

**RÉGRESSION DU DIMORPHISME SEXUEL  
DANS LE GENRE *FORMICOXENUS*  
ET POLYMORPHISME COMPARÉ DES SEXES  
DANS LA FAMILLE DES FORMICIDAE (HYMENOPTERA)**

R. LOISELLE et A. FRANCOEUR

*Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi (Québec) G7H 2B1*

**Résumé**

Le genre *Formicoxenus* se singularise au sein des Formicides par le fait que ses sept espèces sont xénobiotiques et que le mâle subit une évolution régressive par étapes : formes normale, intermédiaire et ergatoïde. Chez les mâles de forme normale, les funicules sont constitués d'articles longs et subcylindriques; l'alitronc est normalement développé et pourvu de deux paires d'ailes. Les mâles de forme intermédiaire ont un alitronc plus élargi et un mésothorax réduit et dépourvu d'ailes. Enfin, chez les mâles ergatoïdes, la tête est plus allongée, les antennes, l'alitronc et le pédicelle sont presque semblables aux parties correspondantes des ergates. Bien que la production de mâles ergatoïdes se rencontre chez d'autres genres, c'est la première fois que l'on peut mettre en évidence la continuité de cette évolution régressive à l'intérieur d'un même genre. Une revue du polymorphisme des mâles chez les Formicides nous apprend qu'une vingtaine d'espèces produisent des mâles intermédiaires ou ergatoïdes et que huit espèces produisent des mâles gynécoïdes. Quelques hypothèses tentent d'expliquer les causes de la dérive de certains caractères propres aux mâles vers des caractères normalement réservés aux femelles. Une analyse des relations qui existent entre le polymorphisme des mâles et celui des femelles nous amène à formuler deux hypothèses : (1) la forme normale du mâle est qualifiée de primitive; (2) le dimorphisme sexuel était plutôt faible chez l'ancêtre des fourmis, mais avec le temps les femelles se sont transformées afin de pouvoir accomplir divers travaux plus ou moins spécialisés. Les cas d'ergatoïdie et de gynécoïdie observés chez les mâles de certaines espèces correspondraient à une régression secondaire du dimorphisme sexuel. Finalement, nous présentons une synthèse des jeux de formes recensées chez les Formicides. Un nouveau terme, *desmaner*, est créé pour identifier les mâles de forme intermédiaire. Une brève discussion souligne les problèmes de terminologie qui apparaissent lorsqu'il faut bien distinguer la *forme* du corps de la *fonction* sociale chez les individus d'une même colonie.

**Abstract**

The genus *Formicoxenus* appears unique in the ant family in that its seven species are all xenobionts and the male undergoes a step by step regressive evolution; from normal to intermediate, and to ergatoid forms. The males with a normal form have long and subcylindrical antennomeres and a normally developed alitrunk with two pairs of wings. Intermediate males have a slender alitrunk and a simplified mesothorax without wings. In ergatoid males, the head is more elongate; antennae, alitrunk and pedicel resemble the corresponding parts of ergates. Even if the occurrence of ergatoid males is known in some other genera, this is the first time that the continuity of this regressive evolution can be shown within a single genus. A review of male polymorphism among Formicids shows that about twenty species produce intermediate or ergatoid males, and that eight species produce gynecoid males. Some hypotheses are put forward to explain the causes of the drift of male characters towards characters normally seen in females. An analysis of the relations between male and female polymorphism leads to two hypotheses: (1) the normal form of the male is qualified as primitive; (2) sexual dimorphism was rather weak in ant ancestors, but with time females were transformed in order to achieve specialised tasks. The cases of ergatoidism and of gynecoidism observed in males of some species would then correspond to a secondary regression of sexual dimorphism. Finally a synthesis of variations in form observed in the two sexes is presented for the Formicidae. A new term, *desmaner*, is proposed for the intermediate form of some males. A brief discussion underlines terminological problems arising when one attempts to distinguish the *form* of the body from the social *function* of individuals living in the same colony.

## Introduction

Cet article fait suite à la révision récente du genre *Formicoxenus* (Francoeur *et al.*, 1985). Une meilleure compréhension de l'évolution de ces fourmis xénobiotiques, vivant en parasites d'espèces des genres *Myrmica*, *Manica* et *Formica*, a amené une riche moisson de données, en particulier concernant le polymorphisme des femelles et des mâles. Pour rendre compte des faits observés, il a fallu réviser ou préciser divers éléments de morphologie et de terminologie (Francoeur *et al.*, 1985).

Les caractères importants qui regroupent les sept espèces du genre sont les suivants: des poils courts sur les yeux composés, une membrane dorsale à l'apex de l'aiguillon (disparue secondairement chez trois espèces du groupe le plus évolué), des genitalia mâles de type leptothoraciforme mais présentant des particularités, un mode de vie xénobiotique, et une modification graduelle de la forme des mâles, de normale chez les espèces primitives à ergatoïde chez les espèces plus évoluées.

Dans cet article, nous caractérisons brièvement les formes mâles rencontrées dans le genre *Formicoxenus* pour les situer dans le cadre plus général du polymorphisme du mâle au sein de la famille des Formicidés. Nous mettons ensuite en relation le jeu des formes mâles avec celui des formes femelles. La régression du dimorphisme sexuel est mise en évidence pour plusieurs espèces.

Nous avons préféré utiliser les termes «gyne» et «ergate» plutôt que «reine» et «ouvrière». On trouvera une justification de ce choix dans la section intitulée «Relations avec le polymorphisme des femelles».

### Polymorphisme des mâles dans le genre *Formicoxenus*

Une description complète des mâles du genre *Formicoxenus* est présentée dans la révision taxonomique effectuée par Francoeur *et al.* (1985). Nous nous contentons ici de faire ressortir les caractères importants des formes normale, intermédiaire et ergatoïde, pour appuyer les comparaisons qui vont suivre.

#### FORME NORMALE

Les mâles de forme normale sont produits dans les colonies de *F. provancheri* et de *F. quebecensis*. Ils sont morphologiquement très près des mâles de *Leptothorax* (*sensu* Smith, 1950). La tête, courte et arrondie, supporte deux grands yeux composés, trois gros ocelles, une paire de man-

dibules courtes et rectangulaires, une paire d'antennes à scape court et à funicule long composé d'articles subcylindriques. L'alitrone normalement développé est pourvu de deux paires d'ailes, de sclérites bien individualisés, de sillons de Mayr creusés et évidents. L'extrémité postérieure du gastre affiche des genitalia toujours apparents. La coloration du corps varie de brun foncé à noirâtre.

#### FORME INTERMÉDIAIRE

Les mâles de forme intermédiaire se rencontrent chez *F. quebecensis* et *F. chamberlini*. Leur tête est très semblable à celle des mâles normaux. Chez *F. chamberlini*, la différence majeure se situe au niveau des antennes: l'indice du scape augmente et les articles du funicule sont plus courts. L'alitrone est plus élancé. On observe une réduction et un affaissement du mésoscutum et une fusion plus ou moins importante des sclérites. Le métanotum est indistinct. Seulement quelques individus de *F. quebecensis* portent des moignons d'ailes; tous les autres sont aptères. Le propodéum est plus allongé que chez la forme normale, se rapprochant de celui de l'ergate. Les genitalia restent apparents. La coloration du corps est brunâtre.

