Étude morphoanatomique et biométrique du métasoma antérieur des ouvrières. Contribution à la systématique et à la phylogénie des fourmis (Hymenoptera : Formicidae)

Gérard H. Perrault

4 allée des Sophoras F- 92 330 Sceaux, France

Résumé – L'anatomie des segments, des jonctions et des articulations du métasoma est comparée après dissection de 86 espèces de fourmis représentant les principaux taxons actuellement reconnus, à l'exception des Formicinae, des Dolichoderinae et de quelques taxons isolés. À la suite des travaux modernes, l'attention s'est d'abord portée sur le segment IV et sur la notion de présclérite, mais il s'est avéré que pour bien comprendre la morphologie et l'évolution de ce segment, il fallait étudier le segment III, puis le segment II et enfin le propodeum. Deux concepts nouveaux sont introduits : celui de présegmentation et celui de processus postérograde. La présegmentation d'un segment désigne la transformation de la partie antérieure d'un segment. Elle conduit à la formation d'un ou deux présclérites et dans le cas du segment Il à celle d'une structure articulaire compacte, le manubrium, à l'étranglement en arrière du présegment et à la pétiolation ou formation d'un pétiole. L'observation de séries d'ouvrières de fourmis montre que la présegmentation d'un segment est toujours précédée par celle du segment précédent (il n'y a pas de postpétiole sans pétiole, etc.), ce qui aboutit à la transformation progressive du métasoma, de l'avant vers l'arrière à partir du segment II ou processus postérograde. Cette étude est étendue à plusieurs familles d'aculéates parmi lesquelles nous avons sélectionné quelques espèces dont le métasoma antérieur est moins évolué que celui des fourmis actuelles. Le rapprochement de ces espèces avec les fourmis permet de repérer des homologies susceptibles de contribuer à la compréhension de l'évolution ancestrale des fourmis et de leur état actuel, en particulier de l'origine des latérosclérites du segment II. Ceci conduit à un classement des architectures métasomatiques en groupes basés sur une typologie du présegment III. On peut ainsi distinguer trois groupes principaux d'architecture : ponériforme, doryliforme et myrmiciforme. 13 diamètres sont par ailleurs mesurés sur les segments II, III et IV. L'analyse en composantes principales de 12 de ces mesures permet de constater qu'il est possible de caractériser les groupes d'architecture par des combinaisons linéaires de ces mesures. On le vérifie par des AFD des trois grands groupes d'architecture dans lesquels rentrent la presque totalité des fourmis étudiées. Les groupes d'architecture sont presque tous bien discriminés par AFD, mais quelques exceptions doivent être expliquées. Des analyses complémentaires permettent d'imputer cette anomalie à l'existence dans les groupes architecturaux, d'espèces mono et bipétiolées. On obtient en conséquence une discrimination complète des trois groupes en effectuant des AFD séparées des espèces monopétiolées et des espèces bipétiolées. Ceci illustre l'effet de la postpétiolation sur la géométrie des segments au cours du processus postérograde. Ce processus est également illustré par le calcul de coefficients de corrélation entre des mesures effectuées sur les deux premiers segments, et les autres mesures. Ceci peut être expliqué par la propagation postérograde de contraintes de développement. Durant l'évolution, le processus postérograde est combiné à deux autres types de transformations : l'involution progressive des structures intercalaires du segment II, qui préexistaient vraisemblablement chez les ancêtres crétacés des fourmis actuelles, et différentes transformations aléatoires de l'abdomen, plus ou moins directionnelles, mais cumulatives. La classification des sous-familles en groupes Ponéroïde, Doryloïde et Myrmicoïde peut être alors déduite du classement des architectures, mais un petit nombre de genres ne rentre pas dans ces trois groupes. Leurs affinités ne peuvent être comprises que par la prise en compte de caractères anatomiques ou architecturaux de la tête et du thorax. On obtient alors une classification proche de la récente classification « intuitive » de Bolton (2003), mais avec des justifications très différentes. Cette nouvelle classification est la suivante :

1. – Architectures du métasoma semblables dans chaque groupe et cohérence architecturale

1.1. - Complexe Ponéroïde (présegment III hémi-annulaire, architecture thoracique ponériforme)

1.1.1. - Groupe Ponéroïde : Amblyoponinae, Ponerinae, Ectatomminae, Paraponerinae

1.1.2. – Groupe Myrmécioïde : Myrmeciinae, Pseudomyrmecinae

1.2. – Complexe Doryloïde (présegment III pseudo-annulaire, architecture doryliforme) : Cerapachynae, Dorylinae, Ecitoninae, Aenictinae

1.3. – Complexe Myrmicoïde (présegment III annulaire, architecture myrmiciforme) : Myrmicinae, Agroecomyrmecinae (non disséqués)

Accepté le 26/01/2005.

2. – Architectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe. Classement basé sur d'autres critères

2.1. – Complexe Apomyrmoïde (1) (basé sur l'architecture thoracique); Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire), Leptanillinae (présegment III atypique par rapport aux types annulaire, pseudo-annulaire et hémi-annulaire)

2.2. – Complexe Procératinoïde (basé sur l'architecture céphalique) : Proceratiini (présegment III annulaire : *Discothyrea*, présegment III pseudo-annulaire : *Proceratium*) ; Probolomyrmecini (présegment III hémi-annulaire : *Probolomyrmex*)

3. – Architectures inclassables : Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) ; Leptanilloidinae (présegment III annulaire selon Brandao *et al.*, 1999)

4. – Architectures formiciformes (presegment III différent des précédents) : Dolichoderinae, Formicinae (non étudiées en détail)

L'analyse conduit à l'établissement d'un cladogramme. Celui-ci est implicitement une phylogénie non enracinée, mais incomplète. La présente étude montre que les complexes Ponéroïde, Doryloïde et Myrmicoïde sont monophylétiques. Mais la topologie des sous-familles qui les composent ne peut pas être résolue par l'étude du métasoma parce que toutes les fourmis connues sont déjà parvenues au stade 3 ou en limite 2-3 (genre *Adetomyrma*). Pour établir des liens de parenté entre ces complexes, il faudrait recourir à l'étude de l'architecture céphalique ou thoracique. On a limité ici cette recherche à celle de synapomorphies permettant de renforcer l'identité des trois grands complexes et d'établir une parenté entre quelques sous-familles réunies dans les complexes Apomyrmoïde et Procératinoïde dont les représentants possèdent des architectures métasomatiques très différentes.

Summary – The anatomy of the segments, junctions and articulations of the metasoma is compared after the dissection of 86 worker ants of a « Poneroid unit », representing the major taxa currently recognized, with the exception of the Formicinae and Dolichoderinae which compose a « Formicoid unit » (« Poneroid unit » and « Formicoid unit » are artificial units used for convenience). The specimens were entirely dissected and 13 diameters were measured on metasomal segments II, III and IV. No description is made without dissection.

I. - Morpho-anatomy

The concept of presclerite is initially extended to that of presegment, to indicate the result of the transformation of the anterior part of a segment, including that of segment II. A first remark is essential : the presegmentation (making of a presegment), and the formation of a petiole are always associated with those of the preceding segments. This remark constitutes the base of the assumption of the posterograd process that will be developed further.

1. - Anatomy of the junctions

The intersegmentary junctions are always membranous, the tergosternal junctions are membranous or are more or less completely fused. The fusion of a junction usually progresses from front to back. Its study requires a dissection as complete as possible. Concentrated nitric acid at ambient temperature is used for that purpose, its action having to be long enough to obtain complete or partial separation of the sclerites without involving deterioration of their structure.

2. – Anatomy of the segments

2.1. – Segment II. The architecture of this segment is polymorphic but its study is essential for the comprehension of the evolution of the metasoma. This polymorphism is difficult to systematize, but it evocates the transformations undergone to obtain the current state.

In all the ants, the segment II comprises an anteriorly specialized structure, the manubrium, which is articulated with the propodeum. The tergite always consists of only one sclerite, whereas the sternite is made of one or two parts, the presternite and the poststernite, which are adjusted without interposition of a membrane. The presternite and the poststernite are separable in Amblyoponinae (except in *Onychomymrex*), in *Probolomyrmex*, and in many *Cerapachys* species. The poststernite comprises an anterior sub-petiolar process which is found more or less attenuated in a great number of ants whose sternite is made of only one part.

The more plesiomorphic poststernites (*Adetomyrma* sp., *Amblyopone pluto*) comprises a median part, the mediosternite, flanked laterally by two laterosternal expansions. A laterosclerite extends on each side, between the lateral expansion and the edge of the tergite.

The laterosclerites and the laterosternal expansions are called «intercalated structures».

In the other taxa, the laterosclerites tend to disappear or to be fused with the tergite. The laterosclerites also tend to regress but are never separable from the posttergite. The sternite comprises two apodems on each side, only visible after separation of the sternite from the tergite. The tergite and the laterosclerites have no apodem.

2.2. – Segment III. Presegment III is very well defined in all the ants except in *Adetomyrma* in which it is reduced to an outline. Among the Poneroid unit, one can clearly distinguish (more difficult within formicoid ants) three types of presegment III according to morphology and biometrics. The difference DL – dl is used for this [DL is the projection on the anterior plan of the foramen, of the distance measured between

the top of the pretergite and a line passing by the apex of the pretergal crests; dl is the distance between the projection of the top of the pretergite and the top of the median convexity of the presternite].

In the first type, the presternite is embedded (« encastré ») between the tergal crests. The presegment is hemi-annular with DL - dl < 0 or near 0. In the second type, the presternite is also embedded, but DI - dl > 0, and the presegment is pseudo-annular. In the third type, the presternite and the pretergite form a complete ring and DL - dl > 0. The presegment is annular or quasi-annular. The sternite of the Myrmeciini and Pseudomyrmeciinae have an anterior apodem perpendicular to the sclerite.

2.3. – Segment IV. The polymorphism of this segment gave place in the past to the development of the concept of presclerite (Taylor, 1978), concept then developed by Bolton (1990). The comparison of segment IV in many mono- or bipetiolated species makes it possible to note that the formation of the presegment is progressive and that the degree of this presegmentation is variable from one subfamily to another and from one species to another in the same genus (*Thaumatomyrmex, Cerapachys* for example). In general, the progressive formation of the presegment comprises the delimitation of the presegment. The postpetiolation of segment III is accompanied by the presegmentation of segment IV, except in very rare exceptions (*Melissotarsus becaril*), but the reciprocal one is not true (Ponerinae have one presegment IV but are monopetiolated, which indicates that the postpetiolation is secondary by comparison to the formation of the presegment IV).

2.5. – Following segments. In Dorylinae, *Sphinctomyrmex* and *Leptanilloides*, the posterior segments of the gaster are presegmented but non-petiolated.

2.6. – Anterior apodems. Starting from segment IV, all the sclerites can carry anterolateral apodems. Their existence is related to the regression of the acrosclerite.

3. – Anatomy of the articulations. On level I-2-II, articulation 2 or propodeo-petiolar articulation is of the same type in all the ants. It is also common to many aculeates. On level II-3-III, there are two major types of articulation 3 : completely engaged (in French « emboîtée ») and geared (in French « engrenée »). They are explicable partly by the configuration of the presegment III and partly by that of the posterior foramen of the postsegment II, which depends on the configuration of the intercalated structures.

Completely engaged articulation 3 (in French « emboîtée ») (type III of Hashimoto), comprises many alternatives. It is characterized by the entirety engagement from presegment III into the posterior foramen of segment II. In geared articulations 3 (in French « engrenée ») (type II of Hashimoto), the tergal crests of the pretergite III prevent the complete fitment. But some intermediaries exist between these two types of articulation.

Between the following segments, the junction is membranous and simple or is modified to constitute an articulation that is always completely engaged (« emboîtée »).

4. – Morpho regional anatomy. The profile of the sternite II is rectilinear in the majority of the worker ants : a needle introduced inside the segment can join the former and posterior foramens. This can be regarded as a plesiomorphic state of character. In the contrary, the petiolar profile of the segment II and the profile of the sternite are more or less bent. This is an apomorphic state of character.

The architecture of the gaster is very polymorphic. Telescopic annular architecture (frequent in Ponerinae and Ectatomminae), is characterized by annular segments that can slide of back ahead, by the presence of apodems and by regression of the acrosclerites. The architecture in Dorylinae is also annular and comprises apodems and reduction of the acrosclerites, but it is immobilized by the intersegmentary membranes.

An overlapping architecture is observed in many Myrmicinae, but it is very polymorphic, with more or less preserved acrosclerites. In *Cephalotes*, the gaster is almost entirely constituted of the posttergite IV. It is almost the same in *Cataulacus* and *Meranoplus*, but this enumeration is not exhaustive.

II. – Biometrics and partition of architectures

1. – Coefficients of linear correlation. Lengthes measured out of the first three segments of the metasoma are linearly correlated between them within various groups (complexes, groups of subfamilies), with coefficients for the majority superior to 0.8, except in the Doryloid complex. Coefficients of correlation of the maximum diameter of segments II or III, or width of presegment III with the other measures, decrease appreciably from front to back, strongly suggesting the existence of constraints of development.

2. – Biometric indices. To reduce the effect of size (the sizes of the workers of ants vary from 1 to 30), indices are calculated by dividing all measurements by the diameter of segment II or segment III, or by the width of presegment III, or even by a sum of measurements among the best correlated. These indices are used in the multifactorial analyses.

3. – Partition of architectures. In first approach, one can consider in the whole Poneroid set, three major groups of metasomatic architectures (myrmiciform, doryliform and poneriform), respectively based on the type of presegment III (annular, pseudo-annular and hemi-annular).

4. – Research of global similarities. Various principal component analyses (ACP) show that it is possible to characterize the three previous architectural groups by linear combinations of the measurements taken on the first three segments. One should thus be able to separate the three major metasomal architectural groups by a discriminating analysis (AFD).

5. – Discriminant analysis (AFD) of the partitioning in the three groups of architecture. The three great groups of architecture are discriminated in first approximation by the AFD, but there are some exceptions, i.e. the Aenictinae for example, which presegment III pseudo-annular is plunged in the middle of the myrmiciform cloud. This anomaly and some others of comparable nature require an explanation.

6. – Bringing corrections to the partition of the architectures. Various complementary analyses indicate that exceptions in the preceding AFD can be explained by the coexistence in each type of architecture of monopetiolated and bipetiolated taxa. We obtain consequently an excellent discrimination by AFD, after separating each group of taxa that pertains to the same architectural group into monopetiolated species, and bipetiolated species. This result leads to a complete discrimination and justifies the partition of architectures.

III. - Evolution of the metasomatic architectures (and not of the linages)

The transformations of the metasomatic architectures are necessarily complex, but it is possible to distinguish the principal components. They are of three types :

1. – Sequential antero-posterior evolution (the posterograd process). First of all, it is obvious that no segment is presegmented or petiolated in the ants if the precedent one is not. We deduce from this that there was a progressive evolution towards the back, starting from segment II, that we name « posterograd process ». This process is able to be extrapolated within various aculeates groups whose metasoma is less advanced than those of the modern ants. By analogy, it allows a reconstitution of the evolution of the anterior metasoma of the ants.

State 0. There is no manubrium and no gastro-propodeal articulation. The tergite and the sternite of segment II respectively comprise on each side, a laterotergal and a laterosternal beach (i.e. *Bombus terrestris, Bembix sinuata*). During the later evolution, those will become the intercalated structures : laterosclerites and laterosternal expansions.

State 1. The tergite of segment II starts to lengthen forwards but there is no manubrium nor gastropropodeal articulation (i.e. *Hoplitis undecan, Anthidium florentinum, Apis mellifera*). Then the sternite also lengthens and forms with the tergite a manubrium, which allows the propodeo-petiolar articulation (i.e. *Osmia latreillei, Astata boops*).

State 2 (hypothetical). Postsegment II gradually loses its shape of a cupula with broad posterior base. The intercalated structures are progressively sclerified. Various corrections of segment II can intervene at this state : formation of the lateral apodems of segment II, separation of the presternite from the poststernite. Armaniinae are possible applicants of this state, but of course, no dissection is possible.

State 3. Presence of a petiole. Articulations 2 and 3 are functional. (i.e. *Apomyrma stygia*, Formicinae, Dolichoderinae). *Adetomyrma* is intermediary between states 2 and 3.

State 4. Absence of postpetiole but progressive formation of presegment IV (i.e. slightly delimited in *Odontomachus*, highly delimited in *Pachycondyla tarsata*).

State 5 (or 6'). Presence of a postpetiole but absence of presegment IV (exceptional absence in *Melissotarsus*).

State 6. Presence of a postpetiole and of a presegment IV (Myrmicinae, Leptanilla).

States 7 and following. Presclerites can be present on the segments V, VI and VII and can acquire an articular function (i.e. *Sphinctomyrmex, Leptanilloides*), but there is never formation of a third petiole.

2. – Origin and evolution of the intercalated structures of segment II. These structures (laterosclerites and laterosternal expansions) also play an important part in the architectural evolution of level II-3-III. Their evolutions accompany the posterograd process but they are independent. The intercalated structures appear homologous of the lateral beaches of the tergite and sternite of many Aculeata in which metasoma is less advanced than those of the modern ants, in particular in those of which the posterograd process is still at the state 0 (i.e. *Bombus terrestris, Bembix sinuata*). In the ants, they are well developed in Amblyoponinae, and Cerapachyinae. They evolve in various ways, but in general they progressively regress in the other ants. The laterosclerites remain separate from the tergite or are fused with it or disappear. The laterosternal expansions are never separable from the mediosternite. They tend to be reduced. But even reduced, they often take part to the coadaptation of the postsegment II and of the presegment III. All the intercalated structures have disappeared in all Myrmicinae and *Leptanilla revelieri*.

3. – Other transformations. The petiole and the petiolo-gastric profiles undergo transformations starting from the rectilinear architecture of the majority of the ants, which is probably plesiomorph because it respects the alignment of the segments. In all Amblyoponinae, the petiole is doubly bent with right angle and the sternite is interrupted between pre- and postsclerite. It is also bent but less strongly in Cerapachyinae. The petiole of Ectatomminae is also more or less bent but it has a rectilinear sternite. Therefore, the bending of the tergite is probably a secondary transformation.

There is also a characteristic transformation of the petiole in all the Myrmicinae, in *Proceratium* and *Discothyrea* (but not in *Probolomyrmex*), and in *Aneuretus simoni* : the anterior part of their petiole is upwardly bent.

The architecture of the gaster results from many transformations difficult to classify : regression of the acrosclerites and formation of the anterior apodems of the segments are the corollary conditions for the telescopic annular architecture. On the contrary, despite the presence of apodems and regression of the

acrosclerites, the annular architecture can be immobilized by the membranes. Conservation of the acrosclerites and of broad intersegmentary and laterotergal membranes allow the constitution of overlapping architectures of various shapes, in particular in Myrmicinae. But in this last subfamily, there exist also architectures characterized by a very great segment IV (*Cephalotes, Meranoplus*). Various minor transformations may have been added to the preceding ones, usually without masking them. But the architecture of the gaster also results from very strong constraints that are not visible at first sight. It is why the biometrics of the first three segments makes it possible to highlight a significant distribution of the indices calculated after the measurements. These ratios between the measurements vary little within the various « natural » groups, and could characterize them.

IV. - Arguments for a classification of the taxa

Three great complexes can be distinguished among the Poneroïd unit : the Poneroïd, Doryloïd and Myrmicoïd complexes, which gather the majority of the current ants (Formicoïd unit excluded). Some taxa of less numerical importance are not represented in these complexes (*Apomyrma, Leptanilla, Proceratium, Discothyrea, Probolomyrmex*). This classification of the taxas (Table 3) is not identical to architectural classification (Table 2), for the following reasons.

First, it can be observed by extrapolation of the posterograd process identified in the ants, that the emergence of some families of aculeate, at least that of Apidae and Sphecidae, has occurred before the formation of the manubrium and before the formation of the propodeo-petiolar junction, thus preceding the entry in the posterogad process. It can be logically supposed that it was the same in Formicidae of which all the current representatives have reached state 3, or for the Adetomyrma which have reached the border between states 2 and 3. It can be however supposed that state 0 of the evolution of the metasoma has strictly coincided with state 0 of the emergence of the Formicidae. This is not very probable but it does not change the problem arising from the relative autonomy of the metasomatic evolution.

One must indeed observe that if two lineages of ants a and b can have developed the same metasomatic architecture c, it is also possible that lineage a has generated a metasomatic architecture c while lineage b has generated another metasomatic architecture d.

To solve this dilemma, which is posed for each three complexes, we must seek nonmetasomatic synapomorphies to be associated with the metasomatic architecture of each one of them.

Secondly, the choice of the type of presegment III can mask pseudo-synapomorphies, especially in the Doryloid complex whose metasomatic architecture is relatively heterogeneous (the morphological characters and the biometric indices are different from one subfamily to another and these subfamilies are always separated in the ACP).

It will thus be required that all the representatives of the same complex have not only the same metasomatic architecture but also the same selected nonmetasomatic synapomorphies (it will be said that one seeks an « architectural coherence »).

The Poneroïd complex of which all the representatives, without exception, have a pronoto-mesothoracic poneriform architecture (Perrault 1999), satisfy this condition. It is the same for the Doryloïd complex, of which the metasomatic architecture is heterogeneous, because of a particular configuration of the mouth parts. It is also the same for the Myrmicoïd complex because of the possession of the paraglosses (except for some exceptions), and although they are probably plesiomorphic, if the absence of the paraglosses is really apomorphic in all the other taxas. This last argument is not very convincing, but the metasomatic architecture of the Myrmicoïd complex is relatively homogeneous compared with the other complexes. Under these conditions we may consider that the Poneroïd, Doryloid and Myrmicoïd complexes are monophyletic. Other arguments would be obviously welcome. They will have to be sought by a comparative study of architectures of the pro- and mesosoma !

Moreover, it is essential to identify nonmetasomatic synapomorphies, to join together in the same complex, subfamilies or genus of which metasomatic architecture is completely dissimilar. It is the case for the genus *Leptanilla* and *Apomyrma* and for the subfamilies Probolomyrmecinae and Proceratinae.

V. - Corrected classification and review of the taxa

The taxa are then reviewed, complex by complex and group by group. We obtain a classification of taxa close to the recent morphological classification of Bolton (2003), but with very different justifications. This new classification is as follows :

1. - Similar architectures of the metasoma in each group and architectural coherence

1.1. - Poneroid complex (hemi-annular presegment III, poneriform thoracic architecture)

1.1.1. - Poneroid group [Amblyoponinae, Ponerinae, Ectatomminae, Paraponerinae]

1.1.2.- Myrmecioid group [(Myrmeciinae, Pseudomyrmecinae]

1.2.- Doryloid complex (pseudo-annular presegment III, doryliform architecture) [Cerapachyinae, Dorylinae, Ecitoninae, Aenictinae]

1.3.– Myrmicoid complex (annular presegment III, myrmiciform architecture) [Myrmicinae, Agroecomyrmecinae (not dissected)]

2.- Dissimilar Architectures of the metasoma within each group

Classification based on other criteria

2.1. - Apomyrmoid complex (1) (based on thoracic architecture).

[Apomyrminae (hemi-annular presegment III)] [Leptanillinae (atypical presegment III] 2.2 – Proceratinoid complex (baterogenous complex based of

2.2. - Proceratinoid complex (heterogenous complex based on only cephalic characters)

[Proceratiinae (Discothyrea : annular presegment III, *Proceratium* : pseudo-annular presegment III)] [Probolomyrmecinae (hemi-annular presegment III)]

3.- Unclassable architectures.

[Aneuretinae (pseudo-annular presegment III]

[Leptanilloidinae (annular presegment III after Brandao et al. (1999)]

4.- Architectures not studied here

Dolichoderinae and Formicinae

VI. - Discussion

The Significance of the posterograd process, of the origin and regression of the intercalated structures of segment II, of the separation of the presternite from the poststernite of segment II, and of the global evolution of the metasoma are discussed. The origin of the anterior curve of segment II, representative of Myrmicinae, Proceratiinae (but not of Probolomyrmecinae) and Aneuretinae is researched, but no explanation can be surely advanced.

The problem of the phylogeny is then examined. The attention is drawn to the causes of possible invalidation of some cladistic analyses (which is not opposed to a critical use of this method). For this reason, frequent errors are examined resulting from strictly visual observation of hidden structures (fusions of the tergosternal junctions in many cases) or from non exhaustiveness when gathering the sample, which is difficult to avoid when the species of a taxa are numerous. The identified causes of homoplasy resulting from the posterograd process, and of potential homoplasy (anterior curve of segment II) are discussed. We must also not forget « major characters » such as architecture of the thorax and of the metasoma. The cladistic analyses of molecular sequences are also evoked, after the criticism of Bitsch *et al.* (2004). With these last authors, we think that the cladistic analyses of gene sequences should not be in contradiction with the morphological studies.

The present classification makes it possible to build an unrooted cladogram and implicitly an unrooted phylogeny (but an incomplete one). The present study demonstrates that the complexes (Poneroid, Doryloid, Myrmicoid) are probably monophyletic. But no relationship between the complexes can be shown because all the known current ants or fossils, have a metasomatic architecture in state 3 (*Adetomyrma* is intermediary between states 2 and 3, and fossil Armaniinae are perhaps in the state 1 but they cannot be dissected).

The Apomyrmoid and Proceratinoid complexes whose subfamilies do not have the same metasomatic architecture must be constituted by taking in account some nonmetasomatic synapomorphies. Similar approaches can probably establish relationships between the complexes. But in all cases, we must find states 2, 1, and 0 among living or fossil ants.

We advocate the importance of the evolution of the metasoma and the parallelism between the posterograd process and the ordering of the homeotic genes in the genome, already mentioned in the scientific literature.

The chain of the analyses and procedures implemented in the present study are explained in the following diagram (translated from Table 9 of the text) :

Descriptions and definitions	controls and interpretations
Anatomy of the elementary structures	 elements for an analysis based on possible parsimonious eladistic (not practised here)
Identification of metasomatic architectures (according to morphology and biometrics of presegment III)	 biometry of segments II, III, IV (correlations, indices) study of global similarities by ACP of the indices
constitution of architectural groups (partition of architectures)	 test of the partition obtained by AFD : showing exceptions that should be explained
taking into account of mono- and bipetiolated	test by AFD of the new partition : the discrimination of all the groups and sub-groups is complete (showing the coherence of all the process upstream)
classification of the taxa taking into account the	 improvement of classification by taking into account of some non-metasomatic synapomorphies, to seek architectural coherence by reference to the three major groups
unrooted cladogram and phylogeny (or unrooted phylogenetic	tree)

Explanatory diagram of the chain of the analysis and process implemented in the present study.

I l est actuellement devenu presque incontournable d'envisager la phylogénie des fourmis en recourant à l'analyse cladistique assistée par ordinateur. Cette démarche, fondée sur des principes établis par Hennig, qu'il ne sera nullement question de mettre ici en question (bien qu'il soit scientifiquement légitime de toujours s'interroger sur la pertinence des axiomes et des paradigmes, mais il n'y a pas matière à cela dans le présent travail), s'appuie sur des algorithmes mathématiquement irrécusables, et sur des hypothèses simplificatrices mais biologiquement acceptables, telles que la parcimonie. Cette démarche est cependant contestée par Bechly (2000), en raison de l'absence de référence à l'évolution. Elle s'appuie d'autre part sur l'hypothèse, souvent non vérifiée, que l'on a fait le bon choix des caractères à analyser. Or très peu d'auteurs se préoccupent de cette clause en procédant à une critique de ceuxci; on le démontrera plus loin, au moyen de quelques exemples choisis (cf. V. discussion - 44 - arguments pour la phylogénie). Il ne faut pas alors s'étonner des résultats contradictoires obtenus par l'analyse cladistique parcimonieuse des caractères morphologiques. La pratique plus récente de l'analyse des caractères moléculaires ajoute à cette confusion, comme l'ont récemment souligné Bitsch et al. (2004).

Le présent travail n'a pas pour but d'opposer ces méthodes qui sont toutes susceptibles de fournir une part d'explication. Elles sont parfois suffisantes (ou semblent l'être) mais il faut le prouver car des résultats contradictoires ne peuvent qu'inciter à rechercher «la faille». Le présent travail n'est pas non plus une simple description de l'anatomie du métasoma des fourmis, comme il y en a beaucoup, mais la recherche d'une explication à l'évolution qu'a pu ou du subir le métasoma pour être ce qu'il est aujourd'hui, c'est-à-dire la recherche d'un «fil directeur». Pour ce faire, on a d'abord tenté de préciser les limites du concept de présclérite sur lequel s'est longtemps portée l'attention des observateurs depuis les travaux de Taylor (1976). Mais il s'est s'avéré que pour bien comprendre le segment IV, il fallait aborder l'étude du segment III puis celle du segment II, et enfin celle de l'articulation propodéo-pétiolaire. À partir de cette analyse récursive, étendue à l'étude de quelques aculéates dont le métasoma est moins évolué que celui des fourmis actuelles, s'est dégagée la notion de processus évolutif conditionnel. Ceci nous a permis de comprendre l'évolution vraisemblable de l'abdomen des fourmis, pour arriver à ce qu'il est aujourd'hui et d'aboutir à une classification et à une reconstitution phylogénétique.

On considérera sans aucun doute que la classification obtenue en prenant pour base l'architecture du métasoma antérieur est une classification morphologique, ce qui est vrai. Cette classification est d'ailleurs très proche de la classification morphologique de Bolton (2003) à quelques exceptions près qui seront justifiées dans le texte. Mais la présente classification permet aussi d'établir un cladogramme et un arbre phylogénétique, malheureusement non enraciné et incomplète en raison de l'absence de fossiles suffisamment anciens.

Cette étude portera sur un «ensemble Ponéroïde», composé de l'ensemble des fourmis actuelles, à l'exception d'un « ensemble Formicoïde » composé des Formicinae et des Dolichoderinae dont on donnera seulement un aperçu, et de quelques taxons indisponibles (sous-famille Leptanilloidinae et diverses tribus au sein des sous-familles étudiées).

Les ensembles « Ponéroïde » et « Formicoïde « sont des ensembles artificiels utilisés par commodité. Les sous-familles et les tribus considérées sont celles qui étaient précédemment admises par Bolton (1994, 1995c). Cet auteur a récemment proposé un synopsis (Bolton 2003) et un regroupement des sous-familles, dont on tiendra compte, mais une nouvelle classification sera proposée au terme de la présente étude.

Différents travaux d'anatomie comparée ont été consacrés au métasoma dans les trente dernières années (Crampton 1931; Short 1959; Hashimoto 1997), ou ont été effectuées à l'occasion de travaux de systématique (Taylor 1978; Bolton 1990a, b, c, 1994, 1995; Ward 1990, 1994, 2003; Lattke (1994). Nous reprendrons l'étude anatomique et architecturale du métasoma en la complétant par une biométrie des premiers segments abdominaux.

I. – Matériel et méthode

Le matériel est constitué par des exemplaires de collection à sec ou en alcool et pour quelques espèces de la faune de France par des échantillons frais. Les segments II à VII et leurs articulations antérieures (articulations 2 à 7) sont disséqués et sur un choix d'espèces représentatives des taxons supra-génériques étudiés, des mesures sont effectuées à l'aide d'un objectif oculaire (microscope Wild M5, grossissement max 250). Ces mesures sont rassemblées dans le tableau 7, à raison d'un seul spécimen par espèce; elles sont réunies par sous-familles en suivant l'ordre proposé dans le tableau 3. Les grandeurs mesurées (fig. 1 à 6) sont choisies de façon à pouvoir être comparées sur l'ensemble des espèces étudiées, sauf cas particuliers (absence de présegment IV) : largeur maximum des postsegments [DII (fig 1), DIII (fig. 1), DIV (fig. 1)], largeur des segments III et IV au niveau de la limite repérée latéralement entre pré- et postsclérites [pdIII (fig. 1) et pdIV (fig 1, 2, 4)], longueur sur la ligne médiane des pré- et postsclérites du segment IV [LptIV (fig. 2, 4), LtIV (fig. 1, 2), LpstIV (fig. 3), LstIV (fig. 3)], diamètre transversal de l'orifice antérieur du segment IV [ORIV (fig. 2)]. Les mesures des grandeurs qui peuvent être affectées par la dissection doivent être effectuées avant dissection des segments (DIV est la mesure de la largeur maximum du segment IV et non celle du tergite IV). Certaines grandeurs sont mesurables sur l'insecte non disséqué, mais LptIV, LpstIV et ORIV ne le sont jamais. La mesure de pDIII ne sera utilisée que pour une étude comprenant des spécimens non disséqués (fig. 205). Sur le présegment III vu par l'avant (fig. 5), on mesure dans le plan antérieur du foramen, la projection du diamètre transversal (DT), la distance entre la projection sur la ligne médiane entre le sommet du prétergite et le sommet du présternite (DL), la distance (dl) entre la projection du sommet du prétergite et celle d'une ligne joignant les bords inférieurs des crêtes prétergales.

La précision des mesures est limitée par les erreurs systématiques d'étalonnage aux différents grossissements, par les imprécisions dues à la mesure elle-même (l'erreur relative est estimée à 1 % pour les plus grandes pièces, mais elle est souvent de l'ordre de 5 % ou une demi-graduation pour 10 mesurées et les pièces théoriquement symétriques ne le sont pas toujours), par des erreurs de parallaxe sur les pièces convexes et par des approximations systématiques [le rapport entre la longueur de l'arc posttergal mesuré sur la ligne médiane et la longueur de la corde qui le sous-tend, est égale à 1,095 chez Ectatomma ruidum (fig. 6 : rapport L1/L2), à 1,12 chez Rhytidoponera Chalybaea et 1,41 chez Proceratium stictum; mais la déformation du tergite IV de Proceratium pergandei est trop importante pour permettre une comparaison sans biais avec les autres espèces (fig. 172)]. Les erreurs peuvent être minimisées par une méthodologie appropriée (répétition des mesures, choix d'une incidence standard). Il en va différemment des incertitudes qui sont liées à la définition des grandeurs à mesurer, particulièrement lorsque les limites de la région à mesurer sont imprécises. La mesure du diamètre ORIV est par exemple approximative quand la jonction tergosternale du segment IV n'est pas fusionnée, ou en raison de la convexité des bords du foramen. La largeur des segments dentés (II et III) est mesurée à la base des dents, ce qui peut comporter une part de subjectivité, ou mesurée hors tout, mais lorsque les dents sont très grandes, la mesure n'a plus la même signification que celle d'un segment non denté. Dans le cas des Cephalotini, on se restreindra donc à des espèces dont les dents thoraciques sont relativement petites, telles que Cephalotes atratus. Les photographies sont effectuées en microscopie à balayage (MEB) et par photographie numérique (non spécifié).

