sys.)* 36, p. 303-330, 1 tab., 17 figs. — **1916**. Enumeração de Hymenopteros Colligidas pela Commisao. Revisão das especies de abelhas do Brasil. *Com. Lin. Telegraph. Estrateg. Matto Grosso ao Amazonas*. No. 35, 175 pp. 7 pls.
- DUFOUR (L.). — **1837**. Recherches sur quelques Entozoaires et larves parasites des Insectes Orthoptères et Hyménoptères. *Ann. Sc. Nat. Zool.* (2), 7 p. 5-20, 1 pl.
- DUNBAR (C. O.). — **1924**. Kansas Permian Insects. Part. I. The Geologic Occurrence and the Environment of the Insects. *Amer. Journ. Sci.* (5) 7, p. 171-209, 4 figs., 1 pl.
- DURCKHEIM (E.). — **1922**. De la Division du Travail Social (4^e édit.) Paris, Alcan.
- DUTT (G. R.). — **1912**. Life Histories of Indian Insects. *Mem. Dep. Agric. India. Ent. Ser.* IV No. 4, p. 251.
- EDWARDS (F. W.). — **1922**. A Revision of the Genus *Harpagomyia* de Meij. *Trans. Ent. Soc. London* p. 496-503, pl. 16, figs. 5-12.

- EMERY (C.). — 1890. Studii sulle formiche della fauna neotropica. *Bull. Soc. Ent. Ital.* 22, p. 38-40, 5 pls. — 1891. Le formiche dell' Ambra Siciliana nel Museo Mineralogico dell' Università di Bologna. *Mem. R. Accad. Sc. Ist. Bologna* (5) 1, p. 141-165, 3 pls. — 1894. Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. *Biol. Centralbl.* 14, p. 53-59. — 1895. Die Gattung *Dorylus* Fabr. und die systematische Eintheilung der Formiciden. *Zool. Jahrb. (Abt. Syst.)* 8, p. 685-778, 4 pls., 41 figs. — 1896. Le Polymorphisme des Fourmis et la Castration alimentaire. *C. R. 3^e Congr. Intern. Zool. Leyden* p. 395-410. — 1898. Beiträge zur Kenntniss der paläarktischen Ameisen. *Ofvers. Finsk. Vet. Soc. Förhandl.* 20, 28 pp. — 1904. Zur Kenntniss des Polymorphismus der Ameisen. *Zool. Jahrb (Suppl. VII.)* p. 587-610, 6 figs. — 1905. Deux fourmis de l'Ambre de la Baltique. *Bull. Soc. Ent. France* p. 187-189, 2 figs. — 1906. Zur Kenntniss des Polymorphismus der Ameisen. *Festschr. f. J. Rosenthal*, Leipzig, G. Thieme p. 35-40. — 1908 a. Remarques sur les observations de M. de LANNOY touchant l'existence de *Lasius mixtus* dans les fourmilières de *L. fuliginosus*. *Ann. Soc. Ent. Belg.* 52, p. 182-183. — 1908 b. Osservazioni ed esperimenti sulla Formica Amazzone. *Rendic. R. Accad. Sc. Ist. Bologna* p. 49-62. — 1909 a. Ueber den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. *Biol. Centralbl.* 29, p. 352-362; *Rendic. R. Accad. Sc. Ist. Bologna* p. 36-50. — 1909 b. Nuove osservazioni ed esperimenti sulla Formica Amazzone. *Ibid.* p. 31-36. — 1910. Il polimorfismo e la fondazione delle società negli insetti sociali. *Scientia* 7, p. 336-349. — 1911a. Ulteriori osservazioni ed esperienze sulla Formica Amazzone. *Rendic. R. Accad. Sc. Ist. Bologna* p. 60-75. — 1911b. Beobachtungen und Versuche an *Polyergus rufescens*. *Biol. Centralbl.* 31, p. 625-642. — 1915 a. La Vita delle Formiche, Torino, Fratelli Bocca. — 1915b. Können weisselose Ameisenvölker die fehlende Muller aus eigenen Mitteln ersetzen? *Biol. Centralbl.* 35, p. 252-254. — 1916. La fondazione delle società di *Myrmica*. Considerazioni sull' alimentazione delle formiche. *Rendic. R. Accad. Sc. Ist. Bologna* p. 45-50. — 1918. Esperienze intorno alla produzione di individui sessuati nella società della formiche. *Ibid.* p. 65-72. — 1920. La distribuzione geografica attuale delle formiche. *Real. Acad. Lincei* (5) 13, p. 3-98. — 1921. Quels sont les facteurs du polymorphisme du sexe féminin chez les fourmis? *Rev. Gén. Sciences* 32, p. 737-741. — 1924. Casi di anomale e di parassitismo nelle formiche. *Rendic. R. Accad. Sc. Ist. Bologna* p. 82-89, 4 figs.

- ENGELHARDT (VON). — 1914. Ueber die Hancocksche Drüse von *Oecanthus pellucens* Scop. *Zool. Anzeig.* 44, p. 219-227.
- ERICHSON (W. F.). — 1847. De fabrica et usu antennarum in insectis. Berolini.
- ESCHERICH (K.). — 1898. Zur Anatomie und Biologie von *Pausus turcius* Fauv. *Zool. Jahrb. (Abt. Syst.)* 12, p. 27-70. 1 pl., 11 figs. — 1902. Biologische Studien über algerische Myrmekophilen, zugleich mit allgemeinen Bemerkungen über die Entwicklung und Bedeutung der Symphylie. *Biol. Centralbl.* 22, p. 638-663, 4 figs. — 1909. Die Termiten oder weissen Ameresen. Leipzig. — 1911. Termitenleben auf Ceylon. Jena. — 1917. Die Ameise, Schilderung ihrer Lebensweise. 2te Aufl. Braunschweig, Vieweg.
- ESPINAS (A.). — 1877. Des sociétés animales, étude de psychologie comparée. Paris, G. Baillière et Cie.
- EVERSMANN (E.). — 1846. Brutzellen des *Hylæus quadricinctus* und *Pelopæus destillatorius*. *Bull. Naturf. Ges. Moskau* 19, p. 188-193.
- FABRE (J. H.). — 1879-80. Etudes sur les mœurs et la parthogénèse des Halictes. *Ann. Sc. Nat. Zool.* (6) 9, p. 1-27, 1 pl. — 1790. Souvenirs Entomologiques 3^e sér. 2^e édit. — 1903. *Ibid.* 8^e sér. chap. 7-9.
- FAHRINGER (J.). — 1914. Ueber den Nestbau zweier Bienen. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 10 p. 16-20, 5 figs.
- FARQUHARSON (C. O.). — 1918. *Harpagomyia* and other Diptera fed by *Crematogaster* Ants in Southern Nigeria. *Proc. Ent. Soc. London*, p. XXIX-XL. — 1919. The Tachinid Fly *Bengalia* attacking Termites. *Ibid.* p. LII-LVIII. — 1922 a. Five Years Observations (1914-1918) on the Bionomics of Southern Nigerian Insects (edited by E. B. POULTON). *Trans. Ent. Soc. London* p. 319-448. — 1922 b. The Pursuit of Living Ants by the Ephydrid *Rhynchopsilota apicalis* Collins sp. n. *Ibid.* p. 443-444.
- FERRIÈRE (A.). — 1915. La loi du progrès en Biologie et en Sociologie et la question de l'Organisme Social. Paris, Giard et Brière.
- FERTON (C.). — 1890. L'évolution de l'instinct chez les Hyménoptères. *Rev. Scient.* p. 45, 496-498. — 1898. Sur les mœurs des *Sphecodes* Latr. et des *Halictus* Latr. *Bull. Soc. Ent. France* p. 75-77. — 1901-21. Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères Mellifères et Ravisseurs. 9 séries. *Ann. Soc. Ent. France* 70-89.

- FEYTAUD (J.). — 1912. Contribution à l'étude de l'ermite lucifère. *Arch. d'Anat. Micros.* 13, p. 481-607, 3 pls. 34 figs.
- FIELDE (A. M.). — 1901. A Study of an Ant. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 53, p. 425-449. — 1902. Notes on an Ant. *Ibid.* 54, p. 599-625, 2 figs. — 1904. Power of Recognition among Ants. *Biol. Bull.* 7, p. 227-250, 4 figs. — 1905 a. The Communal Life of Ants. *Nature Study Review*, 1, p. 239-250, 4 figs. — 1905 b. Observations on the Progeny of Virgin Ants. *Ibid.* 9, p. 355-360. — 1906. The Progressive Odor of Ants. *Ibid.* 10, p. 1-16.
- FISKE (J.). — 1874. *Cosmic Philosophy I.*
- FLETCHER (J.). — 1908. *Vespa borealis* an Inquiline? *Ann. Ent. Soc. America* 1, p. 30; *Psyche* 15, p. 16.
- FORBES (H. O.). — 1885. *A Naturalist's Wanderings in the Eastern Archipelago.* London.
- FORBES (S. A.). — 1908. On the Life History, Habits and Economic Relations of the White-Grubs and May-beetles (*Lachnosterna*). 24th Rep. *State Ent. Nox. Benef. Insects, Illinois.* p. 135-168, 3 pls.
- FORD (N.). — 1922. An Undescribed *Planidium* of *Perilampus* from *Conocephalus*. *Canad. Ent.* p. 199-204, 1 fig.
- FOREL (A.). — 1890. Un parasite de la *Myrmecia forficata* F. *Ann. Soc. Ent. Belg.* 20, p. 8. — 1894. Ueber den Polymorphismus und Ergatomorphismus bei den Ameisen. *Vers. deutsch. Naturf. Wien* p. 142-147. — 1898. La Parabiose chez les Fourmis. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* (4) 34, p. 380-384. — 1900. Fourmis de Japon. Nids en Toile. *Strongylognathus huberi* et voisins. etc. *Mitteil. schweiz. Ent. Ges.* 10, p. 267-287. — 1902. Beispiele phylogenetischer Wirkungen und Rückwirkungen bei den Instinkten und dem Körperbau der Ameisen als Belege für die Evolutionslehre und die psychophysiologische Identitätslehre. *Journ. Psych. Neurol.* 1, p. 99-110. — 1904. Ueber Polymorphismus und Variation bei den Ameisen. *Zool. Jahrb. (Suppl. VII)*, p. 571-586. — 1906. Mœurs des fourmis parasites des genres *Wheeleria* et *Bothriomyrma*. *Rev. Suisse Zool.* 14, p. 68. — 1908. Lettre à la Société Entomologique de Belgique. *Ann. Soc. Ent. Belg.* 52, p. 180-181. — 1910a. *Das Sinnesleben der Insekten*, München. — 1910 b. Aperçu sur la distribution géographique et la phylogénèse des fourmis. 1^{er} Congr. Internat. d'Ent. p. 81-100. — 1920. Les Fourmis de la Suisse 2^e édit. (1^{re} éd. 1874). — 1921-23. *Le Monde Social des Fourmis.* 6 vols. Genève, Libr. Kundig.
- FOUILLÉE (A.). — 1920. *L'évolutionnisme des idées-forces.* 6^e éd. Paris, F. Alcan (1^{re} éd. 1890).

- FOX (W. J.). — 1893. Observations on the Hymenopterous genus *Neolarra* Ashmead. *Ent. News* 4, p. 292-293, 1 fig.
- FREUD (S.). — 1921. Group Psychology and the Analysis of the Ego. Transl. by James Strachey. New-York, Boni et Live-right.
- FRIESE (H.). — 1888. Die Schmarotzerbienen und ihre Wirte. *Zool. Jahrb. (Abt. Syst.)* 3, p. 847-870. — 1891. Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen (*Apidae*). *Ibid.* 5, p. 751-860, 1 pl. — 1903. Neue Meliponiden II, *Zeitschr. Hymen. Dipt.* 3, p. 359-361. — 1905. Ein Bienenest mit Vorratskammern (*Lithurgus dentipes* Sm.), *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 1, p. 118-119. — 1923. Die europäischen Bienen (*Apidae*). Das Leben und Wirken unserer Blumenwespen. Berlin u. Leipzig, de Gruyter et Co.
- FRISCH (K. von). — 1921. Ueber den Sitz des Geruchsinnens bei Insekten. *Zool. Jahrb. (Abt. Zool. Physiol.)* 38, p. 449-516. — 1923. Ueber die « Sprache » der Bienen. Jena, G. Fischer.
- FRISON (Th.). — 1916. Note on the Habits of *Psithyrus variabilis*. *Cress. Bull. Brooklyn Ent. Soc.* 11, p. 46-47. — 1921. *Psithyrus laboriosus* Fabr. in the Nests of Bumblebees. *Canad. Ent.* 53, p. 100-101.
- FROGGATT (W. W.). — 1895-97. Australian Termitidæ Pts. I-III. *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales.* p. 420, 455, 721. — 1905. White Ants. *Misc. Publ. No. 874 Dep. Agric. N. S. Wales* p. 1-47, 2 pls. 12 figs.
- FROHAWK (F. W.). — 1915. Further Observations on the Last Stage of the Larva of *Lycæna arion*. *Trans. Ent. Soc. London*, p. 313-316, 2 pls.
- FULLAWAY (D. T.). — 1920. New Species of *Sierola*, with Explanatory Notes. *Occas. Papers Bernice Pauahi Bishop Mus.* 7, p. 57-159, 1 pl.
- FULLER (C.). — 1915. Observations on Some South African Termites. *Ann. Natal Mus.* 3, p. 329-504, 11 pls. 16 figs.
- FULTON (B. B.). — 1915. The Tree Crickets of New York : Life History and Bionomics. *Techn. Bull. No. 42, New York Exper. Sta.* 47 pp, 6 pls, 21 figs. — 1924a. Some Habits of Earwigs. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 17, p. 357-367, 1 fig. — 1924b. The European Earwig. *Bull. 207 Oregon Agric. Coll. Exper. Sta.* p. 5-29, 6 figs.
- GABRITSCHESKY (E.). — 1924. Farbenpolymorphismus und Vererbung mimetischer Varietäten der Fliege *Volucella bombylans* und anderer « hummelähnlicher » Zweiflügler. *Zeitschr. indukt. Abstam. Vererbl.* 32, p. 321-353.

- GIARD (A.). — **1889a**. Sur une galle produite chez le *Typhlocyba rose* L. par une larve d'Hyménoptère. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 109, p. 79. — **1889b**. Sur la castration parasitaire de *Typhlocyba* par une larve d'Hyménoptère (*Aphelopus melaleucus* Dalm.) et par une larve de Diptère (*Ateloneura spuria* Meig.). *Ibid.* p. 708-710. — **1905**. La Puccinologie. *Bull. Sc. France Belg.* 39, p. 153-187.
- GIRAUD (J.). — **1871**. Notes sur les mœurs du *Ceramius lusitanicus* Klug. *Ann. Soc. Ent., France* (5) 1, p. 375-379.
- GRANDI (G.). — **1921**. Ricerche sul genere *Philotrypesis* Förs., *Boll. Lab. Zool. Gen. Agrar. Portici* 15, p. 33-190, 44 figs. — **1923**. Gli Insetti dei Caprifichi. *Rivist. Biol.* 5, p. 5-26, 15 figs.
- GRASSI (B.) et SANDIAS (A.). — **1893-94**. Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. *Atti. Accad. Gioenia* (4) 6-7, 151 pp. 5 pls.
- GRUFFINI (A.). — **1905**. Studi sui Lucanidi. 1^e Considerazione generali sulla grande variazione di caratteri nei maschi dei Lucanidi. Torino, P. Gerbone, 40 pp., 4 figs.
- GREEN (E. E.). — **1906-07**. Spolia Zelanica 3, p. 220, 4 p. 183-184. — **1908**. Tongue of an *Ochromyia*. *Proc. Ent. Soc. London*, p. XXVI-XXVII.
- GUTBIER (A.). — **1914**. Ueber einige Hymenopterenester aus Turkestan. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 10, p. 339-345, 6 figs.
- HARTER. — **1890**. Biologische Beobachtungen an Hummeln. 27. *Ber. Oberhess. Gesell. Natur. Heilk.* p. 59-75.
- HALIDAY (A. H.). — **1835**. Notes on the *Bethyl* and on *Dryinus pedestris*. *Ent. Mag.* 2, p. 219-220.
- HAMAKER (J. J.). — **1898**. The Nervous System of *Nereis virens* Sars. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 32, p. 89-124, 5 pls.
- HANCOCK (J. L.). — **1905**. The Habits of the Striped Meadow-Cricket (*Oecanthus fasciatus*) *Amer. Natural.* 39, p. 457.
- HANDLIRSCH (Adam). — **1882-83**. Die Metamorphose und Lebensweise von *Hirnoneura obscura* Meig., einem Vertreter der Dipteren-Familie *Nemestrinidæ*. *Wien. Ent. Zeitg.* 1, p. 224-228 ; II. *Ibid.* 2, p. 11-15, 1 pl.
- HANDLIRSCH (Anton.). — **1887-95**. Monographie der mit *Nysson* und *Bembex* verwandten Grabwespen. *SB. K. Akad. Wiss. Wien* 8 partes. — **1903**. Zur Phylogenie der Hexapoden. *Ibid.* 112, p. 1-23, 1 pl. — **1904**. Zur Systematik der Hexapoden. *Zool. Anzeig.* 27, p. 733-769. — **1908**. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. 2 vols. Leipzig, W. Engelmann. — **1910**. Fossile Wespenester *Ber. Senkenberg. Naturf. Gesell. Frankf., a. M.* p. 265-266, 1 fig. — **1913a**. Bei-

- träge zur exacten Biologie SB. K. Akad. Wiss. Wien, 122, p. 361-481, 6 fig. — **1913b**. Ueber einige Beziehungen zwischen Paläontologie, geographische verbreitung und Phylogenie der Insekten. *Intern. Congr. Ent. Oxford* 2 (1912) p. 248-270, 3 pls. — **1924**. Systematische Uebersicht. Kap. 9 in *C. Schröder's Handbuch der Entomologie*. Jena, G. Fischer, p. 712-825, 112 figs.
- HARRIS (R. G.). — **1923**. Occurrence, Life Cycle and Maintenance under Artificial Conditions of *Miastor*. *Psyche* 30, p. 951-101. — **1924**. Sex of Adult *Cecidomyidæ* (*Oligarces* sp.) arising from Larvæ produced by Parthenogenesis. *Ibid.* 31, p. 148-154.
- HARRIS (T.). — **1862**. Treatise on Some of the Insects Injurious to Vegetation. Boston, Crosby and Nichols; New York, O. S. Fell.
- HAUSER (G.). — **1880**. Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. *Zeitschr. wiss. Zool.* 34, p. 1-37, 3 pls.
- HEATH (H.). — **1902**. The Habits of California Termites. *Biol. Bull.* 4, p. 47-63, 3 figs. — **1907**. The Longevity of Members of the Different Castes of *Termopsis angusticollis*. *Ibid.* 13, p. 161-164.
- HEER (O.). — **1849**. Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Oeningen und von Radoboj in Croatien II. *Neue Denkschr. allgem. Schweiz Geol. Ges. Naturw.* 11, p. 1-264, 17 pls. — **1852**. Ueber die Hausameise Madeiras. *Züricher Jugend, v.d. naturf. Gesellsch.* 54.
- HEGH (E.). — **1922**. Les Termites. Partie Générale. Brussels. 756 pp. 461 figs.
- HEIKERTINGER (F.). — **1919**. Die metöke Myrmekoidie. Tatsachenmaterial zur Lösung des Mimikryproblems. *Biol. Zentralbl.* 39, p. 65-102, 13 figs.
- HENNING (H.). — **1916**. Der Geruch. Leipzig.
- HERBST (P.). — **1922**. Revision der *Halictus*-Arten von Chile. *Ent. Mitteil.* 11.
- HERMS (W. B.). — **1907**. An Ecological and Experimental Study of *Sarcophagidæ* with relation to Lake Beach Débris. *Journ. Exper. Zool.* 4, p. 45-83, 7 figs.
- HERRICK (C. J.). — **1903**. The Organ and Sense of Taste in Fishes. *Bull. U. S. Fish Comm.* (1902) p. 237-372.
- HESSELHAUS (F.). — **1922**. Die Hautdrüsen der Apiden und verwandter Formen. *Zool. Jahrb. (Abt. Anat.)* 43, p. 369-464, 11 pls.
- HEYMONS (R.). — **1907**. Die verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose und ihre Bedeutung im Vergleich zur Meta-

- morphose anderer Arthropoden. *Ergebn. u. Fortschr. Zool.* 1, p. 137-188. — **1908.** Süßwasser-Hymenopteren aus der Umgebung Berlins. *Deutsch. Ent. Zeitschr.* p. 137-150, 4 figs.
- HINGSTON. **1922.** A Naturalist in Himalaya. Boston. Small, Maynard et Co.
- HOCHREUTER (R.). — **1912.** Die Hautsinnesorgane von *Dyliscus marginalis* L., ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper. *Zeitschr. wiss. Zool.* 103, p. 1-114, 102 figs.
- HOFFER (E.). — **1881.** Biologische Beobachtungen an Hummeln und Schmarotzerhummeln. *Mitth. Naturw. Ver. Steiermark* 18, p. 68-92. — **1788.** Die Schmarotzerhummeln Steiermarks, Lebensgeschichte und Beschreibung derselben. *Ibid.* 25, p. 82-159, 1 pl.
- HOLLIDAY (M.). — **1903.** A Study of Some Ergatogynic Ants. *Zool Jahrb. (Abt. Syst.)* 19 p. 293-327, 15 figs.
- HOLMGREN (N.). — **1909-13.** Termitenstudien, 4 parts. *K. Svensk Vetensk. Handl.* 44, 215 pp. 3 pls. 76 figs. ; 46, 86 pp. 6 pls. 6 figs. ; 48, 166 pp. 4 pls. 88 figs. ; 50, 276 pp. 8 pls. 14 figs.
- HOOD (J. D.). — **1913.** Notes on the Life-History of *Rhopalosoma poeyi*. *Proc. Ent. Soc. Washington* 15, p. 145-148.
- HOWARD (L. O.). — **1891.** The Methods of Pupation among the *Chalcididæ*. *Insect Life* 4, p. 193-196, 6 figs. — **1905.** The Insect Book. Doubleday. Page et Co. — **1908.** The Importation of *Tetrastichus xanthomelænae* Rond. *Journ. Econ. Ent.* 1, p. 281-289. — **1910.** On the Habit With Certain *Chalcidoidea* of Feeding at Puncture Holes made by the Ovipositor. *Ibid.* 3, p. 257-260.
- HOWES (P. G.). — **1917.** Tropical Life in British Guiana (Beebe) *Ent. Part III* p. 371-450, 2 pls. 15 figs.
- HUBER (P.). — **1810.** Recherches sur les mœurs des Fourmis indigènes. Paris et Genève.
- HUNTINGTON (E.). — **1914.** The Climatic Factor as illustrated in Arid North America. Washington, D. C. *Carnegie Inst.* 311 pp. 90 figs.
- HYSLOP (J. A.). — **1916.** *Pristocera armifera* (Say) parasitic on *Limonium agonus* (Say). *Proc. Ent. Soc. Washington* 18, p. 169-170, 1 pl.
- IHERING (H. von). — **1896.** Zur Biologie der socialen Wespen Brasiliens *Zool. Anzeig.* p. 449-453. — **1903.** Biologie der stachellosen Honigbienen Brasiliens. *Zool. Jahrb. (Abt. Syst.)* 19, p. 179-287, 13 pls., 8 figs.
- IHERING (R. von). — **1903a.** Biologische Beobachtungen an brasiliensischen *Bombus*-Nestern. *Allgem. Zeitschr. Ent.* 8, p.

- 447-453, 5 figs. — **1903b.** Contributions à l'étude des Vespides. *Ann. Soc. Ent. France* p. 144-155. — **1903 c.** Zur Frage nach dem Ursprung der Staatenbildung bei den socialen Hymenopteren. *Zool. Anzeig.* p 113-118. — **1904.** Biologia das abelhas solitarias do Brazil. *Revist. Mus. Paulista* 6, p. 461-481, 5 figs.
- IMMS (A. D.). — **1919.** On the Structure and Biology of *Archotermopsis*, together with Descriptions of New Species of Intestinal Protozoa and General Observations on the « *Isoptera* ». *Phil. Trans. Roy. Soc. London (B)* 209, p. 75-180, 7 pls.
- JACK (R. W.). — **1917.** Parthenogenesis amongst the Workers of the Cape Honey Bee. *Trans. Ent. Soc. London.* p. 396-409, 2 pls.
- JACOBSON (E.). — **1909.** Ein Mosquito als Gast und diebischer Schmarotzer der *Cremastogaster difformis* Smith und eine andere schmarotzende Fliege. *Tijdschr. v. Ent.* 52, p. 158-164. — **1910.** *Pheidologeton diversus* Jerdon und eine myrmekophile Fliegenart. *Ibid.* 53, p. 328-335. — **1911 a.** Biological Note on the Hemipteron *Ptilocerus ochraceus*. *Ibid.* 54, p. 175-179. — **1911 b.** Nähere Mitteilungen über die myrmekophile Culicide *Harpagomyia splendens* de Meij. *Ibid.* 54, p. 158-161, 3 pls.
- JAMBUNATHAN (N. S.). — **1908.** The Habits and Life History of a Social Spider (*Stegodyphus sarasinorum* Karsch). Madura, Victoria Press. 14 pp.
- JAMES (S. P.). — **1914.** Summary of a Year's Mosquito Work in Ceylon. *Ind. Journ. Med. Research* 2, p. 233-234.
- JANET (C.). — **1896.** Sur les rapports des Lépidismides myrmécophiles avec les Fourmis. *C. R. Acad. Sc. France* 122, p. 799, 1 fig. — **1898 a.** Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles, 19^e note. Anatomie du corselet de la *Myrmica rubra* reine. *Mém. Soc. Zool. France* 11, p. 393-450, 1 pl., 25 figs. — **1898 b.** Sur une cavité du tégument servant, chez les Myrmicins à étaler, au contact de l'air, un produit de sécrétion. *C. R. Acad. Sc. Paris* 126, p. 1168-1171. — **1903.** Observations sur les Guêpes. Paris, Carré et Naud. — **1904.** Observations sur les Fourmis. Limoges. — **1907.** Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial, chez la reine de la Fourmi (*Lasius niger*). Limoges, Ducourtieux et Gout, pp. 149 + 20, 13 pls. 41 figs. — **1909.** Sur la parthénogénèse arrhénotoque de la Fourmi ouvrière. *Mém. Soc. Oise.* 8 pp.
- JEANNEL (R.). — **1913.** Sur des larves de *Proctotrupidae* parasites

- d'Homoptères. In *Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique Orientale*. Hyménopt. 1 p. 36-39, 1 pl.
- JONĚS (D. W.). — **1917**. The European Earwig and its Control. *Bull.* 566, U. S. Dept. Agric. 12, pp. 8 figs.
- JONESCU (C., «.). — **1909**. Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. *Jen. Zeitschr. Naturw.* 45, p. 111-180, 5 pls., 13 figs.
- JUCCI (C.). — **1924**. Su la differenziazione de le caste ne la società dei Termitidi I. I neotenici. *Mem. R. Acad. Naz. dei Lincei* (5) 14, p. 5-238, 4 pls. 23 figs.
- KEILIN (D.). et THOMPSON (W.R.). — **1915**. Le cycle évolutif des *Dryinidæ*. *C. R. Soc. Biol. Paris* 78, p. 83-87, 10 figs.
- KELLOGG (V.). — **1913**. Distribution and Species-Forming of Ectoparasites. *Amer. Natural.* 47, p. 129-158. — **1914**. Ectoparasites of Mammals. *Ibid.* 48, p. 257-279.
- KELLY (E. O. G.). — **1914**. A New Sarcophagid Parasites of Grasshoppers. *Journ. Agric. Research. Dep. Agric.* 2, p. 435-445, 1 pl.
- KEMNER (N. A.). — **1922**. Die Larve der Termitoxenien entdeckt! *Ent. Tijdschr.* p. 58-61. — **1923**. Hyphaenosymphilie, eine neue, merkwürdige Art von Myrmekophilie bei einem neuen myrmecophilen Schmetterling (*Wurthia aurivillii* n. sp.) aus Java, beobachtet. *Ark. f. Zool.* 15, p. 1-28, 4 pls.
- KIEFFER (J. J.). — **1907**. *Hymenoptera*. Fam. *Dryinidæ*, in WYTSMAN's *Genera Insectorum*, 33 pp., 2 pls. — **1908**. *Hymenoptera*. Fam. *Bethylidæ*, in WYTSMAN's *Genera Insectorum* 50 pp. 3 pls. — **1909**. Descriptions de nouveaux Microhyménoptères du Brésil. *Ann. Soc. Ent. France* 78, p. 287-348.
- KING (J. L.). — **1916**. Observations on the Life History of *Pterodontia flavipes* Gray. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 9, p. 309-321. 2 pls.
- KINSEY (A. C.). — **1919**. Fossil Cynipids. *Psyche* 26, p. 44-49. 2 figs.
- KIRKALDY (G. W.). — **1911**. Some Remarks on the Reduviid Subfamily *Holoptilinae*, and on the Species *Ptilocerus ochraceus* Montandon. *Tijdschr. v. Ent.* 54, p. 170-174, 1 pl.
- KLEBS (R.). — **1910**. Ueber Bernsteineinschlüsse im allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung. *Schrift. physik. ökonom. Ges. Königsberg* 51, p. 217-242.
- KLEIN. — **1904**. Futterbrei und weibliche Biene-Larve. *Die Bienenpflege* 26.
- KNOWER (H. McE.). — **1894**. Origin of the « *Nasutus* » (soldier) of *Eutermes*. *Johns Hopkins Univ. Circ.* 13, p. 58-59.
- KOBER (L.). — **1921**. Der Bau der Erde. Berlin, Gebr. Bornträger.