#### FORME ERGATOÏDE

Les colonies de *F. nitidulus*, *F. diversipilosus* et *F. hirticornis*, trois espèces qui vivent dans des nids de *Formica* spp. (groupes *rufa* et *exsecta*), produisent des mâles de forme ergatoïde. La tête est allongée, pourvue d'yeux composés à peine plus grands que ceux d'une ergate; les deux ou trois ocelles sont minuscules. L'indice du scape augmente fortement; les articles du funicule sont inégaux et s'allongent progressivement. Chez *F. nitidulus*, les derniers articles du funicule forment même une massue peu différenciée très semblable à celle rencontrée chez l'ergate. L'alitrone ressemble à celui d'une ergate, quoique proportionnellement un peu plus long. Les sclérites du mésothorax sont complètement fusionnés. Le pédicelle se rapproche lui aussi de celui d'une ergate. En position naturelle, les genitalia sont rétractés. Le corps est brun rougeâtre.

Le tableau I résume les modifications morphologiques liées à l'ergatoïdie des mâles de *Formicoxenus*. Le vif intérêt suscité par la réduction du dimorphisme sexuel observée à l'intérieur de ce genre nous a incités à vérifier l'importance de ce phénomène au sein de la famille des Formicidés.

### Polymorphisme des mâles chez les Formicidés

La dernière synthèse sur le polymorphisme des mâles remonte à Le Masne (1956a). De nouvelles

TABLEAU I

Modifications morphologiques liées à l'ergatoïdie des mâles dans le genre *Formicoxenus*

## TÊTE

- allongement du crâne
- développement partiel des mandibules
- réduction de la taille des yeux composés et des ocelles
- allongement du scape
- raccourcissement des articles du funicule

## ALITRONC

- perte des ailes et des tegulae
- forte réduction du mésonotum
- effacement du métanotum
- fusion des sclérites

## GASTRE

- rétraction des genitalia

## GÉNÉRAL

- diminution de la pigmentation

données s'étant accumulées depuis, nous présentons une revue succincte des connaissances actuellement disponibles sur le sujet.

## TYPES DE VARIATIONS

Rappelons d'abord, parallèlement à ce que nous avons vu dans le genre *Formicoxenus*, quelques variations importantes déjà observées chez les mâles de quatre espèces que nous croyons représentatives de l'ensemble.

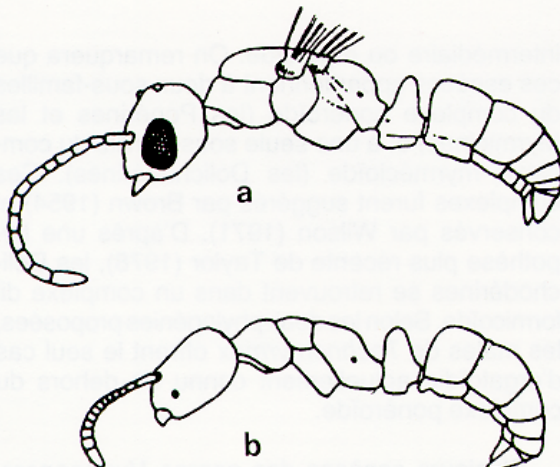


Figure 1. *Hypoponera eduardi*: a, mâle normal; b, mâle ergatoïde. D'après Emery (1909).

*Hypoponera eduardi*

Cette Ponérine produit des mâles normaux et des mâles ergatoïdes (fig. 1), mais dans des colonies différentes selon Le Masne (1956a). L'ergatoïdie se manifeste surtout au niveau de la tête des individus: aplatie dorso-ventralement, sans ocelles, avec de minuscules yeux composés et des funicules aux articles inégaux. L'alitrone est réduit, mais plusieurs sutures restent distinctes. Les genitalia restent externes. Le mâle ergatoïde conserve une coloration jaunâtre, alors que le mâle normal et l'ergate adultes sont noirs ou brun noir.

*Cardiocondyla wroughtonii*

Dans une même colonie de *C. wroughtonii* élevée en laboratoire, nous avons observé à la fois des mâles normaux et des mâles ergatoïdes. Comme on peut le constater à la figure 2, la dérive des mâles ergatoïdes (de la forme normale vers l'ergate) est comparable à ce qui s'est produit dans le genre *Formicoxenus*. Il faut remarquer l'extrême réduction des yeux composés, les antennes pourvues d'une massue bien différenciée (tendance seulement chez *F. nitidulus*) et les mandibules particulières de ces mâles ergatoïdes. De plus, leur coloration s'avère nettement plus pâle que celle des mâles normaux. Au repos, les genitalia sont presque entièrement rétractés.

*Technomyrmex* sp. (*albipes*?)

Chez les mâles de *Technomyrmex* sp. décrits par Terron en 1972, on constate un phénomène particulier. Alors que l'alitrone apparaît diversement simplifié chez les formes intermédiaire et ergatoïde, la tête demeure pour sa part très conservatrice (fig. 3). En effet, les yeux composés sont peu réduits chez le mâle ergatoïde, alors que les rapports longueur/largeur de la tête et longueur du funicule/longueur du scape ont une légère tendance à se rapprocher de ceux rencontrés chez l'ergate. Jusqu'à maintenant, cette faible dérive vers des caractères propres à l'ergate au niveau de la tête d'un mâle ergatoïde est particulière à ce genre. Les genitalia demeurent apparents chez le mâle ergatoïde.

Il faut rappeler ici que les *Technomyrmex* sont des Dolichodérines. Selon l'état actuel de nos connaissances, ce cas d'ergatoïdie est le seul qui se rencontre ailleurs que chez les Myrmicines et les Ponérines.

*Anergates atratulus*

Chez cette espèce de la tribu Tetramoriini (Bolton, 1976), la dérive de certains caractères mâles se fait dans une toute autre direction. En