Pour éviter les citations, parfois non vérifiables, toutes les observations et les mesures sont effectuées par l'auteur, sauf mention entre parenthèse.

L'ensemble des analyses et procédures mises en œuvre dans la présente étude sont schématisées dans le tableau 9.

II. – Morpho-anatomie comparée

1. – Définitions

1.1. – Segment de référence. On se référera à un segment théorique simple, composé d'un tergite et d'un sternite, formés chacun d'une plaque courbe, à bords

latéraux parallèles, bordée antérieurement par une antecosta et un acrosclérite.

1.2. – Définition des pré- et postsclérites. Bolton (1990c) désigne par présclérite la partie antérieure d'un sclérite, lorsqu'elle est délimitée de la partie postérieure nommée postsclérite par un sillon transverse ou une dépression. Il lie ce concept à celui de « tubulation » du segment IV forgé par Taylor (1978) pour définir une synapomorphie d'un complexe Ponéroïde : « This means that the presclerites and postsclerites of the segment are sharply delineated on both tergum and sternum, at least in the worker caste ». La séparation est située en arrière de l'antecosta et sur le tergite, en avant du stigmate. Présternites et poststernites ne sont pas des sclérites séparés ou séparables, sauf le poststernite II de la plupart des Amblyoponinae, de nombreux Cerapachyinae, et celui des Probolomyrmex. Le poststernite III de Apomyrma stygia l'est également. Cette définition est cependant restrictive et une définition plus large est nécessaire pour prendre en compte les étapes de l'évolution du métasoma qui seront étudiées plus loin.

1.3. – **Différentiation et présegmentation d'un segment**. Nous dirons qu'il y a présegmentation s'il existe un ou deux présclérites plus ou moins bien définis mais reconnaissables, ou une déformation de la partie antérieure du segment par rapport à notre segment de référence, en excluant de cette définition les transformations de l'acrosclérite et de l'antecosta et les transformations superficielles ou celles qui n'intéressent que le bord antérieur des sclérites (bombement non délimité, stries, appareil de stridulation...). Nous appellerons présegment la partie antérieure du segment ainsi différenciée et postsegment la partie postérieure. Le présegment n'est jamais entièrement séparé ou séparable du postsegment.

La notion de présegment inclut et généralise celle de présclérite.

1.4. – Définition du pétiole et du postpétiole. Il s'agit d'une notion relativement floue et subjective. Nous admettrons par convention, qu'un pétiole ou un postpétiole est un petit segment par rapport aux segments du gastre, ou un segment séparé du segment précédent (ou du propodeum) et du segment suivant par un fort étranglement visible en vue dorsale (fig. 1). La biométrie, envisagée plus loin, permettra d'associer des propriétés géométriques à la post pétiolation du segment III.

1.5. – Echelonnement antéro-postérieur des transformations. Une remarque fondamentale s'impose : la présegmentation et la pétiolation sont toujours associées à celles du ou des segments précédents.

2. - Anatomie des jonctions

Les tergites et les sternites de deux segments successifs sont toujours séparés par une membrane, dénommée suivant la terminologie de Snodgrass (1935) « membrane inter segmentaire ». Il s'agit d'une commodité de language, puisqu'une partie de cette membrane fait embryologiquement partie du segment (Janet 1898).

La membrane intersegmentaire forme un repli qui est le plus souvent adhérent ou fusionné à la paroi postérieure des sclérites. Ce repli est rarement sclérifié et séparé de la paroi (segment III de *Cerapachys villiersi*). La membrane intersegmentaire s'insère au bord antérieur de l'acrosclérite du segment suivant, ou, quand il n'y a plus d'acrosclérite, à la base de la côte marginale ou antecosta. Elle est plus ou moins étendue entre deux segments et contribue à leur mobilité. Exceptionnellement ne subsiste qu'un reliquat membranaire (jonction III-IV de *Centromyrmex* sp.). Des renforcements des membranes formant parfois des ligaments intra membranaires à l'intersection avec les membranes tergosternales peuvent limiter très fortement la mobilité entre segments (Dorylinae).

La jonction tergosternale des segments V à VII est toujours membranaire. Celle des segments II à IV est membranaire ou fusionnée en partie ou en totalité. En l'absence de fusions tergosternales, les membranes tergos-



Figures 1-6 Désignation des mesures.

ternales et intersegmentaires se rejoignent au niveau pleural commun à deux segments pour former une seule membrane du premier au dernier segment.

On observe de nombreux intermédiaires entre séparation et fusion complète, la fusion apparaissant comme un processus continu, depuis la séparation de deux sclérites par une large membrane, leur accolement avec persistance d'une étroite membrane entre leurs bords, l'accolement avec infime résidu membranaire, la fusion marquée par un sillon, ou par une crête ou un relief sur l'emplacement de l'ancienne séparation, jusqu'à la fusion complète avec disparition complète de ces



Figures 7-18

Profils pétiolaires. 7 et 8, bicoudé, sternite brisé, poststernite séparable du présternite. – 9 et 10, bicoudé, sternite rectiligne. – 11, rectiligne. – 12 à 15, profil bicoudé et segment antérieurement courbé vers le haut. (séparable signifie que l'on peut obtenir la séparation, non séparable, ou fusionné, que l'on ne le peut pas). – 16, profil pétiolo-gastrique rectiligne infra-axial. – 17, profil pétiolo-gastrique coudé médio-axial. – 18, profil pétiolo-gastrique coudé supra-axial. La flèche indique l'axe passant par le centre de l'articulation 3 (à main levée).

vestiges y compris sur une coupe. Par définition, nous dirons que les trois premiers états et leurs intermédiaires sont séparés, et les suivants fusionnés. Mais la fusion peut être difficile à affirmer et il n'y a pas consensus sur ce point dans la littérature, la séparation étant appréciée, soit visuellement : « *fused is defined as the condition in which the tergite and sternite of any given segment either meet edge to edge, or narrowly overlap (tergite over*



Figures 19-28 Segment II : poststernites, latérosclérites et tergites séparés.

sternite) and are immovably welded together» (Bolton 1990b), soit mécaniquement : « the tergum and sternum were considered fused when we were unable to separate them without causing irregular breakage» (Baroni-Urbani et al. 1992). La fusion complète implique le rapprochement bord à bord des structures des sclérites, la diffusion réciproque des constituants de l'endo- et de l'exocuticule, et l'homogénéisation des couches cuticulaires, les anciennes couches n'étant plus reconnaissables sur une coupe. Sauf séparation évidente sans manipulation, nous considérerons par convention qu'une jonction est fusionnée si elle n'est pas séparable après action d'un acide fort (acide chlorhydrique fumant, efficace mais agressif pour les optiques, ou acide nitrique fumant à température normale). La séparation complète par l'acide peut demander un certain temps, parfois plusieurs heures, mais elle doit à terme conduire à disjoindre les sclérites, en laissant au plus

subsister un résidu membranaire (fig. 37, 38, 40 à 44) (d'où à la limite, la distinction que l'on pourrait faire, sans grande utilité, entre « séparé » et « séparable »). Ce traitement convient bien aux ouvrières des fourmis de l'ensemble Ponéroïde mais doit être surveillé, afin de ne pas aller au-delà d'un début d'attaque de l'exocuticule, attaque qui débute préférentiellement au niveau des présclérites et sur les bords des sclérites. Il est cependant difficile d'éviter la déformation de certains apodèmes (fig. 32). Cette méthode permet d'identifier des états intermédiaires qui ne seraient pas détectables par un examen purement visuel, notamment chez les Amblyoponinae. La fusion, même après action prolongée d'un acide fort concentré, n'est pas toujours complète : elle peut être limitée aux apodèmes antérieurs du sternite II, à tout le présegment ou à celui-ci et au début de la jonction tergosternale du postsegment des segments II (fig. 9), III et IV.



sp. segment II - vue ventrale

poststernite face interne tronquée antérieurement

Figures 29-34

Sternites II dans le complexe Ponéroïde. - 29 à 31, groupe Myrmécioïde. - 32 à 34, groupe Ponéroïde (med : médiosternite; exp : expansion latérosternale; x : structure peut être homologue de l'expansion latérosternale?; lim : limite de la fusion tergosternale; ap : apodème antérieur déformé)

d'expansions latérosternales

Contrairement à la présegmentation et à la pétiolation, la fusion tergosternale d'un segment ne dépend pas du degré de fusion atteint par le segment précédent : le segment III est plus fréquemment fusionné que le segment II. La fusion tergosternale n'intervient en revanche que sur des segments présegmentés. Le polymorphisme de ce caractère est très souvent la règle.

Tous les segments sont susceptibles de porter des apodèmes (ou apophyses) en bordure des sclérites, sauf les latérosclérites du segment II (définis plus loin) qui n'en possèdent jamais. Les apodèmes présegmentaires sont portés par le tergite et le sternite et sont dirigés vers l'avant; ils participent de la jonction intersegmentaire. Les apodèmes latéro-segmentaires sont situés sur le bord tergal des sternites; ils contribuent à la jonction tergosternale. Les apodèmes seront étudiés plus loin, segment par segment et à propos de l'architecture globale du gastre.

3. - Morpho-anatomie des segments

3.1. – Segment II. L'architecture de ce segment est complexe et son étude est fondamentale pour la compréhension de son évolution. Selon la définition du présegment, toutes les ouvrières de fourmis possèdent un présegment II que l'on peut comparer à une poignée (ou manubrium : fig. 23). Ce présegment s'articule par la convexité de ses faces latérales avec les parois latérales de la cavité propodéale ou avec les lobes propodéaux quand ils existent.

Le polymorphisme du segment II est la règle et peu de caractères morphologiques sont suffisamment discri-



Dorylus sp. (MEB) segment II : face inférieure ; fusion antérieure (flèche)



Eciton hamatum (MEB) sternite II séparé du tergite apodème droit brisé



Eciton hamatum (MEB) Idem –face interne



Cheliomyrmex morosus sternite séparé du tergite



Aenictus aratus (MEB) Sternite II séparé du tergite ; face interne



Cerapachys sp. (MEB) poststernite séparé du présternite et du tergite ; face interne

Figures 35-40

Groupe Doryloïde. – 35, poststernite non séparable. – 36 à 39, sternite séparable en bloc. – 40, poststernite séparé (exp : expansion latérosternale; m : médiosternite; ap : apodème antérieur; pr : processus sous-pétiolaire)

minants pour caractériser les niveaux supragénériques, à moins de simplifications drastiques, au risque de ne plus être significatives. Les modalités de ce polymorphisme sont par contre très évocatrices des transformations subies au cours de l'évolution, comme on le montrera plus loin (cf. III : Évolution des architectures métasomatiques).

3.1.1. – Le tergite. La partie antérieure du tergite participe de l'articulation propodéo-pétiolaire (voir plus loin les articulations). Elle porte toujours une crête médiane, sur les côtés de laquelle s'insèrent les tendons des muscles destinés au propodeum. Cet ensemble dorsal musculo tendineux, constitue un organe de suspension au propodeum et de relevage du segment II et ce faisant du métasoma. Il s'agit d'une disposition plésiomorphe, commune aux aculéates, décrit depuis longtemps chez l'abeille (Snodgrass 1935; Michener 1944) et chez un mâle de *Dorylus* (Short 1959). L'extrémité antérieure du tergite enserre l'extrémité antérieure du sternite pour former un

orifice transverse, de morphologie comparable chez toutes les fourmis (fig. 132, 133, 134). Contrairement au sternite, le tergite ne comporte jamais un prétergite et un posttergite séparés ou séparables (alors que ceci s'observe chez le Bradynobaenidae *Apterogyna dorsostriata*). Il est plus ou moins renflé postérieurement en forme de nœud. La forme de ce nœud, celle du pédoncule et la présence d'une crête transversale ou de reliefs latéraux entre pédoncule et nœud, sont très divers et en général ne paraissent relever que de remaniements aléatoires.

3.1.2. – Le sternite. Il est formé de deux parties distinctes : le présternite et le poststernite, séparables ou non, ou d'un seul sclérite.

3.1.2.1. – *Le présternite*. Chez la plupart des Amblyoponinae et celui des *Probolomyrmex*, il est fusionné au tergite, mais est entièrement et facilement séparable du poststernite (fig. 26, 27, 28). Chez *Onychomyrmex* sp., par contre, toutes les jonctions sont



Acanthoponera sp (MEB)

Odontomachus troglodytes

Figures 41-44

Sternites II complètement séparés du tergite par action acide. apo. ant. Apodème antérieur; apo. post. Apodème postérieur; proc. Processus sous-pétiolaire; exp. expansion latérosternale.

fusionnées (fig. 50). Chez de nombreux *Cerapachys*, le sternite est également constitué d'un présternite fusionné au tergite et d'un poststernite entièrement séparable (fig. 21). Chez *Cerapachys biroi* et chez *Simopone* sp. 1,

le sternite comporte un présternite et un poststernite aisément identifiables mais non séparables.

Chez les Ponerinae et chez un grand nombre de fourmis des diverses autres sous-familles, il n'y a pas de limite



Figures 45-53

Segment II, face inférieure, poststernite séparable sauf chez *Onychomyrmex*; lat : latérosclérite; m : médiosternite; exp : expansion latérosternale; cr : crête tergale. – 45 à 50, Amblyoponinae. – 51 à 53, Cerapachyinae. Les figures 46 et 48 sont reproduites avec l'aimable autorisation de Ward (1994).

Tableau 1 - Panorama des caractères du niveau II-3-III.

	latéro sclérites II	expansions latérosternales II	foramen antérieur III	articulation 3
Apomyrma stygia	très larges et fusionnés	obsolètes, atypiques. Poststernite microscopique	hémicirculaire	emboîtée
Leptanilla revelieri	non	non identifiables	pseudocirculaire	emboîtée
Myrmicinae	Myrmicinae		Circulaire ou quasicirculaire	
Aenictinae		très réduites	quasicirculaire	
Jorylinae		réduites	hémicirculaire	
Ecitoninae			Pseudocirculaire	
Cerapachyinae	séparés, absents ou fusionnés	très polymorphes	pseudocirculaire rarement quasi circulaire (C.biroi)	polymorphe
Amblyoponinae	Oui	très fortes	hémicirculaire présternite enfoncé	emboîtée
Platythyreini *		absentes ou ininterprétables	hémicirculaire atypique	
Ectatomminae	Non	faibles	hémicirculaire	engrenée
Ponerinae *	Polymorphe	fortes expansions	— présternite enfoncé	
Pseudomyrmecinae	Fusionnées	- + gouttière d'engrènement		
Myrmeciini	Non	_		
Nothomyrmecia macrops	Non	-		
Aneuretus simoni	Non	non identifiables	pseudocirculaire	emboîtée

(*) Les Platythyreini font partie des Ponerinae.

nettement identifiable entre pré- et poststernite, mais un processus sous-pétiolaire (décrit plus loin) témoigne de la préexistence vraisemblable d'un poststernite ancestral séparé (fig. 43 et 44). Chez les espèces dont le poststernite est entièrement séparable du présternite, le processus sous-pétiolaire quand il existe (*Amblyopone mutica* n'en possède pas), est en effet toujours situé à l'avant et à la face inférieure du poststernite (fig. 8 et 25). Chez les *Hypoponera* (*H. opaciceps* et *H.* sp. 2) le poststernite et le présternite ne sont pas séparables mais sont unis par une étroite et fine lamelle horizontale, très facile à briser si l'on n'y prend garde.

Le processus sous-pétiolaire peut d'autres fois être obsolète ou absent et le sternite ne présente alors plus de parties distinctes (*Tretraponera nigra*).

3.1.2.2. – Le poststernite. Chez de nombreux Amblyoponinae (*Adetomyrma* sp. 2, et *Adetomyrma venatrix*, *Amblyopone pluto, Amblyopone impressifrons, Amblyopone* sp. 2, *Mystrium voeltzkowi*), le poststernite est triangulaire et complètement séparable du présternite (fig. 19), mais toutes les jonctions de *Onychomyrmex* sp sont entièrement fusionnées (fig. 50). Le posttergite de ces espèces

comporte une partie médiane triangulaire à large base postérieure, ou médio-sternite, et de chaque côté, une expansion triangulaire curviligne que nous nommerons « expansion latérosternale » (fig. 24, 30). Une membrure longitudinale (crête ou carène) s'étend entre médiosternite et expansions latérosternales. Expansions latérosternales et médiosternite sont rigoureusement inséparables par acide fort.

Chez Amblyopone mutica (fig. 20) et Amblyopone sp. 2 (fig. 27), le poststernite est également séparable mais le médiosternite a la forme d'une ogive tronquée postérieurement, tendance que l'on retrouve chez de nombreux Ponerinae (fig 33). Chez Amblyopopne sp. 2, les expansions latérosternales s'étendent sur toute la longueur du poststernite et sont réunies antérieurement (fig. 28).

Chez les Pseudomyrmecinae (fig. 29), les *Myrmecia* (fig. 30) et chez *Nothomyrmecia macrops* (fig. 31), ainsi que chez de nombreux Ponerinae (fig. 32), les expansions latérosternales s'élargissent de l'avant vers l'arrière et sont séparées postérieurement du médiosternite par deux profondes gorges obliques ou verticales dans lesquelles s'engrènent les crêtes tergales du présegment III, permettant ainsi une articulation 3 engrenée.

Le bord postérieur du poststernite II vu par l'arrière, apparaît fortement sculpté (fig. 86). Chez les Heteroponerini (Acanthoponera sp, Heteroponera georgesi), et chez les Ectatommini (Ectatomma ruidum et *Rhytidoponera Chalybaea*) les expansions latérosternales portent de petits apodèmes latéraux mais sont réduites à d'étroites bandes latérales qui s'élargissent postérieurement pour se terminer par un petit lobe anguleux (ainsi nommés par Lattke 1994), mais il n'existe pas de profondes gorges poststernales. Chez les Platythyreini (fig. 33), le corps du poststernite ne comporte pas d'expansions latérosternales semblables aux précédentes, mais il peut exister de part et d'autre du médiosternite, une gorge latérale le séparant des structures formées sur sa face interne, ces structures étant peut être homologues des expansions latérosternales après déformation et déplacement par les latérosclérites (fig. 34).

Les Dorylinae (fig. 35) et les Ecitoninae (fig. 36, 37, 38) ont également des expansions latérosternales réduites et une gorge peu profonde ou réduite à une fente longitudinale. Chez les Aenictinae (fig. 39), le médiosternite est bordé par de très étroites expansions latérosternales qui s'élargissent un peu postérieurement mais ne sont visibles qu'en vue latérale (fig. 42). Chez les Cerapachyinae, les expansions latérosternales sont polymorphes et l'échancrure postérieure est peu profonde (fig. 102).

Chez les Myrmicinae et chez *Leptanilla revelieri*, en raison d'une fusion tergosternale complète, on ne voit le plus souvent que des lignes ou des crêtes très effacées, ou une incision de la marge foraminale, aucun sclérite n'étant vraiment individualisable. D'autres fois mais plus rarement, la ligne de fusion tergosternale est nettement identifiable (*Daceton armigerum*).



Figures 54-59 Segments II courbés antérieurement. – 54 à 58 Myrmicinae. – 59, Aneuretinae.

3.1.2.3. – **Processus sous-pétiolaire**. Le poststernite d'*Amblyopone pluto* se termine par une proéminence arrondie qui le dépasse par l'avant (fig. 24, 25), donnant l'impression qu'il est décalé par rapport au plan du présternite. Chez d'autres *Amblyopone*, chez *Onychomyrmex* sp et *Mystrium voeltzkowi*, cette proéminence est devenue le processus sous-pétiolaire que l'on retrouve

sous des formes très diverses chez beaucoup de fourmis. *Adetomyrma* sp. 2. qui est par ailleurs moins évoluée que les *Amblyopone*, possède un tel processus en forme de quille (fig. 143). Au contraire, *Amblyopone mutica* et *A.* sp. 2 en sont dépourvus (fig. 7).

Un processus sous-pétiolaire est présent chez beaucoup d'autres fourmis (fig. 8-11, 13, 14). Les *Cerapa*-



Figures 60-68 Segments III dans le groupe Ponéroïde. Vues latérales.

chyinae possèdent un processus sous-pétiolaire saillant, ouvert en V à l'avant du poststernite (fig. 102), que celuici soit séparé du présternite ou lui soit fusionné. Chez *Eciton hamatum* et *Cheliomyrmex morosus* le poststernite n'est pas séparé mais comporte un processus sous-pétiolaire peu saillant en forme de V (fig. 36, 38), qui rappelle celui des *Cerapachys*. Un processus de forme différente est présent chez les Dorylinae (fig. 35) et les Aenictinae.

Un processus sous-pétiolaire saillant est présent chez certains Myrmicinae (*Myrmica ruginodis*, *Octostruma balzani*, *Solenopsis geminata*, *Cardiocondyla emeryi*, *Cephalotes atratus*), mais il est absent ou obsolète chez de nombreux *autres* (*Myrmicaria brunnea*, *Atopomyrmex mocquerysi*, *Aphaenogaster subteranea*, *Melissotarsus beccarii*). Chez *Pseudomyrmex triplarinus*, le processus est reconnaissable mais il ne l'est pas chez *Tetraponera rufonigra*.

3.1.3. - Latérosclérites. Le segment II est le seul à posséder parfois des sclérites latéraux séparés ou séparables. Ces latérosclérites sont variables dans leurs formes et leurs dimensions. Très minces, plats et triangulaires à large base postérieure chez les Amblyoponinae (fig. 23, 24), parfois réunis antérieurement (fig. 28), ils sont étroits et allongés mais nettement moins longs chez les Ponerini, ou bien ont disparu par fusion avec le tergite (fig. 99). Chez les Platythyreini, des latérosclérites triangulaires à large base comblent l'échancrure formée entre les extrémités postérieures du poststernite et du post tergite (fig. 101), entraînant sans fusion des sclérites, la fermeture circulaire du foramen postérieur du segment (fig. 84-85). Les Ectatommini (Ectatomma ruidum, E. testaceum) et les Heteroponerini (Acanthoponera sp., Heteroponera georgesi), n'ont pas de latérosclérites reconnaissables. Lattke (1994) en note l'existence chez les Acanthoponera mais le specimen disséqué ici n'en possède pas. Il n'y en a pas non plus d'apparent chez Paraponera clavata dont les jonctions tergosternales sont entièrement fusionnées, ni chez Thaumatomyrmex paludris dont les sclérites sont séparés. Chez les Cerapachyinae, les latérosclérites sont séparables par action acide (Acanthostichus sp. : fig. 141), ou sont identifiables seulement grâce à une ligne visible sous certains éclairages (Simopone sp. 1, Cerapachys kenyensis, Cylindromyrmex striatus). Chez la même espèce, ils ne sont pas identifiables (fig. 52), ou peuvent être fusionnés mais sont reconnaissables (fig. 53). Ils sont par contre totalement absents chez Cerapachys biroi. Chez un spécimen de Typhlomyrmex rogenhoferi, on peut observer un très petit sclérite triangulaire, fusionné postérieurement mais dont la partie antérieure est séparable. Ches d'autres spécimens, les latérosclérites sont entièrement fusionnés au tergite. Des latérosclérites fusionnés au tergite peuvent être mis en évidence chez des Pseudomyrmecinae. Dans les autres sous-familles, les latérosclérites sont absents chez toutes les espèces disséquées (Dorylinae, Ecitoninae, Aenictinae, Myrmicinae, Myrmeciinae (*Myrmecia*, *Nothomyrmecia*), *Leptanilla*, *Probolomyrmex*, *Proceratium*, *Discothyrea*). Mais il ne serait nullement surprenant qu'il en existe parfois.

Le présegment ne possède pas de latérosclérites, mais le prétergite est fréquemment trilobé antérieurement.

3.1.4. – Structures intercalaires. D'anciennes observations effectuées à vue, sans le secours de la dissection, ont vraisemblablement conduit leurs auteurs à confondre les expansions latéro- sternales du postsegment II et les latérosclérites. Or, comme on le démontrera plus loin, les latérosclérites ont une origine tergale et ils sont séparés ou fusionnés totalement ou en partie au tergite, tandis que les expansions latérosternales font toujours partie du sternite et ne sont absolument jamais séparables du médiosternite (cf. évolution du segment II).

Nous désignerons par la suite les expansions latérosternales et les latérosclérites par « structures intercalaires ».

3.1.5. – Jonction tergo-sternale. La jonction tergosternale des segments qui ne possèdent pas de latérosclérites est très polymorphe, souvent même au sein d'un même genre. Le sternite des Aenictinae est facilement et complètement séparable. Il est entièrement fusionné chez les Myrmicinae et chez Leptanilla revelieri. Mais dans beaucoup d'autres cas, la jonction tergosternale est incomplètement fusionnée. Le sternite et le tergite des Ectatomminae sont parfois difficiles à séparer par action acide (Ectatomma ruidum et E. tuberculatum); la fusion est d'autres fois limitée aux apodèmes antérieurs (spécimen de Rhytidoponera Chalybaea). Chez Dorylus fulvus et Odontomachus hastatus, la jonction tergosternale est fusionnée seulement en avant du présegment II (fig. 35). Chez Hypoponera opaciceps et Typhlomyrmex rogenhoferi, la fusion s'étend à tout le présegment, mais pas au postsegment. Elle s'étend au présegment et seulement à la partie antérieure du postsegment chez Nothomyrmecia macrops (fig. 31). Mais il arrive que la jonction soit fusionnée chez certains spécimens et séparée chez d'autres spécimens de la même espèce.

3.1.6. – Rapports des latérosclérites avec le présegment III. Chez les Amblyoponinae et chez les Platythyreini, les crêtes prétergales du segment III s'engagent sous le bord postérieur des latérosclérites (fig. 101). Chez les Ponerini, Pseudomyrmecinae, Myrmecini et *Nothomyrmecia macrops*, les crêtes tergales s'engrènent dans les profondes échancrures du poststernite, entre expansions latérosternales et médiosternite (fig. 30 et 99). Chez *Simopone* sp. 1 les crêtes tergales s'emboîtent en arrière de la région correspondant à des latérosclérites fusionnés discernables ou indiscernables. Chez les Ectatomminae, les échancrures sont insuffisantes pour permettre l'engrènement des crêtes tergales du segment III, mais cet engrènement se fait entre les expansions latérosternales et les bords du tergite qui sont



Myopopone castanea



Dorylus (Dorylus) sp.



Ectatomma ruidum



Nomamyrmex esenbecki



Heteroponera georgesi



Cylindromyrmex striatus



Cerapachys coecus



Crematogaster sp.



Aenictus aratus

Cephalotes atratus



Cerapachys biroi



Wasmannia auropunctata

Figures 69-80

Présegments III vus par l'avant. - 69 à 71, hémi-annulaires. - 72 à 77, pseudo-annulaires; - 78 à 80 annulaires.

écartés par les crêtes tergales du segment III. Chez les Myrmicinae (fig. 54), les Aenictinae, et chez *Leptanilla revelieri*, le foramen postérieur du segment II est approximativement circulaire, permettant l'emboîtement du présegment III (fig. 103-104). Chez les Dorylinae, le bord postéro-sternal est constitué de trois arcs formés par les expansions latérosternales fusionnées au médiosternite, les crêtes tergales peu saillantes du segment III s'emboîtant dans la concavité des arcs latéraux, mais ne s'engrenant pas.

3.1.7. – Apodèmes du segment II. Une fois séparé du tergite, le sternite apparaît porteur de quatre apodèmes en position latérale, deux grands apodèmes en avant, et deux beaucoup plus petits (ou dents) en arrière, à distance du bord postérieur (fig. 41-44). Les apodèmes antérieurs sont perpendiculaires à la paroi du sclérite mais après action acide, ils peuvent être déformés et inclinés vers l'extérieur (fig. 32). Ils s'appuient à la face interne du prétergite, et s'engagent parfois dans une encoche du bord antérieur de celui-ci. Ils sont quelquefois visibles dans le foramen antérieur du segment, avant séparation des sclérites, entre les bords latéraux du tergite. Les apodèmes postérieurs sont toujours très petits et quand ils existent, ne sont pas visibles sans dissection. Chez les Amblyoponinae, ils sont parfois visibles sur le bord tergal des expansions latérosternales du poststernite. Il n'y a pas d'apodèmes identifiables chez les Myrmicinae et chez Leptanilla revelieri, par suite de la fusion tergosternale.

3.2. Segment III. Le segment III possède un présegment très nettement individualisé (ou helcium), sauf chez les *Adetomyrma*. Ce segment ne possède pas d'acrosclérite, ni d'apodèmes antérieurs. Le présternite III des Myrmeciini et des Pseudomyrmecinae est muni d'un apodème antérolatéral perpendiculaire au sclérite (fig. 68), qui ne semble pas exister chez les autres ouvrières de l'ensemble Ponéroïde (sous réserve). Les auteurs qui ont étudié la région insistent sur l'ampleur du bombement ou «bulging» du présternite III, et sur le recouvrement de ses bords latéraux par le prétergite (Baroni-Urbani & Bolton 1992; Bolton 1990b, c; Shattuck 1992; Ward 1990; Short 1959; Hashimoto, 1996). Pour préciser cette question, nous ferons appel conjointement à la morphoanatomie et à la biométrie.

Le présternite III est bombé ou est enfoncé entre les crêtes tergales du segment III. On peut en rendre compte par la mesure des diamètres du foramen antérieur (cf. matériel et méthode). Les grandeurs DT, DL, dl ont individuellement peu d'intérêt, mais peuvent être combinées pour calculer diverses grandeurs significatives. Ce sont :

- (DL dl ou (DL dl) / DL), mesure du bombement ou du bombement relatif du sternite entre l'extrémité des crêtes prétergales (bombement présternal);
- (DT DL) / DL, excentricité tergosternale relative du présegment lorsque DL – dl > 0;
- (DT dl) / dl excentricité tergo-tergale relative du présegment lorsque DL dl < 0.

Le poststernite III comporte fréquemment, en avant, une surface plane de forme ogivale ou circulaire, d'aspect fréquemment cicatriciel, ou un processus saillant en dessous et en avant du postsegment (fig. 67-73). La formation de ces structures paraît liée à l'enfoncement du présternite III entre les bords du prétergite.

Sauf dans l'ensemble Formicoïde, non étudié ici, on peut distinguer trois types majoritaires de présegment III.

3.2.1. – Premier type. Dans ce type, le prétergite tend à envelopper latéralement le présternite. Le tergite présente, vu de l'avant, une section transversale en U inversé, et ventralement de fortes crêtes formées par le repli du sclérite (fig. 70, 71). Le sternite dont la partie médiane est convexe vers l'extérieur, s'encastre profondément entre ces crêtes tergales. Le bombement du sternite, mesuré par (DL – dl) est toujours négatif ou au plus nul (Adetomyrma sp. 2, Amblyopone pluto). En conséquence l'excentricité est mesurable par (DT - dl)/DT. Le foramen antérieur du segment est seulement prétergal et le présegment est hémi-annulaire. Le pré- tergite et le présternite sont fusionnés chez les Ponerinae, les Ectatomminae et les Amblyoponinae sauf chez Adetomyrma sp. 2. Le présternite est en général fortement encastré, enserrant dans l'angle qu'il forme avec le prétergite, dans la concavité des crêtes tergales, un renforcement ligamentaire de la membrane intersegmentaire qui contribue à la solidité de l'articulation 3. Cette morphologie du foramen antérieur du segment III se retrouve chez tous les représentants du complexe Myrmécioïde, que le présegment III soit fusionné ou non. Chez Nothomyrmecia macrops, le présegment III est fusionné. Le présternite est très facilement séparable du prétergite chez Pseudomyrmex triplarinus; il lui est étroitement accolé chez Tetraponera nigra et T. attenuata mais en est séparable, quoique difficilement par action d'un acide fort, la coaptation des présclérites confinant alors à la fusion. Le présternite des Myrmecia est simple, mais les bords latéraux du prétergite sont repliés et s'accolent au bord du présternite. Les bords latéraux du présternite III des Myrmecia et des Pseudomyrmex disséqués portent des apodèmes antérolatéraux perpendiculaires à l'axe du segment (fig. 68). Le poststernite possède antérieurement une structure cicatricielle. Celui de Paraponera clavata n'en possède pas et est régulièrement arrondi en avant alors que le présternite est profondément encastré entre les crêtes tergales (fig. 5). *Adetomyrma* sp. 2 n'en possède pas non plus puisqu'il n'y a pas de présternite III, mais une légère dépression triangulaire plane est visible sous certains éclairages (fig. 145).

Ce type est nettement distinct des deux suivants par la morphologie et la biométrie.

Le présternite III de Apomyrma stygia peut lui être rattaché : il est enfoncé entre les crêtes tergales et porte de très fortes soies engluées dans une sorte de cire qu'il est difficile d'éliminer sans les arracher. Sur l'exemplaire de la figure 154, on a donc préféré conserver l'aspect du segment comme il apparaît à la désarticulation.

3.2.2. – Deuxième type. Dans ce type, le présternite est également encastré entre les crêtes du prétergite, mais forme avec celui-ci un présegment pseudo-annulaire, la convexité présternale saillant entre les crêtes tergales

(DL - dl > 0 : fig. 73 à 77) ou presque hémi-annulaire (DL - dl proche de 0 : fig. 72). Le domaine de ce type, peut être défini par l'excentricité tergosternale (DT - dL) / DL et le bombement sternal (DL - dl) / dL(fig. 202). Il recouvre en partie le domaine du troisième type. Le foramen postérieur du segment II n'est pas circulaire mais son bord sternal, vu par l'arrière, est festonné (fig. 35). Le poststernite du segment III présente habituellement une structure cicatricielle antérieure plus ou moins nette (fig. 72-73). Ce type est celui des sousfamilles composant le complexe Doryloïde (et également celui de *Aneuretus simoni*).