- KOHL (F. F.). — 1896. Die Gattungen der Sphegiden. *Ann. K. K. naturh. Hofmus. Wien* 11, p. 233-516, 7 pls., 90 figs.
- KOLBE (H. J.). — 1913. — Die Differenzierung der zoogeographischen Elemente der Kontinente. *Trans. 2nd Intern. Congr. Ent.* (1912) 2, p. 433-476.
- KOMINSKY (P.). — 1924a. Ueber Erzeugung von Intersexen bei *Stilpnolia salicis* L. im Temperatur-Experiment. *Biol. Zentralbl.* 44, p. 15-16. — 1924b. Der Gynandromorphismus bei *Lymantria dispar* L. unter der Einwirkung äusserer Einflüsse. *Ibid.* 44, p. 66-68, 3 figs.
- KORNHAUSER (S. J.). — 1919. The Sexual Characteristics of the Membracid *Thelia bimaculata* (Fabr.) I. External Changes Induced by *Aphelopus theliæ* (Gahan). *Journ. Morph.* 32, p. 531-635, 54 figs.
- KRONER (R.). — 1913. Zweck und Gesetz in der Biologie. Tübingen, J. C. B. Mohr. — 1919. Das Problem der historischen Biologie. Heft 2. in SCHAXEL's *Abhandl. theoret. Biol.* Berlin, Gebr. Bornträger.
- KÜHNLE. — 1913. Untersuchungen über das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurms. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.* 50, p. 147-276, 5 pls.
- KÜNCKEL-D'HERCULAIS (J.). — 1869. Observations relatives aux *Volucella zonaria, inanis, pellucens* et *bombylans*. *Ann. Soc. Ent. France* (4) 9, Bull. p. 17, 20, 23. — 1870. Observations sur les métamorphoses des *Conops*. *Ibid.* (4) 10, p. 63. — 1875-81. Recherches sur l'organisation et le développement des *Volucelles*, insectes Diptères de la famille des Syrphidés. 1^{re} partie 1875 p. 1-208, 12 pls; 2^e partie 1881, 13 p's. — 1895. Notices sur les titres et travaux de M. J. KÜNCKEL D'HERCULAIS. Paris. Ed. Crété.
- KUO (Z. Y.). — 1924. A Psychology without Heredity. *Psychol. Review* 31, p. 427-448.
- KUTTER (H.). — 1913a. Zur Biologie von *Formica rufa* und *Formica fusca* i. sp. *Biol. Centralbl.* 33, p. 703-707. — 1913b. Ein weiterer Beitrag zur Frage der sozialparasitischen Koloniegründung von *F. rufa* L. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 9, p. 193-196. — 1917. Myrmekologische Beobachtungen. *Biol. Zentralbl.* 37, p. 429-437. — 1920. *Strongylognathus huberi* v. *alpinus* Wh. eine sklavenraubende Ameise. *Ibid.* 40, p. 528. — 1923. Der Sklavenräuber *Strongylognathus huberi* Förel s. sp. *alpinus* Wheeler. *Rev. Suisse Zool.* 30, p. 387-424.
- LAMBORN (W. A.). — 1913. The Fly *Bengalia depressa* Walk (*Calliphorinæ*) robbing *Dorylus nigricans* on the march. *Proc.*

- Ent. Soc. London*, p. CXXV-CXXXII. — 1914. On the Relationship between certain West African Insects, especially Ants, *Lycænidæ* and *Homoptera*. *Trans. Ent. Soc. London* p. 436-524, 4 pls. — 1919. Further Notes on the Habits of the Fly *Bengalia*. *Proc. Ent. Soc. London* p. LII-LVIII.
- LAMEERE (A.). — 1909. L'origine des sociétés d'Insectes. *Ann. Soc. Ent. Belg* 53, p. 507-515.
- LANGHOFER (A.). — 1897-98. Beiträge zur Kenntnis der Mundteile der Hymenoptera. I Apidæ. *Arbeit. Akad. Wiss. Kunst. Agram* 80, p. 25-93, 3 pls ; 81, p. 609-613.
- LANNOY (F. DE). — 1908. Notes sur le *Lasius niger* et le *Lasius fuliginosus*. *Ann. Soc. Ent. Belg.* 52, p. 47-53.
- LE BON (G.). — 1925. Psychologie des Foules. 31^e Edit. Paris, F. Alcan.
- LE DANTEC (F.). — 1918. L'Egoïsme, seule base de toute société. Paris, E. Flammarion.
- LECONTE (J.). — 1884. Elements of Geology. New York, D. Appleton and Co.
- LEGEWIE (H.). — 1922. Beiträge zur Biologie der Bienengattung *Halictus*. *Mitteil. Bad. Landesv. Naturk. Naturschutz Freiburg i. Br. n. f.* 1, p. 235-237.
- LEIBY (R. W.). — 1922. The Polyembryonic Development of *Copidosoma gelechiæ*, with Notes on its Biology. *Journ. Morph.* 37, p. 195-284, 18 pls.
- LEPELETIER DE SAINT-FARCEAU (A. L. M.). — 1827. Encyclopédie Méthodique 10, p. 183.
- LESPÈS (C.). — 1856. Recherches sur l'organisation et les mœurs du Terme lucifuge. *Ann. Sc. Nat. Zool.* (4) 5, p. 227-282, 3 pls.
- LEUCKART (R.). — 1887. Neue Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden. *Abh. math. phys. Cl. Kgl. Schs. Gessels. Wiss.* 13 p. 567-704, 3 pls.
- LICHTENSTEIN (J. L.). — 1921. Sur la biologie d'un Chalcidien. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 173 p. 733-735, 1 fig.
- LICHTENSTEIN (J. L.) et PICARD (F.). — 1917. Etude morphologique et biologique du *Sycogaster Lavagnei* Pic. et Licht. *Bull. Biol. France Belg.* 51, p. 440-474, 33 figs.
- LICHTENSTEIN (J. L.) et RABAUD (E.). — 1922. Le comportement des « *Polysphincta* », Ichneumonides parasites des araignées. *Bull. Biol. France Belg.* 55, p. 267-287, 11 figs.
- LINEBURG (B.). — 1924. The Feeding of Honey-Bee Larvæ. *Bull. No. 1222 U. S. Dep. Agric.* p. 25-37, 2 figs.
- LOMNICKI (J.). — 1921. Sur la micrandrie chez la fourmi sanguine. *Kosmos, Bull. Soc. Polon. Natural. Leopold.* p. 98-99: —

1922. Ueber den Anfang der Kolonien der glänzend-schwarzen Holzameise. *Ent. Anzeig.* 2, p. 79-80.
- LONGMAN (H. A.). — 1923. The Zoogeography of Marsupials, with Notes on the Origin of the Australian Fauna. *Mem. Queensland Mus.* 8, p. 1-15.
- LOVEJOY (A. O.). — 1922. The Length of Human Infancy in Eighteenth Century Thought. *Journ. Philos.* 19, p. 381-385.
- LUBBOCK (Sir J.). — 1861. On *Sphaerularia bombi*, *Natural Hist. Review* 1, p. 44-57, 1 pl. — 1863. On two Aquatic Hymenoptera, one of which uses its wings in swimming. *Trans. Linn. Soc. London* 24, p. 135-141, 6 figs. — 1888. *Ants, Bees and Wasps*. London.
- LUCAS (H.). — 1878. (Une note sur la nidification d'un Hyménoptère du genre *Euglossa*) *Bull. Soc. Ent. France* 8, p. CXLII-CXLIII.
- LUDWIG (F.). — 1904. Nest und Vorratskammern der Lonalap von Ponape. *Allgem. Zeitschr. Ent.* 9, p. 225-227, 1 fig.
- LÜDERWALDT (H.). — 1911. Nestbau von *Neocorynura erinnys* Schrottky. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 7, p. 94-96, 1 fig.
- MAC GILLIVRAY (A. D.). — 1914. The Immature Stages of the *Tenthredinoidea*. 44th *Ann. Rep. Ent. Soc. Ontario* (1913) p. 54-75, 1 pl.
- MANN (W. M.). — 1923. New Genera and Species of Termitophilous *Coleoptera* from Northern South America. *Zoologica* 3, p. 323-366, 13 figs.
- MARCHAL (P.). — 1890. Formation d'une espèce par le parasitisme. Etude sur le *Sphecodes gibbus*. *Rev. Scient.* 45, p. 199-204. — 1894. Le parasitisme des *Sphecodes*. *Bull. Soc. Ent. France* 63, p. CXV. — 1896. La reproduction et l'évolution des Guêpes Sociales. *Arch. Zool. Expér. Gén.* (3) 4, p. 1-100, 8 figs. — 1897. La castration nutritionnelle chez les Hyménoptères Sociaux. *C. R. Soc. Biol.* 2 pp. — 1900. Sur un nouvel Hyménoptère aquatique, le *Limnodytes gerriphagus*. *Ann. Soc. Ent. France* 69, p. 171-176. — 1905. Observations biologiques sur un parasite de la Galéruque de l'Orme, le *Tetrastichus xanthomelænae* (Rond.) *Bull. Soc. Ent. France* p. 64-68. — 1906. Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites II. Les Platygasters. *Arch. Zool. expér.* (4) 4, p. 485-640, 8 pls. — 1909. La ponte des *Aphelinus* et l'intérêt individuel dans les actes liés à la conservation de l'espèce. *C. R. Acad. Sc. Paris* 148, p. 1223-1225.
- MARSHALL (G. A. K.). — 1898. Notes on the South African Social Spiders (*Stegodyphus*). *Zoologist* (4) 2, p. 417-422.

- MARTIN (E. D.). — 1920. The Behavior of Crowds. N. Y. and London, Harper Bros.
- MASSART (J.) et VANDERVELDE (E.). — 1893. Parasitisme Organique et Parasitisme Social. *Bull. Sc. France Belg.* 25, p. 1-68.
- MATHESON (R.) et CROSBY (C. R.). — 1912. Aquatic Hymenoptera in America. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 5, p. 65-71. 3 figs
- MATHEWS (A. P.). — 1921. Physiological Chemistry. N. Y., Wm. Wood et Co.
- MATTHEW (W. D.). — 1915. Climate and Evolution. *Ann. N. Y. Acad. Sc.* 24, p. 171-318.
- MATTAUSCH (I.). — 1909. Gynandromorphic *Membracidae*. *Journ. N. Y. Ent. Soc.* 17, p. 165, 1 pl. — 1911. The Effects of Parasitic Castration in *Membracidae*. *Ibid.* 19, p. 194-196, 1 pl.
- MAYR (G.). — 1867. Vorläufige Studien über die Radoboj-Formiciden. *Jahrb. K. K. Geol. Reichsmus. Wien* 17, p. 47-62, 1 pl. — 1868. Die Ameisen des baltischen Bernsteins. *Schrift. physik. ökonom. physik. Gesell. Königsberg* 1, 102 pu. 5 pls.
- Mc DOUGALL (W.). — 1920. The Group Mind. New York et London G. P. Putnam's Sons.
- Mc INDOO (N. E.). — 1914a. The Olfactory Sense of Insects. *Smithson. Misc. Coll.* 63, p. 1-63, 6 figs. — 1914b. The Olfactory Sense of Hymenoptera. *Proc. Acad. Nat. Sc. Phila.* p. 294-341, 2 pls. 3 figs. — 1914c. The Olfactory Sense of the Honey Bee. *Journ. Exper. Zool.* 16, p. 265-346, 24 figs. — 1915. The Olfactory Sense of Coleoptera. *Biol. Bull.* 28, p. 407-460, 2 pls. 3 figs. — 1916. The Sense Organs of the Mouthparts of the Honey Bee. *Smithson. Misc. Coll.* 65, p. 1-55, 10 figs. — 1917. The Olfactory Organs of Lepidoptera. *Journ. Morph.* 29, p. 33-54. — 1918. The Olfactory Organs of Diptera. *Journ. Comp. Neurol.* 29, p. 457-484. — 1920. The Olfactory Organs of Orthoptera. *Ibid.* 31, p. 457-484. — 1923. Glandular Structure of the Abdominal Appendages of a Termite Guest (*Spirachtha*). *Zoologica* 3, p. 367-380, 3 figs.
- MEHLING (E.). — 1915. Ueber die gynandromorphen Bienen des Eugsterschen Stockes. *Verh. phys. med. Gesell. Würzburg*, 43, p. 173-236, 8 pls.
- MEHLIS (G.). — 1915. Lehrbuch der Geschichtsphilosophie. Berlin, J. Springer.
- MELANDER (A. L.) et BRUES (D. T.). — 1903. Guests and Parasites of the Burrowing Bee *Halictus*. *Biol. Bull.* 5, p. 1-27, 7 figs.
- METCALF (M. M.). — 1923. The Opalinid Ciliate Infusorians. *Bull. 120 U. S. National Mus.* 484 pp. 258 figs.
- METZER (C.). — 1910. Die Verbindung zwischen Vorder- und

- Mitteldarin bei der Biene. *Zeitschr. wiss. Zool.* 96, p. 539-571, 2 pls. 2 figs
- MIDDLETON (W.). — 1917. Notes on the Larvæ of Some *Cephalæ*. *Proc. Ent. Soc. Wash.* 19, p. 174-179.
- MIK (J.). — 1882. Zur Biologie von *Gonatopus pilosus* Thoms. *Wien. Ent. Zeitg.* 1, p. 215-221, 1 pl.
- MILLIKEN (F. B.). — 1921. Results of Work on Blister Beetles in Kansas. *Bull.* 967 *U. S. Dep. Agr.* 26 pp. 22 figs.
- MINNICH (D. E.). — 1921. An Experimental Study of the Tarsal Chemoreceptors of two Nymphalid Butterflies. *Journ. Exper. Zool.* 33, p. 173-203, 6 figs. — 1922a. The Chemical Sensitivity of the Tarsi of the Red Admiral Butterfly, *Pyrameis atalanta* Linn. *Ibid.* 35, p. 57-81. — 1922b. A Quantitative Study of Tarsal Sensitivity to Solutions of Saccharose, in the Red Admiral Butterfly, *Pyrameis atalanta* Linn. *Ibid.* 36, p. 445-457, 1 fig. — 1924. The Olfactory Sense of the Cabbage Butterfly, *Pieris rapæ* Linn., an experimental Study. *Ibid.* 39, p. 339-356, 1 fig.
- MÖBIUS (K.). — 1856. Die Nester der geselligen Wespen. *Abhandl. Ver. Hamburg.* 3, p. 121-171, 19 pls.
- MORAWETZ (F.). — 1864. Ueber *Vespa austriaca* Paz. und drei neue Bienen. *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou* 37, p. 439-449.
- MORGAN (C. L.). — 1923. Emergent Evolution. London, Williams et Norgate.
- MORICE (R. F. D.). — 1901. Observations on *Sphæcodes*. *Ent. Month Mag.* 12, p. 53-58.
- MORLEY (C.). — 1910. On the Position of the Rhopalosomidae with the Description of a Second Species. *Trans. Ent. Soc. London.* p. 386-387, Pl. 50, Fig. 15.
- MORSTATT (H.). — 1922. Ueber Pilzgärten bei Termiten. *Ent. Mitteil.* 11, p. 94-99
- MRAZEK (A.). — 1908. Myrmekologicke poznámky III Brachypterní mermithogyny u *Lasius alienus*. *Act. Soc. Ent. Bohem.* 5 p. 1-8, 4 figs. — 1909. Fleischfressende Blattwespen. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 5, p. 245. — 1916. Der Polymorphismus der sozialen Hymenopteren. *Sbornik, Zool.* 1 p. 27-57.
- MÜLLER (H.). — 1872. Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen. *Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. u. Westf.* 29, p. 1-96, 2 pls. — 1881 Die Entwicklung der Blumenthatigkeit bei den Insekten. *Kosmos* 5, p. 258-272, 351-370, 415-432.
- MÜLLER (W.). — 1889. Ueber *Agriotypus armatus*. *Zool. Jahrb.* (Abt. Syst.) 4, p. 1132-1134.

- MUIR (F.). — **1918.** (*Harpagomyia* recorded from Formosa) *Proc. Ent. Soc. London* p. XXXVIII.
- MURRAY, — **1870.** Note on the Egg of *Rhipiphorus paradoxus*. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 6, p. 326-328.
- MYERS (J. G.). — **1925.** Biological Notes on *Arachnocoris albomaculatus* Scott. *Journ. N. Y. Ent. Soc.* 33 p. 136-146. 1 pl.
- NANGLE. — **1905.** Food of Predaceous Flies. *Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.* 16, p. 747.
- NELSON (J. A.) et STURTEVANT (A. P.). — **1924.** The rate of Growth of the Honeybee Larva. *Bull.* 1222. *U. S. Dep. Agric.* p. 1-24, 11 figs. 4 tabl.
- NEWELL (W.). — **1909.** The Life History of the Argentine Ant. *Journ Econ. Ent.* 2, p. 174-192, 3 pls. 4 figs.
- NEWELL (W.) et BARBER (T. C.). — **1913.** The Argentine Ant. *Bull.* 122, *Bur. Ent. U. S. Dep. Agric.* 98 pp. 12 pls. 13 figs.
- NIELSEN (J. C.) — **1902.** Biologiska Studier over danske enlige Bier og deres Snylltere. *Vidensk. Meddel. Natur. For. Kjøbenhavn.* p. 75-106, 16 figs. — **1903.** Om Bislaegten *Sphcodes* Latr. *Ent. Meddel.* (2) 2, p. 21-30. — **1903-05.** Om *Perisemus fulvicornis* Curt. En Overgangsform mellem Snylte-og Gra-vehvepsene. *Ibid.* (2) 2, p. 105-109.
- ONIONS (G. W.). — **1912.** South African « Fertile Worker Bees ». *Agric. Journ. Union S. Africa*, 3, p. 720-728. — **1914.** South African « Fertile » Worker Bees. *Ibid.* 7, p. 44-46.
- OTTRAMARE (J. H.). — **1919.** Quelques réflexions à propos de l'action de l'obscurité sur les êtres vivants. *C. R. Soc. Biol. Paris* 82, p. 190-191.
- PACKARD (A. S.). — **1865.** The Humble Bees of New England and their Parasites. *Proc. Essex. Inst.* 4, p. 107-140, 1 pl.
- PANTEL (J.). — **1909.** Recherches sur les Diptères à larves entomobies. I. Caractères parasitiques aux points de vue biologiques, éthologiques et histologiques. *La Cellule* 26, p. 27-216, 5 pls. 26 figs.
- PARKER (G. H.). — **1912.** The Relation of Smell, Taste and the Common Chemical Sense in Vertebrates. *Journ. Acad. Nat. Sc. Phila.* 15 p. 221-234 — **1922.** Smell, Taste and Allied Senses in the Vertebrates. Philadelphia et London, Lippincott et Co. — **1924.** Some Implications of the Evolution Hypothesis. *Philos. Review* 33, p. 593-603.
- PARKER (J. B.) et BÖVING (A. G.). — **1924.** The Blister Beetle

- Tricerania sanguinipennis*. Biology, Descriptions of Different Stages and Systematic Relationship. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 64, p. 1-40, 5 pls.
- PATTEN (W.). — 1894. On the Morphology and Physiology of the Brain and Sense Organs of *Limulus*. *Quart. Journ. Micr. Sc.* 35, p. 1-96, 5 pls.
- PATTERSON (J. T.). — 1918. Studies on the Biology of *Paracopidosomopsis* IV. The Asexual Larvæ. *Biol. Bull.* 35, p. 362-376, 3 pls. — 1921. The Development of *Paracopidosomopsis*. *Journ. Morph.* 36, p. 1-68, 12 pls.
- PEARL (R.). — 1924. Studies on Human Biology. Baltimore, Williams et Wilkins, Co.
- PÉREZ (C.). — 1912. Rapport sur les travaux exécutés en 1911. Caisse des Recherches Sci. Rapports, p. 693-704. — 1920. Titres et travaux scientifiques. Laval, Barnéoud et Co. p. 70-71.
- PÉREZ (J.). — 1884. Les apiaires parasites, au point de vue de la théorie de l'évolution. Bordeaux. — 1895. Sur la prétendue parthénogénèse des *Halictus*. *Act. Soc. Linn. Bordeaux* 48, p. 145-157.
- PÉREZ (T. DE STEFANI). — 1902. Osservazioni biologiche sopra un Braconide acquatico, *Giardinaia urinator*, e descrizione di due altri Imenotteri nuovi. *Zool. Jahrb. (Abt. Syst.)* 15, p. 625-634, 1 pl.
- PERKINS (R. C. L.). — 1887. Notes on Some Habits of *Sphécodes* Latr. and *Nomada*. *Ent. Month. Mag.* 23, p. 271-274. — 1889. Is *Sphécodes* Parasitic? *Ibid.* 25, p. 206-208. — 1905. 1905. Leaf-Hoppers and their Natural Enemies. Part I *Dryinidæ*. *Bull. 1 Exper. Stat. Hawaii Sugar Plant. Assoc.* 69 pp.
- PERRIS. — 1857. Nouvelles excursions dans les grandes landes. *Ann. Soc. Linn. Lyon* (2) 4, p. 172-173.
- PETRUCCI (R.). — 1906. Origine polyphylétique, homotypic et non comparabilité directe des sociétés animales. *Notes et Mém. Inst. Solvay* Fasc. 7, 126 pp.
- PEYERIMHOFF (P. DE). — 1897. La Variation sexuelle chez les Arthropodes. *Ann. Soc. Ent. France* 66, p. 245-260. — 1910. Sur un cas de Pœcilandrie discontinue chez un *Bythinus*. *Bull. Soc. Ent. France* p. 287-290, 3 figs.
- PHILLIPS (E. F.). — 1907. Wax Moths and American Foul Brood. *Bull.* 75, *Bur. Ent. U. S. Dep. Agric.* p. 19-22, 3 pls.
- PICARD (F.). — 1919. Contribution à l'étude du peuplement d'un végétal. La faune entomologique du figuier. *Ann. Serv. Epiphyt.* 6, p. 35-174, 36 figs. — 1922. Contribution à l'étude des parasites de *Pieris brassicæ* L. *Bull. Biol. France Belg.* 56, p. 54-130. — 1923. Recherches biologiques et anatomiques

- sur *Melittobia acasta* Walk (Hyménoptère Chalcidien). *Ibid.* 57, p. 469-508.
- PIÉRON (H.). — 1910. La genèse des instincts esclavagistes et parasitaires chez les fourmis. *Rev. Gén. Sciences* 21, p. 726-736, 769-779.
- PIETSCHKER (H.). — 1910. Das Gehirn der Ameise. *Jen. Zeitschr. Naturw.* 47, p. 1-72, 3 pls. 16 figs.
- PLANTA-REICHENAU (A. von). — 1888. Ueber den Futtersaft der Bienen. *Zeitschr. physiol. Chem.* 12 p.
- PLATH (O. E.). — 1922. Notes on *Psilhyrus*, with Records of two American Hosts. *Biol. Bull.* 43, p. 23-44, 1 pl.
- POCOCK (R. I.). — 1903. Notes on the Commensalism subsisting between a Gregarious Spider, *Stegodyphus* sp. and the Moth *Batrachedra stegodyphobius* Wlsm. *Ent. Month Mag.* (2) 14, p. 167-170.
- POISSON (R.). — 1924. Contribution à l'étude des Hémiptères Aquatiques. *Bull. Biol. France Belg.* 58 p. 49-305, 13 pls. 35 figs.
- POPOVICI-BAZDOSANU (A.). — 1910a. Experimentelle Untersuchungen über *Osmia rufa*. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 6, p. 224-228, 3 figs. — 1910b. Relation entre la taille de l'adulte et la quantité de nourriture absorbée par les larves chez l'*Osmia rufa* et *Osmia cornuta*. *C. R. Soc. Biol. Paris* 68, p. 480-481.
- PRICER (J. L.). — 1908. The Life-History of the Carpenter Ant. *Biol. Bull.* 14 p. 177-218, 7 figs.
- RABAUD (E.). — 1911. Le déterminisme des changements de milieu. *Bull. Scient. France Belg.* 45, 169-185. — 1917. Essai sur la vie et la mort des espèces. *Ibid.* 50, p. 287-380. — 1922a. L'adaptation et l'évolution Paris. E. Chiron. — 1922b. Le contraste entre le régime alimentaire des larves et celui des adultes chez divers insectes. *Bull. Biol. France Belg.* 56, p. 230-243.
- RAINES (M. A.). — 1922. Vegetative Vigor of the Host as a factor influencing Susceptibility and Resistance to Certain Rust Diseases of the Higher Plants. *Amer. Journ. Botany* 9, p. 183-238, 2 pls.
- RATH (O. von). — 1894. Ueber die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau-und Chromsilbermethode. *Ber. Naturf. Gesell. Freiburg i. Br.* 9, p. 1-28, 1 pl.
- RÉAUMUR (R. A. F. DE). — 1742. Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Tome VI, Paris. Impr. Roy.
- REICHENBACH (H.). — 1902. Ueber Parthenogenese bei Ameisen