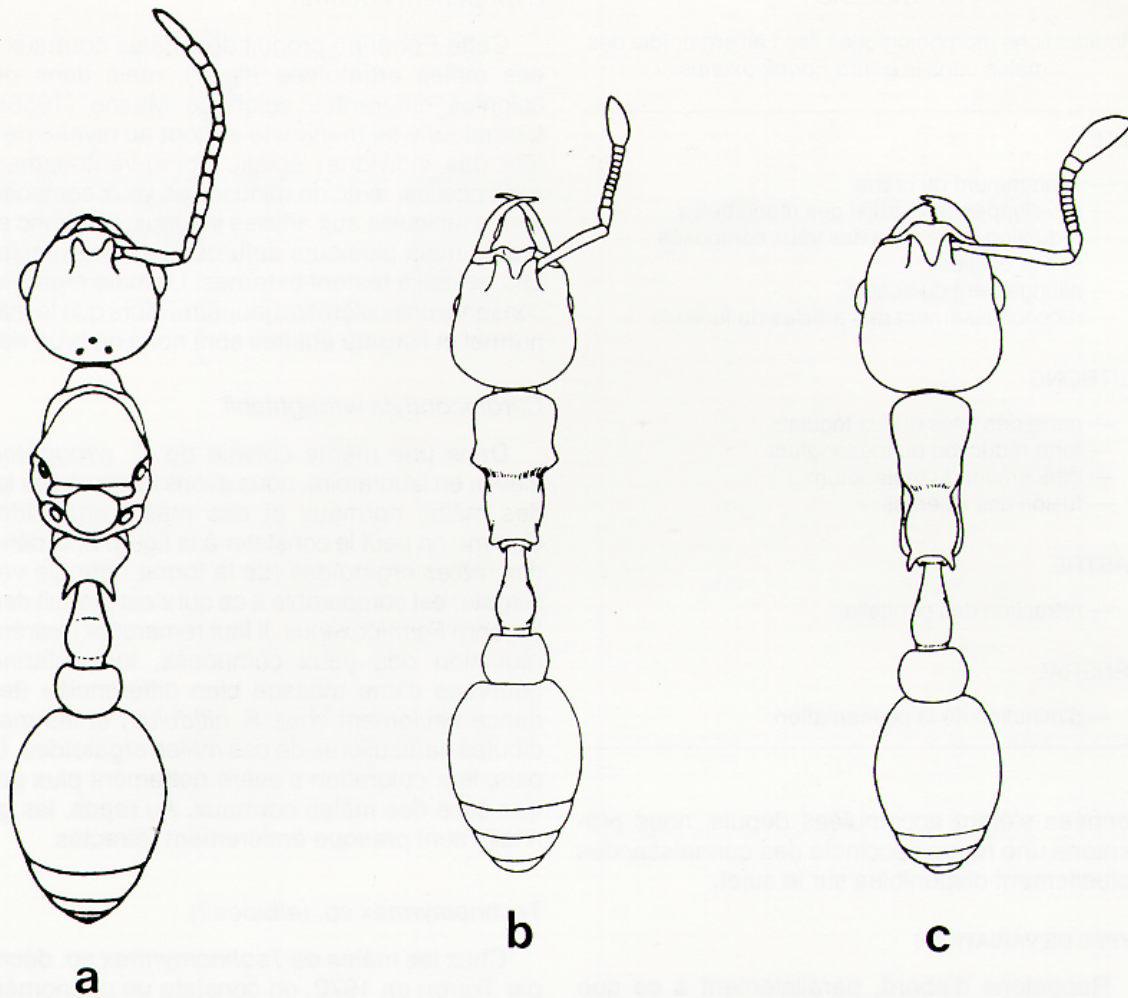


Figure 2. *Cardiocondyla wroughtonii*: a, mâle normal; b, mâle ergatoïde; c, ergate. D'après Kugler (1983).

effet, la tête du mâle ressemble beaucoup à celle de la gyne: les yeux composés sont à peine plus grands chez le mâle; les antennes sont semblables et comprennent 11 articles chez les deux sexes; les mandibules du mâle sont réduites (fig. 4). Bien qu'aptère et nymphoïde, ce dernier possède un alitrunc pleinement développé. Les genitalia sont proéminents.

L'existence d'un mâle gynécoïde chez cette espèce coïncide avec l'absence de caste ouvrière; *A. atratulus* est un parasite social de *Tetramorium caespitum*.

#### MÂLES INTERMÉDIAIRES ET MÂLES ERGATOÏDES

Nous avons regroupé au tableau II les espèces de fourmis qui produisent des mâles de formes

intermédiaire ou ergatoïde. On remarquera que ces espèces appartiennent à deux sous-familles du complexe ponéroïde (les Ponérines et les Myrmicines) et à une seule sous-famille du complexe myrmécioïde (les Dolichodérines). Ces complexes furent suggérés par Brown (1954) et conservés par Wilson (1971). D'après une hypothèse plus récente de Taylor (1978), les Dolichodérines se retrouvent dans un complexe dit formicoïde. Selon les deux phylogénies proposées, les mâles de *Technomyrmex* offrent le seul cas d'ergatoïdie actuellement connu en dehors du complexe ponéroïde.

Plusieurs espèces des genres *Hypoponera*, *Formicoxenus* et *Cardiocondyla* produisent des mâles intermédiaires ou ergatoïdes (tableau II).