3.2.3. – Troisième type. Le présternite est régulièrement convexe et forme avec le prétergite un présegment annulaire (fig. 78-80), ou quasi-annulaire, le présternite étant alors légèrement décalé concentriquement par



Figures 81-86

81-83, présegments III, vues antérieures dans le genre *Platythyrea. –* 84-85, segment II, vues postérieures dans le genre *Platythyrea. –* 86, segment II, vues postérieures dans le genre *Pachycondyla* (crt : crête tergale – lat : latérosclérite – exp : expansion latérosternale)



Ectatomma tuberculatum vue antéro-inférieure



Myrmecia sp. tergite séparé



Ectatomma tuberculatum

section transversale du segment

Messor sp. section transversale du segment



Cephalotes atratus section transversale du segment



Melissotarsus beccarii tergite séparé en diascopie absence d'apodème



Crematogaster sp. tergite séparé



Atopomyrmex mocquerysi tergite séparé en diascopie absence d'apodème



Typhlomyrmex rogenhoferi section transversale du segment



Manica rubida apodème fracturé



Myrmecina graminicola tergite séparé – pas d'apodème



Dorylus braunsi vue de l'arrière du segment absence d'apodème

Figures 87-98 87-94, apodème interne médian sur le prétergite III (flèche). – 95-98, absence d'apodème sur le prétergite IV.

rapport au prétergite. Dans tous les cas, le bombement du sternite, mesuré par DL-dl, est positif. Le poststernite ne présente pas de structure cicatricielle antérieure. Le foramen antérieur du segment III est circulaire ou quasi-circulaire. Ce type s'observe chez tous les Myrmicinae.

Apodème tergal médian – Le prétergite du segment III porte parfois un apodème cuticulaire interne médian sur sa face interne, que Hashimoto (1997) nomme «lobe», mais que nous nommerons en raison de sa fonction «apodème tergal médian». Sur cet apodème s'insèrent deux faisceaux divergents supéro-supérieurs de muscles rétracteurs du segment IV (muscle n° 8 de Hashimoto), rejoignant le bord antérieur du tergite IV. Chez les Ectatomminae, l'apodème naît au bord antérointerne du présegment III et se présente sous la forme d'un robuste parallélépipède parallèle à la face postérieure du présegment [Ectatomma tuberculatum : fig. 87-88, T. ruidum, Rhytidoponera purpurea (Hashimoto, 1996), R. Chalybaea et Acanthoponera sp., Gnamptogenys bicolor]. Typhlomyrmex rogenhoferi (fig. 89), possède également un apodème tout à fait semblable à celui des Ectatomma et des Gnamptogenys. Il en existe également chez les Myrmecia (fig. 90), leur apodème étant semblable à celui des Ectatomminae, mais pouvant être peu sclérifié ou grêle au point d'être facilement arraché au cours de la dissection.

Un apodème tergal médian existe chez de très nombreux Myrmicinae, mais sa forme est plus variable que chez les Ectatomminae (Messor sp : fig. 91, Manica rubida : fig. 92, Cephalotes atratus : fig. 93). Chez les Crematogaster, l'apodème se projette transversalement dans la lumière du présegment (fig. 94). Tous les Myrmicinae cependant n'en sont pas porteurs : chez Atopomyrmex mocquerysi, il n'y a pas d'apodème et les muscles s'insèrent de part et d'autre de la ligne médiane, sur deux faibles convexités de la crête antérieure du présegment (fig. 97). Il en est de même chez Myrmecina graminicola (fig. 95), et chez Melissotarsus beccarii (fig. 96). Dans les autres groupes naturels, l'implantation des muscles rétracteurs supéro-supérieurs du segment III est variable. Chez les Dorylinae (fig. 98) et chez les Ponerinae, les muscles s'insèrent sur la face tergale du segment, à quelque distance de la ligne médiane et il n'existe aucun apodème.

3.3. – **Segment IV** (fig. 105-120). La présegmentation du segment IV est difficile à cerner. Elle est en effet le résultat d'une suite de transformations que n'ont pas encore subies toutes les lignées (cf. évolution des architectures). Chez un petit nombre des espèces étudiées (*Adetomyrma, Apomyrma, Melissotarsus*), il n'est pas

douteux qu'il n'existe aucune trace de présegmentation du segment IV, même à l'état d'ébauche.

Le présegment peut comporter un anneau en relief dont le bord postérieur abrupt est situé un peu en avant de la dépression circulaire ou de la gouttière circulaire que l'on considère comme la limite entre les pré- et postsclérites (la longueur du présegment IV est alors mesurée en choisissant le milieu de la gouttière; il peut paraître ainsi plus grand que si l'on choisit le bord postérieur de l'anneau; ceci peut être cause d'appréciations différentes du rapport entre longueurs du présternite et du prétergite).

Le segment IV comporte une antecosta qui peut se prolonger sur le bord latéral du sternite, ce prolongement s'atténuant lorsque la jonction tergosternale est fusionnée (fig 186). L'acrosclérite est présent, absent ou réduit, en rapport avec l'architecture globale du gastre (cf. architecture globale de l'abdomen et origine des apodèmes).

La fusion tergo-sternale de tout le segment est la règle chez les Ponerinae. Elle l'est aussi chez de nombreux Amblyoponinae mais pas chez les Adetomyrma. Chez *Amblyopone pluto*, les sclérites sont séparés sauf en avant, où seules les antecostas tergale et sternale sont fusionnées par leurs extrémités (fig. 106). La fusion tergosternale est également complète chez les Discothyrea, *Proceratium* et *Probolomyrmex*, et, selon Bolton (2003), chez Tatuidris tatusia (Agroecomyrmicinae) (fusion non vérifiée) et chez Ankylostruma sp. (non étudié). Il n'y a pas, semble-t-il, de fusion complète dans d'autres sousfamilles mais chez les Crematogaster (A. scutellaris, et trois autres espèces tropicales indéterminées), le présegment est fusionné avec disparition des limites entre présclérites et fusion en avant de la jonction tergosternale du postsegment (mais une étude exhaustive des Myrmicinae reste à entreprendre).

Chez la plupart des espèces, le sternite IV est un peu plus court que le tergite, contribuant à une légère courbure de l'abdomen vers le bas. Une forte réduction de la longueur du sternite entraîne une plus forte courbure, pouvant atteindre 90 degrés lorsque la longueur du poststernite IV tend à s'annuler [chez des Ponerinae : *Rhytidoponera, Gnamptogenys, Ectatomma* (fig. 6), *Acanthoponera, Proceratium, Discothyrea, Typhlomyrmex* et chez quelques Myrmicinae (*Ankylomyrma, Secostruma*)]. Chez certaines espèces de *Proceratium*, la disparité entre sternite et tergite est si importante que le foramen postérieur du segment IV est reporté à la milongueur du segment (*Proceratium pergandei* : fig. 172).

Chez les *Thaumatomyrmex*, l'état d'évolution du postsegment varie avec les espèces. Chez *T. paludris*, le postsegment est moins long et moins large que le présegment et les présclérites ne sont que très faiblement déli-

mités postérieurement par une très discrète dépression circulaire (fig. 108). Chez *T.* sp. 2 (fig. 109), cette limite est mieux marquée sur le sternite. Chez *T. constumax* (non disséquée), la limite est encore plus nette et la courbure du gastre est très accentuée.

Chez les *Crematogaster*, contrairement à la plupart des autres fourmis de l'ensemble Ponéroïde, le sternite IV est nettement plus long que le tergite, et le segment III est implanté sur le dos du gastre, ce qui confère à l'insecte son habitus caractéristique.

Aucune de ces transformations n'intervient chez des espèces dont le segment IV n'est pas présegmenté.

3.4. – Segments suivants. La présegmentation se poursuit parfois au delà du segment IV. Les *Sphinctomyrmex* et les *Leptanilloides* ont une présegmentation très nette de tous les segments, mais sans pétiolation. Les segments des Asphinctanilloides en revanche, ne sont pas présegmentés (d'après Brandao, et al., 1999).

Les segments IV, V et VI des Dorylinae ont des présclérites plus ou moins bien définis. Dans le sousgenre *Anomma*, les présclérites varient, de très fortement marqués, à faiblement définis postérieurement avec un faible étranglement, mais le segment VI ne possède habituellement pas de présternite. Certains *Dorylus* du sousgenre *Dorylus* n'ont que des sillons délimitant incomplètement les prétergites, et des présternites fréquemment mal définis.

3.5. – Apodèmes antérieurs des segments IV à VII. La côte antérieure de chacun des sclérites peut porter deux apodèmes dirigés vers l'avant. On observe donc au maximum quatre apodèmes présegmentaires par segment, à peu de distance des angles antéro-latéraux.



Pachycondyla (Xiphopelta) sp. articulation 3 engrenée



Probolomyrmex guineensis articulation 3 engrenée



Platythyrea modesta articulation 3 emboîtée



Cerapachys villiersi articulation 3 engrenée



Aenictus aratus articulation 3 emboîtée



Cataulacus guineensis articulations 3 et 4 emboîtées

Figures 99-104

Articulations 3 engrenées et emboîtées (vues ventrales); exp : expansion latérosternale, la : latérosclérite, cr : crête tergale III.

Présents chez tous les représentants de l'ensemble Ponéroïde, ces apodèmes sont particulièrement robustes chez les *Cerapachys*. Ils sont en général beaucoup moins développés chez les Myrmicinae, mais sont habituellement présents au moins sur les derniers segments : chez *Myrmicaria brunnea* par exemple, ils sont très grêles sur les segments VII et VI, et sont absents des segments V et IV.





Segment IV dans le complexe Ponéroïde ; - 105-117 : groupe Ponéroïde ; - 118-120 : groupe Myrmécioïde.

4. - Articulations entre segments

Une articulation entre segments intéresse la partie postérieure du segment antérieur, la partie antérieure du segment postérieur, la membrane intersegmentaire et les muscles qui mobilisent l'articulation (la musculature n'est pas étudiée ici). Au niveau abdominal, on peut distinguer les articulations comportant des structures spécialisées dans la fonction articulaire, de celles qui n'en comportent pas et qui sont donc des jonctions membranaires simples.

L'architecture étant rarement la même aux différents niveaux, il nous faut étudier ceux-ci séparément. Nous désignerons chaque articulation par un chiffre arabe correspondant au numéro du segment postérieur (articulation 2 entre segments I et II, etc.) et un niveau articulaire par le numéro de l'articulation et les deux segments adjacents (II-3-III, etc.).

4.1. – **Niveau I-2-II**. L'articulation 2 ou articulation propodeo-pétiolaire permet la flexion et l'extension du métasoma dans un plan sagittal. Il existe en outre un degré variable de mobilité à l'intérieur d'un cône ouvert vers l'arrière. Les faces antéro-latérales du présegment II sont plus ou moins fortement convexes, formant ainsi deux condyles latéraux, par lesquels passe un axe transversal de rotation. Cette articulation varie en fonction du point d'appui des condyles. Chez de nombreuses espèces, les bords latéraux convexes du présegment prennent place dans une cupule formée à la face interne d'un lobe propodéal, et l'axe de rotation transversal est fixe. Chez Leptanilla revelieri, chez les Adetomyrma et les Dorylinae, et chez quelques Myrmicinae (*Crematogaster*), il n'y a pas de lobe propodéal saillant et l'articulation se fait en regard de facettes articulaires, parfois très réduites, en bordure du foramen propodéal, ou bien il n'y aucune facette articulaire. Chez Apomyrma stygia, il n'y a pas de lobe propodéal et l'articulation 2 est presque entièrement enfermée dans le propodeum (fig. 152). Le passage des articulations sans lobes propodéal à des articulations avec lobes fortement saillants, entraîne le déplacement vers l'arrière de l'axe transversal de rotation. Cette transformation, qui comporte de nombreux intermédiaires, est vraisemblablement le résultat d'une évolution adaptative, tendant à permettre une plus grande mobilité du métasoma par rapport au thorax et une plus grande solidité de l'articulation 2 qui devient parfois très difficile à luxer. Mais il ne semble pas impossible que se soient produites sporadiquement des régressions (chez certains Crematogaster par exemple), et non des réversions car la formation des lobes propodéaux, en tant que transformation architecturale complexe, est vraisemblablement plurifactorielle.

4.2. – **Niveau II-3-III**. L'articulation 3 résulte de la coadaptation du postsegment II et du présegment III. Mais l'articulation est une construction plurifactorielle. Hashimoto (1996) en donne une définition synthétique en distinguant deux types d'articulation qu'il nomme type II et type III (le type I ne concerne pas les Formicidae) que nous désignerons ainsi que leurs variantes par architecture emboîtée et architecture engrenée, plus explicite.

4.2.1. – Articulation emboîtée (type III de Hashimoto). Le présternite et le prétergite du segment III forment ensemble un condyle qui pénètre entièrement dans l'orifice postérieur du segment II, en formant une articulation 3 en grande partie dissimulée par le poststernite II (fig. 103-104). Cette articulation permet des mouvements à l'intérieur d'un cône à ouverture postérieure. Elle est plus mobile mais est en général moins robuste que l'articulation engrenée qui est décrite plus loin. Elle associe différents types de foramen postérieur du segment II et de présegment III.

a) Marge du foramen postérieur du segment II à peu près circulaire et présegment III annulaire (*Myrmica ruginodis, Cephalotes atratus*) ou quasi-annulaire (*Crematogaster scutellaris*). Le poststernite II est en général indiscernable et la marge foraminale postérieure du segment II est fusionnée et à peu près circulaire. Le repli postéro-interne du posttergite, est prolongé par le repli postéro-interne du poststernite, généralement moins large. Ces deux replis sont fusionnés à la paroi du segment et forment un anneau interne à l'extrémité du segment.

b) Foramen postérieur du segment II non circulaire et présegment III pseudo-annulaire. Le foramen postérieur du segment II est formé d'un arc de cercle tergal entre les bords duquel s'insère l'extrémité du poststernite II. Celui-ci possède de faibles expansions latérosternales et présente vu par l'arrière, un aspect festonné formé de trois arcs, mais aucune gorge ne permet l'engrènement des crêtes tergales (Dorylinae, Ecitoninae).

c) Forme intermédiaire : foramen formé d'un arc tergal non fusionné à l'arc sternal, mais deux expansions latérosternales du poststernite II subsistent latéralement. Elles sont très étroites et presque perpendiculaires au médiosternite. A un examen rapide, ce foramen semble presque circulaire comme celui des Myrmicinae, mais sa marge est légèrement festonnée dans la lumière du segment. Le présegment III est par contre nettement pseudo-annulaire et non quasi-annulaire. Ce type est celui des Aenictinae.

d) Formes atypiques. Chez les Platythyreini, le poststernite est séparé du posttergite par un petit latérosclérite qui complète la marge du foramen postérieur II; celui-ci est circulaire mais non fusionné (fig. 84-85). L'engrènement des crêtes tergales du présegment III est impossible. De ce fait, les crêtes tergales du segment III sont plaquées contre le présegment III (fig. 81-83), ou suffisamment modifiées pour permettre l'emboîtement de l'articulation 3 (fig. 101). Cette architecture semble dérivée du type engrenée habituelle chez les autres Ponerinae.

e) Formes « plésiomorphes ». Chez les Amblyoponinae, le foramen postérieur II est large et formé d'arcs jointifs (fig. 45 à 50), et le présegment III possède des crêtes tergales arrondies, très peu saillantes, qui ne s'engrènent pas avec le segment II, mais s'engagent sous le bord postérieur des latérosclérites (fig. 49).

Cette architecture a évolué au sein de la sous-famille pour se rapprocher de l'articulation engrenée, par diminution de largeur du médiosternite et des structures intercalaires et formation d'une échancrure postérieure, mais celle-ci reste peu profonde.

4.2.2. – Articulation engrenée (type II de Hashimoto). Comparée à l'architecture annulaire, l'architecture engrenée est plus complexe. Le prétergite III possède en effet une section transversale en U inversé (fig. 70-71), ses bords latéraux formant deux crêtes saillantes à la face inférieure de l'articulation. Le présternite III est comprimé et enfoncé entre ces crêtes. Les expansions latérosternales du poststernite II sont relativement larges et saillantes postérieurement. Elles sont séparées du médiosternite par deux profondes échancrures verticales ou obliques (fig. 29, 30, 32, 86), dans lesquelles s'engrènent les crêtes tergales du présegment III, celles-ci étant trop grandes pour pouvoir s'engager complètement dans le foramen postérieur du segment II. Il en résulte une articulation par engrènement réciproque des structures postérieures du segment II et antérieures du segment III (fig. 99). Très robuste, cette articulation limite les mouvements latéraux du segment III et les mouvements de rotation axiale mais permet la flexion et l'extension dans le plan sagittal. Elle caractérise l'ensemble {Myrmeciini, Pseudomyrmecinae, Notho*myrmecia*}. Chez les Ponerinae, à l'exception des Platythyreini qui n'en possèdent pas, les expansions latérosternales et l'échancrure peuvent être plus ou moins réduites par rapport au modèle précédent. Chez les Ectatomminae, l'engrènement se fait entre des expansions tergosternales réduites et les bords du postergite et non entre expansion et médiosternite. L'articulation 3 des Cerapachyinae est polymorphe. Elle est faiblement engrenée chez beaucoup de Cerapachys mais elle est emboîtée chez Simopone sp. 1.

4.2.3. – **Niveau III-4-IV**. L'articulation 4 est toujours emboîtée. En fonction de la réduction diamétrale du

présegment IV, on peut distinguer en première approximation trois configurations principales :

4.2.3.1. – Jonctions membranaires simples. Chez Apomyrma stygia et chez les Adetomyrma, il n'y a pas de présegment articulaire spécialisé. Chez Nothomyrmecia macrops, le segment IV est présegmenté (fig. 118), mais il n'existe qu'une faible dépression circulaire en arrière des présclérites; il n'y pas d'articulation 4, la jonction étant complètement immobilisée bilatéralement par de puissants ligaments pleuraux appartenant à la membrane intersegmentaire.

Malgré la présegmentation du segment IV chez les Dorylinae, il n'y a pas non plus d'articulation 4 fonctionnelle en raison d'une robuste fixation par les membranes qui solidarisent le segment IV avec le segment précédent.

4.2.3.2. – *Macro-articulations*. Celles-ci sont caractérisées par un segment III non pétiolé et un grand présegment IV. Chez les Ponerinae, la partie antérieure de ce présegment est fréquemment découverte. Elle est cylindrique chez les Proceratinae et complètement engagée dans le segment III.

4.2.3.3. – *Micro-articulations*. Celles-ci sont caractérisées par un segment III pétiolé (postpétiole) et par une très forte réduction du présegment IV, qui est complètement engagé dans le foramen postérieur du segment III. A ce type d'articulation correspondent différents présegments IV parmi lesquels on peut reconnaître (énumération non exhaustive) :

a) Le présegment constitué de deux pré-sclérites formant un anneau, emboîté dans l'orifice postérieur circulaire du segment III. L'articulation 4 est semblable à l'articulation 3 (*Cephalotes atratus, Atopomyrmex mocquerysi*). Elle est mobile et relativement facile à désarticuler.

b) Le présegment IV formé de deux pré-slérites lunulaires contigus latéralement mais qui ne forment pas un anneau, comme si on avait formé deux lèvres en tirant sur le bord antérieur des sclérites pour former un condyle en les allongeant. Le prétergite est souvent plus grand que le présternite (*Temnothorax unifasciata*). Cette articulation est relativement mobile et facile à désarticuler. Le foramen antérieur du segment IV est parfois à demi obturé par un phragme du prétergite : il est alors hémicirculaire.

c) Le présegment IV formé de deux présclérites transverses de forme variable, avec des contours convexes ou sinués. L'articulation est immobilisée par un renforcement ligamentaire bilatéral, interdisant totalement la flexion latérale mais conservant une flexion dorso ventrale généralement limitée. Elle est extrêmement résistante à la désarticulation (*Daceton armigerum*, *Octostruma balzani, Pheidole* (*Ishnomyrmex*) sp.).

5. – Morphoanatomie régionale

5.1. – Profil de la région pétiolaire. Les Myrmicinae, les *Proceratium*, les *Discothyrea* et *Aneuretus simoni* ont un segment II fortement incurvé antérieurement vers le haut, en arrière du manubrium, ce qui se voit difficilement en l'absence de dissection. Cette incurvation intéresse le tergite et le sternite (fig. 13-15, 55-57, 59), quelque soit la morphologie du segment II, même s'il est sessile. La courbure semble parfois imposée par la présence d'une convexité du plancher métathoracique (*Atopomyrmex mocquerysi*), par une implantation très basse de l'articulation par rapport à ce plancher (*Cephalotes atratus*), ou par un débord du bord postérieur du propodeum. Mais il n'y a souvent aucune contrainte évidente (*Myrmica laevinodis*).

Les Amblyoponinae ont un sternite II « brisé » au niveau de la jonction entre pré et poststernite, c'est-àdire formé de deux parties séparables mais jointes suivant un angle obtus nettement identifiable de profil (profil sternal brisé : fig. 7) ; de profil, ce caractère est inapparent quand il existe un processus sous-pétiolaire (fig. 8). Le profil pétiolaire est en outre doublement coudé, selon deux angles presque droits (fig. 7-8). L'axe de l'articulation 3 est situé en position haute, bien au dessus de l'axe du corps (articulation 3 supra-axiale : fig. 18).

Les Ectatomminae ont un segment II bicoudé (fig. 9-10), bien que plus faiblement que celui des Amblyoponinae, et l'articulation 3 est située dans le voisinage de l'axe du segment III (articulation axiale : fig. 17). Paradoxalement, le sternite est rectiligne (fig. 9).

Les autres fourmis ont un profil pétiolaire sensiblement rectiligne (une aiguille enfoncée dans la lumière du segment joint en ligne droite les foramens antérieur et postérieur). Chez tous les représentants du complexe Ponéroïde, la lumière du présegment III est réduite à la lumière prétergale du fait de l'enfoncement du présternite entre les crêtes tergales, mais le tergite III est plus volumineux que le sternite III et l'articulation 3 est située très en dessous de l'axe du segment III, près de la face inférieure du gastre (articulation 3 infra-axiale : fig. 16), les articulations 2 et 3 étant à peu près alignées. Chez les Dorylinae et les Ecitoninae monopétiolés, le sternite II est également rectiligne. L'articulation 3 des Cerapachyinae varie de la position supra-axiale (fig. 61) à la position axiale (fig. 63). Dans le premier cas, le présegment III conserve un volume important par rapport à celui du postsegment III, celui de Acanthostichus sp. (fig. 61) se rapprochant fortement de celui de Amblyopone pluto (fig 60), ce qui correspond à un état plésiomorphe

des Amblyoponinae et des Cerapachyinae. Le présternite III de *Amblyopone pluto* est toutefois bien plus court que celui de *Acanthostichus* sp.

Chez les espèces bipétiolées (Myrmicinae, Ecitonini, Aenictinae, *Leptanilla revelieri*), le foramen du présegment III s'inscrit dans un petit cercle et l'articulation 3 est nécessairement située près de l'axe du segment III.

La cavité articulaire propodéale qui reçoit le présegment suit fréquemment un trajet parallèle à la direction du pédoncule : horizontale ou faiblement incliné dans le cas général, parfois inclinée vers le haut lorsque le segment est recourbé antérieurement, ce qui peut être du à la présence d'un plancher métathoracique convexe vers l'intérieur (*Atopomyrmex mocqueryst*). Le plancher métathoracique peut être au contraire convexe vers l'extérieur (*Mesoponera* sp., *Dorylus laevigatus*) et il ne semble pas que l'on puisse en tirer argument pour expliquer la morphologie du segment II et l'architecture propodéopétiolaire.

5.2. – **Architecture du gastre**. De nombreux caractères morphologiques et biométriques contribuent à l'architecture du gastre : la taille respective des sclérites de chaque segment, le chevauchement des sternites par les tergites, le degré de sclérification des téguments, l'extension des membranes intersegmentaires et tergosternales (les membranes tergosternales sont mises en évidence en pratiquant des coupes parasagittales de l'abdomen puis en les décolorant et en les recolorant par le noir chlorazol; les membranes prennent le colorant alors que dans un premier temps, les acrosclérites sont peu ou pas colorés).

L'architecture du gastre des fourmis du complexe Ponéroide dépend aussi de l'importance volumique du segment IV. Celui-ci est habituellement plus large et parfois beaucoup plus long que les segments suivants. Chez les *Dorylus* cependant, le segment V est au moins aussi large et généralement plus large que le segment IV, ce qui donne au gastre une forme en fuseau.

Ces caractères se combinent de différentes façons et il existe des formes intermédiaires, se prêtant mal à une classification, principalement chez les Myrmicinae.

5.2.1. – Architecture annulaire. Le tergite et le sternite forment ensemble un anneau à bords approximativement parallèles (fig. 186-187). Deux types s'opposent très nettement, mais ce ne sont pas les seuls. La taxonomie et la phylogénie des Myrmicinae ne devraient pas ignorer les tendances architecturales de l'abdomen.

5.2.1.1. – Architecture annulaire télescopique. Cette architecture s'accompagne de la réduction jusqu'à la disparition de l'acrosclérite, de la formation d'apodèmes présegmentaires et de la réduction des membranes

tergosternales, limitant la mobilité entre sclérites. Chez les Ponerinae, le bord antérieur de chaque sclérite possède en général deux apodèmes (fig. 186). De puissants muscles rétracteurs permettent le télescopage des segments dans l'axe du gastre des segments V et suivants. Le télescopage est facilité par la fusion tergosternale du segment IV qui constitue dès lors un fourreau pour les segments suivants. Cette faculté de télescopage des segments postérieurs du gastre est maximale chez de nombreux Ponerini, Ectatomminae et Proceratiinae, le segment V et les suivants pouvant être complètement contenus par le segment IV (Ectatomma tuberculatum), ce qui masque alors entièrement les stigmates. Les muscles protracteurs agissent en sens opposé. Les *Cerapachys* possèdent également de puissants apodèmes mais les possibilités de télescopage des segments sont en général limitées.

5.2.1.2. – Architecture annulaire immobilisée par les membranes. Chez les Dorylinae, les membranes tergosternales et intersegmentaires constituent une structure souple mais robuste qui immobilise les segments malgré la géométrie annulaire des segments et la présence d'apodèmes (fig. 187). Les jonctions membranaires tergosternales sont relativement larges et autorisent une certaine mobilité entre tergite et sternite. Un faisceau tergosternal de fibres musculaires transversales solidarise le tergite et le sternite du segment IV. L'immobilisation du fait de la configuration des membranes des segments V, VI et VII, contribue, sans l'aide de muscles protracteurs, à l'accessibilité des stigmates des segments, accessibilité due aussi à la position des stigmates à l'arrière des segments. Cette disposition, semble-t-il plésiomorphe, est fréquente chez des Formicinae tels que Camponotus solon ou Lasius brunneus.

5.2.1.3. – Alternative à l'architecture annulaire télescopique. Elle est caaractérisée par la possession de puissants apodèmes antérieurs et la perte des acrosclérites, et aussi par la possession de larges membranes qui permettent l'imbrication des segments et leur mobilité latérale. Mais les segments sont attirés et immobilisés antérieurement du fait de l'attraction exercée au niveau des apodèmes, par de puissants ligaments intersegmentaires. Cette architecture s'observe chez des *Myrmecia* (fig. 188).

5.2.2. – **Architecture imbriquée**. La tendance la plus commune est opposée à la précédente. À son maximum, les acrosclérites sont conservés, il n'y a pas d'apodème et les membranes tergosternales sont larges, ce qui permet un large recouvrement latéral du sternite par le tergite (fig. 189). Les sclérites sont mobiles les uns par rapport aux autres et l'abdomen peut être distendu, éventuelle-

ment jusqu'à la physogastrie. Cette potentialité est compensée par des faisceaux musculaires transversaux réunissant tergite et sternite. Cette architecture, est commune dans l'ensemble Formicoïde (par exemple Lasius brunneus : fig. 190). Chez les Myrmicinae les architectures imbriquées sont très diverses. D'une façon générale, les formes intermédiaires sont caractérisées par une réduction des apodèmes présegmentaires en raison inverse de la réduction des acrosclérites, et du développement des membranes tergosternales. Chez certains Crematogaster, il subsiste un étroit acrosclérite, les angles antéro externes sont étirés et les membranes tergosternales sont très larges. À l'opposé, chez Manica rubida, les acrosclérites ont régressé, les apodèmes présegmentaires sont bien développés et les membranes tergosternales sont étroites.

5.2.3. – **Autres architectures**. Chez les *Cephalotes* et les *Cataulacus*, le gastre se présente sous la forme d'une coque rigide, presque entièrement constituée dorsalement par le tergite IV qui est accolé latéralement au sternite. La largeur de ces deux sclérites est égale ou du même ordre mais le sternite est beaucoup plus court que le tergite et laisse peu de place pour les segments postérieurs. Ceux-ci sont réunis par d'étroites membranes intersegmentaires et tergosternales, et la mobilité des segments est nécessairement très réduite. Les *Meranoplus* et les *Cerapachys* ont également un très grand segment IV occupant la plus grande partie du dos du gastre, discoïdal chez les premiers, en forme de coque allongée chez les seconds.

III. – Biométrie et partition des groupes architecturaux

Presque toutes les mesures opposent les Myrmicinae aux Ponerinae, constituant ainsi deux domaines entre lesquels s'étagent les données relatives aux autres sousfamilles. La variabilité intraspécifique estimée en termes de rapports entre les mesures considérées deux à deux est faible mais non nulle, notamment la variabilité due à l'existence des castes, mais elle est toujours comprise dans le domaine de variation des taxons supragénériques étudiés (Acanthostichus sp. de la fig. 205 par exemple). On l'a également vérifié sur une dizaine d'ouvrières et soldats de Pheidole fervens et de Solenopsis geminata, ainsi que sur des ouvrières de taille très différente de Dorylus nigricans, Dorylus fulvus et Dorylus laevigatus (trois spécimens de taille très différente de Dorylus nigricans sont inclus dans les analyses multifactorielles, ainsi qu'une ouvrière et un soldat de Pheidole fervens : tableau 7). Il Tableau 2 – Groupes d'architectures métasomatiques constitués d'après le type de présegment III (les Probolomyrmecinae font ici partie du groupe ponériforme parce que l'on ne considère que le métasoma).

	Groupes d'architectures métasom	Non analysés dans cette optique		
	Groupe Ponériforme	Groupe Doryliforme	Groupe Myrmiciforme	Taxons atypiques par rapport aux 3 groupes précédents
Monopétiolés	Amblyoponinae (+) Ponerinae (–) Ectatomminae Paraponerinae <i>Nothomyrmicia</i> Probolomyrmecinae	Dorylinae Cheliomyrmecini Cerapachyinae (sauf exceptions)		Discothyrea Proceratium Apomyrma stygia
Bipétiolés	Myrmeciini Pseudomyrmecinae	Ecitonini Aenictinae <i>Cerapachys biroi</i>	Myrmicinae	Leptanilla revelieri
Présegment III	Hémi-annulaire	Pseudo-annulaire	annulaire ou quasi-annulaire	
Bombement du présternite III	(DL – dl) < 0 rarement nul (<i>Adetomyrma</i> sp. 2, <i>Amblyopone pluto</i>)	(DL – dl) > 0 ou nul (Dorylinae)	(DL - dl) >> 0	_

pourrait cependant exister des exceptions, et on attachera finalement plus d'importance au groupement des données qu'à la valeur absolue des mesures.

1. – Corrélations entre les profils de mesures (colonnes du tableau 7)

Beaucoup de mesures sont linéairement corrélées deux à deux, avec des coefficients de corrélation linéaire supérieurs à 0,8, que l'on effectue le calcul sur l'ensemble des espèces, par groupe architectural (groupes poneriforme, myrmiciforme, doryliforme définis plus loin), par sous-familles, groupe de sous-familles, ou mieux encore par sous-groupes mono- et bipétiolés de ces groupes. Les corrélations les plus élevées de DII, de DIII ou de DT avec les autres mesures, se rencontrent chez les formes bipétiolées. Les corrélations de DT (fig. 200) sont utiles à considérer puisque le type de présegment III conditionne le type d'architecture métasomatique. Nous attacherons de toutes façons moins d'importance à la valeur des coefficients qu'à la tendance générale, qui montre que ces corrélations diminuent quand on s'éloigne du segment II (DII), de DT ou de DIII, ce qui indique que les grandeurs mesurées ne sont pas indépendantes et qu'il existe une contrainte de développement décroissante de l'avant vers l'arrière. Les mesures relatives aux postsegments sont dans tous les cas les moins bien corrélées, surtout dans le groupe Doryloïde dont les coefficients calculés dépendent fortement de l'échantillonnage.

2. – Corrélations entre espèces (entre lignes du tableau 7)

Ce profil est constitué par l'ensemble des mesures relatives à chaque espèce. Les corrélations linéaires entre espèces sont fortes au sein des taxons supragénériques, à condition de les calculer séparément pour les groupes d'espèces monopétiolées et bipétiolées. Elles sont évidemment moins bonnes si on les regroupe. Ces corrélations entre espèces sont des indicateurs de l'homogénéité des taxons pris en compte, y compris des taxons supragénériques, homogénéité dont on peut également avoir une idée au moyen de profils des mesures (fig. 212).

3. – Indices biométriques

La représentation des mesures est en général peu informative en raison de la dispersion des tailles des ouvrières de fourmis (dans un rapport de 1 à 30 environ). Il est donc indispensable de transformer les données en calculant des indices (sans dimensions), ce qui réduit fortement l'effet de taille. Les mesures sont pour cela divisées par la moyenne des cinq mesures dont les coefficients de corrélation linéaire sont supérieurs à 0,8 sur l'ensemble des spécimens disséqués (DII, DIII, DT, DL, dl). En raison des corrélations, on obtient des résultats semblables en effectuant d'autres divisions (par DII, par DIII, par DT, par la somme des mesures, etc.).

Des diagrammes de fréquence ou des diagrammes binaires (fig. 201 à 205) de ces indices permettent une discrimination entre les groupes naturels.

4. – Partition morphologique des architectures (tableau 2)

Il n'existe qu'un seul type de présegment II (fig. 132-134), la courbure du segment II des Myrmicinae n'intéressant que le pédoncule entre pré- et postsegment, et trois types de présegments III (fig. 69-80), plus ou moins bien coadaptés avec le postsegment II en raison d'une évolution différentielle des structures intercalaires du segment II au sein des groupes naturels. Les présegments IV sont relativement simples du fait que contrairement au segment II, le segment III ne possède pas de structures intercalaires.

En première approximation on peut donc, dans l'ensemble Ponéroïde, considérer trois groupes principaux d'architectures métasomatiques, basés sur le type auquel appartient le présegment III (présegment annulaire, pseudo-annulaire, hémi-annulaire)). Des critères numériques complètent cette définition morphologique, principalement les rapports (DL-dl)/DL, (DT-DL)/DL, (DT-dl)/dl (fig. 202). La presque totalité des fourmis de l'ensemble Ponéroïde étudié trouvent place dans les trois groupes architecturax.

