

**ATTAQUES D'ARBRES FRUITIERS TROPICAUX
PAR LES FOURMIS DU GENRE *MELISSOTARSUS* (EMERY)
(HYMENOPTERA, FORMICIDÆ) ASSOCIÉES AUX
HOMOPTERES DIASPIDIDÆ**

Alain DEJEAN & Ruth MONY

*Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences
B.P. 812, Yaoundé (Cameroun)*

Résumé: Cette étude préliminaire a permis de mettre en évidence des attaques de *Melissotarsus beccarii* associée à un *Diaspis* sp. (Homoptera, Diaspididae, Diaspidinae), sur safoutier, *Dacryodes edulis*. Il s'agit du deuxième cas connu d'association *Melissotarsus* - *Diaspididae* *Diaspidinae* et du premier cas enregistré d'attaque sur Burseraceae. La population des *M. beccarii* sur le tronc et les branches maîtresses du safoutier est de l'ordre de 1.500.000 individus (adultes et couvain confondus) pour 550.000 *Diaspis* sp.. A cela s'ajoutent des attaques par plaque sur les branches plus jeunes. Sur le manguiier, *Mangifera indica* (Anacardiaceae), les populations de *Melissotarsus weissi* sur tronc et branches maîtresses sont de l'ordre de 400.000 individus pour une population de *Morganella pseudospinigera* (Diaspididae, Aspidiotinae) légèrement inférieure. Ces fortes populations sont permises par deux facteurs complémentaires: ces deux espèces de *Melissotarsus* sont polygynes et possèdent des reines physogastres.

Les premiers résultats portant sur le cycle annuel permettent de mettre en évidence une production de gynés et de mâles répartie sur toute l'année chez *M. weissi*, les maxima étant asynchrones: décembre et janvier pour les gynés, juillet et août pour les mâles. Chez *M. beccarii* également on trouve des sexués ailés dans les sociétés durant toute l'année, la période de forte densité s'étalant de décembre à juin.

Mots-clés: *Attaque d'arbre, fourmis, Homoptères Diaspididae, polygynie, physogastrie.*

Summary: Attacks to tropical fruit trees by ants of the genus *Melissotarsus* (Emery) associated to the homopteran *Diaspididae* (Hymenoptera, Formicidae).

In this preliminary study, we present evidences on the damages to *Dacryodes edulis* caused by the association of the ant *Melissotarsus beccarii* with the homopteran *Diaspis* sp. (Diaspididae, Diaspidinae). This is the second reported case of an association *Melissotarsus* - *Diaspididae* *Diaspidinae* and the first account of an attack to a Burseraceae. The population size on the trunks and the major branches of a *D. edulis* tree is about 1.500.000 individuals for *M. beccarii* (including adults and brood) and 550.000 for *Diaspis* sp.. Patch attacks are observed on the youngest branches. On the mango, *Mangifera indica* (Anacardiaceae), the population size on the trunks and the major branches is about 400.000 individuals for *M. weissi* and a little lower for *Morganella pseudospinigera* (Diaspididae, Aspidiotinae). Two complementary factors account for the high size of the *Melissotarsus* population: the polygyny of the societies and the physogastry of the queens in the two species.

The first data on the biology of *M. weissi* show that sexuals are produced over the whole annual cycle with asynchronous peaks for the two sexes: gynés are mostly produced in december and january, males in july and august. In *M. beccarii*, sexuals are observed in the societies during the whole year with higher density from december to june.

Key words: *Tree attack, ants, homopteran Diaspididae, polygyny, physogastry.*

INTRODUCTION

Dans les associations fourmis-homoptères, classiquement, ces derniers fournissent du miellat en échange d'une protection efficace (BEATTIE 1985; JOLIVET 1986). Il existe toutefois un cas particulier, signalé pour la première fois par DELAGE-DARCHEN (1972) et DELAGE-DARCHEN et col. (1972): les fourmis du genre *Melissotarsus* élèvent des cochenilles non productrices de miellat, appartenant à la famille des Diaspididae, considérée comme étant la plus évoluée des Coccoidea. L'une des deux espèces rencontrées, *Morganella pseudospinigera*, présente la particularité, lorsqu'elle vit dans les galeries de fourmis, d'être dépourvue de bouclier de cire, protection solide caractéristique de la famille des Diaspididae. Ce bouclier est présent par contre quand les individus de cette espèce se développent hors de l'association avec les *Melissotarsus*. Sa structure soyeuse a pour origine des glandes séricigènes débouchant dans des macropores situés sur la face dorsale du pygidium. L'autre espèce, *Aspidiotus* sp., est dépourvue de ces macropores sur le pygidium, ce qui la différencie des autres Diaspines.