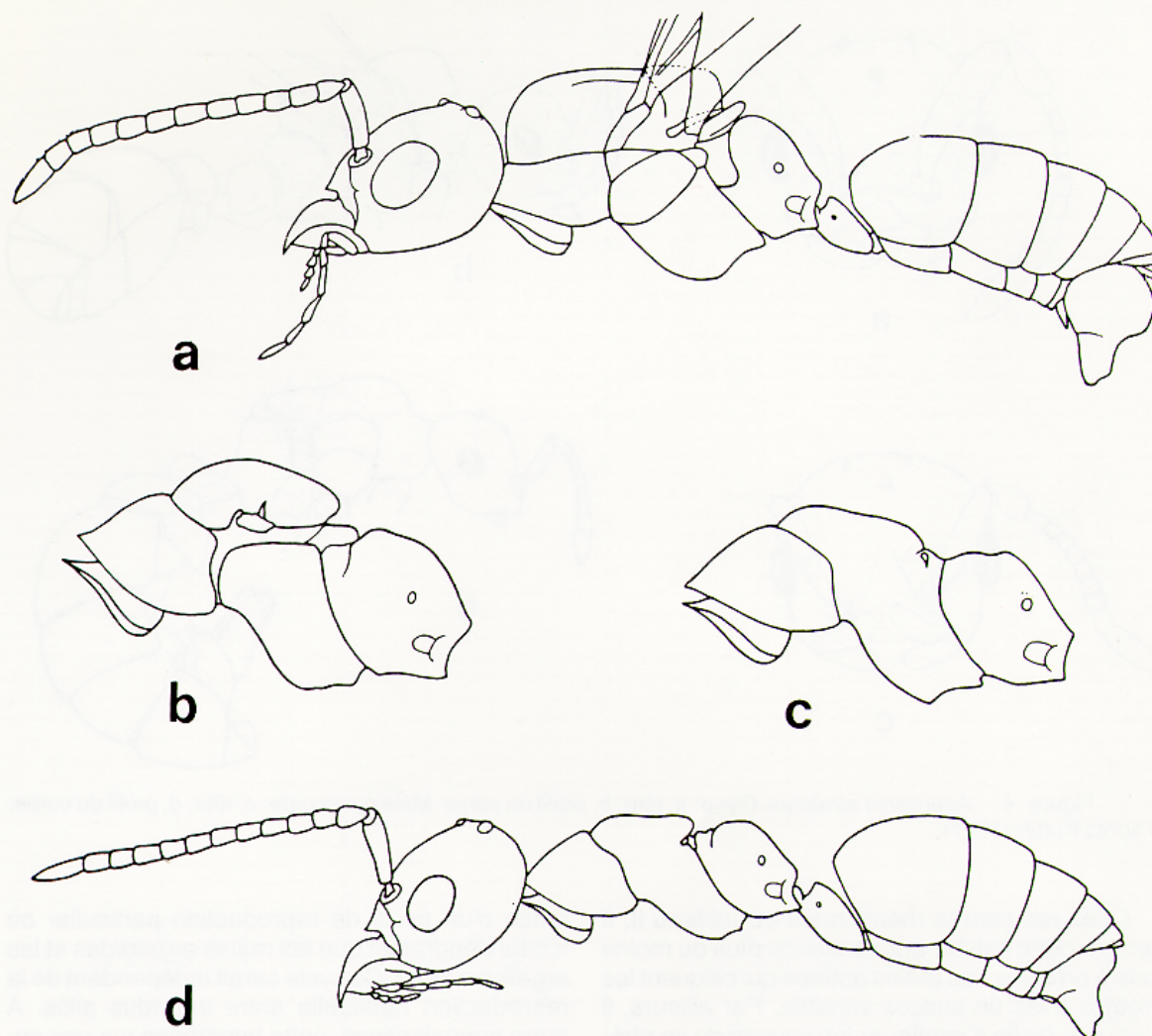


Figure 3. Mâles de *Technomyrmex* sp. (*albipes* ?): a, normal; b et c, intermédiaires; d, ergatoïde. D'après Terron (1972).

Dans la majorité des cas, les mâles de forme normale sont inconnus, probablement inexistant pour plusieurs.

Dans le genre *Hypoponera*, l'ergatoïdie des mâles présente divers niveaux de développement. Elle est moins poussée chez *H. opaciceps* et *H. ragusae*. Les mâles ergatoïdes de la première espèce possèdent des antennes trapues, avec un scape très court et des articles subégaux au funicule; le mésonotum est bombé, le propodéum allongé et en pente forte dorsalement (Smith & Haug, 1931). Chez *H. eduardi*, la ressemblance avec les ergates est plus grande; les scapes sont cependant encore très courts. Les mâles de *H. gleadowi* et de *H. punctatissima* ressemblent à s'y méprendre aux ergates de leur espèce res-

pective (Smith, 1939). Très modifiées, les antennes des mâles sont pourvues d'un scape long et le funicule se termine par une massue peu prononcée. En outre, chez *H. punctatissima*, elles n'ont que 12 articles, comme chez l'ergate.

Les mâles ergatoïdes du genre *Cardiocondyla* présentent un aspect très particulier. À quelques reprises, des auteurs les ont même décrits comme étant des ouvrières de genres nouveaux (*Emeryia* Forel, 1890, et *Xenometra* Emery, 1917) vivant en parasites sociaux dans des nids de *Cardiocondyla* (Kugler, 1983). Cette méprise s'explique en partie par des genitalia très peu apparents, une coloration pâle et la forme parfois insolite des mandibules et du pronotum.

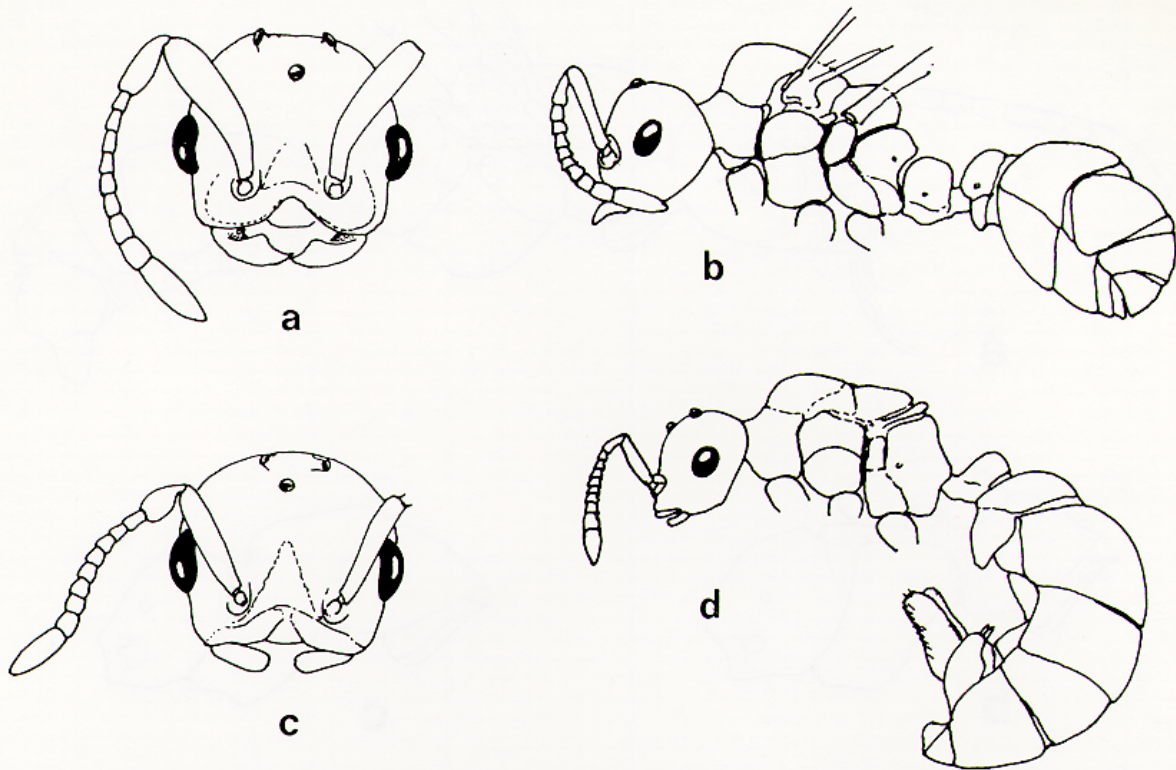


Figure 4. *Anergates atratulus*. Gyne: a, tête; b, profil du corps. Mâle gynécoïde: c, tête; d, profil du corps. D'après Kutter (1977).

Chez les genres mentionnés au tableau II, il semble donc exister une tendance plus ou moins forte à produire des mâles aptères qui calquent les ergates avec un succès variable. Par ailleurs, il n'est pas facile d'expliquer les causes de ce phénomène qui se présente à la fois chez des espèces libres et chez des parasites.

#### Impact du parasitisme

Dans le genre *Formicoxenus*, seul *F. provancheri*, l'espèce la plus primitive du genre, ne produit que des mâles normaux (Francoeur *et al.*, 1985). Déjà chez *F. quebecensis*, pourtant une espèce jumelle de *F. provancheri*, une même colonie peut produire des mâles normaux et des mâles intermédiaires. De plus, l'apparition de mâles ergatoïdes chez *F. nitidulus*, *F. diversipilosus*, *F. hirticornis* et probablement *F. sibiricus* coïncide avec l'adoption d'espèces hôtes appartenant au genre *Formica*. Ces faits suggèrent que la régression du dimorphisme sexuel à l'échelle du genre *Formicoxenus* est reliée principalement au développement du parasitisme.