- und andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern. *Biol. Centralbl.* 22, p. 461-465.
- REUTER (O. M.). — 1918. Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte. Berlin, F. Friedländer et Sohn.
- RICHARDSON (C. H.). — 1913. Studies on the Habits and Development of a Hymenopterous Parasite, *Spalangia muscidarum* Richardson. *Journ. Morph.* 24, p. 513-557, 4 pls.
- RICKERT (H.). — 1921. Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. 3 u. 4 Aufl. Tübingen, J. C. B. Mohr.
- RILEY (C. V.) — 1893. Parasitism in Insects. *Proc. Ent. Soc. Wash.* 2, p. 1-35.
- ROBSON (C.). — 1898. *Vespa austriaca*, a Cuckoo Wasp. *Science Gossip* (N. S.) 5, p. 69-73.
- RÖHLER (E.). — 1905. Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten. *Zool. Jahrb.* (Abt. Anat. Ont.) 22, p. 225-288, 2 pls.
- ROHWER (S. A.). — 1912. Studies on the Woodwasp Superfamily *Oryssoidæ*, with Descriptions of New Species. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 43, p. 141-158, 2 pls. 6 figs. — 1913a. Notes on the Feeding Habits of two Adult Sawflies, *Proc. Ent. Soc. Wash.* 15, p. 148-149. — 1913b. (Remarks on Mr. Hood's Paper on *Rhopalosoma poeyi*) *Ibid.* 15, p. 147-148. — 1915. A Remarkable New Genus of *Cephidæ*. *Ibid.* 17, p. 114-117, 1 pl. — 1916. *Vespoidea* in « The Hymenoptera of Connecticut ». *State Geol. et Nat. Hist. Survey. Bull.* 22, p. 606-644.
- ROHWER (S. A.) et CUSHMAN (R. A.). — 1917. *Idiogastra*, a New Suborder of *Hymenoptera*, with Notes on the immature Stages of *Oryssus*. *Proc. Ent. Soc. Washing.* 19, p. 89-98, 2 pls.
- ROOT (F. M.). — 1924. Parasitism among Insects. *Scient. Month.* 19, p. 479-495.
- ROSEN (K. von). — 1913a. Die fossilen Termiten: eine kurze Zusammenfassung der bis jetzt bekannten Funde. *Trans. and Intern. Congr. Ent.* (1912) p. 318-335, 6 pls. — 1913b. Studien am Sehorgan der Termiten nebst Beiträgen zur Kenntnis des Gehirns derselben. *Zool. Jahrb.* (Abt. Anat. Ont.) 35, p. 625-664, 3 pls. 11 figs.
- ROUBAUD (E.). — 1908. Gradation et perfectionnement de l'instinct chez les guêpes solitaires d'Afrique du genre *Synagris*. *C. R. Acad. Sc. Paris* 147, p. 695-697. — 1910a. Evolution de l'instinct chez les guêpes sociales d'Afrique du genre *Belonogaster* Sauss. *Ibid.* 151, p. 553-556. — 1910b. Recherches sur la biologie des *Synagris*. Evolution de l'instinct chez les guêpes solitaires. *Ann. Soc. Ent. France* 79, p. 1-21; Trad. *Ann.*

- Rep. Smithson. Inst.* p. 507-525, 4 pls. — **1916.** Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et sociales d'Afrique. *Ann. Sc. Nat. Zool.* (10) 1, p. 1-160, 34 figs — **1917.** Observations sur *Nasonia brevicornis* Ashm., Chalcide parasite des Pupes du Muscides. *Bull. Sc. France Belg.* 50, p. 425-439, 1 fig. — **1918.** Le Venin et l'évolution paralysante chez les Hyménoptères prédateurs. *Bull. Biol. France Belg.* 51, p. 391-419. — **1924.** Histoire des Anacamptomyies, mouches parasites des Guêpes sociales d'Afrique. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 7, p. 197-248, 2 pls. — 15 figs.
- ROUGIER (L.). — **1925.** La Scolastique et le Thomisme. Paris, Gauthier-Villars et Co.
- ROUSSEAU (E.). — **1907.** Les Hyménoptères aquatiques, avec description de deux espèces nouvelles par W. A. SCHULZ. *Ann. Biol. Lacust.* 2, p. 388-401.
- RUSCHKAMP (F.). — **1924.** Instinktmodifikation in einer Ameisen-Adoptions Kolonie. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 19, p. 176-178.
- SANTSCHI (F.). — **1906.** A propos des mœurs parasitiques des fourmis du genre *Bothriomyrmex*. *Ann. Soc. Ent. France* 75, p. 363-392. — **1920.** Fourmis du genre *Bothriomyrmex*. Emery (Systématique et mœurs.) *Rev. Zool. Agric.* 7, p. 201-224, 2 pls. 2 figs.
- SAULCY (F.). — **1891.** Ueber die Antennen. *Ann. Soc. Ent. France* (6) 10, Bull. p. 154-155.
- SAUSSURE (A. DE). — **1852.** Monographie des guêpes solitaires ou de la tribu des Euméniens. Paris, Masson, 6 parties. 286 pp. 22 pls. — **1853.** Note sur la tribu des Masariens et principalement sur le *Masaris vespiformis*. *Ann. Soc. Ent. France* (3) 1, p. 17-21. — **1875.** Synopsis of American Wasps. *Misc. Coll.* No. 254, *Smithson Inst.* pp. XXXV-385, 4 pls.
- SCHAXEL (J.). — **1922.** Grundzüge der Theorienbildung der Biologie. 2 Aufl. Jena. G. Fischer.
- SCHIEMENZ (P.). — **1883.** Ueber das Herkommen des Futtersaffes und die Speicheldrüsen der Biene, nebst einem Anhang über das Riechorgan. *Zeitschr. wiss. Zool.* 38, p. 71-135, 3 pls.
- SCHIMMER (F.). — **1909.** Beitrag zu einer Monographie der Gryllodeengattung *Myrmecophila* Latr. *Zeitschr. wiss. Zool.* 93 p. 409-534, 3 pls. 29 figs. — **1910.** Ueber die Wasmannsche Hypothese des « Duldungsinstinktes » der Ameisen gegenüber synöker Myrmecophilen. *Zool. Anzeig.* 36, p. 81-95.
- SCHÖDTE (M.). — **1853.** On some *Staphylinidæ*, found in the Nests of Termites. *Proc. Zool. Soc. London* 21, p. 101-103. —

1856. Observations sur des Staphylins vivipares qui habitent chez les Termites. *Ann. Sc. Nat. Zool.* (4) 5, p. 169-183, 1 pl.
- SCHMIEDEKNECHT (O.). — 1907. Die Hymenopteren Mitteleuropas. Jena, G. Fischer.
- SCHMIDT (H.). — 1910. Beitrag zur Biologie der Steinobst-Blattwespe (*Lyda nemoralis* L.) *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 6, p. 17-23, 86-92, 4 figs.
- SCHNEIDER (A.). — 1883-85. Ueber die Entwicklung der *Sphaerularia bombi*. *Zool. Beitr.* I p. 1-9, 1 pl., II p. 247-251.
- SCHÖNFELD (P.). — 1886. Die physiologische Bedeutung des Magenmundes der Honigbiene. *Arch. Anat. Physiol. (Physiol. Abth.)*, Jahrg. 1886, p. 451-458, 1 fig.
- SCHROTTKY (C.). — 1922. Soziale Gewohnheiten bei solitären Insekten. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 17, p. 49-57.
- SCHUCHERT (C.). — 1914. Climates of Geologic Times. Chapt. 21 in E. Huntington, « The Climatic Factor as illustrated in Arid America », *Carnegie Inst. Washington. D. C.* 341 pp. 90 figs.
- SCHULTZ (W. A.). — 1905. Hymenopteren-Studien. Leipzig, W. Engelmann, 13 figs. — 1907a. Family *Trigonaloidæ* in VYRSMAN'S *Genera Insectorum*. 24 pp. 3 pls. — 1907b. Schwimmende Braconiden. *Ann. Soc. Ent. Belg.* 51, p. 164-173. — 1910a. Neuer Beitrag zur Kenntnis der Wasserimmen. *Ann. Biol. Lacust.* 4, p. 187-193, 4 figs. — 1910b. Süßwasser-Hymenopteren aus dem See von Overmeira. *Ibid.* 4, p. 194-210, 2 pls. 2 figs.
- SCHWARZ (E. A.). — 1904. (On the Social Spider *Uloborus republicanus* Simon in Cuba). *Proc. Ent. Soc. Wash.* 6, p. 147-148.
- SCOTT (H.). — 1920. Notes on (I) the Parasitic Staphylinid *Aleochara algarum* Fauvel, and its hosts, the Phycodromid Flies. (II) A case of Supposed Parasitism in the Genus *Homalota*. *Ent. Month. Mag.* (3) 6, p. 148-157, 2 figs.
- SCUDDER (S. H.). — 1890. The Tertiary Insects. *Hayden's Rep. U. S. Geol. Surv. Terr.* 13, 734 pp., 28 pls.
- SELLARS (R. W.). — 1922. Evolutionary. Naturalism. Chicago, Open Court Publ. Co.
- SEMICHON (L.). — 1912. Parasitisme provoqué entre deux larves d'*Halictus quadricinctus* Fabricius. *Bull. Soc. Ent. France* n. 90-92.
- SEVERIN (H. C.). — 1920. The Plum Web-spinning Sawfly. *Techn. Bull.* 1, *Agric. Exper. Stat. South Dakota*.
- SHARP (D.). — 1899. Insects. Vol. II Cambridge Nat. Hist. London, Macmillan et Co.
- SHELFORD (R.). — 1906. Studies of the *Blattidæ* V-VII. *Trans.*

- Ent. Soc. London.* p. 487-519. 1 pl. — **1907.** *Blattoidea* in SÖSTEDT'S *Kilimandjaro-Meru Expedit.* No. 17, 2, p. 13-48, 2 pls.
- SHELFORD (V. E.). — **1913.** The Life-History of a Bee-Fly (*Spongostylum anale* Say) parasite of the Larva of a Tiger Beetle (*Cicindela scutellaris* Say, var. *Lecontei* Hald.) *Ann. Ent. Soc. Amer.* 6, p. 213-225.
- SICHEL (J.). — **1865.** Revision monographique, critique et synonymique du genre Mellifère *Sphecodes* Latr. *Ann. Soc. Ent. France* (4) 5, p. 397-466.
- SIEBER (N.) et METALNIKOV (S.). — **1904.** Ueber Ernährung und Verdauung der Bienenmotte (*Galleria mellonella*). *Arch. Ges. Physiol.* p. 269-286.
- SIEBOLD (C. T. E. von). — **1836.** Bericht über die Leistungen im Gebiete der Helminthologie während des Jahres 1837. *WIEGMANN'S Archiv.* 4, p. 305. — **1858.** Ueber *Agriotypus armatus* in *Trichostoma picicorne*. *Ber. Versam. Naturf. Carlsruhe* p. 211. — **1864.** Ueber Zwitterbienen. *Zeitschr. wiss. Zool.* 14 p. 73-80.
- SILVESTRI (F.). — **1901.** Operai gincojidi de Termes, con osservazioni intorno l'origine delle varie caste nei Termitidi. *Real. Accad. Lincei* (5) 10, p. 479-484. — **1902.** Contribuzione alla conoscenza dei Meliponidi del Bacino del Rio de la Plata. *Riv. Patol. Veget.* 10, p. 121-170, 3 pls., 19 figs. — **1903.** Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell'America Meridionale. *Redia* 1, p. 1-235, 6 pls. — **1904.** Contribuzione alla conoscenza della metamorfosi e dei costumi della *Lebia scapularis* Fourc. *Ibid.* 2, p. 68-84, 5 pls. — **1906.** Contribuzione alla conoscenza biologica degli Imenotteri Parassiti. I Biologia del *Litomastix truncatellus* (Dalm.) *Ann. R. Scuol. Sup. Agric. Portici.* 6, p. 1-51, 5 pls., 13 figs. — **1907.** Contribuzione alla conoscenza degli Insetti dannosi all'Olivo. La Tignola dell'Olivo. *Ibid.* 2 p. 83-184, 68 figs. — **1909** *Isoptera*, in MICHAELSEN et HARTMEYER: « *Die Fauna Südwest-Australiens* », 2, p. 279-314, 6 pls. — **1910.** Contribuzione alla conoscenza degli insetti dannosi e dei loro Simbionti, I Galeucella dell'Ormo (*Galerucella luteola* F. Müll.) *Boii. Lab. Zool. Gen. Agrar. Portici* 4 p. 246-288, 25 figs. — **1911.** Contribuzione alla conoscenza degli Insetti dannosi e dei loro simbionti. II *Plusia gamma* (L) *Ibid.* 5, p. 287-319, 26 figs. — **1913.** Descrizione di un nuovo ordine di Insetti, *Ibid.*, 7, p. 193-209. — **1920.** Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell'Africa occidentale II Termitofili. *Ibid.* 14, p. 265-319, 32 figs.

- SIMON (E.). — 1891. Observations biologiques sur les Arachnides, 1° Araignées Sociables. *Ann. Soc. Ent France* 60, p. 5-14 4 pls. — 1892-95. Histoire Naturelle des Araignées (2° édit.) 2 vols. Paris, Roret. — 1909. Sur l'araignée Mosquéro. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 148, p. 736-737
- SLADEN (F. W. L.). — 1895. Observations on *Sphecodes rubicundus* v. Hag. *Ent. Month Mag.* 31, p. 256. — 1899. Bombi in Captivity and Habits of *Psithyrus*. *Ibid.* 35, p. 230-234. — 1902. A Scent-producing Organ in the Abdomen of Worker of *Apis mellifica*. *Ibid.* 38, p. 208-211. — 1912. The Humblebee, its Life History and how to domesticate it. London, Macmillan et Co. — 1915. Inquiline Humble-bees in British Columbia. *Canad. Ent.* 47, p. 84. — 1918. The Genus *Vespa* in Canada. *Ottawa Naturalist.* 32, p. 71-72.
- SMITH (F.). — 1855. Catalogue of British Hymenoptera in the Collection of the British Museum. Part. I. *Apidæ*. London. — 1866. Notes on Some Hymenopterous Insects collected by Mr. Peckold at Catagallo, South Brazil, *Trans. Ent. Soc. London* (3) 5, p. 323-327.
- SMITH (H. S.). — 1912. The Chalcidoid Genus *Perilampus* and its Relations to the Problem of Parasitic Introduction. *Techn. Ser. No. 19. Pt. IV. U. S. Dep. Agric. Bur. Ent.* p. 33-69, 8 figs. — 1916. The Habit of Leaf-Oviposition among the Parasitic Hymenoptera. *Science N. S.* 44, p. 925-926. — 1917. The Habit of Leaf-Oviposition among the Parasitic Hymenoptera *Psyche* 24, p. 63-68, 4 figs.
- SMITH (J. B.). — 1901. Notes on Some Digger Bees. *Journ. N. Y. Ent. Soc.* 9, p. 29-40, 52-72, 3 pls. 3 figs.
- SMULYAN (M. T.). — 1916. The Hyperparasitic Chalcidoid *Planidium* on Aphides. *Journ. Econ. Ent.* 9, p. 510.
- SNYDER (T. E.). — 1924. Adaptations to Social Life : The Termites (*Isoptera*). *Smithson Misc. Coll.* 76, No 12, p. 1-14, 3 pls.
- SPRINGER (F.). — 1915. Ueber den Polymorphismus bei den Larven von *Miastor metraloas*. *Zool. Jahrb. (Abt. Syst.)* 40, p. 57-118, 2 pls.
- STAEGER (R.). — 1918. Myrmekologische Beobachtungen auf Belalp. *Ber. Berner Naturf.*
- STAERCKE (A.). — 1921. Psychoanalysis und Psychiatrie. *Internat. Journ. Psychoanal.* 2, p. 361-415.
- STÖCKHERT (E.). — 1923. Ueber Entwicklung und Lebensweise der Bienengattung *Halictus* Latr. und ihrer Schmarotzer. I Teil. Die Biologie der Gattung *Halictus* Latr. *Konowia* 2, p. 48-64, 146-165, 216-247.

- STOLL (O.). — 1898. Zur Kenntnis der geographischen Verbreitung der Ameisen. *Mitteil. Schweiz. Ent. Gesell.* 10, p. 127-151.
- STRICKLAND (E. H.). — 1912. The *Pezomachini* of North America. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 5, p. 113-140, 5 figs.
- STUMPER (R.). — 1918a. Zur Kenntnis des Polymorphismus der Formiciden. *Bull. Soc. Natur. Luxemburg*, 8 figs. — 1918 b. *Formicoxenus nitidulus* Nyl. 1. *Beitr. Biol. Zentralbl.* 38, p. 160-179, 14 figs. — 1921. Etudes sur les fourmis III. Recherches sur l'éthologie du *Formicoxenus nitidulus* Nyl. *Bull. Soc. Ent. Belg.* (7) 3, p. 90-97, 1 fig.
- SURCOUF (F.) et GUYON (L.) — 1912. Nouvelles espèces de Caliphorines de l'Afrique occidentale. *Bull. Mus. d'Hist. Nat. Paris*, p. 418-428.
- SWAMMERDAM (J.). — 1737-'38. *Biblia Naturæ, sive Historia Insectorum*, etc. 2 vols. Leydæ, Severin etc.
- SWENK (M. H.). — 1911. Notes on Some Insects Injurious in Nebraska in 1910. *Journ. Econ. Ent.* 4, p. 286.
- SWEEZY (O. H.). — 1903. Observations on Hymenopterous Parasites of Certain Fulgoridæ. *Ohio Naturalist* 3, p. 444-451, 2 pls. — 1915. A Preliminary List of the Hymenopterous Parasites of Lepidoptera in Hawaii. *Proc. Hawaii, Ent. Soc.* 3, p. 99-109.
- TANNER. — 1892. *OEcodoma cephalotes*. Second Paper. *Trinidad Field. Naturalists' Club.* 1, p. 123-127.
- TANQUARY (M.). — 1911. Experiments on the Adoption of *Lasius*, *Formica* and *Polyergus* Queens by Colonies of Alien Species. *Biol. Bull.* 20, p. 281-308. — 1913. Biological and Embryological Studies of *Formicidæ*. *Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist.* 9, p. 417-477, 8 pls.
- TARDE (G.). — 1921. *Les Lois de l'Imitation*, 7^e édit. Paris, Alcan.
- TAYLOR (G. W.). — 1898. Note on *Trigonalys canadensis* Hargtn. *Canad. Ent.* 30, p. 14-16.
- THOMPSON (C. B.). — 1913. A Comparative Study of the Brains of three Genera of Ants, with Special Reference to the Mushroom Bodies. *Journ. Comp. Neurol.* 23, p. 515-570, 2 pls. — 1916. The Brain and the Frontal Gland of the Castes of the « White Ant » *Leucotermes flavipes*, Kollar. *Ibid.* 26, p. 553-602, 5 pls. — 1917. Origin of the Castes of the Common Termite, *Leucotermes flavipes* Koll. *Journ. Morph.* 30, p. 83-152, 42 figs. — 1919. The Development of the Castes of Nine Genera and Thirteen Species of Termites. *Biol. Bull.* 36, p.

- 379-398, 10 figs.— 1922. The Castes of *Termopsis*. *Journ. Morph.* 36, p. 495-535, 2 pls. 9 figs.
- THOMPSON (C. B.) et SNYDER (T. E.). — 1919. The Question of the Phylogenetic Origin of Termite Castes. *Biol. Bull.* 36, p. 115-132, 2 pls., 5 figs. — 1920. The « Third Form », the Wingless Reproductive Type of Termites. *Reticulitermes* and *Prorethotermites*. *Journ. Morph.* 34, p. 591-632, 3 pls. 20 figs.
- THOMPSON (W. R.). — 1915. Contribution à la connaissance de la larve *Planidium*. *Bull. Sci. France Belg.* (7) 48, p. 1-31, 5 figs.
- THURSTONE (L. L.). — 1924. The Nature of Intelligence. New York, Harcourt, Brace et Co.
- THUCHER (A.). — 1921. La crisi mondiale e Saggi Critici di Marxismo e Socialismo. Bologna, N. Zanichelli.
- TILLYARD (R. J.). — 1918. The Panorpid Complex. Pt. I. *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales* 43, p. 265-319, 2 pls. 16 figs. — 1923. The Lower Permian Insects of Kansas. *Prelim. Announcement. Ent. News* 34, p. 292-295. — 1924. Kansas Permian Insects. Pt. 3. The New Order *Protohymenoptera*. *Amer. Journ. Sci.* (5) 8, p. 111-122, 1 pl., 5 figs.
- TIMBERLAKE (P. H.). — 1912. Experimental Parasitism, a Study of the Biology of *Linnerium validum* (Cresson). *Techn. Ser. No. 19. U. S. Dep. Agric. Bur. Ent.* p. 71-72, 10 figs.
- TOSI (A.). — 1895. Osservazioni sulla valvola del cardias in varii generi de la familia delle Apidi. *Ric. Lab. Anat. Univ. Roma* 5, p. 5-26, 3 pls. — 1896. Di un nuovo genere di *Apiaria* fossile nell'ambra di Sicilia (*Meliponoryctes succini* — *M. sicula*). *Rivist. Ital. Paleont.* 5 pp., 1 pl. 9 figs.
- TOWNER (R. H.). — 1923. The Philosophy of Civilization. 2 vols. London and N. Y. Putnam's Sons.
- TRAGARDH (I.). — 1907a. Description of *Termitomimus*, a new Genus of Termitophilous, Physogastric *Aleocharini*, with Notes on its Anatomy. *Zool. Studier, Upsala.* p. 172-190. 1 pl. 10 text-figs. — 1907 b. Notes on a Termitophilous Tineid Larva. *Ark. Zool.* 3, p. 1-7, 1 pl.
- TROUVELOT (B.). — 1921. Observations biologiques sur l'*Habrobracón johanseni*. *C. R. Soc. Biol. Paris*, vol. 85, p. 1022-1024.
- TURNER (C. H.). — 1899. Notes on the Mushroom Bodies of the Invertebrates. *Zool. Bull.* 2, p. 155-160, 6 figs.
- TURNER (R. E.) et WATERSTON (J.). — 1917. Notes on the Hymenopterous Families *Bethylidæ* and *Rhopalosomidæ*. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (8) 20, p. 101-108, 1 fig.

- ULMER. — 1912. Die Trichopteren des Baltischen Bernsteins. *Beitr. Naturk. Preussens, herausg. physik. ökon. Gesells. Königsberg* 10, 380 pp., 480 figs.
- VERHOEFF (C.). — 1891. Biologische Aphorismen über einige Hymenopteren, Dipteren und Coleopteren. *Verh. Naturh. Ver. Preuss, Rheint.* 48, p. 1-80, 3 pls. — 1892. Beiträge zur Biologie der Hymenoptera. *Zool. Jahrb. (Abt. Syst.)* 6, p. 680-751, 2 pls.; 7 figs. — 1897. Zur Lebensgeschichte der Gattung *Halictus (Anthophila)*, insbesondere einer Uebergangsform zu sozialen Bienen. *Zool. Anzeig.* 20, p. 369-393, 21 figs
- VIALLANES (H.). — 1893. Etude histologique et organologique sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux Articulés. *Ann. Sc. Nat. Zool. Pal.* 14, p. 405-455, 2 pls.
- VIHMEYER (H.). — 1904. Experimente zu WASMANN'S *Lomechusa-Pseudogynen-Theorie*. *Allgem. Zeitschr. Ent.* p. 334-344. — 1906. Beiträge zur Ameisenfauna des Königsreiches Sachsen. *Abhandl. naturw. Gesell. Isis.* Dresden, p. 55-69, 1 pl. — 1908. Zur Koloniegründung der parasitischen Ameisen. *Biol. Centralbl.* 28, p. 18-32. — 1909. Beobachtungen und Experimente zur Koloniegründung von *Formica sanguinea*. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.* 5, p. 353-356, 390-394. — 1910 a. Bemerkungen zu WASMANN'S neuester Arbeit: Ueber den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen. *Zool. Anzeig.* 35, p. 450-457. — 1910 b. Ontogenetische und phylogenetische Betrachtungen über die parasitische Koloniegründung von *Formica sanguinea*. *Biol. Centralbl.* 30 p. 569-580. — 1912. Ueber die Verbreitung und die geflügelten Weibchen von *Harpogoxenus sublaevis* Nyl. *Ent. Mitteil.* 1, p. 193-197. — 1921. Die mitteleuropäischen Beobachtungen von *Harpogoxenus*. *Biol. Zentralbl.* 41, p. 269-278. — 1923. Polymorphismus und Ernährung bei den Ameisen. *Arch. f. Naturg.* 89, p. 1-12.
- VOUKASSOVITCH (P.). — 1924. Sur la biologie d'un Ichneumonide (*Dicælotus erythrostoma*) parasite de l'*Eudemis (Polychrosis) botrana* Schiff.) *Bull. Biol. France Belg.* 58, p. 495-499, 2 figs.
- WADSWORTH (J. T.). — 1915. On the Life-history of *Aleochara bilineata*, Gyll., a Staphylinid parasite of *Chortophila brasicae*, Bouché. *Journ. Econ. Biol.* 10, p. 1-27, 2 p's., 1 fig.
- WAGNER (W.). — 1907. Psychobiologische Untersuchungen an Hummeln mit Bezugnahme auf die Frage der Geselligkeit im Tierreiche. *Zoologica* 19, p. 1-239, 1 pls. 136 figs.
- WALCKENAER (C. A. DE). — 1847, Mémoires pour servir à l'histoire

- naturelle des abeilles solitaires qui composent le genre *Halicta*. Paris, Didot. 90 pp. 1 pl.
- WALKER (E. M.). — 1914. A New Species of Orthoptera, forming a New Genus and Family. *Canad. Ent.* 46, p. 93-99, 1 pl.
- WALKER (F.). — 1836. *Agriotypus armatus*. *Ent. Mag.* p. 412.
- WALSINGHAM (Lord). — 1903. Description of a New Species of *Batrachedra* associated with Spiders in South Africa. *Ent. Month. Mag.* (2) 4, p. 166-167.
- WARREN (E.). — 1919. Termites and Termitophiles. *South Afric. Journ. Sc.* p. 1-20, 3 pls. — 1920. Observations on the Comparative Anatomy of the Termitophilous Aleocharine *Paracortoca akermani* (Warren). *Ann. Natal Mus.* 4 p. 297-366. 6 pls. 5 figs.
- WASMANN (E.). — 1891. Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. Münster, Aschendorff. 262 pp. 16 figs. — 1895. Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung. *Biol. Centralbl.* 15, pp. 606-646. — 1900-'01 a. *Termitoxenia*, ein neues flügelloses, physogastres Dipterengenus aus Termitennestern. 1. Theil. *Zeitschr. wiss. Zool.* 57, p. 599-617, 1 pl., 2 Theil. *Ibid.* 70, p. 289-298. — 1901 b. Zur Lebensweise der Ameisengrillen (*Myrmecophila*). *Natur. u. Offenbar.* 47. — 1901 c.-'02. Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. *Allgem. Zeitschr. Ent.* 6, p. 23-24; 7, p. 1-21. — 1903. Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphylie) bei den Ameisen- und Termitengästen. *Biol. Centralbl.* 23, p. 63-72, 195-207, 232-248, 261-276, 298-310. — 1904. Contribuição para o estudio dos hospedes de abelhas brasileiros. *Revist. Mus. Paulista* 6, p. 482-487, 6 figs. — 1905. Ursprung und Entwicklung der Sklaverei bei den Ameisen. *Biol. Centralbl.* 25, p. 117-127, 129-141, 161-169, 256-270, 273-392, 2 figs. — 1908a. Zur Kastenbildung und Systematik der Termiten. *Biol. Centralbl.* 28, p. 68-73. — 1908b. Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. *Biol. Centralbl.* 28, p. 257-271, 289-306, 323-333, 353-382, 417-441. — 1909 a. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. 2 Aufl. Stuttgart. — 1909b. Ueber gemischte Kolonien von *Lasius*-Arten. *Zool. Anzeig.* 35, p. 129-141. — 1909 c. Zur Geschichte der Sklaverei und des sozialen Parasitismus bei den Ameisen. *Naturw. Wochenschr.* N. F. 8, p. 401-407, 5 figs. — 1910 a. Ueber das Wesen und den Ursprung der Symphylie. *Biol. Centralbl.* 30, p. 97-102, 129-138, 161-181. — 1910b. Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. *Ibid.* 30, p. 453-464, 475-496, 515-524. — 1911. Die Ameisen

- und ihre Gäste. 1^{er} Congr. Intern. d'Ent. (1910) p. 209-234, 6 pls. — **1915a**. Neue Beiträge zur Biologie von *Lomechusa* und *Atemeles*, mit kritischen Bemerkungen über das echte Gastverhältnis. *Zeitschr. wiss. Zool.* 114, p. 233-402, 2 pls., 3 figs. — **1915 b**. *Anergatides Kohli*, eine neue arbeitlose Schmarotzerameise vom oberen Congo. *Ent. Mitteil.* 4, p. 279-288, 2 pls. — **1915c**. Das Gesellschaftsleben der Ameisen. 2^{te} Aufl. 1 Bd. Münster i. w., Aschendorff. — **1917**. Neue Anpassungstypen bei Dorylinengästen Afrikas. *Zeitschr. wiss. Zool.* 117, p. 257-360, 4 pls. — **1920**. Die Gastpflege der Ameisen. ihre biologischen und philosophischen Probleme. Heft. 4, SCHAXEL's *Abhandl. zur theoret. Biol.* pp. XVII + 176, 2 pls. — **1923a**. Eine interessante Instinktregulation bei Ameisen (*Lasius mixtus* Nyl.). *Atti Pontif. Accad. Romana* p. 255-259. — **1923 b**. Die Larvenernährung bei den Ameisen und die Theorie der Trophallaxis. *Mem. Pontif. Accad. Rom. Lincei* (2) 6. p. 3-23, 1 fig.
- WEBSTER (F. M.). et REEVES (G. I.). — **1909**. The Wheat Straw-worm (*Isosoma grande* Riley). *Circ. No. 106, U. S. Dep. Agric.* 15 pp. 13 figs.
- WEISMANN (A.). — **1892**. Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena, G. Fischer.
- WESMAEL (C.). — **1835**. Observations sur les espèces du genre *Sphécode*. *Bull. Acad. Roy. Sc. Bruxelles.* 2, p. 279-287.
- WESTWOOD (J. O.). — **1874**. Thesaurus Entomologicus Oxoniensis, or Illustrations of New, Rare and Interesting Insects. Oxford, Clarendon Press. — **1881**. Observations on the Hymenopterous Genus *Scleroderma*, Klug. and Some Allied Groups. *Trans. Ent. Soc. London* p. 117-140, 4 pls.
- WHEELER (E. W.). — **1923**. Some Braconids Parasitic on Aphids and their Life History. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 16, p. 1-29, 9 figs.
- WHEELER (G. C.) et E. H. — **1924**. A New Species of *Schizaspidia* (Eucharidæ) with Notes on a Eulophid Ant Parasite. *Psyche* 31, p. 49-56, 2 figs.
- WHEELER (W. M.). — **1900a**. A New Myrmecophile from the Mushroom Gardens of the Texan Leaf-cutting Ant. *Amer. Natural.* 34, p. 851-862, 6 figs. — **1900 b**. The Habits of *Myrmecophila nebrascensis* Bruner. *Psyche* 9, p. 111-115. — **1901a**. An Extraordinary Ant-Guest. *Amer. Natural.* 35, p. 1007-1016. 2 figs. — **1901 b**. The Parasitic Origin of Macroergates among Ants. *Ibid.* 25, p. 877-886, 1 fig. — **1901c**. The Compound and Mixed Nests of American Ants. *Ibid.* 35, p. 415-431. — **1903a**. The Origin of Female and Worker Ants from the Eggs of Parthenogenetic Workers. *Science* N. S.