Par la suite, PRINZ et col. (1975), BEN-DOV (1978) et BEN-DOV & MATILE-FERRERO (1984) ont pu confirmer qu'au contact des *Melissotarsus* les Diaspines sont toujours dépourvues de bouclier et que plusieurs espèces peuvent être impliquées dans cette association.

Des Diaspines sont élevées au contact du liber des arbres grâce à des galeries que les *Melissotarsus* creusent dans l'écorce. Ces galeries s'élargissent pour constituer les chambres de la fourmière qui est donc située au sein de l'écorce de l'arbre.

Ayant découvert des attaques massives de *Melissotarsus* dans la mangroviaie du Burundi puis les ayant retrouvées au Zaïre (région de Kinshasa et du Badundu), au Congo (Brazzaville) et au Cameroun (province du Centre), nous avons décidé d'organiser une évaluation des taux d'attaque de ces fourmis sur les arbres fruitiers afin d'évaluer l'impact et de profiter de leur abondance sur ce type d'arbres pour essayer d'élucider diverses parties de leur biologie.

Côte d'Ivoire	<i>M. beccarii</i> (Emery) syn.: <i>M. tibubans</i> Delage-Darchen	<i>Morganella pseudospinigera</i> (Balachw.)	<i>Piliostigma thoningii</i> (Leguminosaceæ) <i>Bridelia ferruginea</i> (Euphorbiaceæ)	Delage-Darchen (1972)
Côte d'Ivoire	<i>M. beccarii</i> (Emery)	<i>Aspidiotus</i> sp.	<i>Cynometra megalophylla</i> (Leguminosaceæ)	Delage-Darchen et col. (1972)
Afrique du Sud	<i>Melissotarsus</i> sp.	<i>Morganella conspicua</i> (Brain)	<i>Leucospermum pramosum</i> (Proteaceæ)	Prinz et col. (1975)
Afrique du Sud	<i>M. beccarii</i> (Emery)	<i>Andaspis formicarum</i> Ben-Dov	<i>Ficus capensis</i> (Moraceæ)	Ben-Dov (1978)
Burundi	<i>Melissotarsus</i> sp.	<i>Morganella</i> sp.	<i>Mangifera indica</i> (Anacardiaceæ)	Ben-Dov & Matile-Ferrero (1984)
Congo	<i>Melissotarsus</i> sp.	<i>Melanaspis</i> sp.	<i>Mangifera indica</i> (Anacardiaceæ)	Ben-Dov & Matile-Ferrero (1984)

Tableau I. Recensement des relations *Melissotarsus*-Diaspididae-Arbre déjà connues (d'après BEN-DOV & MATILE-FERRERO, 1984)

Table I. Census of the yet known *Melissotarsus*-Diaspididae-Tree relationships (from BEN-DOV & MATILE-FERRERO, 1984)

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les associations déjà connues.

On connaît actuellement quatre espèces de *Melissotarsus*: une vie à Madagascar (*M. insularis*), les trois autres espèces (*M. beccarii*, *M. emeryi* et *M. weissii*) se rencontrent en Afrique. *Melissotarsus emeryi* a été trouvée récemment en Arabie Saoudite (Fayfa) (COLLINGWOOD 1985). Ce genre, créé par Emery en 1877, ainsi que le genre oriental *Rhopalomastix* Forel forment la tribu des Melissotarsini (BOLTON 1982). Il s'agit d'un groupe ancien de Myrmicinae adapté à une nidification dans l'écorce des arbres.

Les nids de *Melissotarsus* sont constitués de nombreuses galeries anastomosées en tout sens, creusées dans l'écorce des arbres à l'aide des mandibules qui, de ce fait, s'usent (DELAGE-DARCHEN 1972). Ils ont été décrits principalement dans les zones de savanes (Côte d'Ivoire et Afrique du Sud) ainsi que dans les forêts-galeries de Côte d'Ivoire.