#### Existe-t-il des castes mâles?

Les travaux publiés par Le Masne (1953, 1956a) sur *H. eduardi* semblent montrer l'exis-

tence d'un cycle de reproduction particulier où n'interviendraient que les mâles ergatoïdes et les ergates majors. Ce cycle serait indépendant de la reproduction habituelle entre individus ailés. À notre connaissance, cette hypothèse n'a pas encore été vérifiée pour le genre *Hypoponera*.

Chez une espèce de *Technomyrmex* (*al-bipes*?), les différentes formes de mâles coexistent dans une même colonie. Quant aux gynes, aucune ne remplissait la fonction de reine sur les 25 colonies étudiées par Terron (1972). Des «ouvrières majors», probablement des ergatogynes inférieures (voir la section sur le polymorphisme dans Francoeur *et al.*, 1985), les remplaçaient. C'est pourquoi Terron fait un parallèle entre le mode de reproduction de cette espèce et celui de *H. eduardi*.

#### Mâles résidants

À première vue, la perte des ailes chez les mâles apparaît comme un handicap. Mais si l'on se penche plus attentivement sur la question, on peut formuler diverses hypothèses où l'aptérisme des mâles n'a rien de négatif. Par exemple, il est possible que la dérive de certains caractères des mâles vers des caractères d'ergates — les mâles ergatoïdes représentant l'aboutissement ultime de

TABLEAU II

Espèces produisant des mâles intermédiaires ou ergatoïdes

Espèces	Mâles intermédiaires	Mâles ergatoïdes	Références
<b>PONERINAE</b>			
<i>Hypoponera opaciceps</i>		X	Smith & Haug, 1931
<i>Hypoponera ragusae</i> <sup>1</sup>		X	Emery, 1909; LeMasne, 1956a
<i>Hypoconera eduardi</i>		X	LeMasne, 1956a
<i>Hypoconera gleadowi</i> <sup>1</sup>		X	Smith, 1939; Wilson & Taylor, 1967
<i>Hypoconera punctatissima</i> <sup>1</sup>		X	Smith, 1936; Wilson & Taylor, 1967
<b>MYRMICINAE</b>			
<i>Formicoxenus quebecensis</i>	X		Francoeur <i>et al.</i> , 1985
<i>Formicoxenus chamberlini</i> <sup>1</sup>	X		Francoeur <i>et al.</i> , 1985
<i>Formicoxenus nitidulus</i> <sup>2</sup>		X	Francoeur <i>et al.</i> , 1985
<i>Formicoxenus diversipilosus</i> <sup>2</sup>		X	Francoeur <i>et al.</i> , 1985
<i>Formicoxenus hirticornis</i> <sup>2</sup>		X	Francoeur <i>et al.</i> , 1985
<i>Cardiocondyla batesi</i> <sup>1</sup>	X	X	Kugler, 1983
<i>Cardiocondyla emeryi</i>		X	Kugler, 1983
<i>Cardiocondyla wroughtonii</i>		X	Kugler, 1983
<i>Cardiocondyla ectopia</i> <sup>1</sup>		X	Kugler, 1983
<i>Cardiocondyla elegans</i> <sup>1</sup>		X	Kugler, 1983
<i>Cardiocondyla nuda</i> <sup>1</sup>		X	Kugler, 1983
<i>Cardiocondyla papuana</i> <sup>1</sup>		X	Kugler, 1983
<i>Cardiocondyla stambuloffi</i> <sup>1</sup>		X	Kugler, 1983
<b>DOLICHODERINAE</b>			
<i>Technomyrmex</i> sp. ( <i>albipes</i> ?)	X	X	Terron, 1972

<sup>1</sup> Mâles normaux inconnus.<sup>2</sup> Mâles normaux inexistant.

cette dérive — fasse partie d'une nouvelle stratégie quant à l'utilisation du producteur de gamètes que constitue le mâle.

Habituellement, les mâles de forme normale n'apparaissent qu'à des périodes déterminées de l'année. De plus, ils doivent quitter le nid un certain temps après l'émergence sous peine d'être mis en pièces; c'est du moins ce qui se produit en milieu artificiel. Au contraire, les mâles ergatoïdes de l'espèce tropicale *Cardiocondyla wroughtonii* sont présents toute l'année dans nos élevages. Très bien acceptés par les formes femelles de la colonie, ces mâles résidants restent près du couvain et s'accouplent avec les nouvelles gynes produites. Ces dernières émergent régulièrement sur de longues périodes et les colonies sont fortement polygynes. Toujours chez *C. wroughtonii*, la production de mâles ailés semble irrégulière et plus ou moins abondante (Lupo & Galil, 1985; Stuart *et al.*, 1987). De plus, ces mâles normaux montrent peu d'intérêt envers les nouvelles gynes lorsqu'ils sont dans le nid; ils seraient donc produits pour

aller s'accoupler à l'extérieur du nid, possiblement avec des gynes originant d'autres colonies. Cette stratégie particulière de reproduction expliquerait le fait que, des huit espèces dont on connaît au moins une forme mâle, six ne semblent pas produire de mâles normaux. Cette forme serait tout simplement disparue ou en voie de disparaître.

Il existe quelques similitudes entre les mâles ergatoïdes de *C. wroughtonii* et ceux de *Technomyrmex* sp. étudiés par Terron (1972). Ces derniers ont une durée de vie souvent longue, dépassant trois ou quatre mois. Ils ne sont jamais très nombreux dans une colonie, souvent uniques. Ils coexistent avec des mâles de forme normale. Ces données laissent supposer que les deux espèces suivent une stratégie similaire quant à l'usage des mâles.

Il est possible d'établir un parallèle intéressant entre le dimorphisme des mâles de *Cardiocondyla* et celui observé chez quelques espèces de Chalcidiens ficaricoles (Torymidae: Agaoninae et

Idarninae), vivant en symbiose avec les fleurs de figuiers (Richards, 1961; Hamilton, 1979). Dans les deux cas, le comportement des mâles ailés diffère complètement de celui des mâles aptères. Les premiers ne tentent pas de s'accoupler avec les nouvelles femelles et quittent la colonie (ou la figue) lorsqu'ils en ont l'occasion; les seconds restent sur le couvain (ou dans la figue) et vont jusqu'à se battre pour la possession des femelles (Hamilton, 1979; Stuart *et al.*, 1987).

#### MÂLES GYNÉCOÏDES

On trouve des mâles gynécoïdes chez *Anergates atratulus*, *Teleutomyrmex schneideri*, *Pheidole* (= *Anergatides*) *neokohli*, *P.* (= *Bruchomyrma*) *acutidens*, *Monomorium* (= *Epoecus*) *pergandei*, *M. talbotae*, *Plagiolepis xene* et *Aporomyrmex ampeloni* (tableau III). Une réduction similaire du dimorphisme sexuel existerait également chez *Monomorium* (= *Wheeleriella*) *adulatrix*, *M. santschii* et *M. wroughtonii* (Wilson, 1971), et chez *M. hospitum* (Emery, 1922). Toutes ces espèces sont des parasites sociaux permanents qui ont perdu leur caste ouvrière. Chez chacune d'elles, les mâles calquent certains caractères propres aux gynes: tête allongée et plus ou moins anguleuse, yeux composés de taille relative comparable à ceux des gynes, petits ocelles, scapes longs, et souvent le même nombre d'articles aux antennes. Qu'ils soient ailés, subaptères ou aptères, les mâles ont un alitrone normalement développé; le mésonotum est parfois réduit, mais les sclérites ne se fusionnent jamais.