- 18, p. 830-833. — **1903b**. Some New Gynandromorphous Ants, with a Review of the previously recorded cases. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 19, p. 653-683, 11 figs. — **1903c**. Ethological Observations on an American Ant (*Leptothorax emersoni* Wheeler). *Arch. Psychol. Neurol.* 2, p. 1-31, 1 pl. — **1904a**. The Phylogeny of the Termites. *Biol. Bull.* 8, p. 29-37. — **1904b**. A New type of Social Parasitism among Ants. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 20, p. 347-375. — **1904c**. Three New Genera of Inquiline Ants from Utah and Colorado. *Ibid.* 20, p. 1-17, 2 pls. — **1905**. An Interpretation of the Slave-Making Instincts of Ants. *Ibid.* 21, p. 1-16. — **1906**. On the Founding of Colonies by Queen Ants, with Special Reference to the Parasitic and Slave-making Species. *Ibid.* 22, p. 33-105, 7 pls. — **1907a**. The Polymorphism of Ants, with an Account of Some Singular Abnormalities due to Parasitism. *Ibid.* 23, p. 1-93, 6 pls. — **1907b**. The Origin of Slavery among Ants. *Popul. Sc. Month.* p. 350-359. — **1907c**. Notes on a New Guest Ant, *Leptothorax glacialis*, and the Varieties of *Myrmica brevinodis* Emery. *Bull. Wisconsin Nat. Hist. Soc.* 5, p. 70-83. — **1908a**. Comparative Ethology of the European and American Ants. *Journ. Psych. Neurol.* 13, p. 404-435. — **1908b**. Honey Ants, with a Revision of the North American *Myrmecocysti*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 24, p. 345-397, 28 figs. — **1908c**. The Ants of Casco Bay, Maine, with Observations on two Races of *Formica sanguinea* Latr. *Ibid.* 24, p. 619-645. — **1909**. Observations on Some European Ants. *Journ. N. Y. Ent. Soc.* 17, p. 173-187, 2 figs. — **1910a**. Ants, their Structure, Development and Behavior. New York, Columbia Univ. Press. — **1910b**. The Effects of Parasitic and other Kinds of Castration in Insects. *Journ. Exper. Zool.* 8, p. 377-438, 6 figs. — **1911a**. The Ant Colony as an Organism. *Journ. Morph.* 22, p. 307-325. — **1911b**. An Ant-Nest Coccinellid (*Brachyacantha quadripunctata* Mels.) *Journ. N. Y. Ent. Soc.* 19, p. 169-174, 1 fig. — **1914**. The Ants of the Baltic Amber. *Schrift. physik. ökon. Gesell. Königsberg*, 55, p. 1-142, 66 figs. — **1916**. Four New and Interesting Ants from the Mountains of Borneo and Luzon. *Proc. New Engl. Zool. Club* 6, p. 9-18, 4 figs. — **1917a**. The Temporary Social Parasitism of *Lasius subumbellus* Viereck. *Psyche* 24, p. 167-176. — **1917b**. The Pleometrosis of *Myrmecocystus*. *Ibid.* 24, p. 180-182. — **1917c**. The Mountain Ants of Western North America. *Proc. Amer. Acad. Arts Sc.* 52, p. 457-569. — **1918a**. A Study of Some Ant Larvæ, with a Consideration of the Origin and Meaning of the Social Habit among Insects. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 57,

- p. 293-343, 12 figs. — **1918b.** The Ants of the Genus *Opisthopsis*. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 62, p. 343-362, 3 pls. — **1919a.** The Parasitic *Aculeata*, a Study in Evolution. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 58, p. 1-40, 6 tables. — **1919b.** Two Gynandromorphic Ants. *Psyche* 26, p. 1-8, 2 figs. — **1919c.** The Phoresy of *Antherophagus*. *Ibid.* 26, p. 145-152, 1 fig. — **1920.** The Subfamilies of *Formicidæ*, and other Taxonomic Notes. *Ibid.* 27, p. 46-55, 3 figs. — **1921a.** A New Case of Parabiosis and the « Ant Gardens » of British Guiana. *Ecology* 2, p. 89-103, 3 figs. — **1921b.** Chinese Ants Collected by Prof. C. W. HOWARD. — *Psyche* 28, p. 110-115, 2 figs. — **1921c.** A study of Some Social Beetles in British Guiana and of their Relations to the Ant-Plant *Tachigalia*. *Zoologica* 3, p. 35-126, 5 pls. 12 figs. — **1922a.** Ants of the American Museum Congo Expedition. A Contribution to the Myrmecology of Africa, with the collaboration of J. BEQUAERT, I. W. BAILEY, F. SANTSCHI and W. M. MANN. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 45, 1139 pp. 45 pls. 47 maps and 103 figs. — **1922b.** Observations on *Gigantlops destructor* Fabricius and Other Leaping Ants. *Biol. Bull.* 42, p. 185-201, 3 figs. — **1923.** Social Life Among the Insects. New York, Harcourt Brace and Co. — **1925.** A New Guest Ant and Other New *Formicidæ* from Barro Colorado, Panama. *Biol. Bull.* 49, p. 150-181, 8 figs.
- WHEELER (W. M.) et BAILEY (I. W.). — **1920.** The Feeding Habits of Pseudomyrmine and other Ants. *Trans. Amer. Philos. Soc.* N. S. 22, p. 235-279, 5 pls. 6 figs.
- WHEELER (W. M.) et McCLENDON (S. F.). — **1903.** Dimorphic Queens in an American Ant (*Lasius fatipes* Walsh). *Biol. Bull.* 4, p. 149-163, 3 figs.
- WHEELER (W. M.) et MANN (W. M.). — **1923.** A Singular Habit of Sawfly Larvæ. *Psyche* 30, p. 9-13, 1 fig.
- WHEELER (W. M.) et TAYLOR (L. H.). — **1921.** *Vespa arctica* Rohwer, a parasite of *Vespa diabolica* De Saussure. *Psyche* 28, p. 135-144, 3 figs.
- WHITE (G. F.). — **1906.** The Bacteria of the Apiary, with Special Reference to Bee Diseases. *Techn. Ser. N° 14. Bur. Ent. U. S. Dep. Agric.* 50 pp.
- WHITING (P. W.). — **1914.** Observations on Blow-flies ; Duration of the Prepupal Stage and Color Determination. *Biol. Bull.* 26, p. 184-194. — **1921a.** Rearing Meal Moths and Parasitic Wasps for Experimental Purposes. *Journ. Hered.* 12, p. 255-261, 9 figs. — **1921b.** Studies on the Parasitic Wasps, *Habrobracon brevicornis* (Wesmael) I. Genetics of an Orange-

- eyed Mutation and the Production of Mosaic Males from Fertilized Eggs. *Biol. Bull.* 41, p. 42-54.
- WIELAND (G. R.). — 1924. Fossil Plants as Evidence for the Resistance to Environment. Chapt. V in « *Organic Adaptation to Environment* », New Haven, Yale University Press.
- WILLE (J.). — 1920. Biologie und Bekämpfung der deutschen Schabe (*Phyllodromia germanica* L.) Monogr. angewandt. Ent. No. 5. *Zeitschr. angewandt. Ent.* p. IV + 140, 2 pls., 53 figs.
- WILLIAMS (F. X.). — 1919a. *Epyris extraneus* Bridwell, a Fossorial Wasp that preys on the larva of the Tenebrionid *Gonocephalum serialum* (Boisduval). *Proc. Hawaii Ent. Soc.* 4, p. 55-63, 2 pls. — 1919b. Philippine Wasp Studies. *Bull. No. 14. Exper. Stat. Hawaii Sugar Plant. Assoc.* 186 pp., 196 figs.
- WILLIAMS (F. X.) et HUNGERFORD (H. B.). — 1914. Notes on Coleoptera from Western Kansas. *Ent. News* 25, p. 1-9, 2 pls.
- WINKLER (H.). — 1920. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen und Tierreiche. Jena, Gustav Fischer.
- WÖDSEDALEK (J. E.). — 1917. Five Years of Starvation of Larvæ. *Science* N. S. 46, p. 366-367.
- YUASA (H.). — 1922. A Classification of the Larvæ of the *Tenthredinoidea*. *Illinois Biol. Monogr.* 7. 172 pp., 14 pls.
- ZANDER (E.). — 1911. Der Bau der Biene. Stuttgart.
- ZIEGLER (H. E.). — 1912. Die Gehirne der Insekten. *Naturwiss. Wochenschr.* N. F. 21, p. 433-442, 18 figs. — 1920. Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. 3te Aufl. Jena, G. Fischer.

Insectes et Araignées Subsociales

- BANKS, N. (1904), BENNETT, C. B. (1904), BÜTTGER (1910), CURTIS, J. (1845), DIGUET, L. (1909a, 1909b), DISTANT, W. L. (1898), FULTON, B. B. (1924a, 1924b), JAMBUNATHAN, N. S. (1908), JONES, D. W. (1917), KÜHNLE (1913), MARSHALL, G. A. K. (1898), POCOCK, R. I. (1903), SCHWARZ, E. A. (1904), SEMICHON (1909), SILVESTRI, F. (1913), SIMON, E. (1891, 1892-95, 1909), WHEELER (1921c).

Hyménoptères Phytophages

- BREES, C. T. (1908a), BURKE, H. E. (1917), MACCULLIVRAY, A. D. (1914), MIDDLETON, W. (1917), MRAZEK, A. (1909), ROHWER, S. A. (1912, 1913a, 1915), ROHWER S. A. et CUSHMAN, R. A. (1917),

SCHMIDT, H. (1910), SEVERIN, H. C. (1920), SMITH, F. (1866), WHEELER, W. M. et MANN, W. M. (1923), YUASA, H. (1922).

Hyménoptères Térébrants

BISCHOFF, H. (1909), BROWNE, F. B. (1922), BRUES, C. T. (1906, 1908c, 1910a, 1910b, 1921, 1923b, 1923c, 1924b), BUGNION, E. (1910), CAFFREY, D. J. (1921), CUSHMAN, R. A. (1913, 1917), DOTEN, S. B. (1911), FORD, N. (1922), GIARD, A. (1889a, 1889b), GRANDI, G. (1921, 1923), HEYMONS, R. (1908), HOWARD, L. O. (1891, 1908, 1910), KELLY, E. O. G. (1914), KINSEY, A. C. (1919), KORNHAUSER, S. I. (1919), LEIBY, R. W. (1922), LICHTENSTEIN, J. L. (1921), LICHTENSTEIN, J. L. et PICARD, F. (1917), LICHTENSTEIN, J. L. et RABAUD, E. (1922), LUBBOCK, J. (1863), MATAUSCH, I. (1909, 1911), MATHESON, R. et CROSBY, C. R. (1912), MARCHAL, P. (1900, 1905, 1906, 1909), MÜLLER, W. (1889), PATTERSON, J. T. (1918, 1921), PÉREZ T. de S. (1902), PICARD, F. (1922, 1923), RICHARDSON, C. H. (1913), ROUBAUD, E. (1917), ROUSSEAU, E. (1907), SCHULTZ, W. A. (1905, 1907a, 1907b, 1910a, 1910b), VON SIEBOLD, C. T. E. (1858), SILVESTRI (1906, 1907, 1910, 1911), SMITH, H. S. (1912, 1916, 1917), SMULYAN, M. T. (1916), STRICKLAND, E. H. (1912), SWENK, M. H. (1911), TAYLOR, G. W. (1898), THOMPSON, W. R. (1915), TIMBERLAKE, P. H. (1912), TROUVELOT, B. (1921), VOUKASSOVITCH, P. (1924), WALKER, F. (1836), WEBSTER, F. M. et REEVES, G. I. (1909), WHEELER, E. W. (1923), WHITING, P. W. (1914, 1921a, 1921b).

Hyménoptères Aculéates (Général)

VON ALIEN, F. (1910), ASHMEAD, W. H. (1896), BETHE, A. (1898, 1902), COCKERELL, T. D. A. (1906b, 1909a, 1916a, 1920b, 1917), HANDLIRSCH, ANTON (1887-95), VON IHERING, R. (1903c), KOHL, F. F. (1896), LEPELETIER DE SAINT-FARGEAU, A. L. M. (1827), LUBBOCK, J. (1888), MCINDOO, N. E. (1914b), MRAZEK, A. (1916), RABAUD, E. (1922), ROUBAUD, E. (1918), SCHMIEDERNECHT (1907), WHEELER, W. M. (1919), ZIEGLER, H. E. (1912, 1920).

Béthylloïdés

ASHMEAD (1893), AUDOIN, J. V. (1842), BRIDWELL, J. C. (1917a, 1917b, 1917c, 1919, 1920), FULLAWAY, D. T. (1920), HALIDAY, A. H. (1835), HOOD, J. D. (1913), HYSLOP, J. A. (1916), JEANNEL, R. (1913),

KEILIN, D. et THOMPSON, W. R. (1915), KIEFFER, J. J. (1907, 1908, 1909), MIK, J. (1882), MORLEY, C. (1910), NIELSEN, F. C. (1903-05), PERKINS, R. D. L. (1905), PERRIS (1857), ROHWER, S. A. (1913b), SWEZEY, O. H. (1903, 1915), TURNER, R. E. et WATERSTON, J. (1917), WESTWOOD, J. O. (1874, 1881), WILLIAMS, F. X. (1919a).

Vespoïdés

ANDRÉ, ERN. (1903), ASHMEAD, W. H. (1902-03), BEQUAERT, J. (1918), BRADLEY, J. C. (1922), BRAUNS, H. (1910-11), DU BUYSSON (1903-05), DAVIDSON, A. (1913), DAVIS, J. J. (1919), DUCKE, A. (1910, 1914), FERTON, C. (1911), FORBES, H. O. (1885), FORBES S. A. (1908), GIRAUD, J. (1871), HANDLIRSCH, ANTON (1910), HOWES, P. G. (1917), VON IHERING, H. (1896), VON IHERING, R. (1903b.), JANET, C. (1903), MARCHAL, P. (1896, 1897), MÖBIUS, K. (1856), ROHWER, S. A. (1916), ROUBAUD, E. (1908, 1910 a., 1910 b., 1916), de SAUSSURE, H. (1852, 1853, 1875), WILLIAMS, F. X. (1919).

Apidés

ARMBRUSTER, L. (1914, 1916), ASHMEAD, W. H. (1890), AURIVILLIUS (1896), BAKER, C. F. (1896), BOVERI, J. (1915), BREITENBACH, W. (1878), BRUNELLI, G. (1904), VON BUTTEL-REEPEN, H. (1903, 1906, 1911, 1915), COCKERELL, T. D. A. (1909b), DREYLING, L. (1905), DUCKE, A. (1902, 1903, 1905, 1916), EVERSMAAN, E. (1846), FABRE, J. H. (1879-80, 1903, 1920), FAHRINGER, J. (1914), FRIESE, H. (1888, 1891, 1903, 1905, 1923), VON FRISCH, K. (1921, 1923), FOX, W. J. (1893), GUTBIER, A. (1914), HARTER (1890), HERBST, P. (1922), HESELHAUS, F. (1922), VON IHERING, H. (1903), VON IHERING, R. (1903a, 1904), JACK, R. W. (1917), JONESCU, C. N. (1909), KLEIN (1904), LANGHOFER, A. (1897), LEGEWIE, H. (1922), LINEBURG, B. (1924), LUCAS, H. (1878), LÜDERWALDT, H. (1911), LUDWIG, F. (1904), Mc INDOO, N. E. (1914c, 1916), MEHLING, E. (1915), METZER, C. (1910), MÜLLER, H. (1872, 1881), NELSON, J. A. et STURTEVANT, A. P. (1924), ONIONS, G. W. (1912, 1914), PÉREZ, J. (1884), VON PLANTA-REICHENAU, A. (1888), POPOVICI-BAZDOSANU, A. (1910a., 1910b.), SCHIEMENZ, P. 1883), SCHÖNFELD, P. (1886), SCHROTKY, C. (1922), SCHULZ, W. A. (1902), SEMICHON, L. (1912), VON SIEBOLD, C. T. (1864), SILVESTRI, F. (1902), SLADEN, F. W. (1902, 1912), SMITH, F. (1855), SMITH, J. B. (1901), STÖCKHERT, E. (1923), TOSI, A. (1895, 1896), VERHOEFF, C. (1891, 1892, 1897), WAGNER, W. (1907), de WALCKENAR, C. A. (1817), ZANDER, E. (1911).

Formicidés

ANDRÉ, ED. (1892, 1895), BETHE, A. (1900), BRANNER, J. C. (1900), BRUN, R. (1917, 1923a, 1923b, 1924), BUCKINGHAM, E. N. (1911), VON BUTTEL-REEPEN, H. (1905), COCKERELL, T. D. A. (1906a, 1915, 1920a, 1921a, 1921b, 1923a, 1923b), CRAWLEY, W. C. (1910a, 1910b, 1912), DOFLEIN, F. (1920), DONISTHORPE, H. (1915, 1920a), EMERY, C. (1890, 1891, 1894, 1895, 1896, 1898, 1904, 1905, 1906, 1910, 1915a, 1915b, 1916, 1918, 1920, 1921, 1924), ESCHERICH, K. (1917), FIELDE, A. M. (1901, 1902, 1904, 1905a, 1905b, 1906), FOREL, A. (1894, 1902, 1904, 1910b, 1920, 1921-23), HEER, O. (1849; 1852), HINGSTON (1922), HOLLIDAY, M. (1903), HUBER, P. (1810), JANET, C. (1898a, 1898b, 1904, 1907, 1909), LOMNICKI, J. (1921), MAYR, G. (1867, 1868), NEWELL, W. (1909), NEWEL, W. et BARBER, T. C. (1913), PÉREZ, C. (1912, 1920), PIETSCHKER, H. (1910), PRICE, J. L. (1908), REICHENBACH, H. (1902), SCUDDER, S. N. (1890), STOLL, O. (1898), STUMPER, R. (1918a), TANNEW (1892), TANQUARY, M. C. (1913), THOMPSON, C. B. (1913), VIEHMEYER, H. (1906, 1923), WASMANN, E. (1909a, 1923b), WHEELER, W. M. (1903a, 1903b, 1908b, 1910a, 1911a, 1914, 1916, 1917b, 1917c, 1918a, 1918b, 1919b, (1920), 1921b, 1922a, 1922b), WHEELER, W. M. et BAILEY, I. W. (1920), WHEELER, W. M. et McCLENDON (1903).

Termiles

BANKS, N. et SNYDER, T. E. (1920), BUGNION, E. (1909, 1912, 1913b, 1914, 1923, BUGNION, E. et POPOFF, N. (1910), COCKERELL, T. D. A. (1913, 1916b), DESNIEUX, J. (1904), ESCHERICH, K. (1909, 1911), FESTAUD, J. (1912), FROGGATT, W. W. (1895-97, 1905), FULLER, C. (1915), GRASSI, B. et SANDIAS, A. (1893-94), HEATH, H. (1902, 1907), HEGH, E. (1922), HOLMGREN, N. (1903-13), IMMS, A. D. (1919), JUCCI, C. (1924), KNOWER, H. McC. (1894), LESPÈS, C. (1856), MORSTATT, H. (1922), VON ROSEN, K. (1913a, 1913b), SCUDDER, S. H. (1883), SILVESTRI, F. (1901, 1909), SNYDER, T. E. (1924), THOMPSON, C. B. (1916, 1917, 1919, 1922), THOMPSON, C. B. et SNYDER, T. E. (1919, 1920), WASMANN, E. (1908), WHEELER, W. M. (1904a).

Sphécophiles et Melittophiles

ANDRÉ, EDM. (1881), ASSMUSS, E. (1865), BRUES, C. T. (1924a), CHAPMAN, T. A. (1870), CHOBAUT, A. (1891), DIMMOCK, G. (1886), FABRE, J. H. (1890), GABRITSCHESKY, E. (1924), KÜNCKEL-D'HER-

CULAIS, J. (1869, 1870, 1875-81, 1895), LEUCKART, R. (1887), LUBBOCK, J. (1861), MELANDER, A. L. et BRUES, C. T. (1903), MILLIKEN, F. B. (1921), MURRAY (1870), NIELSEN, J. C. (1902), PACKARD, A. S. (1865), PARKER, J. B. et BÖVING, A. G. (1924), PHILLIPS, E. F. (1907), RÉAUMUR, R. A. F. (1742), ROUBAUD, E. (1924), SCHNEIDER, A. (1883-85), SHELFORD, R. (1906), VON SIEBOLD, C. T. (1836), WASMANN, E. (1904), WHEELER, W. M. (1919), WHITE, G. F. (1906), WILLIAMS, F. X. et HUNGERFORD, H. B. (1914).

Myrmécophiles

BEQUAERT, J. (1922), BORGMEIER, T. (1923), BRUCH, C. (1917), BRUES, C. P. (1919a), CHAPMAN, T. A. (1902, 1915a, 1915b), CLAUSEN, C. P. (1923), COLLIN, J. E. (1922), CRAGG, F. W. (1917-18), CRAWLEY, W. C. et BAYLIS, H. A. (1921), DODD, F. P. (1902a, 1902b, 1912), DONISTHORPE, H. (1912, 1921a, 1921b), EDWARDS, F. W. (1922), ESCHERICH, K. (1898, 1902), FARQUHARSON, C. O. (1918, 1919, 1922a, 1922b), FOREL, A. (1890), FROHAWK, F. W. (1915), GREEN, E. E. (1906-07, 1908), HEIGERTINGER, F. (1919), JACOBSON, E. (1909, 1910, 1911a, 1911b), JAMES, S. P. (1914), JANET, C. (1896), KEMNER, N. A. (1923), KIRKALDY, G. W. (1911), LAMBORN, W. A. (1913, 1914, 1919), DE MEJERE, J. C. H. (1909, 1910, 1911), MRAZEK, A. (1908), MUIR, F. (1918), NANGLE (1905), SCHIMMER, F. (1909, 1910), SURCOUF, J. et GUYON, L. (1912), VIEHMAYER, H. (1904), WASMANN, E. (1895, 1901b, 1903, 1910a, 1911, 1915, 1917, 1920), WHEELER, G. C. et E. H. (1924), WHEELER, W. M. (1900a, 1900b, 1901a, 1901b, 1907b, 1910a, 1911b).

Termitophiles

ASSMUTH, J. (1913), BRUES, C. T. (1908b, 1923a), BUGNION, E. (1913a), BUSCALIONI, L. et COMES, S. (1910), CARPENTER, G. D. H. (1919), CLEVELAND, L. R. (1923a, 1923b, 1924), CUSHMAN, R. A. (1923), CUTLER, W. (1921), KEMNER, N. A. (1922), MCINDOO, N. E. (1923), MANN, W. M. (1923), SCHIÖDTE, M. (1853, 1856), SHELFORD, R. (1907), SILVESTRI, F. (1903, 1920), TRAGARDH, I. (1907a, 1907b), WARREN, E. (1919, 1920), WASMANN, E. (1900-01a).

Parasites Sociaux

ADLERZ, G. (1884, 1896), ARNOLD, G. (1916), BEQUAERT, J. (1916), BÖNNER, W. (1915), BRAUNS, H. (1902), BRUN, R. (1910, 1912a, 1912b, 1913a, 1913b), CARPENTER, G. H. et PACK-BERESFORD, D. R.

(1903), CRAWLEY, W. C. (1909), CRAWLEY, W. C. et DONISTHORPE, H. (1913), DONISTHORPE, H. (1897, 1910, 1911, 1922), EMERY, C. (1908a, 1908b, 1909a, 1909b, 1911a, 1911b, FERTON, C. (1890, 1898, 1901-21), FLETCHER, J. (1908), FOREL, A. (1898, 1900, 1906, 1908), FRISON, T. H. (1916, 1921), HOFFER, E. (1881, 1888), KUTER, H. (1913a, 1913b, 1917; 1920, 1923), DE LANNOY, F. (1908), LOMNICKI, J. (1922), MARCHAL, P. (1890, 1894), MORAWITZ, F. (1864), MORICE, R. F. D. (1901), NIELSEN, J. C. (1903), PÉREZ, J. (1895), PERKINS, R. C. L. (1887, 1889), PIÉRON, H. (1910), PLATH, O. E. (1922), ROBSON, C. (1898), RUSCHKAMP, F. (1924), SANTSCHI, F. (1906, 1920), SICHEL, J. (1865), SLADEN, F. W. L. (1895, 1899, 1915, 1918), STAEGER, R. (1918), STUMPER, R. (1918b, 1921), TANQUARY, M. (1911), VIEHMEYER, H. (1908, 1909, 1910a, 1910b, 1912, 1921), WASMANN, E. (1891, 1901, 1905, 1908b, 1909b, 1909c, 1910b, 1915 b, 1915c, 1923a), WESMAEL, C. (1835), WHEELER, W. M. (1901c, 1903c, 1904b, 1904c, 1905, 1906, 1907b, 1907c, 1908, 1908a, 1909, 1911a, 1921a, 1925), WHEELER, W. M. et TAYLOR, L. H. (1921).