Ces fourmis de petite taille (de l'ordre de 2 mm) sont caractérisées par l'élargissement du premier article tarsal. Les ouvrières présentent la particularité de se déplacer avec les pattes médianes relevées au-dessus du corps, s'appuyant ainsi sur le "plafond" des galeries. Sur une surface plane, ces ouvrières ont d'énormes difficultés pour se mouvoir (DELAGE-DARCHEN 1972; PRINZ et col. 1975).

Les cochenilles Diaspididae associées à ces *Melissotarsus* (Cf. tableau I) appartiennent aux genres *Andaspis* et *Diaspis* (Diaspidinae) et *Aspidiotus*, *Melanaspis* et *Morganella* (Aspidiotinae). Il est à prévoir que beaucoup d'autres espèces de Diaspididae se rencontreront dans ce type d'association.

Méthodes.

1. Recherche des associations *Melissotarsus*-Diaspididae.

Lors des sorties sur le terrain, de nombreuses essences sont testées afin de rechercher ces associations. L'écorce des arbres est alors raclée à l'aide du tranchant d'une machette sur plusieurs zones situées à des hauteurs différentes.

2. Evaluation des taux d'occupation de l'écorce des arbres pour les *Melissotarsus* et les Diaspines.

Les prélèvements d'écorce, bimensuels, sont effectués à la machette sur des surfaces carrées de 10 cm de côté situées entre la base du tronc et une hauteur de 4 m (tronc et branches maîtresses). Ils portent sur deux manguiers mesurant 18 et 22 m de hauteur (diamètre du tronc mesuré à 1,30 m de hauteur: 70 cm) et un safoutier de 18 m de haut (diamètre du tronc: 70 cm). Ces prélèvements, étalés sur 12 mois consécutifs, permettent en outre d'avoir une idée du cycle annuel de l'espèce.

Le triage a lieu au laboratoire où les échantillons d'écorce sont décortiqués. Les fourmis et les diaspines sont conservées en alcool dans des piluliers numérotés. Leur comptage a lieu le jour même ou peut être différé.

L'évaluation de la surface de l'écorce des arbres, pour le calcul des populations de *Melissotarsus* et de Diaspididae, est extrapolée des procédés dendrométriques utilisés par les forestiers pour évaluer le cubage de bois sur pied. Les *Melissotarsus* étant réparties de manière hétérogène (plaques d'attaque) sur les branches de diamètre inférieur à 20 cm, nous avons évalué la surface du tronc et des branches de diamètre supérieur à cette valeur grâce à un procédé de visée, un étalon de 2 m étant placé contre la base de l'arbre (Cf. GUIGONIS 1978). Ainsi, tronc et branches maîtresses sont divisés en cylindres dont on évalue le diamètre et la hauteur. La surface totale d'écorce est donnée par la formule: $S = \sum_i (d \cdot L)_i$, où d représente le diamètre du tronçon considéré et L sa longueur.

L'évaluation de la population de fourmis et de diaspines sur le tronc et les branches maîtresses des arbres fortement attaqués se fait par simple extrapolation, l'attaque étant globalement homogène à ces niveaux. On applique la formule suivante: $Pe = S (Po/s)$, où Pe re-

présente la population estimée, Po la population du prélèvement, s la surface d'écorce prélevée et S la surface d'écorce totale.

Les évaluations que nous fournissons sont très nettement inférieures à la réalité car nous négligeons les attaques qui portent sur les branches de diamètre inférieur à 20 cm. Ces attaques par plaque sont très difficiles à repérer depuis le sol, mais sont en réalité très nombreuses comme l'ont montré des observations de contrôle. Pour le moment nous ne pouvons pas encore dire si elles correspondent à un rayonnement centrifuge de différentes sociétés autour de la zone d'installation d'une reine ou à des diverticules issus de zones plus basses, attaquées de manière homogène.

RÉSULTATS

Recherche des associations *Melissotarsus*-Diaspididæ.

Sur le campus universitaire de Yaoundé (Cameroun), 68 manguiers (*Mangifera indica*, Anacardiaceæ) sur 115 ont été attaqués de façon massive par les *Melissotarsus*. Sur les 47 autres, les recherches menées à hauteur d'homme n'ont pas permis de mettre ces attaques en évidence. Les 46 manguiers testés, se trouvant sur le secteur délimité par le Palais de Justice, l'Imprimerie Nationale et le Centre Médical de la Coopération Française, étaient tous attaqués de façon massive.