Chez quatre espèces de Myrmicines (tableau III), les mâles ne deviennent jamais des imagos parfaits; leur corps garde l'apparence d'une nymphe. La cuticule est alors mince et dépigmentée. L'abdomen reste mou et est dévié ven-

tralement à l'apex. Les genitalia sont souvent très développés.

Il semble que *P. xene* et *A. ampeloni* soient les seules Formicines à produire des mâles gynécoïdes. Notons que les mâles de *Plagiolepis grassei* montrent eux aussi une gynécoïdie apparente (Kutter, 1952; Le Masne, 1956b). Tous les autres cas connus de gynécoïdie prononcée des mâles se retrouvent chez les Myrmicines. Il faut rappeler ici que dans une liste présentée par Wilson (1971), le nombre d'espèces inquilines est beaucoup plus élevé chez les Myrmicines (une trentaine) que chez les Formicines (quatre seulement).

On peut voir encore ici un lien étroit entre la régression du dimorphisme sexuel et le mode de vie de ces espèces à mâles gynécoïdes, le parasitisme entraînant en effet une simplification du système. La disparition du « modèle » ergate suppose une perte d'information génétique ou du moins l'inactivation des gènes qui sont à la base de l'expression de ce modèle. Le mâle, perdant quelques-uns des attributs propres à son sexe, ne peut donc dériver que vers la forme gyne.

Dans une liste d'espèces dont les mâles ressembleraient plus ou moins à des ergates, Wilson (1971) inclut *Crematogaster atitlanica*. Dans ce cas, nous croyons qu'il s'agit plutôt de mâles de forme normale partiellement dégénérés à cause du parasitisme. En effet, malgré l'absence d'ailes (la gyne est aussi aptère), l'alitrone est complètement développé et des vestiges de tegulae persistent. En outre, les modifications des premiers articles du funicule ne correspondent pas à la forme de funicule rencontrée chez les femelles et le scape reste très court (Wheeler, 1936).

L'ensemble des variations observées chez les fourmis mâles illustre donc pleinement un phé-

TABLEAU III  
Espèces produisant des mâles gynécoïdes

Espèces	Mâles	Références
MYRMICINAE		
<i>Anergates atratulus</i>	aptères, nymphoïdes	Wheeler, 1910
<i>Teleutomyrmex schneideri</i>	ailés, nymphoïdes	Kutter, 1950
<i>Pheidole neokohli</i>	subaptères, nymphoïdes	Emery, 1922; Wilson, 1984
<i>Pheidole acutidens</i>	subaptères, nymphoïdes	Bruch, 1931; Wilson, 1984
<i>Monomorium pergandei</i>	ailés	Wheeler, 1910; DuBois, 1986
<i>Monomorium talbotae</i>	ailés	DuBois, 1986
FORMICINAE		
<i>Plagiolepis xene</i>	subaptères	Kutter, 1952; LeMasne, 1956b
<i>Aporomyrmex ampeloni</i>	aptères ou ailés	Faber, 1969; Passera, 1969



nomène de polymorphisme comme il s'en présente chez le sexe femelle.

### Relations avec le polymorphisme des femelles

La figure 5 présente une synthèse des jeux de formes recensées jusqu'ici chez les Formicides en fonction des deux sexes. À droite sont identifiés deux types différents de polymorphisme chez les femelles. Un premier type s'exprime verticalement par une série de variations allant d'une forme pleinement développée appelée gyne ou gynomorphe, vers une forme régressée appelée ergate ou ergatomorphe. Il s'agit d'un *polymorphisme* que nous qualifions de *primaire* par rapport à l'évolution des formes, donc antérieur au suivant. Le *polymorphisme secondaire* qui ne concerne que l'ergate est exprimé horizontalement; Wilson (1971) l'a étudié en détail.

À gauche de la figure 5, le mâle normal est placé à une certaine distance de la gyne; cette distance correspond à l'importance du dimorphisme sexuel. Deux axes différents de modification de l'habitus sont identifiés. Les mâles de forme normale rencontrés dans les genres *Formicoxenus*, *Hypoponera*, *Cardiocondyla* et *Technomyrmex* partagent les caractères suivants: tête trapue et arrondie, grands yeux composés, longues antennes pourvues d'un scape court et d'articles du funicule subcylindriques et subégaux, alitronc pleinement développé, genitalia apparents. Bien que des modifications plus ou moins importantes affectent certains éléments de ces structures, on peut reconnaître ce modèle de base chez la majorité des genres de Formicides. En outre, la forme générale de l'antenne rappelle celle que l'on retrouve chez les mâles appartenant à d'autres familles d'Aculéates. Ces faits permettent de supposer que cette forme normale correspondrait en grande partie à la forme primitive du mâle chez les fourmis. Cette hypothèse s'accorde avec le conservatisme morphologique affiché par ce sexe. D'ailleurs, cet insecte est construit essentiellement pour voler et n'est pas adapté à une vie terricole prolongée.

Curieusement, tous les caractères céphaliques mentionnés pour le mâle dit normal se retrouvent chez l'ergate de la fourmi fossile *Sphecomyrma freyi* (Wilson *et al.*, 1967). Il semble donc que le dimorphisme sexuel ait pu être plus faible à l'origine. Très tôt cependant, les femelles ont dû s'adapter morphologiquement afin de mieux effectuer certaines tâches: travaux d'excavation, recherche et transport de la nourriture, soins donnés au couvain. Un plus grand développement des mandibules a amené un allongement de la tête. Les antennes ont été modifiées de différentes

façons (raccourcissement de certains articles du funicule ou allongement du scape) pour permettre à leur extrémité de se présenter juste devant les mandibules et d'explorer efficacement l'environnement immédiat de la tête. Cette évolution morphologique des femelles apparaît donc comme la cause du dimorphisme sexuel prononcé que l'on rencontre actuellement chez la grande majorité des espèces.

Lorsqu'il y a régression du dimorphisme sexuel, le mâle peut prendre deux directions (fig. 5). Premièrement, l'ergatoïdie: le mâle perd ses ailes et dérive plus ou moins vers l'ergate; le mâle intermédiaire présente alors une réduction de l'alitronc similaire à ce qui se produit chez les ergatogynes. Deuxièmement, la gynécoïdie: le mâle conserve un alitronc normal, parfois même ses ailes, et subit certaines modifications qui le font ressembler à la gyne. Dans les deux cas, le mâle a tendance à acquérir des caractères femelles. L'inverse n'a jamais été observé à notre connaissance.

