

BIOSYSTÉMATIQUE DE LA TRIBU LEPTOTHORACINI (FORMICIDAE, HYMENOPTERA)

1. LE GENRE *FORMICOXENUS* DANS LA RÉGION HOLARCTIQUE

A. FRANCOEUR et R. LOISELLE

Université du Québec à Chicoutimi
Chicoutimi (Québec) Canada G7H 2B1

A. BUSCHINGER

Fachbereich Biologie, Institut für Zoologie
der Technischen Hochschule, Schnittpahnstrasse 3
D 6100 Darmstadt, Bundesrepublik Deutschland

Résumé

Des éléments morphologiques et biologiques, anciens et nouveaux, permettent de reconsidérer la nature et la composition du genre *Formicoxenus* Mayr. Un mode de vie xénobiotique, une production régulière d'intermorphes et une évolution régressive des mâles le rendent unique dans la famille. Il se compose maintenant de sept espèces: deux de l'Eurasie, *nitidulus* (Nylander) et *sibiricus* (Forel) **comb. nov. & stat. rev.** (= *orientalis* Dlussky), et cinq de l'Amérique du Nord, *chamberlini* (Wheeler) **comb. nov.**, *diversipilosus* (Smith), *hirticornis* (Emery), *provancheri* (Emery) **comb. nov.** et *quebecensis* Francoeur **sp. nov.** Parmi ces dernières, quatre étaient traditionnellement associées aux genres *Leptothorax* ou *Symmyrmica*. Des tables d'identification des femelles et des mâles sont présentées et illustrées. Le nombre d'espèces et la répartition géographique des formes les plus primitives indiquent que le genre *Formicoxenus* origine de la région néarctique et qu'il a par la suite envahi l'Eurasie tout en continuant son évolution.

Abstract

The nature of the ant genus *Formicoxenus* and the number of its constituent species are reevaluated on the basis of old and new morphological and biological data. A xenobiotic life cycle, a regular production of intermorphs, and a regressive evolution of the males distinguish the genus in the family. It now includes seven species: two from Eurasia, *nitidulus* (Nylander) and *sibiricus* (Forel) **comb. nov. & stat. rev.** (= *orientalis* Dlussky), and five from North America, *chamberlini* (Wheeler) **comb. nov.**, *diversipilosus* (Smith), *hirticornis* (Emery), *provancheri* (Emery) **comb. nov.** and *quebecensis* Francoeur **sp. nov.** Among the last four were traditionally assigned to genera *Leptothorax* or *Symmyrmica*. Identification keys are given and illustrated for females and males. The number of species and the geographic distribution of the most primitive forms support a nearctic origin for the genus *Formicoxenus* which afterwards invaded Eurasia where it further evolved.

Zusammenfassung

Auf der Basis bekannter sowie vor allem neuer morphologischer und biologischer Fakten wird die Ameisengattung *Formicoxenus* neu charakterisiert, die zugehörigen Arten werden ermittelt. Die Lebensweise als Gastameisen, das regelmässige Vorkommen von Intermorphen und die regressive Evolution der Männchen kennzeichnen die Gattung innerhalb der Familie. Sie enthält nunmehr sieben Arten: Zwei in Eurasien, *nitidulus* (Nylander) und *sibiricus* (Forel) **comb. nov. & stat. rev.** (= *orientalis* Dlussky), und fünf in Nordamerika, *chamberlini* (Wheeler) **comb. nov.**, *diversipilosus* (Smith), *hirticornis* (Emery), *provancheri* (Emery) **comb. nov.** und *quebecensis* Francoeur **sp. nov.** Unter den letzteren wurden vier üblicherweise den Gattungen *Leptothorax* oder *Symmyrmica* zugeordnet. Illustrierte Bestimmungsschlüssel werden für Männchen und die weiblichen Morphen aufgestellt. Artenzahlen wie auch die Verbreitung der ursprünglichsten Arten legen einen nearktischen Ursprung der Gattung nahe. Sie dürfte später unter weiterer Spezialisierung nach Eurasien eingewandert sein.

Introduction

La plupart des myrmécologistes reconnaissent présentement qu'une grande confusion règne sur la systématique de la tribu Leptothoracini dont la nature et les limites ont peu varié depuis Emery (1921-1922). Bien que les connaissances sur la diversité et la biologie des espèces aient progressé de façon substantielle, les opinions demeurent partagées, voire opposées, sur la question fondamentale du nombre et des caractéristiques des genres constitutifs. Deux tendances s'affrontent. L'une tend à réduire le nombre de genres au profit du genre *Leptothorax* qui devient ainsi un vaste taxon, plutôt hétéroclite, rassemblant les éléments majeurs de la tribu (Brown, 1973; Baroni Urbani, 1978; Bolton, 1982). L'autre maintient plusieurs genres, souvent à peu d'espèces (Wheeler, 1911; Arnoldi, 1968; Bernard, 1968; Kutter, 1977), dont le nombre s'est accru au cours des dernières décades suscitant des interrogations en particulier sur les liens taxonomiques de plusieurs espèces parasites, dulotiques ou xénotiques (Buschinger, 1981; Buschinger & Francœur, 1983). Cette situation souligne le besoin d'approfondir les connaissances fondamentales de la morphologie des genres et de les unir aux données de la biologie, entre autres celles acquises depuis une quinzaine d'années sur de nombreuses espèces. De plus, ce type de fourmis suscite actuellement un intérêt scientifique croissant dans les recherches éthologiques et sociobiologiques, car elles sont d'un élevage plutôt aisé et demandent peu d'espace.

Grâce à une telle approche aux avenues complémentaires, l'une morphologique et l'autre biologique, nous avons pu constater que la plupart des concepts traditionnels de genres ou de sous-genres dans la tribu représentent, à divers degrés, des mélanges artificiels d'espèces. Ainsi la masse des espèces rassemblées dans le genre *Leptothorax* a perdu presque toute signification taxonomique et masque les véritables unités génériques et leurs relations phylogénétiques. Cette confusion entraîne une interprétation erronée des ressemblances et différences à attribuer au niveau des diverses catégories supraspécifiques. Par ailleurs, le genre a pour fonction de regrouper les espèces parentes et aucunement de séparer les espèces le plus finement possible comme Plateaux (1981) le rappelait récemment. Seules l'observation minutieuse et la comparaison systématique des espèces à l'échelle de leur territoire naturel peuvent permettre de résoudre ces problèmes de classification. Par exemple, bien que négligées jusqu'à présent, il appert que les caractéristiques des mâles, et surtout les genitalia, possèdent une grande importance taxonomique

pour séparer les genres et identifier des groupes de genres ou d'espèces. Bernard (1956) avait pressenti cette importance pour les espèces européennes de *Leptothorax* (lato sensu). Enfin, il devient évident dans notre étude que la connaissance approfondie de la morphologie et de l'éthologie conduit en dernier ressort à des conclusions identiques en ce qui regarde le regroupement naturel des espèces de la tribu.

Les objectifs de cette série d'articles visent à jeter les bases d'une biosystématique renouvelée des Leptothoracini, à présenter une reclassification phylogénétique des genres et une révision taxonomique des genres nordiques de la région holarctique. Nous présentons dans un premier temps l'approche méthodologique et une révision taxonomique du genre *Formicoxenus*. Suivra une étude approfondie de la morphologie comparée des taxons constitutifs de la tribu. Les connaissances ainsi produites commandent une inévitable reclassification qui sera détaillée et justifiée en trois parties distinctes afin de fractionner le formidable changement de nomenclature qui en découle.

Méthodologie

Une revue des caractères morphologiques traditionnellement utilisés s'est révélée insuffisante pour rendre compte des relations taxonomiques des espèces, d'autant plus que plusieurs apparaissent d'importance secondaire au niveau du genre, alors que d'autres restaient sous-exploités. Des observations inédites et la contribution récente de divers auteurs ont constitué une base stimulante de renouvellement. Ainsi, nous avons disséqué, monté sur lame et analysé les pièces buccales à la manière de Gotwald (1969), l'appareil piqueur tel que décrit et étudié par Kugler (1978) et les genitalia mâles. Des mensurations sur certaines parties de la maxille sont effectuées au microscope. Au besoin, nous décrivons les mandibules en utilisant la terminologie d'Ettershank (1966). La sculpture du tégument est décrite en général selon le glossaire illustré de Harris (1979). Le plus souvent, les espèces et les structures sont illustrées par des photographies, ce qui permet d'offrir plus d'information et de réduire l'ampleur du texte. Les mesures biométriques sont obtenues grâce au dispositif électronique de Wild (MMS235).

L'étude qualitative et biométrique de certaines parties du corps, telles que le front, les antennes, les maxilles ou le postpétiole, a fourni des bases utiles et inédites de comparaison taxonomique et d'interprétation phylogénétique. Certains résultats sont utilisés dans cet article pour la révision du

genre *Formicoxenus*, tandis que d'autres serviront ultérieurement à la comparaison des genres.

Des colonies prélevées sur le terrain sont gardées dans des nids artificiels et élevées dans des chambres à climat contrôlé. Ainsi la production en laboratoire de spécimens vivants, en particulier de mâles, permet de déterminer le nombre de chromosomes (selon la méthode d'Imai *et al.*, 1977) et d'observer le comportement de différentes espèces, voire de tenter certaines hybridations. La dissection et l'évaluation de l'état du système reproducteur femelle, selon la méthode décrite par Buschinger & Alloway (1978), fournit également des données hautement significatives, comme on peut le constater ci-après dans la biologie du genre *Formicoxenus*.

GENITALIA MÂLES

Les caractéristiques des mâles, et en particulier celles des genitalia, ont une grande importance taxonomique pour séparer et classer les genres de la tribu et parfois les espèces. Nous adoptons dans cette série la terminologie utilisée par Bitsch (1979), laquelle suit en général celle de Snodgrass (1941). Les pièces suivantes de l'organe copulateur sont étudiées: les paramères composés chacun d'un basimère et d'un télomère, les volselles (fig. 1) et les valves pénienues (fig. 2). La plaque sous-génitale et les socii du IX^e segment sont également typiques du mâle. Nous définissons de nouveaux termes, proposés par W. L. Brown (comm. pers.), qui faciliteront la comparaison des volselles et des valves pénienues. L'orientation naturelle et la position latérale de ces pièces guident leur description.

Antrum: espace généralement allongé, s'étendant entre le corps principal de la volselle et le digitus, de superficie variable, et s'ouvrant ventralement entre le calx et l'extrémité du digitus (fig. 1).

Calx: région apico-ventrale du corps principal de la volselle, sous-jacente au cuspis, de forme variée, généralement pileuse (fig. 1).

Beccus: processus apico-ventral dentiforme de la valve pénienne, de dimension variable, où se termine la marge ventrale (fig. 2).

Rictus: espace de forme et d'importance variable s'ouvrant entre le beccus et la marge ventrale dentée de la valve pénienne (fig. 2).

POLYMORPHISME

La nature et l'importance du polymorphisme des femelles seront explorées systématiquement et alliées à la biologie des genres de la tribu. L'étude du genre *Formicoxenus* a permis de pré-

ciser les éléments morphologiques nécessaires pour analyser ce phénomène.

Au niveau de l'espèce, le sexe femelle présente des formes différentes qui sont identifiées par leur morphologie et non par leur fonction. Par exemple, diverses formes peuvent assurer la ponte d'œufs fécondés chez plusieurs genres de Leptothoracini. C'est pourquoi nous préférons utiliser les termes qui suivent, selon le sens que leur donnent Buschinger & Winter (1976), Buschinger & Alloway (1978) et Buschinger *et al.* (1980).

Ergatomorphe: forme femelle à développement minimal, sans ailes à la naissance et à thorax réduit et modifié en conséquence. Absence d'ocelles chez les myrmicines, sauf chez les genres *Epimyrma* et *Myrmoxenus* (dans ces deux cas, il faudra vérifier s'il ne s'agit pas justement d'intermorphes).

Intermorphe: tout individu femelle dont les caractères morphologiques sont intermédiaires entre une ergatomorphe et une gynomorphe. Ptérothorax diversement développé, toujours incomplet; ailes généralement absentes; lorsque présentes, réduites et non fonctionnelles. Présence d'un à trois ocelles de taille souvent réduite chez les myrmicines.

Gynomorphe: forme femelle à développement intégral, avec un ptérothorax complet et des ailes fonctionnelles et caduques. Présence de trois ocelles.

À l'intérieur du genre *Formicoxenus*, le sexe mâle offre également une variété de formes qui traduisent une réduction du dimorphisme sexuel, allant d'une forme normale à une forme ergatoïde. Il ne s'avère pas nécessaire de donner un nom particulier à chacune.

MESURES ET INDICES

Largeur de la tête (LAT): valeur maximale lorsque la tête est vue de face, sans les yeux composés.

Longueur de la tête (LOT): longueur maximale selon la ligne sagittale reliant la marge antérieure du clypéus à la marge postérieure de l'occiput, lorsque la tête est vue de face.

Indice céphalique (IC): $LAT \times 100 / LOT$

Diamètre de l'œil (DAO): mesure du plus grand diamètre de l'œil composé.

Indice oculaire (IO): $DAO \times 100 / LAT$

Longueur du scape (LOS): longueur maximale du scape en excluant le condyle et son prolongement, lorsque le scape est vu perpendiculairement au plan de l'articulation du funicule.

Indice du scape (IS): $LOS \times 100 / LAT$

Largeur du front (LXF) : distance maximale entre les arêtes ou les limites des lamelles frontales vues dorsalement.

Longueur du front (LOF) : longueur maximale des arêtes ou lamelles frontales en vue dorsale, mesurée à partir du clypéus jusqu'à leur extrémité postérieure ou bien à un point d'intégration au tégument.

Indice du front (IF) : $LXF \times 100 / LOF$

Largeur de l'alitrone (LAA) : largeur maximale en vue dorsale, généralement au niveau du pronotum, mesurée en avant des tegulae chez les gymnomorphes et les mâles ailés.

Longueur de l'alitrone (LOA) : longueur maximale mesurée horizontalement à partir du collet du pronotum jusqu'à la limite de la lamelle métapleurale.

Indice thoracique (IT) : $LAA \times 100 / LOA$

Largeur du pétiole (LAPT) : largeur maximale en vue dorsale, mesurée perpendiculairement à l'axe du corps.

Longueur du pétiole (LOPT) : en vue dorsale, longueur mesurée à partir des projections antéro-latérales dentiformes jusqu'à la base postérieure du nœud.

Hauteur du pétiole (HAPT) : hauteur maximale en vue latérale, du sommet du nœud à la limite la plus inférieure de la carène ventrale.

Indice du pétiole (IPT) : $LAPT \times 100 / LOPT$

Largeur du postpétiole (LAPP) : valeur maximale en vue dorsale, mesurée perpendiculairement à l'axe du corps.

Longueur du postpétiole (LOPP) : en vue dorsale, mesure de la longueur à la jonction des collets d'articulation et des faces antérieure et postérieure du nœud.

Hauteur du postpétiole (HAPP) : hauteur maximale en vue latérale, du sommet à la limite la plus inférieure de la marge ventrale.

Indice du postpétiole (IPP) : $LAPP \times 100 / LOPP$.

1. Le genre *Formicoxenus* dans la région holarctique

HISTORIQUE DU GENRE

Mayr (1855) créa le genre *Formicoxenus* pour isoler une espèce européenne, alors unique par ses caractéristiques morphologiques et biologiques, que Nylander (1846) avait décrite sous le nom de *Myrmica nitidula*. Après plus d'un siècle, Dlussky (1963) lui associait une deuxième forme, *orientalis*, en provenance de la Sibérie orientale.

Plus récemment, Buschinger (1979) proposait le transfert des espèces nord-américaines *Leptothorax hirticornis* et *diversipilosus* au genre *Formicoxenus* en se basant sur les ressemblances de leur structure sociale et de leur vie xénobiotique avec celles de *nitidulus*. Il remettait ainsi en question le caractère exclusivement paléarctique du genre. Enfin la découverte récente de la nouvelle espèce *quebecensis*, qui produit des mâles ailés et des mâles aptères, a permis de réévaluer en profondeur la conception traditionnelle du genre.

Plusieurs auteurs américains (Wheeler, 1901, 1904; Smith, 1956; Snelling, 1965) ont dans le passé fait des rapprochements entre les xénobiontes néarctiques et *nitidulus*, mais en les classant toujours dans le genre *Leptothorax* à l'exception de *chamberlini* pour laquelle Wheeler (1904) créa le genre *Symmyrmica*. Forel décrit en 1899 une forme sibérienne sous le nom de *Leptothorax sibiricus*. Plus tard, Emery (1921-1922) en fait une sous-espèce de sa fourmi néarctique *L. hirticornis* d'après les seules caractéristiques morphologiques de *sibiricus*, car aucune donnée n'était alors disponible sur sa biologie. L'interprétation des auteurs sur la nature des relations entre ces espèces fut donc largement influencée par leur conception des genres. Cela explique la dispersion des espèces que nous rassemblons dans le genre *Formicoxenus*.

SIGLE DES SOURCES DE SPÉCIMENS

AMNH	American Museum of Natural History, New York, U.S.A.
BMNH	British Museum (Natural History), London, England
CAB	Collection de A. Buschinger, Institut für Zoologie, der Technische Hochschule, 6100 Darmstadt, Bundesrepublik Deutschland
CAF	Collection de A. Francoeur, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi (Québec) Canada
CIQ	Collection des insectes du Québec, Complexe scientifique du Québec, Sainte-Foy (Québec) Canada
EWSU	Department of Entomology, Washington State University, Pullman, Washington, U.S.A.
LACM	Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles, California, U.S.A.
MCSN	Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria, Genova, Italia
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass., U.S.A.
MHNG	Muséum d'histoire naturelle, Genève, Suisse

USNM United States National Museum, Washington, D.C., U.S.A.

DESCRIPTION DU GENRE *FORMICOXENUS* MAYR

Formicoxenus Mayr, 1855: 413-417. Genre monobasique fondé sur *Myrmica nitidula* Nylander, 1846: 1058, ♀ ♀.

Symmyrmica Wheeler, 1904: 3-5. Genre monobasique fondé sur *Symmyrmica chamberlini* Wheeler, 1904: 5-7, ♀ ♀ ♂.

Nouveau synonyme.

Formes femelles

ERGATOMORPHE (fig. 51-56, 62-67). Fourmi myrmicine à corps plus ou moins élancé. Tête vue de face distinctement rectangulaire ($70 \leq IC \leq 82$), occiput droit ou à peine concave; vue de profil, dorsum droit jusqu'au clypéus. Yeux composés de taille moyenne à petite, faiblement ovoïdes et bombés, pourvus de poils dressés, larges ou surtout effilés, équivalant en longueur au diamètre de 1-4 ommatidies; extrémité des poils effilés souvent réclinée, celle des poils courts multifide (fig. 11). Ocelles absents. Antennes de 11 articles, ceux du funicule s'élargissant progressivement; massue trapue, peu différenciée, de 3 articles. Fosses antennaires ovoïdes, petites et peu profondes. Front un peu soulevé; lamelles frontales peu développées, subparallèles, très peu ou pas soulevées; espace interlamellaire large et court, plat. Clypéus robuste, s'avancant sur les mandibules; marge antérieure bien convexe, sans échancrure, ni cavité ou invagination antéro-ventrale; partie médiane proéminente, parfois bulbeuse, avec une faible gouttière centrale large et plus ou moins concave, lisse sauf sur le bord antérieur, devenant parfois coriacée ou micro-réticulée; parties latérales du clypéus étroites et non modifiées. Pièces buccales illustrées aux figures 3-8. Mandibule triangulaire, sculptée sauf chez *nitidulus*, ayant 5-6 dents, le plus souvent 6: deux apicales fortes, suivies de 2-3 médianes réduites et d'une basale toujours alignée sur la marge postérieure de la lame mandibulaire; les dents apicales et la dent basale ayant une assise plus large; mandalus compact, offrant un contour de cloche; trulléum en vue dorsale réniforme bien encastré dans la base, ouvert du côté médiodistal, pourvu de 4-8 microtriches; canthellus plutôt épais, n'atteignant pas la marge basale de la lame mandibulaire, avec quelque 4-10 microtriches sur la face latérale opposée au trulléum. Marge distale du labre avec une concavité médiane. Formule palpaire: 4-5, 3. Stipes de la maxille trapu, présentant une saillie transversale au tiers apical; palpe généralement plus court que le stipes, parfois à peine plus long. Alitrunc diversement allongé (fig. 19); épaules du pronotum arrondies; profil du promésotum faiblement convexe ou plat; sillon métathoracique habituellement présent sur

le dorsum et les pleures, distinct et ciselé sauf chez *nitidulus*; lamelles métapleurales basses et arrondies, peu développées; dorsum du propodéum faiblement bombé, parfois plus élevé que le mésonotum; épines courtes et dentiformes, à base large, bien séparées, subparallèles, un peu inférieures au dorsum du propodéum; stigmates minuscules et soulevés. À l'extrémité distale des tibias des pattes médianes et postérieures, présence de 2 éperons peu différenciés, de longueur variable, se confondant à la pilosité adjacente, leur articulation se distinguant à fort grossissement (fig. 12-14). Pétiote sans pédoncule; vu de profil court et assez trapu, à sommet haut et anguleux ou bien bas et arrondi; carène sternale forte, plus développée dans la moitié antérieure, et en général divisée en 2 stries divergentes dans la moitié postérieure; en vue dorsale, de forme rectangulaire, saillies antéro-latérales fortes, dentiformes et soulevées. Postpétiote de taille variable, avec ou sans épine sternale; articulation au gastre de dimensions variables. Gastre oblong et plutôt trapu; en vue dorsale base plus ou moins étroite, sans épaules, bien que le sternum offre 2 saillies minuscules. Stylet de l'aiguillon vu de profil: bulbe trapu avec une marge dorsale aplatie ou fortement convexe, suivie d'une tige dont le dorsum est plus ou moins décalé; tige droite, projetée plus ou moins obliquement par rapport au bulbe, à extrémité postérieure forte et surmontée d'une membrane dorsale courte et basse, ou bien apex simplement pointu (fig. 39-44); gonostyles allongés ou trapus; segment basal plus ou moins large, à marges dorsale et ventrale diversement convergentes en vue latérale, avec des microtriches médio-latérales; segment apical plus petit et étroit, peu distinct ou digitiforme, avec des microtriches latéro-ventrales et apicales (fig. 45-50). Pilosité régulière, souvent abondante et multifide, sur tout le corps et les appendices, dressée à décombante, constituée de poils effilés à marge entière ou pourvu de quelques dents éparses ou bien de poils larges et courts, à extrémité diversement terminée; l'importance relative et la répartition des deux types de poils variant entre les groupes d'espèces. Poils dressés ou subdressés toujours présents sur les appendices, en particulier sur les tibias (fig. 12-14). Tégument ridé selon deux patrons distincts, costé-aréolé et aréolé-réticulé, ou bien lisse (fig. 51-56); gastre toujours lisse. Coloration brun jaunâtre à brun noirâtre ou rubigineuse. Présence parfois d'une spermathèque bien développée. Généralement fonction d'ouvrière, parfois de reproductrice.

INTERMORPHE (fig. 23, 25-28). Globalement similaire à l'ergatomorphe, de taille variable, se distinguant par la présence de 1-3 ocelles minuscules à moyens, et par un développement

plus ou moins accentué des sclérites du méso-métanotum vers la condition de gynomorphe. Spermathèque généralement présente et bien développée. Forme toujours représentée par de nombreux individus dans une colonie. Souvent fonction de reproductrice, sinon d'ouvrière.

GYNOMORPHE (fig. 24, 68-71). Caractérisée par 3 ocelles moyens et un développement complet du ptérothorax, munie d'ailes à l'émergence. Autres caractères semblables à ceux de l'ergatomorphe. Spermathèque toujours présente et bien développée. Forme microgyne apparemment très rare: une seule mention connue pour *F. provancheri* (Holliday, 1904). Ailes leptothoraciformes; aile antérieure à cellule submarginale faiblement arquée ou droite et à cellule discoïdale de dimensions variables, fermée ou parfois ouverte (fig. 15-17). Fonction de reproductrice, parfois d'ouvrière.

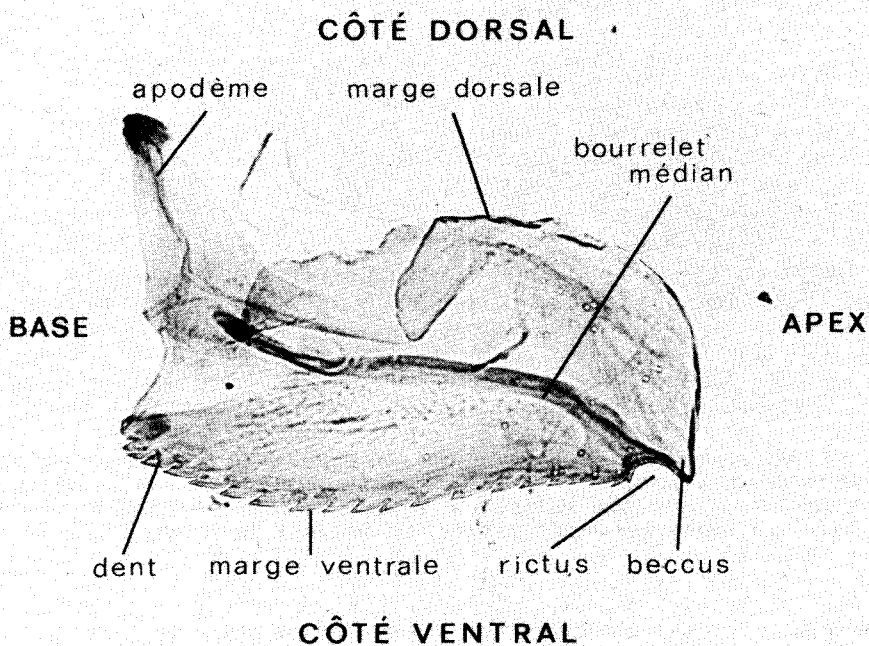
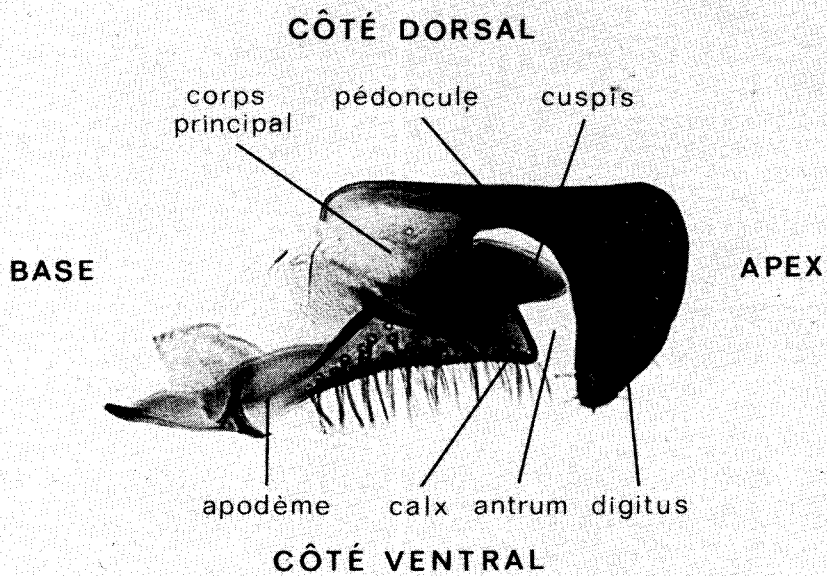
Formes mâles

FORME NORMALE (fig. 57-58, 72-73). Vue de face, moitié postérieure de la tête faiblement ovoïde ou subrectangulaire. Yeux composés globuleux et volumineux, avec des poils réclinés très fins et très courts, en plus des microtriches entre les ommatidies. Trois ocelles de taille assez forte mais variable (tableau I), ne dépassant pas la marge occipitale lorsque la tête est vue de face. Antennes de 12 articles; scapes longs et droits, à peine incurvés à la base, subcylindriques, plus longs ou égaux aux deux premiers articles du funicule; funicules longs et sans massue, le premier article court, trapu et élargi à l'apex, les autres longs et subcylindriques. Fosses antennaires grandes, mais peu prononcées. Fossettes du tentorium circulaires et profondes. Front sans lamelles, à peine caréné, avec un large sillon médian entre le triangle frontal et l'ocelle médian; triangle frontal soulevé faisant un angle avec le clypéus. Clypéus robuste; partie médiane proéminente, très bombée; marge antérieure convexe. Mandibules rectangulaires, courtes, ne pouvant se rejoindre, édentées et pileuses, parfois un denticule rudimentaire; palpe maxillaire plus long que le stipe. Ptérothorax normalement constitué, large (fig. 18), avec 2 paires d'ailes semblables à celles de la gynomorphe; mésonotum plus élevé que les parties adjacentes; sillons de Mayr bien développés (L'espèce *quebecensis* peut produire des mâles ayant un ptérothorax de forme normale mais sans ailes; dans ce cas, les mesures biométriques indiquent une forme normale, voir fig. 18.). Deux carènes au lieu d'épines sur le propodéum, chacune reliée ventralement ou juxtaposée au sommet des petites lamelles métapleurales. Deux éperons piliformes à l'ex-

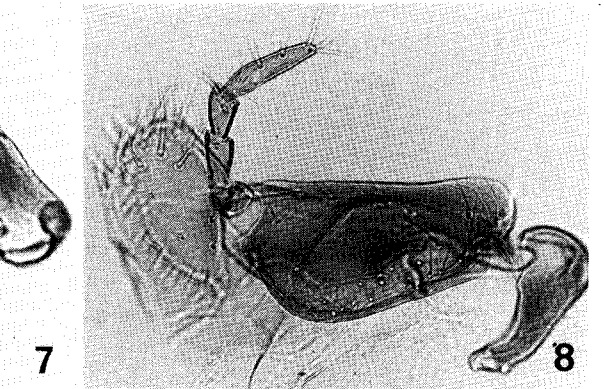
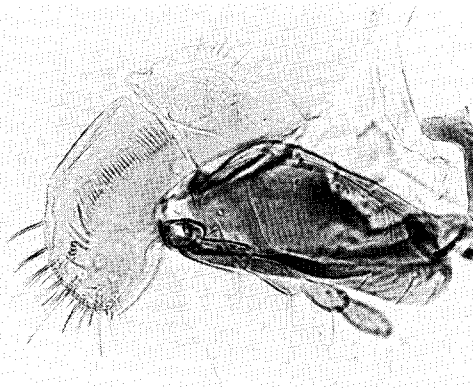
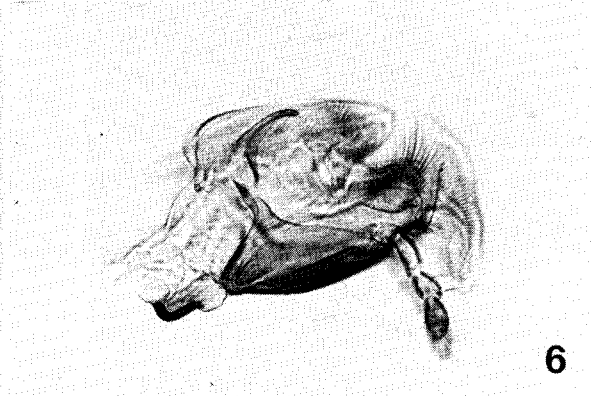
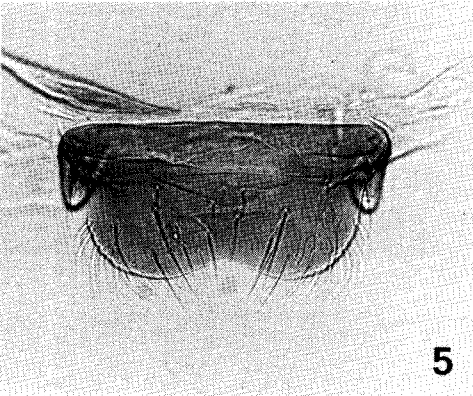
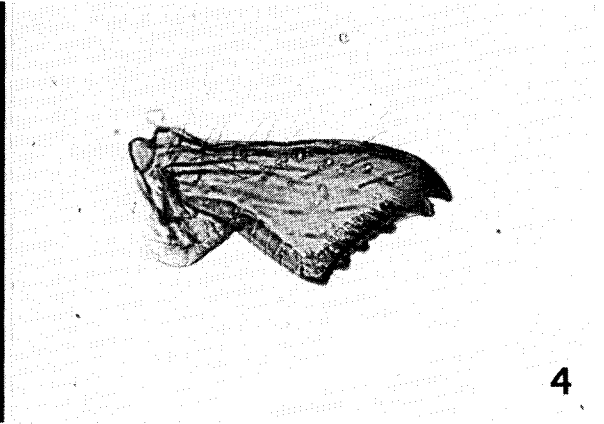
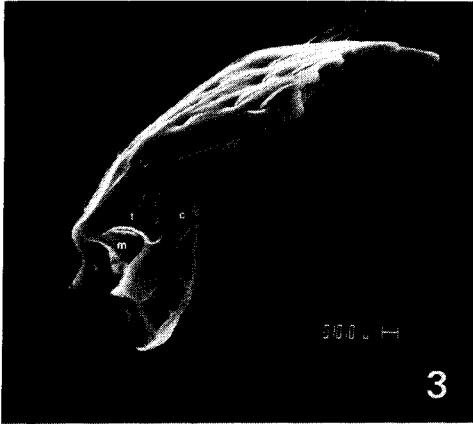
trémité distale des tibias des pattes médianes et postérieures. Pétiole plus long que haut, à sommet arrondi, rectangulaire en vue dorsale; carène sternale subdivisée en 2 éléments dans sa moitié postérieure, créant un sillon médian. Postpétiole globuleux, robuste, fortement uni au gastre, aussi large mais plus haut que long. Gastre petit, un peu allongé. Sculpture du corps surtout réticulée, partiellement ridée et anastomosée sur la tête et le propodéum, faible sur le clypéus, parfois réduite sur le pronotum et plusieurs parties du mésothorax; dorsum du postpétiole et le gastre lisses. Pilosité fine, clairsemée, plus abondante sur la tête et le gastre. Pubescence importante sur les appendices seulement. Coloration brun foncé à noirâtre.