Sur les 5 safoutiers (*Dacryodes edulis*, Burseraceæ) présents sur le campus universitaire, deux étaient attaqués.

L'attaque de ces deux essences a été retrouvée dans diverses zones de Yaoundé et de sa région (Kala, Ottotomo, Matomb). Par ailleurs on a rencontré des *Melissotarsus* sur *Ficus* sp. (Moraceæ), sur *Bridelia* sp. et sur *B. micrantha* (Euphorbiaceæ).

Sur Manguiers, *Ficus* et *Bridelia* nous avons rencontré l'association *M. weissi* (Santschi) avec *Morganella pseudospinigera* Balachowsky (Aspidiotinæ) alors que sur les safoutiers nous avons rencontré *M. beccarii* (Emery) associée à *Diaspis* sp. (Diaspidinæ).

Evaluation des taux d'attaque.

1. Sur Manguier.

A partir de 31 prélèvements effectués sur le premier Manguier (3100 cm²), nous avons récolté 9825 *M. weissi* (toutes castes confondues, larves comprises) pour 9665 *M. pseudospinigera*. Sur le deuxième on a un taux légèrement inférieur: sur 33 prélèvements (3300 cm²), nous avons récolté 8225 *M. weissi* pour 7514 *Morganella*. Cela nous donne les taux d'attaque respectifs suivants: 31.700 et 24.900 *Melissotarsus* par m² d'écorce pour 41.200 et 22.800 *Morganella*, les rapports: nombre de Diaspines / nombre de *Melissotarsus* étant respectivement de 0,98 et de 0,91.

Ces Manguiers supportaient donc respectivement 412.000 et 361.000 *Melissotarsus* pour 405.000 et 330.000 Diaspines réparties sur les zones fortement attaquées (et auxquelles viennent s'ajouter des plaques d'attaque sur les branches plus jeunes).

2. Sur Safoutier.

A partir de 44 prélèvements (4.400 cm²), nous avons récolté 18.945 *M. beccarii* pour 6.650 *Diaspis* sp., ce qui correspond à un taux d'attaque de 43.100 *M. beccarii* par m² pour 15.200 *Diaspis*. Le rapport: nombre de Diaspines / nombre de *Melissotarsus* (égal à 0,35) est nettement inférieur au précédent (différence avec le deuxième Manguier: $X^2 = 53,8$; $\epsilon = 7,3 > 6,1$; $p < 10^{-9}$).

Ce Safoutier supportait donc 1.585.000 *M. beccarii* pour 556.000 *Diaspis*. Bien que cela soit peu visible de l'extérieur du fait d'une écorce naturellement desquamante, ce Safou-

tier était bien plus attaqué que les deux Manguiers étudiés (différence avec le premier Manguier: $\epsilon = 41,6 > 6,1$; $p < 10^{-9}$).

Aspect des attaques.

Sur Manguier ces attaques sont souvent bien visibles car, après disparition de la couche la plus externe, l'écorce a l'aspect d'une éponge du fait des très nombreuses galeries creusées par les *Melissotarsus*. Elle est épaisse et, au-delà de 3 cm, elle tombe généralement sous l'action conjuguée de moisissures et de xylophages dont les termites. Toutefois, nous avons pu observer que sur des zones abritées, cette écorce minée peut atteindre une épaisseur de 7 cm.

Sur *Ficus*, les zones attaquées sont craquelées, percées de petits trous, alors que sur *Bridelia* seuls quelques petits trous peuvent, a posteriori, être rattachés à la présence des *Melissotarsus*. Par contre, sur Safoutier aucun signe extérieur ne permet de déceler la présence de ces fourmis du fait de la desquamation naturelle de l'écorce.

Biologie.

Sur l'ensemble des prélèvements, nous avons recensé: sur le premier Manguier (*M. weissi*) 6.327 ouvrières pour 68 reines et sur le deuxième (*M. beccarii*) 5.563 ouvrières pour 75 reines. C'est ainsi que 4 reines très physogastres, dont l'aspect est comparable à celui des reines d'Ecitoninae durant la phase stationnaire, ont été découvertes (2 sur chaque Manguier).

Sur le Safoutier, pour 10.512 ouvrières nous avons trouvé 149 reines de *M. beccarii*, l'une d'entre elles étant physogastre.

Le nombre d'ouvrières par reine était donc respectivement de 1/74 et 1/93 sur Manguier et de 1/71 sur Safoutier.