Citations Générales et Divers d'Entomologie et de Zoologie

BEQUAERT, J. (1924), BERGER (1878), BERLESE, A. (1909), BÖRNER, C. (1919), BOUVIER, E. L. (1918), BRAUER, F. (1869, 1883a., 1883b.), BRETSCHNEIDER, F. (1915), BRUCH, C. (1917a), BRUES, C. T. (1919b), BRUES, C. T. et MELANDER, A. L. (1915), CHAPMAN, T. A. (1878), COMSTOCK, J. C. (1924), CRAMPTON, G. C. (1915), DEGENER, P. (1912), DESCY, A. (1924), DEMOLL, R. (1917), DIETL, M. J. (1876), DÖNHOF, E. (1882), DUFOUR, L. (1837), DUNBAR, C. O. (1924), DUTT, G. R. (1912), von ENGELHARDT (1914), ERICHSON, W. F. (1847), FOREL, A. (1910a), FULTON, B. B. (1915), GRIFFINI, A. (1905), HAMAKER, J. J. (1898), HANCOCK, J. L. (1905), HANDLIRSCH, Adam (1882-83), HANDLIRSCH, Anton (1903, 1904, 1908, 1913a, 1913b, 1924), HARRIS, R. G. (1923, 1924), HARRIS, T. (1862), HEYMONS, R. (1907), HERMS, W. B. (1907), HOCHREUTER, R. (1912), HOWARD, L. O. (1905), KELLOGG, V. (1913, 1914), KING, J. L. (1916), KLEBS, R. (1910), KOMINSKY, P. (1924a, 1924b), LAMÈRE, A. (1909), Mc INDOO, N. E. (1914, 1915, 1917, 1918, 1920), MINNICH, D. E. (1921, 1922a, 1922b, 1924), MYERS, J. G. (1925), PANTEL, J. (1909), PATTEN, W. (1894), de PEYERIMHOFF, P. (1897, 1910), PICARD, F. (1919), POISSON, R. (1924), von RATH (1894), REUTER, O. M. (1918), RILEY, C. V. (1893), ROOT, F. M. (1924), SAULCY, F. (1891), SCOTT, H. (192), SHARP, D. (1899), SHELFORD, V. E. (1913), SIEBER, N. et METALNIKOV, S. (1904), SILVESTRI, F. (1904), SPRINGER, F. (1915), SWAMMERDAM, J. (1737-'38), TILLYARD, R. J. (1918, 1923, 1924), TURNER,

C. H. (1899), ULMER (1912), VIALLANES, H. (1893), WADSWORTH J. T. (1915), WALKER, E. M. (1914), WALSHINGHAM (1903), WHEELER, W. M. (1923), WILLE, J. (1920), WODSEDALEK, J. E. (1917).

Ouvrages Physiologiques, Psychologiques, Sociologiques, etc.

BARBOUR, T. (1914, 1919), BECHER, E. (1917), BELT, T. (1874), BIEDERMANN, W. (1911), BLANCHARD, R. (1899), CAULLERY, M. (1922), CHILD, C. M. (1924), CRAIG, W. (1918), CUÉNOT, L. (1911), DEGENER, P. (1918), DE GRANGE, MCQ. (1923), DIDÉ, M. et JUPONT, P. (1924), DREVER, J. (1917), DURKHEIM (1922), ESPINAS, A. (1877), FERRIÈRE, A. (1915), FISKE, J. (1874), FOUILLÉE, A. C. (1920), FREUD, S. (1921), GIARD, A. (1905), HENNING, H. (1916), HERRICK, C. J. (1903), HUNTINGTON, E. (1914), KOBER, L. (1921), KOLBE, H. J. (1913), KRONER, R. (1913, 1919), KUO, Z. Y. (1924), LE BON, G. (1925), LE DANTEC, F. (1918), LECONTE, J. (1884), LONGMAN, H. A. (1923), LOVEJOY, A. O. (1922), McDUGALL, W. (1920), MARTIN, E. D. (1920), MASSART, J. et VANDERVELDE, E. (1893), MATHEWS, A. P. (1921), MATTHEW, W. D. (1915), MEHLIS, G. (1915), METCALF, M. M. (1923), MORGAN C. L. (1923), OTTRAMARE, J. H. (1919), PARKER, G. H. (1912, 1922, 1924) PEARL, R. (1924), PETRUCCI, R. (1906), RABAUD, E. (1911, 1917, 1922a), RAINES, M. A. (1922), RICKERT H. (1921), ROUGIER (1925), SCHAXEL, J. (1922), SCHUCHERT, C. (1914), SELLARS, R. W. (1922), STAERCKE, A. (1921), TARDE, G., THURSTONE, L. L. (1924), TILGHER, A. (1921), TOWNER, R. H. (1923), WEISMANN, A. (1892), WIELAND, G. R. (1924), WINKLER, H. (1920).

INDEX ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

- ADLERZ, 253, 347, 357.
AEPPLER, 256.
ALTEN (VON), 94, 208.
ANDRÉ, Fdm. 302.
ANDRÉ, Ern. 121, 130, 138.
ARISTOTE, 273.
ARMBRUSTER, 104, 107, 110, 115.
ARNOLD, 344.
ASHMEAD, 27, 36, 60-62, 66, 75,
93.
ASSMUSS, 303.
ASSMUTH, 350, 335.
AUDOUIN, 66.
AURIVILLIUS, 104.

BACON Roger, 267.
BAILEY, 240, 243.
BALFOUR-BROWN, 57.
BAKER, 93.
BANKS, C. S., 311.
BANKS, N., 5, 7, 60, 159.
BARBER, H. S., 15.
BARBER, T. C., 243.
BARBOUR, 224, 225.
BARTH, 374.
BAYLIS, 248.
BECHER, 9.
BELT, 301.
BENNETT, 173.
BEQUAERT, 59, 75, 302, 309, 339.
BERGER, 210.
BERLESE, 200, 291, 292.
BERRY, 165.
BETHE, 272, 292.

BIEDERMANN, 289.
BISCHOFF, 38.
BLANCHARD, 35.
BLOCHMANN, 162.
BOAS, 390.
BÖNNER, 360.
BÖRNER, 36, 37, 60, 62, 92, 129.
BOETTGER, 210.
BÖVING, 49.
BORGMEIER, 305.
BOUVIER, 1, 7, 230.
BRADLEY, 27, 36, 59, 60, 62, 63,
75, 93.
BRANNER, 20.
BRAUER, 50, 51, 302.
BRAUNS, 74, 101, 103.
BRETSCHNEIDER, 210.
BREITENBACH, 94, 104, 340.
BRIDWELL, 62, 64, 66, 67, 72.
BRISCHKE, 112.
BRUCH, 50.
BRUES, 33, 51, 49, 51, 53, 54,
62, 63, 104, 150, 173, 303, 318,
335.
BRULLÉ, 159.
BRUN, 122, 209, 210, 272, 280,
292, 347, 360, 365.
BRUNELLI, 184.
BUCKINGHAM, 269.
BUGNION, 38, 48, 186, 216, 220,
221, 230, 258, 330, 335.
BURKE, 51.
BURMEISTER, 112.
BUSCALIONI, 183.

- BUSCK, 66.
 BUTTEL-REEPEN (VON), 104, 111,
 112, 113, 119, 236, 237, 247
 385.
 CAFFREY, 57.
 CARPENTER, 339.
 CAULLERY, 35.
 CHAPMAN, 50, 302, 313, 314.
 CHILD, 255.
 CHOBART, 302.
 CLARK, 350.
 CLAUSEN, 44, 47, 48.
 CLEVELAND, 162, 182, 183, 184.
 COCKERELL, 34, 38, 95, 111, 112,
 133, 134, 136, 137, 165.
 COMES, 183.
 COMSTOCK, A. B., 193.
 COMSTOCK, J. H., 27, 31, 59, 113
 COMTE, 125, 156.
 CONDORCET, 125.
 CRAIG, 9.
 CRAGG, 310.
 CRAWLEY, 121, 193, 248, 278.
 360.
 CROSBY, 54.
 CUÉNOT, 299.
 CURTIS, 32.
 CUSHMAN, 31, 53, 56, 318.
 CUTLER, 163, 322.
 DARWIN, 266, 300, 352.
 DAVIDSON, 74.
 DAVIS, 72.
 DEGENER, 4, 292.
 DE GRANGE, 156, 295, 376, 377.
 DE GREEF, 374.
 DEMOLL, 292.
 DESCY, 193.
 DESNEUX, 161.
 DIDE, 389.
 DIEIL, 210.
 DIGUET, 7, 8.
 DIMMOCK, 303.
 DISTANT, 7.
 DODD, 312, 314.
 DÖNHOF, 289.
 DOFLEIN, 278.
 DOHANIAN, 192.
 DONISTHORPE, 121, 122, 133, 248,
 301, 305, 354, 360.
 DOTEN, 56 57.
 DREVER, 9.
 DREYLING, 114.
 DU BUYSSON, 280.
 DUCKE, 32, 73, 75, 78, 79, 80,
 — 84, 99, 84, 116, 118.
 DUFOUR, 1, 303.
 DUJARDIN, 208.
 DUNBAR, 29.
 DURCKHEIM, 376, 381.
 DUTT, 309.
 DZIERZON, 191, 193.
 ECKERMANN, 379.
 EDWARDS, 311.
 EMERSON, 160, 173, 329, 330.
 EMERTON, 7.
 EMERY, 121, 122, 126, 130, 132,
 139, 146, 147, 148, 195, 204,
 230, 236, 243, 248, 254, 261,
 263, 264, 283, 355, 360, 365.
 ENGELHARDT, 178.
 ERICHSON, 292.
 ESCHERICH, 122, 159, 257, 286,
 308, 331.
 ESPINAS, 5, 374, 380.
 EVERSMANN, 104.
 FABRE, 1, 50, 51, 104, 105, 106,
 107, 110, 178.
 FAHRINGER, 104, 110.
 FARQUHARSON, 310, 311, 312.
 FERRERO, 371.
 FERRIÈRE, 374, 375.
 FERTON, 1, 63, 64, 72, 74, 94,
 104, 340.
 FEYTAUD, 177, 257.

- FIELDE, 193, 243, 292, 350, 385.
 FISCHER, 390.
 FISKE, J., 11.
 FISKE, W. F., 372.
 FLETCHER, 340.
 FORBES, 72.
 FORD, 42.
 FOREL, 44, 121, 122, 124, 130,
 145, 193, 209, 210, 211, 261,
 272, 278, 292, 293, 346, 356,
 357, 360, 362, 364.
 FOUILLÉE, 9, 273, 374, 375.
 FOX, 93.
 FREUD, 387.
 FRIESE, 90, 94, 104, 113, 288.
 340, 341, 342, 383.
 FRISCH (VON) 286, 292, 293.
 FRISON, 341.
 FROGGATT, 161.
 FROHAWK, 313.
 FULLAWAY, 66.
 FULLER, 174, 175, 177, 182.
 FULTON, 173, 178.

 GABRITCHEVSKY, 303.
 GIARD, 1, 69, 190, 201, 338.
 GIRAUD, 74.
 GOETHE, 259, 379.
 GRANDI, 56, 200.
 GRASSI, 164, 183, 230, 256, 285.
 GREEN, 309.
 GRIFFINI, 200.
 GUTBIER, 104.

 HAERTER, 289.
 HAHN, 390.
 HALIDAY, 60, 62, 63, 64.
 HAMAKER, 210.
 HANLIRSCH, Adam, 50.
 HANLIRSCH, Anton, 20, 26, 27,
 28, 29, 33, 34, 36, 59, 60, 62,
 63, 92, 95, 96, 110, 125, 129,
 130, 131, 134, 142, 147, 149,
 165, 166, 173, 174.
 HANCOCK, 178.
 HARRIS, 1*had.*,—223.
 HARRIS, R. G., 201.
 HASWELL, 150.
 HEATH, 163, 164, 177, 216, 217,
 257.
 HEDLEY, 150.
 HEGH, 159.
 HEIKERTINGER, 355.
 HENNING, 272.
 HERBST, 104.
 HERMS, 232.
 HERRICK, 290.
 HESLHAUS, 114, 341.
 HINGSTON, 218, 265.
 HOLMGREN, 159, 160, 161, 162,
 209, 212, 213, 214, 219, 257,
 384, 385.
 HEYMONS, 51.
 HOCHREUTER, 292.
 HOFFER, 341.
 HOLLIDAY, 253.
 HOOD, 62.
 HOWARD, 38, 57, 58.
 HOWES, 78.
 HUBER, F., 352.
 HUBER, P., 353, 354.
 HUNGERFORD, 49.
 HUNTINGTON, 148.
 HYSLOP, 64.

 IHERING H. (VON), 84, 116, 118,
 149, 151, 235.
 IHERING, R. (VON), 83, 99, 104,
 116, 118,
 IMMS, 162, 164, 183, 230, 258.

 JACK, 193.
 JACOBSON, 309, 310, 311.
 JAMBUNATHAN, 7.
 JAMES, 311.
 JANET, 119, 131, 193, 198, 280,
 292, 307, 384.
 JONES, 173.

- JONESCU, 208.
 JUCCI, 162, 164, 183, 184, 214,
 216, 236, 237, 257.
 JUPPONT, 389.
 KELLIN, 69.
 KELLEY, 43.
 KELLOGG, 322.
 KEMMER, 280, 305, 335.
 KIEFFER, 61, 66, 69.
 KING, 50.
 KINSEY, 34.
 KIRKALDY, 310.
 KLATT, 390.
 KLEBS, 138.
 KLEIN, 257.
 KNOWER, 216.
 KOBER, 151.
 KOHL, 95.
 KOLBE, 150.
 KOMINSKY, 263.
 KORNHAUSER, 69, 70.
 KORZYBSKY, 156.
 KRONER, 19.
 KUEHNLE, 210, 214.
 KUNCKEL D'HERCULAIS, 302.
 KUO, 277.
 KUTER, 356, 360.
 LAMBORN, 309, 314.
 LAMEERE, 187.
 LANGHOFER, 94, 383.
 LANNON (de), 360.
 LATREILLE, 1, 26, 60, 90, 99, 121,
 128.
 LE BON, 287.
 LE DANTEC, 377.
 LEGEWIE, 104.
 LEIBY, 192.
 LEPELETIER, 1, 99.
 LE SALLES, 390.
 LESPÈS, 183.
 LEUCKART, 303.
 LICHTENSTEIN, 56, 57.
 LILIENFELDT, 374.
 LINEBURG, 236, 286.
 LOCKE, 11.
 LOMNICKI, 333, 360.
 LONGMAN, 150.
 LOVEJOY, 11.
 LUBBOCK, 54, 193, 303.
 LUCAS, 99.
 LUDWIG, 104.
 LÜDERWALDT, 104.
 MACCLENDON, 130.
 MACDOUGALL, 387.
 MACGILLIVRAY, 32.
 MACINDOO, 291, 292, 330.
 MAETERLINCK, 23.
 MANN, 17, 32, 47, 121, 146, 301,
 329, 364.
 MARCHAL, 1, 54, 57, 196, 230,
 340.
 MARLATT, 66.
 MARSHALL, 7.
 MARTIN, 387.
 MASSART, 338.
 MATUSCH, 69.
 MATHESON, 54.
 MATHEWS, 287.
 MATTHEW, 150.
 MAYR, 121, 133, 138.
 MEHLING, 264.
 MEHLIS, 19.
 MEJERE (DE), 309, 311, 312.
 MELANDER, 104, 173, 303.
 METALNIKOW, 289.
 METCALF, 322.
 METZGER, 236.
 MIDDLETON, 31.
 MIK, 69.
 MILLIKEN, 49.
 MINNICH, 291.
 MÖBIUS, 99.
 MORAWITZ, 339.
 MORELEY, 62.
 MORGAN, 23.

- MORICE, 340.
 MORSTATT, 182, 279.
 MRAZEK, 32, 198, 199, 248, 357.
 MÜLLER (H.), 93, 94.
 MÜLLER (W.), 54.
 MUIR, 311.
 MURRAY, 302.
 MYERS, 6.
- NANGLE, 309.
 NELSON, 232.
 NEWELL, 243.
 NIEBOER, 352.
 NIELSEN, 63, 64, 94, 129, 340.
 NYLANDER, 62.
- ONIONS, 193.
 OTTRAMARE, 284.
- PACKARD, 303.
 PACK-BERESFORD, 339.
 PARKER (G. H.), 23, 290.
 PARKER, 49.
 PATTEN, 210.
 PATTERSON, 201.
 PEARL, 11.
 PÉREZ (C.), 198, 384.
 PÉREZ (J.), 1, 104, 340.
 PERKINS, 61, 69, 340.
 PERRIS, 69.
 PETRUCCI, 8.
 PEYERIMHOFF, 190, 199, 200.
 PÉZARD, 237.
 PHILLIPS, 303.
 PLATH, 341, 342.
 PICARD, 36, 56, 58, 66, 192, 299.
 PIÉRON, 365.
 PIETSCHKER, 209, 210.
 PLANTA, 236.
 POCOCK, 7.
 POISSON, 200.
 POPENOE, 66.
 POPOFF, 220.
 POPOVICI-BAZNOȘANU, 232.
- PRICER, 245, 265.
- RABAUD, 56, 96, 299.
 RAINES, 365.
 RÉAUMUR, 1, 23, 289, 303.
 REEVES, 56.
 REICHENBACH, 193.
 REICHENSBERGER, 277, 301.
 REUTER, 35.
 RIBOT, 374.
 RICHARDSON, 49.
 RICKERT, 19.
 RILEY, 38, 50.
 ROBSON, 339.
 ROCHER, 339.
 ROHWER, 27, 32, 59, 60, 62, 63, 129.
 ROOT, 35.
 ROSEN (VON), 165, 214, 262, 384.
 ROUBAUD, 57, 78, 82, 84, 95, 116, 118, 155, 196, 280, 302.
 ROUGIER, 377.
 ROUSSEAU, 11.
 RUSCHKAMP, 360.
- SALT, 302.
 SANDIAS, 164.
 SANTSCHI, 121, 360, 361, 362.
 SAULCY, 292.
 SAUSSURE (de), 74, 78.
 SCHARFF, 149.
 SCHAXEL, 19, 20.
 SCHIEMENZ, 236.
 SCHIMMER, 308, 331.
 SCHIÖDTE, 329.
 SCHMIEDEKNECHT, 36.
 SCHMIDT, 31.
 SCHÖNFELD, 236.
 SCHNEIDER, 303.
 SCHRÖDER, 26.
 SCHROTJKY, 99.
 SCHUCHERT, 148, 150.
 SCHULZ, 36, 37, 54, 99.
 SCHWARZ, 7, 15.

- SCOTT, 51.
 SCUDDER, 136, 165.
 SELLARS, 23.
 SEMICHON, 7, 104.
 SEVERIN, 31.
 SHARP, 62, 223.
 SHELFORD, R., 308.
 SHELFORD, V. E., 50.
 SICHEL, 340.
 SIEBER, 289.
 SIEBOLD (VON), 54, 264, 303.
 SILVESTRI, 50, 56, 57, 64, 116,
 160, 161, 162, 173, 201, 235,
 259, 301, 324, 330, 335.
 SIMON, 6, 7, 8.
 SLADEN, 292, 293, 339, 341.
 SMITH, F., 32, 104, 121, 340, 341.
 SMITH, H. S., 40, 42, 43.
 SMITH, J. B., 104, 105.
 SNYDER, 159, 164, 171, 178, 215,
 258.
 SPENCER, 374, 376.
 SPRINGER, 201.
 STAECKEL, 374.
 STAEGER, 347.
 STAERCKE, 389, 390, 391.
 STEFANI PEREZ (de), 54.
 STÖCKHERT, 104, 105, 107, 109,
 110, 118, 193, 194, 198, 340.
 STRICKLAND, 56.
 STUMPER, 253, 347.
 STURTEVANT, 232.
 SUNDWICK, 115.
 SURCOUF, 310.
 SWAMMERDAM, 289.
 SWENK, 43.
 SWEZEY, 66, 69.
 TANNER, 193, 243.
 TANQUARY, 193, 360.
 TARDE, 376.
 TAYLOR, L. H., 37.
 TAYLOR, G. W., 340.
 THOMAS D'AQUIN, 272.
 TOSI, 112.
 THOMPSON, C. B., 162, 164, 209,
 214, 230, 258.
 THOMPSON, J. W., 309.
 THOMPSON, W. R., 42, 69.
 THURSTONE, 9.
 TILGHER, 377.
 TILLYARD, 28, 29, 44, 371.
 TOWNER, 381.
 TRAGARDH, 324, 326.
 TROUVELOT, 57.
 TURNER, 63, 210.
 ULMER, 144.
 VANDERVELDE, 336.
 VERHOEFF, 104.
 VIALLANES, 210.
 VIEHMAYER, 121, 200, 252, 255,
 256, 354, 357, 359, 365.
 VOUKASSOVITCH, 58.
 VRIES (DE), 258.
 WADSWORTH, 51.
 WAGNER, 341.
 WALCKENAER, 104, 340.
 WALKER, 54.
 WALKER, E. M., 173.
 WALSINGHAM, 7.
 WARREN, 165, 167, 318, 320.
 322, 324, 326.
 WASMANN, 249, 252, 253, 257,
 272, 273, 276, 277, 278, 279,
 292, 299, 300, 301, 303, 306,
 308, 315, 317, 326, 330-335,
 343, 347, 349, 350, 354, 357,
 359, 363, 365, 366.
 WATERSTON, 63.
 WAXWEILER, 374.
 WEBSTER, 56.
 WEISMANN, 230, 231, 232, 261,
 266.
 WESMAEL, 340.
 WESTWOOD, 36, 61, 62, 63,

- WHEELER, E. H., 44, 49, 53.
WHEELER, G. C., 44.
WHEELER, W. M., 32, 38, 91,
94, 121, 122, 130, 133, 138,
139, 149, 193, 240, 242, 243,
246, 247, 249, 252, 263, 273,
278, 281, 283, 288, 302, 303,
307, 308, 340, 346, 347, 357,
360.
WHITE, 304.
WHITING, 57, 192, 232.
WIELAND, 96.
WILLE, 178.
WILLIAMS, 49, 64, 78, 79, 80.
WINKLER, 191, 192.
WODSEDALEK, 233.
WORMS, 374.
YERBURY, 309.
YUASA, 30, 31.
ZANDER, 107, 236.
ZIEGLER, 209.
-

TABLE ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

- Acamatus*, 350.
Acanthomyops, 284, 292.
Acanthomyrmex, 205.
Acanthotermes, 212. — *militaris*, 181.
Acariens, 138.
Acrocéridés, 50, 52.
Aeromyrmex, 242. — *octospinosus*, 308.
Aeronycta lobeliæ, 38.
Activités cumulatives, 376. —
Aculéates, 14, 23, 25, 26, 55, 59, 61, 90, 95, 128, 141, 154, 155, 157, 170, 174, 198, 214, 227, 256, 260, 269, 270, 370.
Adelphogamie, 363.
Adipogastrie, 284.
Adranes lecontei, 315.
Aëromyrma, 187.
Agapostemon, 104.
Agriotypus, 54.
Aleochara, 51, 52.
Algoëlla, 62.
Aliments proctodæaux, 184. — *stomodæaux*, 184.
Allodape, 14, 100-103, 104, 194, 303, 340.
Amaurobius ferox, 7.
Amazones, 355.
Amblyoponini, 126.
Amiurus, 290.
Ammophila, 14.
Amphérotouie, 32.
Amphicténidés, 224.
Amphotérosynthesmium, 4.
Ampulicidés, 60, 62, 71.
Anacamptomyia, 302.
Anastatus, 192. — *semiflavidus*, 57.
Ancistotermes crucifer, 329.
Andrena, 92, 95, 99, 107, 114, 294.
Anelosimus socialis, 6.
Anergates, 204, 206, 361. — *atratus*, 207, 363.
Anergatides, 361. — *Kohli*, 363, 364.
Aneuretus, 124.
Anisolabis maritima, 173.
Annélides, 224.
Anomma, 187.
Anoplotermes, 184, 213, 217. — *reconditus*, 329.
Anoxus, 66.
Antherophagus, 303.
Anthidium, 95, 383.
Anthoboscinés, 60, 62, 63, 128, 129, 130.
Anthonomus grandis, 42.
Anthophiles, 60, 90.
Anthophora, 92.
Apanteles glomeratus, 190. —

- melanoscelus*, 192. — *spurius*, 192.
Apathus, 341.
Apenesia, 61, 66.
Aphanogaster, 136, 243, 358.
Aphelinus fuscipennis, 57. — *mytilaspidis*, 57.
Aphelopus melaleucus, 69. — *thelae*, 69, 70.
Aphidés, 140, 238, 288, 372, 376.
Aphomia colonella, 303.
Apides, 60, 89 *et seq.*, 90, 91, 97, 122, 125, 126, 128, 196, 371. — gastrélèges, 103. — parasites, 91, 93.
Apinés, 14, 100, 110, 114, 115, 116, 194, 196, 271, 370.
Apis, 14, 111, 112. — *adamitica*, 112. — *dorsata*, 118. — *floréa*, 118. — *méliponoides*, 112. — *mellificá*, 111, 116, 118, 199. — Var. *caffra*, 193. — Var. *intermissa*, 193. — *proava*, 112. — *toruquisti*, 112.
Appétition, 9, 273.
Apoica, 62.
Apocrites, 26.
Approvisionnement en masse, 10. — progressif, 10.
Apterogyna, 130.
Apterogynidés, 128, 130, 142.
Apterostigma, 242.
Arachnocoris albomaculatus, 6.
Araignées sociales, 5.
Archiglossata, 37.
Archihymen, 130.
Archimyrax rostratus, 136, 137.
Archotermopsis, 165, 166, 197, 217. — *toruquisti*, 165. — *wroughtoni*, 162, 163, 164, 322, 322.
Argyrodes nephillæ, 6.
— Arrhénotoquie, 32.
Aspidiotus ostreaeformis, 57. — *rapax*, 57.
Asthenohymen dunbari, 29.
Asticta butteli, 327.
Atelura formicaria, 306.
Atemeles, 249, 251.
Alla, 205, 243, 245, 292. — *cephalotes*, 193, 308. — *texana*, 308. — *vollenweideri*, 240, 241.
Ataphila, 308. — *fungicola*, 308.
Attinés, 20, 182, 242, 243.
Augochlora, 105.
Aulacidia, 34.
Atteca, 293. — *foreolata*, 15.
Bareogonalos canadensis, 37.
Batrachedra stegodyptobius, 7.
Belonogaster, 14, 82-85, 117-119, 280, 302.
Belonuchus mordens, 303.
Bembex, 14, 99.
Bembiciné, 14, 19.
Bengalia, 309, 313. — *depressa*, 309. — *jejuna*, 309. — *latro*, 309. — *obscuripennis*, 309.
Bethylidés, 14, 27, 37, 60, 61, 63, 71, 73, 131, 191.
Bethyloïdés, 60, 71, 129, 132, 197, 370, 371.
Bethylus, 61, 63, 371. — *fulvicornis*, 64. — *fuscicornis*, 64.
Biocanose, 5. —
Blattides, 178.
Blattoïdés, 14, 161, 166, 170, 173.

- Blennocampa pusilla*, 192.
 Bombinés, 14, 100, 110, 114, 115, 116, 194, 196, 270, 271, 293.
Bombus, 14, 109, 111, 114-119, 208, 289, 341, 342, 383. — *antiquus*, 111. — *carbonarius*, 111, 116. — *cayennensis*, 116. — *crassipes*, 111. *grandævus*, 111. — *jurinei*, 111. — *pusillus*, 111. — *vagans*, 341.
Bombusoides mengei, 111.
 Bombylides, 50.
Bothriomyrmex, 358. — *decapitans*, 360, 361.
Brachyacantha, 288.
Brachymyrmex, 205.
 Braconidés, 34, 53, 141.
Braula cæca, 304.
Bruchomyrma, 361, 362.
Bufo empusus, 224.
Bythynus, 200. — *algericus*, 200.
Calliephialtes messor, 53.
 Calliphorinés, 309.
Calomyrmex, 146, 187.
Calotermes, 162, 164, 165, 166, 169, 212, 217, 221, 221, 226. — *flavicollis*, 384. — *hubbardi*, 185. — *œningensis*, 165. — *occidentis*, 164.
 Calotermitidés, 13, 161, 162, 181, 183, 320, 369.
Calyptapis, 95.
Cambarus, 210.
 Camponotinés, 122, 126, 127.
Camponotus, 134, 146, 187, 195, 200, 205, 223, 245, 249, 252, 386. — *americanus*, 69. — *atlantis*, 284. — *cassius*, 248. — *castaneus*, 284. — *sedtschenki*, 284. — *femora-*
tus, 346. — *inflatus*, 363. — *japonicus*, 44-46. — *ligniperda*, 209. — *maculatus*, 284. — *pennsylvanicus*, 209, 244, 245. — *vetus*, 136.
 Capitoniidés, 34.
Capritermes, 220, 221.
Cardiocondyla, 204.
Carebara, 187, 206, 207, 233, 344. — *vidua*, 345.
Castanea sativa, 44.
 Castration alimentaire, 237. — nutritielle, 196, 234.
Cataphractus cinctus, 54.
 Cecidomyidés, 6, 201.
 Celonites, 74, 96.
Cephalonomia, 66.
 Cephidés, 30, 31, 141.
Cepobroticus symmetochus, 348.
 Cerambycidés, 12.
Ceramius, 14, 74, 96. — *lichensteini*, 74.
 Cerapachyinés, 123, 126, 127, 131, 140, 205, 197, 320.
Cerapterus, 138.
Ceratina, 95, 100, 101. — *curbitacea*, 98.
 Ceratininés, 14.
Ceratopheidole, 205.
Ceropales, 339.
 Chalastogastres, 26.
 Chalcididés, 54, 141, 200, 246.
 Chalcidoïdés, 34, 49.
Chalcobombus, 95.
 Champ trophoporique, 274
Chartergus, 14, 80.
 Chémorecepteurs, 277, 278, 291.
 Chémoreception, 294.
 Chironomidés, 201.
Chloralictus, 104.
Chorizops loricatus, 224.