FORME INTERMÉDIAIRE (fig. 59, 74-75). Ergatomorphie partielle de la forme normale entraînant, à divers degrés, certaines modifications des caractères typiques du sexe. Mandibules plus longues, mais leurs extrémités distales ne pouvant se rejoindre. Articles du funicule plus courts. Fosses antennaires plus prononcées. Ocelles et yeux composés un peu rapetissés. Alitrone généralement plus élancé, avec ou sans insertion alaire, rarement avec les moignons d'ailes; pronotum plus grand, mésonotum diversement réduit dans toutes ses parties et moins large (fig. 18), métanotum généralement indistinct, laissant apparaître un sillon ciselé; propodéum se rapprochant de celui d'une ergatomorphe, mais sans épines. Pétiole à peine plus long; sternum avec une carène médiane non divisée postérieurement; postpétiole moins globuleux et moins grand. Gastre terminé par des genitalia similaires à ceux de la forme normale. Pilosité du corps plus longue et plus abondante. Sculptures du front, de l'alitrone, du pétiole et du postpétiole semblables à celles de l'ergatomorphe. Coloration brunâtre, plus ou moins foncée.

FORME ERGATOÏDE (fig. 60-61, 76-77). Habitus d'une ergatomorphe. Vue de face, tête plus longue que large, subrectangulaire; côtés convexes, convergeant au niveau des joues, réduisant ainsi la largeur de la moitié antérieure de la tête. Yeux d'une ergatomorphe, mais plus grands et plus convexes; 2-3 ocelles minuscules. Antennes de 12 articles, ressemblant à celles d'une ergatomorphe, mais scapes plus larges à l'apex; funicules semblables ou bien plus élancés et plus longs, les articles s'allongeant progressivement, avec ou sans massue peu différenciée. Lamelles frontales présentes, mais rudimentaires, délimitant une surface plate et petite, plus large que longue. Clypéus bombé, surplombant les mandibules; marge antérieure convexe. Mandibules rectangulaires, soit longues avec une dent apicale suivie de 2-4 denticules, et suffisamment longues pour



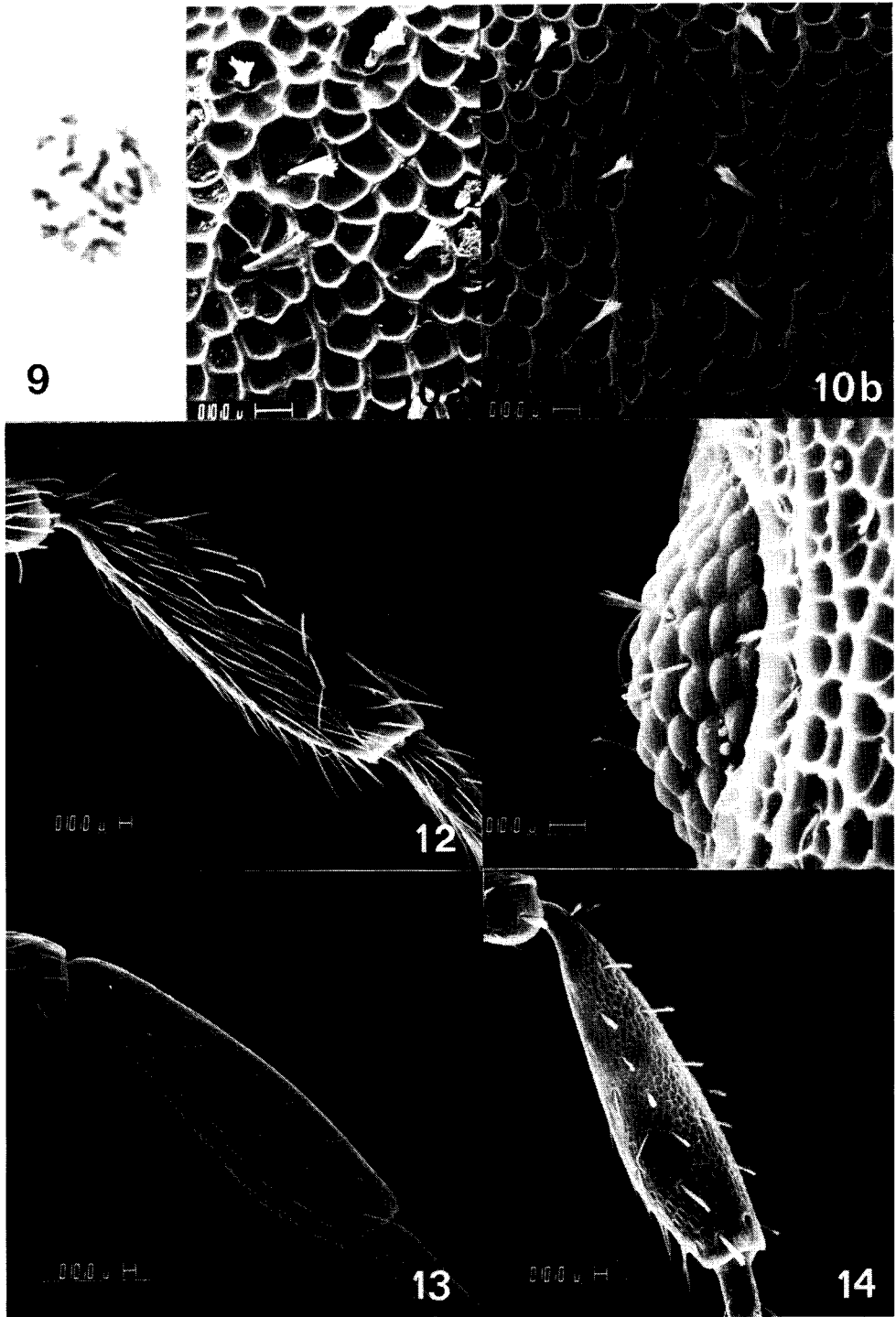
Figures 1-2. Deux pièces génitales d'un mâle de *Leptothorax acervorum*, provenant du lac Guillaume-Delisle (56° 15' N., 76° 17' O.). Nouveau-Québec (CAF-n° 09558). Fig. 1. Volselle (100X). Fig. 2. Valve pénienne (100X).



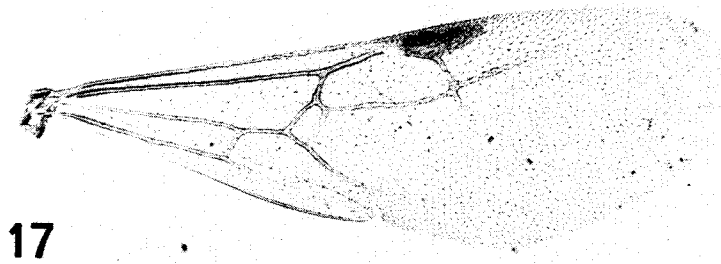
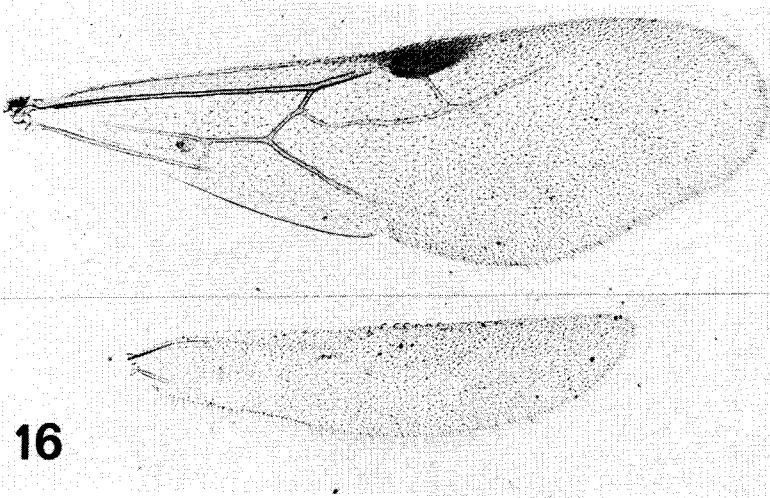
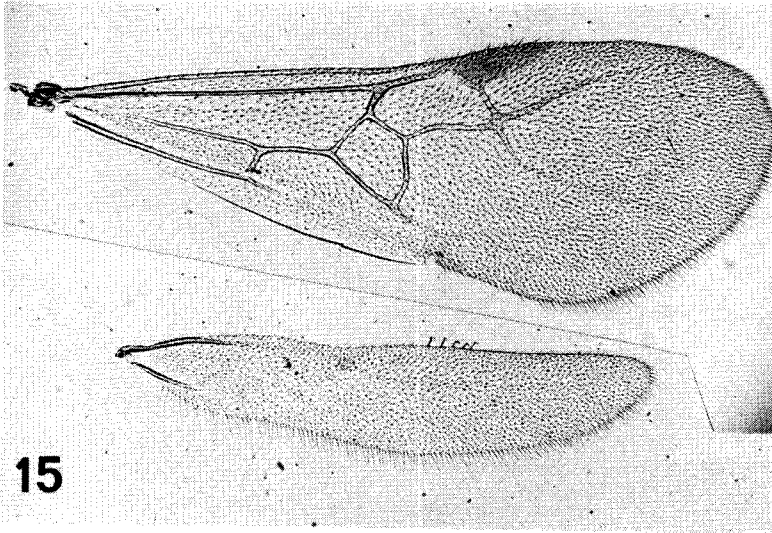
Figures 3-8. Microphotographies des pièces buccales d'une ergatomorphe de *Formicoxenus provancheri*. Fig. 3. Structures basales de la mandibule: canthellus (c), mandalus (m) et trulléum (t). Fig. 4. Mandibule à six dents en vue dorsale (210X). Fig. 5. Labre en vue dorsale (250X). Fig. 6. Labium en vue latérale avec un palpe de 3 articles (175X). Fig. 7. Maxille avec un palpe de 5 articles (250X). Fig. 8. Maxille avec un palpe de 4 articles (250X).

que les dents apicales se chevauchent, soit très courtes et avec un denticule. Alitrunc et pédicelle d'ergatomorphe, plus allongés; mésonotum étroit (fig. 18) et encore un peu plus élevé que les parties adjacentes. Postpétiole de petite taille, à sommet plus convexe que celui de l'ergatomorphe, arti-

culatation avec le gastre de faibles dimensions. Gastre plus oblong, terminé par des genitalia similaires à ceux de la forme normale, généralement rétractés et invisibles. Pilosité modérée sur tout le corps et les appendices, constituée de poils fins ou larges. Brun rubigineux.



Figures 9-14. Microphotographies de *Formicoxenus*. Fig. 9. Chromosomes ($n = 14$) de *quebecensis* (par A. Buschinger et K. Fischer). Fig. 10. Sculpture aréolée-réticulée et rosettes pilifères du front chez *hirticornis* (a) et *diversipilosus* (b). Fig. 11. Oeil composé de *diversipilosus* avec deux types de poils. Fig. 12-14. Tibias postérieurs. Fig. 12. de *provancheri*. Fig. 13. de *nitidulus*. Fig. 14. de *diversipilosus*.



Figures 15-17. Ailes (50X) de *Formicoxenus*. Fig. 15. Une paire typique du genre chez un mâle de *provancheri*. Fig. 16. Une paire chez une gynomorphe de *nitidulus*, avec une cellule discoïdale petite et ouverte. Fig. 17. Aile antérieure d'une gynomorphe de *diversipilosus*, avec une cellule discoïdale réduite.

TABLEAU I

Diamètre des ocelles chez les mâles connus du genre *Formicoxenus*¹

Espèce (N) ²	Diamètre (D ₁) (mm)	Distance entre les ocelles postérieurs (D ₂) (mm)	$\frac{D_1}{D_2}$
<i>provancheri</i> (8) (normal)	0,067- 0,0763 -0,083	0,154- 0,1728 -0,191	0,35- 0,445 -0,51
<i>quebecensis</i> (6) (normal)	0,101- 0,1060 -0,110	0,156- 0,1643 -0,173	0,60- 0,648 -0,69
<i>quebecensis</i> (8) (intermédiaire)	0,079- 0,0908 -0,099	0,140- 0,1560 -0,183	0,54- 0,583 -0,67
<i>chamberlini</i> (3) (intermédiaire)	0,090- 0,0960 -0,105	0,138- 0,1533 -0,161	0,58- 0,627 -0,65
<i>nitidulus</i> (5) (ergatoïde)	0,023- 0,0274 -0,034	0,110- 0,1212 -0,134	0,20- 0,226 -0,27
<i>diversipilosus</i> (5) (ergatoïde)	0,016- 0,0252 -0,031	0,104- 0,1232 -0,136	0,17- 0,202 -0,24
<i>hirticornis</i> (6) (ergatoïde)	0,013- 0,0232 -0,042	0,128- 0,1420 -0,154	0,08- 0,160 -0,28

¹ Valeur minimale-**moyenne**-valeur maximale.² (N): nombre de spécimens utilisés.

Genitalia mâles

Pièces génitales et terminales du type leptothoraciforme (par comparaison au type myrmecanien caractéristique de l'actuel sous-genre *Myrafant*), globalement plus trapues et moins volumineuses que celles du genre *Leptothorax* (stricto sensu, voir RELATIONS TAXONOMIQUES) (fig. 1-2).

PARAMÈRES (fig. 84-89). Forme générale subtriangulaire et trapue. Basimère triangulaire avec ou sans poils à l'apex. Moitié apicale du télomère courte et digitiforme, avec des soies de longueur variable sur presque toute sa surface, les plus longues à l'apex; pilosité moins longue que celle des *Leptothorax* (s.s.). Suture basitélomérale complète, oblique et forte.

VOLSELLES (fig. 90, 92, 94, 96, 98). Forme générale allongée, d'allure rectangulaire, à lame découpée. Digitus pédonculé, légèrement élargi dans sa partie médiane, marge dorsale continuant celle du corps principal; origine du pédoncule distinctement séparée de celle du cuspis et antérieure au calx. Antrum digitiforme, plus profond que celui des *Leptothorax* (s.s.), de largeur variable. Calx anguleux. Cuspis peu développé, arrondi ou anguleux, entièrement visible dans l'antrum en vue latérale, projeté dans un plan distinct de celui du digitus. Marge ventrale ayant une forte pilosité; poils de longueur moyenne.

VALVES PÉNIENNES (fig. 91, 93, 95, 97, 99). Forme générale subrectangulaire ou subtriangulaire. Lame pourvue de nombreux pores. Marge ventrale faiblement sinueuse ou convexe, de 15-20 dents de scie réparties sur toute sa longueur, terminée par un rictus réduit et un beccus peu prononcé. Apodème faisant un angle de plus de 45° par rapport à l'axe longitudinal de la lame. Spathe large et volumineuse.

PLAQUE SOUS-GÉNITALE (fig. 104-108). Forme générale triangulaire, faiblement allongée, rapport largeur sur longueur 1,00-1,10. Apex arrondi. Moitié postérieure pourvue de soies fines, droites, de longueur variable, les plus longues à l'apex.

SOCII (fig. 100-103). Subcylindriques, peu allongés, 2-3 fois plus longs que larges. Soies sur la moitié postérieure, aussi longues que l'appendice, généralement sans pubescence. Absents chez *diversipilosus* et *hirticornis*.

LISTE SYNONYMIQUE DES ESPÈCES

Groupe *provancheri*

provancheri (Emery) **comb. nov.**= *emersoni* Wheeler= *emersoni glacialis* Wheeler= *emersoni hirtipilis* Wheeler*quebecensis* Francœur **sp. nov.**

Groupe *chamberlini*

chamberlini (Wheeler) **comb. nov.**

Groupe *hirticornis**diversipilosus* (Smith)*hirticornis* (Emery)= *hirticornis formidolosus* Wheeler*sibiricus* (Forel) **comb. nov. & stat. rev.**= *orientalis* Dlussky **syn. nov.**Groupe *nitidulus**nitidulus* (Nylander)= *Myrmica laeviuscula* Förster= *Myrmica lucidula* F. Smith= *Formicoxenus nitidulus* var. *picea*Wasmann, **syn. nov.**

RELATIONS TAXONOMIQUES

Le genre *Formicoxenus*, tel que redéfini et décrit ici, constitue une entité taxonomique naturelle qui rassemble 7 espèces réparties inégalement dans la région holarctique: 5 en Amérique du Nord et 2 seulement en Eurasie. Elles forment 4 groupes nettement distincts. Le vaste territoire asiatique, étant peu inventorié, recèle probablement des formes encore inconnues.

Dans ce regroupement, la fourmi européenne *nitidulus*, l'espèce type du genre, peut sembler à première vue la moins représentative, avec des caractéristiques morphologiques plus spécialisées

(telles que front plus large, scapes plus robustes, épine ventrale au postpétiole) ou de nature régressive (telles que perte quasi-complète de la sculpture du tégument, réduction de la pilosité). Elle partage cependant avec les autres des caractéristiques morphologiques et biologiques communes, surtout avec les plus primitives, comme celles du groupe *provancheri*. L'ensemble des caractères partagés constitue une base taxonomique et phylogénétique très forte qui commande la présente révision.

Le tableau II aligne les attributs les plus distinctifs du genre *Formicoxenus*. La dispersion historique des espèces dans des genres différents (*Leptothorax*, *Symmyrmica* et *Formicoxenus*) a certainement contribué à masquer la valeur diagnostique de ces attributs, comme dans le cas de la pilosité des yeux et des genitalia mâles. Quelques caractères particuliers des antennes des mâles, des pièces buccales, du front, de la sculpture et de la pilosité du corps des femelles, contribuent également à renforcer la diagnose. La présence occasionnelle d'une spermathèque bien développée chez les ergatomorphes qui peuvent alors exercer la fonction de reproductrice, la nécessité d'antennes longues chez les mâles pour réussir l'accouplement, et la position d'appel

TABLEAU II

Caractéristiques morphologiques et biologiques des genres *Formicoxenus* et *Leptothorax* (stricto sensu)

<i>Formicoxenus</i>	<i>Leptothorax</i>
<i>Femelles</i>	
Poils courts sur les yeux composés Front proportionnellement plus grand Marge antérieure du clypéus saillante et entière	Yeux composés glabres Front proportionnellement plus petit Marge antérieure du clypéus réduite et diversement modifiée
Poils dressés ou subdressés toujours présents sur les tibias Stylet de l'aiguillon à bulbe trapu, à tige plus courte avec une membrane dorsale basse à l'apex, sinon apex acuminé Maxille: stipes plus trapus, palpes plus courts ou presque que les stipes Corps plus élancé Production importante et régulière d'intermorphes Gynomorphes rares Espèces xénobiotiques	Poils dressés ou subdressés peu fréquents Stylet de l'aiguillon à bulbe élancé, à tige plus longue avec un apex plus ou moins effilé et sans membrane dorsale Maxille: stipes moins trapus, palpes nettement plus longs que les stipes Corps moins élancé Intermorphes généralement peu nombreux Gynomorphes régulièrement présentes Espèces libres ou parasites
<i>Mâles</i>	
Poils courts, fins et réclinés sur les yeux composés Le plus souvent ergatoïdes Scapes longs et cylindriques chez toutes les formes Genitalia leptothoraciformes mais plus courts et trapus (autres détails dans le texte)	Yeux composés sans poils réclinés De forme normale Scapes courts et renflés Genitalia typiquement allongés

des femelles constituent un ensemble de caractéristiques peu fréquent chez les myrmicines; cependant, des ensembles plus ou moins similaires peuvent se rencontrer chez des genres voisins, à l'intérieur de la tribu Leptothoracini.

En plus de caractériser le genre *Formicoxenus*, le tableau II permet une comparaison avec le genre *Leptothorax* (= sous-genre *Leptothorax* sensu Smith, 1950, en excluant *duloticus*; on démontrera dans le prochain article de cette série que le nom *Leptothorax* ne doit s'appliquer qu'aux espèces de cet actuel sous-genre). Ainsi réévalués, ces deux taxons forment des groupements plus naturels dont il est dès lors possible et révélateur de comparer les caractéristiques. Les genitalia par exemple présentent des différences significatives soit dans la taille du télomère, du cuspis et du digitus, soit dans le nombre de dents sur la marge ventrale de la valve pénienne. L'étude comparée de la maxille révèle un stipes plus trapu et des palpes plus courts ou à peine plus longs que le stipes chez *Formicoxenus*, alors que le stipes est moins trapu et les palpes distinctement plus longs que le stipes chez *Leptothorax* (s.s.). Le rapport longueur du palpe sur longueur du stipes varie respectivement de 0,75 à 1,06 et de 1,09 à 1,21 chez ces deux genres.

Comme le montrent les figures 19 et 20, la gracilité corporelle peut s'exprimer par la relation morphométrique directe qui existe entre l'indice thoracique et l'indice céphalique. Les nuages de points sont obtenus en utilisant au plus 10 spé-

cimens (provenant en général de différentes localités) par espèce disponible de *Formicoxenus* et de *Leptothorax* (s.s.); seulement 2 ergatomorphes types représentent *F. sibiricus*. Il apparaît que le corps des *Formicoxenus* présente un gradient d'allongement similaire à celui des *Leptothorax* (s.s.), mais la tête des premières s'avère proportionnellement plus étroite. L'altitronc des mâles intermédiaires et ergatoïdes devient plus allongé ($IT < 44$, fig. 20) que celui des mâles normaux chez *Formicoxenus*. Bien que l'espace interlamellaire du front affiche les mêmes caractéristiques de base dans les deux genres, son importance relative par rapport au dorsum de la tête varie de façon différente chez les *Formicoxenus* (fig. 21). C'est la tendance vers une largeur plus grande de l'espace interlamellaire chez ce dernier genre qui explique cette variation.

Le mode de vie xénobiotique et l'existence de mâles aptères caractérisent vraiment la biologie des *Formicoxenus*. Par ailleurs, l'importance des intermorphes semble avoir été sous-estimée jusqu'à maintenant pour le genre *Leptothorax* (s.s.). Nous avons découvert récemment chez deux espèces néarctiques, apparemment nouvelles, l'existence de colonies avec une reine intermorphique (données non publiées), si fréquentes chez les *Formicoxenus* et les *Harpagoxenus* (Buschinger & Winter, 1975; Buschinger & Alloway, 1977).

Tout en présentant des caractéristiques morphologiques, biométriques et biologiques distinc-

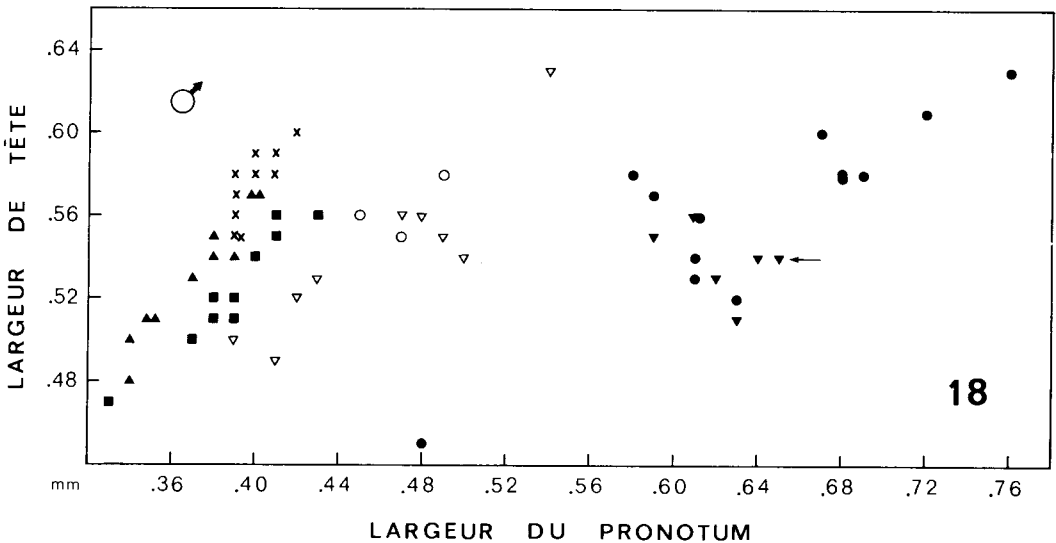


Figure 18. Variations de la largeur de tête par rapport à la largeur du pronotum chez les mâles de *Formicoxenus*. Forme normale: (●) *provancheri*, (▼) *quebecensis* (incluant un individu né aptère, identifié par une flèche). Forme intermédiaire: (▽) *quebecensis*, (○) *chamberlini*. Forme ergatoïde: (▲) *diversipilosus*, (x) *hirticornis*, (■) *nitidulus*.

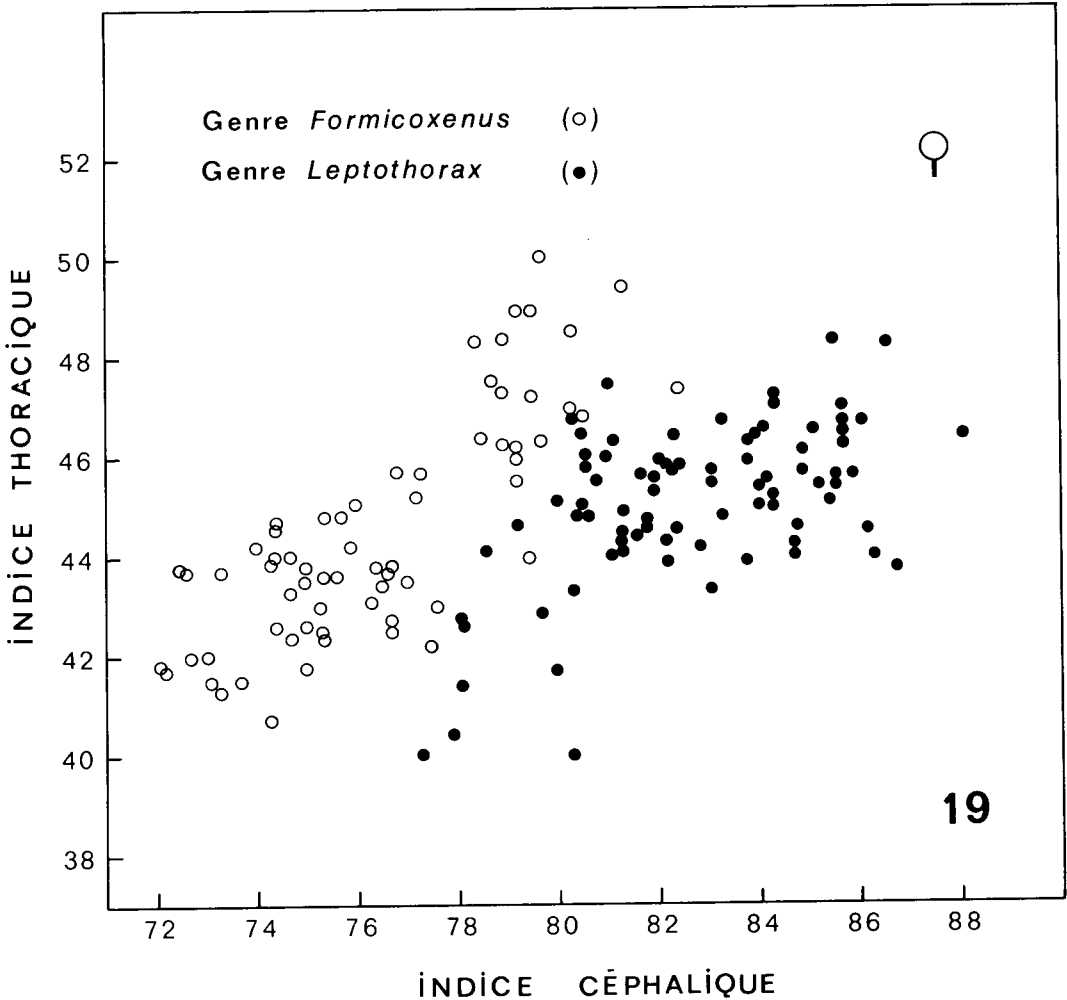


Figure 19. Variations de l'indice thoracique par rapport à l'indice céphalique chez les ouvrières des genres *Formicoxenus* (○) et *Leptothorax* (stricto sensu) (●).

tives, le genre *Formicoxenus* demeure fortement apparenté au genre *Leptothorax* (s.s). L'habitus des larves (Wheeler & Wheeler, 1976) et des adultes, les pièces buccales, les appendices (en particulier les antennes), les genitalia mâles, appartiennent aux mêmes formes fondamentales, appelées leptothoraciformes. Ces ressemblances indiquent que tous deux appartiennent au même groupe de genres. Toutefois, il semble prématuré de conclure que l'un dérive directement de l'autre.

Le phénomène de la production de mâles dimorphiques à l'échelle du genre *Formicoxenus* se retrouve chez plusieurs espèces de *Cardiocondyla* (Kugler, 1983). Il constitue un argument supplémentaire pour inclure ce dernier genre dans la tribu Leptothoracini, comme Bolton (1982) le proposait récemment avec raison, en dépit du

fait que sa démonstration repose sur la conception traditionnelle et fallacieuse du genre *Leptothorax*. Nous réviserons cette position par une analyse comparative plus approfondie de la morphologie du genre *Cardiocondyla*, laquelle devrait mettre en évidence de nouveaux éléments d'affinité.

POLYMORPHISME FEMELLE

Dès 1904, Holliday décrivait la grande variation des formes femelles de *Formicoxenus provancheri*, alors nommée *Leptothorax emersoni*. Les onze formes qu'elle identifie, de la microergate à la reine, composent une série discontinue; on y trouve en particulier des «ouvrières» à 1, 2 ou 3 ocelles, possédant ou non un scutellum peu ou pas développé. Cette série résulte d'une interprétation erronée concernant la nature du pre-

mier sclérite à s'individualiser dans la région postérieure du dorsum thoracique chez les intermorphes moyennes. L'analyse morphologique présentée plus loin indique qu'il s'agit du métanotum et non du scutellum.

Quelques années plus tard, Stumper (1918) présentait une série ordonnée d'intermorphes de *F. nitidulus*, sans la détailler. Il faut attendre pour cela l'étude de Buschinger & Winter (1976). La littérature n'offre que des données fragmentaires pour *chamberlini* (Wheeler, 1904; Buschinger & Francoeur, 1983) et *diversipilosus* (Alpert & Akre, 1973).

Ces connaissances dispersées et incomplètes, de même qu'une nouvelle conception du genre *Formicoxenus*, nécessitent de revoir le phénomène du polymorphisme dans ce taxon.

Morphologie comparée

Un examen approfondi de 285 spécimens femelles a permis d'identifier une série plus ou moins continue de formes intermédiaires entre les gymnomorphes et les ergatomorphes chez *F. provancheri*, *quebecensis*, *chamberlini*, *diversipilosus* et *nitidulus*. Le tableau III donne les caractères distinctifs de chacune de ces formes; les différences observées entre les espèces s'avèrent négligeables pour une forme précise. Il peut arriver parfois qu'un spécimen présente des attributs de deux formes voisines. Cette série repose sur des bases similaires à celles développées par Plateaux (1970) pour *Leptothorax nylanderi*, en particulier pour la numérotation des différentes formes, sans tenir compte des cas tératologiques. On exploitera les divergences constatées entre les espèces

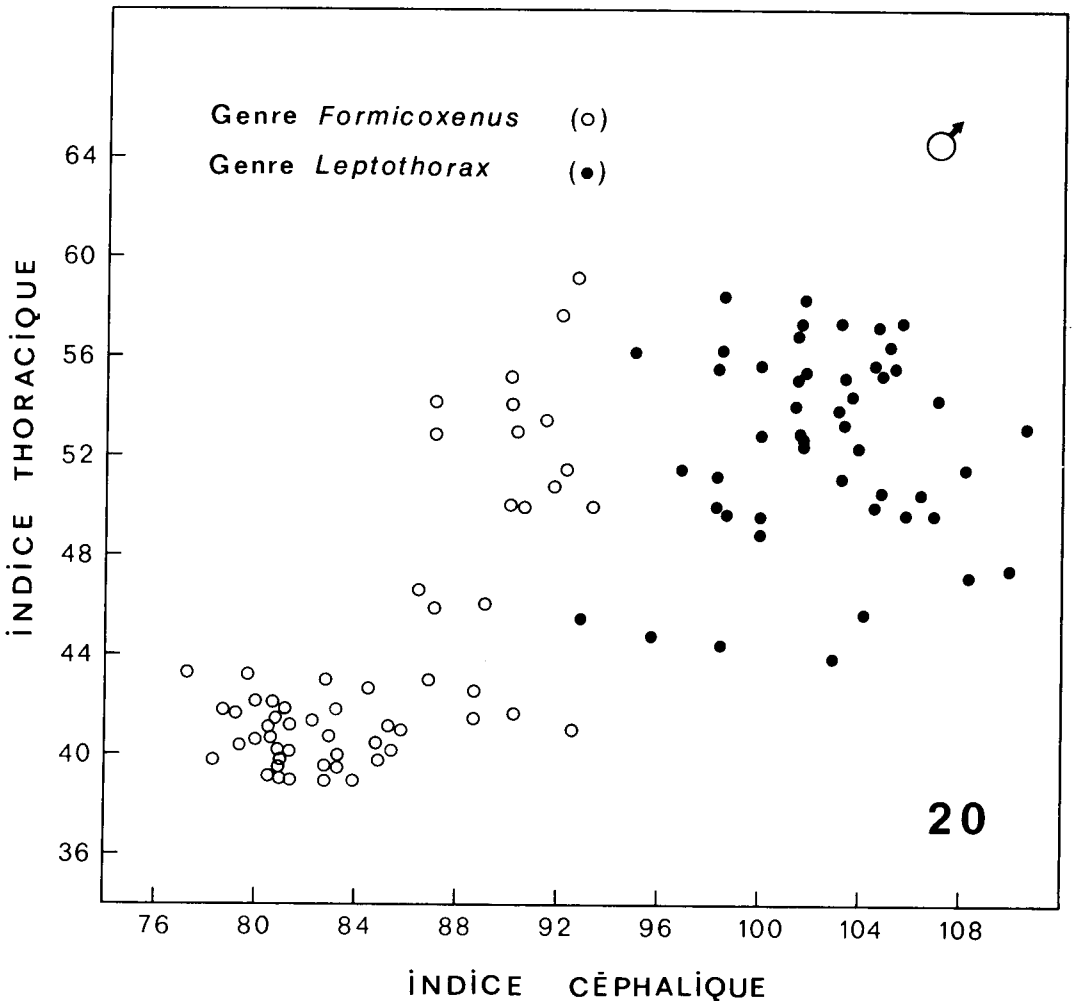


Figure 20. Variations de l'indice thoracique par rapport à l'indice céphalique chez les mâles des genres *Formicoxenus* (○) et *Leptothorax* (stricto sensu) (●).

de *Formicoxenus* et *L. nylanderi*, lors d'une étude comparative de ce phénomène chez les leptothoracines.