5. – Similitudes globales

Des analyses en composantes principales normées (ACP) des indices sont effectuées pour décrire l'ensemble des données. Cette méthode descriptive, effectuée sans autre préparation que la réduction pour effet de taille, permet de repérer des groupements de taxons et de discerner les principales composantes qui les expliquent.

Une ACP (fig. 206) effectuée à partir de 12 mesures des segments II, III et IV de 79 spécimens disséqués sépare complètement selon le premier axe du plan principal (53,72 % de l'inertie totale), le nuage des Myrmicinae, du nuage du groupe Ponéroïde. Le nuage formé



Figures 121-128

Segment IV dans le groupe Doryloïde : profils et faces supérieures.

par la réunion des Pseudomyrmecinae, des Myrmecia et de Nothomyrmecia macrops se situe en bordure du domaine Ponéroïde. Les sous-familles, Dorylinae, Cerapachyinae et Ecitoninae s'étagent entre Ponerinae et Myrmicinae; leurs domaines apparaissent disjoints les uns des autres, ceci étant du en partie seulement à ce qu'ils sont faiblement échantillonnés. Les Aenictinae et Cerapachys biroi se situent au sein du nuage des Myrmicinae. Ceci trouvera plus loin une explication (cf. revue des groupes et des taxons isolés). Le second axe (18,61 %), oppose quelques sous-groupes au sein des sous-familles. Les composantes principales sont explicables par le regroupement des variables sur le cercle des corrélations. Les mesures du présegment III (DT, DL, dl) et celles du postsegment IV (DIV, LtIV, LstIV mais DII leur est associé) d'une part, et celles du postsegment IV (DIII, ORIV, LtIV, LpstIV, pDIV) s'opposent selon l'axe principal et explique la répartition des groupes de sous-familles. Le deuxième axe, qui oppose les mesures du présegment III aux deux autres groupes de mesures, permet d'apercevoir quelques répartitions au sein des sous-familles (les Anochetus sont disjoints des Odontomachus, en accord avec leur stade d'avancement respectif dans le processus postérograde).

Une ACP (fig. 207) de 6 mesures relatives aux segments II et III et au diamètre du segment IV (DII, DT, DL, dl, DIII, DIV) de 85 spécimens, est effectuée en incluant les espèces dont les données sont incomplètes en raison de l'absence de présegment IV ou en raison de la trop forte courbure du segment IV. Le plan principal (50,907 % de l'inertie totale) permet de séparer le groupe Myrmicoïde du groupe Ponéroïde en fonction d'une combinaison peu explicite des variables. Les groupes Myrmécioïde et Doryloïde empiètent sur les deux domaines précédents mais sont bien localisés. Les Proceratium, Discothyrea, Probolomyrmex, Apomyrma, Aneuretus se projettent au sein du nuage du complexe Ponéroïde. Leptanilla revelieri se projette à l'intersection des nuages Myrmicoïde et Doryloïde. Les Amblyoponinae occupent un domaine nettement séparé de celui des autres sous-familles du complexe Ponéroïde et les domaines Myrmicoïde et Ponéroïde sont proches mais bien circonsrits.

Une ACP (fig. 208) des six mesures relatives au segment IV sépare nettement le complexe Myrmicoïde et les groupes Poneroïde et Myrmécioïde du complexe Poneroïde. Les sous-familles du complexe Doryloïde sont au contraire dispersés et empiètent sur les groupes précédents, ce qui traduit leur hétérogénéité architecturale.

Une conclusion importante de ces analyses est qu'il est possible en première approximation de caractériser les groupes naturels par des combinaisons linéaires de quelques mesures effectuées sur les premiers segments du métasoma. Autrement dit, les espèces de la plupart des groupes naturels sont fortement liées par des contraintes géométriques.

6. – Test de la partition des architectures par analyse factorielle discriminante

Les AFD permettent de tester des groupes constitués a priori et de classer des données supplémentaires. Au partitionnement morphologique on associe les mesures effectuées sur les trois premiers segments du métasoma (à quelques exceptions près qui sont traitées en données supplémentaires : Leptanilla, Apomyrma). Le partitionnement en trois groupes ainsi obtenu n'est pas entièrement satisfaisant comme le montre une analyse factorielle discriminante (AFD), non illustrée ici, des 12 mesures retenues chez 78 fourmis qui possèdent un présegment IV. La totalité de l'information est contenue dans un seul plan (c'est une propriété mathématique des AFD de trois groupes). Les trois groupes d'architectures constitués d'après le type de leur présegment III sont presque disjoints, mais les Aenictinae se projettent au sein du groupe myrmiciforme et plusieurs espèces du complexe Doryloïde sont éloignées du centre de gravité du nuage des autres espèces de leurs tribus respectives : Cheliomyrmex par rapport aux Eciton et Nomamyrmex, Cerapachys biroi par rapport aux autres Cerapachys.

Il apparaît nécessaire d'expliquer cette apparente anomalie.

7. – Correction à apporter à la constitution des groupes architecturaux (fig. 209-210)

Diverses analyses complémentaires (fig. 204), nous indiquent que l'apparente anomalie constatée par l'AFD précédente s'explique par la coexistence dans chaque type d'architecture de taxons monopétiolés et bipétiolés. On obtient en conséquence une excellente discrimination si l'on effectue deux AFD séparées des 12 mesures, l'une avec les espèces monopétiolées (fig. 209), l'autre avec les espèces bipétiolées (fig. 210), en considérant chaque fois trois groupes pour conserver la représentation de toute l'information dans un seul plan et en profitant de ce que les Dorylinae sont monopétiolés et constituent un taxon distinct biométriquement et architecturalement des Ponéroïdes monopétiolés et des autres Doryloïdes monopétiolés. Les taxons non classés sont traités en données supplémentaires. Mais on peut effectuer des analyses aussi parlantes en limitant à deux le nombre des groupes ou en en augmentant le nombre.

IV. – Évolution des architectures métasomatiques (et non des lignées)

Rechercher l'origine des structures actuelles est difficile car le ou les groupes ancêtres des fourmis sont encore inconnus. Toute reconstruction phylogénétique ne peut pourtant aboutir valablement sans l'identification de toutes les structures. La principale question à ce sujet est relative à la présence de latérosclérites sur le seul segment II des fourmis. Résulte-t-elle d'une néoformation (puisque ces latérosclérites sont inconstants) ou d'un héritage conservé chez certaines fourmis, perdu chez d'autres? Or, certains des plus anciens fossiles datés de plus de 90 millions d'années (Grimaldi et al. 1992; Grimaldi et al. 2000), sont déjà des ouvrières et possèdent nombre de caractères actuels, mais ne permettent pas de se faire une idée suffisante des structures qu'il faudrait étudier pour bien comprendre l'architecture abdominale dont les principaux caractères sont cachés ou sont situés sur la face ventrale. La forme ancestrale supposée des segments ne peut donc être que spéculative. Elle peut cependant être imaginée à partir des lignées aculéates actuelles moins évoluées que les fourmis sur le plan de l'architecture abdominale, mais susceptibles d'avoir évolué parallèlement. Les évolutions qu'a subi cette architecture sont nécessairement complexes, mais à partir de l'étude du métasoma des fourmis, il est possible d'en distinguer les principales composantes. Ce sont :

- une évolution antéropostérieure séquentielle des segments du métastase;
- l'évolution locale de structures intercalaires ancestrales du segment II (latérosclérites et expansions latérosternales);
- une évolution globale du pétiole et du gastre, sous l'effet de diverses transformations ponctuelles non directionnelles, mais cumulatives.

1. – Évolution antéropostérieure séquentielle

Il est tout d'abord évident qu'aucun segment n'est présegmenté ou pétiolé chez les fourmis de l'ensemble Ponéroïde sans que le précédent le soit aussi. On peut en déduire qu'il s'est produit une évolution progressive vers l'arrière à partir du segment II, ou transformation postérograde. Ce résultat d'observation des fourmis actuelles, est extrapolable à divers aculéates actuels dont le métasoma est moins évolué que celui des fourmis actuelles, ce qui nous permettra, par analogie, de tenter une reconstitution de l'évolution du métasoma antérieur de ces fourmis.

De multiples comparaisons intéressant le segment II peuvent ainsi être faites entre les fourmis et différentes



Foramen antérieur du segment II.

familles d'aculéates (Apidae, Sphecidae, Mutillidae, Scoliidae, Vespidae, Bradynobaenidae). L'étude de ces familles n'étant pas le but premier du présent travail, nous nous limiterons à quelques exemples pris dans les deux premières, quand elles peuvent expliquer l'évolution du segment II chez les fourmis, mais les exemples possibles sont très nombreux.



Figures 135-142

Homologies entre segments II chez un Sphecidae (stade 0), un Apidae (stade 1) et deux Amblyoponinae (stade 4). manu : manubrium, lig : ligne latérale, fus : plage de fusion membranaire, med ; médiosternite – pla : plage latérosternale, plt : crête séparant médiosternite et expansion latérosternale, exp : expansion latérosternale, crt : crête tergale du segment III, proc : processus sous-pétiolaire, lat : latérosclérite.

1.1. – Apparition et évolution du manubrium du segment II. Aucun manubrium n'existe chez *Bombus terrestris* (Apidae) et *Bembix sinuata* (Sphecidae) (fig. 129), mais le tergite comporte déjà un processus externe médian pour l'insertion de muscles destinés au propodeum, processus commun peu modifié chez de nombreux aculéates (cette structure et l'architecture de la région sont minutieusement décrites par Short (1959).

Chez d'autres aculéates, l'extrémité antérieure du tergite s'est allongée et étranglée, mais il n'y a pas de véritable manubrium car le sternite n'est bordé en avant que par un étroit acrosternite ou du moins par une structure évoquant un acrosclérite (*Hoplitis undecan, Apis mellifera, Anthidium florentinum* : fig 130). À un stade de plus (*Osmia latrellei, Astata boops*), le sternite s'est encore plus allongé, formant avec le tergite une structure présegmentaire bien individualisée ou manubrium et permettant ainsi une articulation propodeo-gastrique fonctionnelle que l'on retrouve chez toutes les fourmis dans l'articulation propodéo-pétiolaire. Le foramen antérieur du sgment II est semblable à celui des fourmis malgré une angulation du bord antérieur du sternite en

vue de face (fig. 131-134). Il n'y a aucune raison de supposer que le manubrium qui est une structure complexe, soit apparu brusquement dans l'évolution des lignées. Les transformations précédentes, qui sont très abondamment illustrées chez les aculéates actuels, peuvent en conséquence être considérées comme des stades successifs du processus postérograde. Pour simplifier l'exposé, ces différentes transformations sont incluses dans un même stade 1 (cf. 15-synthèse).

1.2. – Formation du présegment III. Sauf chez *Adetomyrma* sp. 2 chez qui il est à l'état d'ébauche (fig. 145-147), le présegment III des fourmis de l'ensemble Ponéroïde est complètement formé et il semble difficile d'en déduire le processus de formation.

1.3. – Formation et évolution du présegment IV. En juxtaposant les segments IV dans le complexe Ponéroïde, on peut constituer une suite caractérisée successivement par l'absence de présegment (fig. 105), par de larges présegments dont les présclérites sont très faiblement délimités postérieurement (fig. 108, 111), ou sont bordés par une faible dépression circulaire (fig. 109), ou par une profonde gouttière (fig. 112-113).



Adetomyrma sp. 2 (BLF#2531); – 148 : Adetomyrma venatrix (avec l'aimable autorisation de Ward, 1994).
La différentiation du présegment IV dans ce complexe Ponéroïde se fait par étranglement en arrière du présegment et formation d'un macroprésegment, mais avec conservation de rapports LptIV / LtIV et LpstIV / LstIV élevés (Ponerinae, Ectatomminae, Amblyoponinae), ou avec une forte réduction diamétrale du présegment et formation d'un micro-présegment, mais avec conservation de rapports plus faibles (*Nothomyrmecia*, Pseudomyrmecinae, Myrmeciini), la composition des deux rapports permettant de mieux isoler deux domaines (fig. 211). Ces rapports sont encore plus faibles chez les Myrmicinae, ce qui traduit l'appartenance à une famille géométrique différente de celle des deux précédentes.

La biométrie met par ailleurs en évidence des rapports étroits entre les mesures du présegment IV des fourmis de l'ensemble Ponéroïde qui en sont pourvues. Le rapport ORIV/pDIV varie très peu sur l'ensemble des espèces étudiées, ce qui indique que l'étranglement en arrière du présegment suit de très près la diminution du diamètre du foramen antérieur. Il en est de même des deux rapports LtIV/pDIV (ou ORIV) et LpstIV/pDIV (ou OrIV) sur le même ensemble, les espèces se répartissant aléatoirement autour de l'axe du nuage de points, ce qui montre que le présegment évolue en conservant des proportions à peu près constantes (la distributions de ces rapports n'est cependant pas rigoureusement gaussienne). À l'inverse, les relations binaires entre les autres mesures expriment généralement une relation multivoque (fig. 202). Mais la véritable nature des présclérites du segment IV et des suivants ne semble pas vraiment élucidée (les cas des segments II et III, envisagés plus haut, sont particuliers). Taylor (1976) attribue leur formation à la persistance des acrosclérites, mais on verra plus loin que ceux-ci sont à l'évidence impliqués dans la formation des apodèmes présegmentaires. Les relations évoquées ci-dessus suggèrent par contre un unique processus de transformation, ou des processus si voisins qu'à la précision des mesures près, on peut imaginer qu'il pourrait s'agir d'un même processus chez toutes les fourmis. La limite entre pré- et posttergite, qui est toujours située en arrière de l'antecosta, pourrait alors résulter de la réactivation d'une limite virtuelle (peut être de la limite d'un parasegment embryonnaire?).

À l'inverse on peut supposer que la présence des présegments soit plésiomorphe et que son absence soit due à une régression ou à une réversion, mais il faudrait pour cela une simplification drastique des structures et des architectures les plus complexes pour aboutir aux plus simples, par exemple admettre que les *Adetomyrma* sont plus évolués que les *Amblyopone* et que les formes mono pétiolées dérivent des formes bipétiolées. Ce n'est toutefois pas impossible dans les cas limites où les présclérites sont à peine différenciés, ce qui est alors indiscernable d'une interruption du processus postérograde avant présegmentation. Cette hypothèse semble envisageable dans le cas des *Melissotarsus* pour expliquer l'absence de présegment IV.

1.4. – Formation et évolution des présegments suivants. Chez un petit nombre de taxons, la présegmentation s'est poursuivie au delà du segment IV. Chez les Dorylinae, cette transformation se limite à la délimitation de présclérites, parfois d'un seul (segment VI de *Dorylus laevigatus*). Chez les Sphinctomyrmicini et les Leptanilloides, la transformation produit des présegments articulaire fortement délimités, mais il n'y a jamais pétiolation des segments.

1.5. – **Synthèse : stades évolutifs du processus postérograde** (tableau 6). Des observations précédentes on peut déduire le schéma suivant (les aculéates comparés sont ailés, mais l'architecture du segment II des ouvrières de fourmis est généralement la même que celle de leurs reines).

Stade 0 – Gastre sessile; manubrium non formé et absence d'articulation propodéopétiolaire fonctionnelle; des plages latérales sont assez bien délimitées sur les sclérites du segment II (*Bombus terrestris, Xylocopus violacea*, chez les Apidae, *Bembix sinuata* chez les Sphecidae : fig. 129, 135, 136, 137). Le tergite et le sternite II sont réunis par des muscles très puissants qui témoignent d'une contrainte utile, ou nécessaire, à la cohésion architecturale à ce niveau (fig. 135), ce qui peut expliquer pour partie l'adaptation apparue au stade 1.

Stade 1 – Au cours de ce stade, le tergite commence par s'allonger antérieurement, sans que le manubrium soit formé en raison de la brièveté de l'acrosternite, et sans que soit possible une articulation 2 fonctionnelle (Hoplitis undecan, Anthidium florentinum, Apis mellifera). L'acrosternite s'allonge ensuite, peut être progressivement, pour former avec le tergite antérieur un manubrium et une articulation 2 fonctionnelle (Osmia latreillei: fig. 138, 139; Astata boops: fig. 131). Au cours de ces transformations, les plages latérotergales restent plus ou moins séparables du tergite médian, alors que les plages latérosternales, en partie recouvertes par les plages latérotergales, ne sont jamais dissociables du médiosternite dont elles sont néanmoins séparées topographiquement, d'abord par une ligne puis par une crête souvent portée par une carène. Le postsegment II conserve la forme d'une coupole à large base postérieure, réunie au segment III par une jonction membranaire. Le pétiole n'est pas complètement formé et il n'existe ni présegment III, ni articulation 3 fonctionnelle.

Les Armaniinae fossiles répondent peut être à cette définition du métasoma (Dlussky 1984), ce qui pourrait en faire un taxon ancêtre (ou frère d'un ancêtre), mais il ne semble pas possible d'apprécier l'existence d'un manubrium et de savoir s'il existe des structures intercalaires. On ne sait rien non plus des structures intra-thoraciques, notamment de l'état du prospectus, qui est semblable chez toutes les fourmis actuelles.

Stade 2 (hypothétique) – Le pétiole continue à se former. Il perd progressivement sa forme en coupole à large base, tandis que les plages latérotergales et latérosternales diminuent de largeur, diminution accompagnée ou provoquée par la sclérification progressive des téguments de ce segment. Ce stade hypothétique est susceptible d'inclure dans un ordre indéterminé : la formation d'un processus sous-pétiolaire avant ou après séparation du poststernite, la formation des apodèmes du sternite II, et certains remaniements du segment II (sternite recourbé antérieurement chez les Myrmicinae, sternite « brisé » des Amblyoponinae, sternite rectiligne chez les Ponerini, etc.). La disparition à ce stade de toutes les structures intercalaires chez les Myrmicinae (et peut être chez les Leptatillinae), semble possible (cf. discussion). Elle expliquerait la simplicité relative de la fusion



Figures 149-158

Métasoma dans le groupe Apomyrmoïde : segments II, III et IV. - 149-155, Apomyrma stygia. 156-158, Leptanilla revelieri.

tergosternale du segment II et de l'architecture 2-III-3 emboîtée.

Ce stade suppose donc de nombreuses transformations mais leur réunion ici est spéculative et de pure commodité. Il n'existe pour le moment aucun fossile qui permette d'en préciser les modalités.

On peut toutefois situer ici *Adetomyrma* sp. 2, parce que le pétiole n'est pas complètement formé et que le présegment III est seulement ébauché. Mais compte tenu de la progressivité observée au cours du processus postérograde, qui est complexe et vraisemblablement plurigénique, il n'est pas étonnant que la limite entre stade 2 et stade 3 soit floue. On pourrait donc aussi positionner les Adetomyrma au début du stade 3.

Stade 3 – Pétiole nettement formé; segment III présegmenté; articulation 2 et 3 fonctionnelles; absence de postpétiole et de présegment IV (*Apomyrma stygia*, Aneuretinae, Formicinae, Dolichoderinae). Le postsegment III a la forme d'une coupole dont la largeur est maximum à la base. Le tégument des sclérites du segment III est souple et les bords latéraux du sternite sont habituellement recouverts par les bords latéraux du tergite; ceci constitue un caractère plésiomorphe.

Stade 4 – Existence d'un présegment IV, ébauché (*Nothomyrmecia macrops* : fig. 180-185 ; *Thaumato-myrmex paludris* : fig. 108), ou plus ou moins fortement différencié, mais absence de véritable postpétiole (Ponerinae, Ectatomminae, etc).

Stade 5 (ou 6') – Existence d'un postpétiole mais absence de présegment IV (*Melissotarsus beccarii*). Ce cas semble exceptionnel. Il peut s'agir d'un stade intermédiaire entre les stades 4 et 6 ou d'une régression du présegment IV.

Stade 6 – Le segment IV est devenu le postpétiole et l'architecture abdominale est très nettement bipétiolée (Myrmicinae, Leptanillinae, Pseudomyrmecinae, Myrmeciini).

Stades suivants – Des présclérites existent sur les segments V, VI et VII chez les Dorylinae, parfois sur le tergite mais pas sur le sternite. Ces présclérites sont devenus des présegments articulaires chez un petit nombre de taxons (genres *Asphinctanilloides*, *Sphinctomyrmex*), mais cette transformation n'est jamais suivie de pétiolation des segments concernés.

Le stade 2 hypothétique est censé comprendre toutes les transformations intermédiaires non identifiées. Il n'est évidemment pas dit que les fourmis aient exactement suivi ce schéma, du stade 0 au stade 2, mais les exemples cités permettent de comprendre par analogie, la marche possible de l'évolution du métasoma, antérieurement aux fourmis actuelles.

2. – Origine et évolution des structures intercalaires du segment II

Les structures intercalaires ne semblent pas avoir joué un rôle important dans l'émergence des architectures chez les fourmis, mais leur réduction progressive et leur différentiation se sont effectuées selon des modalités propres aux différentes lignées. Comme pour le processus postérograde, de multiples comparaisons intéressant le segment II peuvent être faites impliquant des structures homologues chez les Apidae, Sphecidae, Mutillidae, Scoliidae et Vespidae et chez les fourmis. Comme pour cc processus, nous nous limiterons à quelques exemples pris dans les deux premières familles, quand elles peuvent expliquer l'évolution du segment II chez les fourmis, mais les exemples possibles sont très nombreux.

2.1. - Existence et évolution des structures intercalaires chez quelques aculéates. Bombus terrestris (Apidae stade 0), et Bembix sinuata (Sphecidae stade 0) n'ont pas de manubrium mais le tergite et le sternite portent déjà des structures annonçant celles que l'on observe chez les fourmis. Sur le tergite, une ligne claire longitudinale se termine au niveau de la limite d'une plage d'accolement membranaire parallèle au bord postérieur du sclérite. Certains spécimens de Bembix sinuata, ont une ligne latérale plus ou moins complète délimitant une plage latérotergale mais aucun latéro-tergite séparable, alors que chez d'autres spécimens ce latérosclérite est constitué et facilement séparable (fig. 137). Sur le sternite existe de chaque côté une membrure qui délimite une plage externe en bordure latérale de la plage médiane du sclérite (fig. 135, 136). Les membranes sont fusionnées aux bords des sclérites mais ne sont pas sclérifiées. Elles ne sont pas séparables du sclérite mais peuvent être dilacérées.

Osmia latreillei (Apidae stade 1) possède un manubrium complet, et un foramen semblable à celui des Formicidae. Le post tergite comporte une plage externe séparée du post tergite médian par une ligne plus claire ou ligne latérale (Michener, 2000) et non par une crête, et une plage de fusion de la membrane tergosternale qui ne coïncide pas avec elle (fig. 138) (mais *Apis mellifera* n'en possède pas et sa membrane tergosternale est petite et non fusionnée). Il existe également, de part et d'autre du médiosternite, une plage latérosternale dont elle est délimitée par une membrure (fig. 139). Les plages latérotergale et latérosternale ne sont pas fusionnées entre elles.

Chez *Astata boops* (Sphecidae stade 1), le segment II possède des structures homologues de celles de l'espèce précédente : expansion latérosternale séparée du médiosternite par une crête (ou membrure) en partie recouverte par un latérosclérite allongé, entièrement séparable du posttergite médian et de l'expansion latérosternale. Les téguments sont souples.

2.2. – Homologies entre les fourmis et les aculéates ci-dessus (fig. 140-142). Les structures latérales des aculéates décrits ci-dessus (et de beaucoup d'autres) correspondent très précisément aux structures observées chez les Amblyoponinae : correspondance entre plage latérotergale de ces aculéates et latérosclérites des Amblyoponinae, (ce sont donc des latéro-tergites ou plus exactement des latéro-posttergites, mais nous conserverons le terme consacré), entre plage latérosternale des premiers et expansions latérosternales des seconds (ou plus exactement latéro-poststernales), entre repli postérieur des premiers et repli postérieur des seconds. La géométrie de ces structures varie avec les espèces considérées mais jamais leurs voisinages.

A chacune des trois architectures principales du présegment III de l'ensemble Ponéroïde (ponériforme, myrmiciforme et doryliforme), correspond une suite discontinue d'architectures du postsegment II qui traduisent l'involution progressive des structures intercalaires de façon particulière à chaque lignée. Cette involution résulte de la compression par le tergite et de la sclérification des téguments, mais elle ne conditionne pas la formation des présegments III. Il s'agit d'un processus seulement associé au processus postérograde, mais qui impose une coadaptation entre postsegment II et présegment III. Cette coadaptation n'est pas contraignante, car elle a pu s'accompagner de diverses modalités d'articulations 3 emboîtées ou engrenées.

3. – Remaniements

3.1. – Sclérification des téguments et remaniements des jonctions. La sclérification des téguments accompagne la réduction en largeur des sclérites du segment II et donc la pétiolation et en est peut être en partie responsable (le segment II des Apidae et des Sphecidae est habituellement souple et déformable). Cette tendance à la sclérification des téguments s'observe chez les fourmis et se poursuit vers l'arrière, atteignant en général son maximum au niveau du segment IV (la différence de sclérification entre segments II, III et IV et les derniers segments est particulièrement nette chez les *Proceratium* et les *Discothyrea*). Chez *Leptanilla revellieri*, la sclérification conduit à un empâtement des jonctions tergosternales du présegment III (fig. 157).

3.2. – Fusions tergosternales des segments II, III et IV. Elles ne se produisent pas dans l'ordre qui prévaut pour la différentiation des segments au cours du procesus postérograde. La fusion tergosternale du segment III

est ainsi plus fréquente que celle du segment II. Cette fusion est souvent partielle, commençant par les apodèmes antérieurs et s'étendant plus ou moins vers l'arrière du présegment, puis au postsegment. Elle n'intervient que sur des segments présegmentés et ne réunit que des sclérites dont les bords sont contigus, le recouvrement ne permettant que l'accolement par superposition des bords des sclérites et non la fusion (postsegment III de *Paraponera clavata*). La fusion apparaît progressive et susceptible d'intéresser n'importe quelle jonction tergosternale des segments II, III et IV. Les Pseudomyrmecinae et les Myrmeciini sont les seules sous-familles à ne présenter aucune fusion des jonctions tergosternales.

3.3. – Formation des apodèmes. Chez les ouvrières du complexe Ponéroide, la présence d'apodèmes présegmentaire plus ou moins développés est très fréquente, au moins sur les derniers segments. Les apodèmes des segments IV et suivants sont plus ou moins robustes, les plus robustes étant portés par des sclérites annulaires fortement chitinisés, dépourvus d'acrosclérite (*Cerapachys*). Ces apodèmes n'existent pas chez la plupart des représentants de l'ensemble Formicoïde. Chez Lasius brunneus par exemple (fig. 190), le segment IV et les suivants sont comparables à notre segment de référence (cf. définitions) avec en avant de chaque sclérite, une plage sclérifiée ou acrosclérite, bordée postérieurement par une côte ou antecosta. Mais il existe des états intermédiaires entre présence des acrosclérites mais absence d'apodèmes intersegmentaires et absence d'acrosclérites mais présence d'apodèmes. Dans le genre Crematogaster, on peut observer de faibles apodèmes et un acrosclérite qui se prolonge en courbe sur les côtés des apodèmes mais s'amenuise entre eux. Chez Crematogaster sp. 3, des apodèmes existent sur les tergites mais pas sur les sternites chez qui la désclérification latérale se conjugue à un allongement antérolatéral pour former une ébauche d'apodème.

L'origine des apodèmes sternaux des segments II, et III quand ils existent, est plus problématique. Les apodèmes antérolatéraux du segment III des Pseudomyrmecinae et des Myrmeciini (fig. 68) sont comparables à ceux du deuxième sternite (quand ceux-ci sont visibles), ce qui laisse supposer un processus de formation identique. Lequel?

3.4. – **Transformations subies par la partie postérieure des segments**. À la réduction diamétrale du foramen postérieur du à l'étranglement intersegmentaire entre deux segments articulés entre eux, s'ajoutent des modifications dues à la coadaptation des structures qui composent l'articulation (ceci concerne surtout le sternite II) ou à la formation d'un collier à la hauteur du repli postéro-interne du segment (segment III de *Leptanilla revelieri* : fig. 156, ou de *Octostruma balzani*, segment IV de *Acanthoponera* sp. : fig. 115).

4. – Transformations globales

4.1. – Remaniement pétiolaire et pétiologastrique. Le profil rectiligne du segment et du sternite II semble plésiomorphe car il correspond à l'alignement régulier des segments de l'abdomen chez les Symphites et chez beaucoup d'aculéates dont l'abdomen antérieur est peu remanié. Chez les Ponerinae, dont l'architecture est rectiligne, le présegment III est hémi-annulaire, le volume du sternite III est réduit par rapport à celui du tergite et l'articulation 3 est infra-axiale. L'articulation 3 est supra-axiale chez les Amblyoponinae, et le pétiole est bicoudé, le présternite II étant le plus souvent séparable du poststernite II. Malgré l'apparence primitive produite par le faible étranglement entre les segments II et III, cette architecture apparaît fortement dérivée par rapport à l'architecture rectiligne. Le même raisonnnement s'applique aux Cerapachys dont un certain nombre de représentants ont également un présternite séparable du poststernite et un profil pétiolaire bicoudé, quoique moins fortement que chez les Amblyoponinae.

Les Myrmicinae, les *Proceratium*, les *Discothyrea* et *Aneuretus simoni* possèdent une courbure antérieure du segment II tout à fait caractéristique mais qui ne semble pas due à une condition anatomique actuelle au niveau du propodeum (cf. profil de la région pétiolaire). Cette courbure apparaît comme un caractère architectural indépendant et une synapomorphie vraisemblablement apparue précocement car elle concerne le vaste ensemble des Myrmicinae. Ce caractère se rencontre dans d'autres familles d'aculéates : il est beaucoup plus marqué chez *Campsomeris* sp. (Scoliidae), et la courbure antérieure du segment II de *Astata boops* (Sphecidae), traduit la même tendance.

4.2. – Courbure de l'abdomen. Le sternite de tous les segments est généralement plus court que le tergite et il en résulte une courbure de tout le gastre vers le bas. Cette courbure peut être considérablement augmentée par suite d'une très forte réduction du poststernite (*Ectatomma ruidum* (fig. 6), *Rhytidoponera Chalybaea, Proceratium pergandei, Discothyrea sexarticulata, Ankylomyrma* sp., *Secostruma* sp.). Le segment IV des *Crematogaster* fait exception, le sternite étant toujours plus long que le tergite.

4.3. – **Transformations géométriques globales**. Elles intéressent simultanément les segments II, III et IV (les suivants n'ont pas fait l'objet de mesures). Elles intègrent certaines transformations évoquées précédem-

ment : la sclérification en masse des téguments, la formation d'apodèmes concomitante de la réduction et de la disparition des acrosclérites, les fusions tergosternales. Il faut ajouter à cette liste l'accroissement ou la réduction des dimensions du sternite et du tergite et l'évolution des membranes tergosternales. Il semble difficile de situer ces transformations au cours de l'évolution du métasoma. On peut penser qu'elles ont participé en fonction de leurs poids respectifs, à l'initiation de l'architecture du gastre (cf. architecture de l'abdomen) et que des remaniements ultérieurs, des mutations aléatoires et l'exaptation à des structures acquises ont pu ensuite produire les nombreuses formes intermédiaires que l'on peut observer, particulièrement chez les Myrmicinae, et qui sont parfois mal classables.

On a vu d'autre part, grâce aux analyses multifactorielles, que la géométrie des segments dépend non seulement de la direction prise par l'évolution initiale au niveau II-3-III, mais aussi, secondairement au cours du processus postérograde, d'une évolution au niveau III-4-IV. Cette évolution secondaire faisant passer du stade monopétiolé au stade bipétiolé (fig. 209-210, 212).

IV. – Classification et revue des taxons (tableau 3)

On distingue dans l'ensemble Ponéroïde (cf. introduction), trois grands complexes : Ponéroïde, Doryloïde, Myrmicoïde, qui rassemblent la majorité des fourmis actuelles (ensemble Formicoïde exclu). Quelques taxons de moindre importance numérique ne sont pas représentés dans ces complexes (*Apomyrma, Leptanilla, Proceratium, Discothyrea, Probolomyrmex*). Cette classification des taxons (tableau 3) n'est pas identique à la classification architecturale (tableau 2), pour les raisons suivantes.

On a d'abord observé par extrapolation du processus postérograde identifié chez les fourmis, que l'émergence de certaines familles d'aculéates, au moins celle des Apidae et des Sphecidae, a du précéder la formation du manubrium et celle de la jonction propodéo-pétiolaire et donc l'entrée dans le processus postérogade (cf. IV-1. Évolution antéropostérieure séquentielle). On peut logiquement supposer qu'il en a été de même chez les Formicidae dont tous les représentants actuels ont atteint le stade 3, ou pour les *Adetomyrma* la limite entre stades 2 et 3. On peut toutefois supposer que le stade 0 de l'évolution du métasoma ait strictement coïncidé avec le stade 0 de l'émergence de la famille Formicidae. C'est peu probable et de toutes façons ne change pas le Tableau 3 – Comparaison avec le classement de Bolton (2003); (1) non étudié dans la présente étude; (2) Apomyrmoïde : néologisme pour leptanilloïde, préoccupé.