- Chrysididés, 27, 33, 52, 55, 60, 61.
Chrysopa, 42.
Cicada septemdecim, 12.
Cicinnus melsheimeri, 223.
 Cimbicidés, 31.
Cionus thapsi, 57.
 Civilisation qualitative, 378. — quantitative, 378.
Cladras tes amurensis, 44. — *floribunda*, 44.
Claviger testaceus, 315, 332.
 Clavigeridés, 314, 315.
 Cleptidés, 27, 60, 62.
 Cleptobiose, 344. —
 Clistogastres, 26, 32, 33, 55.
 Contrainte, 376.
 Coccidés, 140, 238, 288, 372, 376.
Coccidotrophus, 14, 18, 187. — *cordia*, 17. — *socialis*, 15-17.
 Coccinellidés, 288.
Cænothele gregalis, 7, 8.
 Coléoptères, 14, 15, 26, 50, 52, 138, 181, 187.
Colletes, 92, 94. — *succinctus*, 98.
Colobocrema, 223.
Colobopsis, 141, 221, 226, 266. — *alboeincta*, 263, 265. — *etiolata*, 222. — *stricta*, 134.
Colobostruma, 223.
 Colonies mixtes, 343, 349.
Comedo, 58.
Conocephalus fasciatus, 42.
 Conopidés, 302, 303.
 Coopération, 376.
Copidosoma gelechiæ, 192.
Cordia alliodora, 17.
Corotoca, 325. — *melantho*, 327, 328.
Corpora pedunculata, 208-210, 214.
Corynura, 104.
Copris, 14.
 Coprophagie, 286.
Coptotermes, 166. — *ceylonicus*, 219.
 Cosilidés, 62.
Crabro, 95.
 Crabroninés, 95.
Cratolechus, 58.
Crematogaster, 131, 145, 205, 292, 311, 312, 358. — *alligatrix*, 311. — *parabiotica*, 346.
Crioceris asparagi, 57.
 Crustacés, 35.
 Cryptobiose, 185.
Cryptocercus, 173. — *punctulatus*, 170.
Cryptocerus, 223.
 Cryptophagidés, 303.
Cryptotermes, 162, 211, 226.
Crypturus argiolus, 302.
Ctenoplectrella, 95.
Cubitermes, 184.
Cyclotorna, 314. — *monocentra*, 312.
Cyllene, 72. — *picta*, 67.
 Cynipidés, 34, 141, 191.
 Cynipoïdés, 49.
Cyphodeira, 305.
Cyphomyrmex, 242.
Cyrtomyrma, 147.
Dasypoma, 14.
Dendrolasius, 360.
 Dermaptères, 14, 170, 172, 173, 214.
Dermestes, 66.
 Dermestidés, 303.
 Développement convergent, 373.
Diacamma, 62, 205.
Dianthidium, 95.
Dicælotus erythrostoma, 58.
 Dichrogéniidés, 60.

- Dietya muraria*, 7.
Dielocerus, 32.
 Dimorphisme, 190.
Dimorphomyrmex, 137, 138.
 Dinergates, 205.
Dinomyrmex, 146.
Dinoponera, 205.
 Diploptères, 60, 73, 100, 128.
 Diptères, 27, 35, 50, 178.
Discoxenus lepisma, 323.
Disticta capritermitis, 327.
Ditrichomonas termitis, 322.
 Division du travail, 381.
 Dolichodérinés, 122, 123, 126, 127, 136, 140, 145, 243, 283, 320, 383.
 Domestication, 390.
 Dorylinés, 122, 123, 125, 126, 127, 130, 131, 137, 140, 145, 148, 197, 205, 274, 306, 320, 350, 383.
Doryloxenus transfuga, 323.
Dorylus, 233, 306, 386, 387. — *helvolus*, 203. — *nigricans*, 310.
Dorymyrmex pyramicus, 344.
 Doulose, 351, 365.
 Dryinidés, 55, 56, 60, 61, 63, 69, 71.
Echinopla, 146.
Eciton, 62, 187, 200, 292, 306, 350. — *burchelli*, 350. — *hamatum*, 350.
Ectatomma, 248.
Ectatommini, 126.
Elasmus flabellatus, 56.
Electraps, 95, 112. — *tornquisti*, 112.
Electrotermes, 165.
Elis, 131. — *4-notata*, 72.
Embidaria, 14.
 Embiidinés, 170.
 Embolemidés, 60, 62.
Emenadia flabellata, 302.
Endostomus sudanensis, 323.
 Entéléchie, 23.
Eoformica eocenica, 136, 137.
Epeira bandelierii, 6.
Epeolus, 93.
Ephedrus incompletus, 53.
 Ephemeridés, 12.
Ephestia kuehniella, 56, 57.
Ephialtes extensor, 302.
Ephialtites, 34. — *jurassicus*, 28.
 Epigénèse, 228.
Epipheidole, 361. — *inquilnia*, 264.
 Epiponinés, 14, 74, 80, 84, 89, 194, 199, 271.
Epæceus, 206, 361. — *pergandei*, 364.
Epyris, 62-64. — *extraneus*, 64, 65.
 Ergatandromorphisme, 263.
 Ergatogynes, 253.
 Esclavage, 351 *et seq.*
Eucamponotini, 146.
Eucera, 99, 113, 287.
 Eucharidés, 45, 48, 50, 51.
 Eucharinés, 246.
Eucharis myrmecix, 44.
Eucondylops konowi, 340.
Euglossa, 99. — *nigrita*, 99. — *surinamensis*, 99.
Eulæma, 99.
Eumenes, 78, 302.
 Eumenidés, 20, 63.
 Eumeninés, 14, 74, 78, 132, 199.
Eumorpha, 99.
Eunausibius, 14, 18. — *wheeleri*, 15-17.
 Euparaginés, 74, 75.
Euplectrus bicolor, 57. — *comstocki*, 57.
Euponera sennaarensis, 186.
Eupsenius clavicornis, 323.

- Eusphinctus*, 131.
Eutermes, 161, 168, 218, 258, 274. — *aquilinus*, 213. — *bivalens*, 213. — *castancicaps*, 213. — *chaquimayensis*, 209. — *cyphergaster*, 213. — *diversimiles*, 213. — *fossarium*, 165. — *fraasi*, 166. — *heteropterus*, 213. — *hospitalis*, 213. — *lacustris*, 216. — *monoceros*, 182. — *morio*, 216. — *pilifrons*, 216. — *sanchezi*, 216. — *tenuirostris*, 213. — *trinervius*, 179, 213. — *velox*, 213.
 Evaniidés, 34, 53, 141.
 Evolution émergente, 23.
Exorista lobeliæ, 38.
Farquharsonia rostrata, 311.
Fedschenkia, 130.
 Fedschenkiidés, 128-130, 142.
Forficula auricularia, 171-173.
 Forficulidés, 14.
Formica, 14, 119, 136, 249, 251, 256, 352. — *aserva*, 352, 354. — *cinerea*, 350. — *consoicians*, 358. — *eoptera*, 136. — *ersecta*, 359, 360. — *executoïdes*, 304, 359. — *flori*, 147, 262. — *fusca*, 147, 262, 333, 350, 352, 353, 354, 358, 360, 365. — *heteroptera*, 134. — *microgyna*, 358, 359, 360. — *neogagates*, 350. — *obscuripes*, 359. — *pallidiflava*, 350, 358, 360. — *pratensis*, 347, 359. — *rufa*, 253, 347, 359, 360, 366. — *sanguinea*, 249, 251, 252, 279, 312, 316, 317, 332, 333, 350, 352, 353, 354, 366. — *schaufussi*, 209, 210.
 Formicidés, 14, 60, 62, 90, 121
et seq. 129, 141, 142, 143, 147, 148, 149, 197, 198, 204, 261, 370, 383.
Formicina, 129.
 Formicinés, 122, 123, 126, 127, 138, 140, 145, 243, 283, 320, 383.
Formicoxenus, 204. — *nitidulus*, 253, 347.
 Fouisseurs, 60, 92, 93.
 Fremddienlichkeit, 273, 335.
 Fulgoridés, 69, 288.
Galerucella xanthomelana, 57.
 Galéruque de l'orme, 51, 57.
Galleria mellonella, 289, 303.
Gesomyrmex, 138, 146. — *chaperi*, 138. — *howardi*, 146.
Giardinaia urinator, 54.
Gigantops, 146.
 Gigantisme, 204.
Glyptapis, 95.
Glyptus punctulatus, 326.
Gonocephalum seriatum, 64, 65.
 Goniozus, 66.
 Grégarisme, 3.
Grylloblatta campodeiformis, 173.
Grylloblattaria, 173.
 Grylloblattoïdés, 170, 174.
Gryllotalpa, 14.
 Gynæcoïdes, 195, 259.
 Gynandromorphisme, 263.
Habrobracon brevicorne, 192. — *johanseni*, 57.
Habrocytus cionocida, 57, 58.
Hæmatopsenius caudatus, 323.
 Halictinés, 14, 194, 196, 270, 303.
Halictus, 14, 92, 100, 104-110, 115, 117-119, 193, 194, 196,

- 199, 223, 340, 341, 393. — *calceatus*, 105, 108. — *clavipes*, 107. — *cylindricus*, 105. — *erinnys*, 104. — *jodiens*, 105. — *graminea*, 104. — *humeralis*, 104, 105. — *immaculatus*, 109. — *immarginatus*, 107. — *lineolatus*, 107. — *longulus*, 108, 109. — *maculatus*, 107, 109. — *malachurus*, 107-109, 111, 199, 341. — *morio*, 107. — *pauzillus*, 109. — *pruinosis*. — 303, 304. — *puncticollis*, 107, 109. — *quadricinctus*, 105, 109. *scabiosæ*, 105, 110. — *sexcinctus*, 105-106, 109. — *villosulus*, 107, 109.
- Hamamelis virginica*, 42.
- Harmolita*, 56.
- Harpagomyia*, 311, 314. — *farquharsoni*, 311.
- Harpagoxenus*, 198, 352, 357. — *americanus*, 357. — *sublævis*, 357.
- Hemileuca olivæ*, 57.
- Hémiptères, 200.
- Hemiteles areator*, 192. — *fulvipes*, 192. — *longicauda*, 192. — *tenellus*, 192.
- Heriades*, 95.
- Hétérochromatisme, 190.
- Hétérogonie, 190, 199.
- Heterogynâ, 60, 63, 128, 132, 140, 142.
- Hétéromorphose, 190.
- Hétéroptères, 14.
- Hétérosymphagopædum*, 4.
- Hétérosymporium*, 4.
- Hétérosynepilæium*, 4.
- Hicorea*, 67.
- Hieracium*, 108.
- Histéridés, 306, 314.
- Hodotermes*, 164, 165, 182, 274. — *turkestanicus*, 176.
- Holcaspis cinerosus*, 222.
- Holepyris*, 63, 64. — *hawaiensis*, 64.
- Homoptères, 69, 274, 288, 318, 372.
- Hylæodes*, 94.
- Hymenochimara abnormis*, 62.
- Hyménoptères, 14, 18, 23, 25, 178.
- Hypermétamorphose, 51.
- Hypertélie, 335.
- Hyphanosymphilie, 305.
- Hyphantria textor*, 40.
- Hypoborus fæcus*, 56.
- Hypoclinea betuberculata*, 310, 311.
- Ichneumonidés, 141.
- Ichneumonoidés, 53.
- Idiogaster escherichi*, 327.
- Idiogastres, 27.
- Imitation, 376.
- Infusoires, 35.
- Insectes atrophaptiques, 10, 53. — eutrophaptiques, 10. — dystrophaptiques, 10, 53. — infrasociaux, 11. — quasi-sociaux, 11. — subsociaux 11.
- Instincts, 277. — symphiliques, 266, 277.
- Ipidés, 14, 18, 223.
- Iridomyrmex*, 205. — *gæpperti*, 138. — *gracilis*, 350. — *humilis*, 395, 397. — *sanguineus*, 187, 312.
- Ischnomyrmex*, 205.
- Isoptères, 14, 18, 159, 166, 170, 173, 178.
- Jacobsonella termitobia*, 327.
- Jassidés, 69.
- Joënopsis polytricha*, 322.

- Knowiella*, 130.
- Labrocerus goryi*, 316.
- Lasius*, 284. — *bicornis*, 360.
— *ciliatus*, 360. — *flavus*,
332. — *fuliginosus*, 360. —
latipes, 360. — *minutus*,
360. — *mixtus*, 307. — *mur-*
phyi, 360. — *néoniger*, 360.
— *niger*, 360. — *sitkaensis*.
360. — *subumbratus*, 360. —
umbratus, 360.
- Leptothorax acervorum*, 357,
364. — *curvispinosus*, 357.
— *emersoni*, 346, 347.
- Lestobiose*, 344.
- Lestrimelitta*, *limao*, 342.
- Liphyra brassolis*, 314.
- Lobopelta*, 309.
- Lomechusa*, 279, 316. — *stru-*
mosa, 316, 317, 332, 333.
- Lomechusinés, 314, 315.
- Lycæna arion*, 313, 314.
- Lycænidés, 314, 318.
- Maldanidés, 224.
- Mâles eunégétiques, 200. —
hétérodontes, 200. — epi-
mégétiques, 200. — macro-
gnathes, 200. — hypomégé-
tiques, 200.
- Mamestra brassicæ*, 57.
- Manniella*, 223.
- Mantidés, 178.
- Mantispa*, 50, 52, 302.
- Masaridés, 73, 74, 371, 372.
- Masaridinés, 14, 74, 75, 96.
- Masaris*, 74, 96.
- Mastotermes*, 160-163, 165, 166,
217. — *anglicus*, 165. — *ba-*
theri, 165. — *bournemou-*
thensis, 165. — *croaticus*,
165. — *darwinienensis*, 161,
164, 260.
- Mastotermitidés*, 161, 183, 369.
- Mecoptères, 29, 37, 52, 371.
- Mecopteroïdés, 174.
- Megachile*, 92, 103, 112.
- Megalomyrmex*, 347.
- Mégaloptères, 52.
- Mégalyridés, 53.
- Megastilicæus formicarius*, 304.
- Melanophthalma*, 8.
- Melasoma interruptum*, 57.
- Melipona*, 14, 117, 118, 235,
303.
- Meliponinés, 13, 14, 100, 110-
112, 114-116, 194, 196, 210,
234, 235, 271, 292, 383.
- Meliponoryctes sicula*, 112. —
succini, 112.
- Melissoblyptes anellus*, 302.
- Melitoma*, 99.
- Melittobia acasta*, 58.
- Melittophiles, 299.
- Mellifères, 90.
- Meloë*, 51, 304.
- Meloïdés, 49, 52, 303.
- Melophorus*, 195. — *bagoti*,
283.
- Membracidés, 69.
- Menobranthus*, 171.
- Meraporus*, 57.
- Meria*, 61.
- Mermis*, 248, 249, 262, 318. —
albicans, 304. — *myrmeco-*
phila, 248. — *mermithogy-*
nes, 248.
- Mermithergates, 248.
- Mesitius*, 61.
- Mesostenus gladiator*, 302.
- Mesotermitidæ*, 160, 161.
- Messor*, 145.
- Metaphrénie, 399.
- Métatermitidés, 160, 162.
- Méthocidés, 60, 128, 130, 142.
- Methocinæ*, 129.
- Melæcus paradoxus*, 302.

- Metopina pachycondylæ*, 307.
Miastor, 201.
Microbacon juglandis, 56, 57.
Microdon, 303, 305.
Microgaster, 192.
Microgynes, 253.
Micromalthus, 187.
Milichia argyratoïdes, 311. —
dectes, 311. — *præctes*, 311.
prosætes, 311.
 Milichiidés, 314.
 Mimétisme, 273, 335.
Minotaurus, 14.
Mioterme, 165.
Mirotérme, 183.
 Monogamie, 116.
 Monogynie, 116, 118.
 Monométrose, 116.
Monomorium indicum, 309. —
minimum, 364. — *salomonis*,
 362, 364.
Morus alba, 44.
 Mosquero, 8.
 Muscidés, 324, 325.
Mutilla, 129. — *brutia*, 302. —
littoralis, 302.
 Mutillidés, 37, 60, 61, 128, 130,
 132, 141, 142, 144, 303.
 Mycétométachie, 349.
 Mymaride, 54.
Myrma, 146.
Myrmecia, 138, 386. — *forfi-*
cata, 44. — *gulosa*, 44.
 Myrmécocleptiques, 306, 314.
Myrmecocystus, 117, 119, 195,
 283. — *bombycinus*, 205. —
horti-deorum, 284, 285. —
vialicus, 308.
Myrmecophila, 308. — *nebras-*
censis, 307.
 Myrmécophiles, 299, 304. —
Myrmecopterina, 130.
Myrmedonia, 305, 327, 328.
Myrmhopla, 147.
Myrmica, 136, 249, 252. — *ca-*
nadensis, 253-254, 347. —
lævinodis, 313. — *ruginod-*
dis, 264.
 Myrmicinés, 122, 123, 126, 127,
 140, 145, 205, 243, 281, 283,
 320.
Myrmorhachis, 146.
 Myrmosidés, 60, 130, 142.
Myrmothrinax, 147.
Myrmoturba, 146.
Mystrocnemis, 62.
Myzine, 62, 72, 131.
 Nanisme, 204, 333.
Nasonia brevicornis, 57.
Nasutiterme, 183. — *cavi-*
frons, 330.
Nausibius clavicornis, 303.
Necrophorus, 4.
Nectarina, 80, 84. — *leche-*
guana, 73.
Necturus, 171.
 Némestrimités, 50.
Neolarra pruinoso, 93.
Neomyrma mutica, 347.
Neomyrmamblys, 223.
Neoponera, 145, 248. — *com-*
mutata, 186. — *crassinoda*,
 186.
Neoscleroderma, 66.
 Néoténie, 190.
Nephilla plumipes, 5.
Nephropteryx edmondsi, 303.
Nereis virens, 210.
 Névroptères, 50, 52.
 Nids composés, 343.
Nomada, 93, 129.
Nomadina cisandina, 37.
 Notoptères, 170, 173.
Noromessor, 145.
Nurthia aurivillii, 305.
Nysson, 339.
Nyssonine, 95.

- Ochromyia*, 309.
Ocymyrmex, 205.
Odontolabinés, 200.
Odontomachus, 248.
Odontotermes, 212, 213. —
 prisllinus, 166.
Odynerus, 14, 71, 75, 94, 302.
 — *dorsalis*, 75. — *simulator*,
 302.
Œcanthus, 178.
Œcophylla, 137, 146, 147. —
 bartoniana, 134.
Œcotrophobiose, 280.
Œdiprosoma mirandum, 328.
Œnothère, 258.
Oligarees, 201.
Oligomyrmex, 205, 206, 283.
 — *panamensis*, 206.
Onychomyrmex, 198, 283.
Opalina, 322.
Ophion macrurus, 38.
Opisthopsis, 146, 187.
Orasema, 47, 252. — *viridis*,
 38, 39, 47, 246.
Orocharis saltator, 62.
Orthoptera, 14.
Orthoptères, 174, 178.
Orthoptéroïdés, 174, 178, 214.
Orysidés, 27, 30, 31, 33, 371,
 372.
Oryssus, 31.
Osmia, 99, 114, 193, 232. —
 inermis, 113.
Oxysoma oberthüri, 308.

Pachycentris, 99.
Pachycondyla, 248, 281. —
 montezumia, 307.
Pachymelus, 113.
Pachysima, 330. — *æthiops*,
 282. — *latifrons*, 281, 282.
Pædalgus, 187, 206, 281.
Pædogénèse, 190.
Palæobethylus, 62.
Palæodictyoptéroïdés, 27.
Pallthothyreus tarsatus, 186.
Pamphiliidés, 30, 141.
Panesthia, 171.
Paniscomima erlangeriana, 62.
Panorpes, 29.
Panorpoïdés, 28.
Pantaplatarthrus natalensis,
 316.
Panurgus, 99.
Parachartergus apicalis, 37.
Parachrysis, 61.
Paracolobopsis, 223.
Paracopidosomopsis floridanus,
 201.
Paracorotoca, 324. — *akermani*,
 327.
Paraponera, 248. — *clavata*,
 186.
Paraseleroderma, 66.
Parasierola, 66.
Parasites, 35, 300. — humains,
 338. — protéliens, 35. — so-
 ciaux, 337, *et seq.* — so-
 ciaux permanents, 351 —
 sociaux temporaires, 351,
 358.
Parasitoïdes, 35, 361.
Paracisme, 99, 254, 346.
Parotermes, 165.
Parthénogénèse, 32, 190, 191.
 — *thélytoque*, 106, 191. —
 amphérotouque, 191. — *ar-*
 rhénotouque, 106, 191.
Passalidés, 14, 370.
Passalus, 14, 187, 188.
Paussidés, 138, 314.
Paussus dama, 316. — *hova*,
 316. — *spiniceps*, 316.
Pelecinoïdés, 141.
Pelecinoïdés, 26.
Pelecinius, 26.
Pemphredon, 64.
Pemphredoninés, 95.

- Pentamorphisme, 213.
Perga, 14.
Perilampidès, 48, 49, 51.
Perilampus, 42, 43, 47. —
chrysopæ, 43. — *hyalinus*,
 40, 41, 44.
Perisemus, 63.
Peromohymen schucherti, 29.
Perophora sanguinolenta, 223.
 Pétioliventres, 26.
Pezomachus flavocinctus, 56.
Pheidole, 47, 205, 206, 218,
 283, 292, 332, 363, 386. —
absurda, 248, 249. — *colo-*
bopsis, 223. — *commutata*,
 247, 248. — *indica*, 218. —
instabilis, 38, 39, 202, 246.
 — *lamia*, 206. — *megace-*
phala, 395, 396. — *militici-*
da, 275.
Pheidologeton, 137, 205, 218,
 245, 260, 283. — *diversus*,
 309.
 Philanthinés, 95.
Philanthus, 99.
Phileremulus, 93.
Philotrypesis, 56, 200. — *ery-*
thræa, 200. — *minuta*, 200.
 — *unispinosa*, var. *ornata*,
 200.
 Phoridés, 303, 305.
 Phragmose, 225.
Phrenapates, 14, 187, 370.
 Phthisergates, 246.
 Phthisogynes, 247.
 Phthisodinergates, 247.
Phyllostromia germanica, 179.
 Phylogénie, 19, 20.
Phyracaces, 350.
Physocrema, 131.
Physogastric, 285, 324, 326,
 327, 330.
 Phytophages, 26, 33, 55, 95,
 141, 370, 371.
Pieris rapæ, 57.
Pison, 95.
Pissodes strobi, 67.
 Places vides, 299.
Plagiolipsis, 195.
Planidium, 39-41, 43, 44.
Platyarthrus hoffmannseggi,
 305.
 Platygastriidés, 49.
 Platypodidés, 14, 18, 223, 370.
Platypus, 14.
Platythyreini, 126.
 Pléométrose, 116, 117.
 Pléomorphisme, 200.
 Plérergates, 195.
 Plésiobiose, 346.
Pleuropterus, 138. — *brevi-*
cornis, 316.
Pleurotropis, 192.
Plumariidæ, 60, 128, 129, 142.
Plumarius, 129, 130.
Plusia gamma, 57.
 Pæcilandrie, 190, 199, 200.
Pæcilochroa convictrix, 8.
 Pæcilogonie, 190, 201.
 Pæcilogynie, 190, 199.
Pogonomyrmex, 145, 344. —
molefaciens, 307.
Polistes, 14, 74, 85, 117, 280,
 302. — *canadensis*, 37. —
metrica, 280.
 Polistinés, 14, 74, 85, 89, 90,
 194, 270, 271.
Polistomorpha, 302.
Polybia, 74, 82, 84, 117, 302.
 — *atra*, 82. — *dimidiata*, 37.
 — *pygmæa*, 308. — *vicina*,
 303.
 Polybiinés, 74, 80, 271.
Polybioides melæna, 82.
Polychrosis botrana, 58.
 Polygamie, 116.
Polyergus, 206, 352, 354, 356,

- 357, 366. — *lucidus*, 355. — *samurai*, 355.
- Polygynie, 116.
- Polymorphisme, 55, 56, 189 *et seq.*, 381.
- Polynoë*, 210.
- Polyrhachis*, 146, 147, 187. — *bicolor*, 305. — *dives*, 44.
- Polysphincta*, 6, 56.
- Polyzosteria*, *novæzelandiæ*, 171.
- Pompilidés, 57, 60, 71, 128.
- Pompiloïdés, 60.
- Pompilus aculeatus*, 339. — *campestris*, 339. — *pectinipes*, 339.
- Ponera*, 198. — *eduardi*, 204. — *hendersoni*, 136.
- Ponerinés, 13, 122-125, 127, 138, 140, 148, 197, 205, 243, 320, 383.
- Porotermes*, 169.
- Prays oleellus*, 56.
- Prédateurs, 35.
- Prédétermination, 228.
- Prenolepis*, 195.
- Prestwitschia aquatica*, 54.
- Prionomyrmex*, 138. — *longiceps*, 139.
- Pristocera*, 62, 63. — *armifera*, 64.
- Proceratini*, 126.
- Proctotrypidés, 61, 62.
- Prodorylinæ*, 126.
- Proelectrotermes*, 165.
- Professions, 381.
- Proponerinæ*, 126.
- Prosætomicilia myrmecophila*, 312.
- Prosopis*, 92-94.
- Prosymphytes, 30, 31.
- Protermes*, 160.
- Protermitidés, 160, 161.
- Protoblattoïdés, 27, 161, 166, 188, 269, 369, 371.
- Protobombus*, 95, 111.
- Protodermaptères, 29.
- Protohymen permianus*, 29.
- Protohyménoptères, 29, 371.
- Protolimules, 211.
- Provespa*, 85.
- Protozoaires, 182-184, 257, 286, 322, 369.
- Psænythia*, 93.
- Pseudochrysalide, 51.
- Pseudococcus brevipes*, 15.
- Pseudocolobopsis*, 223.
- Pseudogonatos hahni*, 38, 48.
- Pseudogynes, 251, 317.
- Pseudolasius*, 137.
- Pseudomasaris*, 74, 96.
- Pseudomyrma*, 145. — *crucians*, 15. — *elegans*, 145. — *gracilis*, 239. — *maligna*, 15.
- Pseudomyrminés, 123, 127, 145, 197, 205, 240, 242, 281, 320.
- Pseudoparasitisme, 35.
- Pseudosirex*, 28.
- Pseudotrichonympha pristina*, 322.
- Psilogaster faciiventris*, 44.
- Psithyrus*, 341, 342. — *laboriosus*, 341.
- Pterodontia flavipes*, 50.
- Pteromalus puparum*, 57.
- Pterombrinæ*, 129.
- Pterygogenea*, 20.
- Ptilocerus ochraceus*, 310.
- Ptochomyia*, 326, 330. — *afra*, 329.
- Pygostenus pubescens*, 323.
- Pyrrsonympha*, 184.
- Quedius dilatatus*, 302.