### Terminologie associée aux morphes

Le diagramme de la figure 5 reprend en partie la terminologie utilisée par Wheeler (1910). On a d'abord le triangle classique formé par l'*aner*, la *gyne* et l'*ergate* comme formes de base. Le mâle ergatoïde devient l'*ergataner*; le mâle gynécoïde, le *gynécaner*. Pour le mâle intermédiaire, nous proposons le terme *desmaner* à l'image de *desmergate* (*desmos* signifiant lien). Mal connus à l'époque de Wheeler, les mâles intermédiaires étaient assimilés aux mâles ergatoïdes. L'*ergatogyne* est une forme intermédiaire entre la gyne et l'ergate. Ainsi, nous poussons jusqu'à leurs limites essentielles la simplification et l'intégration du système de Wheeler déjà amorcées par Wilson (1971). Dans cette nouvelle approche, chaque forme fondamentale peut présenter des variations au niveau de la taille (ex.: *micraner*, *macrogyne*) ou des spécialisations propres à un groupe donné (ex.: *dorylaner*) sans pour autant que sa nature première soit changée. Les cas pathologiques ou tératologiques étant des accidents du développement, il n'est pas nécessaire de les retenir ici.

Ce système simple et précis de nomenclature a le mérite de toujours bien identifier le sexe et la forme de chaque individu. Peuvent s'ajouter ensuite des termes qui indiquent la fonction de ces individus: reine, ouvrière, soldat, etc. Avec cette utilisation rationnelle des termes dont nous disposons, on peut facilement décrire des réalités complexes comme il en existe par exemple dans le genre *Formicoxenus*, chez qui la fonction de reine peut être remplie par des gynes, des erga-

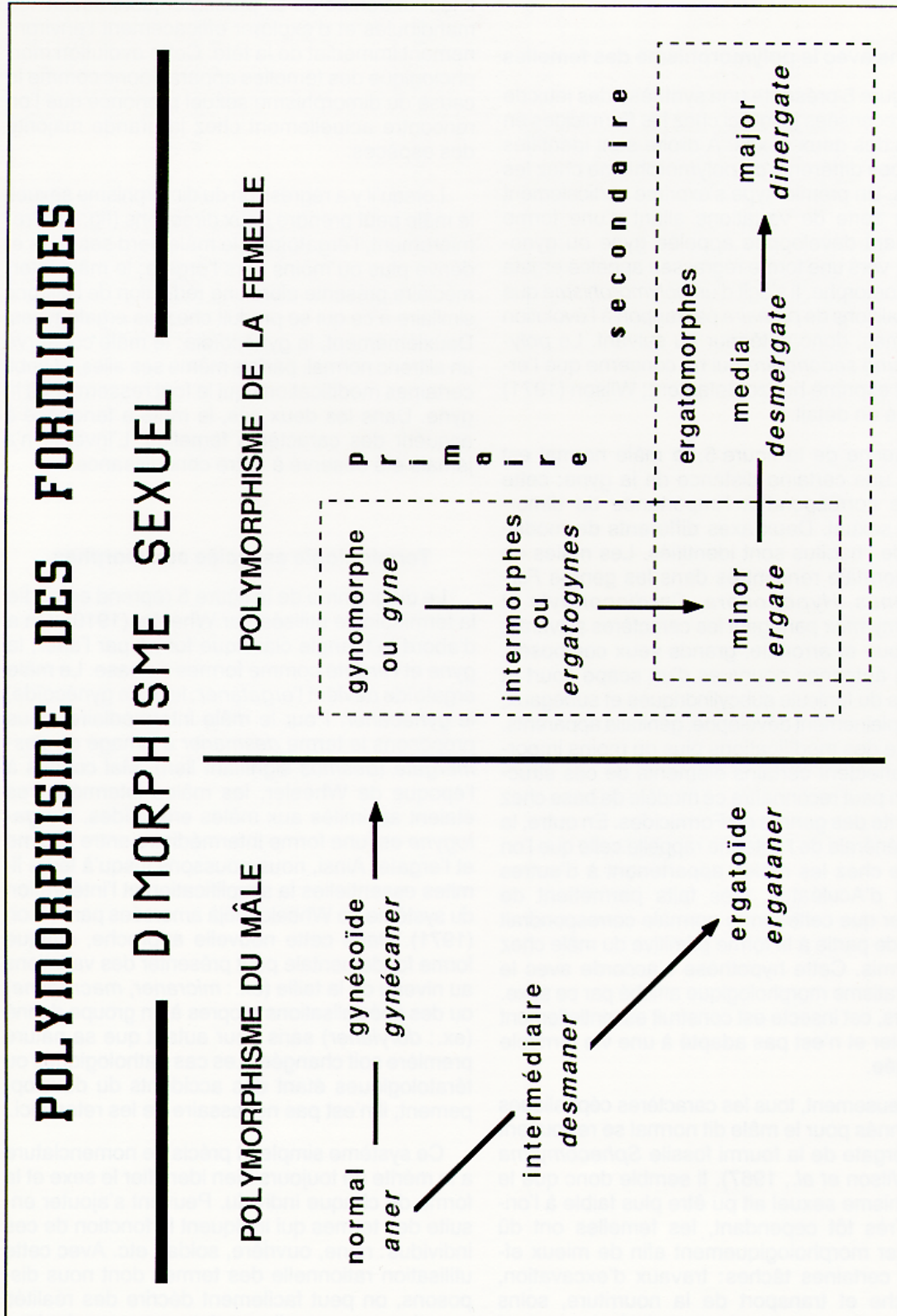


Figure 5. Principaux axes de variations en fonction du sexe pour les diverses formes recensées chez les fourmis. Les cas pathologiques ou tératologiques ne sont pas considérés.

togynes ou même des ergates (Francoeur *et al.*, 1985).

Depuis le début du siècle, des auteurs ont modifié plus ou moins profondément le sens de certains des termes mentionnés ci-dessus; d'autres ont suggéré de nouveaux noms pour tenir compte de nouvelles données d'observation. Un exemple de cette évolution de la terminologie nous est donné avec les termes «ergatogyne», «intercaste» et «intermorphe» qui décrivent avec plus ou moins de précision, ou d'ambiguïté selon le cas, les formes intermédiaires entre la gyne et l'ergate. Nous ressentons donc le besoin de réviser en profondeur la terminologie associée aux formes et aux fonctions chez les fourmis. Nous traiterons spécifiquement de cette question dans un autre article.

### Conclusion

À l'intérieur du genre *Formicoxenus*, on constate une régression du dimorphisme sexuel puisque les mâles passent d'une forme normale chez les espèces primitives à une forme ergatoïde chez les plus évoluées. C'est la première fois qu'il est possible de mettre en évidence la continuité de cette évolution régressive à l'intérieur d'un même genre.

On observe par ailleurs une régression du dimorphisme sexuel chez une trentaine d'espèces de fourmis appartenant à quatre sous-familles. Pour la majorité de ces espèces, le fait qu'elles soient parasites peut expliquer ce phénomène. Dans le cas des espèces libres, on suppose un rôle différent joué par les deux formes de mâles ou bien une nouvelle stratégie de reproduction qui favoriserait la présence d'un mâle ergatoïde résidant.