Comme on peut le constater au tableau III, une intermorphie donnée correspond à une étape dans la réduction progressive des yeux et de l'alitronc, à partir d'une gynomorphe vers une ergatomorphe. Cette approche réductionnelle permet un examen plus fécond de la variation des principaux caractères morphologiques se manifestant de la forme 9 à la forme 1. La figure 22 indique schématiquement les structures de l'alitronc impliquées dans cette étude. Selon les travaux de Brian (1957, 1965) sur *Myrmica ruginodis*, l'ergatomorphe résulterait du blocage des disques imaginaires dorsaux gouvernant le développement des yeux, des ailes et du système reproducteur. Chez *Formicoxenus*, ce mécanisme de séparation des 2 formes femelles habituelles serait devenu très imparfait, produisant de nombreuses formes intermédiaires. De plus, certains spécimens présentent un développement déphasé des yeux, de l'alitronc et des ovaires (voir section BIOLOGIE), révélant ainsi une relative indépendance

ou un décalage temporel dans le développement de ces trois structures.

YEUX. Proportionnellement à la largeur de la tête, le diamètre des yeux composés diminue; ceci se vérifie en comparant l'indice oculaire des trois formes femelles (tableaux VIII-X). La diminution de la taille des ocelles, de moyens à minuscules, accompagne une diminution de leur nombre qui passe de 3 à 0. On peut même observer certains spécimens ayant trois ocelles de taille différente (fig. 23). Deux ocelles ou un ocelle unique se retrouvent généralement en position postérieure. Holliday (1904) rapporte en outre les possibilités suivantes: un ocelle médian, le deuxième postérieur gauche ou droit; un ocelle unique en position médiane. Ce jeu de nombre, de position et de taille révèle un certain degré d'indépendance dans le développement de chacun des ocelles.

Il faut signaler ici la difficulté de déceler des ocelles minuscules ou même petits sur un tergite présentant une sculpture plus ou moins forte. L'exercice devient plus facile si l'on immerge les spécimens dans de l'alcool. Un examen trop

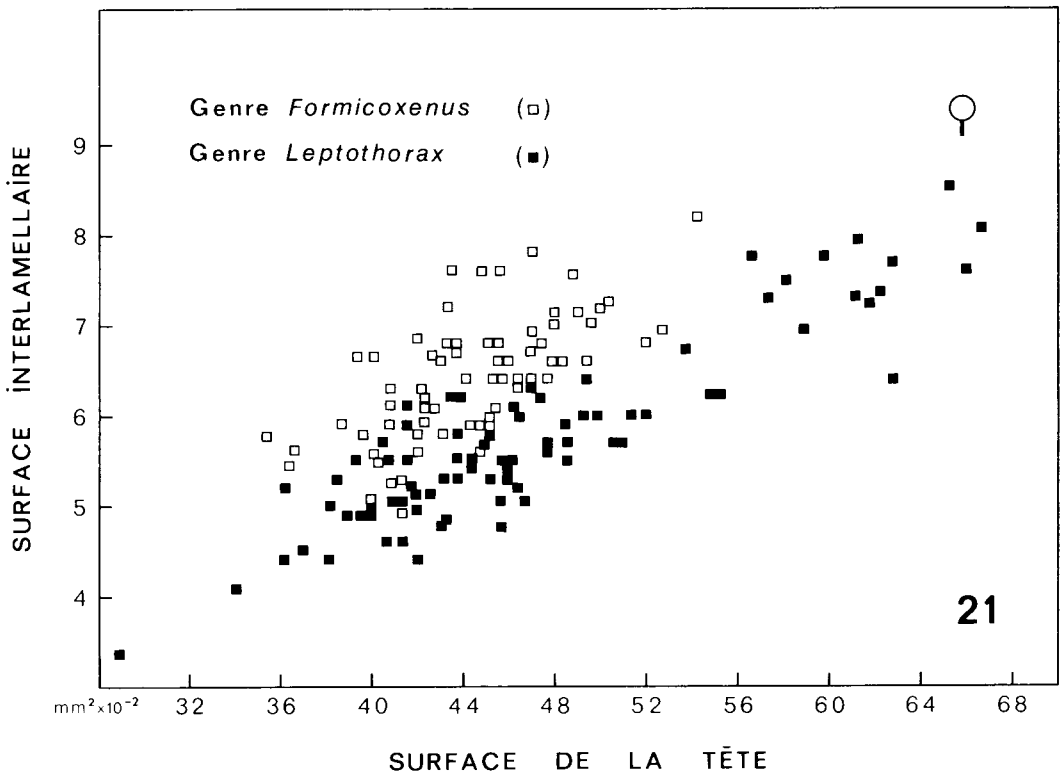


Figure 21. Variations dans l'importance de la surface interlamellaire (LXF x LOF) par rapport à la surface de la tête (LAT x LOT) dans les genres *Formicoxenus* (□) et *Leptothorax* (stricto sensu) (■).

TABLEAU III

Caractérisation des formes femelles rencontrées dans le genre *Formicoxenus*

Formes	Ocelles (Nombre et tailles)	Alitronc	
		Mésnotum	Métanotum
Gynomorphe (9)	3 moyens	Alitronc à développement maximal	
Intermorphes (8)	3 moyens	Sans ailes, ni tegulae; moins large par rapport à la tête	Plus long; moitié médiane soulevée
	3 petits	Suture transscutale absente; scutellum réduit mais évident; zones alaires légèrement creusées	Long; marge postérieure souvent très convexe
	3 petits	Scutellum petit et peu évident; suture scutoscutellaire incomplète ou faiblement dessinée	Plus ou moins long, soulevé ou affaissé
	3 petits	Scutellum non différencié	Sillon métanotal avec rudiment de métanotum
	3 petits ou minuscules	Suture promésnotale parfois absente; mésnotum encore large	Non apparent
	2 minuscules postérieurs	Alitronc d'ergatomorphe	
	1 minuscule, gauche ou droit	Alitronc d'ergatomorphe	
Ergatomorphe (1)	aucun	Alitronc très simplifié, sans aucune suture dorsale	

rapide des spécimens a pour effet de confondre des intermorphes inférieures (à un ou 2 ocelles) avec des ergatomorphes, biaisant ainsi les résultats au profit de ces dernières.

MÉSONOTUM. Sauf pour *nitidulus*, seules les gynomorphes possèdent des ailes complètes ou réduites. L'absence d'ailes chez les intermorphes s'accompagne d'une réduction graduelle de la taille et de la complexité du mésnotum, et d'un allongement parallèle du pronotum (fig. 24-28).

La suture transscutale se dessine clairement à l'avant de la suture scutoscutellaire, sans aucun point de contact avec cette dernière (fig. 22-24). La suture transscutale est la première à disparaître à la forme 7. Par contre, les dernières traces de la suture scutoscutellaire ne s'estompent qu'à la forme 5. Ceci donne raison à Snodgrass (1935) qui qualifiait la suture transscutale de secondaire. Il apparaît ainsi que les lobes préscutellaires ou le préscutellum de Tulloch (1935) appartiennent au scutum et devraient par conséquent s'appeler *lobes postéroscutaux*. L'expression «lobes postérolatéraux» utilisée par Saini et al. (1982) nous

semble inadéquate. Le terme axilla est également utilisé, malgré son ambiguïté (Matsuda, 1970).

Enfin, la suture promésnotale disparaît à la forme 4; l'alitronc est alors quasi identique à celui d'une ergatomorphe, ne se différenciant que par sa largeur.

MÉTANOTUM. Chez les gynomorphes, le métanotum est très comprimé, repoussé, court et transverse. Il s'allonge, s'aplatit, puis s'affaisse chez les intermorphes (fig. 24-28). La moitié médiane du métanotum des formes 8 et 7 est soulevée, formant un plateau qui fait suite au mésoscutellum. Dès la forme 6, la moitié médiane a tendance à s'affaisser. Chez la forme 5, le métanotum n'est plus constitué que d'une bande transversale plus ou moins décalée, qui s'estompe rapidement chez les formes suivantes. Cette transformation graduelle du métanotum coïncide avec la réduction du mésoscutellum. Lorsque différenciés, ces deux sclérites sont séparés par la suture mésométanotale, suture qui n'est plus évidente chez la forme 4. Même si on ne peut plus distinguer la suture mésométanotale chez les in-

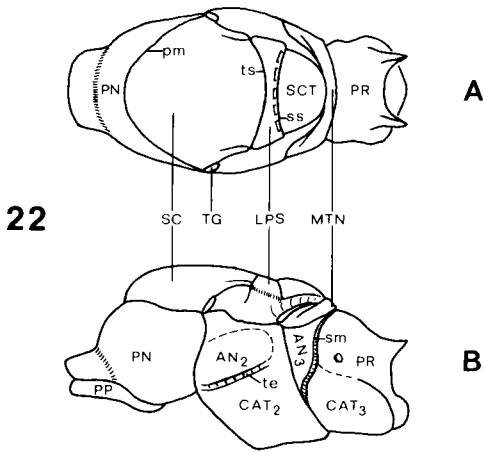


Figure 22. Schéma des structures de l'alitrone, d'après une gynomorphe de *Formicoxenus provancheri*. A. Vue dorsale. B. Vue latérale. AN₂: anépistère du mésopleure; AN₃: anépistère du métapleure; CAT₂: catépistère du mésopleure; CAT₃: catépistère du métapleure; LPS: lobes postéroscutaux; MTN: métanotum; pm: suture promésotale; PN: pronotum, PP: propleure; PR: propodéum; SC: scutum; SCT: scutellum; sm: sillon métapleural; ss: suture scutoscutellaire; te: suture transépisternale; TG: tégula; ts: suture transscutale.

termorphes inférieures, il doit exister chez celles-ci une zone métanotale, comme l'indiquait Janet (1898, 1899) pour l'ergatomorphe.

La suture métanoto-propodéale s'efface chez la forme 7 au profit du sillon métanotal; celui-ci correspond donc à la limite postérieure du métanotum. Sauf pour *nitidulus*, le sillon métanotal est souvent évident chez les intermorphes moyennes et toujours bien marqué chez les intermorphes inférieures et les ergatomorphes (fig. 27-28, 62-67).

ZONES D'INSERTION ALAIRE. Encore évidentes sur le mésothorax des formes 8 (fig. 25-26), les zones d'insertion alaire des formes 7 et 6 sont réduites à de faibles concavités et déportées vers l'arrière (fig. 27-28). La forme 5 en montre rarement des traces, et en surface seulement.

PLEURES. Les mésopleures des gynomorphes occupent une surface importante; la suture transépisternale est alors bien en évidence et persiste en bonne partie chez les intermorphes. Cette suture reste souvent visible chez l'ergatomorphe, même si la forte réduction du mésothorax provoque la fusion plus ou moins complète des sclérites.

Chez les gynomorphes, la partie supérieure des métapleures est limitée à une petite surface subrectangulaire, l'anépistère. L'examen attentif

de cette région chez différentes formes femelles permet de conclure que le sillon métathoracique (métanotal + métapleural) observé chez les intermorphes et les ergatomorphes traverse les métapleures à la hauteur de la suture transépisternale. L'anépistère est alors dissimulé par un élargissement du sillon.

Classement des intermorphes

Pour faciliter l'analyse, on subdivise la série des différentes formes reconnues d'intermorphes en trois sous-groupes: les inférieures (formes 2 et 3), les moyennes (4 à 6) et les supérieures (7 et 8). Les intermorphes inférieures affichent un alitrone d'ergatomorphe, mais avec 1 ou 2 ocelles, ce qui les distingue parfaitement à la fois des ergatomorphes et des intermorphes moyennes. Les formes supérieures possèdent des zones d'insertion alaire, ce qui les sépare assez bien des formes moyennes; l'absence de tegulae ne permet aucune confusion avec la gynomorphe. En général, les intermorphes supérieures demeurent rare dans les colonies; elles semblent plus fréquentes chez *nitidulus*.

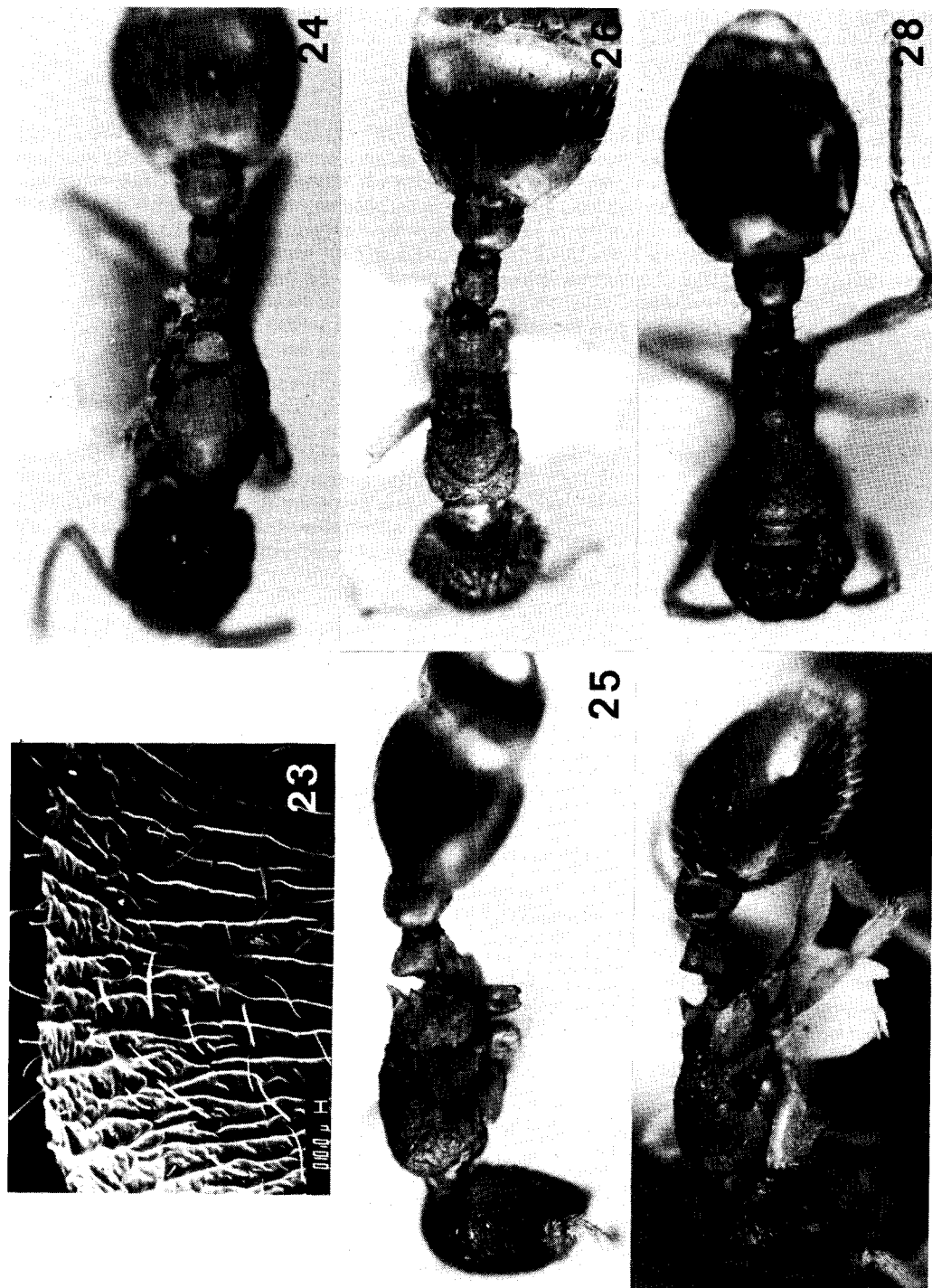
Variations de la taille

Les variations de la taille demeurent faibles entre les formes femelles d'une même espèce. Pour s'en convaincre, il s'agit de comparer les moyennes de largeur de tête (LAT) dans les tableaux VIII-X. Ceci constitue une différence essentielle entre un polymorphisme primaire s'exprimant sur un axe gynomorphe-ergatomorphe, tel que discuté ici, et un polymorphisme secondaire où des ergatomorphes se retrouvent aux deux pôles de l'axe des variations (courbes allométriques de Wilson, 1971).

Même si certaines intermorphes affichent une tête plus longue ou plus large que celle des gynomorphes, les moyennes des mesures LAT, LOT, LAA, LOA et DAO calculées pour les intermorphes occupent une position intermédiaire entre les moyennes correspondantes chez les gynomorphes et les ergatomorphes. Ceci se vérifie généralement pour les 5 espèces bien représentées en nombre d'individus.

Une analyse plus fine de ces données chez *provancheri* (27 intermorphes mesurées) montre une diminution graduelle des dimensions de la tête, de l'œil composé et de l'alitrone, allant de l'intermorphe supérieure à l'ergatomorphe; les gynomorphes se distinguent par un alitrone beaucoup plus volumineux et un diamètre légèrement plus grand de l'œil composé.

Le polymorphisme réductionniste, décrit ici avec une précision renouvelée, relie directement la gy-



Figures 23-28. Variations de structures chez quelques formes femelles de *Formicoxenus*. Fig. 23. Microphotographie d'une tête à 3 ocelles de taille différente chez une intermorphes 4 de *F. quebecensis*. Fig. 24-28. *F. provancheri* (32X). Fig. 24. Vue dorsale d'une gynomorphe. Fig. 25-26. Vue dorso-latérale et vue dorsale d'une intermorphes 8. Fig. 27-28. Idem, intermorphes 6.

nomorphe à l'ergatomorphe. Nous n'avons pas décelé d'allométrie diphasique entre les ergatomorphes et les intermorphes, comme celle affichée par *Chelaner cinctus* (Wilson, 1971). Par ailleurs, il existe un décalage biométrique normal entre ces deux catégories et les gynomorphes, sauf chez *nitidulus*, une espèce régressive dans le genre. Cette dernière présente une courbe continue de variations de la taille entre les trois formes femelles, mais une allométrie différente de la largeur de l'altitrunc par rapport à celle de la tête sépare les gynomorphes des deux autres formes. Le polymorphisme du genre *Formicoxenus* rappelle possiblement le processus le plus archaïque devant conduire à l'apparition de la caste ouvrière chez les fourmis, une femelle caractérisée essentiellement par la réduction des yeux composés, la disparition du ptérothorax et un sous-développement du système reproducteur.

Importance relative des intermorphes

Le tableau IV indique l'importance numérique des intermorphes dans le genre selon nos données et celles disponibles dans la littérature. Chez les 5 espèces étudiées, le pourcentage des gynomorphes, ailées ou non, varie de 1,6 à 4,1%. On n'a jamais observé en nature de colonie produisant un grand nombre de gynomorphes. En laboratoire, deux colonies de *F. provancheri* ont produit un total de 16 gynomorphes ailées, durant l'équivalent d'une saison de croissance; de même, une colonie

de *quebecensis* en a produit 8. Le pourcentage des intermorphes s'avère élevé chez toutes les espèces, plus particulièrement chez les espèces primitives où il double celui obtenu pour *diversipilosus* et *nitidulus*. Pour ces dernières, on compte une intermorphe pour près de 4 ergatomorphes alors que le rapport s'élève légèrement au-dessus d'une pour 2 chez les espèces du groupe *provancheri*. Cette tendance semble plus forte chez *chamberlini*. Les données sur *diversipilosus* sont sans doute légèrement biaisées en faveur des ergatomorphes, puisque Alpert & Akre (1973) ne différencient pas les intermorphes inférieures à un ou à 2 ocelles dans leur table d'identification des formes femelles.

Le polymorphisme des femelles, caractérisé par une faible production de gynomorphes par rapport à l'importance et à la variété des intermorphes, constitue donc une caractéristique biologique fondamentale du genre. La section suivante démontre que les femelles intermorphes exercent un rôle essentiel dans le cycle vital d'une colonie et la reproduction des espèces.

BIOLOGIE

Les connaissances disponibles, surtout pour 5 des 7 espèces connues, permettent de tracer un portrait général de la biologie du genre *Formicoxenus* qui représente un sommet dans le développement de la xénobiose chez les formicides.

TABLEAU IV
Proportions de formes femelles adultes chez 5 espèces de *Formicoxenus*

Espèces	N ¹	Ergatomorphes (%)	Intermorphes (%)	Gynomorphes (%)	Total
<i>provancheri</i>					
(Holliday, 1904)	?	536 (60,3)	317 (35,7)	36 (4,1)	889
Nos échantillons ²	32	539 (61,4)	316 (36,0)	23 (2,6)	878
<i>quebecensis</i> ²	42	303 (59,6)	194 (38,2)	11 (2,2)	508
<i>chamberlini</i>					
(Wheeler, 1903; Buschinger & Francoeur, 1983)	4	62 (49,2)	62 (49,2)	1 (1,6)	126
<i>diversipilosus</i>					
(Alpert & Akre, 1973)	?	4187 (78,1)	995 (17,8)	220 (4,1)	5362
<i>nitidulus</i>					
(Buschinger & Winter, 1976)	34	757 (76,8)	203 (20,6)	26 (2,6)	986

¹ N = nombre de colonies examinées, incluant des fondatrices seules.

² Comprend les adultes obtenus des couvains mis en élevage.

Toutes les espèces de ce genre vivent en étroite dépendance avec une seule ou différentes fourmis hôtes (tableau V) dont les nids, plus volumineux, abritent leurs propres nids. Elles ont ainsi conservé un instinct minimal de territorialité, gardant leur couvain isolé des contacts de l'hôte. Il s'agit d'une différence fondamentale entre la xénobiose et les autres formes de parasitisme social. En outre, elles se révèlent phylogénétiquement plus éloignées des espèces hôtes que ne le sont les parasites sociaux temporaires ou permanents et les formes dulotiques. Ainsi, 4 des 7 *Formicoxenus* utilisent des hôtes qui appartiennent à une sous-famille différente de la leur.

Ces xénobiontes soignent et nourrissent eux-mêmes leur couvain dans des petites chambres, souvent difficiles à localiser. Celles-ci sont construites ou aménagées en général dans le sol minéral (sable ou argile) ou dans la matière organique morte (bois pourri, mousse). Les espèces de *Formicoxenus* qui ont fait l'objet d'observations se montrent apparemment incapables de butiner des sources habituelles d'aliments liquides ou solides hors du nid de la colonie hôte, ou du moins d'en collecter suffisamment pour survivre sans le support indirect de cette dernière. Des butineuses circulant dans un milieu artificiel peuvent recueillir à l'occasion diverses substances.

Elles soutirent plutôt l'essentiel de leur nourriture soit en sollicitant un échange trophallactique par des approches caractéristiques (montage et lèche par l'arrière ou le côté) des ouvrières hôtes, soit en s'accaparant furtivement une part du liquide régurgité pendant un échange similaire entre deux ouvrières hôtes. D'autre part, elles apportent à leurs larves des particules de nourriture solide (morceaux d'arthropodes) préparées par ces mêmes ouvrières hôtes. Il semble qu'elles puissent attaquer le couvain hôte si nécessaire ou utiliser ses cadavres, car nous avons vu des larves de *Formicoxenus provancheri* et de *F. quebecensis* avec des restes de couvain de *Myrmica*. Collingwood (1979) rapporte que *F. nitidulus* en captivité détruit des larves de *Leptothorax*. Enfin, des échanges trophallactiques entre xénobiontes sont connus pour *F. provancheri* (nouvelles données) et pour *F. diversipilosus* (Alpert & Akre, 1973). Ce comportement semble moins fréquent que chez les espèces non-parasites. Des conditions inadéquates de développement les incitent à dévorer leur propre couvain.

Le développement des organes de reproduction varie quelque peu avec les catégories de femelles, à l'échelle du genre. Le nombre d'ovarioles reste réduit chez les ergatomorphes et la présence du réceptacle séminal rare; toutefois

TABLEAU V

Comparaison de quatre caractéristiques biologiques chez les espèces du genre *Formicoxenus*

Espèce	Hôte	Mâle	Chromosomes (2n)	Ergatomorphes à 6 ovarioles et spermatheque
<i>F. provancheri</i>	<i>Myrmica incompleta</i> <i>Myrmica fracticornis</i>	Ailé et normal	22	Fréquentes
<i>F. quebecensis</i>	<i>Myrmica alaskensis</i>	Ailé et normal, ou aptère et faiblement ergatoïde	28	Fréquentes
<i>F. chamberlini</i>	<i>Manica mutica</i>	Aptère et faiblement ergatoïde	28	Rares
<i>F. nitidulus</i>	Groupe <i>Formica rufa</i> <i>Formica exsecta</i>	Fortement ergatoïde	30	Rares
<i>F. diversipilosus</i>	<i>Formica obscuripes</i> <i>Formica haemorrhoidalis</i> <i>Formica integroides</i>	Fortement ergatoïde	?	Rares
<i>F. hirticornis</i>	<i>Formica obscuripes</i>	Fortement ergatoïde	?	?
<i>F. sibiricus</i>	<i>Formica pisarskii</i>	Inconnu	?	?

les espèces du groupe *provancheri* produisent régulièrement des ergatomorphes avec des organes complets, donc capables d'assurer la fonction de reproductrice active (tableau V). Par contre, les intermorphes des espèces étudiées ressemblent plus aux gynomorphes en possédant en général le nombre maximal de 6 ovarioles, trois par ovaire, et une spermathèque bien développée.

L'analyse de nos échantillons de colonies naturelles indique que les gynomorphes désaillées, ainsi qu'un fort pourcentage des intermorphes sont inséminées; cette observation se vérifie chez toutes les espèces, sauf dans les cas de *F. hirticornis* et de *F. sibiricus* pour lesquelles ce genre de données manquent encore. Autant que l'on puisse en juger, chaque colonie contient une seule femelle féconde et, souvent, un certain nombre de reproductrices potentielles inséminées, mais infécondes. Ces dernières peuvent devenir fécondes seulement lorsque la reine active disparaît, ou bien si elles quittent le nid parental pour fonder leur propre colonie ailleurs dans le même nid hôte ou dans un autre nid hôte. Récemment Elgert & Rosengren (1977), puis Elgert (1981) ont montré que *nitidulus* peut suivre les pistes chimiques de son hôte, ce qui ouvre la porte à de nouvelles explications sur la dissémination des xénobiontes. Staeger (1925) avait déjà montré que toutes les castes de ce xénobionte pouvaient suivre les pistes (véritables routes) de *Formica pratensis* et même les quitter parfois pour butiner dans les environs, sans la présence des hôtes. La récolte de reproductrices isolées dans une colonie hôte indique la possibilité de fondation par une femelle seule. Le fait qu'une même colonie hôte abrite plusieurs colonies différentes de *Formicoxenus* laisse croire également à la possibilité du bouturage.

La disparition des ailes chez la majorité des mâles et des reproductrices a sans doute influencé la biologie de la reproduction. On sait pour quelques espèces que les femelles ailées et les intermorphes manifestent un comportement d'appel sexuel lorsqu'elles se tiennent à l'extérieur du nid de l'hôte. Elles attirent alors les mâles au moyen d'une phéromone produite par la glande à poison (Buschinger, 1976b; Buschinger *et al.*, 1980). En outre, nous avons noté des tentatives d'accouplements par des mâles aptères, à l'intérieur du nid de *quebecensis*. On ignore si un vol nuptial existe encore chez les espèces du groupe *provancheri* qui peuvent produire simultanément des mâles et des gynomorphes ailés, ou bien si les gynomorphes ailées inséminées au sol effectuent un vol.

Suit maintenant un résumé de la biologie connue des différentes espèces.

Formicoxenus provancheri

Cette fourmi se développe habituellement dans des colonies prospères et polygynes (polygynie fonctionnelle) de *Myrmica incompleta* Provancher (= *brevinodis* Emery, Francoeur & Béique, 1966). Kannowski (1957) rapporte un cas d'association avec *Myrmica fracticornis*. Plusieurs auteurs (Wheeler, 1901, 1903, 1910; Holliday, 1904; Buschinger *et al.*, 1980) ont publié des études parfois détaillées sur sa biologie. Nous rapportons ici des observations effectuées en nature et en laboratoire sur deux populations de colonies provenant chacune d'une zone rocheuse et humide d'un pâturage. La première provient de la municipalité de Saint-Augustin, à proximité de la localité d'origine de l'holotype, dans l'actuelle région métropolitaine de Québec, et l'autre, de la région de Lac Mégantic, au sud du Québec, près de la frontière du Maine (É.-U.).

Les chambres de *provancheri* furent trouvées dans le sol, soit sous des herbes et des mousses, soit sous des roches, fréquemment dans la périphérie du nid hôte. Selon la taille des colonies, elles possèdent un diamètre de 0,5 à 3,0 cm. Toujours des galeries et des chambres de l'espèce hôte les entourent ou les jouxtent. Des chambres voisines à l'intérieur du nid de la *Myrmica* hôte peuvent appartenir à une même colonie ou, le plus souvent, à des colonies différentes, issues ou non d'une colonie mère. Des bagarres fréquemment observées entre individus de 2 chambres voisines supportent cette dernière interprétation. La possibilité que des colonies deviennent polycaliques ou bien forment des boutures demeure encore à démontrer. Kannowski (1957) mentionne un cas où une colonie semblait vivre seule parce que son nid n'était pas directement associé à un nid de *Myrmica*. Nos observations en nature sur cette espèce et sur *quebecensis* indiquent qu'il s'agirait d'une situation essentiellement temporaire, suite à un déménagement récent de la colonie hôte.

Des colonies de *provancheri* récoltées dans le nid d'une seule colonie hôte peuvent être fusionnées dans des nids artificiels après des combats plus ou moins importants. Alors des individus se manifestent une intolérance réciproque très visible: ce sont des reines actives ou potentielles. Devant l'impossibilité de s'isoler physiquement des *Myrmica* hôtes, les membres d'une même colonie interdiront avec agressivité à ces dernières l'accès à l'espace environnant immédiatement leur couvain, comme d'ailleurs aux *provancheri* étrangers. Ils peuvent par contre y incorporer des larves de *Myrmica* qui servent peut-être de nourriture au couvain de *provancheri*; fait certain, ce dernier est pourvu de nourriture

solide. Les adultes peuvent dévorer leur couvain lorsque la cohésion sociale semble perdue par suite de bouleversements trop intenses et répétés dans le nid ou sous l'action de conditions inadéquates de développement. Un cas d'échange trophallactique fut observé entre deux individus.

Des *provancheri* furent souvent observés rampant sur le corps, 3 à 5 fois plus grand, de leurs hôtes et le léchant vigoureusement. Wheeler (1910) a déjà noté que, durant ce léchage (shampooing), le xénobionte reçoit de la nourriture régurgitée de son hôte. Nos observations en laboratoire laissent croire que ce léchage de l'hôte représente peut-être une forme de comportement d'apaisement. Lorsqu'une ouvrière de *F. provancheri* approche de front une *Myrmica* au repos, elle touche d'abord une antenne. Habituellement, la *Myrmica* recule brusquement ou chasse le xénobionte. Par contre, si ce dernier approche par l'arrière ou sur le côté, il commence immédiatement à lécher les pattes et le corps de la *Myrmica*, en se dirigeant vers la tête pour finalement atteindre la base des mandibules, sans aucun contact avec les antennes de la *Myrmica*. Cette dernière peut alors lever légèrement la tête permettant à l'autre de lécher la base d'une mandibule et, ainsi, atteindre les autres pièces buccales. La *Myrmica* ouvre alors les mandibules et régurgite une gouttelette de nourriture au xénobionte. Par ailleurs, l'échange de nourriture entre 2 *Myrmica* lui procure une occasion plus facile de s'approvisionner subrepticement. En laboratoire, nous avons pu constater que les *provancheri* circulant dans les chambres de *M. incompleta* manifestent parfois une forte agressivité en s'attaquant au scape d'une antenne, allant jusqu'à déplacer l'hôte qui essaie de rester plaqué au sol, comme dominé. Parfois juchées sur le dos de la *Myrmica*, elles la retiennent alors durant de longs moments.