- Radobænidæ*, 129.
- Régime aphidicole, 124. — entomorphage, 124. — mycétophage, 124. — spermatophage, 124.
- Reticulitermes*, 166. — *flavipes*, 166, 183, 184, 214. — *lucifugus*, 166, 216, 271.
- Rhagium lineatum*, 244.
- Rhinopsis*, 62.
- Rhinotermes*, 212. — *taurus*, 219.
- Rhinotermitidés, 161, 183.
- Rhipiphoridés, 49.
- Rhogmus*, 187.
- Rhopalomastix*, 124.
- Rhopalosoma*, 63. — *poeyi*, 62.
- Rhopalosomatidés, 27, 57, 60, 62, 63, 129.
- Rhynchopsilota apicalis*, 312.
- Rhytidoponera*, 205.
- Ropalidia*, 14, 84.
- Ropalidiinés, 14, 94, 194.
- Rumination sociale, 185.
- Salganea*, 171.
- Sapyga quinque-punctata*, 129. — *similis*, 129.
- Sapygidés, 35, 55, 60, 63, 128, 129, 141, 142.
- Sarcophaga*, 42.
- Scarabæidæ*, 14.
- Scelephron cementsarium*, 129. — *spirifer*, 74.
- Schizaspidia*, 47. — *polyrthachida*, 44. — *tenuicornis*, 44-46.
- Schizonotus sieboldi*, 56.
- Scleroderma*, 14, 66, 72, 73, 132, 371. — *immigrans*, 67. — *macrogaster*, 67-69.
- Sclerogibbidæ*, 60, 62.
- Scoliidés, 60-62, 72, 128, 131, 144, 371.
- Scoliinæ*, 129.
- Scolioïdés, 127.
- Scolytidés, 18, 141, 142, 223, 370.
- Scotocryptus*, 303.
- Selection amicale, 366.
- Seminota depressa*, 37. — *mexicana*, 37.
- Sericomyrmex*, 242. — *amabilis*, 347-349.
- Sessiliventres, 26.
- Sicilomyrmex corniger*, 136.
- Sierola*, 66.
- Sierolomorpha*, 62.
- Silphidés, 303.
- Silvanidés, 14.
- Siphonophores, 380.
- Siricidés, 30, 31.
- Sociétés (mort des), 393. — nutritielles, 380. — reproductives, 380.
- Solenopsis*, 119, 206. — *geminata*, 238, 260. — *sævisissima*, 260, 305.
- Soldats mandibulés, 212, 213, 217. — *nasuti*, 212, 213, 216, 218.
- Sophrobombus*, 95, 111.
- Sphécidés, 60, 70, 92, 93, 95, 97, 128, 132, 141.
- Sphéciformiés, 60.
- Sphécinés, 14, 95.
- Sphécodes*, 92-94, 106, 340. — *subquadratus*, 340.
- Sphécoïdés, 60, 93, 94, 370-372.
- Sphécophila polybiarum*, 308. — *termitium*, 308.
- Sphécophiles, 299, 301.
- Sphex procerus*, 70, 71.
- Sphinctomyrmex*, 131.
- Spinoliella*, 99.

- Spirachtha*, 282, 325. — *eury-medusa*, 327-329. — *mirabilis*, 329.
 Staphylinidés, 303, 304, 306, 324, 326.
 Staphylins, 51.
Stegodyphus, 7.
Stenogaster, 14. — *micans* var. *luzonensis*, 81. — *varipictus*, 80, 81.
 Stenogastrinés, 14, 74, 89, 194.
 Stephanidés, 53, 141.
Stizus, 99, 339.
 Strepsiptères, 49, 301.
Strongylognathus, 206, 352, 356, 366. — *alpinus*, 356. — *huberi*, 356. — *rehbinderi*, 356. — *testaceus*, 356.
 Sublimation, 390.
 Superentéléchie, 23.
 Superorganismes, 375.
Sycogaster lavagnei, 56.
Symmyrmica, 204. — *chamberlini*, 347.
Sympheidole, 361.
 Symphiles, 300, 322.
 Symphilie, 314, 334, 366.
 Synphiloïdes, 314.
 Symphotium, 4.
 Symphytes, 26.
Synagris, 14, 89. — *callida*, 78. — *cornuta*, 76. — *spintiventris*, 78.
 Synechthres, 299, 304, 322.
 Synœcètes, 299, 305, 322.
Syntermes, 212.

Tachigalia paniculata, 15, 17.
 Tachinidés, 50, 283, 302, 303.
Tapinogonalos pulchella, 38.
Tapinoma, 292, 293. — *niger-rimum*, 361. — *sessile*, 362.
Telca polyphemus, 38.
 Tenebrionidés, 14.

Tenthredella, 32.
 Tenthredinidés, 14, 30-32, 52, 141.
Tenthredo, 32.
Tentyria, 72.
Terebrantia, 141.
Térébrants, 25, et seq., 33, 52, 55, 95, 129, 154, 191, 370, 371, 372.
Termes, 13, 161, 164, 168, 182, 184, 212, 274. — *bellicosus*, 326. — *croaticus*, 166. — *er-rabundus*, 161. — *incertus*, 179. — *latericius*, 175, 182. — *natalensis*, 175, 177, 179. — *obesus*, 329. — *obscurus*, 166. — *redemanni*, 285. — *vulgaris*, 175.
 Termites, 153 et seq., 256, 269, 384.
 Termitidés, 14, 161, 181, 369.
Termitobia physogastra, 327.
Termitobracon emersoni, 318.
Termitodiscus, 324. — *heimi*, 323. — *splendidus*, 323.
Termitomastus leptoproctus, 329.
Termitomimus, 325. — *entendreniensis*, 327.
Termitomyia, 326, 330.
Termitonannus major, 323.
Termitoniscus fulleri, 323, 324.
Termitophia heyeri, 327.
 Termitophiles, 299, 318 et seq., 322.
Termitopsenius limulus, 323.
Termitotecna braunsi, 327.
Termitotima assmuthi, 327.
Termitoxenia, 326, 330, 335, 336. — *heimi*, 329.
Termopsis, 162-166, 173, 183, 197, 212, 217. — *angusticollis*, 163. — *swinhoei*, 165.

- Tetralonia*, 113, 287. — *rufi-collis*, 288.
Tetramorium, 119. — *cæspitum*, 207, 356, 357, 363-365. —
Tetrastichus asparagi, 57. — *xanthomelaenæ*, 57.
Thaumatoxena wasmanni, 323, 324.
Thelia bimaculata, 69, 70.
 Thélyloquie, 32. —
Theridion, 6.
 Termophilie, 142, 143. —
Thymalus fulgidus, 67.
 Thynnidés, 60, 72, 128-130, 132, 142, 144, 145.
Thyreoxenus pulchellus, 328.
 Thysanoures, 306.
Timeparthenus, 326, 330. — *regius*, 327.
 Tinéidés, 305, 325.
Tiphia, 61, 64, 72.
 Tiphidés, 60, 62, 72, 128, 131, 132, 371.
Tomocerus, 210.
Tortrix, 64.
Trachusa, 383.
Trachymyrmex, 242.
Triacrus superbus, 302.
Trichobius apiarius, 304.
 Trichogramme, 54.
 Trichomes, 366.
 Trichomonadés, 322.
Trichonympha, 184.
Trichoseelia, 302.
 Trichoptères, 52.
 Tridactylidés, 174.
Trigona, 14, 111, 113, 235, 292. — *limao*, 342. — *ruficus*, 303.
 Trigonalidés, 27, 33, 36, 37, 49, 50, 51, 362.
Trigonalys pervetus, 38.
 Trimorphisme, 213. —
Trogoderma tarsale, 233.
Trophallaxis, 24, 269 *et seq.*, 366.
Trophidia, 282.
 Trophobiontes, 300, 318.
 Trophœcisme, 280.
Trophœcium, 281.
 Trophothylax, 241.
Trypoxylon, 14.
 Trypoxyloninés, 14.
 Tubulifères, 60, 61.
Typhlocyba rosæ, 69.
Typhlopone, 187.
Typhon vesparum, 302.
Uloborus, 6. — *republicanus*, 6, 7.
Varichæta aldrichi, 41, 42.
Veramessor, 145.
Vespa, 14, 85, 86, 89, 109, 116-118, 208, 280, 320. — *arctica*, 339, 340, 342, 361. — *austriaca*, 339, 340, 342, 361. — *consobrina*, 340. — *diabolica*, 340. — *germanica*, 302. — *occidentalis*, 37. — *rufa*, 339. — *vulgaris*, 302.
 Vespidés, 37, 55 *et seq.*, 60, 62, 73, 74, 89, 90, 96, 97, 100, 122, 125, 126, 128, 141, 194, 196, 234, 281, 301, 370.
 Vespiformés, 60, 128.
 Vespinés, 14, 74, 85, 90, 194, 270.
 Vespoïdés, 60, 61, 128, 142, 197, 370-372.
Viticola tessmanni, 242.
Volucella, 302, 303. — *bombylans*, 303. — *caucasica*, 303. — *flava*, 303. — *hæmorrhoidalis*, 303. — *inanis*, 302. — *plumata*, 303. — *zonaria*, 302.

- Xénobiose, 346, 347.
Xénodusa, 249, 251. — *cava*,
250.
Xenogaster inflata, 327.
Xenos, 302.
Xérophilie, 142, 143.
Xestotermopsis, 165.
Xiphydriidés, 30, 31.
Xyelidés, 30, 31.
Xyloborus, 14.
Xylocopa, 95, 113.
Ypsisterocerus, 38.
Zasphinctus, 131.
Zethinés, 14, 74, 78-80, 89, 113.
Zelus, 14, 302. — *cyanopte-*
rus, 78, 79. — *romandinus*,
78.
Zethusculus lobulatus, 79.
Zoraptera, 14.
Zoraptères, 170, 173.
Zorotypus, 173.

1504.

ENCYCLOPÉDIE
SCIENTIFIQUE

CATALOGUE
DES OUVRAGES PARUS
25 JANVIER 1927

PRIX NETS

Catalogue annulant les précédents.

GASTON DOIN & C^{ie}, ÉDITEURS, A PARIS

Registre du Commerce Seine n° 38954

Nous avons entrepris la publication, sous la direction générale de son fondateur, le D^r **Toulouse**, directeur à l'École des Hautes Études, d'une **Encyclopédie scientifique** dont on mesurera l'importance à ce fait qu'elle est divisée en 40 sections ou Bibliothèques et qu'elle comprendra environ 1000 volumes. Elle se propose de rivaliser avec les plus grandes encyclopédies étrangères et même de les dépasser, tout à la fois par le caractère nettement scientifique et la clarté de ses exposés, par l'ordre logique de ses divisions et par son unité, enfin par ses vastes dimensions et sa forme pratique.

LES VOLUMES, ILLUSTRÉS POUR LA PLUPART, SONT PUBLIÉS
DANS LE FORMAT IN-16.

DIRECTEUR : **D' TOULOUSE.**

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL : **H. PIÉRON.**

SECRÉTAIRE POUR LES SCIENCES TECHNIQUES : **L. POTIN.**

PATHOLOGIE MÉDICALE

Directeur : Docteur M. KLIPPEL, Médecin des Hôpitaux de Paris.

- Les Maladies du Péritoine**, par le Docteur A. PISSAVY, médecin des hôpitaux de Paris. 1 vol. de 420 pages..... 18 fr.
- Les grands Processus morbides : Congestion. Inflammation. Suppuration. Gangrène**, par le D^r Camille HAHN, licencié es sciences, médecin-assistant à l'hôpital Saint-Michel. 1 vol. de 480 pages, avec figures dans le texte..... 18 fr.
- La Goutte et l'Obésité**, par les docteurs A. FLORAND, médecin de l'hôpital Lariboisière, et M. FRANÇOIS, ancien interne des hôpitaux de Paris. 1 vol. de 550 pages..... 18 fr.
- Fièvre typhoïde et fièvres paratyphoïdes**, par H. DUFOUR, médecin de l'hôpital Broussais, et J. THIERS, ancien interne des hôpitaux de Paris. 1 vol. de 450 pages avec figures dans le texte..... 18 fr.
- Grippe. Coqueluche, Erysipèle, Oreillons**, par H. BARBIER, médecin des hôpitaux de Paris 1 vol. de 300 pages..... 18 fr.
- Diphthérie. — Poliomyélite. — Encéphalite léthargique. — Méningite cérébro spinale. — Zona**, par le D^r BARBIER: médecin des hôpitaux de Paris. 1 vol. de 350 pages..... 18 fr.
- Septicémies (Septicopyohémies, Bactériémies)**, par E. VAUCHER et P. WÖRINGER, chargé de cours et chef de laboratoire à la Faculté de médecine de Strasbourg. 1 vol. de 516 pages avec figures..... 20 fr.

NEUROLOGIE ET PSYCHIATRIE

Directeur : Docteur TOULOUSE.

- Thérapeutique des Maladies du Système nerveux**, par le professeur GRASSET et le D^r L. RIMBAUD, 2^e édit. 1 vol. de 600 p. 18 fr.
- Séméiologie des Maladies du Système nerveux**, par le D^r Henri DUFOUR, médecin de l'hôpital Broussais. 1 vol. de 540 pages, avec figures dans le texte. 18 fr.
- Maladies de la Moelle et du Bulbe (non systématisées). Polyomyélites, sclérose en plaques, syringomyélie**, par le professeur C. ODDO. 1 vol. de 400 pages, avec 24 figures dans le texte.. 18 fr.
- Le Tabes et les Maladies systématiques de la Moelle**, par le docteur E. DE MASSARY, médecin des hôpitaux de Paris. 1 vol. de 350 pages, avec 28 fig. dans le texte..... 18 fr.

GASTON DOIN et C^o, Éditeurs.

La Paralyse générale, par le professeur A. JOFFROY, et le docteur Roger MIGNOT, médecin en chef de la Maison Nationale de Charenton (*épuisé*).

L'Hystérie. Définition et Conception. Pathogénie. Traitement, par le D^r H. BERNHEIM, professeur honoraire à la Faculté de médecine de Nancy. 1 vol. de 450 pages..... 18 fr.

MICROBIOLOGIE ET PARASITOLOGIE

Directeurs : Professeur A. CALMETTE, Sous-Directeur de l'Institut Pasteur, et Docteur F. BEZANÇON, Professeur à la Faculté de Médecine de Paris.

Le Micro-organisme de la Syphilis. *Treponema pallidum* (Schau-dinn), par le docteur LÉVY-BING, chef de Laboratoire de Saint-Lazare, lauréat de l'Académie de Médecine. 1 vol. de 350 pages, avec figures dans le texte et une planche en couleurs hors texte..... 18 fr.

L'Étude expérimentale de la Rage, par le docteur A. MARIE, chef de service à l'Institut Pasteur. 1 vol. de 400 pages, avec figures dans le texte et une planche en couleurs hors texte..... 18 fr.

Les Dysenteries. Étude bactériologique, par le D^r Ch. DOPFER, professeur agrégé au Val-de-Grâce. 1 vol. de 300 pages, avec figures dans le texte et 12 pl. hors texte..... 18 fr.

Les Insectes piqueurs et suceurs de sang, par le D^r Edmond SERGENT, chef de laboratoire à l'Institut Pasteur de Paris. 1 vol. de 310 pages, avec 229 fig. dans le texte..... 18 fr.

HYGIÈNE ET MÉDECINE PUBLIQUES

Directeur : Professeur A. CALMETTE.

L'Ouvrier (Son atelier, son hygiène, son habitation), par le docteur René MARTIAL. 1 vol. de 425 p., avec fig. dans le texte.. 18 fr.

Hygiène scolaire, par L. DUFESTEL, médecin inspecteur des Ecoles de Paris. 2^e édition, 1 vol. de 460 pages, avec 72 figures dans le texte..... 18 fr.

GASTON DOIN et C^o, Éditeurs.

Hygiène du premier âge, par P. LASSABLIÈRE, chef de Laboratoire à la Faculté de médecine de Paris. 1 vol. de 352 pages et 18 figures dans le texte..... 18 fr.

THÉRAPEUTIQUE

Directeur : Docteur G. POUCHET,
Professeur à la Faculté de Médecine de Paris.

Les Médicaments, Action physiologique, formules, emplois, par le Dr A. F. PLICQUE, ancien interne, lauréat des Hôpitaux de Paris. Préface du professeur G. POUCHET. 1 vol. de 400 pages... 18 fr.

PHYSIOLOGIE

Directeur : Docteur J. GAUTRELET,
Professeur agrégé des Facultés de Médecine,
Directeur de Laboratoire à l'École des Hautes Etudes.

La Fonction musculaire, par J. JOTEYKO, docteur en médecine, chef de Laboratoire à l'Université de Bruxelles. 1 vol. de 410 p., avec 35 figures dans le texte..... 18 fr.

La Cellule nerveuse, par G. MARINESCO, professeur à l'Université de Bucarest. Avec une préface de M. le professeur RAMON Y CAJAL (de Madrid). 2 vol. formant 1.148 pages, avec 252 figures dans le texte..... 36 fr.

Les Fonctions nerveuses : les fonctions bulbo-médullaires, par W. BECHTEREW, professeur à l'Université de Saint-Petersbourg. 1 vol. de 400 pages, avec fig. dans le texte..... 18 fr.

Les Fonctions nerveuses : les fonctions bulbo-médullaires. Fonctions viscérales, sécrétoires, trophiques et thermogéniques, par W. BECHTEREW. 1 vol. de 600 pages, avec 43 figures dans le texte..... 18 fr.

La Fonction cérébelleuse, par le docteur ANDRÉ-THOMAS, ancien interne des hôpitaux de Paris. 1 vol. de 350 pages, avec 89 fig. dans le texte..... 18 fr.

Les Fonctions digestives, par le docteur E. BARDIER, professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Toulouse. 1 vol. de 450 pages, avec 29 figures dans le texte..... 18 fr.

La Fonction sexuelle, par le docteur H. BUSQUET, professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Nancy. 1 vol. (*épuisé*).

8, Place de l'Odéon, Paris 6^e.

La Croissance, par le docteur L. DUFESTEL, médecin inspecteur des Écoles de la Ville de Paris. 1 vol. de 310 pages avec 20 fig. dans le texte..... 18 fr.

ANATOMIE ET EMBRYOLOGIE

Directeur : R. ANTHONY, Professeur au Muséum d'Histoire naturelle.

Anatomie plastique, par Edouard CUYER, peintre, professeur d'anatomie. 1 vol. de 350 pages, avec 146 fig. dans le texte... 18 fr.

BIOLOGIE GÉNÉRALE

Directeur : M. CAULLERY, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.

La Tératogenèse. Étude des variations de l'organisme, par Etienne RABAUD, maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Paris. 1 vol. de 360 pages, avec 98 fig. dans le texte... 18 fr.

L'œuf et les facteurs de l'ontogénèse, par A. BRACHET, professeur à l'Université de Bruxelles. 1 vol. de 350 pages avec 57 figures..... 18 fr.

Le Parasitisme et la symbiose, par M. CAULLERY, professeur à la Sorbonne. 1 vol. de 400 pages avec 53 fig. dans le texte.... 18 fr.

L'hérédité, par E. GUYÉNOT, professeur à l'Université de Genève. 1 vol. de 470 pages avec 47 figures..... 25 fr.

L'Adaptation, par L. CUÉNOT, correspondant de l'Institut, professeur à la Faculté des Sciences de Nancy. 1 vol. de 420 pages avec 82 figures..... 25 fr.

Les pigments dans l'organisme animal. Chimie. Morphologie. Physiologie. Etiologie, par le D^r J. VERNE, docteur ès sciences, professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris. 1 vol. de 612 pages, avec 32 figures dans le texte..... 28 fr.

Les sociétés d'insectes. Leur origine, leur évolution, par le professeur William Morton WHEELER. 1 vol. de 472 pages, avec 61 figures dans le texte..... 25 fr.

ANTHROPOLOGIE ET ETHNOGRAPHIE

Directeur : P. RIVET, Assistant d'anthropologie au Muséum d'Histoire naturelle.

Les Peuples aryens. Leur origine en Europe, par ZABOROWSKI, professeur à l'École d'Anthropologie, ancien président de la Société d'Anthropologie de Paris. 1 vol. de 450 pages, avec figures dans le texte et une carte hors texte..... 18 fr.

GASTON DOIN et C^o, Éditeurs.

- Le Paganisme contemporain chez les peuples celto-latins**, par Paul SEBILLOT, ancien président de la Société d'Anthropologie de Paris, directeur de la Revue des traditions populaires. 1 vol. de 400 pages. 18 fr.
- Le Folk-Lore. Littérature orale et Ethnographie traditionnelle**, par P. SEBILLOT. 1 vol. de 493 pages. 18 fr.
- Les Blancs d'Afrique**, par le Dr H. WEISGERBER (*épuisé*).
- Anthropologie anatomique (crâne, face, tête sur le vivant)**, par le Dr G. PAUL-BONCOUR, vice-président de la Société d'Anthropologie, médecin en chef de l'Institut médico-psychologique, ancien interne des hôpitaux de Paris. 1 vol. de 400 pages, avec 44 figures. 18 fr.

PALÉONTOLOGIE

Directeur : M. BOULE, Professeur au Muséum d'Histoire Naturelle.

- Paléontologie végétale. Cryptogames cellulaires et cryptogames vasculaires**, par Fernand PELOURDE, docteur ès sciences, préparateur au Muséum d'Histoire Naturelle, préface de M. R. ZEILLER, membre de l'Institut. 1 vol. de 400 pages, avec 80 figures dans le texte. 18 fr.

OCÉANOGRAPHIE PHYSIQUE

Directeur : Docteur J. RICHARD,
Directeur du Musée océanographique de Monaco.

- Les Dépôts marins**, par L.-W. COLLET, professeur à l'Université de Genève. 1 vol. de 325 pages, avec 35 figures dans le texte et une carte hors texte 18 fr.

ZOOLOGIE

Directeur : R. ANTHONY, Professeur au Muséum d'Histoire naturelle.

- Les Insectes, Anatomie et physiologie générales. — Introduction à l'étude de l'entomologie biologique**, par C. HOULBERT, professeur à l'école de Médecine de Rennes. 2^e édition. 1 vol. de 400 p., avec 207 figures. 18 fr.
- La Distribution géographique des animaux**, par le Dr L. TROUESART, professeur au Muséum national d'histoire naturelle de Paris. 1 vol. de 350 pages avec figures dans le texte. 18 fr.

8, Place de l'Odéon, Paris 6^e.

- Les Batraciens et principalement ceux d'Europe**, par G.-A. BOULENGER, D' Sc., D' Phil., membre de la Société royale de Londres, vice-président de la Société de zoologie de Londres. 1 vol. de 320 pages, avec 55 figures dans le texte..... 18 fr.
- Mollusque : de la France et des régions voisines.** — TOME I : *Amphizures, Gastéropodes Opisthobranches, Hétéropodes, Marséniadés et Oncidiidés*, par A. VAYSSIÈRE, professeur à la Faculté des sciences de Marseille. 1 vol. de 430 pages, avec 42 planches hors texte..... 18 fr.
- TOME II : *Gastéropodes pulmonés et Prosobranches terrestres et fluviatiles*, par L. GERMAIN, docteur ès sciences, préparateur au Muséum d'Histoire naturelle. 1 vol. de 380 pages, avec 25 planches hors texte..... 18 fr.
- Les Coléoptères d'Europe (France et régions voisines)**, par C. HOULBERT, professeur à l'École de médecine et de pharmacie de Rennes.
- TOME PREMIER : 1 vol. de 350 pages, avec 104 figures dans le texte..... 20 fr.
- TOME DEUXIÈME : 1 vol. de 310 pages, avec 99 figures dans le texte et 30 planches..... 20 fr.
- TOME TROISIÈME : 1 vol. de 300 p., avec 30 planches..... 20 fr.
- Les Thysanoures, Dermoptères et Orthoptères de la Faune européenne.** TOME I, par C. HOULBERT. 1 vol. de 382 pages avec 87 figures dans le texte et 9 planches..... 20 fr.
- TOME II (*en cours d'impression*).
- Les Échinodermes des mers d'Europe.** TOME I, par R. KOEHLER, professeur de Zoologie à la Faculté de Médecine de Lyon. 1 vol. de 370 pages avec 9 planches hors texte..... 20 fr.
- TOME II (*en cours d'impression*).
- Les Oiseaux**, par M. BOUBIER, président de la Société zoologique de Genève. 1 vol. de 306 pages, avec 78 figures dans le texte et 10 planches..... 28 fr.

ZOOLOGIE APPLIQUÉE

Directeur : J. PELLEGRIN, Assistant au Muséum d'Histoire Naturelle.

- Les Vers à soie** (Sériciculture moderne), par Antonin ROLET, professeur à l'École d'Agriculture d'Antibes. 1 vol. de 450 pages, avec 102 figures dans le texte..... 18 fr.
- La Pisciculture industrielle**, par C. RAYERET-WATTEL, ex-maître de Conférences de Pisciculture à l'École Nationale des Ponts et Chaussées. 1 vol. de 400 p., avec 74 fig. dans le texte... 18 fr.

GASTON DOIN et C^{ie}, Éditeurs.

Les Equidés domestiques, le Cheval, l'Ane et le Mulet, par A. GALLIER, médecin vétérinaire, inspecteur sanitaire de la ville de Caen. 1 vol. de 380 pages, avec 68 fig. dans le texte... 18 fr.

BOTANIQUE CRYPTO GAMIQUE

Directeur : L. MANGIN, de l'Institut,
Directeur au Muséum d'Histoire naturelle.

Les Urédinées (Rouilles des Plantes), par Paul HARIOT, assistant de cryptogamie au Muséum d'Histoire Naturelle. 1 vol. de 400 pages, avec 47 figures dans le texte..... 18 fr.

Les Champignons. Essai de classification, par le D^r Paul VUILLEMIN, professeur à la Faculté de Médecine de Nancy. 1 vol. de 425 pages..... 18 fr.

Les Levures, par A. GUILLIERMOND, docteur ès sciences. Préface du D^r E. ROUX, directeur de l'Institut Pasteur. 1 vol. in-18 Jésus, cartonné toile, de 565 p., avec 63 fig. dans le texte..... 18 fr.

BOTANIQUE APPLIQUÉE

Directeurs : H. LECOMTE, de l'Institut, Professeur au Muséum d'histoire naturelle, et L. MANGIN, de l'Institut, Directeur du Muséum d'histoire naturelle.

Les Bois industriels, par J. BEAUVÉRIE, chargé d'un cours de botanique appliquée à la Faculté des sciences de Lyon. 1 vol. de 420 p., avec 53 figures dans le texte..... 18 fr.

Les Plantes à tubercules alimentaires des climats tempérés et des pays chauds, par Henri JUMELLE, professeur à la Faculté des sciences de Marseille. 1 vol. de 380 pages, avec 35 figures dans le texte 18 fr.

Les Plantes à gommés et à résines, par H. JACOB DE CORDEMOY, docteur ès sciences, docteur en médecine, chargé de cours à l'École de Médecine de l'Université d'Aix-Marseille. 1 vol. de 420 pages, avec 15 figures dans le texte..... 18 fr.

Utilisation des algues marines, par C. SAUVAGEAU, professeur à la Faculté des sciences de Bordeaux. 1 vol. de 400 pages, avec 26 figures..... 18 fr.

8, Place de l'Odéon, Paris 6^e.

Les Palmiers, par C.-L. GATIN, docteur ès sciences, ingénieur agronome, préparateur de botanique à la Sorbonne. 1 vol. de 350 pages, avec 46 figures. 18 fr.

PHYSIOLOGIE ET PATHOLOGIE VÉGÉTALES

Directeur : Professeur L. MANGIN,
Directeur du Muséum d'Histoire Naturelle, Membre de l'Institut.