Le polymorphisme existe aussi bien chez les mâles que chez les femelles. L'analyse de ce phénomène permet de reconnaître pour chacun deux types différents de polymorphisme. Globalement, on observe chez les desmaners (mâles intermédiaires) et chez les ergataners (mâles ergatoïdes) un processus de réduction de l'alitrone très semblable à celui observé chez les femelles, de la gyne vers l'ergate. Enfin, la synthèse hiérarchique des formes produites (fig. 5) met en évidence quatre axes différents d'évolution morphologique.

### Remerciements

Cette étude fut rendue possible grâce à une subvention du Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada.

### Références

- BOLTON, B., 1976. The ant tribe Tetramoriini (Hymenoptera: Formicidae). Constituent genera, review of smaller genera and revision of *Triglyphothrix* Forel. — Bull. Br. Mus. nat. Hist., Ent., 34(5): 283-378.
- BROWN, W. L., 1954. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. — Insectes soc., 1: 21-31.
- BRUCH, C., 1931. Notas biológicas y sistematicas acerca de *Bruchomyrma acutidens* Santschi. — Revta Mus. La Plata, 33: 31-55.
- DUBOIS, M. B., 1986. A revision of the native New World species of the ant genus *Monomorium* (*minimum* group) (Hymenoptera: Formicidae). — Kans. Univ. Sci. Bull., 53: 65-119.
- EMERY, C., 1909. Beiträge zur Monographie der Formiciden des paläarktischen Faunen-gebietes (Hym.). Teil VIII. Ponerinae. — Dt. ent. Z., 3: 355-376.
- EMERY, C., 1917. Questions de nomenclature et synonymies relatives à quelques genres et espèces de Formicides (Hyménoptères). — Bull. Soc. ent. Fr., 1917: 94-97.
- EMERY, C., 1922. Hymenoptera. Formicidae. Myrmicinae. — Genera Insect., n° 174, 397 p.
- FABER, W., 1969. Beiträge zur Kenntnis sozialparasitischer Ameisen. 2. *Aporomyrmex ampelsoni* nov. gen., nov. spec. (Hym. Formicidae), ein neuer permanenter Sozialparasit bei *Plagiolepis vindobonensis* Lomnicki aus Österreich. — Pflanzenschutzberichte, 39: 39-100.
- FOREL, A., 1890. *Aenictus-Typhlatta* découverte de M. Wroughton. Nouveaux genres de Formicides. — Anns Soc. ent. Belg., 34: 102-114.
- FRANCOEUR, A., R. LOISELLE & A. BUSCHINGER, 1985. Biosystématique de la tribu Leptothoracini (Formicidae, Hymenoptera). 1. Le genre *Formicoxenus* dans la région holarctique. — Naturaliste can., 112: 343-403.
- HAMILTON, H. D., 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. — Pages 167-220 in M. S. Blum & N. A. Blum (ed.). Sexual selection and reproductive competition in Insects. Academic Press, New York.
- KUGLER, J., 1983. The males of *Cardiocondyla* Emery (Hymenoptera: Formicidae) with the description of the winged male of *Cardiocondyla wroughtonii* (Forel). — Israel J. Ent., 17: 1-21.
- KUTTER, H., 1950. Ueber eine neue, extrem parasitische Ameise: *Teleutomymex*. — Mitt. schweiz. ent. Ges., 23: 81-94.
- KUTTER, H., 1952. Ueber *Plagiolepis xene* Stärcke (Hymenoptera, Formicidae). — Mitt. schweiz. ent. Ges., 25: 57-72.
- KUTTER, H., 1977. Hymenoptera Formicidae. — Insecta helv. Fauna, vol. 6, 298 p.
- LE MASNE, G., 1953. Observations sur la biologie de la fourmi *Ponera eduardi* Forel. La descendance des ouvrières fécondées par des mâles ergatoïdes. — C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris, 236: 1096-1098.
- LE MASNE, G., 1956a. La signification des reproducteurs aptères chez la fourmi *Ponera eduardi* Forel. — Insectes soc., 3: 239-259.

- LE MASNE, G., 1956b. Recherches sur les fourmis parasites. *Plagiolepis grassei* et l'évolution des *Plagiolepis* parasites. — C. r. heb. Séanc. Acad. Sci., Paris, 243: 673-675.
- LUPO, A. & J. GALIL, 1985. Nesting habits of *Cardiocondyla wroughtonii* Forel (1890) (Hymenoptera: Formicidae). — Israel J. Ent., 19: 119-125.
- PASSERA, L., 1969. Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* Latreille et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* Le Masne et *Plagiolepis xene* Stårcke (Hymenoptera, Formicidae). — Anns Sci. nat. (Zool. biol. anim.), 12<sup>e</sup> sér., 11: 327-481.
- RICHARDS, O. W., 1961. An introduction to the study of polymorphism in Insects. — Pages 1-10 in J.S. Kennedy (ed.). Insect polymorphism. Symposia of the Royal Ent. Soc. of London, no. 1. E.W. Classey, Faringdon, England.
- SMITH, M. R., 1936. Ants of the genus *Ponera* in America, North of Mexico. — Ann. ent. Soc. Am., 29: 420-430.
- SMITH, M. R., 1939. A new species of North American *Ponera*, with an ergatandrous form (Hymenoptera: Formicidae). — Proc. ent. Soc. Wash., 41: 76-78.
- SMITH, M. R., 1950. On the status of *Leptothorax* Mayr and some of its subgenera. — Psyche, Camb., 57: 29-30.
- SMITH, M. R. & G. W. HAUG, 1931. An ergatandrous form in *Ponera opaciceps* Mayr. — Ann. ent. Soc. Am., 24: 507-509.
- STUART, R. J., A. FRANCOEUR & R. LOISELLE, 1987. Fighting males in the ant genus *Cardiocondyla*. — Pages 551-552 in J. Eder & H. Rembold (ed.). Chemistry and biology of social insects. Verlag J. Peperny, München, 757 p.
- TAYLOR, R. W., 1978. *Nothomyrmecia macrops*. A living-fossil ant rediscovered. — Science, 201: 979-985.
- TERRON, G., 1972. Observations sur les mâles ergatoïdes et les mâles ailés chez une Fourmi du genre *Technomyrmex* Mayr (Hym., Formicidae, Dolichoderinae). — Anns Fac. Sci. Cameroun, n° 10, p. 107-120.
- WHEELER, W. M., 1910. Ants: their structure, development and behaviour. — Columbia Univ. Press, New York, 663 p.
- WHEELER, W. M., 1936. A singular *Crematogaster* from Guatemala. — Psyche, Camb., 43: 40-48.
- WILSON, E. O., 1971. The Insect societies. — Harvard Univ. Press, Cambridge, 548 p.
- WILSON, E. O., 1984. Tropical social parasites in the ant genus *Pheidole*, with an analysis of the anatomical parasitic syndrome (Hymenoptera: Formicidae). — Insectes soc., 31: 316-334.
- WILSON, E. O. & R. W. TAYLOR, 1967. The ants of Polynesia. — Pacific Insect Monograph, no. 14, 109 p.
- WILSON, E. O., F. M. CARPENTER & W. L. BROWN, 1967. The first mesozoic ants, with the description of a new subfamily. — Psyche, Camb., 74: 1-19.