1.1. Complexe Myrmicinae Agroecomyrmecinae Myrmicionorph subfamilies Myrmicinae Agroecomyrmecinae 1.2. Complexe Poneroide (présegnent III hémi-annulaire) 1.2.1. Groupe Poneroide Amblyoponinae Ponerinae Paraponerinae Extatomminae Poneromorphe subfamilies 1.2. Complexe Myrmiceinae Ponerinae Paraponerinae Extatomminae Paraponerinae Paraponerinae Paraponerinae Extatomminae Poneromorphe subfamilies 1.2.2. Groupe Myrmecioide Myrmecinae (Myrmecinin (Myrmecinin + Prionomyrmecini) Peudomyrmecinae Myrmeciomorphe subfamilies Myrmecinae (Myrmecinine) 1.2.2. Groupe Myrmecioide Myrmecinae (Myrmecinin (Myrmecinin + Prionomyrmecini) Peudomyrmecinae Myrmecinae (Myrmecini + Prionomyrmecini) Peudomyrmecinae 1.3. Complexe Doryloide (présegnent III pseudo-annulaire) Aenictinae Ectioninae Cerapachyinae Dorylomorphe subfamilies Aenictinae Dorylinae Ectioninae (Cerapachyinae 2. Architectures du métasona dissemblables au sein de chaque groupe Classement en terant compte d'attes architectures 2.1. Complexe Apomyrmiole (1) (d'apris l'architecture thoracique) Apomyrminae (présegnent III annulaire) Leptanilliomorph subfamilies (Myrmecinine) Leptanillomorph subfamilies Apomyrminae (Probolomyrmeciprésegnent III annulaire) 2.2. Complexe Procentationèd (Integret Probalingue) sous-familie Procentationèd (Procentation) présegnent III annulaire) Formicomorph subfamilies 3. Architecture explailique (présegnent III annulaire) (Probolomyrmecine (Probolomyrmecine Formicinae (on chasable Formicomorph subfamilies 3. Architecture métasonatique inclasable Formicinae (on chasab	1. Classification d'après l'architecture du métasoma	Classification selon Bolton (2003)
In Complex Information Processing Myrmicinae Myrmicinae Myrmicinae Agroecomyrmecinae Agroecomyrmecinae 1.2. Complex Poneroide (présegnent III hémi-annulaire) 1.2.1. Groupe Parconerinae Poneronorphe subfamilies 1.2.2. Groupe Myrmeciniae Paraponerinae Paraponerinae Ectatomminae Paraponerinae Procerinae 1.2.2. Groupe Myrmeciniae Myrmeciniae Ponerinae 1.2.2. Groupe Myrmeciniae Myrmeciniae Procerinae 1.2.2. Groupe Myrmeciniae Myrmeciniae Procerinae 1.2.2. Groupe Myrmeciniae Myrmeciniae Procerinae 1.3. Complexe Doryleide (présegment III pseudo-annulaire) Myrmecinae Myrmecinae Aenictinae Dorylinae Dorylinae Dorylinae Ecitoninae Cerapachyrinae Leptanillofiniae (1) Aenictinae 2.1. Complexe Apponyrmotike (1) darbs Tarkitecture thoracique) Leptanillomorph subfamilies Aponyrminae 1.2. Complexe Procentinae Formicomorph subfamilies Aponyrminae 2.1. Complexe Apportunite (présegment III pseudo-annulaire) Leptanilloinae (morph subfamilies Aponyrminae 2.1. Complexe Procentinae Formicomorph subfamilies	1.1. Complexe Myrmicoïde (présegment III appulaire)	Myrmicomorph subfamilies
Agroecomyrmecinae Agroecomyrmecinae Agroecomyrmecinae Agroecomyrmecinae Agroecomyrmecinae Agroecomyrmecinae Agroecomyrmecinae Agroecomyrmecinae Composition of the subfamilies Section and Compared and the subfamilies Section and Composition of the subfamilies Section and Composition and Composition of the subfamilies Section and Composition and Composi	Myrmicinae	Myrmicinae
1.2. Complexe Poneroide (présegment III hémi-annulaire) Poneromorphe subfamilies 1.2.1. Groupe Poneroide Ambhyoponinae Ponerinae Paraponerinae Paraponerinae Paraponerinae Paraponerinae Paraponerinae Paraponerinae Paraponerinae Procenationae Procenationae Nymrecionae Procenationae 1.2.2. Groupe Myrmecioide Myrmecionae (Myrmecini + Prionomyrmecini) Myrmecionae Myrmecionae (Myrmecini + Prionomyrmecini) Pseudomyrmecinae Dorylomorph subfamilies 1.3. Complexe Doryloide (présegment III pseudo-annulaire) Aenictinae Achitecture sdu métasoma dissemblables au sein de chaque group Carapachyinae Classement en tenan compre d'aures architectures Leptanilloidinae (1) Anenterinae Apomyrminae Leptanillina (présegment III appique) Leptanillomorph subfamilies 2.2. Complexe Procentinoide Inferioannulaire) (Discothyrea) présegment III appique) Apomyrminae 2.2. Complexe Procentinoide Leptanillomorph subfamilies (miquement d'apris l'architecture céphalique) Apomyrminae sous-famille Procentratione Procentinae <	Agroecomyrmecinae	Agroecomyrmecinae
Anablyoponinae Ponerinae Paraponerinae Ecatomminae Ecatomminae Ecatomminae Ecatomminae Activitationae Dorylonae Dorylonae Beudonyrmecinae Myrmecinae (Myrmecini + Prionomyrmecini) Pseudomyrmecinae Myrmecinae (Myrmecini + Prionomyrmecini) Pseudomyrmecinae Dorylonae Ecitominae Cerapachyinae Cerapac	1.2. Complexe Poneroïde (présegment III hémi-annulaire)	Poneromorphe subfamilies
Ponerinae Ponerinae Paraponerinae EctatomminaePonerinae Paraponerinae Ectatomminae1.2.2. Groupe Myrnecioide Myrnecinae (Myrnecini + Prionomyrmecini) PseudomyrmecinaeMyrnecionae (Myrnecini + Prionomyrmecini) Myrnecionae (Myrnecini + Prionomyrmecini)1.3. Complex Doryloide (présegnent III pseudo-annulaire) Aenictinae Dorylinae Ectoninae CerapachyinaeDorylomorph subfamilies Aenictinae Dorylinae Ectoninae Cerapachyinae2. Architectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe Classement en tenant compte d'autres architectures Apomyrminae (présegment III avpique)Dorylomorph subfamilies Apomyrminae Leptanillidinae (1) Aenictogioninae Cerapachyinae2. Complex Procentinoide (uniquement d'après l'architecture choracique) Apomyrminae (présegment III avpique)Leptanillomorph subfamilies Apomyrminae (Procentinop fragment III pseudo-annulaire) Sous-famille Procentinae (Procentinop fragment III pseudo-annulaire)Formicomorph subfamilies Apomyrminae (Procentinop fragment III pseudo-annulaire)3. Architecture métasomatique inclassable (Probolomyrmex) présegment III pseudo-annulaire (Probolomyrmex) présegment III pseudo-annulaire Sous-famille Procentinae (Probolomyrmex) présegment III pseudo-annulaire)Formicomorph subfamilies Aneuretinae4. Architecture métasomatique inclassable Formicinae (non étudices) Formicinae (non étudices)Formicinae (1)	Amblyoponinge	Amblyoponinae
Paraponerinae EctatomminaeParaponerinae Paraponerinae Ectatomminae1.2.2. Groupe Myrnecioide Myrmecinae (Myrmecini + Prionomyrmecini) PseudomyrmecinaeParaponerinae Ectatomminae Heteroponerinae (Proceratiuna + Disothyrat + Probalomyrmecini) Myrmecinae (Myrmecini + Prionomyrmecini) Pseudomyrmecinae1.3. Complexe Doryloide (présegment III pseudo-annulaire) Aencicinae Ectioninae CerapachyinaeDorylomorph subfamilies Aencicinae Ectioninae Cerapachyinae2. Architectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe Classement en tenant compte d'autres architecture Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire) Apomyrminae (présegment III arypique)Leptanillomorph subfamilies Apomyrminae Leptanillinae (présegment III arypique)2.1. Complexe Proceratinoide (Induced autres architecture thoracique) Apomyrminae (présegment III arypique)Leptanillomorph subfamilies Apomyrminae Leptanillinae2.2. Complexe Proceratinoide (Induced autres architecture thoracique) Apomyrminae (présegment III arypique)Formicomorph subfamilies Apomyrminae Leptanillinae3. Architecture métasomatique inclassableFormicomorph subfamiliesAneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) (Probeotarium) présegment III pseudo-annulaire)Formicomorph subfamiliesAneuretinae (présegment III pseudo-annulaire)Aneuretinae Aneuretinae4. Architecture métasomatique inclassableFormicomorph subfamiliesAneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Formicinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées)Aneuretinae Formicinae (1)	Ponerinae	Ponerinae
Ectatomminae Ectatomminae 1.2.2. Groupe Myrnecioide Myrneciina (Myrneciini + Prionomyrmecini) Myrnecimae (Myrneciini + Prionomyrmecini) Myrneciomorphe subfamilies 1.3. Complexe Doryloide (présegment III pseudo-annulaire) Myrneciomorphe subfamilies Aenictinae Dorylomorph subfamilies Dorylinae Ectoninae Cerapachyinae Cerapachyinae Casament en tenant compte d'autres architectures Leptanilloidinae (1) Aneuretinae (présegment III seudo-annulaire) Apomyrminae Apomyrminae (présegment III seudo-annulaire) Leptanilloidinae (1) Achitectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe Leptanilloidinae (1) Classement en tenant compte d'autres architectures Leptanillomer (1) 2.1. Complexe Proceratinae Leptanillomer (1) (Discothyrea) présegment III atypique) Leptanillinae 2.2. Complexe Proceratinae (présegment III atypique) Formicomorph subfamilies 3. Architecture métasonatique inclassable Formicomorph subfamilies Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae 3. Architecture métasonatique inclassable Formicomorph subfamilies Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Dolchoderinae (1)	Paraponerinae	Paraponerinae
1.2.2. Groupe Myrmecioide Heteroponerinae Myrmecinae (Myrmecinia + Prionomyrmecini) Myrmeciomorphe subfamilies Pseudomyrmecinae Myrmecinae (Myrmecinia + Prionomyrmecini) Pseudomyrmecinae Myrmeciomorphe subfamilies Aenictinae Dorylinae Dorylinae Dorylinae Ecitoninae Cerapachyinae Carapachyinae Leptanillois Aenicticae Dorylinae Carapachyinae Leptanilloidinae (1) Anenictogionniae (présegment III hémi-annulaire) Leptanillomorph subfamilies Apomyrminae (présegment III avpique) Leptanilloidinae 2.1. Complexe Apomyrmoide (1) (d'après l'architecture thoracique) Apomyrminae Apomyrminae (présegment III annulaire) Leptanillomorph subfamilies Agentratiniae Apomyrminae (Proceratina) Présegment III annulaire (Proceratina) Présegment III pseudo-annulaire (Proceratina) Présegment III pseudo-annulaire (Proceratinae Aneuretinae (Procoratina) Présegment III pseudo-annulaire (Proceratinae Aneuretinae (Proceratinae Aneuretinae (Procoratinae <td>Ectatomminae</td> <td>Ectatomminae</td>	Ectatomminae	Ectatomminae
1.2.2. Groupe Myrmecioide Procentiinae Nyrmecioide (Procentiinae Myrmecioide (Procentiinae Myrmeciome (Myrmecinie) Myrmecinae Pseudomyrmecinae Myrmeciinae (Myrmecini) Myrmeciomorphe subfamilies Myrmeciinae (Myrmecini) Aenicrinae Aenicrinae Dorylinae Ecitoninae Cerapachyinae Leptanilloidinae (1) Aenicrinae Cerapachyinae Classement en tenant compte d'aures architectures Leptanillomorph subfamilies Aneuretinae (présegment III sequed-annulaire) Apomyrminae Apomyrminae (présegment III arvpique) Leptanillomorph subfamilies 2.1. Complexe Procentinoide Leptanillomorph subfamilies (uniquement d'après l'architecture céphalique) Apomyrminae sous-famille Probolomyrmecinae Procentiinae (Procentiina) présegment III avpique Formicomorph subfamilies 3. Architecture métasomatique inclassable Formicomorph subfamilies Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae 3. Architecture formiciformes (présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae 4. Architecture formiciformes (présegment III pseudo-annulaire) Dolichodera	Detatonininae	Heteropoperinae
1.2.2. Groupe Myrmecioide (Myrmeciinae (Myrmeciini + Prionomyrmecini) Myrmecionae (Myrmeciinae (Myrmeciini + Prionomyrmecini) Pseudomyrmecinae Myrmeciinae (Myrmeciini + Prionomyrmecini) Pseudomyrmecinae Myrmeciinae (Myrmeciini + Prionomyrmecini) Pseudomyrmecinae Myrmeciinae (Myrmeciini + Prionomyrmecini) 1.3. Complexe Doryloide (présegment III pseudo-annulaire) Dorylomorph subfamilies Aenicitinae Dorylinae Ecitoninae Cerapachyinae Cerapachyinae Leptanilloidinae (1) Aenictogement en tenant compte d'autres architectures Leptanilloidinae (1) Apomyrmiae (présegment III hémi-annulaire) Leptanillomorph subfamilies Apomyrmiae (présegment III seudo-annulaire) Leptanillomorph subfamilies Apomyrmiae (présegment III seudo-annulaire) Leptanillinae 2.2. Complexe Proceratinoïde Leptanillinae (iniquement d'après l'architecture céphalique) sous-families sous-familie Procenstinina Aneuretinae (Probolomyrmecinae Prosedomyrmecinae (Probolomyrmecinae Prosegment III seudo-annulaire 3. Architecture métasomatique inclassable Formicomorph subfamilies Aneuretinae (présegment III pseudo-annula		Proceratinae
1.2.2. Groupe Myrmecioide () rotenting () Myrmeciinae () rotenting () Aenictinae () rotenting () Aenictinae () rotenting () Dorylonae () rotenting () Ecitoninae () rotenting () Cerapachyinae () rotenting () Cassement en tenant compte d'autres architectures () rotenting () 2.1. Complexe Apomyrmoïde (1) () d'après l'architecture thoracique) Apomyrminae () Apomyrminae () présegment III hemi- annulaire) Leptanillomorph subfamilies Leptanillinae () présegment III atypique) Leptanillinae 2.2. Complexe Proceratinoïde () rotenting () () iniquement d'après l'architecture céphalique) () rotenting () sous-famille Proceratinoide () rotenting () () rotenting () présegment III annulaire () rotenting () () rotenting () présegment III annulaire Ancuretinae () rotenting () présegment III pseudo-annulaire) Ancuretinae 3. Architecture métasomatique inclasable Formic		(Procentium + Discathured + Probalamurmer)
Myrmecinae (Myrmecini + Prionomyrmecini) Pseudomyrmecinae 1.3. Complexe Doryloïde (présegment III pseudo-annulaire) Aenictinae Dorylinae Ecitoninae Cerapachyinae Cerapachyinae Cerapachyinae Cerapachyinae Cerapachyinae Cerapachyinae Cerapachyinae Cerapachyinae Leptanilloidinae (1) Aenictogitoninae (1) 2. Architectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe Classement en tenant compte d'autres architectures 2.1. Complexe Apomyrmiche (1) (d'après l'architecture thoracique) Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire) Leptanillinae (présegment III atypique) 2.2. Complexe Proceratinoïde (uniquement d'après l'architecture céphalique) sous-famille Procentiniae (Discothyrea) présegment III pseudo-annulaire Sous-famille Problemyrmecinae (Probolomyrmecinae) Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) 3. Architectures (présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) 3. Architectures formiciformes (presegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae (pseudo-annulaire) Aneuretinae (pseudo-annulaire) Aneuretinae (pseudo-annulaire) Aneuretinae (pseudo-annulaire) Aneuretinae (pseu	1.2.2. Groupe Myrmecioide	(170ceruium + Disconvyreu+17000iomyrmex)
Pseudomyrmecinae Myrmecinae (Myrmecini + Prionomyrmecini) Pseudomyrmecinae 1.3. Complexe Doryloïde (présegment III pseudo-annulaire) Dorylinae Dorylomorph subfamilies Dorylinae 2. Architectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe Classement en tenant compte d'aures architectures Leptanilloidinae (1) Aenicrogitoninae (1) 2. Architectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe Classement en tenant compte d'aures architectures Leptanilloidinae (1) Aenicrogitoninae (1) 2. Architectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe Classement en tenant compte d'aures architectures Leptanillomorph subfamilies 2.1. Complexe Apomyrmoïde (1) (d'après l'architecture thoracique) Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire) Leptanillomorph subfamilies 2.2. Complexe Proceratinoïde (uniquement d'après l'architecture céphalique) sous-famille Proceratinae (Probolomyrmecinae (Probolomyrmecinae (Probolomyrmecinae (Probolomyrmecinae) Formicomorph subfamilies 3. Architecture métasomatique inclassable Formicomorph subfamilies Aneuretinae 4. Architectures formiciformes (presegment III pseudo-annulaire) Formicinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Aneuretinae	Myrmeciinae (Myrmeciini + Prionomyrmecini)	Myrmeciomorphe subfamilies
1.3. Complexe Doryloïde (présegment III pseudo-annulaire) Dorylomorph subfamilies Aenictinae Aenictinae Dorylinae Dorylinae Ecitoninae Cerapachyinae Cerapachyinae Leptanilloidinae (1) Aenictogitoninae (1) Aenictogitoninae (1) Achitectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe Cassement en tenant compte d'autres architectures 2.1. Complexe Apomyrmoide (1) (d'après l'architecture rhoracique) Apomyrminae (présegment III bémi-annulaire) Apomyrminae (présegment III atypique) Leptanillomorph subfamilies 2.2. Complexe Proceratinoide Leptanillomorph subfamilies (uniquement d'après l'architecture céphalique) Apomyrminae sous-famille Proceratinoide Leptanillinae (Probolomyrme:inae Pormicomorph subfamilies Ancuretinae Probolomyrme:inae (Probolomyrme) présegment III pseudo-annulaire Formicomorph subfamilies Ancuretinae Présegment III pseudo-annulaire Sous-famille Probelomyrme:inae Polichoderinae (1) 4. Architecture forniciformes (presegments III polymorphes) Dolichoderinae (1) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (1)	Pseudomyrmecinae	Myrmeciinae (Myrmeciini + Prionomyrmecini)
1.3. Complexe Doryloide (présegment III pseudo-annulaire) Aenictinae Dorylinae Ecitoninae Cerapachyinae Dorylomorph subfamilies Aenictinae Dorylinae Ecitoninae 2.4. Architectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe Classement en tenant compte d'autres architectures Leptanilloidinae (1) Aenictogitoninae (1) 2.4. Architectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe Classement en tenant compte d'autres architectures Leptanilloimorph subfamilies Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire) Leptanillinae (présegment III annulaire (Discothyrea) présegment III annulaire (Proceratinna) présegment III annulaire (Proceratinna) présegment III pseudo-annulaire) Leptanillomorph subfamilies 3. Architecture rétasomatique inclassable Formicomorph subfamilies Ancuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae 4. Architecture formiciformes (presegment III pseudo-annulaire) Formicomorph subfamilies 4. Architecture rétasomatique inclassable Formicomorph subfamilies 4. Architecture formiciformes (presegment III pseudo-annulaire) Dolichoderinae (1) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Dolichoderinae (1)		Pseudomyrmecinae
Aenictinae Aenictinae Dorylinae Dorylinae Ecitoninae Ecitoninae Cerapachyinae Cerapachyinae Leptanilloidinae (1) Aenictinae Aenictogitoninae Leptanilloidinae (1) Aenictogitoninae Leptanilloidinae (1) Aenictogitoninae (1) Aenictogitoninae (1) Apomyrmiae Leptanillomorph subfamilies Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire) Apomyrminae Leptanillinae (présegment III seudo-annulaire Keptonillinae Sous-famille Probolomyrmecinae (Probolomyrmecinae (Probolomyrmex) présegment III pseudo-annulaire Formicomorph subfamilies Aneuretinae Aneuretinae 4. Architecture formiciformes (presegment III polymorphes) Dolichoderinae (1) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (1)	1.3. Complexe Doryloïde (présegment III pseudo-annulaire)	Dorylomorph subfamilies
Dorylinae Ecitoninae CerapachyinaeDorylinae Ecitoninae CerapachyinaeCerapachyinaeCerapachyinaeCerapachyinaeLeptanilloidinae (1) Aenicrogitoninae (1)Classement en tenant compte d'autres architectures Classement en tenant compte d'autres architectures 2.1. Complexe Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire) Leptanillinae (présegment III atypique)Leptanillomorph subfamilies Apomyrminae Leptanillinae2.2. Complexe Proceratinoide (uniquement d'après l'architecture céphalique) sous-famille Proceratinae (Proceratinae (Probolomyrmex) présegment III hémi-annulaire)Leptanilliomorph subfamilies Apomyrminae Leptanillinae3. Architecture métasomatique inclassableFormicomorph subfamilies AneuretinaeAneuretinae4. Architectures formiciformes (presegment III polymorphes) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées)Formicinae (1)	Aenictinae	Aenictinae
Ecitoninae CerapachyinaeEcitoninae CerapachyinaeCerapachyinaeLeptanilloidinae (1) Aenictogitoninae (1)2. Architectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe Classement en tenant compte d'autres architecturesLeptanillomorph subfamilies2.1. Complexe Apomyrmoïde (1) (d'après l'architecture thoracique) Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire) Leptanillinae (présegment III atypique)Leptanillomorph subfamilies Apomyrminae Leptanillinae2.2. Complexe Proceratinoïde (uniquement d'après l'architecture céphalique) sous-famille Proceratiniae (Discothyrea) présegment III annulaire (Proceratiinae)Formicomorph subfamilies3. Architecture métasomatique inclassableFormicomorph subfamiliesAneuretinae (présegment III pseudo-annulaire)Aneuretinae4. Architectures formiciformes (presegment III polymorphes) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées)Formicinae (1)	Dorvlinae	Dorylinae
CerapachyinaeCerapachyinaeLeptanilloidinae (1) Aenictogitoninae (1)2. Architectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe Classement en tenant compte d'autres architectures2.1. Complexe Apomyrmoïde (1) (d'après l'architecture thoracique) Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire) Leptanillinae (présegment III atypique)2.2. Complexe Proceratinoïde (uniquement d'après l'architecture céphalique) sous-famille Proceratiniae (Proceratinine) (Probolomyrmex) présegment III pseudo-annulaire Sous-famille Probolomyrmex)3. Architecture métasomatique inclassableFormicomorph subfamiliesAneuretinae (présegment III pseudo-annulaire)Aneuretinae4. Architectures formiciformes (presegments III polymorphes) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées)Dolichoderinae (1)	Ecitoninae	Ecitoninae
2. Architectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe Leptanilloidinae (1) Classement en tenant compte d'autres architectures Leptanillomorph subfamilies 2.1. Complexe Apomyrmoïde (1) (d'après l'architecture thoracique) Leptanillomorph subfamilies Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire) Leptanillomorph subfamilies 2.2. Complexe Proceratinoïde Leptanillinae (uniquement d'après l'architecture céphalique) sous-famille Proceratinae (Discothyrea) présegment III annulaire Leptanillinae (Proceratiuna) (Proceratiunae) (Probolomyrmecinae Formicomorph subfamilies 3. Architecture métasomatique inclassable Formicomorph subfamilies 4. Architectures formiciformes (presegments III polymorphes) Dolichoderinae (1) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (1)	Cerapachvinae	Cerapachyinae
2. Architectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe Classement en tenant compte d'autres architectures 2.1. Complexe Apomyrmoïde (1) (d'après l'architecture thoracique) Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire) Leptanillinae (présegment III atypique) 2.2. Complexe Proceratinoïde (uniquement d'après l'architecture céphalique) sous-famille Proceratinae (Discothyrea) présegment III annulaire (Proceratinma) (Proceratinma) (Probolomyrmex) présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae (Problomyrmex) présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae (Problomyrmex) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées)		Leptanilloidinae (1)
2. Architectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe Classement en tenant compte d'autres architectures 2.1. Complexe Apomyrmoïde (1) (d'après l'architecture thoracique) Leptanillomorph subfamilies Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire) Apomyrminae Leptanillinae (présegment III atypique) Leptanillinae 2.2. Complexe Proceratinoïde Leptanillinae (uniquement d'après l'architecture céphalique) sous-famille Proceratinae (Discothyrea) présegment III annulaire (Proceratium) présegment III pseudo-annulaire Sous-famille Probolomyrmecinae Formicomorph subfamilies (Probolomyrmex) présegment III pseudo-annulaire) Formicomorph subfamilies 3. Architecture métasomatique inclassable Formicomorph subfamilies 4. Architectures formiciformes (presegments III polymorphes) Dolichoderinae (1) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (1)		Aenictogitoninae (1)
Classement en tenant compte d'autres architectures Leptanillomorph subfamilies 2.1. Complexe Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire) Leptanillomorph subfamilies Apomyrminae (présegment III atypique) Leptanillinae 2.2. Complexe Proceratinoïde Leptanillinae (uniquement d'après l'architecture céphalique) Leptanillinae sous-famille Proceratinae (Discothyrea) présegment III pesudo-annulaire (Probolomyrmex) présegment III hémi-annulaire) Formicomorph subfamilies 3. Architecture métasomatique inclassable Formicomorph subfamilies Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae 4. Architectures formiciformes (presegments III polymorphes) Dolichoderinae (1) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (1)	2. Architectures du métasoma dissemblables au sein de chaque groupe	
2.1. Complexe Apomyrmoïde (1) (d'après l'architecture thoracique) Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire) Leptanillinae (présegment III hémi-annulaire) Leptanillinae (présegment III atypique) Leptanillionorph subfamilies 2.2. Complexe Proceratinoïde (uniquement d'après l'architecture céphalique) sous-famille Proceratiinae (Discothyrea) présegment III annulaire (Proceratium) présegment III pseudo-annulaire Sous-famille Probolomyrmecinae (Probolomyrmex) présegment III hémi-annulaire) Formicomorph subfamilies 3. Architecture métasomatique inclassable Formicomorph subfamilies 4. Architectures formiciformes (presegments III polymorphes) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Dolichoderinae (1)	Classement en tenant compte d'autres architectures	
Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire) Leptanillinae (présegment III atypique) Apomyrminae Leptanillinae 2.2. Complexe Proceratinoïde (uniquement d'après l'architecture céphalique) sous-famille Proceratiinae (Discothyrea) présegment III annulaire (Proceratium) présegment III pseudo-annulaire Sous-famille Probolomyrmecinae (Probolomyrmex) présegment III hémi-annulaire) Formicomorph subfamilies 3. Architecture métasomatique inclassable Formicomorph subfamilies 4. Architectures formiciformes (presegments III polymorphes) Dolichoderinae (non étudiées) Dolichoderinae (1) Formicinae (1)	2.1. Complexe Apomyrmoïde (1) (d'après l'architecture thoracique)	Leptanillomorph subfamilies
Leptanillinae (présegment III atypique) Leptanillinae 2.2. Complexe Proceratinoïde (uniquement d'après l'architecture céphalique) sous-famille Proceratiinae (Discothyrea) présegment III annulaire (Proceratium) présegment III pseudo-annulaire Sous-famille Probolomyrmecinae (Probolomyrmex) présegment III hémi-annulaire) Image: Complexe Proceration (Complexe) (Complex	Apomyrminae (présegment III hémi-annulaire)	Apomyrminae
2.2. Complexe Proceratinoïde (uniquement d'après l'architecture céphalique) sous-famille Proceratiinae (Discothyrea) présegment III annulaire (Proceratium) présegment III pseudo-annulaire Sous-famille Probolomyrmecinae (Probolomyrmex) présegment III hémi-annulaire) 3. Architecture métasomatique inclassable Formicomorph subfamilies Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae 4. Architectures formiciformes (presegments III polymorphes) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Dolichoderinae (1) Formicinae (1)	Leptanillinae (présegment III atypique)	Leptanillinae
(uniquement d'après l'architecture céphalique) sous-famille Proceratiinae (Discothyrea) présegment III annulaire (Proceratium) présegment III pseudo-annulaire Sous-famille Probolomyrmecinae (Probolomyrmex) présegment III hémi-annulaire) 3. Architecture métasomatique inclassable Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Formicinae (1)	2.2. Complexe Proceratinoïde	
sous-famille Proceratiinae (Discothyrea) présegment III annulaire (Proceratium) présegment III pseudo-annulaire Sous-famille Probolomyrmecinae (Probolomyrmex) présegment III hémi-annulaire) 3. Architecture métasomatique inclassable Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) 4. Architectures formiciformes (presegments III polymorphes) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Formicinae (1)	(uniquement d'après l'architecture céphalique)	
(Discothyrea) présegment III annulaire (Proceratium) présegment III pseudo-annulaire Sous-famille Probolomyrmecinae (Probolomyrmex) présegment III hémi-annulaire) 3. Architecture métasomatique inclassable Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) 4. Architectures formiciformes (presegments III polymorphes) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Formicinae (1)	sous-famille Proceratiinae	
(Proceratium) présegment III pseudo-annulaire Sous-famille Probolomyrmecinae (Probolomyrmex) présegment III hémi-annulaire) 3. Architecture métasomatique inclassable Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae (présegment III polymorphes) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Formicinae (1)	(Discothyrea) présegment III annulaire	
Sous-famille Probolomyrmecinae (Probolomyrmex) présegment III hémi-annulaire) 3. Architecture métasomatique inclassable Formicomorph subfamilies Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae 4. Architectures formiciformes (presegments III polymorphes) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Dolichoderinae (1)	(Proceratium) présegment III pseudo-annulaire	
(Probolomyrmex) présegment III hémi-annulaire) 3. Architecture métasomatique inclassable Formicomorph subfamilies Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae 4. Architectures formiciformes (presegments III polymorphes) Dolichoderinae (1) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (1)	Sous-famille Probolomyrmecinae	
3. Architecture métasomatique inclassable Formicomorph subfamilies Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae 4. Architectures formiciformes (presegments III polymorphes) Dolichoderinae (1) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (1) Formicinae (non étudiées) Formicinae (1)	(Probolomyrmex) présegment III hémi-annulaire)	
Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire) Aneuretinae 4. Architectures formiciformes (presegments III polymorphes) Dolichoderinae (1) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (1)	3. Architecture métasomatique inclassable	Formicomorph subfamilies
4. Architectures formiciformes (presegments III polymorphes) Dolichoderinae (1) Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (1)	Aneuretinae (présegment III pseudo-annulaire)	Aneuretinae
Dolichoderinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées) Formicinae (non étudiées)	A Architectures formiciformes (presegments III polymorphes)	- Delichederings (1)
Formicinae (non étudiées) Formicinae (1)	Dolichoderinae (non étudiées)	
	Formicinae (non étudiées)	Formicinae (1)

problème posé par la relative autonomie de l'évolution métasomatique.

On doit en effet observer que si deux lignées de fourmis (a) et (b) peuvent avoir développé la même architecture métasomatique (c), il est également possible que la lignée (a) ait engendré l'architecture métasomatique (c) et que la lignée (b) ait engendré l'architecture métasomatique (d). Pour résoudre ce dilemme, qui se pose pour chacun des trois complexes, on est donc amené, à rechercher des synapomorphies non métasomatiques pour les associer aux architectures métasomatiques de chacun d'eux.

Le choix du type de présegment III est d'autre part susceptible de masquer une pseudo-synapomorphie, surtout dans l'architecture doryliforme qui est relativement hétérogène (les caractères morphologiques et les index biométriques sont différents d'une sous-famille à l'autre et ces sous-familles sont toujours séparées dans les ACP).

On exigera donc que tous les représentants d'un même complexe possèdent non seulement la même architecture métasomatique mais aussi la ou les synapomorphies non métasomatiques sélectionnées (on dira que l'on recherche une « cohérence architecturale »).

Le complexe Ponéroïde dont tous les représentants, sans exception, ont une architecture pronoto-mésothoracique ponériforme (Perrault, 1999), satisfait à cette condition. Il en est de même du complexe Doryloïde, architecturalement hétérogène, du fait d'une configuration particulière des pièces buccales. Il en est de même du complexe Myrmicoïde du fait de la possession des paraglosses (à quelques exceptions près), et bien qu'elles soient vraisemblablement plésiomorphes, à la condition que l'absence de paraglosses soit réellement apomorphe chez tous les autres taxons. Ce dernier argument est faible, mais l'architecture métasomatique du complexe Myrmicoïde est relativement homogène, comparée à celle des autres complexes. Dans ces conditions on peut considérer que les complexes Ponéroïde, Doryloide et Myrmicoïde ainsi constitués sont monophylétiques. D'autres arguments seraient évidemment les bienvenus. Ils devront être recherchés par une étude comparative des architectures du pro- et du mésosoma.

Il est d'autre part essentiel d'identifier des synapomorphies non métasomatiques, pour réunir dans un même complexe (sous réserve), des sous-familles ou des genres dont l'architecture métasomatique est complètement différente. C'est le cas pour les genres *Leptanilla* et *Apomyrma* et pour les sous-familles Probolomyrmecinae et Proceratinae.

1. – Complexe Myrmicoïde

Il comporte la grande sous-famille des Myrmicinae et la sous-famille Agroecomyrmicinae (Bolton 2003). Ce complexe est identique à l'ensemble des familles myrmiciformes de Bolton.

Le segment II est courbé antérieurement vers le haut, mais ce caractère est partagé par les *Proceratium* et les *Discothyrea* et par *Aneuretus simoni*. Les sclérites du segment II sont toujours entièrement fusionnés, sans aucune structure intercalaire visible. Le foramen postérieur du segment II est circulaire, ovalaire ou polygonal avec des angles très arrondis.

Le présegment III est annulaire ou quasi-annulaire. L'articulation 4 est toujours emboîtée et réduite à une micro-articulation.

Le seul caractère commun n'appartenant pas au métasoma est céphalique : il est représentée par la présence de très petits paraglosses chez les Myrmicinae étudiés par Gottwald (1969), sauf chez *Melissotarsus beccarii* et *Metapone trucki* chez qui ils peuvent avoir disparu, mais la sous-famille est extrêmement nombreuse. Bolton (2003) considère ce caractère comme plésiomorporphe et dans ce cas, non phylogénétiquement significatif. Mais son absence dans tous les autres taxons l'est (sous réserve d'exhaustivité).

Quelques caractères qui ont pu être considérés comme des synapomorphies sont en fait inconstants et polymorphes. C'est ainsi que les jonctions tergosternales du segment III sont séparables (Myrmica laevinodis, Manica rubida, Daceton armigerum, Tetramorium bicarinatum, Atopomyrmex mocquerysi), ou totalement fusionnées sans possibilité de séparation par acide fort (Cephalotes atratus, Cataulacus guineensis, Meranoplus mucronatus, Meranoplus bicolor, Strumigenys godefroyi, Strumigenys pétiolata, Strumigenys denticulata). Le prétergite III porte généralement un apodème sur lequel s'insèrent des muscles releveurs du segment IV (fig. 91-94). Le plus souvent sclérifié, il peut être de consistance molle et est alors facilement détachable. Mais chez Atopomyrmex mocquerysi, il n'y a pas d'apodème et les deux faisceaux sont insérés séparément sur la marge sinueuse antérieure du prétergite (fig. 97). Il en est de même chez Myrmecina graminicola (fig. 95) et chez Melissotarsus beccarii (fig. 96) (inventaire non exhaustif). La jonction tergosternale du segment IV est en règle générale membranaire, mais le présegment IV et le début de la jonction du postsegment des Crematogaster sont fusionnés (trois espèces disséquées); le sternite est chez eux plus long que le tergite, ce qui entraîne l'insertion dorsale du pospétiole, très caractéristique du genre.