Biologie florale, par F. PÉCHOUTRE, docteur ès sciences, professeur au Lycée Louis-le-Grand. 1 vol. de 380 pages, avec 82 figures dans le texte. 18 fr.

Nutrition chez la plante, I. Echanges d'eau et de substances minérales, 2^e édition, par M. MOLLIARD, doyen de la Faculté des sciences de l'Université de Paris, membre de l'Institut. 1 vol. de 400 pages, avec 46 figures dans le texte. 25 fr.

Nutrition de la plante, II. Formation des substances ternaires, par M. MOLLIARD. 1 vol. de 450 p. avec 88 fig dans le texte... 20 fr.

Nutrition chez la plante, III. Utilisation des substances ternaires, par M. MOLLIARD. 1 vol. de 324 pages avec 54 figures dans le texte. 20 fr.

Nutrition de la plante, IV. Cycle de l'azote, par M. MOLLIARD. 1 vol. de 330 pages avec 56 figures. 20 fr.

GÉOLOGIE ET MINÉRALOGIE APPLIQUÉES

Directeur : L. CAYEUX, Professeur de Géologie au Collège de France.

Les gisements de pétrole, par J. CHAUTARD. 1 vol. de 350 pages avec 47 figures dans le texte. 18 fr.

PHILOSOPHIE DES SCIENCES

Directeur : A. REY, Professeur à la Sorbonne.

Les disciplines d'une science, la Chimie, par G. URBAIN, membre de l'Institut, professeur de la Faculté des Sciences de Paris. 1 vol. de 340 pages avec figures. 18 fr.

GASTON DOIN et C^{ie}, Éditeurs.

La Physique depuis vingt ans, par P. **LANGEVIN**, professeur au Collège de France. 1 vol. de 350 pages avec figures..... 25 fr.

Les nouvelles conceptions de la matière et de l'atome, par A. **BERTHOUD**, professeur à l'Université de Neuchatel 1 vol. de 330 pages avec 21 figures dans le texte..... 18 fr.

Le tombeau d'Aristoxène. Essai sur la musique, par G. **URBAIN**, professeur à la Faculté des Sciences de Paris. 1 vol. de 240 pages avec figures..... 18 fr.

PSYCHOLOGIE EXPÉRIMENTALE

Directeur : Docteur TOULOUSE.

Technique de Psychologie expérimentale, par **TOULOUSE**, **VASCHIDE** et **PIÉRON**. Deuxième édition, entièrement nouvelle, par le docteur Ed. **TOULOUSE** et H. **PIÉRON**. (*Epuisé.*)

L'Hypnotisme et la Suggestion, par le professeur **GRASSET**, 4^e édition. 1 vol. de 480 pages avec figures dans le texte..... 18 fr.

La Volonté, par **FR. PAULHAN**, 2^e édition. 1 vol. de 332 p. 18 fr.

La Morale. Fondements psycho-sociologiques d'une conduite rationnelle, par G.-L. **DUPRAT**, docteur es lettres, lauréat de l'Institut, correspondant du Ministère de l'Instruction publique, associé de l'Institut international de sociologie, directeur du Laboratoire de psychologie expérimentale d'Aix-en-Provence. 2^e édition. 1 vol. de 400 pages..... 18 fr.

La psychologie sociale. Sa nature et ses principales lois, par G.-L. **DUPRAT**, docteur ès lettres, lauréat de l'Institut. 1 vol. de 370 pages..... 18 fr.

L'Inconscient, par A. **HESNARD**, professeur à l'École de Médecine navale de Bordeaux. 1 vol. de 300 pages avec figures dans le texte..... 18 fr.

L'odorat, par H. **ZWAARDEMAKER**, professeur de physiologie à l'Université d'Utrecht. 1 vol. de 312 pages avec figures. 18 fr.

8, Place de l'Odéon, Paris 6^e.

PSYCHOLOGIE APPLIQUÉE

Directeur : Docteur TOULOUSE.

- L'Éducation des Sentiments**, par le docteur V. BRIDOU. 1 vol. de 410 pages..... 18 fr.
- La Pédagogie expérimentale**, par Gaston RICHARD, professeur à la Faculté des Lettres de Bordeaux. 1 vol. de 350 pages. 18 fr.
- La Pratique commerciale**, par J.-H. HAENDEL. (*Épuisé.*)
- L'éducation de la volonté et des facultés logiques**, par G.-L. DUPRAT, docteur ès lettres, lauréat de l'Institut, associé de l'Institut international de sociologie. 1 vol. in-18 grand jésus, de 324 pages..... 18 fr.

SOCIOLOGIE

Directeur : G. RICHARD, Professeur à la Faculté des Lettres de Bordeaux.

- La Sociologie générale**, par Gaston RICHARD, professeur de sociologie à l'Université de Bordeaux. 1 vol. de 400 pages... 18 fr.
- Évolution des mœurs**, par Gaston RICHARD, professeur à la Faculté des lettres de Bordeaux. 1 vol. de 400 pages..... 25 fr.
- Les Types sociaux et le Droit**, par Joseph MAZZARELLA, docteur en droit. 1 vol. de 450 pages, avec nombreux tableaux... 18 fr.
- La Solidarité sociale**, par G.-L. DUPRAT, professeur au Lycée de Rochefort (ouvrage récompensé par l'Académie des sciences morales et politiques. Prix Saintour, 1906). Préface du professeur G. RICHARD. 1 vol. de 360 pages..... 18 fr.
- Géographie sociale : La Mer. Populations maritimes. Migrations. Pêches. Commerce. Domination de la mer**, par C. VALLAUX, docteur ès lettres, professeur de géographie à l'École navale. 1 vol. de 400 pages..... 18 fr.
- Géographie sociale : Le Sol et l'Etat**, par C. VALLAUX. 1 vol. de 420 pages avec 31 figures dans le texte. 18 fr.
- La Société et l'Ordre juridique**, par Alessandro LEVI, professeur de philosophie du droit à l'Université de Ferrare. 1 vol. de 410 pages..... 18 fr.
- L'art et la vie sociale**, par Charles LALO, docteur ès sciences, professeur de philosophie au lycée Hoche. 1 vol. de 390 p. 18 fr.

GASTON DOIN et C^{ie}, Éditeurs.

SOCIOLOGIE APPLIQUÉE

Directeur : TH. RUYSSSEN, Professeur à la Faculté des Lettres de Bordeaux.

- Les Régies municipales. Exploitation collective des services publics**, par E. BOUVIER, professeur de science et de législation financières à la Faculté de droit de l'Université de Lyon. 1 vol. de 450 pages. 18 fr.
- La Protection des faibles (Assistance et Bienfaisance)**, par G. RONDEL, inspecteur général au Ministère de l'Intérieur, membre du Conseil supérieur de l'Assistance publique. 1 vol. de 300 pages. 18 fr.
- Géographie économique. Exploitation rationnelle du globe**, par Paul CLERGET. (*Epuisé*).

ÉCONOMIE POLITIQUE

Directeur : GEORGES RENARD, Professeur au Collège de France.

- La Monnaie, le Change et l'Arbitrage, le Crédit**, par M. et A. MÉLIOT. (*Epuisé*.)
- Guerre et Paix internationales**, par Eugène D'EICHTHAL, membre de l'Institut. 1 vol. de 350 pages avec graphiques. 18 fr.
- La Colonisation et les Colonies**, par Pierre AUBRY, docteur ès sciences juridiques, politiques et économiques. 1 vol. de 278 p., avec nombreux tableaux. 18 fr.
- Le Commerce et les Commerçants**, par YVES GUYOT, ancien ministre, vice-président de la Société d'Économie politique. (*Epuisé*.)
- L'Industrie et les Industriels**, par YVES GUYOT, 1 vol. de 400 p., avec tableaux dans le texte. 18 fr.
- Le Blé et les Céréales**, par Daniel ZOLLA, professeur à Grignon et à l'École libre des sciences politiques. 1 vol. de 300 pages, avec cartes et graphiques dans le texte. 18 fr.
- Les Fibres textiles d'origine animale (Laine et soie)**, par D. ZOLLA. 1 vol. de 350 pages, avec cartes et graphiques. . . 18 fr.
- Syndicats, Trade-unions et Corporations**, par Georges RENARD, professeur au Collège de France. 1 vol. de 420 pages. . . 18 fr.
- Salariat et Salaires**, par E. LEVASSEUR, membre de l'Institut, administrateur du Collège de France. 1 vol. de 500 pages 18 fr.

8, Place de l'Odéon, Paris 6^e.

- La Machine et la Main-d'œuvre humaine**, par D. BELLET, secrétaire perpétuel de la Société d'Économie politique, professeur à l'École des Sciences politiques et à l'École des Hautes Etudes commerciales. 1 vol. de 300 pages. 18 fr.
- La Vie chère**, par G. RENARD, professeur au Collège de France. 1 vol. de 250 pages. 18 fr.
- L'Économie politique et les Économistes**, avec une introduction sur l'Économique et la Guerre, par G. SCHELLE, vice-président de la Société d'Économie politique. 1 vol. de 400 pages 18 fr.
- Le Luxe, le Bien-être et la Consommation**, par André PINARD. Ouvrage couronné par l'Académie française (Prix Fabien 1919). 1 vol. de 480 pages. 18 fr.
- Les Monopoles**, par E. PAYEN. 1 vol. de 450 pages. 18 fr.
- Les Systèmes socialistes**, par H. BOURGIN. 1 volume de 400 pages. 18 fr.
- L'Enseignement commercial en France et à l'Étranger**, par M. FACY. 1 vol. de 330 pages. 18 fr.

CHIMIE

Directeur : A. PICTET,

Professeur à la Faculté des sciences de l'Université de Genève.

- Zinc, Cadmium, Cuivre, Mercure**, par A. BOUCHONNET, préparateur à la Faculté des sciences de l'Université de Paris. 1 vol. de 410 p., avec figures dans le texte. 18 fr.
- Étain, Plomb et Bismuth**, par A. BOUCHONNET. 1 vol. de 380 pages. 18 fr.
- Hydrocarbures, Alcools et Éthers de la série grasse**, par P. CARRÉ, docteur ès sciences, professeur à l'École des Hautes Etudes commerciales, préparateur à l'Institut de chimie appliquée. 1 vol. de 420 pages. 18 fr.
- Phosphore — Arsenic — Antimoine**, par A. BOUTARIC, agrégé de l'Université, docteur ès sciences, maître de conférences de physique à la Faculté des sciences de Dijon, et A. RAYNAUD, ingénieur-chimiste, chargé des fonctions de chef des travaux de chimie à la Faculté des sciences de Montpellier. 1 vol. in-16 de 420 pages, avec figures dans le texte. 18 fr.
- La Chimie des matières colorantes organiques**, par P. CASTAN, docteur ès sciences de l'Université de Genève. 1 vol. de 460 pages, avec nombreuses formules. 36 fr.
- Les sucres et leurs dérivés**, par Marc CRAMER, docteur ès sciences. 1 vol. de 360 pages, avec nombreuses formules. 28 fr.

GASTON DOIN et C^{ie}, Éditeurs.

CHIMIE BIOLOGIQUE

Directeur : G. BERTRAND, Professeur de Chimie biologique à la Sorbonne.

Le Parfum chez la Plante, par Eug. CHARABOT, docteur ès sciences physiques, inspecteur et membre du Conseil supérieur de l'Enseignement technique, et C.-L. GATIN, docteur ès sciences naturelles, ingénieur agronome, préparateur à la Faculté des Sciences de Paris. 1 vol. de 400 p., avec 21 fig. dans le texte... 18 fr.

INDUSTRIES BIOLOGIQUES

Directeur : Professeur G. BERTRAND.

Industrie des Parfums naturels, Les Principes odorants des Végétaux (*Méthodes de dosage, d'extraction, d'identification*), par Eug. CHARABOT. 1 vol. de 400 pages, avec figures dans le texte..... 18 fr.

La Fabrication du sucre, par D. SIDERSKY, ingénieur-chimiste. 1 vol. de 360 pages, avec 37 figures dans le texte..... 18 fr.

INDUSTRIES CHIMIQUES

Directeur : J. DERÔME, Inspecteur général de l'Instruction publique.

Les Produits pharmaceutiques industriels, par P. CARRÉ, docteur ès sciences, préparateur à l'Institut de Chimie appliquée. 2 vol. fornant 820 pages..... 36 fr.

Industrie des Métaux secondaires et des Terres rares, par Pierre NICOLARDOT, capitaine d'artillerie, chef du Laboratoire de Chimie de la Section technique. 1 vol. de 420 pages, avec 37 fig. dans le texte..... 18 fr.

8, Place de l'Odéon, Paris 6°.

- Pierres et Matériaux artificiels de construction**, par Albert GRANGER, professeur à l'École d'application de la Manufacture nationale de Sèvres, chargé de conférences à l'École de physique et de chimie industrielles de la Ville de Paris. 1 vol. de 350 p., avec 55 figures dans le texte..... 18 fr.
- L'Eau dans l'industrie. Application. Epuration**, par Georges BOURREY, inspecteur de l'Enseignement technique, ingénieur chimiste des chemins de fer de l'État, professeur à l'École spéciale des travaux publics. Avec une préface de M. MAX DE NANSOUTY. 1 vol. de 468 pages, avec 57 figures dans le texte..... 18 fr.
- Industries des Acides minéraux (Acides sulfurique, chlorhydrique et azotique)**, par E. BAUB, maître de conférences à la Faculté des Sciences de Marseille. 1 vol. de 360 pages, avec 82 fig. dans le texte..... 18 fr.
- Industries du Plomb et du Mercure. I. Métallurgie; II. Composés**, par A. BOUCHONNET, préparateur à la Faculté des Sciences de Paris. 2 vol. formant 660 pages, avec 57 figures dans le texte..... 36 fr.
- Industries du Chrome, du Manganèse, du Nickel et du Cobalt**, par L. OUVRARD, directeur du Laboratoire de chimie générale de la Sorbonne. 1 vol. de 310 pages, avec 22 fig. dans le texte..... 18 fr.
- Alcool et Distillerie. Production et consommation de l'alcool. Utilisation des sous-produits. Analyse. Législation**, par A. MONVOISIN, chef des travaux de physique et chimie à l'École nationale vétérinaire d'Alfort (préface de M. L. LINDET, professeur à l'Institut national agronomique). 1 vol. de 450 pages, avec 112 figures dans le texte..... 18 fr.
- Caoutchouc et Gutta-percha**, par E. TASSILLY, docteur ès sciences, professeur agrégé à l'École supérieure de pharmacie, chargé de conférences à l'École de physique et chimie industrielles. 1 vol. de 400 pages, avec 56 figures dans le texte..... 18 fr.
- Industries des Métaux précieux : L'Argent et les Métaux de la Mine de Platine**, par M. MOLINIÉ, ingénieur-chimiste, chef du Laboratoire des Essais du Comptoir Lyon-Alemand, et H. DIETZ, ingénieur-chimiste, directeur de l'Usine d'affinage du Comptoir Lyon-Alemand. 1 vol. de 400 pages, avec 93 figures dans le texte..... 18 fr.
- Industries des Matières colorantes organiques**, par André WAEL, docteur ès sciences, professeur au Conservatoire national des Arts et Métiers. 2^e Edition : TOME PREMIER. les *Produits intermédiaires*, 1 vol. de 350 pages avec 24 figures dans le texte..... 18 fr.

GASTON DOIN et C^{ie}, Éditeurs.

- Industries des cyanures**, par P. BRUN, licencié ès sciences physiques, pharmacien de 1^{re} classe, ingénieur chimiste, préparateur à la Faculté des sciences de Montpellier. 1 vol. in-16 de 480 pages, avec 44 figures..... 25 fr.
- Industries des Os, des Déchets animaux, des Phosphates et du Phosphore**, par L. VÉZIEN, ingénieur-chimiste. 1 vol. de 425 pages, avec 50 fig. dans le texte..... 18 fr.

PHOTOGRAPHIE

Directeur : A. SEYEWETZ,

Sous-Directeur de l'École de Chimie industrielle de Lyon.

- La Photographie**, par G. CHICANDARD, licencié ès sciences physiques. 1 vol. de 350 pages..... 18 fr.
- Les Positifs en photographie**, par E. TRUTAT, docteur ès sciences, directeur du Musée d'Histoire naturelle de Toulouse. 1 vol. de 300 pages, avec fig. dans le texte..... 18 fr.
- Le Négatif en photographie**, par A. SEYEWETZ. 2^e édition. 1 vol. de 320 pages avec 44 figures dans le texte..... 18 fr.
- Les Reproductions photomécaniques monochromes. Photographure, similigravure, phototypie, heliogravure, etc.**, par L.-P. CLERC, ingénieur, préparateur à la Faculté des sciences de l'Université de Paris. 2^e Edition. 1 vol. de 400 pages avec 61 figures..... 18 fr.
- Les Reproductions photomécaniques polychromes. Selections trichromes, Orthocromatisme, Procédés d'interprétation**, par L.-P. CLERC. 1 vol. de 350 p., avec 73 fig. dans le texte... 18 fr.
- La Photographie à la lumière artificielle**, par Albert LONDE, directeur honoraire des services de photographie et de radiographie à la Salpêtrière. 1 vol. de 400 pages, avec 80 figures dans le texte..... 18 fr.
- La Photographie des couleurs**, par J. THOVERT, professeur à la Faculté des sciences de Lyon. 1 vol. de 300 pages avec 93 figures dans le texte et 4 planches en couleurs hors texte, 22 fr.
- La Photographie des radiations invisibles. Rayons cathodiques, rayons anodiques, rayons de Röntgen, du tube de Crookes et de l'ampoule de Coolidge, rayons du radium et des substances radio-actives, rayons spectraux infra-rouges et ultra-violet**, par M.-A. CHANOT, docteur en médecine, docteur ès sciences physiques, chef des travaux de physique médicale à l'Université de Lyon. 1 vol. de 424 pages avec 111 figures..... 18 fr.

8, Place de l'Odéon, Paris 6^e.

- La Chimie photographique**, par H. BARBIER et J. PARIS, chefs
mistes des Etablissements Lumière. 1 vol. de 350 pages. 18 fr.
- Applications de la Photographie aérienne.** *Lecture des photographies aériennes, stéréoscopie de précision, appareils et méthodes pour la phototopographie aérienne*, par L.-P. CLERC, ancien commandant d'une section de photographie aérienne aux armées. 1 vol. de 350 pages, avec 136 figures dans le texte et 10 planches hors texte..... 18 fr.
- Macrophotographie et microphotographie**, par F. MONPILLARD. 1 vol. de 682 pages avec 86 figures..... 32 fr.

ASTRONOMIE ET PHYSIQUE CÉLESTE

Directeur : Professeur J. MASCART, Directeur de l'Observatoire de Lyon.

- Les Observations méridiennes, Théorie et pratique**, par F. BOQUET, docteur ès sciences mathématiques, astronome à l'Observatoire de Paris. 2 vol. formant 650 pages, avec 162 figures dans le texte et 2 planches hors texte. 36 fr.
- Spectroscopie astronomique**, par P. SALET, astronome à l'Observatoire de Paris. 1 vol. de 432 pages, avec 44 figures dans le texte et une planche hors texte..... 18 fr.
- Les Théories modernes du Soleil**, par J. BOSLER, astronome à l'Observatoire de Meudon. 1 vol. de 380 pages, avec 49 figures dans le texte..... 18 fr.
- Calcul des Orbites et des Éphémérides**, par Luc PICART, directeur de l'Observatoire de Bordeaux, professeur à la Faculté des Sciences. 1 vol. de 300 p., avec 23 figures dans le texte... 18 fr.
- L'Astronomie. Observations, théorie et vulgarisation générale**, par M. MOYE, professeur à l'Université de Montpellier. 1 vol. de 400 pages, avec 43 figures dans le texte et 4 planches hors texte..... 18 fr.
- Les Étoiles simples**, par F. HENROTEAU, docteur ès sciences de l'Université de Bruxelles, astronome à l'Observatoire de la Puissance du Canada à Ottawa. 1 vol. in-16 de 250 pages, avec fig. dans le texte 18 fr.
- Histoire de l'Astronomie**, par E. DOUBLET, astronome à l'Observatoire de Bordeaux. 1 vol. de 596 pages avec fig.... 22 fr.
- Évolution et Constitution de l'Univers**, par A. VÉRONNET, astronome à l'Observatoire de Strasbourg, chargé de conférences à l'Université. 1 vol. in-16 de 476 pages, avec 29 figures dans le texte..... 28 fr.

GASTON DOIN et C^{ie}, Éditeurs.

PHYSIQUE

Directeur : A. LEDUC, Professeur de Physique à la Sorbonne.

Oscillations et vibrations, par A. BOUTARIC, agrégé de l'Université, chargé d'un cours supplémentaire de physique à l'Université de Montpellier. 1 volume de 429 pages, avec 139 figures dans le texte..... 18 fr.

Optique géométrique, par J. BLEIN, professeur au Lycée Saint-Louis. 1 vol. de 276 pages, avec 107 figures dans le texte 18 fr.

PHYSIQUE BIOLOGIQUE

Directeur : L. PECH, Professeur à la Faculté de Médecine de Montpellier.

Rayons X et Radiations diverses, Actions sur l'organisme, par le D^r H. GUILLEMINOT, vice-président de la Société de Radiologie médicale de Paris. 1 vol. de 320 p., avec figures dans le texte 18 fr.

INDUSTRIES PHYSIQUES

Directeur : H. CHAUMAT,

Sous-Directeur de l'École supérieure d'Électricité de Paris.

Instruments optiques d'observation et de mesure, par J. RAIBAUD, capitaine d'artillerie. 1 vol. de 380 pages, avec 144 figures dans le texte..... 18 fr.

Le Ferro-magnétisme. Applications industrielles, par R. JOUAUST, chef de travaux au Laboratoire central d'électricité. 1 vol. de 420 pages, avec 55 fig. dans le texte..... 18 fr.

8, Place de l'Odéon, Paris 6^e

MATHÉMATIQUES APPLIQUÉES

Directeur : M. D'OCAGNE, Professeur à l'École Polytechnique
et à l'École des Ponts et Chaussées, Membre de l'Institut.

- Calcul graphique et Nomographie**, par M. d'OCAGNE, professeur à l'École des Ponts et Chaussées et à l'École Polytechnique, membre de l'Institut. 3^e édition. 1 vol. de 410 pages avec 146 figures..... 30 fr.
- Calcul numérique. Opérations arithmétiques et algébriques, Intégrations**, par R. DE MONTESSUS et R. D'ADHÉMAR, docteurs ès sciences mathématiques. 1 vol. de 250 pages, avec figures dans le texte..... 18 fr.
- Calcul mécanique. Appareils arithmétiques et algébriques, Intégrateurs**, par L. JACOB, ingénieur général de l'Artillerie navale. 1 vol. de 428 pages, avec 184 figures dans le texte..... 18 fr.
- Géodésie élémentaire**, par le général R. BOURGEOIS, professeur à l'École polytechnique. 2^e édition, revue, corrigée et augmentée avec la collaboration du Lieutenant-Colonel NOIREL, du service géographique de l'armée, répétiteur à l'École polytechnique. 1 vol. de 470 pages, avec 138 figures..... 22 fr.
- Navigation. — Instruments, Observations, Calculs**, par E. PERRET, lieutenant de vaisseau, professeur à l'École Navale. 1 vol. de 360 pages, avec 57 figures dans le texte et 4 tableaux hors texte..... 18 fr.
- Théorie et pratique des Opérations financières**, par A. BARRIOL, membre de l'Institut des actuaires français, directeur de l'Institut des Finances et Assurances. 3^e édition (Prix Montyon). 1 vol. de 408 pages avec nombreux tableaux et graphiques..... 25 fr.
- Théorie mathématique des Assurances**, par P.-J. RICHARD et PETIT, anciens élèves de l'École Polytechnique, actuaires. 2^e édition revue, corrigée et augmentée, par P.-J. RICHARD. Ouvrage couronné par l'Institut (Prix Montyon, 1922). 2 vol. formant 775 pages avec figures et tableaux dans le texte..... 36 fr.
- Statistique mathématique**, par Hermann LAURENT, membre de l'Institut des actuaires français, répétiteur à l'École Polytechnique. 1 vol. de 300 pages, avec figures et tableaux dans le texte..... 18 fr.
- Géométrie descriptive**, par Raoul BRICARD, ingénieur des Manufactures de l'État, professeur au Conservatoire national des Arts et Métiers, répétiteur à l'École Polytechnique. 1 vol. de 275 pages, avec 107 figures dans le texte..... 18 fr.

GASTON DOIN et C^o, Éditeurs.

- Métrophotographie**, par le capitaine du génie Th. SACONNEY, chef du Laboratoire d'aérologie et de téléphotographie militaires de Chalais-Meudon. 1 vol. de 300 pages, avec 130 figures dans le texte..... 18 fr.
- Géométrie perspective**, par M. EMANAU, chef des travaux graphiques à l'École polytechnique. 1 vol. de 440 pages avec 168 figures..... 18 fr.

MÉCANIQUE APPLIQUÉE ET GÉNIE

Directeur : M. D'OCAGNE,

Professeur à l'École polytechnique et à l'École des Ponts et Chaussées,
Membre de l'Institut.

- Balistique extérieure rationnelle** (*Problème balistique principal*), par le général P. CHARBONNIER. (*Épuisé*).
- Balistique extérieure rationnelle** (*Problèmes secondaires*), par le général P. CHARBONNIER. (*Épuisé*).
- Balistique intérieure**, par le général P. CHARBONNIER. (*Épuisé*).
- Mécanique des Explosifs**, par E. JOUGUET, ingénieur en chef au Corps des Mines, répétiteur à l'École Polytechnique. 1 vol. de 525 pages avec 120 figures..... 18 fr.
- Mécanique des Affûts**, 2^e édition, par le colonel J. CHALLÉAT et le commandant THOMAS. TOME I. 1 vol. de 370 pages avec 97 figures dans le texte..... 22 fr.
- TOME II. 1 vol. de 360 pages avec 62 figures..... 22 fr.
- Résistance et construction des Bouches à feu. Autofrettage**, par L. JACOB, ingénieur général de l'Artillerie navale, conseiller technique aux Etablissements Schneider. 2^e édition. 2 vol. formant 600 p., avec 131 figures dans le texte et 10 grands graphiques hors texte..... 36 fr.
- Artillerie de campagne**, par J. PALOQUE, lieutenant-colonel, professeur à l'École supérieure de guerre. (*Épuisé*).
- L'Artillerie dans la bataille**, par le colonel J. PALOQUE, commandant le 18^e régiment d'artillerie. 1 vol. de 460 pages, avec 14 fig. dans le texte et une carte hors texte..... 18 fr.
- Artillerie navale**, par L. JACOB, ingénieur général de l'Artillerie navale. 2 vol. formant 950 pages, avec 462 figures dans le texte..... 36 fr.

8. Place de l'Odéon, Paris, 6^e.

- Cinématique appliquée. Théorie des mécanismes**, par L. JACOB, ingénieur général de l'artillerie navale. 1 vol. de 400 pages, avec 171 figures dans le texte..... 18 fr.
- Organes des Machines opératrices et des transmissions**, par L. JACOB, ingénieur général de l'artillerie navale. 1 vol. de 360 pages, avec 63 planches, contenant 372 figures..... 18 fr.
- Lois mathématiques de la résistance des fluides. — Théorie de l'hélice**, par H. WILLOTTE, inspecteur général honoraire des Ponts et Chaussées. 1 vol. in-16 de 300 pages, avec figures dans le texte..... 18 fr.
- La résistance de l'air et l'expérience. — Les conséquences**, par L. JACOB, ingénieur général de l'artillerie navale. 2 volumes formant 600 pages, avec 83 figures dans le texte..... 36 fr.
-

Les commandes sont fournies dès réception de leur valeur, augmentée des frais de port.

Compte Chèques postaux Paris 201.74

Téléphone : Fleurus 08.00



B - 3333 - L.-Imp. réun., 7, rue St-Benoît, Paris.

NIORT. — IMPRIMERIE SAINT-DENIS



Polska Akademia Nauk
Biblioteka Instytutu im. M. Nenckiego

Sygnatura **203893**