Les reproducteurs de *provancheri* sont des mâles ailés normaux qui peuvent féconder n'importe quelle forme femelle pourvue d'une spermathèque. Aucun mâle aptère ne fut produit parmi les 140 obtenus en élevage. La production de gynomorphes reste très rare, comparée aux autres catégories de femelles (tableau IV). Des 32 échantillons récoltés en nature (en 1979, 1983 et 1984) dans les deux localités déjà citées, 3 n'ont fourni que 4 gynomorphes désaillées et 3 pupes. Seulement 2 des 24 colonies gardées en laboratoire pendant des périodes variables de temps ont produit quelque 17 adultes et 2 pupes de femelles ailées; ces 2 colonies très prospères provenaient d'un même nid hôte. Par contre, les intermorphes représentent environ 36% des adultes. Les individus avec un tronc d'ergato-

morphe (formes 2 à 4) constituent la majorité des intermorphes.

Les intermorphes, comme les gynomorphes, possèdent généralement deux ovaires de trois ovarioles et une spermathèque. La plupart d'entre elles sont inséminées. Cependant, une seule femelle par colonie semble féconde, exerçant la fonction de reproductrice active (true queen). Fait inhabituel chez les formicides, les ergatomorphes possèdent aussi en général 6 ovarioles (rarement 5 ou 7), mais environ les deux tiers seulement ont une spermathèque. Cette espèce se caractérise donc par une monogynie fonctionnelle et un polymorphisme marqué des reproductrices actives (Buschinger, 1968; Buschinger et al., 1980).

On a pu observer en laboratoire des intermorphes manifestant un comportement d'appel près de leur nid, ainsi que leur accouplement. Au moins une partie des femelles inséminées semble retourner dans la colonie mère et y demeurer. Nous avons aussi trouvé en nature des reproductrices seules, apparemment en voie de fonder leur propre colonie.

Formicoxenus quebecensis

Cette nouvelle espèce vit dans des colonies prospères et le plus souvent polygynes (polygynie fonctionnelle) de *Myrmica alaskensis* Wheeler (= *kuschei* Wheeler). Des individus furent trouvés circulant dans les chambres et les galeries de l'espèce hôte qui habite les souches et les branches pourries jonchant le sol, ainsi que dans la terre et sous les mousses. Elle creuse en particulier des galeries le long des racines de conifères, où elle entretient des pucerons. Des colonies de *quebecensis* furent trouvées dans de petites chambres creusées dans le bois mort et dans des amas adjacents de mousses, dans l'humus sous-jacent à la litière ou plus rarement sous une roche. Deux des 27 échantillons furent récoltés chacun dans un nid abandonné de *M. alaskensis*. On suppose que les colonies de *Myrmica* avaient déménagé dans un meilleur site de nidification et que les *Formicoxenus* ne les avaient pas encore rejointes, ou bien que la colonie hôte s'était éteinte. Une colonie ne peut survivre sans hôte en laboratoire.

Les relations de *quebecensis* avec son hôte semblent essentiellement identiques à celles de *provancheri*. Vivant dans un nid artificiel, des ergatomorphes et des intermorphes vont régulièrement dans les chambres de la *Myrmica* hôte où elles s'activent constamment. Après les avoir montées, elles les lèchent avidement jusqu'à ce qu'elles atteignent finalement les pièces buccales et reçoivent alors de la nourriture régurgitée. Par-

fois, elles se limitent à tâtonner les joues et les antennes de l'hôte avec leurs propres antennes. *F. quebecensis* exhibe une forte tendance à se coucher sur le dos de son hôte et à lui enlacer le thorax de ses 6 pattes. Elles peuvent même s'associer à 3 dans ce manège, écrasant ainsi la *Myrmica*. S'agirait-il d'une méthode d'apaisement ou de domination? On a vu des *Myrmica* lécher le xénobionte. Comme pour *provancheri*, nous avons observé des adultes qui triturèrent leurs propres larves et pupes mortes, ou bien des larves en train de manger des morceaux de pupes. Ce comportement fut probablement induit par des conditions initiales d'élevage inadéquates. Ces observations montrent simplement que les larves ingurgitent des particules solides, apportées par les adultes. Ces derniers lèchent des cadavres frais de drosophiles, mais sans essayer de les dépecer.

F. quebecensis produit 2 sortes de mâles: une forme normale ailée et une forme aptère légèrement ergatoïde. Toutes 2 apparaissent en nombre à peu près égaux dans 7 colonies élevées en laboratoire, alors que 9 autres produisirent seulement quelques mâles aptères. Les gynomorphes restent rares en nature. Seulement 3 des 42 échantillons récoltés jusqu'à maintenant contenaient une gynomorphe désailée. Sur 16 colonies gardées en élevage et produisant de nombreuses intermorphes parmi les pupes femelles, une seule donna quelque 8 pupes de gynomorphes.

La majorité des colonies récoltées semblait contenir une seule reine intermorphique, au gastre distendu signalant une ovogénèse en cours. L'une des 3 gynomorphes désailées fut disséquée: bien qu'inséminée, elle n'était pas la reproductrice active de sa colonie. Cette espèce offre aussi une série de formes intermorphiques dominée par les catégories 2 à 4. Les ergatomorphes apparaissent plus abondantes que les intermorphes par une marge de 22% (tableau IV). La dissection de 63 spécimens frais provenant de plusieurs colonies révèle les possibilités suivantes: a) une gynomorphe désailée possédait 6 ovarioles en début de croissance et une spermathèque pleine; b) une intermorphe supérieure de forme 8 avait 6 courts ovarioles et un réceptacle rempli de sperme; c) 17 intermorphes de forme 4 présentaient 6 ovarioles et une spermathèque; un seul spécimen avait un réceptacle séminal vide, alors que 3 autres offraient des ovarioles en phase de croissance (comme chez la gynomorphe); une reine fonctionnelle affichait de très longs ovarioles et des corps jaunes; d) 4 ergatomorphes avaient 6 courts ovarioles et une spermathèque pleine; les ovarioles de l'une d'elles étaient légèrement en croissance; e) 36 ergatomorphes présentaient 6 courts

ovarioles et un réceptacle séminal vide; f) 4 ergatomorphes avaient 6 ovarioles courts, mais pas de spermathèque.

Ainsi, comme chez *provancheri*, la plupart des femelles reproductrices sont des intermorphes ou même des ergatomorphes, et un nombre considérable de femelles inséminées restent infécondes à l'intérieur des nids. Nous pensons que les quelques spécimens avec des ovarioles en croissance quittent probablement la colonie au printemps pour tenter d'établir leur propre colonie.

L'organisation sociale de *quebecensis* apparaît également similaire à celle de *provancheri*. On a trouvé quelques nids de *Myrmica alaskensis* abritant 2 ou 3 colonies de xénobiontes. Lorsque placés ensemble dans un nid artificiel, leurs membres ont souvent été vus en train de se battre, en particulier les intermorphes au gastre distendu (reines ou individus avec ovarioles en croissance?).

On ne connaît encore rien du comportement d'accouplement ou de la fondation des colonies, si ce n'est les tentatives d'accouplement des mâles aptères, à l'intérieur d'un nid artificiel.

Formicoxenus chamberlini

Wheeler (1904), puis Buschinger & Francœur (1983) ont présenté des informations fragmentaires sur la biologie de ce xénobionte dont l'espèce hôte est une grande fourmi terricole et plutôt xérophile, *Manica mutica*. Cette dernière niche dans des milieux ouverts, gazonnés ou faiblement arbustifs, et des forêts de conifères plus ou moins ouvertes. Les nids sont construits dans la terre, sous des roches ou des surfaces plus ou moins recouvertes de végétation; des cratères de déblais signalent souvent leur présence (observations complémentaires de Buschinger & Francœur, 1983, au Utah).

Les habitudes de nidification et le comportement alimentaire de *chamberlini* apparaissent similaires à ceux du groupe *provancheri*. Nous avons trouvé des chambres creusées dans le sol, entourées des galeries du nid de l'hôte où le xénobionte circule librement. En laboratoire, il obtient de la nourriture régurgitée de la *Manica* hôte; nous n'avons noté aucun échange trophallactique entre les *chamberlini*. Leur agressivité semblait moins forte envers leur hôte que celle des espèces du groupe *provancheri*.

Le mâle ressemble beaucoup au mâle aptère de *quebecensis*, mais apparaît plus ergatoïde surtout par les caractéristiques des antennes, du pronotum et du propodéum. La forme gynomorphe semble aussi rare que dans le groupe *provancheri*

(tableau IV). Nous avons vu une seule gynomorphe pour une récolte de 98 spécimens. Les intermorphes inférieures apparaissent aussi fréquentes que les ergatomorphes, tandis que les formes supérieures restent rares, comme dans le cas des deux espèces précédentes.

Les intermorphes possèdent généralement 6 ovarioles et une spermathèque, alors que les ergatomorphes n'ont que 2 ovarioles et pas de réceptacle sérial. Nous ne pouvons déterminer si *chamberlini* présente une monogynie fonctionnelle, parce que notre échantillonnage s'est fait en août pendant que les mâles et les nouvelles femelles habitaient encore les nids. Nous avons trouvé 2 intermorphes avec une spermathèque remplie, mais dont les ovarioles étaient courts. Ces spécimens auraient pu être inséminés peu de temps avant leur capture, ce qui permet de soutenir que l'accouplement peut se faire à l'intérieur ou près du nid parental. Le comportement sexuel et le mode de fondation de nouvelles colonies demeurent inconnus.

Formicoxenus nitidulus

La biologie de ce xénobionte européen s'avère la plus connue et la mieux documentée dans le genre. Les principales espèces hôtes sont *Formica rufa*, *F. polyctena*, *F. lugubris*, *F. aquilonia* et *F. pratensis*; il peut vivre aussi avec *F. truncorum* et *F. exsecta* (Wheeler, 1910; Stitz, 1939; Buschinger & Winter, 1976). Les sites de nidification à l'intérieur des monticules en chaume de ces *Formica* peuvent être des brindilles creuses, des tiges d'herbacées, des cônes de pins, des cocons vides de cétoines (coléoptères), le bois et l'écorce de souche d'arbre.

Les ouvrières de *nitidulus* sont capables de voler de la nourriture, lors d'un échange trophallactique entre ouvrières *Formica*, et de solliciter de la nourriture directement des ouvrières de l'espèce hôte (Staeger, 1925; Buschinger, 1976a). Même les mâles peuvent demander de la nourriture à leurs hôtes. Laissées à elles-mêmes, les ouvrières de *nitidulus* peuvent prendre du miel ou même lécher la surface huileuse d'une noisette (Staeger, 1925). Elles mangent souvent leur propre couvain en captivité. Dans des colonies mixtes expérimentales de *F. nitidulus* et d'ouvrières de *Leptothorax acervorum*, ces dernières nourrissent les larves de *Formicoxenus* avec des particules d'aliments solides comme elles le feraient pour leur propre couvain. Les larves consomment ces sources de protéines, généralement des restes d'insectes, selon leur habitude (Buschinger, 1976a).

Les femelles présentent une série complète d'intermorphes, dont l'abondance moyenne ap-

paraît similaire à celle de *diversipilosus* (tableau IV). Alors que les intermorphes et les gynomorphes possèdent le nombre caractéristique de 6 ovarioles et une spermathèque, les ergatomorphes ont habituellement 2 ovarioles et pas de spermathèque. En fait, une spermathèque fut trouvée chez seulement 3 des 128 ergatomorphes disséquées (Buschinger, 1976a).

L'organisation sociale chez *nitidulus* consiste en une monogynie fonctionnelle (Buschinger & Winter, 1976); de façon constante, il n'y a qu'une seule intermorphes ou gynomorphe féconde par colonie, et souvent quelques reines potentielles additionnelles, inséminées mais infécondes. Fréquemment, un monticule de *Formica* héberge quelques colonies séparées, dont les membres se battent lorsque mis en présence artificiellement. Aucune donnée n'est encore disponible sur la polycalie ou le bourgeonnement; cependant, la fondation de colonies par de jeunes reines seules apparaît fréquente (Buschinger & Winter, 1976).

Le comportement sexuel fut décrit par Buschinger (1976b). Il implique un appel avec production de phéromone par les jeunes femelles installées au sommet du nid de l'espèce hôte. Stumper (1918) rapporte que *nitidulus* feint souvent la mort quand elle est attaquée, alors que Staeger (1925) signale qu'elle peut en outre soulever le gastre, sortir l'aiguillon au bout duquel apparaît alors une gouttelette de liquide. Il s'agirait pour l'attaquant d'un répulsif dont la volatilisation serait facilitée par la membrane dorsale de l'aiguillon.

Formicoxenus diversipilosus

La biologie de cette fourmi, qui s'apparente à celle de *nitidulus*, a fait l'objet d'études sur des populations de l'état de Washington (Smith, 1939, 1956; Alpert & Akre, 1973), ainsi que du parc Yellowstone, au Wyoming (Buschinger, 1979; sous le nom de *hirticornis*). Ses espèces hôtes sont *Formica obscuripes*, *F. haemorrhoidalis* et *F. integroides* (Snelling, 1965; sous le nom de *hirticornis*), qui construisent des monticules de chaume, souvent autour d'une souche d'arbre. C'est à l'intérieur de ceux-ci que *diversipilosus* aménage ses chambres dans des brindilles creuses, des touffes de racines et de brindilles mêlées de terre, ou des amas de matières organiques végétales en décomposition. Elle habite aussi des cavités dans l'écorce et le bois de la souche centrale des monticules. Smith (1956) rapporte la présence d'un nid dans du bois pourri près d'une colonie de *F. obscuripes*.

Alpert & Akre (1973) ont étudié les relations de *diversipilosus* avec ses hôtes. Elle est capable de voler de la nourriture quand 2 ouvrières de

Formica s'en échangent ou d'en obtenir directement des pièces buccales d'une ouvrière hôte. Ils observèrent en outre que ce xénobionte peut s'alimenter lui-même de miel, d'eau sucrée, de sucre et d'agar, mais dédaigne les insectes morts. Si une colonie devient déclinante, les adultes attaquent et dévorent leur propre couvain. Des échanges trophallactiques existent entre eux.

Les femelles offrent une série complète de formes intermédiaires entre l'ergatomorphe et la gynomorphe, mais leur importance relative semble moins grande que chez les espèces plus primitives (tableau IV). Les intermorphes supérieures demeurent les plus rares. L'étude de Buschinger (1979) laisse croire à une monogynie fonctionnelle. Les 4 ergatomorphes disséquées possédaient 2 ou 3 ovarioles, mais pas de spermathèque, comme chez *chamberlini*. L'éthologie de l'accouplement ressemble à celle de *nitidulus* (Alpert & Akre, 1973). Le comportement d'appel de la femelle n'a pas encore été observé. Le mode de fondation des colonies n'est pas élucidé. Buschinger (1979) a trouvé deux gynomorphes, désaillées et isolées, qui semblaient se comporter comme des fondatrices. L'organisation sociale observée chez ce xénobionte suggère aussi la possibilité de bouturage.

Formicoxenus hirticornis

Cette fourmi construit son nid à l'intérieur des nids de chaume de *Formica obscuripes*. On ne sait rien sur la structure des nids, de l'organisation de la colonie, et des relations entre *hirticornis* et son espèce hôte. Weber (1935) rapporte l'attaque par une ouvrière de *Formica obscuripes* d'un *hirticornis* et sa mort peu après, dans des conditions artificielles. Il est fort possible que sa biologie s'apparente beaucoup à celle de *diversipilosus*. L'examen des quelques séries disponibles de spécimens révèle l'existence de plusieurs formes habituelles d'intermorphes.

Formicoxenus sibiricus

Cette fourmi de la Sibérie orientale fut trouvée dans un monticule de chaume d'une *Formica* appelée *pressilabris* par Dlussky, en 1963. L'année suivante, celui-ci décrit l'hôte de *sibiricus* comme une nouvelle espèce sous le nom de *pisarskii*. Seulement quelques ergatomorphes représentent cette espèce dont la biologie demeure totalement inconnue.

PHYLOGÉNIE ET BIOGÉOGRAPHIE

L'analyse comparée des caractéristiques des espèces et des groupes d'espèces permet d'identifier une double tendance évolutive au sein

du genre et des gradients de variations pour quelques structures. Il en découle d'intéressantes conclusions et hypothèses sur la phylogénie et la biogéographie des *Formicoxenus*.

Les groupes d'espèces

La reconnaissance de groupes d'espèces se fonde à la fois sur des ressemblances et des différences présentées par les espèces dans les éléments qualitatifs et quantitatifs de leur morphologie et de leur biologie. Le tableau VI condense les caractères les plus significatifs du point de vue de l'évolution. On trouvera d'autres détails dans la description formelle des groupes et des espèces.

Le groupe *provancheri* offre la forme la plus primitive du genre. Cette interprétation se justifie par l'isolement biométrique de son habitus (fig. 19: IC > 78; fig. 20: IC \geq 85), son association au genre primitif *Myrmica* et la relation générale de ses caractères avec ceux des autres groupes, en particulier l'amorce de l'évolution régressive du mâle vers l'ergatomorphie. Seules ces espèces produisent des mâles normaux et une grande proportion d'ergatomorphes potentiellement fécondes. Au sein du genre, la tendance générale à un allongement du corps se perçoit déjà chez *quebecensis*, en particulier au niveau du tronc et du pédicelle (fig. 31, 62-63).

Le groupe *chamberlini* s'apparente nettement au groupe précédent par l'habitus, la sculpture et la pilosité des femelles. La gracilité du corps augmente et se compare biométriquement à celle du complexe *hirticornis*. L'allongement du scape (fig. 29) et du pédicelle (fig. 31), ainsi qu'une articulation moins grande du postpétiole au gastre sont également significatifs à cet égard. Bien que l'ergatomorphie soit plus avancée, le mâle reste fortement similaire au mâle intermédiaire de *quebecensis*. On observe en particulier chez ces deux mâles la même touffe inusitée de poils sur l'aire triangulaire de l'apex du basimère (fig. 86-87). L'allongement général de la pilosité est un caractère dérivé, unique dans le genre. Les poils à marge denticulée ou à extrémité multifide augmentent en nombre.

Le groupe *nitidulus* présente un mélange révélateur d'éléments dérivés et primitifs. Son habitus se distingue par plusieurs caractères évolués: élargissement important du front (fig. 30), scapes (fig. 29) et tibiais (fig. 13) plus courts, ventrum du pédicelle (fig. 65), sculpture et pilosité modifiés. Bien que *nitidulus* ait suivi une voie évolutive singulière, elle possède des caractéristiques femelles qui la relient sans aucun doute au groupe *provancheri*: alitrone ressemblant à celui de *quebecensis* (fig. 63, 65), membrane dorsale de l'ai-

TABLEAU VI
Principales caractéristiques évolutives des groupes d'espèce du genre *Formicoxenus*

Caractères	Groupes			
	<i>provancheri</i>	<i>chamberlini</i>	<i>nitidulus</i>	<i>hirticornis</i>
Généraux				
1. Genre hôte	<i>Myrmica</i>	<i>Manica</i>	<i>Formica</i>	<i>Formica</i>
2. Aile antérieure cellule cubitale cellule discoïdale	plus trapue trapue et arquée grande	inconnue (probablement assez semblable à celles du groupe <i>provancheri</i>)	plus élancée plus allongée et droite petite	plus élancée plus allongée et droite petite
3. Nombre de chromosomes (2n)	22 et 28	28	30	inconnu (30-34?)
4. Articulation du post- pétole au gastre	grande	moins grande	moyenne	petite
Des femelles				
5. Gracilité du corps	forme plus compacte	forme plus élancée	forme plus élancée	forme élancée
6. Pilosité du corps	abondante, de longueur moyenne	très abondante et longue	réduite et courte	assez abondante et courte
type de poils	plutôt effilés, marge parfois denticulée, à extrémité simple ou multifide	effilés ou élargis et denticulés, à extrémité multifide	fins et simples	fins et simples ou larges et multifides
7. Sculpture du corps (gastre exclus)	costée-aréolée	plus costée-aréolée	absente, sauf sur les joues où elle est costée et aréolée- réticulée	aréolée-réticulée

TABLEAU VI (suite)

Caractères	Groupes		
	<i>provancheri</i>	<i>chamberlini</i>	<i>nitidulus</i>
8. Aiguillon: stylet gonostyles	long, membrane postéro-dorsale allongés segment apical long et peu distinct trapu et haut sommets anguleux	moins long, membrane postéro-dorsale allongés segment apical court et digitiforme allongé et bas sommets arrondis	court et compact, membrane postéro-dorsale trapus segment apical long et digitiforme trapu et haut sommets anguleux lamelle ventrale
9. Pétiole	volumineux et transverse	moins volumineux	court et transverse épine ventrale
Des mâles			
11. Forme	normale et intermédiaire	intermédiaire	ergatoïde
12. Socii	allongés poils longs et nombreux plus longs que les valves internes, moitié apicale des télomères bien développée	trapus et pubescents poils très longs et nombreux idem	réduits poils courts et clairsemés faiblement plus longs que les valves internes, moitié apicale des télomères peu développée
13. Paramères			ergatoïde absents égaux aux valves internes, moitié apicale des télomères peu développée

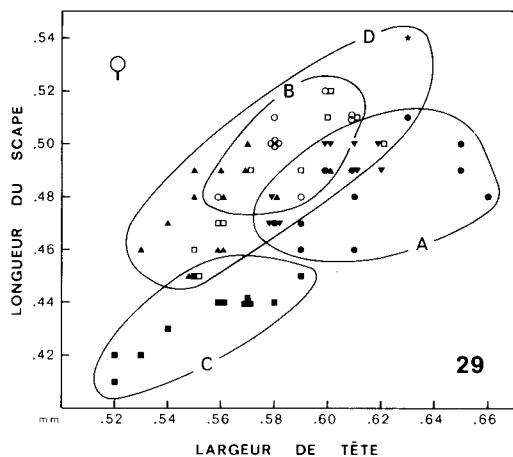


Figure 29. Variations de la longueur du scape par rapport à la largeur de la tête chez les ergatomorphes du genre *Formicoxenus*. A. groupe *provancheri*: (●) *provancheri*, (▼) *quebecensis*. B. groupe *chamberlini*: (○) *chamberlini*. C. groupe *nitidulus*: (■) *nitidulus*. D. groupe *hirticornis*: (▲) *diversipilosus*, (□) *hirticornis*, (★) *sibiricus*.

guillon, dorsum du pédicelle, costae des joues, paramères plus longs que les valves internes. Ce fait constitue une clef essentielle pour comprendre les relations phylogénétiques entre les *Formicoxenus*. En dépit de leurs particularités, les scapes et le pédicelle présentent des valeurs qui s'alignent sur celles du groupe *provancheri* (fig. 29, 31). Le scape des *nitidulus* femelles est le plus court dans le genre, d'où une forme plus massive; par contre, chez le mâle ergatoïde, la longueur du scape s'avère intermédiaire entre celle des groupes *provancheri* et *hirticornis*. On note également des caractères ou des tendances identiques à ceux du groupe *hirticornis*, entre autres l'articulation moins importante du gastre, la sculpture aréolée-réticulée de la moitié postérieure des joues et autour des yeux, la pilosité fine, la forme de l'aile antérieure, le mâle ergatoïde, l'association au genre *Formica*. Le phénomène de la réduction (abondance ou taille) de plusieurs éléments et le syndrome du pédicelle semblerait indiquer un potentiel évolutif vers un parasitisme encore plus poussé.

Le groupe *hirticornis* apparaît comme le plus récent dans le genre par l'habitus du corps, le type de sculpture et son développement sur les appendices, la pilosité, la forte réduction de l'articulation du gastre, les genitalia mâles et probablement un nombre plus élevé de chromosomes. La dominance des poils courts et multifides au détriment des poils fins laisse croire que le complexe *hirticornis-sibiricus* serait plus évolué que *diversipilosus*. Par contre, chez cette

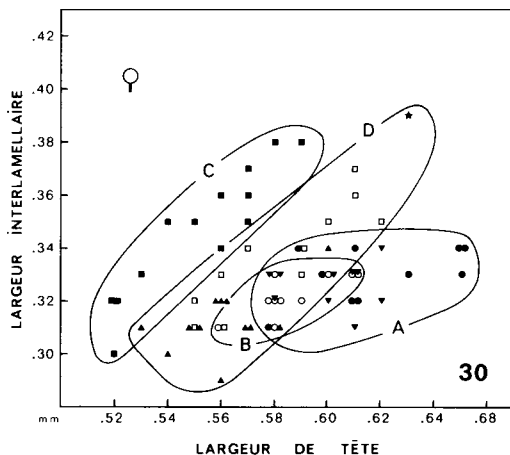


Figure 30. Variations de la largeur interlamellaire par rapport à celle de la tête chez les ergatomorphes du genre *Formicoxenus*. Symboles des espèces comme à la figure 29.

dernière, l'uniformisation de l'épaisseur des rides de la sculpture (voir fig. 10, 55-56) semble un processus plus évolué qui se traduit par un réticulum plus régulier et des rosettes pilifères moins accentuées. L'épine ventrale du postpétiole chez *sibiricus* apparaît comme un caractère récent et nettement secondaire, dérivé directement de la forme du sternum affichée par les deux autres espèces. Ce type de sternum s'apparente à celui de *quebecensis*. Les indices du pétiole et du postpétiole indiquent une tendance différente de variations dans le genre (fig. 31). Ces relations devront être révisées à la lumière de nouvelles données sur les espèces moins connues.

Dualité interne du genre

Le tableau VII présente les caractéristiques différentielles des deux branches évolutives identifiées à l'intérieur du genre *Formicoxenus*. À cause du nombre limité d'espèces, nous n'avons pas jugé utile de traduire ce phénomène dans la nomenclature par la création de deux sous-genres.

La branche P rassemble des espèces ayant conservé des caractères plus primitifs, en particulier au niveau de l'habitus du corps, des ailes antérieures, de la sculpture, de la pilosité, du postpétiole, du type de mâle. Par ailleurs, on note des tendances évolutives propres. Le corps, les ailes, l'aiguillon et la capsule génitale demeurent plus robustes. La sculpture évolue vers une forme plus costée. Dans l'ordre suivant des espèces *provancheri* → *quebecensis* → *chamberlini*, des tendances à l'augmentation se manifestent dans la longueur des scapes et de la pilosité, dans le nombre de poils à extrémité multifide ou à marge

denticulée. Inversement, la largeur de la tête et la hauteur du pétiole des femelles, la longueur des articles du funicule et des socii des mâles diminuent. Les ocelles des mâles atteignent un développement maximal chez *quebecensis* (tableau I). La forme la plus évoluée de cette branche est *chamberlini* dont l'isolement serait probablement assez ancien.

Dans la branche E, on observe une transformation de la forme du corps, des ailes antérieures, de l'aiguillon, de la pilosité et de la sculpture, de même qu'une réduction concomitante au niveau de plusieurs structures. On pense que cette tendance aurait provoqué l'apparition des deux nouvelles formes de poils, à partir de ceux de la branche P. Le poil fin court est une diminution d'un poil effilé simple. Le raccourcissement de la tige d'un poil élargi, à marge denticulée et à extrémité bi- ou trifide conduit à une forme en balai où toutes les subdivisions sont concentrées à l'extrémité terminale.

Gradients de variations morphologiques

La comparaison de diverses structures a permis de déduire des rapports phylogénétiques entre

les espèces. Reportée globalement à l'échelle du genre, elle met en évidence quelques gradients de variations à partir des espèces ayant conservé des caractères primitifs vers les espèces plus évoluées (*provancheri* → *sibiricus*).

La taille a globalement tendance à diminuer, ce qui a un impact sur des structures comme les maxilles, l'aiguillon des femelles et les genitalia mâles. De plus, le corps devient plus gracile, moins large et plus long, ce qui affecte même les ailes (fig. 15-17). La réduction de l'articulation du postpétiole au gastre, très large dans le groupe *provancheri*, s'amorce chez *chamberlini*, se continue avec *nitidulus* et atteint un maximum dans le groupe *hirticornis*. On note une augmentation de l'importance du front au niveau des lamelles avec la diminution de la largeur de la tête (fig. 30); les valeurs les plus fortes se rencontrent dans ce cas chez *nitidulus*. Le stylet de l'aiguillon d'abord long et relativement droit devient plus court et plus arqué; la membrane dorsale de l'extrémité postérieure disparaît chez le groupe *hirticornis*. Proportionnellement à la taille de la maxille, la longueur des palpes diminue.

Phénomène unique chez les formicides, une modification graduelle de la forme mâle devient

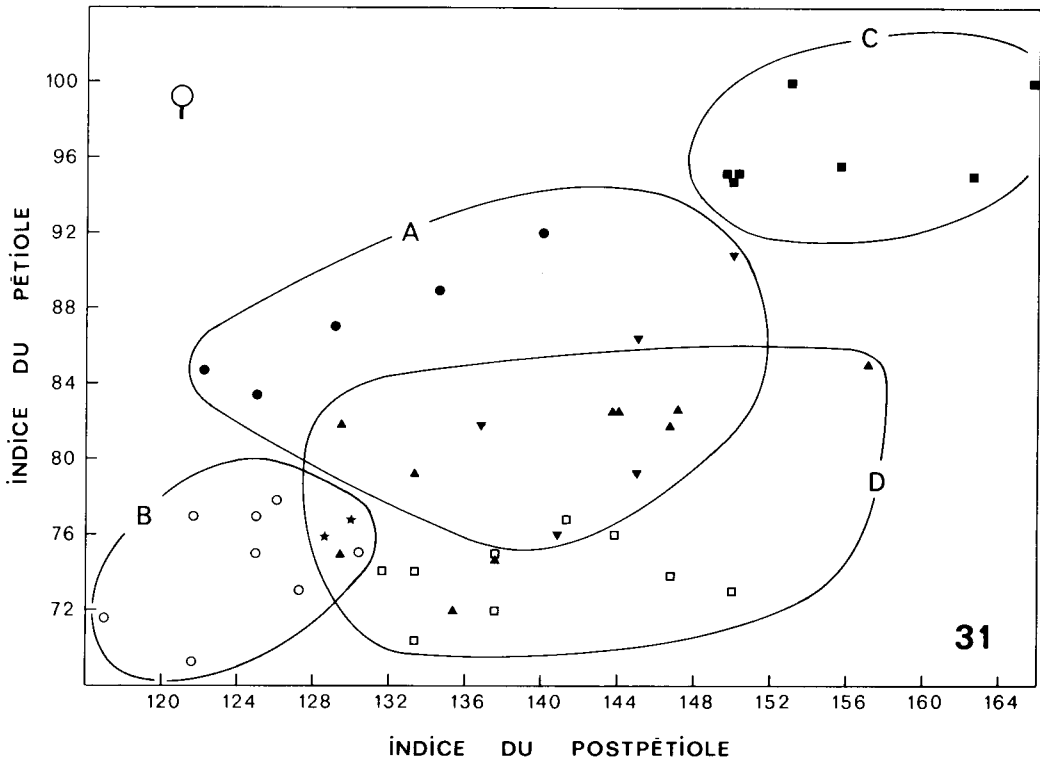


Figure 31. Évolution du pédicelle selon les variations de l'indice du pétiole par rapport à l'indice du postpétiole chez les ergatomorphes du genre *Formicoxenus*. Symboles des espèces comme à la figure 29.

TABLEAU VII
Caractérisation des deux branches évolutives
identifiées dans le genre *Formicoxenus*

Caractères	Branche P	Branche E
Généraux		
1. Sous-familles des hôtes	Myrmicinae	Formicinae
2. Ailes antérieures cellule cubitale cellule discoïdale	plus trapues arquée grande	plus élancées droite petite
3. Nombre de chromosomes (2n)	22 et 28	30 et (?)
4. Taille du postpétiole et articulation au gastre	volumineuses	réduites
5. Taille du corps	plus grande	plus petite
6. Profil de l'alitrone	haut et convexe	bas et droit
Des femelles		
7. Pilosité	plus longue, à formes différentes	plus courte, à formes différentes
8. Sculpture	costée-aréolée, sans rosettes pilifères	aréolée-réticulée avec rosettes pilifères
9. Aiguillon	plus long et droit	plus court et convexe
10. Diamètre des yeux	proportionnellement plus grand	proportionnellement plus petit
11. Pilosité à l'apex du gastre	régulière	en touffe
Des mâles		
12. Forme	normale et intermédiaire	ergatoïde
13. Socii	développés	régressés
14. Paramères	allongés	raccourcis
15. Cuspis des volselles	plus grand	plus petit

apparente à l'échelle du genre. Les espèces du groupe *provancheri* produisent des mâles ailés, leptothoraciformes. Chez *F. quebecensis* et *F. chamberlini*, on trouve des mâles aptères qualifiés d'intermédiaires. Ceux-ci présentent non seulement une réduction de l'alitrone, mais aussi un début de transformation des structures qui tend vers la forme ergatoïde. Enfin, les mâles des groupes *nitidulus* et *hirticornis* ressemblent fortement à des ergatomorphes. Cette réduction du dimorphisme sexuel s'accompagne de modifications de l'extrémité du gastre des mâles ergatoïdes: les genitalia au repos sont plus rentrés dans le gastre; les télomères sont réduits; les poils sont moins nombreux et plus courts sur la huitième sternite; les socii régressent chez *nitidulus* et disparaissent chez *diversipilosus* et *hirticornis*.