Melissotarsus beccarii (fig. 12) possède un segment II remanié par rapport à la morphologie habituelle de la sous-famille (fig. 14-15). Le foramen antérieur est perpendiculaire au corps du segment et est parallèle au plan du foramen postérieur. Le stade du processus postérograde est difficile à situer car la pétiolation est habituellement accompagnée de la présegmentation du segment IV, qui manque chez les Melissotarsini. On le situe sous réserve au stade 5 (ou 6'), les autres représentants du complexe Myrmicoïde étant tous parvenus au stade 6.

Une hypothèse récurrente dans la littérature myrmécologique, due à Brown (1954), attribue aux Myrmicinae une origine Ectatommine (« the Myrmicinae appear to represent a line or lines derived from a primitive Ectatommine stock, although the situation is confused....» On aurait pu croire cette hypothèse éteinte, mais il n'en est rien. Hashimoto (1996) déclare en effet « ... a lobe developped on the pretergum of the third abdominal segment... is an autapomorphy of Ectatommini and

	Adetomyrma sp 2	Amblyopone pluto	Amblyopone impressifrons	Onychomyrmex sp	Amblyopone mutica.	Amblyopone sp2						
Pétiole II	ébauche		oui									
Poststernite II médian	Triangulaire séparé du présternite			Triangulaire fusionné	e Fusiforme séparé							
Processus sous-pétiolaire II	En forme de quille	Protubérance antéro-inférieure	otubérance En forme de quille En forme de quille Absen téro-inférieure									
Articulation 3	Emboîtée en arrière des latérosclérites et non dans une échancrure entre expansions latérosternales et poststernite médian											
Présegment III	Prétergite mal défini Pas de présternite		Oui									
Jonctions tergosternales du segment III	Présegment fusionné postsclérites non fusionnés	Présegment fusion Postsclérites séparés	né s mais jointifs	Fusionnées								
Présegment III : (DL – dl) / DL	0	0	- 0,11		- 0,24	- 0,17						
présegment IV	Non		Oui									
Jonctions tergosternales du segment IV	Non fusionnées	Fusion limitée à l'extrémité des crêtes antérieures	Entièrement fusionnées									

Tableau 4 – Comparaison de quelques Amblyoponinae.

Myrmicinae». Bolton (2003) reprend cette argumentation (page 45, comment ii), quoiqu'avec restriction relative au nombre réduit d'espèces examinées par Hashimoto. Mais il écrit par ailleurs (page 45, note 2) : *« the structure of the orifice (of the metapleural gland)* appears identical to that in basal Myrmicinae and may be a synapomorphy of the two groups». Les dissections du métasoma montrent que la possession d'un apodème dorsal interne n'est pas limitée aux Ectatomminae et aux Myrmicinae, certains Myrmicinae n'en possédant pas alors que les Myrmecia en sont munis. Or les architectures métasomatique et thoracique des deux sousfamilles sont très différentes et les mesures effectuées sur le métasoma antérieur appartiennent à des domaines totalement disjoints (sauf les rapports entre mesures du présegment IV qui sont très voisins chez toutes les fourmis). Ceci démontre que dans leur état actuel, les uns ne peuvent pas dériver des autres.

2. – Le complexe Ponéroïde

Il est caractérisé par une architecture métasomatique ponériforme (présegment III hémi-annulaire). Cette définition est renforcée, sinon corroborée, par l'existence d'une architecture thoracique ponériforme chez toutes les espèces du complexe (Perrault, 1999), que ne possèdent pas les autres groupes de l'ensemble Ponéroïde (mais *Aneuretus simoni* et les genres *Dolichoderus* (Dolichoderinae) et *Myrmoteras* (Formicinae) possèdent cette architecture thoracique ponériforme).

Rappelons que l'architecture thoracique ponériforme est caractérisée chez les espèces dont la jonction pronotomésothoracique est membranaire, par un lobe postéroventral muni d'une forte expansion transversale qui s'appuie sur la face ventrale du mésothorax en arrière de son bord antérieur. Le chevauchement du mésothorax par le pronotum permet à celui-ci de prendre appui latéralement au voisinage du mésostigmate, à la façon d'un clip, en constituant fréquemment une articulation dicondylienne souvent mobile autour d'un axe transversal. Cette architecture est reconnaissable morphologiquement chez les ouvrières dont la jonction pronoto-mésothoracique est fusionnée (*Paraponera clavata*, Ectatommini).

Le complexe Ponéroïde est composé de deux groupes de sous-familles.

2.1. – Groupe Ponéroïde (Amblyoponinae, Ponerinae, Ectatomminae, Paraponerinae). Ce groupe comporte un ensemble de sous-familles qui peuvent être distinguées par des analyses biométriques particulières. La figure 205 par exemple, montre un recouvrement des domaines des sous-familles, mais celles-ci sont alignées suivant l'axe 1 (tracé à main levée), qui exprime la diminution diamétrale progressive du présegment III réduit

(pDIII/DII) (ce diamètre est maximum chez les Amblyoponinae et *Acanthostichus* sp., et suivant l'axe 2 qui traduit la diminution du diamètre maximum réduit du segment III (DIII/DII), et donc la progression de la présegmentation du segment IV qui lui est associée (le diamètre du présegment IV est maximum chez les *Odontomachus* et la présegmentation minimum).

2.1.1. – Sous-famille Amblyoponinae. Espèces disséquées : *Adetomyrma* (1sp.), *Amblyopone* (qq sp.), *Myopopone* (1sp.), *Onychomyrmex* (1sp.), *Mystrium* (1sp.), *Prionopelta* (2sp.).

Nous nous attarderons sur cette sous-famille en raison de son importance pour la compréhension de l'évolution des structures du segment II de toutes les fourmis.

Le tableau 4 rassemble quelques espèces d'Amblyoponinae choisies pour leur diversité. Il témoigne d'une évolution en mosaïque, et de la nécessité de définir le clade Amblyoponinae par diverses tendances architecturales et non par des synapomorphies de caractères élémentaires qui sont souvent variables. Ce tableau évoque une progression en mosaïque de l'architecture du métasoma, et non une continuité entre les espèces considérées. Il met en évidence l'évolution progressive à partir de caractères plésiomorphes des *Adetomyrma*, mais l'existence d'un grand processus sous-pétiolaire dans ce genre indique qu'il est lui-même dérivé d'un ancêtre plus simple.

La morpho-anatomie de la région II-3-III des Amblyoponinae est certes moins évoluée que celle des Ponerinae mais cela ne peut pas suffire à en faire un groupe ancêtre. Le profil propodéo-pétiolaire de tous les Amblyoponinae est en effet doublement coudé suivant deux angles droits, du fait de l'implantation basse de l'articulation 2 et de l'implantation haute du présegment III (articulation 3 supra-axiale) et le profil sternal II est brisé anguleusement entre pré et poststernite. Les Ponerinae possèdent à l'inverse, une articulation 3 infra-axiale et un profil sternal rectiligne. Le présternite des Amblyoponinae est toujours fusionné au tergite, mais le poststernite est très facilement séparable du reste du segment II, sauf chez Onychomyrmex sp., chez qui toutes les jonctions sont fusionnées. Les latérosclérites (ou plutôt postéro-latérosclérites) sont entièrement séparables du tergite (fig. 28). Le poststernite comporte un médiosternite bordé latéralement par des expansions latérosternales plus ou moins larges. Celles-ci sont larges et exposées chez Adetomyrma sp. 2 (fig. 45), Amblyopone pluto (fig. 47) et Mystrium voeltzkowi (fig. 49), mais tendent à être recouvertes par le bord du latérosclérite chez d'autres Amblyoponinae. Elles sont complètement dissimulées par les latérosclérites chez Adetomyrma venatrix (fig. 46, d'après Ward,

1994) et *Prionopelta* sp. 1 (fig. 48 d'après Ward, 1994). Chez *Prionopelta* sp. 2, disséquée, les expansions latérosternales sont repliées perpendiculairement aux bords latéraux du médiosternite, dans le prolongement des faces latérales du processus sous pétiolaire. On peut, en juxtaposant les segments II de divers Amblyoponinae, constituer une suite caractérisée par un approfondissement progressif de l'échancrure postérieur entre expansion latérosternale et médiosternite et par un redressement des expansions latérosternales par rapport au médiosternite. Au maximum de cette transformation, les expansions latérosternales sont perpendiculaires au médiosternite et ne se voient plus sans dissection (*Prionopelta* sp. 2).

Les crêtes tergales du présegment III sont peu saillantes (fig. 69) et ne saillent pas comme chez les Ponerinae; en conséquence, l'articulation 3 n'est pas engrenée mais emboîtée par engagement de la partie antérieure des crêtes tergales sous le bord postérieur des latérosclérites, et non en arrière du poststernite (fig. 47, 49).

a) Genre Adetomyrma (1 spécimen disséqué). Adetomyrma sp. 2 (BLF#2531, leg. Fisher) possède des structures intercalaires larges, dépassant même légèrement les bords latéraux du tergite. Les segments III et IV ne sont pas présegmentés. Le foramen antérieur du segment III vu par l'avant (fig. 145, 148 d'après Ward 1994) est semblable à celui des Amblyopone et DL – dl proche de 0. Adetomyrma sp. 2 ne possède pas de véritables présclérites (fig. 146-147) : la partie antérieure du tergite ne présente qu'un léger bombement, vaguement délimité en arrière par une très légère dépression visible sous certaines incidencesucune structure superficielle n'apparaît à l'examen direct, mais on peut voir en diascopie une faible striation de la partie antérieure du tergite, due à la contrainte imposée par un discret bombement antérieur du sclérite. Le sternite ne présente par contre aucune ébauche de présternite : son bord antérieur est bordé par une structure linéaire horizontale qui de face, simule le bord antérieur du présternite III des Amblyopone (fig. 146) mais sous certaines incidences, on voit que le sternite III présente en avant, un méplat triangulaire (fig. 145). On peut considérer qu'il existe un présegment III très incomplètement formé ou qu'il n'en y a pas (et qu'il existe un vrai pétiole ou un pétiole incomplètement formé), mais on voit bien qu'il s'agit d'un intermédiaire entre un segment III indifférencié, composé de deux sclérites uniformes, comme ceux du segment IV, mais dont la réunion produit une ébauche de foramen semblable à celui des Amblyopone, et le segment III très nettement présegmenté des Amblyopone et de toutes les autres ouvrières de fourmis. On peut situer le genre Adetomyrma en limite entre les stades 2 et 3, mais plutôt en fin de stade 2 (tableau 6) : en raison de son pétiole incomplètement formé et de l'ébauche de présegment III.

Les jonctions tergosternales des segments III et IV ne sont pas fusionnées. Le présegment III de l'espèce examinée n'est pas fusionné, contrairement à celui de *Adetomyrma venatrix* (selon Ward 1994), mais on sait bien que les fusions tergosternales peuvent intervenir séparément chez les espèces d'un même genre et le sternite IV est très faiblement recouvert latéralement par le tergite, ce qui ne permet pas la fusion. Le segment IV de *Adetomyrma* sp. 2 ne possède ni acrosclérites, ni apodèmes antérieurs (fig. 105).

Les *Adetomyrma* ne possèdent pas de lobes propodéaux. Leur segment II est le plus plésiomorphe de la sous-famille Amblyoponinae, mais possède un processus sous-pétiolaire (apomorphe ou plésiomorphe?). Les structures intercalaires sont bien visibles chez *Adetomyrma* sp. 2 (fig. 45), alors que chez *Adetomyrma venatrix* les expansions latérosternales sont masquées par les latérosclérites (fig. 46).

b)Amblyopone pluto (fig. 47). Ce taxon possède un segment II semblable à celui d'Adetomyrma sp. 2 (fig. 45), avec de très larges structures intercalaires, mais les segments III et IV sont présegmentés. Les latérosclérites, les expansions latérosternales et le médiosternite sont jointifs et quasiment coplanaires. Le poststernite est triangulaire et complètement séparable du présternite. Les lobes propodéaux sont faiblement saillants. Les jonctions tergosternales du présegment III sont intimement fusionnées, mais celles du postsegment sont séparables. Chez les trois spécimens disséqués, les jonctions tergosternales du segment IV ne sont pas fusionnées, sauf par l'extrémité des crêtes antérieures des sclérites (fig. 106), ce qui empêche ceux-ci d'être complètement séparés par action acide, à moins de fracture intempestive.

Le poststernite d'*Amblyopone pluto* comporte une protubérance antérieure terminale (fig. 24, 25). Est-ce une amorce du processus sous-pétiolaire des autres fourmis? Chez d'autres Amblyoponinae, la protubérance est en effet remplacée par un processus sous-pétiolaire saillant, souvent en forme de quille. Mais les *Adetomyrma*, apparemment « plus primitifs », ont également un grand processus en forme de quille.

c) **Amblyopone impressifrons**. Le poststernite II, entièrement séparable, est semblable à celui de *A. pluto* mais il possède un fort processus sous-pétiolaire. Les expansions latérosternales sont légèrement repliées en arrière du plan du poststernite et les latérosclérites sont plus étroits que chez l'espèce précédente. Les présclérites du présegment III sont solidement fusionnés; les postsclérites sont jointifs mais séparables. d) Amblyopone mutica et Amblyopone sp. 2. Ces deux taxons (BLF#3404, leg. Fisher) ont un segment IV nettement présegmenté et des jonctions tergosternales III et IV entièrement fusionnées. Le poststernite II est plus étroit postérieurement que celui des espèces précédentes : il a une forme en ogive tronquée postérieurement. Au contraire des deux espèces précédentes, les poststernites d'Amblyopone mutica (fig. 7) et d'Amblyopone sp. 2 ne comportent ni protubérance, ni processus sous pétiolaire (est-ce une régression ou s'agit-t-il d'une autre évolution dans une lignée parallèle?).

e) Mystrium voeltzkowi (fig. 49). Le médiosternite est triangulaire chez ce taxon et les structures intercalaires sont aussi larges que chez *Amblyopone pluto*. Le médiosternite est en forme d'ogive tronquée postérieurement chez *Prionopelta* sp. 2, forme que l'on retrouve chez beaucoup de Ponerinae, mais chez ces derniers, le poststernite et le présternite ne sont pas séparables (fig. 32-33). Le processus sous-pétiolaire de *Prionopelta* sp. 2 est perpendiculaire à son médiosternite et se prolonge par les faces latérales du processus sous-pétiolaire.

f) **Genre** *Onychomyrmex* (1 seule espèce disséquée). Les jonctions tergosternales du segment II sont entièrement fusionnées (fig. 50). Après éclaircissement des téguments, son architecture apparaît semblable à celle des *Amblyopone* à poststernite triangulaire.

2.1.2. – Sous-famille Ectatomminae nov. stat. Typhlomyrmecini (espèce disséquée : *Typhlomyrmex rogenhoferi*), Ectatommini (espèces disséquées : *Ectatomma lugens, E. tuberculatum, Gnamptogenys bicolor, Rhytidoponera Chalybaea*) Heteroponerini (espèces disséquées : *Heteroponera georgesi* et *Acanthoponera* sp.).

Le dédoublement de cette sous-famille en Ectatomminae et Heteroponerinae établi récemment par Bolton (2003) n'apparaît pas justifié du point de vue de l'architecture métasomatique. Elle ne l'est pas non plus si l'on considère que Bolton ne relève qu'une seule autapomorphie dans chacune d'elles : un aspect particulier de l'orifice de la glande métapleurale chez les *Ectatomma* (or on sait que cette structure est très polymorphe), et une carène dorso-céphalique médiane chez les Heteroponerini.

Le profil pétiolo-gastrique est bicoudé, moins fortement que chez les Amblyoponinae, et l'articulation 3 est médio-axiale (fig. 17), mais le sternite II est paradoxalement presque rectiligne (fig. 9), ce qui indique peut être que la coudure est postérieure à la formation de l'articulation 3 et à l'établissement des rapports volumiques respectifs du sternite et du tergite III, rapports d'ailleurs variables avec les espèces. Le sternite II est constitué d'une seule pièce. Il est entièrement séparable du tergite sauf parfois au niveau des apodèmes antérieurs (spécimen de *Rhytidoponera Chalybaea*), mais chez *Typhlomyrmex rogenhoferi* le présternite est solidement fusionné au tergite. Le présegment III est hémi-annulaire, avec de fortes crêtes tergales (fig. 70-71). Le prétergite III porte un apodème interne médian pour l'insertion de muscles releveurs du segment IV (fig. 87-89).

Les expansions latérosternales sont très étroites et s'élargissent un peu postérieurement, mais il n'existe qu'une faible échancrure postérieure ne permettant pas l'engrènement des crêtes tergales du segment III, lesquelles s'engrènent néanmoins entre expansions latérosternales et tergite.

Les Ectatommini et les Heteroponerini étudiés, ne possèdent pas de latérosclérites, mais *Typhlomyrmex rogenhoferi* en possède un très petit, incomplètement séparé du tergite chez un spécimen, complètement fusionné chez un autre.

2.1.3. – Sous-famille Paraponerinae (sensu Bolton 2003). *Paraponera clavata* possède un segment II entièrement fusionné mais le foramen antérieur et le foramen postérieur sont morphologiquement semblables à ceux des Ponerinae. La jonction tergosternale du postsegment III est fusionnée seulement dans sa première partie, le posttergite recouvrant le bord du poststernite. Le poststernite III est arrondi régulièrement en avant, sans processus cicatriciel.

2.1.4. – Sous-famille Ponerinae (sensu Bolton 2003). Elle comporte les tribus Ponerini (sensu Bolton 2003), Thaumatomyrmecini et Platythyreini. Le profil pétiologastrique est rectiligne. Le sternite II est rectiligne et d'une seule pièce (fig. 44), mais les pré et poststernite peuvent n'être séparés que par une mince lamelle horizontale (*Hypoponera opaciceps*). Le tergite III prédomine en volume sur le sternite III et l'articulation 3 est infraaxiale (fig. 16). Le macro présegment IV est plus ou moins bien délimité. Les présclérites sont très faiblement marqués chez *Thaumatomyrmex paludris* (fig. 108) et *Odontomachus assiniensis* (fig. 111). Ils sont très bien définis et profondément délimités postérieurement chez *Anochetus siphneus* (fig. 112) ou *Pachycondyla villosa* (fig. 113).

Tribu Ponerini. Le segment II est de forme variable mais les structures intercalaires rappellent celles des Amblyoponinae tout en étant beaucoup plus fortement sculptées. *Pachycondyla villosa*, par exemple, possède des latérosclérites allongés le long du bord sternal du tergite et des expansions latérosternales amincies vers l'avant, larges en arrière ; une profonde échancrure entre expansion latérosternale médiosternite forme une gouttière oblique et verticale permettant l'engrènement des crêtes tergales du présegment III (fig. 86). Chez d'autres espèces, les latéro-tergites sont plus petits ou disparaissent, mais les expansions latérosternales et l'échancrure sternale postérieure persistent (*Hypoponera opaciceps*).

Tribu Thaumatomyrmecini. *Thaumatomyrmex paludris* ne possède pas de latérosclérite. Les expansions latérosternales sont relativement larges mais il n'y a pas d'échancrure suffisante pour l'engrènement des crêtes tergales du segment III. Le degré de présegmentation du segment IV varie selon les espèces.

Tribu Platythyreini (*Platythyrea occidentalis*, P. modesta, P. cribrinodis). L'architecture du métasoma des *Platythyrea* marque une rupture avec la suite des architectures précédentes. Contrairement à ce qui se passe chez les autres espèces du groupe Ponéroide, le poststernite ne comporte pas d'expansion latérosternale apparente (P. modesta : fig. 33), mais il est doublé sur sa face interne d'une structure du médiosternite, de forme variable, qui pourrait en être dérivée (P. cribrinodis : fig. 34). Des latérosclérites séparés ou fusionnés au tergite sont intercalés entre le corps du médiosternite et le tergite, leur bord postérieur fermant le foramen postérieur, ce qui entraîne l'emboîtement de l'articulation 3. Chez Platythyrea occidentalis, P. modesta, et P. cribrinodis, les crêtes tergales sont ajustées pour former un pseudo-condyle permettant l'engagement du présegment III (fig. 81-83) dans le foramen circulaire du segment II (fig. 84-85).

Par ailleurs, la fermeture de la cavité coxale postérieure diffère selon les espèces de ce genre : de largement ouverte (*P. orientalis*) à fusionnée avec jonction cicatricielle (*P. cribrinodis*) (Perrault 1999). Le genre est donc architecturalement hétérogène et en évolution (à l'échelle géologique).

2.2. – groupe Myrmécioïde (sous-familles myrméciomorphes de Bolton 2003). La présente étude vient à l'appui de la révision des Myrmeciinae de Ward & Brady (2003) et de leur réunion aux Pseudomyrmecinae dans un ensemble de familles myrméciomorphes par Bolton (2003). Sans mettre en cause cette classification, nous distinguerons ici, pour les besoins de l'exposé, les formes monopétiolées et bipétiolées.

Tous les taxons actuels du groupe Myrmécioïde ont en commun la même architecture thoracique ponériforme et la même architecture ponériforme au niveau II-3-III. La différentiation entre les groupes s'opère ensuite au niveau III-4-IV. Elle est mise en évidence par le calcul du rapport entre la longueur des présclérites et celle des postsclérites. Le diagramme représentant le rapport LpstIV/LstIV en fonction de LptIV/LtIV sépare complètement le groupe Myrmécioïde du groupe Ponéroïde (fig. 211). Il s'agit d'une combinaison de caractères et donc d'un métacaractère architectural significatif, au contraire de chacun des deux rapports qui ne sont pas individuellement aussi discriminants. On remarque que la tendance prise par la bipétiolisation est différente pour le groupe Doryloïde de ce qu'il est dans les autres groupes en général (flèches à main levée de la figure 211).

Le profil pétiolo-gastrique est rectiligne. L'articulation 3 est infra-axiale. Les expansions latérosternales, sont robustes et séparées postérieurement de chaque côté du médiosternite par une profonde échancrure (fig. 29-31) ; le présternite III est profondément enfoncé entre les crêtes tergales (DL-dl < 0) ; l'articulation 3 est fortement engrenée.

Bolton (2003) généralise la présence d'un caractère situé au niveau du pore d'insertion des sensilles basiconiques antennaires mis en évidence par Hashimoto (1991) chez une espèce de *Myrmecia* et une espèce de *Pseudomyrmex*, mais pas chez *Nothomyrmecia* qu'il n'étudie pas. Il en fait une autapomorphie du groupe Myrmécioïde.

2.2.1. - Sous-famille Myrmeciinae, tribu Prionomyrmecini. Selon Ward (2003), puis Bolton (2003), elle comprend le genre fossile Prionomyrmex (Baroni Urbani 2001), non étudié ici, et le genre Nothomyrmecia représenté par une seule espèce vivante. Celle-ci n'a pas cessé de susciter des interrogations depuis que, analysant le segment IV de Nothomyrmecia macrops, Taylor écrivait en 1978 : «the acrotergite and acrosternite are probably represented only by the thicken anterior rims of the sclerites and the portion of each plate which inserts into segment III is only differentiated, by superficial sculpture (which includes the sternal stridulitrum) from the expand part. The structure is here non tubulate and a postpetiole is non differentiated ». L'importance attachée depuis lors au tubage du segment IV (ou « tubulation ») a d'abord conduit Bolton (1990b) et Baroni Urbani et al. (1992) à classer l'espèce dans un complexe Formicoïde, et ultérieurement, Shattuck (1992) à l'en exclure.

Nothomyrmecia macrops possède un segment IV visiblement présegmenté, contrairement à l'opinion de Ward (2003), de Bolton (2003) et de Baroni Urbani (2000), ce qui est facilement mis en évidence en microscopie optique (fig. 180-182, 184), et en microscopie électronique à balayage (fig. 183, 185). On notera, en comparant les figures 118, 180 et 181 de trois ouvrières, que l'étranglement en arrière du présegment IV varie avec les spécimens observés. Taylor (1978) avait d'ailleurs noté l'existence d'une surface différenciée bien délimitée, et Ward (1990), celle d'une « incipient differentiation of presclerites ». On a vu précédemment que ce caractère est lié au stade atteint au cours de l'évolution postérograde et ne saurait constituer un critère d'appartenance à une lignée particulière, pas plus qu'il ne met en cause la parenté de *Nothomyrmecia* et du fossile *Prionomyrmex jansoni* (monopétiolé d'après les dessins de Baroni Urbani 2000). La tubulation n'est qu'un stade avancé de la présegmentation et celle-ci débute par la différentiation incipiente évoquée par Ward ou par un stade antérieur. On remarquera incidemment, que le présegment IV de *Thaumatomyrmex paludris* (fig. 108) est très faiblement défini postérieurement par une dépression circulaire beaucoup moins accentuée que celle de *Nothomyrmecia macrops*. Le segment IV de *Odontomachus assiniensis* (fig. 111) est également très faiblement présegmenté.

L'architecture pronoto-mésothoracique de Notho*myrmecia* est de plus typiquement ponériforme et semblable à celle de tous les taxons regroupés dans le complexe Ponéroïde (Perrault 1999). Dans les ACP des douze mesures (fig. 206), ou des six mesures des segments II et III (fig. 207), Nothomyrmecia macrops se projette au sein ou en bordure du domaine des Ponerinae. Les ACP (fig. 208) relatives aux mesures du segment IV, qui incluent les mesures pDIV et DIV séparent complètement le complexe Myrmicoïde, le groupe Ponéroïde et le groupe Myrmécioïde à l'exception de Nothomyrmecia macrops qui est incluse dans le complexe Ponéroïde en raison de sa monopétiolation. Les sousfamilles du complexe Doryloïde sont par contre dispersées, ce qui tient en partie à l'hétérogénéité de ce complexe, et en partie à la coexistence de formes monopétiolées et de formes bipétiolées.

Nothomyrmecia macrops est réunie aux *Pseudomyrmex* et aux *Myrmecia* si l'on ne considère que le rapport entre les longueurs des présclérites et des postsclérites (fig. 211), ce qui signifie que même si le degré d'avancement dans la présegmentation du segment IV est différent, les proportions géométriques sont celles du groupe.

Enfin, l'architecture abdominale *de Nothomyrmecia* est moins primitive que celle des *Adetomyrma*, car le présegment III de ceux-ci est à l'état d'ébauche et leur segment IV n'est pas présegmenté. En raison de la fusion tergosternale du présegment III, on ne peut pas savoir si les apodèmes que possèdent les *Myrmecia* et les Pseudomyrmecinae ont préexisté chez *Nothomyrmecia*. Le poststernite III de *Nothomyrmecia* est par contre très souple et déformable après séparation, ce qui évoque un état plésiomorphe.

2.2.2. – Ensemble {Pseudomyrmecinae et Myrmeciini des Myrmeciinae}. Ce groupement artificiel permet de comparer deux sous-familles qui diffèrent de *Nothomyrmecia* (stade 4) par leur stade 6, ce qui traduit seulement l'appartenance à un stade particulier du processus postérograde et non l'appartenance à une

	Aenictinae	Ecitoninae	Dorylinae	Cerapachyinae							
Latérosclérites		Non		Polymorphe							
Expansions latérosternales	Très petites	Faibles, pas d'écha	ncrure	Polymorphes							
Jonctions tergosternales du segment II		Fusionnée seulement en avant du présegment	Polymorphes								
Présegment III	Enfoncement DL – dl > 0	foncement DL – dl > 0 ; excentricité DT – DL) / DL variable									
Articulation 3		Polymorphe									
Segment III	Pétiolé	Ectonini = pétiolé Cheliomyrmecini = non pétiolé	Non pétiolé	Non pétiolé sauf exceptions (<i>C. biroi</i>)							
Articulation 4	Micro- articulation	Ecitonini = micro-articulation Cheliomyrmecini = jonction simple	Jonction simple	Macro-articulation sauf exceptions (<i>C. biroi</i>)							
Stigmates		Tous visibles sans dissection									
Furcula	Absente										

Tableau 5 – Caractères du métasoma dans l	le complexe Doryloïde.
---	------------------------

même lignée. Elles sont cependant proches par de nombreux caractères architecturaux. Aux caractères du complexe Myrmécioïde énoncé plus haut il faut ajouter une architecture abdominale voisine chez les Myrmeciini et les Pseudomyrmecinae : présegment III hémi-annulaire, muni antérieurement de deux apodèmes verticaux peu sclérifiés sur le sternite chez les Pseudomyrmecinae disséqués, mais très puissants chez *Myrmecia* sp. (fig. 68), et forte présegmentation IV.

Les analyses en composantes principales effectuées avec des choix différents des caractères regroupent invariablement les deux sous-familles. De nombreux caractères non architecturaux, notamment larvaires, éloignent ces deux taxons qui appartiennent à deux lignées « parallèles ».

2.2.2.1. – Sous-famille Pseudomyrmecinae. Aucune des jonctions tergosternales des espèces étudiées n'est fusionnée, mais les jonctions tergosternales du segment III des *Tetraponera* étudiés sont plus difficilement séparables que celles des *Pseudomyrmex* étudiés. Les latérosclérites sont indiscernables ou reconnaissables mais fusionnés au tergite. Le présternite III est comprimé en forme de M par le prétergite. Les Pseudomyrmecinae étudiés n'ont pas d'apodème interne médian sur le prétergite III. L'architecture du gastre est annulaire, avec absence d'acrosclérites et présence d'apodèmes intersegmentaires moins robustes que ceux des *Myrmecia*. L'architecture du gastre est annulaire.

La bipétiolation a souvent fait évoquer la proximité des Pseudomyrmecinae et des Myrmicinae (Brown 1954; Baroni Urbani *et al.* 1992; Ward 1992, 2003; Grimaldi *et al.* 2000). Or ces taxons sont, sans aucun doute possible, très éloignés sur le plan de l'architecture abdominale et thoracique et de la biométrie du métasoma antérieur.

2.2.2. – *Tribu Myrmeciini (trois espèces)*. Le tergite III des *Myrmecia* étudiés est porteur d'un apodème tergal médian (fig. 90) semblable à celui des Ectatomminae (fig. 87-89), parfois réduit à une insertion tendineuse toujours médiane (que l'on peut arracher) des muscles releveurs du segment IV. Le foramen antérieur du présegment III des Myrmeciini est apparemment semblable à celui des Pseudomyrmecinae mais la forme en M est due à un repli tergosternal des bords du prétergite et non à un repli des bords du présernite. L'architecture du gastre est imbriquée malgré l'existence de puissants apodèmes intersegmentaires et la perte des acrosclérites qui conditionne chez d'autres taxons l'architecture annulaire télescopique, ceci grâce à l'attraction par des ligaments pleuraux antéro latéraux (fig. 188).

3. – Complexe Doryloïde

Ce complexe, ou ensemble des sous-familles dorylomorphes de Bolton (2003), sauf Leptanilloidinae en l'absence de matériel et Aenictogitoninae connu seulement par des mâles, est très hétérogène, tant sur le plan de l'architecture du métasoma (tableau 5), que sur celui de la biométrie. L'architecture thoracique est également très hétérogène (Perrault 1999). Un caractère architectural commun est constitué par un présegment III pseudo-annulaire, mais ce caractère est isolé et il est partagé par *Aneuretus simoni*. Pour consolider la définition architecturale du complexe Doryloïde, par des carac-

tères extérieurs au métasoma, on peut se référer aux caractères reconnus par Brown (1975), qui situait les tribus Cylindomyrmicini, Cylindromyrmecini, Acanthostichini et Aenictogitini parmi les Ponerinae et par Bolton (1990c), qui regroupait ces tribus au sein des Cerapachyinae, eux mêmes réunis aux Dorylinae, Aenictinae et Ecitoninae, dans une section Dorvline, sur la base de plusieurs synapomorphies : rebord cuticulaire surplombant l'orifice du vestibule de la glande métathoracique, absence de furcula, présence d'une glande métatibiale, pygidium réduit et stigmates abdominaux visibles sans dissection (caractère du métasoma). Les trois premiers caractères sont partagés par d'autres taxons mais ils ne semblent réunis que chez les espèces du complexe Doryloïde. Dans sa récente révision, Bolton (2003) tient compte désormais de caractères buccaux encore inutilisés : prementum caché en arrière du labre quand les mandibules sont refermées et larges maxilles se rejoignant sur la ligne médiane.

Le sternite II est formé d'une seule pièce chez les Dorylinae, les Ecitoninae et les Aenictinae et chez une grande partie des Cerapachyinae, mais le poststernite est séparable du reste du segment chez de nombreux Cerapachys (mais pas chez Cerapachys biroi). Malgré l'existence d'un processus sous-pétiolaire souvent très volumineux, le sternite II et le profil pétiolaire sont rectilignes (fig. 35-39, 41-42). Les latérosclérites sont absents chez les Aenictinae, les Ecitoninae et les Dorylinae mais ils sont souvent présents chez les Cerapachyinae chez qui ils sont séparables, fusionnés ou invisibles (fig. 51-53). Le présegment III est pseudo-annulaire chez les Aenictinae, les Cerapachyinae et les Ecitoninae (fig. 73-77), mais le présternite III, qui est encastré entre les crêtes tergales du segment III, bombe entre celles-ci (DL - dl > 0); le bombement du sternite est par contre faible ou nul chez les Dorylinae (DL – dl proche de 0) (fig. 72). La morphologie du postsegment II est très variable : forte échancrure poststernale (Cerapachys *villiersi* : fig. 21), étroites expansions latérosternales et absence d'échancrure poststernale chez les Ecitonini (Eciton hamatum : fig. 36-37) et les Chelyomyrmicini (Cheliomyrmex morosus : fig. 38), expansions latérosternales étroites et perpendiculaires au médiosternite, invisibles sauf en vue latérale chez Cerapachys biroi (fig. 41) et chez Aenictus aratus (fig. 42). L'articulation 3 varie en conséquence du type faiblement engrené (Cerapachys villiersi : fig. 102) au type emboîté (Aenictinae, *Cerapachys biroi*, *Simopone* sp. 1).