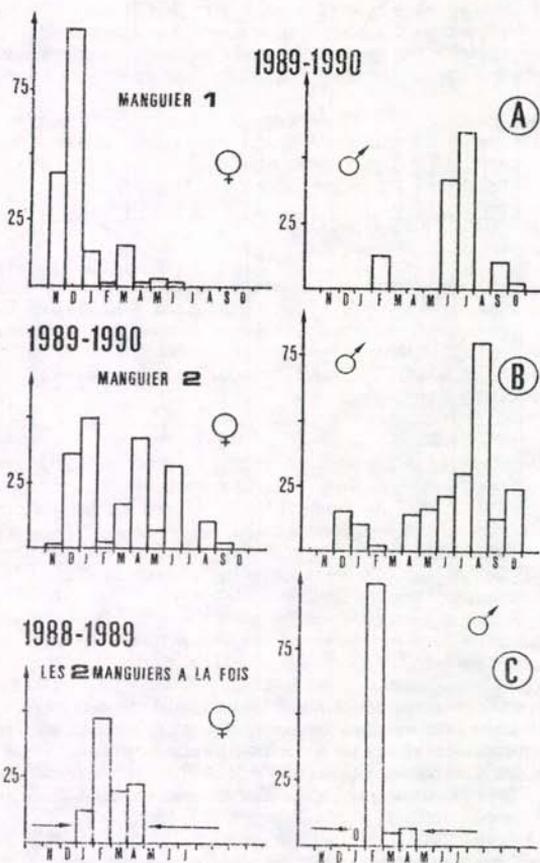
En ce qui concerne la production des sexués ailés (Fig. 1), il existe une différence très nette entre *M. weissi* et *M. beccarii*. Dans le premier cas, la production de sexués ailés varie d'un arbre à l'autre, mais les gynés et les mâles ont leurs pics de production situés à des périodes différentes. Dans le deuxième cas, la période de production des sexués ailés est globalement synchronisée (de début décembre à juin), de sorte que l'on peut penser qu'il existe une période d'essaimage intense entre la fin du mois de mai et le mois de juin, période où l'on enregistre une chute des deux populations.

DISCUSSION

Melissotarsus beccarii, espèce rapportée en Côte d'Ivoire et en Afrique du Sud comme parasitant deux Leguminosaceae, une Euphorbiaceae et une Moraceae (Cf. tableau I), se rencontre au Cameroun également sur Safoutier (Burséraceae) où elle vit en association avec un *Diaspis*. Il s'agit là du second cas connu d'association *Melissotarsus*-Diaspididae Diaspidinae, et du premier cas de parasitisme sur Burséraceae. Par ailleurs, *M. weissi*, non citée dans le tableau I, est très fréquente dans la région de Yaoundé où elle parasite le Manguier (Anacardiaceae), deux espèces de *Bridelia* et des *Ficus* (Moraceae). Dans ce cas, la Diaspine associée est bien connue puisqu'il s'agit de *Morganella pseudospinigera* (DELAGE-DARCHEN et col. 1972), déjà rencontrée en association avec *M. beccarii*.

L'évaluation des taux d'attaque a permis de montrer que la densité de fourmis et de diaspines associées peut être très importante sur les arbres fortement attaqués que nous avons volontairement choisis. Chez le Manguier, nous avons pu mettre en évidence une réaction consistant à fabriquer de l'écorce sur une très forte épaisseur. Des attaques intenses se retrouvent en Afrique du Sud sur *Leucospermum* (Leguminosaceae, PRINZ et col. 1975).

En ce qui concerne les relations fourmis-diaspines, on peut se rendre compte que les *Diaspis* sp. sont d'un apport nutritif supérieur aux *Morganella* (taux Diaspines/*Melissotarsus* très inférieur, les deux espèces de fourmis ayant la même taille) bien que nous n'ayons pas