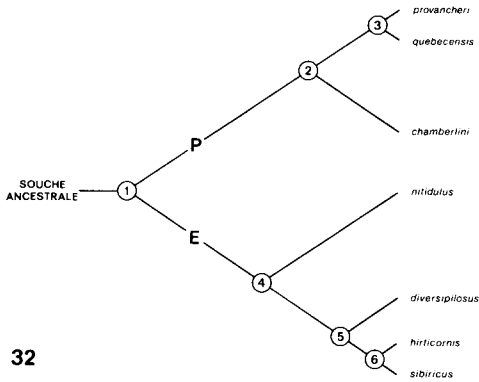
Les variations présentées par les antennes des mâles s'avèrent particulièrement intéressantes. Dans le groupe *provancheri*, elles sont

très longues et les articles 2 à 10 du funicule sont cylindriques, allongés et subégaux. Ces articles deviennent plus trapus chez *chamberlini*, mais restent encore subégaux. Les antennes des mâles ergatoïdes présentent une conformation totalement différente: comme chez les femelles, les articles 2 à 10 du funicule ont une forme trapézoïdale et leur volume augmente graduellement. L'imitation est quasi parfaite chez *nitidulus* dont le funicule se termine par une faible massue. Les mâles de *diversipilosus* et de *hirticornis* possèdent des antennes dont les derniers articles sont plus allongés mais non renflés (fig. 35-38).

Phylogénie

Une synthèse des observations et des interprétations accumulées jusqu'ici permet d'esquisser une phylogénie illustrée à la figure 32.

Le genre *Formicoxenus* exhibe plusieurs caractères dérivés qui unissent ses espèces consti-



32

Figure 32. Phylogénie des espèces dans le genre *Formicoxenus*. P. Branche à caractères plus primitifs : à mâles de forme normale ou intermédiaire; espèces hôtes: des myrmicines. E. Branche à caractère plus évolués: mâles de forme ergatoïde; espèces hôtes: des formicines. Autres explications dans le texte.

tutives: pilosité des yeux composés, membrane dorsale à l'extrémité postérieure du stylet de l'aiguillon (secondairement régressée chez les espèces les plus récentes), poils à extrémité multifide, présence constante de poils dressés ou subdressés sur les appendices (scapes et tibias), genitalia mâles trapus, mode de vie xénobiotique, production régulière et importante d'intermorphes. De plus, les gradients de variations évolutives mis en évidence pour plusieurs structures, en particulier pour la transformation d'un mâle normal en mâle ergatoïde, renforcent les liens génériques entre les espèces.

Le prototype de la souche ancestrale aurait eu un habitus ressemblant à celui de *provancheri*, mais avec les caractéristiques suivantes: sculpture également costée et aréolée, pilosité moyennement abondante et longue sur le corps, à poils plus ou moins effilés et simples, et possiblement un nombre moins élevé de chromosomes (18-20). Il s'agit d'une forme libre, produisant très peu d'intermorphes et des mâles normaux. L'isolement s'établit progressivement par l'apparition de la xénobiose et de modifications morphologiques parallèles au niveau de la tête (clypéus, maxilles, yeux composés, scapes) et du gastre (aiguillon des femelles et genitalia des mâles), et par

l'amorce de l'ergatomorphie des mâles. Après l'adoption définitive d'un mode de vie xénobiotique et d'une production importante d'intermorphes, une nouvelle tendance à la variation morphologique et à la spécialisation dans la sélection des espèces hôtes se développe au point de scinder la souche ancestrale en deux lignées évolutives distinctes (fig. 32, n° 1), mais complémentaires par rapport au potentiel initial. L'une utilisera des myrmicines pour hôtes et conservera des caractères primitifs rappelant la souche ancestrale (1-3), tandis que l'autre utilisera des formicines et se spécialisera davantage dans sa morphologie (1-6), tout en conservant quelques éléments primitifs (1-4). En 2, 4 et 5, des transformations particulières surviennent dont les détails ont déjà été donnés dans les sections précédentes.

Le genre *Formicoxenus*, tel que défini maintenant, correspond donc à une lignée phylogénétique véritablement naturelle et probablement assez ancienne. Il est intéressant de constater que son évolution interne affiche, par delà les sous-familles, un parallélisme avec celui de ses hôtes: les formes les plus primitives sont associées à des genres primitifs, les formes les plus évoluées à un genre plus évolué.

Biogéographie

Le genre *Formicoxenus* s'est différencié dans la région néarctique à partir d'une souche illustrée en partie par *provancheri* dont la répartition est transcontinentale. Le fait que cette région recèle encore le plus grand nombre d'espèces et les formes les plus primitives supporte cette conclusion.

La lignée phylogénétique associée au genre *Formica* se spécialise d'abord en Amérique du Nord. Assez tôt, une forme encore primitive traverse en Asie par le détroit de Béring, où des transformations morphologiques particulières vont donner une espèce à caractères régressifs, *nitidulus*. Entretemps, une nouvelle poussée évolutive donne naissance dans la région néarctique à un nouveau groupe. Une forme identique à celle d'*hirticornis* ira en Asie par le même chemin pour donner naissance à *sibiricus*.

Table d'identification des formes femelles

- 1. Postpétiole pourvu d'une épine sternale projetée vers l'avant. Espèces de la région paléarctique 2
- Postpétiole sans épine sternale. Espèces de la région néarctique..... 3

2. Tête et alitrunc possédant une sculpture régulière fortement réticulée (fig. 56). Postpétiole avec une épine sternale courte (fig. 67). Sibérie orientale. Associée à *Formica pisarskii* *sibiricus* p. 382
- Tête et alitrunc presque totalement lisses (fig. 54). Postpétiole avec une épine sternale longue (fig. 65). Eurasie. Associée aux espèces du groupe *Formica rufa* *nitidulus* p. 380
3. Postpétiole volumineux, articulation au gastre de fortes dimensions impliquant environ la moitié de la hauteur du gastre vu de côté (fig. 62-64). Front et occiput ayant de fortes rides longitudinales, plus ou moins anastomosées, sans rosettes pilifères (fig. 51-53) 4
- Postpétiole petit, articulation au gastre de faibles dimensions, impliquant moins du tiers de la hauteur du gastre vu de côté (fig. 65-67). Front et occiput microréticulés, avec des rosettes pilifères (fig. 55-56) 6
4. Dorsum du postpétiole brillant, lisse ou faiblement coriacé. Pétiole trapu, à sommet haut et anguleux (fig. 62, 63). Pilosité du corps plus courte: poils dressés les plus longs du premier tergite gastrique $\leq 0,8$ fois le plus grand diamètre du métafémur. Espèces associées au genre *Myrmica* 5
- Dorsum du postpétiole mat, à sculpture réticulée. Pétiole élancé, à sommet bas et arrondi (fig. 64). Pilosité du corps plus longue: poils dressés les plus longs du premier tergite gastrique $\geq 1,0$ fois le plus grand diamètre du métafémur. Associée à *Manica mutica* *chamberlini* p. 379
5. Sternum du postpétiole non comprimé sagitalement, aussi long que haut (fig. 62). Épines propodéales généralement plus longues que leur base. Nombre de chromosomes, $2n = 22$. Associée à *Myrmica incompleta* *provancheri* p. 377
- Sternum du postpétiole comprimé sagitalement, plus court que haut (fig. 63). Épines propodéales généralement plus courtes que leur base. Nombre de chromosomes, $2n = 28$. Associée à *Myrmica alaskensis* *quebecensis* p. 378
6. Rosettes pilifères du front prononcées et bien visibles (fig. 10a, 56). Dorsum de la tête et du thorax nettement dominés par des poils courts et à extrémité multifide. Chez les ergatomorphes et les intermorphes, uniquement des poils courts et larges sur le dorsum du propodéum et le nœud du pétiole. Associée à *Formica obscuripes* *hirticornis* p. 382
- Rosettes pilifères du front délicates et peu visibles (fig. 10b, 55). Dorsum de la tête et du thorax nettement dominés par des poils effilés sur le dorsum du propodéum et le nœud du pétiole. Associée au groupe *Formica rufa* *diversipilosus* p. 381

Table d'identification des formes mâles

1. Formes ayant un ptérothorax, avec ou sans ailes (fig. 72-75). Yeux composés volumineux, $l_0 > 40$. Trois gros ocelles, diamètre $> 0,060$ mm. Articulation très grande du postpétiole au gastre, impliquant au moins la moitié de la hauteur du gastre vu de côté 2
- Formes ergatoïdes sans ptérothorax (fig. 76-77). Yeux composés plus petits, $l_0 < 30$. Deux ou trois petits ocelles, diamètre $< 0,045$ mm. Articulation réduite du postpétiole au gastre, impliquant moins du tiers de la hauteur du gastre vu de côté 5
2. Forme normale à ptérothorax complètement développé, avec 2 paires d'ailes (fig. 72-73) 3
- Formes intermédiaire à ptérothorax réduit dans toutes ses parties, sans ailes (fig. 74-75) 4
3. Diamètre des ocelles $< 0,086$ mm (fig. 57). Indice du scape généralement $< 55,0$. Sommet du pétiole élevé, distinctement plus haut que le collet de l'articulation postérieure (fig. 72) *provancheri* p. 377

- Diamètre des ocelles $> 0,096$ mm (fig. 58). Indice du scape généralement $> 55,0$. Sommet du pétiole affaissé jusqu'au niveau du collet de l'articulation postérieure (fig. 73) *quebecensis* p. 378
4. Dorsum du postpétiole entièrement lisse ou faiblement coriacé. Scape égalant environ les 2,5 premiers articles du funicule. Pilosité du corps moins abondante et plus courte, en particulier sur le ventrum de la tête, le pétiole et le postpétiole (fig. 74) *quebecensis* p. 378
- Dorsum du postpétiole densément réticulé. Scape égalant au moins les 3,0 premiers articles du funicule. Pilosité du corps plus abondante et plus longue, en particulier sur le ventrum de la tête, le pétiole et le postpétiole (fig. 75) *chamberlini* p. 379
5. Postpétiole sans épine ventrale. Espèces néarctiques 6
 Postpétiole avec une épine ventrale. Espèces paléarctiques 7
6. Rides et rosettes pilifères indistinctes sur le dorsum de la tête. Marge occipitale droite. Poils effilés sur le front (fig. 61a, 77) *diversipilosus* p. 381
 Rides et rosettes pilifères bien marquées sur le dorsum de la tête. Marge occipitale convexe. Poils larges et multifides sur le front (fig. 61b) *hirticornis* p. 382
7. Postpétiole avec une épine ventrale longue. Tête et tronc lisses en grande partie. Sternum du pétiole avec une lamelle antérieure. Eurasie (fig. 60, 76) *nitidulus* p. 380
 Postpétiole avec une épine ventrale courte. Tête et tronc sculptés. Sternum du pétiole sans lamelle antérieure. Sibérie. (Hypothétique) *sibiricus* p. 382

Description des espèces

LE GROUPE *PROVANCHERI*

FORMES FEMELLES. Corps faiblement élancé. Tête peu rectangulaire, IC > 76 ; marge occipitale avec une faible concavité médiane. Yeux composés pourvus de poils fins et souvent très réclinés. Moitié médiane du clypéus convexe. Scapes lisses entre les punctures pilifères. Palpes maxillaires de 5-4 articles, palpes labiaux de 3 articles. Alitrone plutôt trapu, vu de profil; sillon métathoracique profond et ciselé chez les ergatomorphes et les intermorphes. Ailes antérieures de la gynomorphe avec une grande cellule discoïdale, parfois ouverte, et une cellule cubitale arquée; moitié distale de ces ailes trapue (fig. 15). Épines du propodéum reliées par un mince filet aux lamelles métapleurales oblongues. Pétiole trapu, nettement plus étroit que le postpétiole, à sommet haut et anguleux; saillies antéro-latérales fortes et relevées. Postpétiole et son articulation au gastre volumineux, subglobuleux; dorsum transverse, lisse et luisant au centre, d'apparence coriacé sur les côtés. Constriction basale du gastre peu marquée et scrobiculée. Stylet de l'aiguillon vu de profil: bulbe plus ou moins élancé et aplati dorsalement; tige forte et longue, un peu décalée par rapport au dorsum du bulbe, apex surmonté d'une membrane courte et basse (fig. 39-40). Gonostyle allongé, avec de nombreuses microtriches; segment apical plus petit que le basal, long (fig. 45-46). Sculpture du dorsum de la tête costée-aréolée: composée de rides longitudinales, anastomosées principalement sur l'occiput et les côtés, et d'un réseau secondaire de rides transverses courtes et moins soulevées (fig. 51-52); absence de rosettes pilifères. Corps brun jaunâtre à foncé. Pilosité régulière et abondante sur le corps et les appendices; poils de longueur moyenne, $\leq 0,12$ mm, surtout effilés et simples, parfois élargis, denticulés, à extrémité multifide; pilosité de la face ventrale des

patte plus dense, dressée et subdressée sur la face dorsale des tibias (fig. 12).

FORMES MÂLES. Normales ou intermédiaires. Mandibules plus ou moins courtes, ne se chevauchant jamais, parfois avec 1-2 denticules rudimentaires. Formule des palpes: 5,3. Yeux composés volumineux, IO > 40 . Ocelles importants, de taille variable (tableau I). Scape égalant au plus les 2,5 premiers articles du funicule; deuxième article du funicule très allongé, la longueur $> 2,0X$ la largeur, plus long que le premier (fig. 37). Lorsque présentes, ailes semblables à celles de la gynomorphe. Propodéum avec 2 carènes postéro-latérales allongées, directement reliées ou juxtaposées au début des petites lamelles métapleurales. Pétiole allongé; sommet abaissé et arrondi, lisse dans sa partie médiane. Postpétiole lisse et luisant, volumineux, largement relié au gastre. Genitalia typique du genre; capsule génitale en vue dorsale, paramères plus longs que les valves internes (fig. 78-79). Corps brun foncé à noirâtre. Pilosité du corps de longueur moyenne, $\leq 0,10$ mm, courte et uniforme sur les pattes; poils longs à l'apex du 8^e sternite gastrique.

Les membres du groupe *provancheri* se distinguent nettement par un corps moins élancé et un postpétiole volumineux dont l'articulation au gastre occupe presque toute la base de ce dernier. Les femelles ont un pétiole à sommet anguleux. De nombreuses ergatomorphes possèdent six ovarioles et un réceptacle séminal, pouvant assurer ainsi la fonction de reproductrice active. On connaît seulement un mâle ailé normal pour *provancheri*, tandis qu'une même colonie de *quebecensis* peut produire simultanément un mâle ailé normal et un mâle aptère légèrement ergatoïde. Il s'agit de deux espèces jumelles en particulier par l'habitue des formes femelles, mais

qui se séparent nettement par le nombre de chromosomes, l'espèce hôte, l'habitat et la biogéographie. Dans ce contexte, il s'avère intéressant de souligner que des différences morphologiques mineures, sinon triviales, peuvent avoir une valeur et une signification taxonomiques.

Ce groupe rassemble deux espèces de la région néarctique, associées au genre *Myrmica* sous des climats tempérés ou boréaux. Son territoire s'avère le plus vaste parmi ceux des autres groupes; transcontinental dans le sud du Canada, il s'étend aux États-Unis jusqu'au Massachusetts du côté est (et probablement encore plus loin, le long des Appalaches), et jusqu'au Nouveau-Mexique du côté ouest.

Formicoxenus provancheri (Emery) **comb. nov.**

Leptothorax provancheri Emery, 1895: 320, ♀. Origine: Cap-Rouge, d.r. Québec, Québec. Holotype examiné, MCSN.

Leptothorax emersoni Wheeler, 1901: 433-436, ♀ ♀ ♂. Origine: Colebrook, Connecticut, E.-U. Syntypes examinés, MCZ, USNM. Synonymie par Creighton, 1950, p. 279.

Leptothorax emersoni glacialis Wheeler; 1907: 71-72, ♀ ♀ ♂. Origine: Florissant, Colorado, E.-U. Syntypes examinés, MCZ, USNM. Synonymie par Cole, 1954, p. 241.

Leptothorax emersoni hirtipilis Wheeler, 1917: 515, intermorph. Origine: Banff, Alberta, Canada. Holotype examiné, MCZ. Synonymie par Creighton, 1950, p. 279.

SYNONYMIE. Les références aux publications de Provancher (1881, 1883) faites par Emery (1895) ne sont pas valables, ni celles de Creighton (1950, p. 279). En particulier, le premier auteur ne mentionne pas de postpétiole lisse et luisant, typique chez cette espèce. Bien que l'holotype porte une étiquette manuscrite de Provancher au nom de *Myrmica tuberculum*, l'examen des spécimens de la Collection Provancher (Université Laval, Sainte-Foy, Québec) portant cette identification révèle qu'ils appartiennent tous à *Leptothorax muscorum* (Francoeur & Béique, 1966). On peut donc estimer qu'ils représentent essentiellement la forme que Provancher (1881) avait découverte sous l'écorce d'arbres et décrivait sous le nom de *M. tuberculum*. Ce dernier nom disparaît dans la révision que Provancher (1883) fit de ses travaux, alors qu'une nouvelle espèce est décrite comme *Leptothorax canadensis*, dont les types s'avèrent semblables à ceux prénommés *M. tuberculum*.

La synonymie d'*emersoni* ne suscite aucun doute. Par ailleurs, les taxons *glacialis* et *hirtipilis* illustrent une variation occidentale de *provancheri* à sculpture un peu plus forte (en particulier, rides céphaliques plus soulevées et moins anastomosées). Il faudrait de nouveaux échantillons pour déterminer définitivement leur valeur taxonomique, et en particulier leur nombre chromosomique.

FORMES FEMELLES. Rides longitudinales du front fortes, généralement bien séparées, un peu sinueuses

ou brisées, atteignant la marge occipitale et les tempes; anastomoses nombreuses; souvent une bande médiane étroite moins ridée; sculpture secondaire faible, aréolée. Formule des palpes: 5-4, 3. Alitrunc avec des rides réticulées surtout sur le pronotum. Profil du mésoscutellum de la gynomorphe un peu soulevé par rapport au scutum. Épines du propodéum bien développées, leur longueur plus grande que la moitié de la distance séparant leur base. Lamelles métapleurales grandes, plus hautes que longues. En vue dorsale, pétiole à bords parallèles; carène sternale forte. Sternum du postpétiole allongé, vu de profil plus important du côté postérieur. Aiguillon vu de profil: tige du stylet peu décalée par rapport au bulbe (fig. 39). Gonostyle: segment apical peu distinct, en continuité avec le basal; sur ce dernier, soies de différente longueur, présentes en particulier sur la marge ventrale (fig. 45). Nombre de chromosomes, $2n = 22$. Habitus de l'ergatomorphe, figures 51, 62, et de la gynomorphe, figure 24; mensurations aux tableaux VIII-X.

MÂLE. Forme ailée normale, leptothoraciforme. Tête faiblement ovoïde ou subrectangulaire. Ocelles de taille moyenne (tableau I). Carènes postérieures du propodéum le plus souvent soulevées et directement reliées aux lamelles métapleurales. Sommet du pétiole élevé, nettement plus haut que le collet de l'articulation postérieure. Sternum du postpétiole long, plus développé à l'arrière. Sculpture du corps principalement aréolée-réticulée, peu soulevée; rides fines plus ou moins abondantes sur la tête, longitudinales sur le front, anastomosées en polygones ailleux; mésonotum avec de petites zones lisses. Dorsum du postpétiole lisse ou faiblement coriacé sur les côtés. Volselles à pédoncule long; base de ce dernier moins antérieure par rapport au calx. Habitus, figures 57, 72; mensurations au tableau XI; genitalia, figures 78-79, 84, 90-91; socii, figure 100; plaque sous-génitale, figure 104; 8^e sternite, figure 109.

ORIGINE DES SPÉCIMENS EXAMINÉS. CANADA. ALBERTA. Banff national Park: Banff (MCZ). ONTARIO. Fuller (CNC). QUÉBEC. Châteauguay: St-Antoine-Abbé (CAF, CIQ). Frontenac: Lac Mégantic (CAF). Hull: Hull (MCZ). Arthabaska: St-Louis-de-Blandford (CAF, MCZ). Mégantic: Plessisville (CIQ). Portneuf: St-Augustin (CAF, MCZ). Québec: Ancienne-Lorette (CAF). St-Jean: Henryburg (CAF, CIQ). Terrebonne: Ste-Adèle (CAF, CIQ). ÉTATS-UNIS. COLORADO. Boulder Co.: Gold Hill (Left Hand Canyon) (USNM). Gilpin Co.: Tolland (USNM). Teller Co.: Florissant (MCZ). CONNECTICUT. Litchfield Co.: Colebrook (MCZ, USNM). Sans localité (BMNH). MAINE. Cumberland Co.: South Harpswell (MCZ). MASSACHUSETTS. Berkshire Co.: New Boston (MCZ). NEW-MEXICO. Colfax Co.: North Eagle Nest (MCZ, USNM). VERMONT. Essex Co.: Norton Mills (CAF, CIQ).

MENTIONS DANS LA LITTÉRATURE. ÉTATS-UNIS. COLORADO. Boulder Co.: Ward (Gregg, 1963). MICHIGAN. Cheboygan Co.: Mud Lake Bog (Kannowski, 1957). NORTH DAKOTA. Pembina Co. et Renville Co. (Wheeler & Wheeler, 1963). Ramsey Co. (Kannowski, 1957).

AIRE DE RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE. Le territoire géographique connu (Smith, 1979) de cette fourmi comprend à l'est du continent le sud du Canada et la Nouvelle-Angleterre, et s'étend vers l'ouest jusqu'en Alberta, puis vers le sud jusqu'au Colorado et le nord du Nouveau-Mexique. C'est le plus vaste de tous ceux des espèces de *Formicoxenus*. Cette répartition couvre celle de son hôte, *Myrmica incompleta*.

Elle habite essentiellement des milieux ouverts tels que champs et pâturages, ou faiblement ombragés comme des bordures de zones aquatiques, et des peuplements boisés peu denses, plus rarement dans des tourbières (Kannowski, 1957). Elle se localise surtout dans des micromilieus qui tendent à rester humides durant la saison de croissance: tapis végétal sur affleurement rocheux ou associé à de grosses roches, touffes d'herbes ou de mousses sur sol mal drainé, pièces de bois en décomposition. Elle préfère construire ses nids dans le sol minéral (sable ou terre), parfois dans la matière organique (bois pourri, sphaigne). Au Québec, nous l'avons trouvée dans des zones humides et rocheuses de champs pâturés ou de peuplements ouverts de *Thuja*, et dans des pinèdes à pin blanc (*Pinus strobus*) et feuillus divers.

Formicoxenus quebecensis Francœur **sp. nov.**

FORMES FEMELLES. Rides longitudinales du front en général peu distancées, rectilignes, fines, souvent réduites sur l'occiput; anastomoses peu nombreuses; sculpture secondaire forte, aréolée-réticulée. Rides bien développées sur tout le notum de l'alitrone. Formule des palpes: 5,3. Épines du propodéum petites; leur longueur < 0,35X la distance qui sépare leur base. Lamelles métapleurales petites et arrondies. Pétiole le plus souvent à bords convergents vers l'avant en vue dorsale. Sternum du postpétiole compact, plus court que haut. Aiguillon vu de profil: tige un peu oblique par rapport au bulbe (fig. 40). Gonostyle plus court: segment basal assez trapu, soies réduites (fig. 46). Nombre de chromosomes, $2n = 28$ (fig. 9). Habitus de l'ergatomorphe, figures 52, 63; celui de la gynomorphe, figure 68; mensurations aux tableaux VIII-X.

FORMES MÂLES. 1. *Mâle ailé normal*. Tête subrectangulaire et large. Ocelles gros, diamètre en général > 0,10 mm (tableau I). Carènes postérieures du propodéum le plus souvent faibles et parallèles aux prolongements dorsaux des petites lamelles métapleurales. Collet de l'articulation postérieure du pétiole presque aussi haut que le sommet affaissé. Sculpture du corps fortement aréolée-réticulée, très soulevée; rides fines et peu abondantes sur la tête; mésonotum avec de grandes zones lisses. Genitalia typiques du groupe (disséqués, mais non illustrés); basimère sans aire triangulaire pileuse à l'apex (fig. 85). [Deux individus sans ailes, mais normaux quant aux caractères du corps et par la biométrie (fig. 18) furent produits en laboratoire]. Corps brun foncé à noirâtre. Habitus, figures 58, 73; mensurations au tableau XI. 2. *Mâle intermédiaire ap-*

tere. Tête subrectangulaire et étroite. Ocelles moyens à grands, diamètre en général < 0,10 mm (tableau I). Antenne, figure 37. Alitrone aptère, rarement avec des moignons d'ailes; légèrement ergatoïde, d'où allongement général, réduction diverse du mésothorax et du propodéum relevé dorso-postérieurement. Corps brun pâle. Pilosité inusitée dans une aire triangulaire à l'apex du basimère. Habitus, figures 59, 74; mensurations au tableau XI; genitalia, figures 86, 92-93; socii, figure 101; plaque sous-génitale, figure 105.

ORIGINE DES SPÉCIMENS EXAMINÉS. QUÉBEC. Charlevoix-Ouest: lac Arthabasca, parc des Grands-Jardins (CAF). Saguenay: baie de Moisie (BMNH, CAB, CAF, MCZ); Grandes-Bergeronnes (BMNH, CAB, CAF, MCZ, USNM); Havre St-Pierre (CAB, CAF, CIQ); île de Havre-St-Pierre (CIQ); Magpie (CAF, LACM, USNM); rivière Romaine (CAF); rivière St-Jean (CAF, MCZ); Sheldrake (CAF).

TYPES. Tous les spécimens recueillis dans la division de recensement Saguenay. Holotype dans la CAF; paratypes: BMNH, CAB, CAF, CIQ, MCZ, USNM.

AIRE DE RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE. Pour l'instant, cette nouvelle espèce est connue seulement le long de la rive nord du fleuve Saint-Laurent, à partir de la région de Charlevoix jusqu'à Havre Saint-Pierre, en Minganie. On devrait la retrouver sur un plus vaste territoire, à la mesure de celui de son hôte, *Myrmica alaskensis*, un élément caractéristique de la myrmécofaune de la forêt boréale de conifères du Québec (Francœur, 1983).

Cette *Formicoxenus* appartient à ce biome. Elle se rencontre dans les pessières ouvertes d'épinette noire (*Picea mariana*) avec des éricacées et un tapis de mousses et de lichen (*Cladonia* sp.), fréquentes sur des collines rocheuses ou sur des dépôts sablonneux, dans des peuplements secondaires de sapin baumier (*Abies balsamea*) et d'épinette noire (vieux bûchés), dans des arbustives de transition entre une berge rocheuse et des peuplements mixtes de conifères et de feuillus (*Betula* sp., *Populus* sp.), et parfois dans des zones tourbeuses. Elle aménage son nid surtout dans la matière organique: bois pourri de souche, branche ou tronc, humus de type moder sous litière de mousses et de lichen (*Cladonia* sp.), parfois dans le sol minéral.

LE GROUPE CHAMBERLINI

FORMES FEMELLES. Corps assez élané. Tête nettement allongée, IC < 78. Yeux composés pourvus de poils fins et longs, pouvant dépasser en longueur 3X le diamètre d'une ommatidie, souvent réclinés. Scapes lisses entre les ponctures pilifères. Moitié médiane du clypéus bulbeuse et proéminente. Formule des palpes: 4,3. Alitrone vu de profil, promésonotum haut et convexe, propodéum faiblement convexe et plus haut que le sillon

métathoracique; ce dernier mal délimité et ciselé. Épines du propodéum triangulaires, reliées par un mince filet aux lamelles métapleurales arrondies. Pétiole suballongé, légèrement plus étroit que le postpétiole, à sommet abaissé et arrondi; saillies antéro-latérales distinctes. Postpétiole assez volumineux et largement articulé au gastre, entièrement sculpté et mat. Constriction basale du gastre forte et très ciselée. Stylet de l'aiguillon vu de profil: bulbe plutôt compact et aplati dorsalement, tige courte et forte, droite, décalée par rapport au dorsum du bulbe avec une membrane dorsale à l'apex (fig. 41). Gonostyle moins élongé: segment basal subtriangulaire, avec des microtriches peu nombreuses et longues; segment apical distinct, court et digitiforme (fig. 47). Sculpture du dorsum de la tête costée-aréolée: composée de longues rides longitudinales peu sinueuses, anastomosées sur les côtés; rides secondaires plus fortes dans les zones réticulées (fig. 53); absence de rosettes pilifères. Pilosité du corps régulière et abondante; poils effilés ou élargis, plutôt longs ($\leq 0,15$ mm), les plus longs sur l'abdomen, parfois denticulés, à extrémité simple ou multifide; pilosité des pattes dense, longue et subdressée. Gynomorphe ailée inconnue; ailes antérieures probablement semblables à celles du groupe *provancheri*.

MÂLES. Forme intermédiaire. Mandibules ne se chevauchant pas, parfois avec un denticule médian. Formule des palpes: 4,3. Yeux composés volumineux, IO > 45. Ocelles gros. Scape égalant les 3,5 premiers articles du funicule; deuxième article du funicule allongé, la longueur < 2,0X la largeur, à peine plus court que le premier. Mésonotum moins sculpté que le reste de l'alitronc. Propodéum avec des carènes postérieures allongées, directement reliées aux lamelles métapleurales. Pétiole abaissé et allongé, entièrement sculpté. Postpétiole largement relié au gastre, sculpté. Genitalia typiques du genre; capsule génitale en vue dorsale, paramères plus longs que les valves internes. Poils très longs et forts à l'apex de la plaque sous-génitale (fig. 106); socii trapus et pubescents (fig. 102). Pilosité du corps assez longue $\leq 0,13$ mm; dense, inégale, hirsute et subdressée sur les pattes; poils longs à l'apex du 8^e sternite du gastre.

Les traits fondamentaux de ce groupe ressemblent à ceux du groupe *provancheri*. Cependant il s'en distingue par certains caractères morphologiques: corps plus allongé, pilosité globalement plus longue et plus régulièrement multifide, sculpture secondaire plus aréolée, pétiole moins trapu et à sommet abaissé et postpétiole un peu moins volumineux et sculpté; un funicule plus court, des ocelles plus petits, des socii distincts chez les mâles. Le singularise également un genre hôte propre et l'usage d'habitats différents. La biométrie de *F. chamberlini* diffère de celle du groupe *provancheri* et se rapproche de celle du groupe *hirticornis*.

La seule espèce actuellement incluse dans ce groupe se rencontre dans des régions chaudes et sèches de l'ouest des États-Unis. *F. chamberlini* se développe dans des colonies de *Manica mu-*

tica. Comme ce dernier genre se retrouve en Eurasie, le groupe pourrait y être représenté.

Formicoxenus chamberlini (Wheeler) **comb. nov.**

Symmyrmica chamberlini Wheeler, 1904: 5-7, ♀ ♀ ♂, intermorphes. Origine: région de Salt Lake City, Utah, É.-U. Désignation d'un lectotype, AMNH; paratypes AMNH, MCZ, USNM. Nouveaux topotypes: BMNH, CAB, CAF, LACM, MCZ.

FORMES FEMELLES. Tête vue de face, marge occipitale droite; rides longitudinales largement séparées, atteignant la marge postérieure de la tête, anastomosées concentrées sur les côtés. Rides anastomosées sur l'alitronc, souvent longitudinales sur le dorsum; sculpture secondaire forte, réticulée-aréolée. Épines du propodéum pointues, pas plus longues que la distance qui séparent leur base. En vue dorsale pétiole à bords parallèles, en moyenne longueur = 1,17X la hauteur; carène sternale développée. Postpétiole en vue dorsale transverse et vaguement trapézoïdal; profil du sternum droit et plat, plus développé du côté postérieur. Corps brun pâle. Nombre de chromosomes, $2n = 28$. Habitus de l'ergatomorphe, figures 53, 64 et de la gynomorphe, figure 69; mensurations aux tableaux VIII-X.

MÂLE. Forme intermédiaire. Faiblement ergatoïde, en particulier au niveau de l'alitronc. Tête subrectangulaire. Diamètre des ocelles assez fort, en général > 0,90 mm (tableau I). Articles du funicule sauf le dernier, longueur $\leq 2,0X$ la largeur (fig. 38). Carènes frontales développées. Longueur du pétiole variable, en moyenne = 1,4X la hauteur. Postpétiole en vue dorsale vaguement globuleux, bande médiane moins sculptée; à sommet faiblement bosselé. Rides sur la tête et l'alitronc abondantes, sauf sur le mésonotum. Corps brunâtre. Pilosité inusitée dans une aire triangulaire à l'apex du basimère. Habitus, figure 75; mensurations au tableau XI; genitalia, figures 87, 94-95.

ORIGINE DES SPÉCIMENS EXAMINÉS. ÉTATS-UNIS. OREGON. Harney Co.: Harney Lake basin (west end) (LACM). **UTAH.** Salt Lake Co.: Jordan River (south of South Lake City) (BMNH, CAB, CAF, MCZ, USNM).

MENTIONS DANS LA LITTÉRATURE. UTAH: San Juan Co., 8 milles au nord de Blanding (Allred, 1982).

AIRE DE RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE. Bien que découverte depuis longtemps, *F. chamberlini* ne fut signalée que très rarement. D'après les efforts de Wheeler au Colorado (1904), de Buschinger & Francœur (1983) au Utah, pour la retrouver, elle semblerait plutôt rare dans la nature, même dans la localité d'origine. Jusqu'à présent, elle est signalée dans 2 états américains seulement. On devrait s'attendre à la rencontrer dans la plus grande partie du territoire de son hôte qui s'étend dans l'ouest du continent, du Nouveau-Mexique à l'Alaska (Wheeler & Wheeler, 1970).