Le complexe Doryloïde est également hétérogène sur le plan de la biométrie du métasoma antérieur. Les coefficients de corrélation linéaires entre variables et entre espèces sont les plus faibles de ceux que l'on a calculés au sein des sous-familles et dépendent fortement de l'échantillonnage. Sur les diagrammes binaires, les nuages des points relatifs aux différentes sous-familles du complexe Doryloïde se distribuent entre le nuage des Myrmicinae et celui des Ponerinae, mais empiètent sur eux. Dans les analyses en composantes principales, les sous-familles du groupe Doryloïde sont séparées les unes des autres (fig. 206-207). Une part de cette dispersion est due à la coexistence de formes monopetiolées et de formes bipétiolées, comme on l'a montré plus haut en les étudiant séparément (fig. 209-210). Pour cette raison, les Aenictinae et Cerapachys biroi, qui sont fortement bipétiolés, se projettent toujours au sein du nuage des Myrmicinae. Les dimensions du postsegment IV augmentent très nettement par passage du stade monopétiolé au stade bipétiolé, ce que montre la comparaison entre les profils des mesures dans le sous-groupe monopétiolé et le sous-groupe bipétiolé, alors que les autres mesures sont en proportion nettement moins modifiées (fig. 212). [La méthode permet aussi de vérifier la cohérence des mesures].

La diversité des architectures métasomatiques dans le groupe Doryloïde, mise à part celle qui est due au stade d'avancement dans le processus postérograde, laisse envisager une cladogenèse plus ancienne que celle du groupe Ponéroïde. Cette opinion est également exprimée par Perfil'eva (2002), après étude de la veination alaire dans le complexe Doryloïde.

3.1. - Sous-famille Aenictinae. Cette sous-famille est représentée ici par Aenictus aratus de Malaisie, Aenictus sp. 1 et Aenictus sp. 2 africaines. Les Aenictus sont bipétiolés. Le foramen postérieur II est circulaire mais son bord est discontinu du fait de la séparation tergosternale. Aucun latérotergite n'est identifiable et le sternite Il est entièrement séparable du tergite (contrairement à l'affirmation contenue dans un précédent travail (Perrault 2000), erreur due à une appréciation visuelle de la séparation). Les expansions latérosternales sont très étroites; elles sont visibles seulement de profil sur le sclérite isolé et sont munies d'un très petit apodème postérieur. L'apodème antérieur du sternite II est court mais très robuste (fig. 39, 42). Le segment III est fusionné et son présegment est pseudo-annulaire (fig. 76). L'articulation 3 est du type emboîté. Comme chez les Dorylinae, le segment V est aussi large ou plus large que le segment IV.

3.2. – **Sous-famille Ecitoninae**. Les Ecitonini sont bipétiolés. La jonction tergosternale II n'est pas fusionnée. Le sternite II de *Eciton hamatum* possède de faibles expansions latérosternales, nettement plus larges que celles des Aenictinae, et de chaque côté, une fente longitudinale (fig. 36, 37), et sur l'emplacement que devrait occuper les gouttières postérieures, une faible échancrure ne permettant pas l'engrènement des crêtes tergales du segment III. Le segment III est entièrement fusionné.

Le segment IV de *Cheliomyrmex morosus* (stade 4) est présegmenté mais l'espèce est monopétiolée; son articulation 3 est la même que celle des Ecitonini (stade 6). Le sternite II est séparable et présente une faible échancrure postérieure (fig. 38).

3.3. – **Sous-famille Dorylinae**. Le bord postérieur du sternite présente une faible inflexion de chaque côté correspondant au bord postérieur des expansions latéorosternales (fig. 35). La jonction tergosternale du présegment II est fusionnée seulement à l'extrémité antérieure (fig. 35). La jonction tergosternale du segment III est entièrement fusionnée et les parois sont habituellement fortement épaissies. Le présternite III est encastré mais faiblement bombé (DL – dl > 0 ou proche de 0 : fig. 72).

Les Dorylinae ont des segments III à VI munis de présegments très visibles chez les *Dorylus* du sous-genre *Anomma*. Ils sont incomplets ou parfois obsolètes chez certains *Dorylus* du sous-genre *Dorylus* (fig. 187), mais sont fortement délimités chez d'autres. Même en présence de présegment et d'apodèmes intersegmentaires, les jonctions sont presque immobilisées antéro latéralement par les membranes, ce qui limite les mouvements à des flexions antéro postérieures. Le segment V est aussi large ou un peu plus large que le segment IV, donnant au gastre une forme fuselée.

3.4. – **Sous-famille Cerapachyinae**. C'est la sousfamille certainement la plus hétérogène. Comme le souligne Bolton (1990), «they show a baffling combination of ponerine, doryline and independent characters ». Ceci est vrai des caractères du métasoma. De nombreux *Cerapachys* (fig. 40) et *Acanthostichus* sp. ont un poststernite II complètement séparables du présternite. Chez *Cerapachys biroi* et chez *Simopone* sp. 1, le sternite est formé d'un seul sclérite.

Chez Acanthostichus sp. (fig. 51), les structures intercalaires sont larges et exposées comme chez Amblyopone pluto et Adetomyrma sp. 2. Chez Simopone sp. 1, les latérosclérites sont fusionnés au tergite et indiscernables (fig. 53) ou d'autres fois plus ou moins facilement discernables (fig. 54, même espèce que fig. 53).

À l'opposé de *Acanthostichus* sp, *Cerapachys biroi* possède de très faibles expansions latérosternales (fig. 41), et une très faible échancrure mais ni fusion tergosternale, ni engrènement des crêtes tergales du segment III.

Les Simopone, Cerapachys et Acanthostichus ont en commun d'avoir un processus sous-pétiolaire saillant en forme de Y, qui se retrouve avec un relief atténué chez les Ecitoninae; il est de forme différente chez les Dorylinae et les Aenictinae. Compte tenu de la formation précoce probable du processus sous-pétiolaire (cf. segment II, processus sous-pétiolaire), on peut tirer argument de cette similitude pour supposer une origine commune aux Dorylinae et aux Aenictinae.

Chez *Simopone* sp. 1, le diamètre du foramen postérieur du segment II est grand et comparable à celui des Amblyoponinae, le foramen antérieur du présegment III est presque circulaire et les crêtes tergales du segment III s'articulent en arrière des latérosclérites ou de la région correspondante. L'articulation 3 des *Cerapachys* n'appartient pas à un type unique. Elle est rarement du type annulaire emboîté (*Cerapachys biroi*), beaucoup plus fréquemment très faiblement engrené (*Cerapachys villiersi* : fig. 102), ou relève d'architectures intermédiaires. La fusion tergosternale du segment III est complète dans tous les cas.

Acanthostichus sp., (deux spécimens disséqués), possède un segment II comparable à celui des Amblyopone les plus plésiomorphes pour cette structure; il a conservé un postsegment II en coupole, ce qui est un caractère plésiomorphe, et un présegment III volumineux (fig. 61 et 205). Mais le postsegment II de Acanthostichus sp. est moins comprimé transversalement que chez ces Amblyopone. Un Cerapachys représenté par Bolton est probablement plus plésiomorphe que l'Acanthostichus étudié ici (1990b : fig. 18). L'articulation emboîtée des Simopone est également une architecture plésiomorphe, comparable à celle des Adetomyrma.

Les Sphinctomyrmecini ont leurs segments V, VI et VII présegmentés. Ces présegments, qui sont fortement délimités et bordés postérieurement par un étranglement, ont acquit un rôle articulaire.

Brown (1975) puis Bolton (1990b) avaient remarqué l'inhomogénéité architecturale du métasoma dans les genres Cerapachys, ce qui les avait amené à décrire un morphocline pour en rendre compte. La suite des figures 121 à 128, est une illustration de ce morphocline au sein des Cerapachys, suite à laquelle on associe un Acanthostichus. Au total, les Cerapachyinae offrent actuellement toute une gamme de stades évolutifs, allant des espèces monopétiolées dont les architectures du segment II et du niveau II-3-III sont proches de celles des Amblyopone les moins évolués du stade 4, à des espèces bipétiolées au stade 6 (Cerapachys biroi), puis à des espèces dont l'architecture est pluri présegmentée chez les Sphinctomyrmex. Mais la continuité apparente du morphocline est rompue car la biométrie des segments II, III et IV de Cerapachys biroi est semblable à celle des Myrmicinae. Ceci s'explique par la bipétiolation qui modifie simultanément les rapports entre les diamètres mesurés sur les segments II, III et IV (cf. biométrie). L'articulation 3 de Cerapachys biroi est emboîtée mais le présegment III est pseudo-annulaire et appartient à l'architecture doryliforme.

4. – Taxons atypiques par rapport aux trois grands groupes

Cinq genres ne rentrent pas dans les trois grands groupes précédents, parce que leurs caractères abdominaux ne s'accordent pas avec ceux de la tête et du thorax (par référence aux trois grands groupes). L'étude de l'architecture du métasoma ne suffit pas à comprendre la position de ces taxons qui sont soient indépendants, soit associables grâce à d'autres critères. *Aneuretus simoni* est également un taxon atypique par rapport à toutes les autres fourmis. Nous l'étudierons ici en raison de la possession de certaines structures que n'ont pas les Formicinae et les Dolichoderinae.

4.1. – Complexe Procératinoide. Les genres *Proceratium* et *Discothyrea* ont été réunis dans une sousfamille Proceratiinae par Lattke (1994), et leur position revue récemment par De Andrade & Baroni Urbani (2003), puis par Bolton (2003) qui les associe aux *Probolomyrmex* pour en faire une sous-famille dans un ensemble de «sous-familles ponerimorphes». Ce rapprochement au sein d'une même sous-famille n'est pas acceptable. Il est également contesté par Baroni Urbani & De Andrade (2003). Le regroupement avec les «sous-familles ponérimorphes» l'est encore moins.

Bolton considère comme une probabilité, que les caractères céphaliques (« antennal sockets mostly to entirely exposed, close to anterior margin of head »), rapprochent moins les Proceratium, Discothyrea et Probolomyrmex des «sous-familles dorylomorphes» qu'ils ne sont proches des «sous-familles ponéromorphes» par leurs caractères « ponéromorphes ». Nous soutiendrons ici le contraire. En effet : le critère de cohérence architecturale par rapport au complexe Poneroïde n'est pas satisfait, comme nous le verrons plus loin (même architecture métasomatique ponérifome et même architecture thoracique ponériforme chez tous les représentants de ce complexe). Compte tenu néanmoins de la proximité des architectures céphaliques de certains Discothyrea et des Probolomyrmex (tout particulièrement de celles de D. sexarticulata et P. guineensis), un rapprochement est envisageable au sein d'un complexe Proceratinoïde. Dans le cadre général de la probable monophylie des Formicidae, la proximité des complexes Doryloïde et



Figures 159-164

Thorax dans le groupe Apomyrmoïde; - 159-161 : Leptanilla revelieri; - 162-164 : Apomyrma stygia.

Proceratinoïde semble néanmoins envisageable, mais d'autres arguments semblent indispensables. Il s'agirait dans ce cas d'une proximité très basique.

4.1.1. – Sous-famille Proceratinae. Quelques caractères apparentent certes les Proceratinae aux Ectatomminae (fusion tergosternale du segment IV, segment IV fortement courbé, architecture abdominale annulaire télescopique des Ectatomminae, profil pétiolaire médioaxial). Les volumes des segments III et IV sont du même ordre de grandeur (ce qui est également très fréquent chez les Ponerinae) et le présegment IV est cylindrique et possède de forts apodèmes antérieurs. Enfin, la jonction tergosternale IV est fusionnée comme chez les Ponerinae et les Ectatomminae et chez *Tatuidris tatusia* (Bolton 2003), mais pas chez tous les Amblyoponinae.

Mais l'architecture thoracique compacte des *Proceratium* et des *Discothyrea* (fig. 191-192) (thorax massif et jonction pronoto-mésothoracique complètement fusionnée, sans ligne de fusion pronoto-mésopleurale et pronoto-mésonotale), est difficilement classable (Perrault 1999 : 154-155). L'architecture II-3-III est également non ponériforme. Or ces deux architectures ponériformes sont caractéristiques du groupe Ponéroïde tel que défini plus haut, sans la moindre exception.

Les Proceratinae ont d'autre part un présegment II incurvé antérieurement vers le haut (fig. 13, 171), comme celui des Myrmicinae (fig. 55-57, 59). C'est aussi un caractère de *Aneuretus simoni* (fig. 59), mais rien n'indique qu'il ne s'agit pas là d'une convergence. Les *Probolomyrmex* ne possèdent pas ce caractère.

L'appareil vulnérant des Proceratinae comporte un certain nombre de caractères que ne possèdent pas les Ectatomminae (De Andrade & Baroni Urbani 2003), gonostyle mono- ou bisegmenté, pilosité particulière du gonostyle, extension du bras fulcral de la plaque oblongue, mais que partagent de nombreux Myrmicinae (le gonostyle unisegmenté est très majoritairement représenté parmi les 99 espèces de Myrmicinae étudiées par Kugler 1978).

Les ACP des mesures portant uniquement sur les segments II et III situent les Proceratiinae au sein du groupe Ponéroïde (fig. 207), en contradiction avec l'architecture du niveau II-3-III qui n'est pas ponériforme et n'est pas non plus typiquement myrmiciforme (le présegment III des *Proceratium* (fig. 169-170) et des *Discothyrea* (fig. 166), est caractérisé par (DL – dl > 0), ce qui ne s'observe jamais dans le complexe Ponéroïde). Suivant la pondération accordée aux caractères positifs ou négatifs précédents, on pourrait considérer que les Proceratinae constituent une sous-famille paraphylétique par rapport au groupe Ponéroïde ou par rapport au groupe Myrmicoïde. Mais la fusion tergosternale et

la courbure du segment IV sont des caractères subordonnés à l'acquisition préalable de la présegmentation IV chez les représentants du complexe Ponéroïde qui ont tous un présegment II et une articulation 3 ponériformes. Ceci n'est pas le cas des *Proceratium* et des *Discothyrea*. En l'occurrence, la fusion tergosternale est chez eux une convergence. Il semble donc, qu'en l'absence de groupe ancêtre identifiable, ces taxons qui sont très remaniés, forment un groupe isolé.

4.1.1.1. – Genre Proceratium (trois espèces disséquées). Chez Proceratium stictum, le sternite est entièrement fusionné au tergite (fig. 168), sans ligne de fusion visible sauf près du bord postérieur du segment. Il présente une faible échancrure arrondie de part et d'autres du médiosternite, entre celui-ci et les extrémités postérieures des expansions latérosternales. Chez Proceratium pergandei, le sternite du segment II est entièrement séparable du tergite (fig. 171), contrairement à la diagnose du genre de Bolton (2003) et à celle de De Andrade et al. (2003 : caractère 18), et il n'existe pas de latérosclérites. Le repli postérieur du tergite II est large et très marqué chez P. pergandei, mais effacé chez P. stictum. Le présegment III est pseudo-annulaire : (DL-dl)/DL est compris entre 0 et 0,36 chez les spécimens étudiés. L'articulation 3 est emboîtée, mais le bord inférieur du foramen postérieur du segment II est festonné. Le segment III possède antérieurement une structure cicatricielle comme celle des Ponerinae. Le présegment IV est tubulaire et possède de forts apodèmes. La réduction longitudinale du sternite IV entraîne une forte incurvation de l'abdomen, de l'ordre le plus souvent de 90° (P. stictum), et parfois une très forte déformation du segment (P. pergandei : fig. 172). Les segments V et suivants sont beaucoup plus petits et télescopiques. Il résulte de ces différentes déformations, que la biométrie du segment IV est difficilement comparable à celle des autres représentants de l'ensemble Ponéroïde.

4.1.1.2. – **Genre Discothyrea**. (trois espèces disséquées : *D. sexarticulata, D. oculata, D.* sp.). Le segment II est incurvé antérieurement en crochet mais du fait de la brièveté du pédoncule, moins fortement que chez les *Proceratium* (fig. 165). Le sternite II est entièrement séparable du tergite chez les espèces étudiées. Les expansions latérosternales sont triangulaires, et masquées sous les bords du tergite. Leur bord postérieur prolonge celui du médiosternite et il n'existe donc aucune échancrure. Ces expansions latérosternales sont quasiment indécelables en vue dorsale sur l'insecte non disséqué et en vue ventrale ne sont visibles que par transparence. Leur face interne est creusée pour accueillir une insertion tendineuse. Chez *D. sexarticulata* les expansions latérosternales sont peu sclérifiées et plus fragiles que la partie

médiane du sternite (elles sont rapidement attaquées par l'acétone, alors que la partie médiane ne l'est pas). Chez *D. oculata*, les expansions latérosternales sont plus sclérifiées et s'étendent dans le prolongement de la face médiosternale du poststernite. Il existe un repli postérotergal, mais pas de repli postérosternal. Le présegment



III est quasi-annulaire (fig. 166); il est enchassé dans une cuvette circulaire, elle même bordée par une crête du tergite interrompue antérieurement. L'articulation 3 est emboîtée. Les jonctions tergosternales des segments III et IV sont entièrement fusionnées. Le segment III est très volumineux, plus grand que le segment IV qui est très déformé du fait de la réduction du sternite, ces deux segments formant un volumineux ensemble coudé à angle droit, réunis par un présegment IV tubulaire, dont le présternite, plus long que le prétergite, porte des apodèmes intersegmentaires. Les segments V et suivants sont beaucoup plus petits. Ils sont télescopables à l'intérieur du segment IV.

4.1.2. – Sous-famille Probolomyrmecinae (fig. 174-179). Bolton (2003) recense deux groupes de *Discothyrea*

différents par leur morphologie céphalique. Or la tête de Probolomyrmex guineensis est de façon frappante très semblable à celle de Discothyrea sexarticulata (Perrault, 2000), alors que celle de Discothyrea oculata est différente. La jonction pronoto-mésothoracique des Probolomyrmex est fusionnée et non ponériforme, mais leur thorax (fig. 193) ne sont pas aussi compacts que celui des Proceratium (fig. 191) et des Discothyrea (fig. 192). Le segment II n'est pas antérieurement courbé vers le haut. Le poststernite II est entièrement séparé du présternite (fig. 174-176), mais celui-ci est fusionné au tergite (contrairement à l'affirmation de Bolton 2004); il est décalé par rapport au plan du présternite, différemment du poststernite des Amblyoponinae et des Cerapachys, mais il peut être comparé à celui de certains Ponerinae (Hypoponera opaciceps, bien que chez cette



Probolomyrmex guineensis, segments II et III.

espèce, le poststernite reste attaché au présternite par une mince lamelle). L'architecture II-3-III de *Probolomyrmex* se rapproche de celle du complexe Ponéroïde. Les caractères généraux du segment III sont ceux du groupe Ponéroide et en particulier les mesures effectuées sur le présegment III de *Probolomyrmex guineensis* pour l'enfoncement du sternite III entre les crêtes tergales (DL – dl < 0). La biométrie du segment IV se rapproche cependant davantage de celle du groupe Myrmécioïde que de celle du groupe Ponéroïde (fig. 211).

Toutes les analyses en composantes principales (qui ne portent que sur des caractères abdominaux), situent *Probolomyrmex guineensis* au sein des Ponerinae. L'aiguillon de *Probolomyrmex guineensis* est dirigé vers l'avant et l'apex du sternite VII présente une encoche circulaire; cette disposition exceptionnelle implique un mode de piqûre très inhabituel chez les fourmis. Ces observations confortent le constat de position ambiguë formulé à l'égard des *Probolomyrmex* (Perrault 1999). Les *Proceratium* et *Discothyrea* ne possèdent pas ces caractères. Leur aiguillon est dirigé vers l'avant par suite de la courbure du gastre postérieur et non de sa propre courbure.

4.2. – **Complexe Apomyrmoide**. Ce complexe correspond à l'ensemble des sous-familles Leptanillomorphes de Bolton (2003). Ce néologisme est introduit pour ne pas réutiliser le préfixe « Leptanill- », déjà utilisé dans *Leptanillinae, Leptanilla, Leptanilloidinae, Leptanilloides,* et *Leptanillomorphe*.

La sous-famille Apomyrminae a été créée pour le genre atypique *Apomyrma* (Baroni Urbani *et al.* 1992) ; elle est réunie aux *Leptanilla* dans un même groupe de sous-familles par Bolton (2003). Or, contrairement à tous les autres taxons, ces deux sous-familles ne peuvent pas être regroupées grâce à leurs architectures métasomatiques qui sont trop différentes. Leurs architectures thoraciques, éloignées de celles de toutes les autres fourmis, partagent en revanche une certaine similitude. Mais cette similitude n'est établie ici que par la comparaison de deux espèces seulement, et comme pour l'aparte-



Nothomyrmecia macrops : détails des segments II, III et IV.

nance des *Probolomyrmex* au complexe Proceratinoide, gagnerait à un renforcement par d'autres arguments. Une analyse cladistique de séquences 28S rDNA effectuée par Saux *et al.* (2004), conduit les auteurs à rappro-

cher *Apomyrma stygia* et les Amblyoponinae. Ce résultat est en totale contradiction avec la morphologie et l'architecture du thorax et de l'abdomen. La présence d'un peigne ou de dents clypéales chez les Amblyo-



Figures 186-199

186-190, Coupes parasagittales du gastre. - 191-199, coupes parasagittales du thorax.

poninae, n'est nullement équivalente à celle de soies dentiformes sur le labre chez *Apomyrma stygia*. La forme descendante de la face postérieure du pétiole n'est pas un argument architectural suffisant, alors que l'anatomie et l'architecture de ce pétiole sont complètement ignorées des auteurs. Les analyses moléculaires et morphologiques devraient en fait être congruentes, comme on en discutera plus loin.

Peut-on néanmoins abonder dans le sens de Bolton (2003)? Chez les deux espèces considérées, le pronotum est long, formant une jupe qui recouvre le mésonotum et la jonction pronoto-mésothoracique est séparée (il est impropre de parler ici de suture, les bords du mésonotum et du pronotum étant très distants). L'absence de lobe propodéal chez les deux espèces et une troncature antérieure du mésothorax donnent à celui-ci un aspect en doigt de gant, caractère apomorphe exceptionnel chez Leptanilla revelieri (fig. 160-161), modifié chez Apomyrma stygia par une forte déformation du bord sternal du pronotum, en une structure qui prend place dans une profonde gouttière du mésonotum (fig. 163-164). Cette déformation peut être considérée comme un remaniement structurel conservant les grandes lignes de l'architecture du thorax (c'est une hypothèse, énoncée sous réserve de l'étude d'autres Leptanillinae). La position et la forme arrondie du métastigmate sont très semblables. Chez Leptanilla revelieri, l'orifice du vestibule de la glande métathoracique est visible latéralement à l'extrémité du bord surplombant du propodeum qui ne le masque qu'en partie (comme chez les *Myrmecia*). Le même rebord cache entièrement cet orifice chez Apomyrma stygia. L'émergence de ce groupe est donc nécessairement antérieure et vraisemblablement très antérieure à la divergence métasomatique du stade 4. Les segments II d'Apomyrma stygia et Leptanilla revelieri ont d'ailleurs une architecture très différente : les structures intercalaires ne sont pas reconnaissables chez Leptanilla revelieri, ce qui implique peutêtre une divergence au cours du stade 2 ou antérieurement (tableau 8).

4.2.1- Sous-famille Apomyrminae. *Apomyrma stygia*, seule espèce de ce taxon ne semble posséder aucun antécédent architectural identifiable. La jonction pronoto-mésothoracique séparée, est très remaniée, et l'articulation 2 (propodeo-pétiolaire : fig. 152) est très atypique. Le sternite du segment II est microscopique (fig. 149-151), et est en grande partie masqué par les bords du tergite ou plus vraisemblablement par les latérosclérites fusionnés au tergite (fig. 149-150) [contrairement à l'observation de Bolton (2003), la ressemblance entre le profil du pétiole de cette espèce et celui d'*Amblyopone mutica* est purement visuelle et non anatomique (fig. 7, 20, 149-150)]. Le présternite III est encas-

tré et muni de très grosses soies présternales (fig. 154). L'articulation 3 est atypique par rapport aux autres architectures, du fait de la configuration elle-même atypique du postsegment II : les crêtes prétergales III s'engagent sous le bord postérieur des latérotergites. Le poststernite III est exceptionnellement séparable du présternite le long d'une ligne qui passe antérieurement un peu en arrière de la limite postérieure du présegment. Ceci se voit également chez des représentants de l'ensemble Formicoïde, mais chez aucune autre espèce de l'ensemble Ponéroïde (sous réserve d'exhaustivité). Les jonctions tergosternales du segment IV ne sont pas fusionnées, ce qui est propre au stade 3 et n'est vraisemblablement pas du à une régression de la fusion comme le suggèrent Baroni Urbani et al. (1992) et Saux et al. (2004). L'ACP limitée à six mesures du métasoma, situe Apomyrma stygia « en bordure » du groupe Ponéroïde (fig. 207).

4.2.2. – **Sous-famille Leptanillinae**. *Leptanilla revelieri*, seule espèce disséquée, possède un segment II complètement fusionné sans ligne de fusion visible. Le profil de ce segment et celui du sternite sont rectilignes. Il se termine postérieurement en une collerette tubulaire, entièrement fusionnée et la marge postérieure du foramen est continue et circulaire. Le présegment III, très remanié par la fusion, est atypique (fig. 157). Le présternite III est peu convexe (DL - dl proche de 0); le poststernite ne possède pas de processus cicatriciel. La biométrie et les différentes analyses en composantes principales situent Leptanilla revelieri au sein des Myrmicinae (fig. 206, 207, 208), ce qui est du à la bipétiolation. Traitée en donnée supplémentaire de l'analyse factorielle discriminante des espèces bipétiolées, cette espèce se projette en dehors des trois groupes analysés (fig. 210).

4.3. – Sous-famille Aneuretinae. Il semble utile d'observer qu'Aneuretus simoni, seul Aneuretinae actuel, bien qu'habituellement réuni aux Formicinae et aux Dolichoderinae, possède un segment II courbé antérieurement (fig. 59), comme les Myrmicinae, un présegment III pseudo-annulaire comme le groupe Doryloïde, non encoché contrairement aux présegments III de la plupart des Formicinae et des Dolichoderinae (mais les Polyrachis étudiés ici n'ont pas d'encoche prétergale), et un aiguillon comme en ont tous les représentants de l'ensemble Ponéroïde. Aneuretus simoni possède en outre une architecture pronoto-mésothoracique ponériforme, comme celle des Dolichoderus, des Myrmoteras et de tous les représentants du complexe Ponéroïde. On rapproche habituellement Aneuretus simoni des Dolichoderinae, en en faisant un possible «ancêtre» en raison de la possession de la glande de Pavan par les deux taxons.

Mais l'architecture composite par rapport à celle de toutes les autres sous-familles, peut justifier la position

singulière des Aneuretinae et conduire à ne pas nécessairement les rattacher aux Formicinae et aux Dolichoderinae. La présence de la glande de Pavan chez *Aneuretus* et les Dolichoderinae peut cependant permettre d'évoquer une parenté très ancienne.

5. – Sous-familles non étudiées

5.1. – Sous-famille Leptanilloidinae (absence de matériel dissecable). Selon Brandao et al. (1999), les Leptanilloidinae possèdent un postsegment II fusionné. Le bord inférieur du foramen postérieur du segment II est circulaire et le présegment III est annulaire ou quasiannulaire et particulièrement convexe (DL - dl >> 0), de type myrmiciforme; il s'agit de toute évidence d'une convergence car la tête, le thorax et le postabdomen semblent doryliformes. Le segment IV, non fusionné, semble engagé, dans une microarticulation (Leptanilloides), ou dans une macroarticulation (Asphinctanilloides). L'appareil venimeux possède une furcula. La morphologie du métathorax est comparable à celle de Leptanilla et d'Apomyrma : l'orifice du stigmate métathoracique est identique et l'orifice de la glande métapleurale est masqué par un rebord cuticulaire. La glande métatibiale est absente. Bolton (2003) place cette sousfamille dans un ensemble des sous-familles dorylomorphes, ce qui n'est pas ici mis en question.

5.2. – Ensemble Formicoïde (ensemble artificiel).

Nous réunirons ici les sous-familles Formicinae et les Dolichoderinae dont les architectures métasomatiques sont différentes de celle de *Aneuretus simoni*. Nous n'étudierons pas ici en détail cet ensemble et donnerons seulement quelques indications.

L'évolution de toutes les fourmis de cet ensemble s'est arrêtée au stade 3. On pourrait penser qu'il ne s'agit que d'une interruption temporaire du processus postérograde, mais les structures du niveau II-3-III semblent relativement plus évoluées que celles du postsegment III chez la plupart des espèces de l'ensemble Formicoïde, ce qui conduit à penser que cette interruption est définitive. L'architecture du niveau II-3-III est nettement plus polymorphe que celle de l'ensemble Ponéroïde, s'étageant de l'architecture tout à fait ponériforme des *Polyrachis* jusqu'à des architectures caractérisées par un présegment III bivalve et un postsegment II très remanié, tendant vers une architecture tubulaire (*Oecophyla smaragdina, Dolichoderus bidens*).

Le segment II, très polymorphe, est articulé avec un propodeum habituellement dépourvu de lobe propodéal. Le tergite et le sternite du segment II sont généralement fusionnés, mais ils sont parfois séparables par action acide, chez *Polyrachis militaris*, *Polyrachis viscosa* et Lasius brunneus par exemple, alors qu'ils sont totalement inséparables chez Polyrachis bihamata (chez les spécimens disséqués). Une fois séparé, les sternites II de Polyrachis militaris, P. viscosa et de Lasius brunneus possèdent la même morphologie que celle du sternite II de beaucoup de Ponerinae. Le présegment III est formé d'un prétergite non encoché (Polyrachis militaris), faiblement encoché (Camponotus solon), très fortement encoché (Brachymyrmex cordemoyi) ou biien il est réduit à deux lobes de chaque côté (Dolichoderus bidens). Le poststernite III est souvent séparé du posttergite qui le chevauche latéralement sur toute ou presque toute sa longueur, mais il y a des exceptions (chez Technomyrmex albipes, la jonction tergosternale du segment III est entièrement fusionnée). Les postsclérites du segment III sont le plus souvent peu sclérifiés, leur souplesse rendant imprécise la mesure DIII après séparation du segment IV. Il n'y a pas de rétrécissement au niveau de la base du segment et les faces des sclérites sont en général alignées avec celles du segment IV, conférant au gastre une forme globuleuse. Il n'existe aucune présegmentation du segment IV, même à l'état d'ébauche, ni a fortiori de présegmentation des segments suivants.

On ne peut pas définir une architecture formiciforme à partir d'un type de présegment III comme on l'a fait pour les architectures ponériforme, doryliforme et myrmiciforme, mais on peut penser que les différentes architectures observées chez les Formicinae et les Dolichoderinae sont les témoins d'une évolution morphoclonale à partir de l'architecture ponériforme. Ceci vient à l'appui de l'étude de la jonction pronotomésothoracique qui avait conduit à considérer un ensemble ponéro-Formicoïde (Perrault 1999). Mais cette question devra encore être approfondie.

6. – *Apterogyna dorsostriata* (Bradynobaenidae Apterogyninae)

Cette espèce, introduite uniquement en données supplémentaires dans toutes les analyses, est monopétiolée (fig. 204), et possède un présegment IV. L'ACP des mesures du segment IV la projette au sein du groupe Ponéroïde (fig. 208), mais le bombement présternal du présegment III la situe parmi les Myrmicoïdes, ou les Doryloïdes (fig. 202). Le post tergite est séparable du reste du segment II et non le poststernite comme cela se voit chez les Amblyoponinae, les Cerapachyinae et les *Probolomyrmex. Apterogyna dorsostriata* a donc subi un processus postérograde qui l'a conduit jusqu'au stade 4, mais selon des modalités propres, différentes de celles des fourmis. Les Apterogyninae possèdent par ailleurs des caractères non métasomatiques qui les différentient nette-

V. – Discussion

ment des Formicidae.

L'évolution du métasoma résulte essentiellement de trois sortes d'évènements : un processus antéropostérieur séquentiel ou processus postérograde, une involution des structures intercalaires du segment II, des transformations aléatoires modulant l'architecture globale du gastre. Le segment VII subit des transformations qui n'ont pas été examinées, ni celles des segments associés à l'appareil vulnérant. La suite des analyses et des procédures mise en œuvre est schématisée dans le tableau 9.

1. – Composante postérograde

Le fait que les transformations postérogrades soient susceptibles d'affecter en parallèle et de façon comparable toutes les lignées de fourmis, témoigne de contraintes intrinsèques communes à toutes. Ceci fait penser à la propagation d'une instabilité siégeant au niveau du génome. L'observation d'aculéates dont l'évolution du métasoma antérieur est moins avancée que celle de n'importe quelle fourmi actuelle, suggère que cette instabilité a du apparaître au stade de formation du propodeum ou antérieurement du fait de l'obsolescence du sternite I (l'évolution « semble vouloir » colmater la brèche médioventrale anciennement constituée en arrière du thorax!)

La formation du présegment II des fourmis est à l'échelle géologique, antérieure à l'époque actuelle. Celle du présegment III semble maintenant acquise, sauf chez les *Adetomyrma* dont au moins une espèce (*A.* sp. 2) ne possède qu'une ébauche de prétergite mais pas de présternite III.

Le processus de formation du présegment IV n'est en revanche pas achevé chez toutes les fourmis et certaines n'y parviendront vraisemblablement pas. Il semble en effet possible que le processus soit interrompu quand la formation du pétiole est indiscutablement acquise, mais n'est pas suivie de la présegmentation du segment IV, même à l'état d'ébauche. Ceci peut expliquer le cas des Formicinae et des Dolichoderinae, d'*Aneuretus simoni* et d'*Apomyrma stygia.* Le processus semble également interrompu chez *Melissotarsus beccarii*, le segment III de cette espèce étant pétiolé alors que le segment IV ne manifeste aucune tendance à la présegmentation ; mais il peut s'agir d'une régression du présegment IV.

Les Sphinctomyrmex, les Leptanilloides et les Dorylus sont présegmentés au delà du segment IV mais il n'y a

pas formation de pétioles supplémentaires au delà du postpétiole. Il semble opportun d'observer ici que le degré de postpétiolation (mesurée sur l'ensemble des espèces, par (DIV-pDIV)/DII) s'accompagne d'un accroissement du diamètre du segment IV (mesuré par DIV/DII) (fig. 203). Ceci pourrait résulter d'une sélection adaptative conservant le volume du gastre, et limitant la vulnérabilité d'un abdomen qui serait très aminci par l'existence de trois pétioles successifs vis à vis des attaques de prédateurs ou de concurrents, aussi bien que d'une altération du processus postérograde du fait d'une mutation intercurrente.