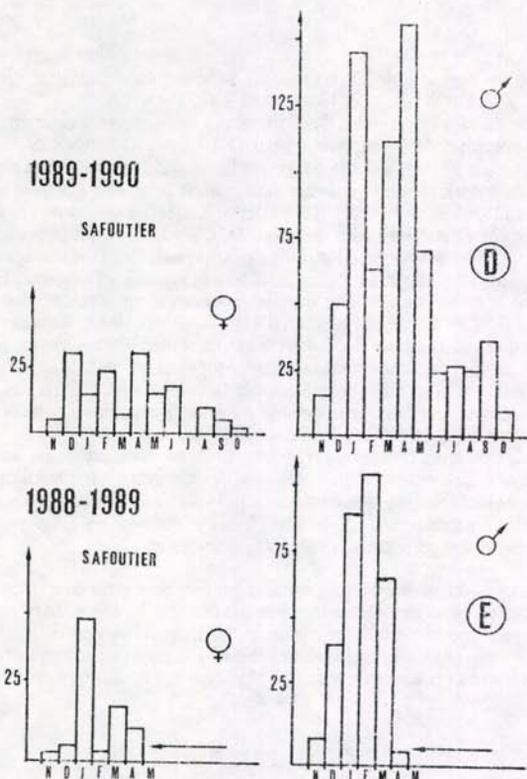


Figure 1. Variation annuelle du nombre de gynes et de mâles, ramené à 100 cm² d'écorce.

Pour *M. weissii* occupant les Manguiers on peut observer une légère variation de la production des sexués ailés d'une société à l'autre (A et B), dans les deux cas les maxima de présence des gynes et des mâles sont asynchrones. Les prélèvements effectués entre janvier et avril 1989 (les deux sociétés confondues) permettent de trouver un maximum de production des gynes en février (alors qu'il était très bas en 1990) correspondant au maximum de production des mâles cette année là. Chez cette espèce, on observe donc aussi des variations d'une année à l'autre.

Pour *M. beccarii*, occupant le safoutier, la production de gynes et de mâles est globalement synchrone et relativement comparable d'une année à l'autre, avec toutefois une forte chute du nombre de mâles en avril 1989.

Figure 1. Annual variation of the number of gynes and males, standardized to 100 cm² of bark.

For *M. weissii*, on mangoes, a variation in the production of sexuals is observed from one society to the other (A and B). In both cases, the peaks in the density of gynes and males are asynchronous. Samples collected between January and April 1989 (pooled results for the two societies) show a maxima in the production of gynes in February (which was very low in 1990) corresponding to a maxima in the production of males of the same year. In this species, variations are thus also observed from one year to the other.

For *M. beccarii*, on *Dacryodes edulis*, the production of gynes and males is on the whole synchronous and show little variation from one year to the other. However, a sharp decrease in the number of males was observed in April 1989.

trouvé quel est cet apport nutritif (les Diaspines ne secrétant pas de miellat, DELAGE-DARCHEN et col. 1972; BEARDSLEY & GONZALEZ 1975).

L'étude du rapport nombre d'ouvrières par reine, permet de mettre en évidence une polygynie importante, déjà soupçonnée par DELAGE-DARCHEN (1972), sachant que l'on peut trouver plusieurs reines dans la même poche ou dans des poches et des galeries très voisines (moins de 1 cm). La polygynie est bien connue pour être à la base de populations importantes (HÖLDOBLER & WILSON 1990) parmi lesquelles on connaît des espèces arboricoles strictes comme *Pseudomyrmex venefica* (JANZEN 1973) dont la population, répartie sur plusieurs arbres, peut atteindre 20 millions d'individus. Par ailleurs, les *Melissotarsus* ont des reines physogastres rappelant celles des fourmis nomades Dorylinae, Ecitoninae et Leptanillinae, durant la phase stationnaire où elles pondent d'importantes quantités d'œufs (RAIGNIER & VAN BOVEN 1955; SCHNEIRLA 1971; MASUKO 1990). Lors des enquêtes extensives sur Manguier, nous avons découvert 5 autres reines physogastres. Il s'agit donc, chez *Melissotarsus*, d'un phénomène relativement fréquent et non de cas accidentels. Des femelles fortement physogastres se rencontrent rarement en dehors du groupe des fourmis nomades, l'exemple le mieux connu étant celui de la Myrmicinae *Anergates atratulus* qui parasite *Tetramorium caespitum* (HÖLDOBLER & WILSON 1990).

Les deux facteurs permettant d'obtenir de fortes populations de fourmis, polygynie et forte physogastrie, se trouvent réunis chez ces *Melissotarsus*. On peut ajouter que nos évaluations, déjà considérables, sont nettement en dessous de la réalité car il est possible que des branches situées hors de portée soient aussi fortement attaquées. La population peut, en fait, être deux à trois fois supérieure aux valeurs présentées ici.