LE GROUPE *NITIDULUS*

FORMES FEMELLES. Yeux composés pourvus de poils fins et très courts, ≤ 2 ommatidies, peu nombreux,

parfois réclinés. Partie médiane du clypéus large, soulevée et plutôt plate, débordée latéralement. Front large et court, $IF > 176$. Cuticule du scape lisse et luisante entre les punctures pilifères. Formule des palpes: 4-3; palpes maxillaires les plus courts dans le genre. Profil de l'alitrone haut et droit, dorsum plat ou à peine convexe; sillon métathoracique peu prononcé, superficiel et lisse sur le notum, parfois effacé en partie. Ailes antérieures de la gynomorphe avec une cellule discoïdale de taille moyenne, parfois ouverte; moitié distale de l'aile allongée (fig. 16). Épines du propodéum fortes, reliées aux petites lamelles métapleurales par une faible carène. Pétiole court, haut et trapu, à sommet anguleux, avec une lamelle sternale. Postpétiole haut; son articulation au gastre petite; dorsum fortement transverse et trapézoïdal; sternum projetant une épine vers l'avant. Stylet de l'aiguillon vu de profil: bulbe compact et très aplati dorsalement, tige faiblement décalée à l'origine et projetée obliquement par rapport au bulbe, avec une membrane dorsale basse à l'apex (fig. 42). Gonostyle compact; segment apical bien distinct, long et digitiforme; microtriches du segment basal en zone médiane, courtes et peu nombreuses (fig. 48). Corps lisse et luisant; sculptures faibles sur les joues et sur les côtés du pétiole et du postpétiole. Pilosité du corps fine, courte et réduite; poils dressés et subdressés sur les fémurs et les tibias (fig. 13).

MÂLE. Forme ergatoïde. Mandibules courtes, ne se chevauchant jamais, parfois avec un denticule. Yeux composés petits, $IO < 30$. Formule des palpes: 4,3. Scape robuste, égalant les 6 premiers articles du funicule; deuxième article du funicule petit, presque 2X plus large que long; les suivants, sauf le dernier, pas plus longs que larges. Propodéum avec 2 épines, triangulaires, reliées par une faible carène aux petites lamelles métapleurales. Pétiole et postpétiole ergatomorphiques, à sommet lisse, coriacés sur les côtés; articulation du postpétiole au gastre de faibles dimensions. Genitalia typiques du genre; capsule génitale en vue dorsale, paramères faiblement plus longs que les autres valves (fig. 80-81); moitié apicale du télomère peu développée; socii réduits, avec seulement quelques poils courts à l'apex. Corps lisse et luisant, sauf sur les joues et les côtés du pétiole et du postpétiole. Pilosité très réduite sur tout le corps et les appendices; poils courts à l'apex du 8^e sternite du gastre.

Cette *Formicoxenus* se distingue nettement des formes du groupe *hirticornis* par ses attributs morphologiques, alors qu'elle partage des affinités certaines avec le groupe *provancheri*. Les caractères les plus distinctifs résident dans la forme et les dimensions du front, des scapes, du pétiole et du postpétiole, et dans la régression de la sculpture du corps, de la pilosité et des éperons. Plusieurs mesures biométriques la séparent également des autres (fig. 29-31).

Formicoxenus nitidulus (Nylander)

Myrmica nitidula Nylander, 1846: 1058, ♀. Origine: Helsinki, Finlande. Syntypes non examinés.

Formicoxenus nitidulus, Mayr, 1855: 418-420, ♀ ♀ (excluant le ♂). Transfert de genre.

Myrmica laeviuscula Förster, 1850: 54, ♀. *Nomen nudum*. Synonymie par Mayr, 1855, p. 418.

Myrmica lucidula F. Smith, 1858: 39. *Nomen nudum*. Synonymie par Emery, 1921-22, p. 265.

Formicoxenus nitidulus var. *picea*. Wasmann, 1906: 120, ♀. Origine: Luxembourg. Syntypes non examinés. Description basée sur une série de spécimens un peu plus foncés que la normale (Stitz, 1939). **Nouveau synonyme.**

FORMES FEMELLES. Tête vue de face, côtés convergents vers l'occiput dont la marge est droite. Arêtes frontales très divergentes. Scapes trapus, massif à l'apex (fig. 34). Faibles rides et réticulation sur les joues, autour des yeux et la marge antérieure du clypéus. Mandibules lisses entre les punctures pilifères. Éperons des pattes intermédiaires et postérieures courts (fig. 13). Lamelles métapleurales arrondies et sculptées. En vue dorsale, pétiole carré, à bords faiblement convexes et convergents vers l'avant; sommet lisse, réticulé-coriacé ailleurs. Postpétiole vu de profil, tergum élevé et arrondi; partie médiane du sommet lisse. Corps brunâtre, pâle à foncé. Pilosité courte et fine, clairsemée. Habitus de l'ergatomorphe, figures 54, 65, et de la gynomorphe, figure 70; mensurations aux tableaux VIII-X.

MÂLE. Forme ergatoïde. Très semblable à l'ergatomorphe, sauf sur les points suivants: tête moins allongée, yeux composés plus grands, mandibules rectangulaires, funicules proportionnellement plus longs et plus épais (fig. 36), pattes plus grêles et gastre terminé par des pièces génitales mâles. Coloration brun jaunâtre. Habitus, figures 60, 76; genitalia, figures 88, 96-97; mensurations au tableau XI.

ORIGINE DES SPÉCIMENS EXAMINÉS. ALLEMAGNE (République fédérale). BAVIÈRE: Lindelbach (CAB, CAF). HESSEN: Heubach (Odenwald) (CAB, CAF). ANGLETERRE. ...?: Gore Heath (BMNH, CAF). Sans localité (BMNH, CAF). SUISSE. GRAUBÜNDEN: S-Chanf (CAB, CAF). GRISON: Sawaden (MCZ). Plusieurs séries du MCZ et du USNM, provenant de: Allemagne, Autriche, Bulgarie, Danemark, Finlande, France, Hollande, Italie, Suisse, Tchécoslovaquie, URSS et Yougoslavie.

AIRE ET RÉPARTITION. Cette fourmi se rencontre sur un vaste territoire discontinu allant de l'Espagne à la Sibirie occidentale; du nord de l'Italie à la Finlande où elle atteint le 70° N. de latitude (Collingwood, 1979).

LE GROUPE *HIRTICORNIS*

FORMES FEMELLES. Yeux composés pourvus de poils fins et parfois réclinés ou de poils larges, de longueur variable (= 1 à 3 ommatidies). Moitié médiane du clypéus convexe ou aplatie. Scapes sculptés et mats. Formule des palpes: 4-5, 3. Profil de l'alitrone droit et abaissé, à dorsum plat; sillon métathoracique distinct, peu profond et ciselé. Ailes antérieures de la gynomorphe avec une petite cellule discoïdale, généralement fermée; moitié distale de l'aile allongée (fig. 17). Épines du propodéum à base plutôt étroite, pointues, plus grandes que 0,60X la distance qui sépare leur base, reliées par une simple carène aux petites lamelles métapleurales. Pétiole plutôt court, à sommet bas et arrondi; bords parallèles en vue dorsale; carène sternale faible. Postpétiole et son articulation au gastre de petite taille, à

peine plus large que le pétiole, entièrement sculpté et mat; profil du sternum court et haut, en général un peu projeté obliquement vers l'avant ou bien développé en une épine oblique; dorsum faiblement trapézoïdal, à profil arrondi. Stylet de l'aiguillon vu de profil: bulbe élançé, convexe dorsalement; tige prolongeant le bulbe obliquement, acuminée et sans membrane dorsale à l'apex (fig. 43-44). Gonostyle compact: segment basal variable, segment apical court et peu distinct (fig. 49-50). Sculpture du corps (sauf le gastre) fortement aréolée-réticulée envahissant les appendices; rides longitudinales faibles sur le front et le thorax; rosettes pilifères sur le dorsum de la tête et du promésotum (fig. 10). Corps rubigineux. Pilosité régulière, peu dense, constituée d'un mélange variable de poils fins à extrémité simple et de poils larges et courts à extrémité multifide (en forme de balai); celle du gastre plus abondante sur la face ventrale et formant une touffe à l'apex; poils dressés ou subdressés sur les fémurs et les tibias, courts, et clairsemés sur les tibias (fig. 14).

MÂLE. Forme ergatoïde. Mandibules dentées, suffisamment longues pour que les dents apicales se chevauchent. Formule des palpes: 4.3. Yeux composés petits, IO < 30. Ocelles très petits (tableau I). Scape élongé, égalant les 6,5 premiers articles du funicule; quatrième article du funicule et les suivants plus longs que larges (fig. 35). Suture promésotale plus ou moins visible; sillon métathoracique présent. Épines du propodéum pointues, reliées par une faible carène aux petites lamelles métapleurales. Pétiole et postpétiole ergatomorphiques et sculptés; articulation du postpétiole au gastre de faibles dimensions. Corps brun jaunâtre. Genitalia les moins typiques du genre; capsule génitale en vue dorsale, égalité de l'apex des valves (fig. 82-83). Moitié apicale du télomère peu développée: valve pénienne subtriangulaire et trapue, à marge ventrale convexe, avec un rictus en position ventro-apicale; socii absents. Sculpture densément aréolée-réticulée. Pilosité du corps fine, de longueur moyenne à courte ($\leq 0,11$ mm), de densité variable, plus abondante sur la tête et l'extrémité apicale du gastre; poils très longs sur la marge postérieure des tergites gastriques 2 à 5; poils très courts à l'apex du 8^e sternite; poils dressés et subdressés sur les fémurs et les tibias. Diagnose établie sur les mâles de *diversipilosus* et de *hirticornis* seulement.

Le groupe *hirticornis* comprend 2 espèces néarctiques et une asiatique, dont les caractéristiques générales sont fortement similaires. Il présente un habitus distinct en particulier par la forme du corps, la pilosité et la sculpture du tégument et une transformation de l'aiguillon. En outre, les genitalia mâles affichent des caractéristiques uniques dans le genre, dont l'absence de socii. Il occupe une aire s'étendant de chaque côté de l'océan Pacifique. Dans la région néarctique, on le signale des Dakotas (nord et sud) au Colorado, au Wyoming, puis en Californie et dans l'État de Washington. Seulement deux mentions en Sibérie orientale nous sont connues pour la région paléarctique. Des efforts d'inventaire s'imposent pour mieux délimiter le territoire du groupe.

Ces trois *Formicoxenus* vivent dans les monticules édifiés par diverses espèces des groupes *Formica rufa* et *F. exsecta*.

Formicoxenus diversipilosus (M.R. Smith)

Leptothorax diversipilosus M. R. Smith, 1939: 179-180, ergatomorphe et intermorphe. Origine: Fort Lewis, Washington, E.-U. Désignation d'un lectotype, USNM; paratypes, USNM.

Leptothorax hirticornis Emery sensu Snelling, 1965: 16-21, gynomorphe et mâle [identification erronée]. Spécimens examinés.

Formicoxenus hirticornis (Emery) sensu Buschinger, 1979: 61-68 [identification erronée]. Spécimens examinés. Transfert de genre.

SYNONYMIE. Les différences dans les dimensions du pétiole utilisées pour distinguer *diversipilosus* et *hirticornis* apparaissent assez faibles. Il existe une certaine tendance qui donne un pétiole plus étroit en moyenne pour *hirticornis*: 0,23 contre 0,26 mm de largeur. Par ailleurs, la répartition des types de poils sur le dorsum du corps, tel que reformulé dans ce travail (voir Table d'identification), permet de séparer les deux espèces. Les différences d'intensité dans le développement de la sculpture semble aussi un bon indice. Ces nouveaux caractères identifient sans problème à *diversipilosus* les séries de Snelling (1965) et de Buschinger (1979). Ce dernier proposait le transfert de *diversipilosus* et d'*hirticornis* du genre *Leptothorax* au genre *Formicoxenus* à partir d'arguments biologiques. Nous le confirmons maintenant par la morphologie.

FORMES FEMELLES. Tête vue de face, marge occipitale droite ou faiblement concave. Yeux composés avec des poils effilés réclinés et des poils courts et larges (fig. 11). Sulcus médian du clypéus large et bien délimité, parfois un peu chagriné. Formule des palpes: 4-5.3. Rides longitudinales ténues sur la tête, concentrées dans l'espace interlamellaire du front et sur les joues; rosettes pilifères peu accentuées (fig. 10b). Rides rarement évidentes sur le promésotum. Pétiole un peu court, à sommet arrondi. Postpétiole sans épine sternale. Pilosité du corps nettement dominée par des poils fins qui sont seuls sur le clypéus, la face ventrale de la tête, les côtés du pronotum et le dorsum du propodéum, du pétiole, du postpétiole et du gastre; ailleurs mélange à divers degrés de poils fins et de poils courts et larges; ces derniers sont seuls sur les tibias (fig. 14), dominants sur le dorsum de la tête (jusqu'au clypéus) et sur la moitié distale des fémurs. Habitus de l'ergatomorphe, figures 55, 66; de la gynomorphe, figure 71; mensurations aux tableaux VIII-X.

MÂLE. Forme ergatoïde. Tête vue de face allongée, marge occipitale droite; rides très ténues sur le dorsum, rosettes pilifères indistinctes. Moitié médiane du clypéus bulbeuse, faiblement striée et brillante. Yeux composés petits et pileux. Ocelles minuscules. Articles 2 et 3 du funicule plus courts que larges (fig. 35). Propodéum aligné avec le promésotum (exceptions rares). Sillon métathoracique grossièrement ciselé. Sculptures régulières et peu accentuées. Pilosité essentiellement

effilée; quantité généralement faible de poils larges et à extrémité multifide dans la région du vertex et de l'occiput, et sur le promésotonum. Habitus, figures 61a, 77; genitalia, figures 89, 98-99; mensurations au tableau XI.

ORIGINE DES SPÉCIMENS EXAMINÉS. ÉTATS-UNIS. CALIFORNIE. Siskiyou Co.: Castle Lake (LACM). WASHINGTON. Adams Co.: Othello (CAF, EWSU), Ritzville (EWSU). Asotin Co.: Anatone (EWSU). Grant Co.: Coulee City (CAF, EWSU). Pacific Co.: Lebam (CAF, EWSU). Pend Oreille Co.: Cusik (EWSU, USNM). Pierre Co.: Fort Lewis (USNM), Spanaway (MCZ, USNM). Thurston Co.: Tenino (USNM). Walla Walla Co.: Waitsburg (CAF, EWSU), Walla Walla (CAF, EWSU). Whitman Co.: Palouse (CAF, EWSU), Pullman (CAF, EWSU, USNM). Yakima Co.: Sunnyside (EWSU), Yakima (CAF, EWSU). WYOMING. Park Co.: Yellowstone Park (CAB, CAF).

MENTIONS DANS LA LITTÉRATURE. WASHINGTON. Adams Co.: Ritzville. Asotin Co.: Anatone. Ferry Co.: Keller (Alpert & Akre, 1973).

AIRE DE RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE. Cette fourmi semble associée au versant ouest des territoires des montagnes Rocheuses, selon les données disponibles. On ne la signale pas à l'est. Elle est plutôt abondante dans l'État de Washington, selon Alpert & Akre (1973) qui présentent un portrait détaillé de son écologie.

Elle vit dans les monticules de chaume de *Formica obscuripes*, *F. haemorrhoidalis* et *F. integroides* (Snelling, 1965). Elle aménage son nid dans des tiges creuses ou des amas de matières organiques et de terre.

Formicoxenus hirticornis (Emery)

Leptothorax hirticornis Emery, 1895: 319, ♀. Origine: selon M. R. Smith (1939), il proviendrait de Hill City, South Dakota, plutôt que de Washington, D. C., comme l'indique l'étiquette. Holotype examiné, MCSN.

Leptothorax hirticornis formidosus Wheeler, 1915: 415, ♀, intermorphes. Origine: Mont Flagstaff, près de Boulder, Colorado, É.-U. Syntypes examinés, AMNH. Synonymie par Smith, 1939, p. 999.

FORMES FEMELLES. Ergatomorphes et intermorphes. Tête vue de face, marge occipitale avec une concavité médiane. Yeux composés avec des poils courts et larges seulement. Sulcus médian du clypéus étroit, souvent envahi par des sculptures, déformant ses limites. Formule des palpes: 4,3. Rides longitudinales nettes sur le dorsum de la tête, anastomosées sur les côtés; rosettes pilifères très accentuées et abondantes (fig. 10a). Rides lâchement anastomosées sur le dorsum de l'alitrone. Pétiole un peu allongé. Postpétiole sans épine sternale. Pilosité du corps nettement dominée par des poils courts et larges qui sont seuls sur le dorsum de la tête de l'occiput jusqu'au clypéus, le dorsum de l'alitrone, les côtés du pronotum et les tibias; poils effilés seuls sur la face ventrale de la tête, le postpétiole et

le gastre; ailleurs mélangés à des poils courts et larges, mais demeurant dominants. Habitus de l'ergatomorphe, figure 56; mensurations aux tableaux VIII-IX. Gynomorphe. Un seul exemplaire connu, ailé, du Colorado (MCZ). Caractères des autres formes sauf: poils fins sur les yeux; poils effilés sur les côtés du pronotum, le dorsum du propodéum et du pétiole.

MÂLE. Forme ergatoïde. Tête vue de face, large et trapue, à marge occipitale faiblement convexe; rides nettes sur le dorsum, rosettes pilifères distinctes sur la moitié postérieure. Moitié médiane du clypéus large et bulbueuse, partiellement chagrinée, avec quelques stries latérales importantes. Yeux composés petits et pileux. Ocelles minuscules. Articles 2 et 3 du funicule plus longs que larges. Sillon thoracique fortement ciselé. Propodéum généralement décalé par rapport au mésotonum. Sculptures régulières et bien accentuées. Pilosité surtout effilée, avec des poils larges et à extrémité multifide généralement nombreux sur le dorsum de la tête et le promésotonum. Genitalia disséqués, mais non illustrés; typiques du groupe; cuspis de la volselle plus gros; marge ventrale de la valve pénienne avec une sinuosité au tiers basal. Habitus de la tête, figure 61b; mensurations, tableau XI.

ORIGINE DES SPÉCIMENS EXAMINÉS. ÉTATS-UNIS. COLORADO. Boulder Co.: Flagstaff Mtn., Gregory Canyon, near Boulder (AMNH, BMNH, MCZ). Teller Co.: Florissant (CAF, MCZ, USNM). NORTH DAKOTA. Grand Forks Co.: Arvilla (USNM). Mc Henry Co.: Towner (AMNH, MCZ, USNM). SOUTH DAKOTA. Pennington Co.: Hill City (MCSN, MCZ, USNM).

MENTIONS DANS LA LITTÉRATURE. ÉTATS-UNIS. NORTH DAKOTA. Morton Co.: Glen Ullin (Wheeler & Wheeler, 1963). Ramsey Co. (Kannowsky, 1956).

AIRE DE RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE. Les données actuelles indiquent la présence de cette espèce dans l'axe Dakota Nord-Colorado. L'excellent inventaire effectué dans l'État de Washington par Alpert & Akre (1973) n'a livré que des *diversipilosus*. Il est possible que *hirticornis* se confine surtout au versant est des Rocheuses.

Cette fourmi fut trouvée dans des monticules en chaume de *Formica obscuripes*. Cette dernière s'installe dans des habitats tels que prairies mixtes et boisés ouverts (Kannowsky, 1956; Weber, 1935; Wheeler & Wheeler, 1963).

Formicoxenus sibiricus (Forel) **comb. nov., stat. rev.**

Leptothorax sibiricus Forel, 1899, 306, ♀. Origine: Sibérie orientale. Deux spécimens types dont l'un est désigné comme lectotype, MHNG.

Leptothorax hirticornis sibirica: Emery, 1921: 262.

Formicoxenus orientalis Dlussky, 1963: 193, ♀. Origine: rivière Kulinda, province de Chita, Transbaïkalie orientale. Syntypes non examinés, Institut de morphologie animale, Moscou, URSS. La description de cette espèce s'accorde entièrement avec les types de *sibiricus*. **Nouveau synonyme.**

TABLEAU VIII

Échantillon biométrique pour les ergatomorphes des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) ¹	Variables	Intervalles (min. – max.)	Moyenne	Écart-type
<i>provancheri</i> (10)	LAT	0,58 – 0,65	0,61	0,024
	LOT	0,73 – 0,81	0,77	0,028
	LOS	0,46 – 0,51	0,48	0,017
	LXF	0,31 – 0,34	0,33	0,010
	LOF	0,20 – 0,23	0,21	0,012
	DAO	0,12 – 0,14	0,13	0,008
	LAA	0,43 – 0,49	0,46	0,018
	LOA	0,90 – 1,01	0,96	0,040
	IC	78,75 – 81,25	79,58	0,728
	IO	19,05 – 23,73	21,75	1,413
	IS	75,38 – 81,67	78,80	2,317
	IF	143,48 – 170,00	155,82	8,793
	IT	45,54 – 50,00	47,84	1,547
<i>quebecensis</i> (10)	LAT	0,58 – 0,62	0,60	0,016
	LOT	0,73 – 0,79	0,76	0,020
	LOS	0,47 – 0,50	0,49	0,012
	LXF	0,31 – 0,34	0,33	0,008
	LOF	0,18 – 0,21	0,20	0,009
	DAO	0,13 – 0,15	0,14	0,007
	LAA	0,40 – 0,45	0,43	0,015
	LOA	0,89 – 0,97	0,93	0,027
	IC	78,38 – 82,43	79,61	1,206
	IO	21,31 – 25,86	23,32	1,444
	IS	78,69 – 83,33	81,22	1,641
	IF	157,14 – 183,33	165,76	7,761
	IT	43,96 – 48,35	46,77	1,247
<i>chamberlini</i> (10)	LAT	0,56 – 0,61	0,59	0,016
	LOT	0,75 – 0,81	0,78	0,019
	LOS	0,48 – 0,52	0,50	0,013
	LXF	0,31 – 0,33	0,32	0,008
	LOF	0,18 – 0,22	0,20	0,010
	DAO	0,13 – 0,15	0,14	0,008
	LAA	0,44 – 0,47	0,45	0,012
	LOA	1,00 – 1,06	1,03	0,022
	IC	72,50 – 77,22	75,07	1,371
	IO	21,67 – 25,86	23,85	1,314
	IS	81,36 – 87,93	85,37	1,929
	IF	140,91 – 172,22	161,97	8,372
	IT	42,45 – 46,53	44,12	1,122

ERGATOMORPHE. Tête vue de face, marge occipitale avec une échancrure médiane. Yeux composés avec des poils courts et larges seulement. Formule des palpes : 4.3. Rides longitudinales abondantes sur le dorsum de la tête, anastomoses sur les tempes. Rosettes pilifères prononcées, évidentes et abondantes sur la tête et le promésonotum. Sulcus médian du clypéus étroit et déformé par les sculptures. Rides ténues et très anastomosées sur l'alitrunc. Pétiole un peu allongé; sommet subarrondi, ayant tendance à s'aplatir légèrement. Postpétiole avec une courte épine sternale, orientée vers l'avant. Pilosité du corps et des appendices essentiellement dominée par des poils courts et larges; poils effilés observés sur la face ventrale de la tête, les coxas, le postpétiole et le gastre. Intermorphe et gynomorphe inconnues. Habitus de l'ergatomorphe, figure 67; mensurations au tableau VIII.

MÂLE INCONNU. Forme ergatoïde très probable.

TERRITOIRE ET ÉCOLOGIE. Pour l'instant, cette espèce n'est connue que de la Sibérie orientale. Dlussky (1963) rapporte l'avoir découverte dans le nid d'une *Formica*, identifiée à *pressilabris*. Cette dernière fut décrite l'année suivante comme une nouvelle espèce, appelée *F. pisarskii* (Dlussky, 1964).

Remerciements

Ce travail fut rendu possible grâce aux subventions obtenues du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (A. Francœur), à la Fondation de l'Université du Québec à Chicoutimi (A.

Francœur) et au Deutsche Forschungsgemeinschaft (RFA) (A. Buschinger). Une subvention pour échange scientifique international du C.R.S.N.G. du Canada a permis au Dr A. Buschinger d'effectuer un séjour de recherche à l'UQAC.

Nous remercions sincèrement les personnes suivantes de diverses institutions pour leur aimable coopération lors de l'emprunt de spécimens ou pour l'usage des collections: Mme Majorie Favreau (AMNH, New York), M. Barry Bolton (BMNH, Londres), Mme Céline Piché (CIQ, Sainte-Foy), Dr Roger D. Akre (EWSU, Pullman), M. Roy R. Snelling (LACM, Los Angeles), Dr Roberto Poggi (MCSN, Gênes), Dr Alfred F. Newton

et Dr Edward O. Wilson (MCZ, Cambridge), Dr Claude Bésuchet (MHNG, Genève), Dr David R. Smith (USNM, Washington).

Le Dr W. L. Brown (Cornell University) et M. B. Bolton (BMNH) nous ont fourni des informations taxonomiques et des commentaires pertinents pour cette étude. Les microphotographies électroniques furent prises par M. J.-P. Richbourg de l'I.N.R.S., Géo-ressources de l'Université du Québec, Sainte-Foy, ainsi que par Mme Odette Desbiens, Laboratoire de microscopie électronique, Département de phytologie, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation, Université Laval.

TABLEAU VIII (suite)

Échantillon biométrique pour les ergatomorphes des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) ¹	Variables	Intervalles (min. - max.)	Moyenne	Écart-type
<i>nitidulus</i> (12)	LAT	0,52 - 0,59	0,56	0,023
	LOT	0,68 - 0,76	0,73	0,027
	LOS	0,41 - 0,45	0,44	0,012
	LXF	0,32 - 0,38	0,35	0,021
	LOF	0,17 - 0,20	0,19	0,011
	DAO	0,10 - 0,13	0,11	0,008
	LAA	0,36 - 0,43	0,39	0,021
	LOA	0,81 - 0,94	0,88	0,046
	IC	73,97 - 77,63	75,94	1,247
	IO	18,97 - 22,81	20,42	1,101
	IS	75,86 - 81,82	78,43	1,787
	IF	177,78 - 205,56	188,91	7,295
IT	42,39 - 45,74	43,99	1,124	
<i>diversipilosus</i> (15)	LAT	0,50 - 0,60	0,55	0,023
	LOT	0,67 - 0,79	0,75	0,030
	LOS	0,42 - 0,50	0,47	0,021
	LXF	0,28 - 0,34	0,31	0,015
	LOF	0,16 - 0,20	0,18	0,012
	DAO	0,10 - 0,13	0,12	0,009
	LAA	0,35 - 0,42	0,38	0,016
	LOA	0,79 - 0,96	0,90	0,044
	IC	71,05 - 75,95	73,83	1,435
	IO	19,64 - 23,21	20,90	1,055
	IS	81,67 - 89,09	85,37	2,686
	IF	163,16 - 193,75	172,51	8,476
IT	40,66 - 44,83	42,77	1,225	
<i>hirticornis</i> (10)	LAT	0,55 - 0,62	0,58	0,026
	LOT	0,72 - 0,82	0,77	0,037
	LOS	0,45 - 0,52	0,49	0,024
	LXF	0,31 - 0,36	0,33	0,017
	LOF	0,17 - 0,21	0,19	0,013
	DAO	0,10 - 0,13	0,11	0,008
	LAA	0,38 - 0,43	0,41	0,019
	LOA	0,87 - 1,03	0,95	0,060
	IC	74,39 - 77,50	75,77	1,002
	IO	16,39 - 21,82	19,82	1,543
	IS	80,65 - 86,67	83,82	1,791
	IF	161,90 - 182,35	173,29	6,356
IT	41,75 - 43,82	43,02	0,775	

¹ N = nombre de spécimens mesurés en mm

TABLEAU IX

Échantillon biométrique pour les intermorphes des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) ¹	Variables	Intervalles (min. – max.)	Moyenne	Écart-type
<i>provancheri</i> (27)	LAT	0,59 – 0,67	0,64	0,020
	LOT	0,76 – 0,85	0,79	0,024
	LOS	0,46 – 0,53	0,50	0,016
	LXF	0,32 – 0,38	0,34	0,014
	LOF	0,18 – 0,27	0,22	0,022
	DAO	0,12 – 0,17	0,15	0,012
	LAA	0,45 – 0,51	0,48	0,018
	LOA	0,91 – 1,08	1,01	0,037
	IC	77,63 – 82,28	80,12	1,256
	IO	20,31 – 26,15	23,47	1,606
	IS	73,85 – 82,54	78,23	1,882
	IF	140,74 – 180,00	158,26	11,793
	IT	45,10 – 50,50	47,70	1,406
<i>quebecensis</i> (10)	LAT	0,59 – 0,65	0,62	0,022
	LOT	0,76 – 0,81	0,78	0,015
	LOS	0,48 – 0,52	0,50	0,012
	LXF	0,31 – 0,36	0,34	0,015
	LOF	0,20 – 0,21	0,21	0,005
	DAO	0,15 – 0,19	0,17	0,013
	LAA	0,43 – 0,49	0,46	0,018
	LOA	0,92 – 1,02	0,98	0,033
	IC	76,62 – 82,28	79,32	1,650
	IO	25,00 – 29,69	27,32	1,637
	IS	78,13 – 84,75	80,43	1,962
	IF	155,00 – 180,00	165,40	7,252
	IT	45,10 – 48,04	46,68	1,200
<i>chamberlini</i> (12)	LAT	0,60 – 0,62	0,60	0,007
	LOT	0,79 – 0,83	0,81	0,011
	LOS	0,50 – 0,52	0,51	0,009
	LXF	0,32 – 0,34	0,33	0,007
	LOF	0,20 – 0,21	0,21	0,005
	DAO	0,14 – 0,17	0,15	0,010
	LAA	0,45 – 0,49	0,47	0,012
	LOA	1,04 – 1,12	1,08	0,023
	IC	73,49 – 76,54	75,16	0,934
	IO	23,33 – 27,42	25,19	1,341
	IS	82,26 – 86,67	84,86	1,619
	IF	157,14 – 170,00	162,42	4,459
	IT	41,28 – 44,76	43,66	1,147

Références

- ALLRED, D. M., 1982. Ants of Utah. — *Gt Basin Nat.*, 42: 415-511.
- ALPERT, G. D. & R. D. AKRE, 1973. Distribution abundance and behavior of the inquiline ant *Leptothorax diversipilosus*. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 66: 753-760.
- ARNOLDI, K. V., 1968. Wichtige Ergänzungen zur Myrmecofauna (Hym., Formicidae) der USSR, mit einigen Neubeschreibungen. — *Zool. Zh.*, 47: 1800-1820.
- BARONI URBANI, C., 1978. Materiale per una revisione dei *Leptothorax* neotropicali appartenenti al sottogenero *Macromischa* Roger, n. comb. (Hym., Formicidae). — *Entomologica Basiliensia*, 3: 395-618.
- BERNARD, F., 1956. Révision des *Leptothorax* (Hym., Formicidae) d'Europe occidentale, basée sur la biométrie et les genitalia mâles. — *Bull. Soc. zool. Fr.*, 81: 151-165.
- BERNARD, F., 1968. Les fourmis (Hym., Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. — Masson, Paris, 411 p.
- BITSCH, J., 1979. Morphologie abdominale des insectes. — Pages 291-578 in P.-P. Grassé (éd.). *Traité de zoologie*. Tome VIII, fascicule II. Insectes. Thorax, abdomen. Masson, Paris.
- BOLTON, B., 1982. Afrotropical species of the myrmicine ant genera *Cardiocondyla*, *Leptothorax*, *Melissotarsus*, *Messor* and *Cataulacus* (Formicidae). — *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.)*, 45: 307-370.

TABLEAU IX (suite)

Échantillon biométrique pour les intermorphes des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) ¹	Variabes	Intervalles (min. – max.)	Moyenne	Écart-type
<i>nitidulus</i> (10)	LAT	0,54 – 0,59	0,58	0,016
	LOT	0,73 – 0,79	0,75	0,018
	LOS	0,43 – 0,46	0,45	0,012
	LXF	0,34 – 0,38	0,36	0,011
	LOF	0,17 – 0,20	0,19	0,010
	DAO	0,12 – 0,15	0,14	0,010
	LAA	0,39 – 0,44	0,42	0,014
	LOA	0,86 – 1,04	0,98	0,049
	IC	73,97 – 78,38	76,44	1,782
	IO	22,03 – 26,32	24,08	1,423
	IS	74,58 – 80,70	77,49	1,953
	IF	178,95 – 211,76	192,47	10,029
	IT	41,35 – 45,35	43,26	1,452
<i>diversipilosus</i> (13)	LAT	0,56 – 0,62	0,59	0,014
	LOT	0,75 – 0,83	0,79	0,020
	LOS	0,46 – 0,50	0,49	0,013
	LXF	0,31 – 0,35	0,33	0,012
	LOF	0,18 – 0,20	0,19	0,008
	DAO	0,12 – 0,15	0,14	0,012
	LAA	0,40 – 0,44	0,42	0,014
	LOA	0,94 – 1,05	0,99	0,034
	IC	72,84 – 76,62	74,89	1,097
	IO	20,34 – 25,42	23,26	1,725
	IS	79,66 – 84,75	82,19	1,600
	IF	163,16 – 177,78	169,80	4,508
	IT	41,00 – 44,79	42,52	1,086
<i>hirticornis</i> (3)	LAT	0,62 – 0,64	0,63	0,012
	LOT	0,82 – 0,83	0,82	0,006
	LOS	0,52 – 0,52	0,52	0,000
	LXF	0,37 – 0,38	0,37	0,006
	LOF	0,22 – 0,22	0,22	0,000
	DAO	0,13 – 0,15	0,14	0,010
	LAA	0,45 – 0,47	0,46	0,012
	LOA	1,06 – 1,10	1,08	0,021
	IC	75,61 – 77,11	76,11	0,865
	IO	20,97 – 24,19	22,35	1,664
	IS	81,25 – 83,87	83,00	1,513
	IF	168,18 – 172,73	169,70	2,624
	IT	42,06 – 42,73	42,41	0,337

¹ N = nombre de spécimens mesurés en mmBRIAN, M. V., 1957. Caste determination in social insects. — *A. Rev. Ent.*, 2: 107-120.BRIAN, M. V., 1965. Caste differentiation in social insects. — *Symp. zool. Soc. Lond.*, 14: 13-38.BROWN, W. L., 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest and faunas. — Pages 161-185 in B. I. Meggers, E. S. Ayensu & W. D. Duckworth (eds.). *Tropical forest ecosystems in Africa and South America, a review*. Washington, D. C.BUSCHINGER, A., 1968. Mono- und Polygynie bei Arten der Gattung *Leptothorax* Mayr (Hym., Formicidae). — *Insectes soc.*, 15: 217-226.BUSCHINGER, A., 1976a. Eine Methode zur Zucht der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) mit *Leptothorax acervorum* (Fabr.) als «Wirtsameise» (Hym., Form.). — *Insectes soc.*, 23: 205-214.BUSCHINGER, A., 1976b. Giftdrüsensekret als Sexualpheromon bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) (Hym., Form.). — *Insectes soc.*, 23: 215-225.BUSCHINGER, A., 1979. Functional monogyny in the American guest ant *Formicoxenus hirticornis* (= *Leptothorax hirticornis*) (Hym., Formicidae). — *Insectes soc.*, 26: 61-68.