En conclusion, ce travail préliminaire permet de mettre en évidence l'importance de ces fourmis tant par leur impact écologique que par leur biologie. Différentes questions restent cependant à résoudre comme: leur alimentation, divers aspects de leur cycle annuel, ou la ponte des reines physogastres et des autres reines. On peut notamment se demander s'il existe des phases où ces reines deviendraient physogastres et d'autres où elles redeviendraient "normales".

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Dr. BOLTON (British Museum) pour la détermination des fourmis, le Dr. A. AMOUGOU (Biologie Végétale, Faculté des Sciences de Yaoundé) pour la détermination des plantes ainsi que C. DJIETO et R. NGNEGUEU qui ont participé aux prélèvements d'écorce. Nous remercions chaleureusement le Dr. V. FOURCASSIÉ pour la traduction en anglais du résumé et des légendes.

RÉFÉRENCES

- BEARDSLEY, J.W. & GONZALEZ, R.H., 1975. - The biology and ecology of armored scales. *Ann. Rev. Entomol.*, **20**, 47-73.
- BEATTIE, A.J., 1985. - *The evolutionary ecology of ant-plant mutualism*. Cambridge University Press, New York, 182 pp.
- BEN-DOV, Y., 1978. - *Andaspis formicarum* n. sp. (Homoptera, Diaspididae) associated with a species of *Melissotarsus* (Hymenoptera, Formicidae) in South Africa. *Insectes Sociaux*, **25**, 315-321.
- BEN-DOV, Y. & MATILE-FERRERO, D., 1984. - On the association of ants, genus *Melissotarsus* (Formicidae) with armoured scale insects (Diaspididae) in Africa. *Verhandlungen*

- des zehten internationalen symposiums über entomofaunistik mitteleuropas (SIEEC)*, 15-20 August 1983, Budapest, pp. 378-380.
- BOLTON, B., 1982. - Afrotropical species of the myrmicine ant genera *Cardiocondyla*, *Lep-tothorax*, *Melissotarsus*, *Messor* and *Cataulacus* (Formicidæ). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Ent.)*, **45**, 307-370.
- COLLINGWOOD, C.A., 1985. - Hymenoptera: Fam. Formicidæ of Saudi Arabia. *Fauna of Saudi Arabia*, **7**, 230-302.
- DELAGE-DARCHEN, B., 1972. - Une fourmi de Côte d'Ivoire: *Melissotarsus titubans* Del. n. sp. *Insectes Sociaux*, **19**, 213-226.
- DELAGE-DARCHEN, B., MATILE-FERRERO, D. & BALACHOWSKY, A.S., 1972. - Sur un cas aberrant de symbiose Cochenilles x Fourmis. *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D*, **275**, 2359-2361.
- EMERY, C., 1877. - Formicidi del Museo Civico. *Ann. Mus. Stor. at., Genova*, **9**, 378-379.
- GUIGONIS, E.R., 1978. - *Memento du forestier*. Ed. République Française, Ministère de la Coopération, 894 pp.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O., 1990. - *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 732 pp.
- JANZEN, D.H., 1973. - Evolution of polygynous obligate acacia-ants in western Mexico. *J. Anim. Ecol.*, **42**, 727-750.
- JOLIVET, P., 1986. - *Les fourmis et les plantes: un exemple de coévolution*. Boubée, Paris, 254 pp.
- MASUKO, K., 1990. - Behavior and ecology of the enigmatic ant *Leptanilla japonica* Baroni-Urbani (Hymenoptera: Formicidæ: Leptanillinæ). *Insectes Sociaux*, **37**, 31-57.
- PRINZ, A.J., BEN-DOV, Y. & RUST D.J., 1975. - A new observation on the association between ants (Hymenoptera: Formicidæ) and armoured scale insects (Homoptera: Diaspididæ). *J. Entomol. Soc. Sth. Afr.*, **38**, 311-216.
- RAIGNIER, A. & VAN BOBEN, J., 1955. - Étude taxonomique, biologique et biométrique des *Dorylus* du sous-genre *Anomma* (Hymenoptera, Formicidæ). *Ann. Mus. Roy. Congo Belge, n. s. 4 (Sci. Zool.)*, **2**, 1-359.
- SCHNEIRLA, T.C., 1971. - *Army ants: a study in social organization*. Ed. by H.R. Topoff, Freeman W.H., San Francisco, 349 pp.