TABLEAU X

Échantillon biométrique pour les gynomorphes des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) ¹	Variables	Intervalles (min. – max.)	Moyenne	Écart-type
<i>provancheri</i> (7)	LAT	0,62 – 0,68	0,64	0,020
	LOT	0,77 – 0,84	0,80	0,024
	LOS	0,49 – 0,51	0,50	0,008
	LXF	0,33 – 0,36	0,34	0,011
	LOF	0,20 – 0,24	0,22	0,013
	DAO	0,16 – 0,19	0,18	0,010
	LAA	0,49 – 0,59	0,56	0,035
	LOA	1,08 – 1,20	1,14	0,035
	IC	80,25 – 81,25	80,82	0,368
	IO	23,53 – 29,23	27,31	1,943
	IS	75,00 – 80,95	78,09	1,963
	IF	141,67 – 165,00	158,62	7,930
IT	42,98 – 52,21	49,21	3,191	
<i>quebecensis</i> (3)	LAT	0,62 – 0,64	0,63	0,012
	LOT	0,76 – 0,78	0,77	0,010
	LOS	0,49 – 0,50	0,50	0,006
	LXF	0,33 – 0,35	0,34	0,010
	LOF	0,20 – 0,21	0,21	0,006
	DAO	0,18 – 0,20	0,19	0,012
	LAA	0,52 – 0,53	0,52	0,006
	LOA	1,09 – 1,13	1,11	0,020
	IC	80,52 – 82,05	81,38	0,784
	IO	29,03 – 32,26	30,85	1,650
	IS	78,13 – 80,65	79,27	1,276
	IF	157,14 – 170,00	164,60	6,672
IT	46,02 – 47,75	47,16	0,987	
<i>chamberlini</i> (1)	LAT	0,61		
	LOT	0,80		
	LOS	0,52		
	LXF	0,34		
	LOF	0,20		
	DAO	0,18		
	LAA	0,53		
	LOA	1,19		
	IC	76,25		
	IO	29,51		
	IS	85,25		
	IF	170,00		
IT	44,54			

BUSCHINGER, A., 1981. Biological and systematic relationships of social parasitic Leptothoracini from Europe and North America. — Pages 211-222 in P. E. Howse, & J. L. Clement (eds.). *Biosystematics of social insects*. Vol. 19. Academic Press, London.

BUSCHINGER, A. & T. M. ALLOWAY, 1977. Population structure and polymorphism in the slave-making ant *Harpagoxenus americanus* (Emery) (Hym., Formicidae). — *Psyche*, 83: 233-242.

BUSCHINGER, A. & T. M. ALLOWAY, 1978. Caste polymorphism in *Harpagoxenus canadensis* Smith, M. R. (Hym. Formicidae). — *Insectes soc.*, 25: 339-350.

BUSCHINGER, A. & A. FRANCOEUR, 1983. The guest ant, *Symmyrmica chamberlini*, rediscovered near Salt Lake City, Utah (Hym., Formicidae). — *Psyche*, 90: 297-305.

BUSCHINGER, A. & U. WINTER, 1975. Polymorphismus der sklavenhaltenden Ameise *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl). — *Insectes soc.*, 22: 333-362.

BUSCHINGER, A. & U. WINTER, 1976. Funktionelle Monogynie bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl) (Hym., Formicidae). — *Insectes soc.*, 23: 549-558.

BUSCHINGER, A., A. FRANCOEUR & K. FISCHER, 1980. Functional monogyny, sexual behavior, and

TABLEAU X (suite)

Échantillon biométrique pour les gynomorphes des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) ¹	Variables	Intervalles (min. – max.)	Moyenne	Écart-type
<i>nitidulus</i> (10)	LAT	0,57 – 0,62	0,59	0,015
	LOT	0,73 – 0,79	0,77	0,021
	LOS	0,43 – 0,47	0,45	0,012
	LXF	0,36 – 0,40	0,37	0,014
	LOF	0,18 – 0,22	0,20	0,012
	DAO	0,14 – 0,17	0,16	0,008
	LAA	0,45 – 0,54	0,50	0,030
	LOA	1,02 – 1,14	1,08	0,032
	IC	75,64 – 78,95	77,30	1,179
	IO	24,56 – 29,31	26,19	1,387
	IS	75,41 – 77,97	76,35	0,871
	IF	176,19 – 210,53	190,79	11,515
IT	42,86 – 49,54	46,84	2,315	
<i>diversipilosus</i> (10)	LAT	0,57 – 0,60	0,59	0,009
	LOT	0,75 – 0,80	0,78	0,017
	LOS	0,45 – 0,50	0,48	0,017
	LXF	0,30 – 0,32	0,31	0,007
	LOF	0,17 – 0,20	0,18	0,008
	DAO	0,14 – 0,16	0,15	0,008
	LAA	0,48 – 0,53	0,51	0,016
	LOA	0,99 – 1,11	1,06	0,041
	IC	73,75 – 76,32	75,17	0,819
	IO	23,33 – 27,12	25,21	1,251
	IS	77,59 – 84,75	82,45	2,333
	IF	160,00 – 177,78	171,42	6,366
IT	46,36 – 50,48	47,95	1,576	
<i>hirticornis</i> (1)	LAT	0,65		
	LOT	0,84		
	LOS	0,51		
	LXF	0,35		
	LOF	0,21		
	DAO	0,15		
	LAA	0,59		
	LOA	1,18		
	IC	77,38		
	IO	23,08		
	IS	78,46		
	IF	166,67		
IT	50,00			

¹ N = nombre de spécimens mesurés en mm

- karyotype of the guest ant, *Leptothorax provancheri* Emery (Hym., Formicidae). — *Psyche*, 87: 1-12.
- COLE, A. C., 1954. Studies on New Mexico ants. X. The genus *Leptothorax* (Hym., Formicidae). — *J. Tenn. Acad. Sci.*, 29: 240-241.
- COLLINGWOOD, C. A., 1979. The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. — *Fauna entomologica scandinavica*. Vol. 8. Scandinavian Science Press, Klampenborg, 179 p.
- CREIGHTON, W. S., 1950. The ants of North America. — *Bull. Mus. comp. Zool.*, 104: 1-585.
- DLUSSKY, G. M., 1963. Two new species of ants from eastern Transbaikalia. — *Ent. Obozr.*, 42: 190-194.
- DLUSSKY, G. M., 1964. The ants of the subgenus *Coptoformica* of the genus *Formica* (Hym., Formicidae) in the U.R.S.S. — *Zool. Zh.*, 43: 1026-1040.
- ELGERT, B., 1981. Trail following of the guest ant *Formicoxenus nitidulus*. — *Memo. Soc. Fauna Flora fenn.*, 57: 3.
- ELGERT, B. & R. ROSENGREN, 1977. The guest ant *Formicoxenus nitidulus* follows the scent trail of its

TABLEAU XI

Échantillon biométrique pour les mâles des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) ¹	Variables	Intervalles (min. – max.)	Moyenne	Écart-type
<i>provancheri</i> (10)	LAT	0,45 – 0,63	0,57	0,048
	LOT	0,52 – 0,68	0,62	0,043
	LOS	0,24 – 0,32	0,30	0,026
	LXF	0,17 – 0,25	0,22	0,024
	LOF	0,15 – 0,20	0,17	0,015
	DAO	0,19 – 0,29	0,26	0,029
	LAA	0,48 – 0,74	0,63	0,077
	LOA	1,03 – 1,35	1,20	0,091
	IC	86,54 – 96,72	91,40	2,533
	IO	42,22 – 50,00	46,33	2,414
	IS	49,21 – 55,17	52,58	2,057
	IF	106,25 – 150,00	131,92	13,873
	IT	46,60 – 59,20	52,27	3,878
<i>quebecensis</i> Forme normale (5)	LAT	0,54 – 0,57	0,55	0,013
	LOT	0,61 – 0,64	0,62	0,012
	LOS	0,33 – 0,37	0,35	0,015
	LXF	0,22 – 0,24	0,23	0,009
	LOF	0,16 – 0,19	0,18	0,011
	DAO	0,28 – 0,32	0,30	0,015
	LAA	0,59 – 0,65	0,62	0,024
	LOA	1,18 – 1,28	1,21	0,040
	IC	87,10 – 91,80	89,04	2,028
	IO	50,91 – 57,41	55,07	2,462
	IS	61,11 – 64,91	63,03	1,744
	IF	115,79 – 137,50	128,83	9,367
	IT	46,09 – 54,24	51,69	3,416
Forme intermédiaire (9)	LAT	0,49 – 0,63	0,54	0,044
	LOT	0,54 – 0,71	0,62	0,051
	LOS	0,31 – 0,37	0,33	0,020
	LXF	0,19 – 0,25	0,22	0,020
	LOF	0,15 – 0,19	0,17	0,014
	DAO	0,22 – 0,30	0,28	0,031
	LAA	0,39 – 0,54	0,46	0,050
	LOA	0,95 – 1,30	1,09	0,123
	IC	84,48 – 92,59	87,73	2,880
	IO	44,00 – 55,56	50,19	3,605
	IS	53,97 – 66,07	61,46	3,603
	IF	105,56 – 150,00	128,11	15,829
	IT	40,52 – 45,87	41,79	0,893

wood ant host (Hym., Formicidae). — Memo. Soc. Fauna Flora fenn., 53: 35-38.

EMERY, C., 1895. Beiträge zur Kenntnis der nordamerikanischen Ameisenfauna. — Zool. Jb. (Syst.), 8: 257-360.

EMERY, C., 1921-22. Myrmicinae. — Wytzman, P.A.G. Genera Insectorum. Hymenoptera. Fascicule 174, 397 p.

ETTERS HANK, G., 1966. A generic revision of the world Myrmicinae related to *Solenopsis* and *Pheidologeton* (Hym., Formicidae). — Aust. J. Zool., 14: 73-171.

FOREL, A., 1899. Trois notices myrmécologiques. — Anns. Soc. ent. Belg., 43: 303-310.

FÖRSTER, A., 1850. Hymenopterologische Studien. Jahresber. höh. Bergerschule Aachen. — Heft 1: 1-74.

FRANCOEUR, A., 1983. The ant fauna near the three-line in northern Québec (Formicidae, Hymenoptera). — Nordicana, 47: 177-180.

FRANCOEUR, A. & R. BÉRIQUE, 1966. Les Formicides de Provancher. — Can. Ent., 98: 140-145.

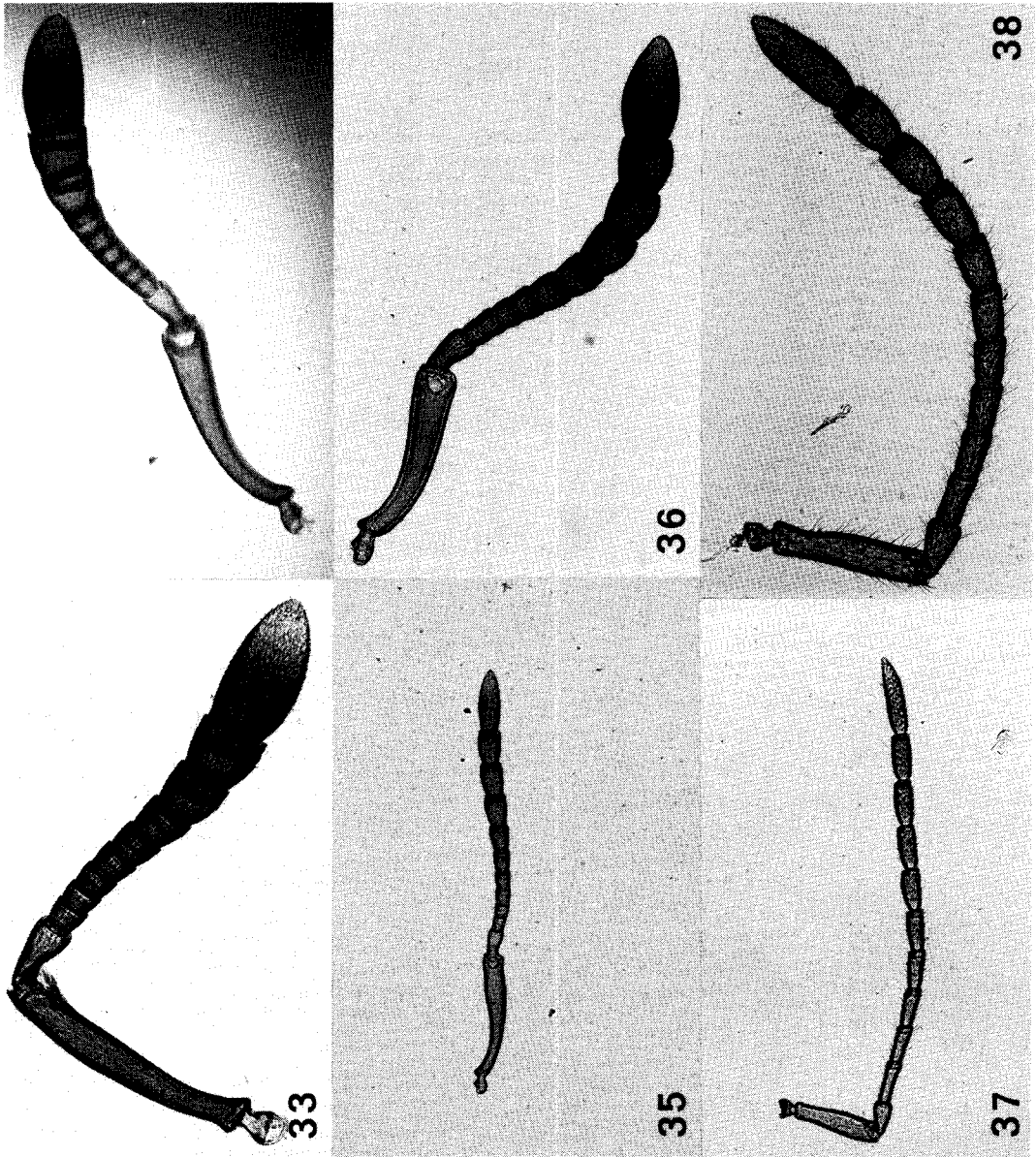
GOTWALD, W. H., 1969. Comparative morphological studies of the ants, with particular reference to the mouthparts (Hym., Formicidae). — Mem. Cornell Univ. agric. Exp. Stn., no. 408, 150 p.

TABLEAU XI (suite)

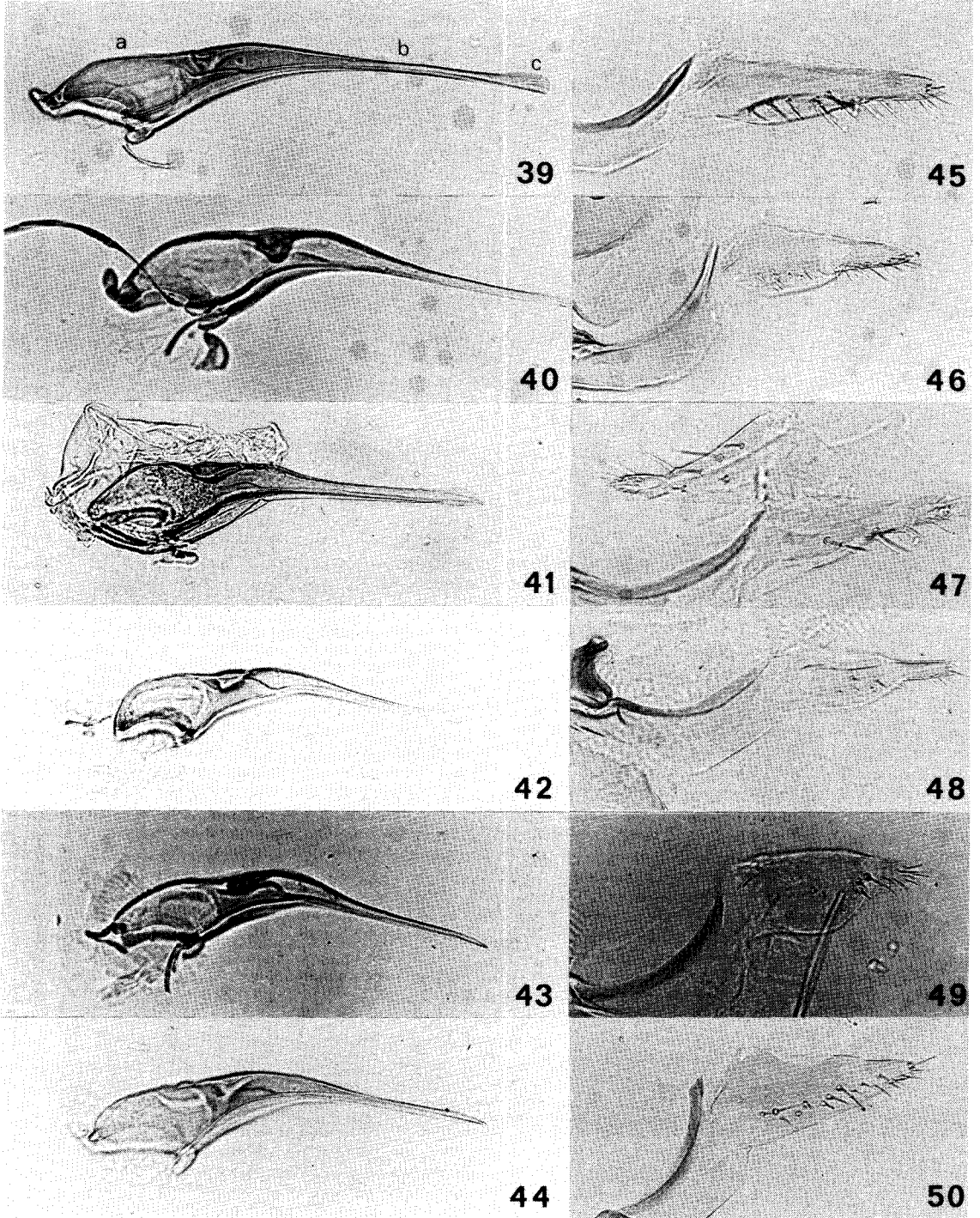
Échantillon biométrique pour les mâles des espèces du genre *Formicoxenus*

Espèces (N) ¹	Variables	Intervalles (min. – max.)	Moyenne	Écart-type
<i>chamberlini</i> (3)	LAT	0,55 – 0,58	0,56	0,015
	LOT	0,66 – 0,72	0,69	0,031
	LOS	0,33 – 0,34	0,34	0,006
	LXF	0,25 – 0,27	0,26	0,010
	LOF	0,19 – 0,20	0,19	0,006
	DAO	0,28 – 0,30	0,29	0,010
	LAA	0,45 – 0,49	0,47	0,020
	LOA	1,13 – 1,25	1,19	0,060
	IC	80,56 – 84,85	82,10	2,390
	IO	50,91 – 51,79	51,47	0,489
	IS	58,62 – 61,82	59,79	1,764
	IF	125,00 – 142,11	134,65	8,761
	IT	39,17 – 39,82	39,40	0,370
<i>nitidulus</i> (10)	LAT	0,47 – 0,56	0,52	0,029
	LOT	0,58 – 0,70	0,65	0,035
	LOS	0,35 – 0,41	0,38	0,016
	LXF	0,27 – 0,33	0,30	0,016
	LOF	0,15 – 0,19	0,17	0,013
	DAO	0,11 – 0,17	0,15	0,018
	LAA	0,33 – 0,43	0,39	0,027
	LOA	0,82 – 1,02	0,93	0,063
	IC	77,27 – 81,16	80,01	1,200
	IO	23,40 – 30,36	27,59	2,178
	IS	69,64 – 76,47	73,16	2,284
	IF	163,16 – 200,00	180,93	10,944
	IT	40,24 – 43,33	41,74	1,018
<i>diversipilosus</i> (10)	LAT	0,48 – 0,57	0,53	0,030
	LOT	0,58 – 0,72	0,66	0,045
	LOS	0,41 – 0,47	0,44	0,019
	LXF	0,23 – 0,28	0,26	0,017
	LOF	0,14 – 0,17	0,16	0,011
	DAO	0,12 – 0,15	0,14	0,013
	LAA	0,34 – 0,40	0,37	0,024
	LOA	0,79 – 0,98	0,91	0,062
	IC	78,26 – 83,33	80,74	1,562
	IO	22,81 – 29,41	25,66	2,174
	IS	78,95 – 86,79	84,05	2,457
	IF	152,94 – 186,67	164,03	11,058
	IT	39,58 – 43,04	40,69	1,084
<i>hirticornis</i> (10)	LAT	0,55 – 0,60	0,57	0,017
	LOT	0,64 – 0,72	0,69	0,024
	LOS	0,45 – 0,52	0,48	0,019
	LXF	0,26 – 0,30	0,28	0,012
	LOF	0,15 – 0,20	0,17	0,015
	DAO	0,12 – 0,15	0,14	0,011
	LAA	0,39 – 0,42	0,40	0,011
	LOA	0,93 – 1,06	0,99	0,044
	IC	81,43 – 85,94	83,48	1,372
	IO	21,82 – 26,32	25,02	1,345
	IS	81,03 – 86,67	82,95	1,912
	IF	145,00 – 173,33	161,63	10,035
	IT	39,00 – 41,94	40,18	1,090

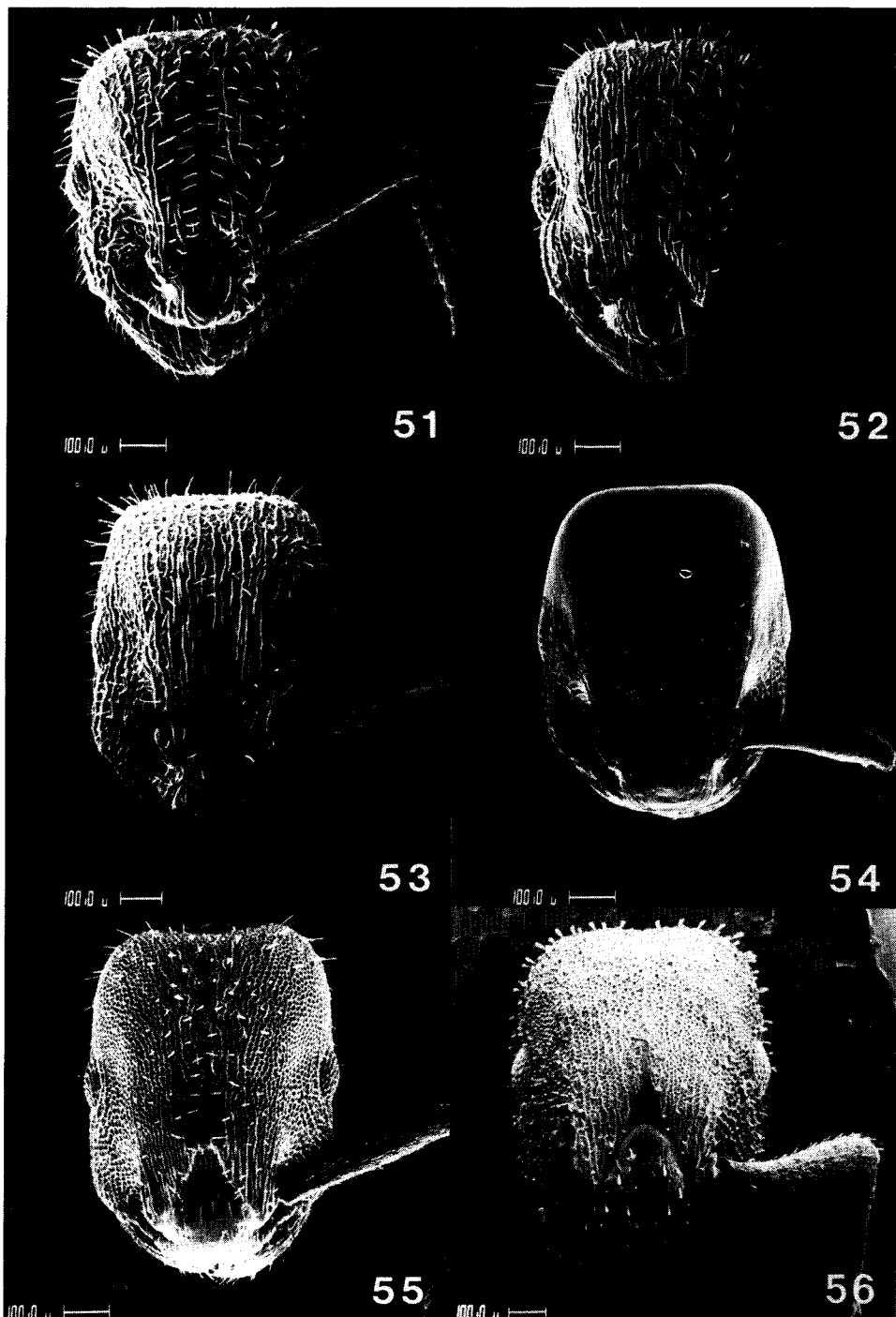
¹ N = nombre de spécimens mesurés en mm



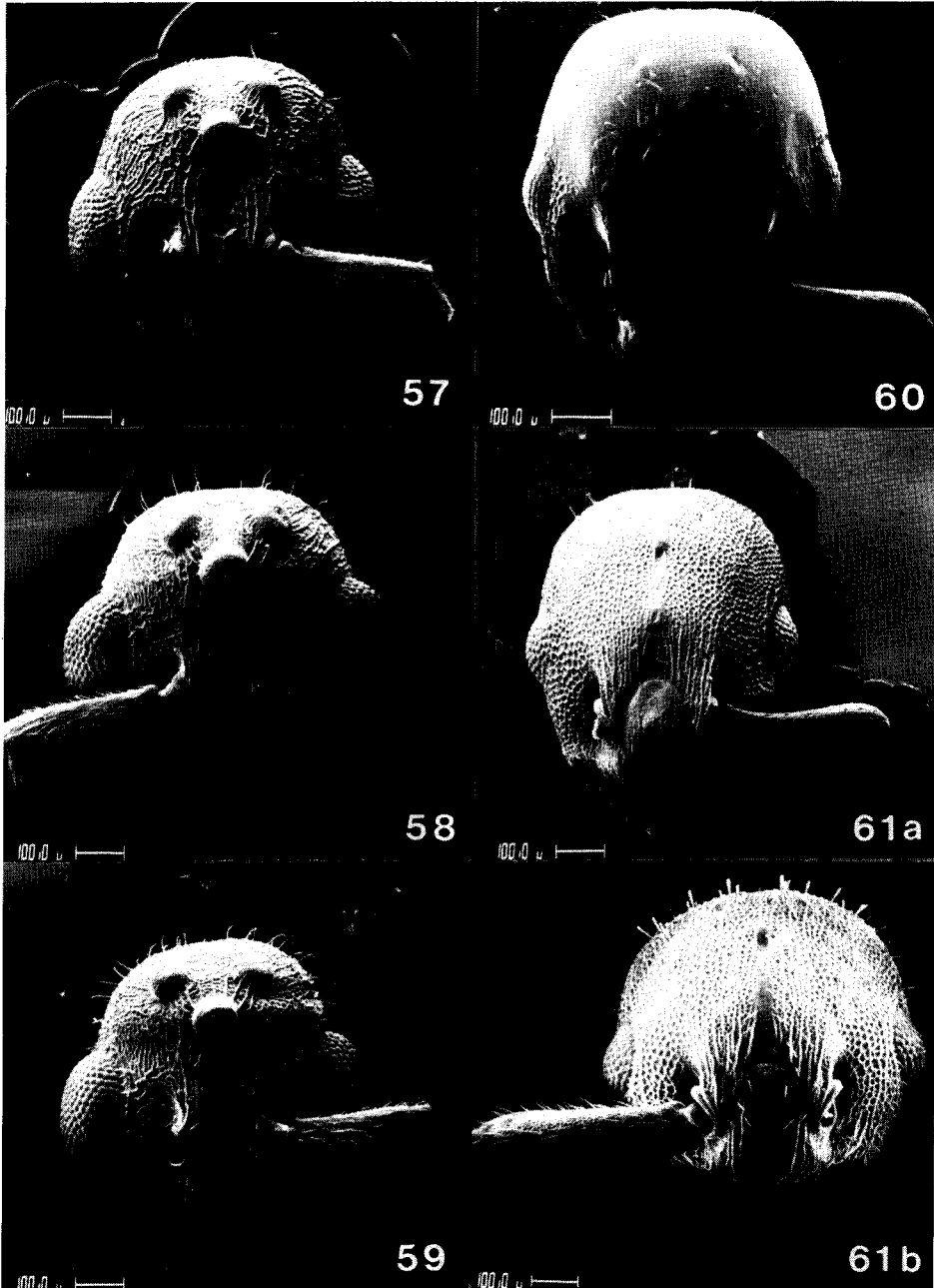
Figures 33-38. Antennes de *Formicoxenus*. Fig. 33-34. Ergatomorphes (125X). Fig. 33. *provancheri*. Fig. 34. *nitidulus*. Fig. 35-38. Mâles (fig. 35 et fig. 37 à 50X, fig. 36 et fig. 38 à 125X). Fig. 35. *diversipilosus*. Fig. 36. *nitidulus*. Fig. 37. *quebecensis* (forme intermédiaire). Fig. 38. *chamberlini*.



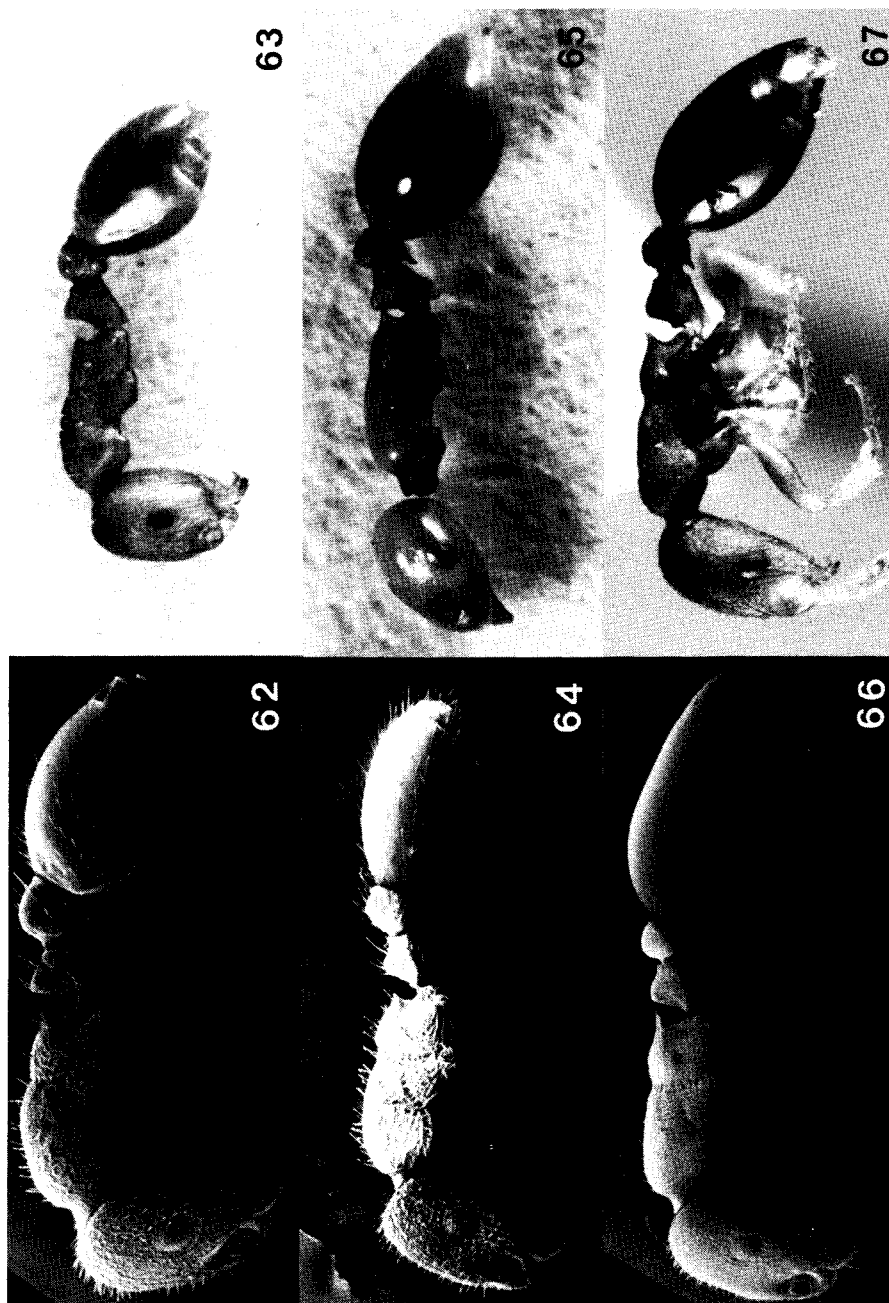
Figures 39-50. Aiguillons de *Formicoxenus*. Fig. 39-44. Stylets (310X). Fig. 45-50. Gonostyles (310X, sauf fig. 49 et fig. 50 à 400X). Fig. 39 et 45. *provancheri*. Fig. 40 et 46. *quebecensis*. Fig. 41 et 47. *chamberlini*. Fig. 42 et 48. *nitidulus*. Fig. 43 et 49. *hirticornis*. Fig. 44 et 50. *diversipilosus*. Fig. 39. a, bulbe; b, tige; c, membrane dorsale.



Figures 51-56. Têtes d'ergatomorphes de *Formicoxenus*. Fig. 51. *provancheri*. Fig. 52. *quebecensis*. Fig. 53. *chamberlini*. Fig. 54. *nitidulus* (perte artificielle des poils). Fig. 55. *diversipilosus*. Fig. 56. *hirticornis*.



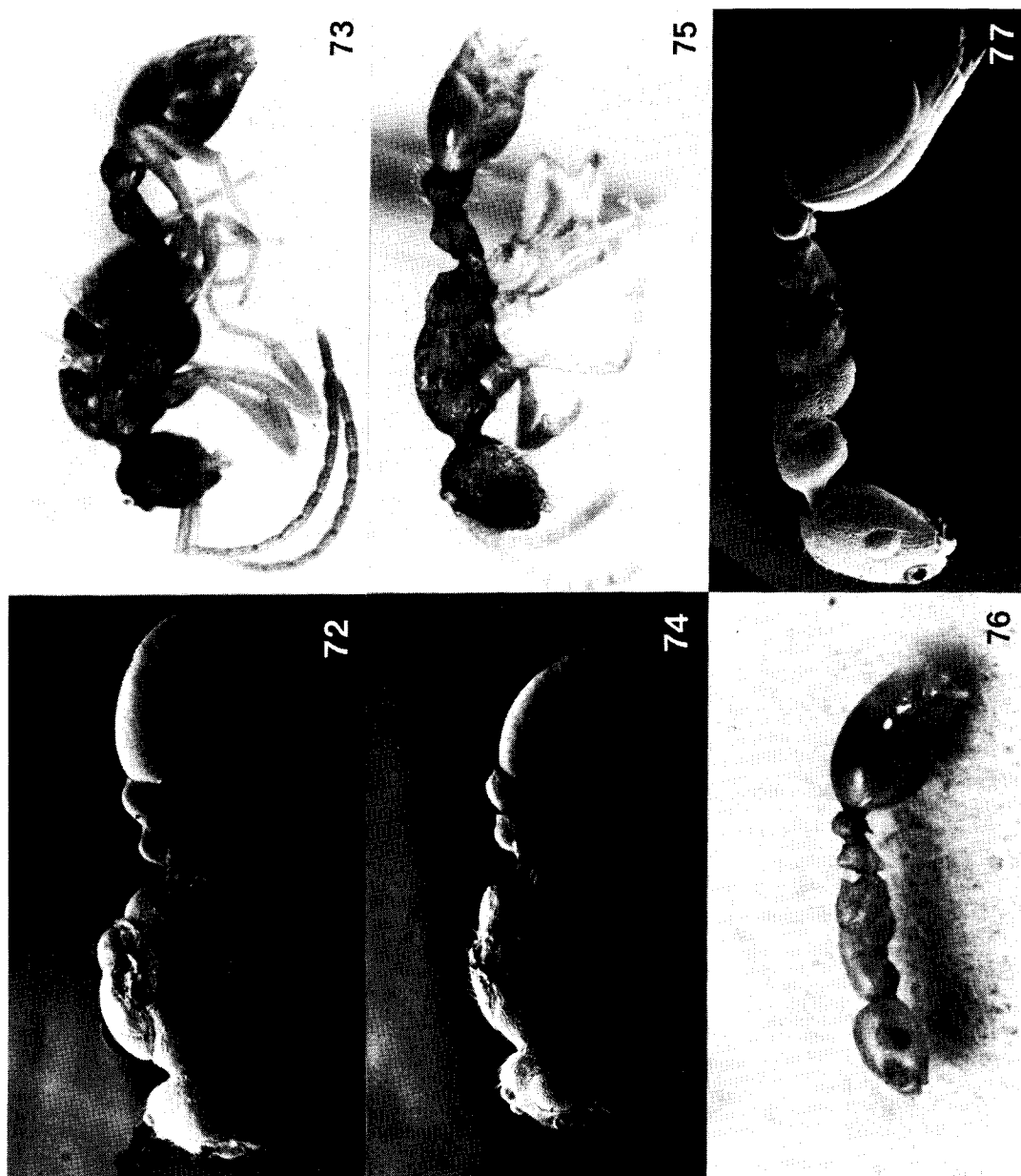
Figures 57-61. Têtes de mâles de *Formicoxenus*. Fig. 57. *provancheri*. Fig. 58. *quebecensis* (forme normale). Fig. 59. *quebecensis* (forme intermédiaire). Fig. 60. *nitidulus* (pilosité un peu arasée). Fig. 61a. *diversipilosus* (pilosité perdue). Fig. 61b. *hirticornis* (courbure exagérée).



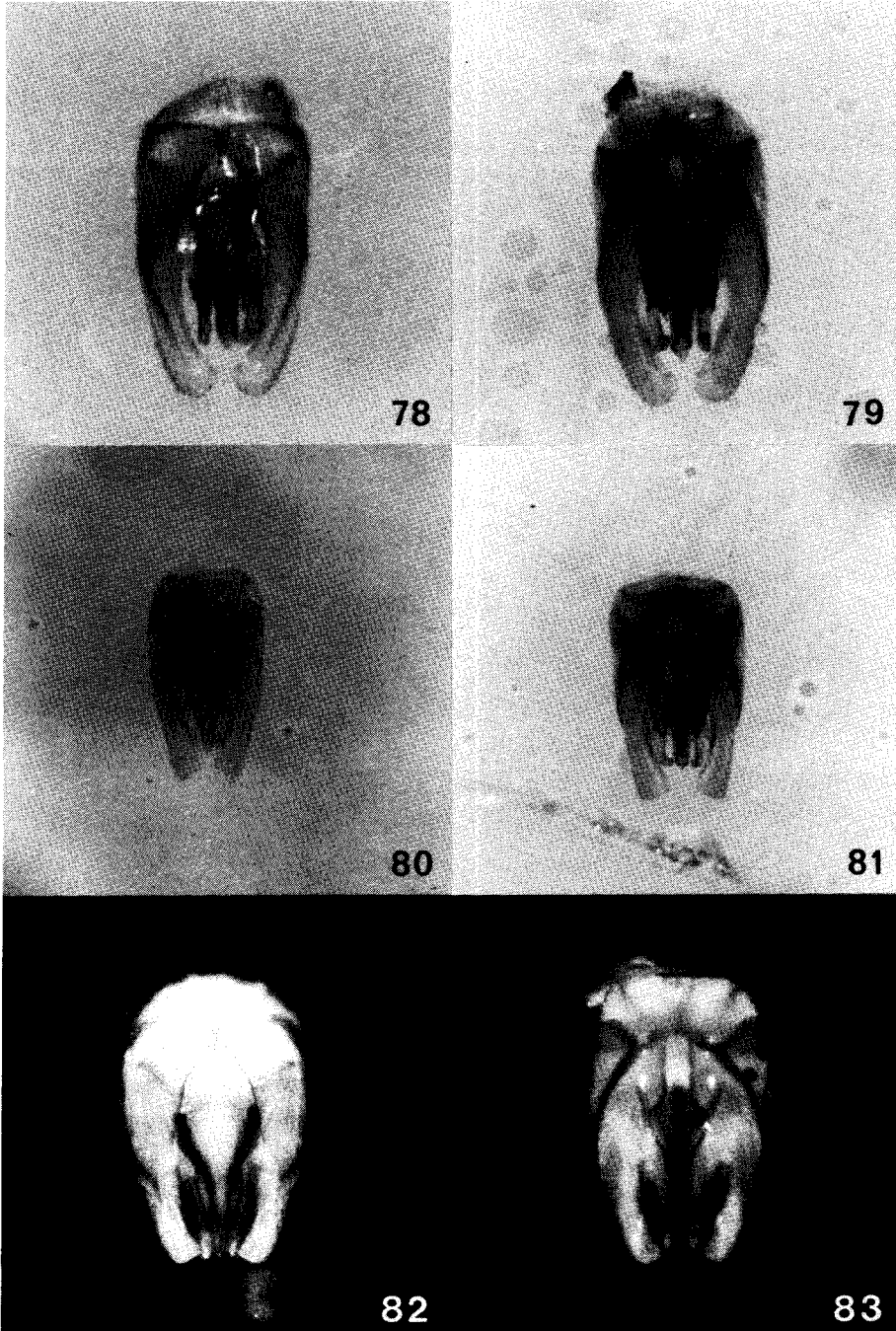
Figures 62-67. Vue latérale des ergatomorphes de *Formicoxenus*, sans appendices. Fig. 62. *provancheri* (40X). Fig. 63. *quebecensis* (25X). Fig. 64. *chamberlini* (35X). Fig. 65. *nitidulus* (25X). Fig. 66. *diversipilosus* (40X). Fig. 67. *sibiricus* (lectotype, 25X).



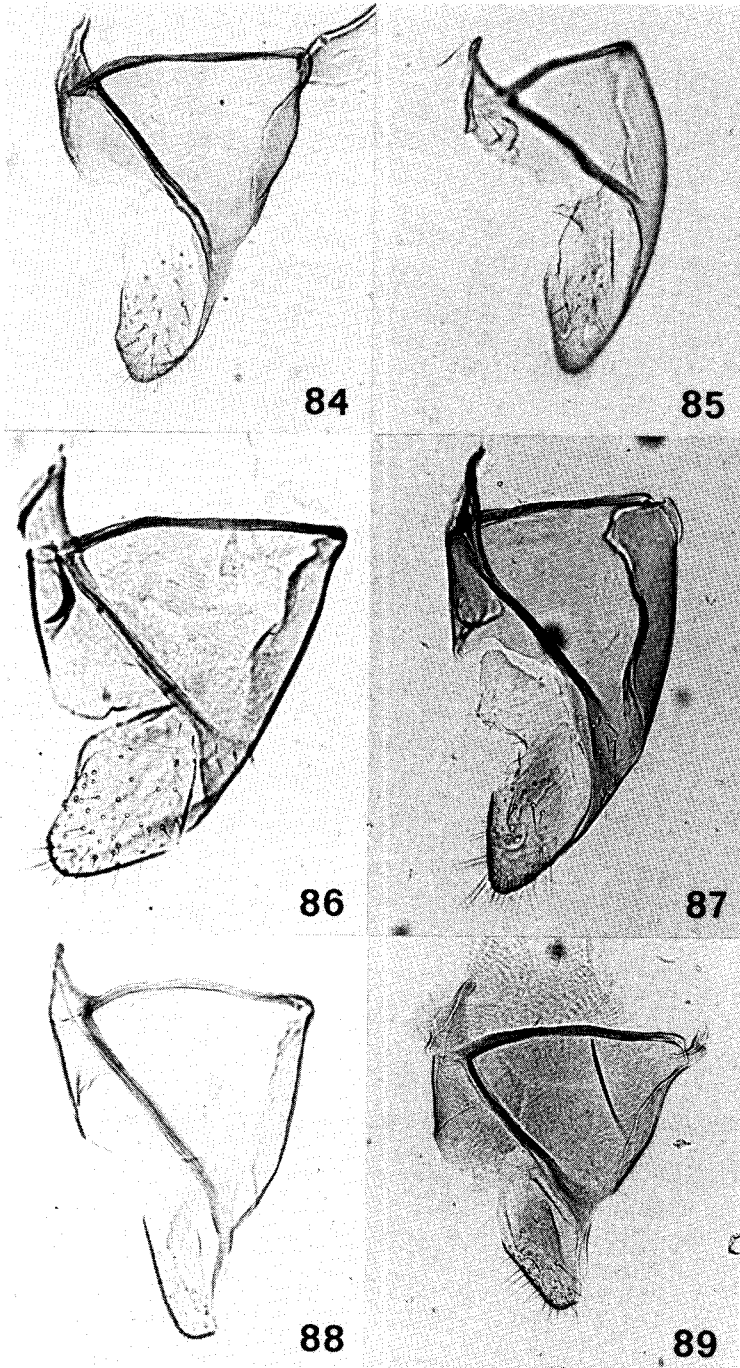
Figures 68-71. Vue latérale de gynomorphes de *Formicoxenus* (25X). Fig. 68. *quebecensis* (paratype).
Fig. 69. *chamberlini* (paratype). Fig. 70. *nitidulus*. Fig. 71. *diversipilosus*.



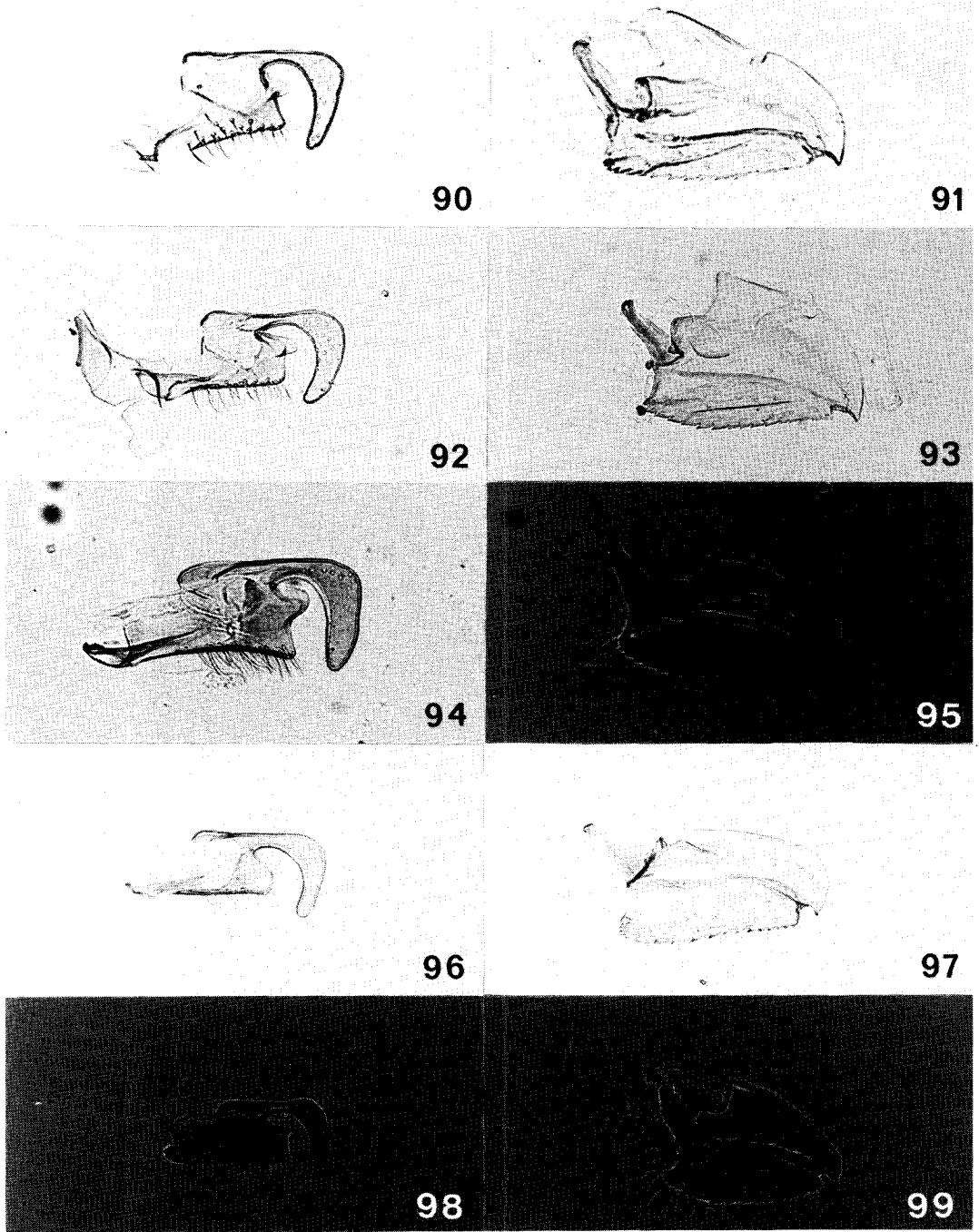
Figures 72-77. Vue latérale de mâles de *Formicoxenus* (sans appendices, sauf fig. 73 et fig. 75) (25X, sauf fig. 77 à 40X). Fig. 72. *provancheri* (ailes enlevées). Fig. 73. *quebecensis* (forme normale). Fig. 74. *quebecensis* (forme intermédiaire). Fig. 75. *chamberlini*. Fig. 76. *nitidulus*. Fig. 77. *diversipilosus*.



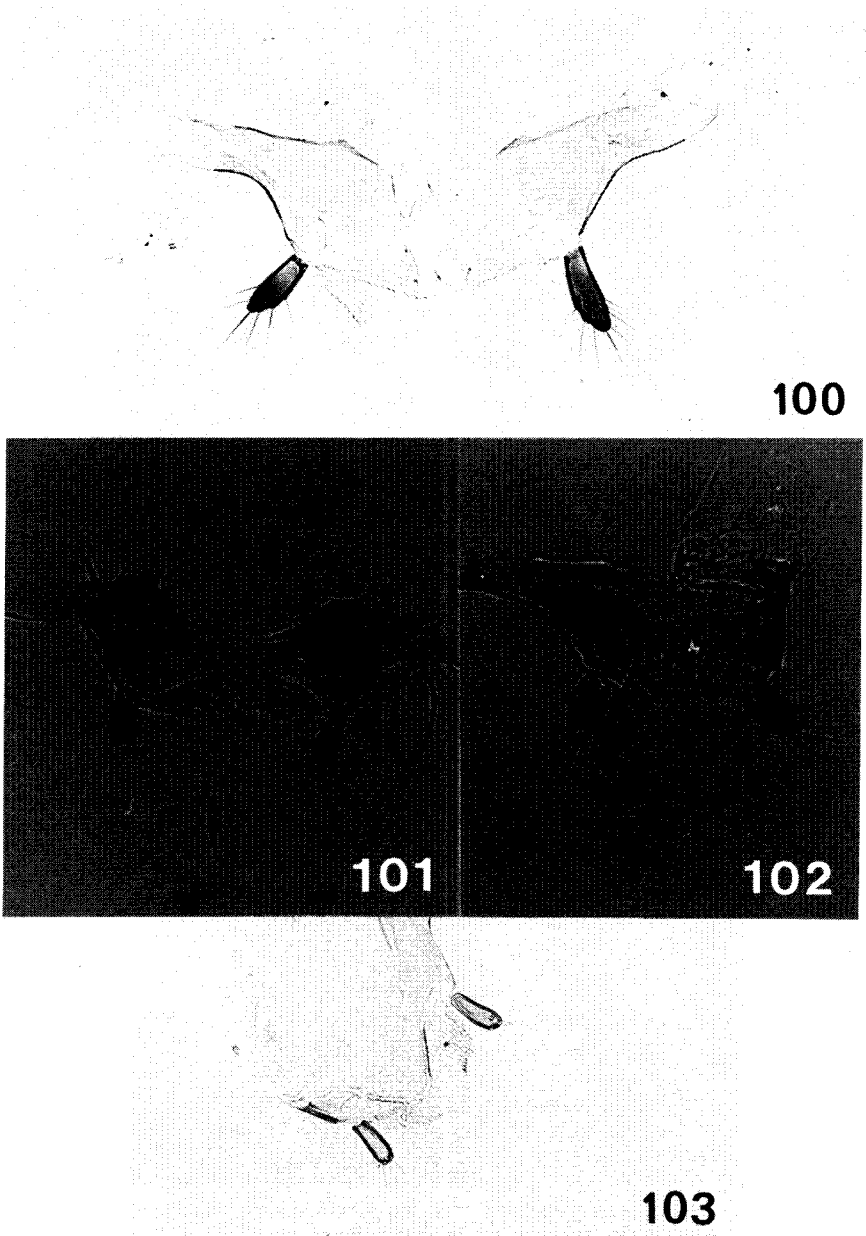
Figures 78-83. Capsule génitale mâle de *Formicoxenus* (vue dorsale à gauche et vue ventrale à droite).
 Fig. 78-79. *provancheri* (64X). Fig. 80-81. *nitidulus* (64X). Fig. 82-83. *diversipilosus* (120X).



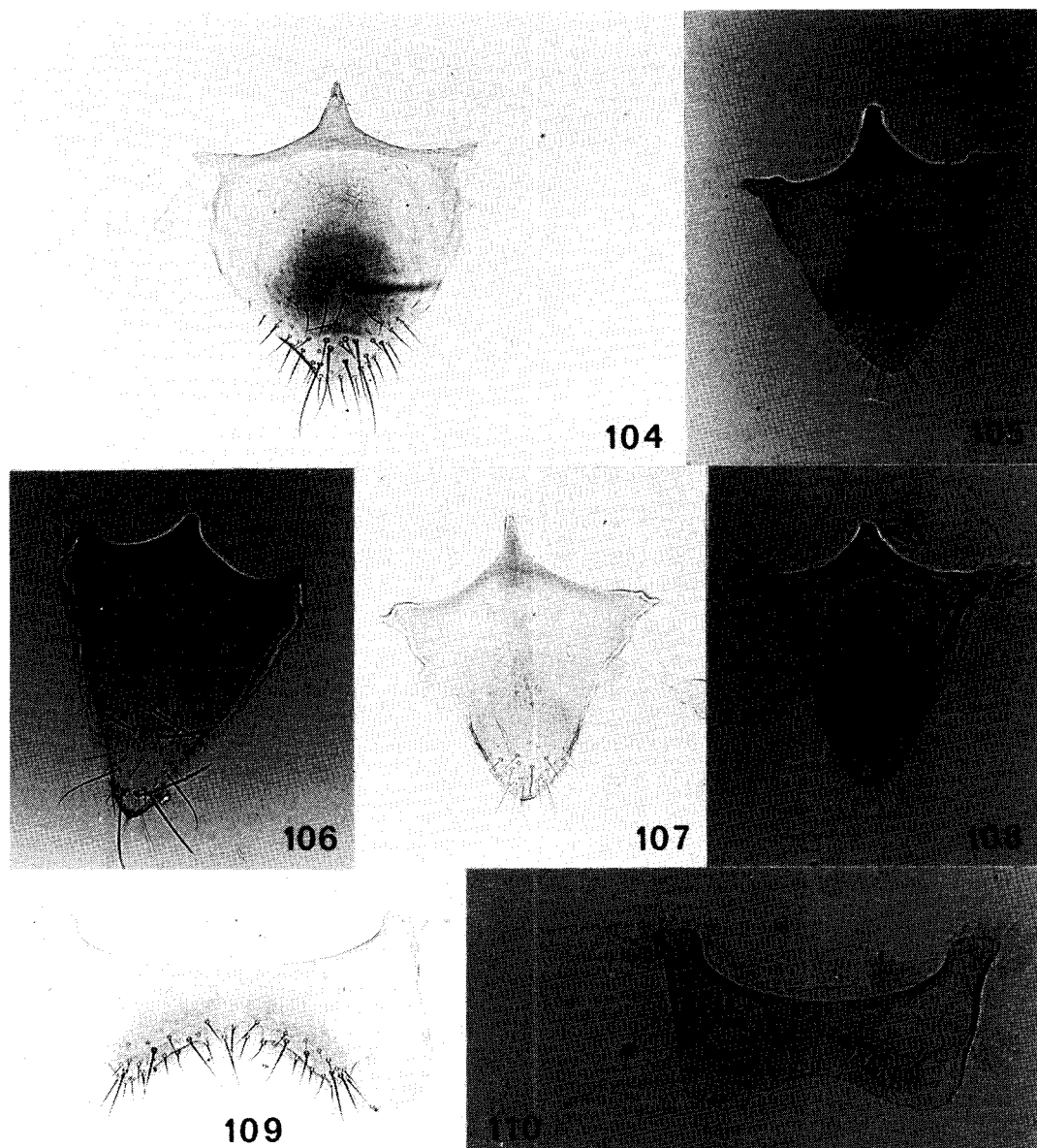
Figures 84-89. Paramères de *Formicoxenus* (160X, sauf fig. 84 et fig. 85 à 125X). Fig. 84. *provancheri*. Fig. 85. *quebecensis* (forme normale). Fig. 86. *quebecensis* (forme intermédiaire). Fig. 87. *chamberlini*. Fig. 88. *nitidulus*. Fig. 89. *diversipilosus*.



Figures 90-99. Volselles (colonne de gauche; 125X, sauf fig. 94 à 160X) et valves péniennes (colonne de droite; 160X, sauf fig. 91 et fig. 93 à 125X) de *Formicoxenus*. Fig. 90-91. *provancheri*. Fig. 92-93. *quebecensis* (forme intermédiaire). Fig. 94-95. *chamberlini*. Fig. 96-97. *nitidulus*. Fig. 98-99. *diversipilosus*.



Figures 100-103. Socii de mâles de *Formicoxenus*. Fig. 100. *provancheri* (125X). Fig. 101. *quebecensis* (forme intermédiaire, 125X). Fig. 102. *chamberlini* (160X). Fig. 103. *nitidulus* (160X).



Figures 104-110. Plaque sous-génitale (fig. 104-108) et 8^e sternite (fig. 109-110) de mâles de *Formicoxenus*. Fig. 104 et 109, *provancheri* (125X). Fig. 105, *quebecensis* (forme intermédiaire, 125X). Fig. 106, *chamberlini* (160X). Fig. 107, *nitidulus* (160X). Fig. 108 et 110, *diversipilosus* (160X).

GREGG, R. E., 1963. The ants of Colorado with reference to their ecology, taxonomy and geographic distribution. — Univ. Colorado Press, Boulder, 792 p.

HARRIS, R. A., 1979. A glossary of surface sculpturing. — Occ. Pap. in Entomology (Department of Food and Agriculture, State of California), no. 28, 31 p.

HOLLIDAY, M., 1904. A study of some ergatogynic ants. — Zool. Jahrb. (Syst.), 19: 293-328.

IMAI, H. T., R. H. CROZIER & R. W. TAYLOR, 1977. Karyotype evolution in Australian ants. — Chromosoma, 59: 341-393.

JANET, C., 1898. Anatomie du corselet de la *Myrmica rubra* Reine. — Mém. Soc. zool. Fr., 11: 393-450.

JANET, C., 1899. Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insecte. — G. Currey & C. Naud, Editeurs, Paris, 74 p.

- KANNOWSKI, P. B., 1956. The ants of Ramsey county, North Dakota. — Amer. Midl. Nat., 56: 168-185.
- KANNOWSKI, P. B., 1957. Notes on the ant *Leptothorax provancheri* Emery. — Psyche, 64: 1-5.
- KUGLER, C., 1978. A comparative study of the Myrmicine sting apparatus, (Hymenoptera, Formicidae). — Stud. Ent., 20: 413-548.
- KUGLER, J., 1983. The males of *Cardiocondyla* Emery (Hym., Formicidae) with the description of the winged male of *Cardiocondyla wroughtoni* (Forel). — Israël J. Ent., 17: 1-21.
- KUTTER, H., 1977. Formicidae. — Sauter, W. Insecta Helvetica Fauna, Vol. 6. Hymenoptera, 298 p.
- MATSUDA, R., 1970. Morphology and evolution of the insect thorax. — Mem. ent. Soc. Canada, 76: 1-431.
- MAYR, G., 1855. *Formicina austriaca*. — Verh. zool.-bot. Ver. Wien., 5: 273-478.
- NYLANDER, W., 1846. Additamentum adnotationum in monographiam formicarum borealium Europae. — Acta. Soc. Sci. fenn., 2: 1041-1062.
- PLATEAUX, L., 1970. Sur le polymorphisme social de la fourmi *Leptothorax nylanderi* Förster. 1. Morphologie et biologie comparées des castes. — Anns Sci. Nat., 12^e série, 12: 373-478.
- PLATEAUX, L., 1981. Critère mixologique et notion de genre. — Bull. Soc. zool. Fr., 106: 513-520.
- PROVANCHER, L., 1881. Formicides. — Naturaliste can., 12: 321-333, 351-360.
- PROVANCHER, L., 1883. Formicides. — Petite faune entomologique du Canada. Volume II, p. 584-603.
- SAINI, M. S., S. S. DHILLON & R. AGGARWAL, 1982. Skeletomuscular differences in the thorax of winged and non-winged forms of *Camponotus camelinus* (Smith) (Hym., Formicidae). — Dt. ent. Z., 29: 447-458.
- SMITH, D. R., 1979. Family Formicidae. — Catalogue of Hymenoptera in America North of Mexico. Smithsonian Inst. Press, Washington D. C., p. 1323-1467.
- SMITH, F., 1858. Notes and observations on the British aculeate Hymenoptera. — Ent. Ann., 1858: 34-46.
- SMITH, M. R., 1939. Notes on *Leptothorax* (*Mychothorax*) *hirticornis* Emery, and description of a related new species. — Proc. ent. Soc. Wash., 41: 176-180.
- SMITH, M. R., 1950. On the status of *Leptothorax* Mayr and some of its subgenera. — Psyche, 57: 29-30.
- SMITH, M. R., 1956. A further contribution to the taxonomy and biology of the inquiline ant *Leptothorax diversipilosus* Smith. — Proc. ent. Soc. Wash., 58: 271-275.
- SNELLING, R. R., 1965. Studies of California ants. 1. *Leptothorax hirticornis* Emery, a new host and description of the female and ergatoid male (Hym., Formicidae). — Bull. S. Calif. Acad. Sci., 64: 16-21.
- SNODGRASS, R. E., 1935. Principles of insect morphology. — McGraw-Hill, New York, 667 p.
- SNODGRASS, R. E., 1941. The male genitalia of Hymenoptera. — Smithson. misc. Collins, 99: 1-86.
- STAEGER, R., 1925. Das Leben der Gastameise (*Formicoxenus nitidulus* Nyl.) in neuer Beleuchtung. — Z. Morph. Oek., (A)3: 452-476.
- STITZ, J., 1939. Ameisen oder Formicidae. — Die Tierwelt Deutschland. Vol. 37. Fischer, Jena, 428 p.
- STUMPER, R., 1918. *Formicoxenus nitidulus* Nyl. — Biol. Zbl., 38: 160-179.
- TULLOCH, G. S., 1935. Morphological studies of the thorax of the ant. — Ent. amer., 15: 93-132.
- WASMANN, E., 1906. Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg. — Archs Inst. gr.-duc. Luxemb. Sect. Sciences, 1906: 104-124.
- WEBER, N. A., 1935. The biology of the thatching ant *Formica rufa obscuripes* Forel in North Dakota. — Ecol. Monogr., 5: 165-206.
- WHEELER, G. C. & J. WHEELER, 1963. The ants of North Dakota. — Univ. North Dakota Press, Grand Forks, 326 p.
- WHEELER, G. C. & J. WHEELER, 1970. The natural history of *Manica* (Hym., Formicidae). — J. Kans. ent. Soc., 43: 129-162.
- WHEELER, G. C. & J. WHEELER, 1976. Ant larvae: review and synthesis. — Ent. Washington, 7: 108.
- WHEELER, W. M., 1901. The compound and mixed nests of American ants. I & II. — Amer. Nat., 35: 431-448, 513-539.
- WHEELER, W. M., 1903. Ethological observation on an American ant (*Leptothorax emersoni* Wheeler). — Arch. Psychol. Neurol., 2: 1-31.
- WHEELER, W. M., 1904. Three new genera of inquiline ants from Utah and Colorado. — Amer. Mus. nat. Hist. Bull., 20: 1-17.
- WHEELER, W. M., 1907. Notes on a new guest ant, *Leptothorax glacialis* and the varieties of *Myrmica brevinodis* Emery. — Bull. Wis. nat. Hist. Soc., 5: 70-83.
- WHEELER, W. M., 1910. Ants: their structure, development and behaviour. — Columbia Univ. Press, N.Y., 663 p.
- WHEELER, W. M., 1911. A list of the types of the genera and subgenera of ants. — Ann. N.Y. Acad. Sci., 21: 157-175.
- WHEELER, W. M., 1915. Some additions to the North American ant fauna. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist., 34: 389-421.
- WHEELER, W. M., 1917. The mountain ants of western North America. — Proc. Amer. Acad. Arts Sci. Boston, 52: 457-569.
- WILSON, E. O., 1971. The insect societies. — Harvard Univ. Press, Cambridge, 548 p.