En revanche, la très forte réduction du poststernite et non du posttergite du segment IV (chez des *Proceratium*, des *Discothyrea*, des *Ectatomma*, etc.), ne traduit pas, semble-t-il, une dégénérescence du processus postérograde car elle ne fait qu'accentuer une tendance naturelle à la courbure ventrale de l'abdomen chez presque toutes les fourmis, à l'exception évidente des *Crematogaster*. Or cette tendance ne relève pas du processus postérograde.

2. – Évolution des structures intercalaires du segment II chez les fourmis

Ces structures, ébauchées sous la forme de plages latérotergales et latérosternales chez les aculéates dont le manubrium n'est pas encore formé (Bombus, Bembix), évoluent ensuite dans les mêmes lignées en latérosclérites et expansions latérosternales bien individualisées. Celles-ci subissent chez les fourmis une réduction progressive qui s'intègre dans la transformation du postsegment II et participe à la coadaptation du postsegment II et du présegment III (et non à leur ajustement). Cette évolution accompagne l'évolution postérograde au niveau II-3-III, sans toutefois s'imposer de façon contraignante, car on peut dans chaque groupe naturel constituer des suites de structures intercalaires, plus polymorphes que ne le sont les présegments III. Les structures intercalaires qui ont un développement maximum chez Adetomyrma sp. 2 et Amblyopone pluto, tendent à se réduire chez d'autres Amblyoponinae. Elles sont bien développées chez les Myrmeciini, les Pseudomyrmecinae et les Ponerini, minimum chez les Ectatomminae; bien développées chez Acanthostichus sp. et chez de nombreux Cerapachys, mais minimum chez Cerapachys biroi; peu développées chez les Ecitoninae, mais vestigiales chez les Aenictinae. On ne peut rien savoir des structures intercalaires des Myrmicinae et de Leptanilla revelieri car il n'en subsiste aucun vestige. Ceci laisse supposer que la fusion tergosternale des Myrmicinae a pu se produire chez un ou des ancêtres dont les structures intercalaires avaient auparavant complètement disparu, ce qui aurait permis la coaptation et la fusion intime des sclérites du segment II et la formation d'une articulation 3 simplement emboîtée au cours du processus postérograde. La grande diversité des coadaptations du segment II et du segment III ches la plupart des autres fourmis indique au contraire, que chez elles, la coaptation ne s'imposait pas *a priori*. L'évolution a «du trouver une ou des solutions» à chaque cas particulier.

De façon générale, on peut déduire de la comparaison des lignées, que les latérosclérites ont tendance à fusionner avec le tergite ou à régresser plus vite que les expansions latérosternales qui peuvent persister longtemps sous la forme d'une étroite structure en bordure du médiosternite. Les Platythyrea constituent une exception. Leurs latérosclérites sont suffisamment larges pour combler l'encoche postérieure entre tergite et médiosternite; leurs expansions latérosternales semblent avoir disparu (fig. 33), mais elles sont vraisemblablement représentées par les structures visibles à la face interne du poststernite (fig. 34). Le résultat en est la fermeture circulaire du foramen postérieur du segment II (fig. 81-83) et la coadaptation du présegment III dont les crêtes tergales se replient pour constituer un condyle pseudoannulaire (fig. 84-85) formant avec le postsegment II une articulation 3 emboîtée (fig. 101). Cette architecture dérive visiblement de l'architecture II-3-III ponériforme, mais elle varie d'une espèce à l'autre ce qui signe un début de cladogénèse au niveau du genre.

3. – Évolution globale

L'architecture du gastre dépend d'une part du stade atteint dans le processus postérograde, et d'autre part de transformations aléatoires touchant la morphologie des segments. Au niveau du gastre, il en résulte des architectures plus ou moins nettement définissables, qui ne se sont certainement pas produites en un seul temps mais progressivement par sélection de petites transformations s'ajoutant les unes aux autres. Certaines de ces architectures sont vraisemblablement irréversibles, parce que très élaborées, telles que les architectures en coque (Cephalotini par exemple), l'architecture annulaire télescopique (Ponerini) ou l'architecture annulaire immobilisée par les membranes (Dorylinae). Ces architectures résultent de plusieurs caractères associés : l'architecture annulaire télescopique résulte non seulement de la forme annulaire des segments, mais aussi de la régression de l'acrosclérite, corollaire de la formation des apodèmes antérieurs et habituellement de la réduction des membranes tergosternales; elle impose également un rôle actif aux muscles protracteurs antagonistes des muscles rétracteurs. L'architecture de Myrmecia sp représente une alternative à cette architecture télescopique dans le complexe Ponéroïde : le segment V est annulaire mais les sclérites des segments VI et VII sont déformés antéro latéralement et maintenus en place par un raccourcissement de la membrane inter membranaires (fig. 188), qui interdit le télescopage que l'on observe chez des Ponerinae ou des Ectatomminae.

L'architecture du gastre des Dorylinae semble également très élaborée car leurs segments annulaires sont immobilisés par de fortes membranes « tergo-sternointersegmentaires ». Cette immobilisation permet aux stigmates de rester découverts en permanence (cette disposition est d'ailleurs vraisemblablement plésiomorphe). Les membranes tergosternales autorisent par contre une ampliation latérale du gastre plus importante que celle de l'architecture annulaire télescopique.

L'architecture imbriquée des Myrmicinae est beaucoup plus polymorphes que les deux architectures annulaires précédentes, parfois au sein d'un même genre (*Crematogaster*), ce qui témoigne d'une évolution aléatoire encore à l'œuvre.

4. – Incertitudes

4.1. – Stade 2 hypothétique

Chez les Amblyoponinae, les latérosclérites sont toujours séparables du tergite et le poststernite est facilement séparable du tergite et du présternite, lesquels sont intimement fusionnés entre eux (fig. 19-20), sauf chez *Onychomyrmex* sp. dont toutes les jonctions sont fusionnées. Le poststernite de nombreux *Cerapachys* (fig. 21) et celui des *Probolomyrmex* (fig. 22) sont également séparés ou séparables. Cette séparation n'existe pas dans les autres lignées, mais on en trouve la trace après fusion chez de nombreuses autres fourmis sous la forme d'un processus sous-pétiolaire que l'on peut qualifier de poststernal car il appartient au poststernite lorsqu'il est séparable.

À défaut de groupe ancêtre connu, on peut remarquer que la division du sternite en deux parties, antérieures et postérieures, ne s'observe que dans des sousfamilles possédant les représentants dont le segment II est doublement coudé, c'est-à-dire apomorphe par rapport au segment II rectilinéaire plésiomorphe. On peut en conséquence supposer que la séparation est ellemême apomorphe. Mais ce n'est pas certain et la question gagnerait à ce que l'on dispose de stades antérieurs au stade actuel (chez des fourmis ou par analogie chez d'autres aculéates), c'est-à-dire témoins des transformations qu'a pu subir le segment II au cours du stade 2. Au regard de ces hypothèses, *Amblyopone mutica* et *A*. sp. 2, qui n'ont pas de processus sous-pétiolaire, l'ont elles perdu ou n'en ont elles jamais disposé?

Comment se sont formés par ailleurs, les apodèmes antérieurs du segment II que l'on observe chez toutes les fourmis dont le sternite II est séparable ? La découverte de nouveaux fossiles semble donc nécessaire mais leur identification risque d'être très difficile en raison de la similitude des architectures de différentes lignées aculéates aux stades 0 et 1, et *a fortiori* antérieurement.

La disparition des structures intercalaires au stade 2, évoquée plus haut (cf. 15 – synthèse) est susceptible d'expliquer une évolution harmonieuse et rapide du segment II chez les Myrmicinae, et celle du présegment III qui s'en serait suivie. A l'inverse, tous les autres taxons actuels ont au moins quelques représentants disposant de structures intercalaires ou au moins de vestiges des expansions latérosternales, ce qui expliquerait la coadaptation plus difficile, en mosaïque, du postsegment II et du présegment III de l'ensemble de ces taxons. Mais il manque ici des fossiles de Myrmicinae des premiers stades.

4.2. – Courbure antérieure du segment II

Cette transformation intéresse à la fois le tergite et le sternite de tous les Myrmicinae (sous réserve d'exhaustivité), des Proceratinae (et non des Probolomyrmecinae), et celui d'Aneuretus simoni. La question est de savoir à quel moment de l'évolution du métasoma elle est intervenue. Son existence chez Aneuretus simoni témoigne de ce que la transformation qui lui a donné naissance intervient au plus tard au stade 3 du processus postérograde, dont elle est néanmoins indépendante. L'étude de l'architecture du propodeum des Myrmicinae actuels ne permet pas de mettre en évidence une cause unique de cette transformation. Chez Atopomyrmex mocquerysi, la courbure du présegment II s'explique par la présence d'une forte convexité du mésosternum, mais cette configuration n'est absolument pas générale. On peut néanmoins imaginer que le propodeum d'un ancêtre commun des Myrmicinae ait imposé la courbure antérieure du segment II, puis ait évolué différemment dans certaines lignées et pas dans d'autres, alors que la courbure restait définitivement acquise chez tous. A moins qu'il ne s'agisse de convergences induites par des mutations indépendantes des groupes ancêtres considérés. Il serait très étonnant que l'on puisse le vérifier grâce à des fossiles.

4.3. – Évolution du gastre et du pétiole par rapport à la présegmentation du segment III

Les Ectatomminae ont un segment II doublement coudé, réuni au gastre par une articulation 3 supra-axiale ou médioaxiale. Les Ponerinae ont un segment II rectiligne et une articulation 3 infra-axiale. Or tous deux possèdent généralement un présegment III hémi-annulaire et leur articulation 3 est engrenée, quoique selon des modalités différentes, notamment chez les Platythyreini. On peut donc soit supposer que le pétiole et le gastre ont évolué après la formation du présegment III, soit au contraire, que l'articulation 3 hémi-annulaire commune aux deux sous-familles est survenue postérieurement aux transformations du gastre, ou simultanément. Aucune de ces hypothèses ne semble prévaloir et il semble plus vraisemblable que les transformations du gastre sont simplement indépendantes du processus postérograde.

5. - Chronologie des transformations

Les exemples ne manquent pas, parmi les Hyménoptères aculéates, d'espèces qui possèdent un segment II au stade 0. Les Bombus (B. terrestris) et les Xylocopes (Xylocopa violacea) sont dans ce cas chez les Apidae, et les Bembix (B. sinuata) chez les Sphecidae, cet échantillonnage ne cherchant pas à être exhaustif. L'absence de manubrium, l'existence d'un très large foramen antérieur du segment II et l'absence d'articulation propodéo-pétiolaire chez ces espèces nous indique que l'émergence des familles Apidae et Sphecidae se situe chez des ancêtres n'ayant pas encore acquis l'articulation propodéo-pétiolaire spécialisée, ultérieurement acquise par des représentants plus évolués des mêmes familles (Osmia latreillei, Astata boops), acquisitions qui témoignent de l'entrée dans le processus d'évolution postérograde du métasoma, cette entrée étant donc postérieure à l'émergence des lignées considérées. On peut supposer qu'il a pu en être de même pour les Formicidae, mais on ne dispose d'aucun témoin actuel prouvant indubitablement cette assertion.

L'existence d'un segment II très semblable dans différentes lignées d'aculéates, fait d'ailleurs craindre qu'il soit très difficile au stade 1 et a fortiori au stade 0 ou auparavant, de tirer argument de l'architecture du métasoma pour affirmer qu'un fossile est peut-être un «ancêtre» des fourmis, les caractères à utiliser étant pratiquement inaccessibles sans dissection. On sait d'ailleurs qu'il existe fort peu d'autres caractères utilisables chez un fossile dont l'habitus évoque celui d'une ouvrière de fourmi, la question étant encore âprement discutée : cela se borne (pour le moment), à la présence d'un orifice du vestibule de la glande métathoracique, que ne possèdent pas toutes les fourmis actuelles, et à des caractères du second segment funiculaire et des mandibules [Grimaldi & Agosti, 1977; Poinar et al., 2000 (commentaire du précédent); Grimaldi & Agosti, 2000

Stade 0						Bombus terrestris Xylocopa violacea Bembyx sinuata
Stade 1	-					Hoplitis undecan (2) Anthidium florentinum
					Armaniinae?	Osmia latreillei (3) Astata boops
Stade 2	Adetomyrma (+) (1)					
Stade 3 monopétiolé pas de présegment IV				Apomyrma stygia Aneuretus simoni	Formicinae (4) Dolichoderinae (4)	
Stade 4 monopétiolé présegment IV	Amblyoponinae (–) <i>Nothomyrmecia</i> Ponerinae Ectatomminae Paraponerinae	Chelyomyrmecini Cerapachyinae (–)		Probolomyrmex Proceratium Discothyrea		Apterogyna dorsostriata
Stade 5 (ou 6') bipétiolé pas de présegment IV			Melissotarsus			
Stade 6 bipétiol présegment IV	Pseudomyrmecinae Myrmeciini	<i>Cerapachys biroi</i> Ecitonini Aenictinae	Myrmicinae <i>Tatuidris tatusia</i> (Agroecomyrmicinae)	Leptanillinae		
Stade 7 et +		Dorylinae Sphinctomyrmecini				
Architecture	Ponériforme DL – dl < 0 dl >> de	Doryliforme DL – dl > 0 dl > de	Myrmiciforme DL – dl > 0 dl ~ de	Polyrmorphe		
Groupe	Groupe Ponéroide	Groupe Doryloide	Groupe Myrmicoide	Analyse dans le texte	Non étudiés ici	Spécimens d'aculéates

Tableau 6 – Stades de l'évolution postérograde chez les fourmis et chez quelques aculéates à partir du stade 0. - (1) intermédiaire entre stades 2 et 3. - (2) manubrium incomplètement formé, pas d'articulation 3 fonctionnelle. -(3) manubrium formé, articulation 3 individualisée et fonctionnelle. (4) sous réserve d'une étude approfondie.

(réplique)]. La nervation alaire des Armeniinae (Bolton 2003; Dlussky *et al.* 2004) permet en revanche de rattacher ceux-ci aux Formicidae, mais pas leur architecture métasomatique dont on sait peu de choses. Si toutefois on admet qu'il n'y pas eu déformation par la fossilisation, le pétiole apparaît incomplètement formé, ce qui situe ce taxon au stade 1 (tableau 6). Dans ces conditions, le métasoma de cette fourmi du Crétacé serait le plus plésiomorphe connu actuellement. Les structures intercalaires ne sont cependant pas visibles sur les fossiles, ni les structures intrathoraciques, notamment celle du prospectus. On ne connaît pas d'ouvrières appartenant à ce taxon mais rien ne permet d'affirmer qu'il n'en ait pas possédé. De toutes manières il est prudent, jusqu'à plus ample informé, d'en faire seulement un taxon frère d'un possible groupe ancêtre des fourmis (tableau 6).

Il n'existe pas en fait d'ancêtres certains des taxons actuels et il est illusoire de rechercher dans des lignées actuellement très différenciées l'origine d'autres lignées également très différenciées. Les Ectatomminae sont trop éloignés des Myrmicinae par la biométrie et par leur architecture métasomatique et thoracique pour en être les ancêtres, contrairement à une hypothèse de Brown (1954 : « the Myrmicinae appears to represent a line or lines derived from an Ectatommine stock »). Cette hypothèse est pourtant reprise par Hashimoto (1996) qui s'appuie



Figure 200

Corrélations linéaires du diamètre DT du présegment III.



♦ Myrmicinae Amblyoponinae+Ponerinae+Ectatomminae+Paraponerinae △ toutes les autres fourmis

Figure 201

Mesures brutes relatives au segment IV (en mm).

sur la présence d'un apodème tergal interne du prétergite III; or celui-ci est inconstant au sein des groupes chez qui il en existe (Myrmicinae) alors qu'il existe chez les *Myrmecia*. Elle est également reprise par Bolton (2003, page 45, comment ii), quoique sous réserve.

5.1. – Anagenèse

Le processus postérograde constitue une transformation anagénétique, mais celle-ci semble discontinue comme le montre la forte discrimination par les analyses multifactorielles entre formes monopétiolées et bipétiolées. Ce processus s'observe rarement au sein d'une même lignée. Le groupe Doryloïde possède au moins deux cas témoins de cette transformation : celui des Ecitoninae avec passage du stade 4 monopétiolé (*Cheliomyrmex*), au stade 6 (*Eciton, Nomamyrmex*), et celui des Cerapachyinae, avec également passage d'un stade 4 monopétiolé (la plupart des *Cerapachys*) à un stade 6 bipétiolé (*Cerapachys biroi*). Les *Nothomyrmecia* et les *Myrmecia* forment un autre exemple possible. Mais bien que représentant des stades successifs, ces taxons appartiennentils aux mêmes lignées ?

Les formes actuelles sont peut-être les formes stables, terminales, marquant la fin de transitions continues entre stades d'évolutions, ce qui serait en faveur de l'hypothèse des équilibres ponctués. Il serait utile pour mieux comprendre cette question de reprendre l'étude morpho-anatomique d'un nombre important d'espèces du morphocline apparent mis en évidence dans le genre *Cerapachys*. Mais à moins de découvertes fossiles inespérées, on a probablement peu de chances de savoir si le passage par le stade 4, celui des Chelyomyrmicini, a été indispensable aux Ecitonini pour parvenir au stade 6.

5.2. – Cladogénèse

Le genre Adetomyrma (et non Nothomyrmecia) est de toute évidence le plus plésiomorphe que l'on connaisse au sein de l'ensemble Ponéroïde, et le plus plésiomorphe des Amblyoponinae (fin du stade 2 de l'évolution du métasoma). Acanthostichus sp. possède un segment II proche de celui de Amblyopone pluto, mais cette ressemblance traduit le même stade évolutif dans deux lignées parallèles, car les architectures pronoto-mésothoracique et métasomatique sont ponériformes pour les premiers, doryliformes pour les seconds. Les précurseurs de ces deux sous-familles manquent absolument pour savoir à quel groupe ancêtre ils peuvent être rattachés, ce qui justife dans ce cas restreint une reconstruction phylogénétique non enracinée (tableau 8).

Il en est généralement de même pour les différents complexes actuels : leur niveau d'émergence est inconnu. Il est toutefois remarquable que les groupes qui sont caractérisés par des synapomorphies du pro- ou du mésosoma possèdent le même type de présegment III et la même architecture abdominale, et que l'architecture du métasoma suffise à caractériser les différents complexes à l'exception des complexes Apomyrmoide et Proceratinoide. Ces observations sont en faveur de l'émergence des complexes entre le stade 1 des Armaniinae qui ne présentent qu'un pétiole incomplètement formé mais pas de présegment III, et la fin du stade 3 au cours duquel des sous-ensembles monopétiolés sont effectivement constitués. La divergence de Leptanilla et d'Apomyrma s'est par contre obligatoirement produite antérieurement à la présegmentation du segment III, puisque ces deux genres, qui possèdent des architectures thoracique et céphalique semble-t-il comparables, possèdent des architectures métasomatiques très dissemblables. Il en est de même des Proceratinae et des Probolomyrmecinae, à condition que leur appartenance au même complexe Proceratinoide soit confirmée.

6. – Biométrie

Il convient de souligner la remarquable constance d'un certain nombre de propriétés géométriques au sein des groupes naturels, constance qui s'exprime dans des sousfamilles ou dans des ensembles de sous-familles, par des corrélations entre les mesures effectuées sur le segment II ou le segment III et les autres mesures des segments III ou IV (fig. 200).

L'existence de ces corrélations autorise le calcul d'indices tendant à réduire notablement l'effet de taille. Certains indices pourraient d'ailleurs tenir lieu de synapomorphies (par exemple pour séparer on ne peut plus facilement, les Myrmicinae des Ectatomminae).

Les grandeurs mesurées sur les trois premiers segments du métasoma permettent aussi d'analyser la proximité des sous-familles les unes par rapport aux autres (dispersion des espèces par un choix d'indices : pDIII/DII versus DIII/DII par exemple : fig. 205). La proximité des grands ensembles, complexes ou groupes peut être enfin appréhendée au moyen d'analyses multifactorielles des indices (ACP, AFD).

La transition de la forme monopétiolée à la forme bipétiolée au sein d'un même complexe ou d'un groupe relève du processus postérograde, et se traduit par une discontinuité identifiable par simple comparaison des profils de mesures dans le complexe Doryloïde (fig. 212). Elle est également illustrée par des analyses discriminantes (fig. 209, 210). Celles-ci démontrent qu'il ne semble pas exister d'intermédiaires actuels entre les deux formes (il en existe peut-être chez les *Cerapachys*, mais ceci est à confirmer).

_

Tableau 7 – Mesures en millimètres sur les segments II, III et IV (un seul spécimen par espèce)

MYRMICINAE												
Cephalotes atratus	1,20	1,27	0,78	4,91	0,78	0,85	0,64	0,78	0,31	5,89	0,26	4,52
Cephalotes sp2	0,71	1,09	0,41	2,11	0,38	0,37	0,33	0,41	0,12	1,82	0,14	2,21
Meranoplus mucronatus	1,09	1,06	0,62	3,68	0,28	0,45	0,35	0,46	0,25	2,95	0,22	2,95
Meranoplus - bicolor	0,45	0,45	0,26	1,70	0,19	0,19	0,18	0,26	0,16	1,77	0,15	1,47
Cataulacus guineensis	0,79	0,79	0,40	2,65	0,39	0,39	0,27	0,40	0,15	3,00	0,25	2,31
Daceton armigerum	1,08	1,18	0,83	3,63	0,56	0,56	0,40	0,88	0,24	2,90	0,28	2,55
Strumygenis godefroyi	0,15	0,18	0,10	0,45	0,08	0,08	0,05	0,10	0,08	0,44	0,05	0,42
Octostruma balzani	0,21	0,28	0,22	0,54	0,10	0,11	0,09	0,22	0,04	0,56	0,02	0,53
Acromyrmex octospinosus	0,42	0,71	0,54	1,41	0,34	0,27	0,18	0,60	0,12	1,60	0,09	1,23
Atopomyrmex mocquerysi	0,47	0,52	0,31	1,52	0,26	0,26	0,14	0,33	0,14	1,52	0,07	1,18
Tetramorium bicarinatum	0,33	0,39	0,28	0,74	0,16	0,18	0,12	0,27	0,12	0,97	0,12	0,62
Pheidole fervens. ouvrière	0,13	0,24	0,15	0,59	0,11	0,12	0,09	0,16	0,08	0,59	0,02	0,56
Pheidole fervens soldat	0,25	0,46	0,28	1,20	0,18	0,18	0,15	0,28	0,14	1,03	0,06	1,03
Aphaenogaster cocquerelli	0,38	0,68	0,64	2,11	0,33	0,33	0,24	0,59	0,27	2,55	0,16	1,57
Manica rubida	0,55	0,77	0,64	2,12	0,38	0,37	0,31	0,59	0,31	1,77	0,31	1,42
Myrmica ruginodis	0,36	0,54	0,41	1,28	0,28	0,27	0,22	0,38	0,14	0,78	0,15	1,53
Temnothorax unifasciata	0,21	0,28	0,24	0,71	0,15	0,15	0,12	0,24	0,12	0,82	0,07	0,71
Messor sp	0,56	0,73	0,68	2,57	0,44	0,44	0,35	0,59	0,28	2,46	0,17	1,67
Cardiocondyla nuda	0,14	0,23	0,16	0,41	0,09	0,08	0,06	0,16	0,06	0,40	0,04	0,31
Myrmicaria brunnea	0,61	0,61	0,42	2,36	0,31	0,29	0,24	0,42	0,16	2,41	0,14	2,26
Crematogaster scutellaris	0,51	0,45	0,33	1,72	0,31	0,29	0,26	0,35	0,16	1,06	0,14	0,66
Crematogaster sp2	0,49	0,44	0,34	1,67	0,26	0,25	0,23	0,28	0,19	0,93	0,08	1,08
Crematogaster sp3	0,44	0,42	0,34	1,62	0,25	0,25	0,16	0,32	0,14	0,93	0,08	1,13
AMBLYOPONINAE												
Adetomyrma sp2	0,44	0,57	_	0,71	0,47	0,24	0,24	0,50	_	_	_	_
Amblyopone pluto	0,91	1,01	0,91	1,08	0,80	0,53	0,53	0,94	0,38	0,52	0,31	0,45
Amblyopone mutica	0,29	0,41	0,35	0,45	0,22	0,14	0,17	0,38	0,15	0,40	0,20	0,29
Amblyopone sp1	0,35	0,52	0,50	0,59	0,32	0,21	0,25	0,40	0,27	0,35	0,16	0,47
Amblyopone impressifrons	0,69	0,96	0,88	1,03	0,60	0,45	0,50	0,79	0,39	0,81	0,49	0,44
Myopopone castanea	1,33	1,72	1,57	1,91	1,23	0,74	0,81	1,72	0,59	1,33	0,88	0,69
Mystrium voetzkowi	0,96	1,33	1,30	1,42	0,87	0,56	0,59	1,03	0,42	0,74	0,44	0,49
Onychomyrmex sp	0,39	0,65	0,58	0,66	0,34	0,25	0,27	0,59	0,24	0,61	0,27	0,47
<i>Prionopelta</i> sp	0,28	0,44	0,40	0,48	0,27	0,19	0,21	0,38	0,15	0,35	0,19	0,20
PARAPONERINAE												
Paraponera clavata	1,87	3,54	3,09	4,32	1,23	0,93	1,08	3,34	1,47	3,34	1,67	1,72
ECTATOMMINAE												
Acanthoponera sp	0,83	1,96	1,62	2,21	0,47	0,36	0,45	1,57	0,59	1,87	0,83	1,13
Heteroponera georgesi	0,42	0,71	0,59	0,71	0,19	0,14	0,18	0,56	0,22	0,71	0,28	0,28
Ectatomma ruidum	1,18	2,36	2,26	2,46	0,88	0,64	0,74	1,96	0,54	0,59	0,64	0,39
Gnamptogenys bicolor	0,62	1,25	1,13	1,15	0,50	0,37	0,42	1,04	0,35	1,25	0,45	0,08
Rhytidoponera chalybdaea	0,88	2,21	2,01	2,09	0,56	0,41	0,42	2,01	0,42	_	0,56	-
Typhlomyrmex rogenhoferi	0,43	0,78	0,76	0,82	0,27	0,18	0,19	0,76	0,24	0,47	0,28	0,24
PONERINAE												
Odontomachus assiniensis	0,52	1,87	1,77	1,74	0,39	0,29	0,32	1,72	0,83	0,79	0,64	0,44
Anochetus siphneus	0,26	0,65	0,64	0,64	0,15	0,09	0,14	0,56	0,19	0,41	0,15	0,28
Hypoponera opaciceps	0,40	0,66	0,59	0,71	0,16	0,13	0,15	0,59	0,22	0,56	0,26	0,27
Pachycondyla tarsata	1,50	3,34	3,14	3,54	0,98	0,79	0,83	3,14	0,83	2,31	1,47	0,83
<i>Centromyrmex</i> sp	0,47	1,33	1,23	1,23	0,26	0,19	0,22	0,93	0,32	0,54	0,54	0,34
Plectotrena cryptica	0,54	1,01	0,88	1,00	0,31	0,21	0,24	0,82	0,27	1,32	0,47	0,35
Simopelta curvata	0,38	0,66	0,62	0,68	0,18	0,14	0,16	0,56	0,28	0,47	0,31	0,24
Neoponera apicalis	1,08	2,21	2,01	2,31	0,59	0,45	0,54	1,62	0,79	2,21	1,03	0,79
Neoponera villosa	1,67	2,65	2,43	2,85	0,78	0,56	0,66	2,06	1,08	2,36	1,33	1,08
Harpegnathos saltator	1,42	2,06	1,91	2,21	0,64	0,47	0,52	1,72	0,79	1,72	0,93	0,83

Apterogyna dorsostriata	1,42 DII	2,70 DIII	2,43 pDIV	2,95 DIV	0,86 DT	0,88 DL	0,68 dl	2,16 ORIV	1,13 LptIV	2,01 LtIV	1,03 LpstIV	1,62 LstIV
APTEROGYNINAE												
ANEURETINAE Aneuretus simoni	0,12	0,35		0,42	0,08	0,07	0,05			_		
PROBOLOMYRMECINAE Probolomyrmex guineensis	0,19	0,39	0,35	0,38	0,14	0,11	0,12	0,27	0,12	0,59	0,19	0,29
Proceratium pergandei	0,42	0,71	0,60	0,89	0,28	0,24	0,21	0,61	0,19	-	0,26	_
Proceratium stictum	0,54	1,15	0,84	1,13	0,38	0,31	0,31	0,82	0,18	-	0,35	-
PROCERATIINAE Discothyrea sexarticulata	0,21	0,38	0,31	0,35	0,13	0,12	0,07	0,33	0,19	_	0,12	-
Leptanilla revelieri	0,11	0,13	0,06	0,26	0,05	0,05	0,04	0,05	0,04	0,23	0,04	0,19
LEPTANILLINAE	0	0.12	0.01	0.51	0.05	0.05	0.01	0.07	0.54	0.00	0.04	
Apomyrma stygia	0,26	0,32	_	0,32	0,11	0,06	0,09	0,26	_	_	_	_
APOMYRMINAE												
Simopone sp2	0,71	0,85	0,68	1,04	0,35	0,32	0,25	0,68	0,45	0,68	0,42	0,59
Simopone sp1	0,93	1,10	0,91	1,37	0,48	0,45	0,35	0,74	0,54	1,03	0,59	0,54
Acanthostichus sp	0,47	0,69	0,73	1,01	0,41	0,34	0,32	0,59	0,29	0,61	0,35	0,50
Cerapachys biroi	0,28	0,37	0,25	0,64	0,19	0,18	0,12	0,24	0,12	0,87	0,16	0,82
Cerapachys sp2	0.45	0.59	0.52	0,78	0,27	0,23	0.20	0.45	0.31	0.78	0.34	0.59
Cerapachys Kenyensis	0,49	0.82	0,54	1.02	0.34	0.24	0,21 0.27	0,47	0.31	1.04	0.38	0,00
Cerapachys (Phyracaces) spl	0,82	0,8/	0,66	0,99	0,32	0,32	0,27	0,66	0,28	1,04	0,35	0,61
CERAPACHYINAE	0.02	0.07	0.00	0.00	0.20	0.22	0.27	0.77	0.20	1.04	0.25	0 (1
	0,01	0,/0	0,71	1,07	0,11	0,00	0,20	0,71	0,20	2,01	0,27	1,1/
Nomamvrmex esenhecki	0,75	0.70	0.54	1,75	0,44	0,36	0.28	0.54	0,26	2.01	0.20	1,19
Chelionwrmer morosus	0,95	1,50	1,08	2,90	0.35	0,40	0,34	0,00	0.23	∠,80 1 41	0,24	2,41 1 1 2
Ection bamatum sold	0,92	1,52	1,20	2,00 2,00	0,24	0,40	0,39	1,00	0,28	2,90	0,34	2,31
ECITONINAE Feiton yagans sold	0.92	1 2 2	1 22	2.60	0.54	0 /6	0.20	1.06	0.28	2 00	0.3/	2 21
Dorylus (Dichthadia) laevigatus	0,81	1,37	1,47	1,87	0,52	0,39	0,38	1,08	0,44	0,98	0,59	0,79
Dorylus (Dorylus) braunsi	0.47	0.82	0.86	1,15	0,31	0,27	0.26	0.68	0.33	0.59	0.35	0.50
Dorylus (Alaopone) conradti	0.61	0.92	0.94	1.15	0,22	0.28	0.28	0.73	0,19	0.71	0.21	0.52
Dorylus (Anomma) nigricans int	0,08	1,08	0.54	1,92	0,41	0,55	0,32	0,95	0,55	0,94	0,42	0,52
Dorylus (Anomma) nigricans maj	1,13	1,62	1,62	2,09	0,/6	0,59	0,56	1,3/	0,49	1,33	0,61	0,79
DORYLINAE	1 1 2	1 (2	1.62	2.00	076	0.50	056	1 27	0 40	1 2 2	0.61	0.70
Aenictus sp2 (Lamto)	0,22	0,25	0,20	0,80	0,14	0,14	0,11	0,18	0,15	0,78	0,12	0,66
Aenicus aratus	0,32	0,35	0,29	1,13	0,24	0,22	0,16	0,28	0,18	1,52	0,18	1,23
AFNICTINAF												
Pseudomyrmex termitarius	0,54	0,83	0,79	1,13	0,31	0,25	0,26	0,73	0,33	1,08	0,19	1,09
Tetraponera attenuata	0,35	0,52	0,55	1,06	0,24	0,20	0,20	0,70	0,32	1,08	0,21	1,13
PSEUDOWYREX triplarinus	0.58	0.92	0.71	1.25	0.35	0.26	0.28	0.76	0.33	0 99	0.21	0.94
<i>Myrmecia</i> sp2	1,87	2,60	2,55	5,16	1,09	0,90	0,94	2,55	0,98	4,52	1,08	3,04
Myrmecia sp1	1,33	1,82	1,52	1,82	0,79	0,64	0,66	1,42	0,83	3,29	0,74	2,41
Nothomyrmecia macrops	0,87	1,62	1,62	2,16	0,45	0,38	0,39	1,72	0,29	1,37	0,49	0,98
MYRMECIINAE												
Platythyrea modesta	0,86	1,30	1,18	1,28	0,42	0,29	0,33	1,13	0,49	1,37	0,54	0,49
Thaumatomyrmex paludris	0,49	0,83	0,74	0,64	0,19	0,13	0,19	0,64	0,31	0,35	0,26	0,09
Leptogenys sp1	0,47	1,05	0,93	1,13	0,31	0,21	0,26	0,98	0,47	0,88	0,49	0,49



Figure 202 Foramen antérieur du segment III.





Figure 203

Augmentation du diamètre DIV en fonction de la pétiolation du segment IV



Figure 204

Effet de la pétiolation sur les mesures du segment IV (divisées par S5/5).



Figure 205

Segment III du groupe Ponéroïdes et chez sept espèces de Cerapachys et une espèce d'Acanthostichus (deux spécimens).



Figure 206 ACP; 12 mesures divisées par S5/5 = (DII + DIII + DT + DL + dl)/5.



Figure 207 ACP; 85 espèces, six mesures DII, DIII, DIV, DT, DL, dl divisées par S5/5; S5/5 = (DII + DIII + DT + DL + dl)/5.



Figure 208 Plan principal de l'ACP des mesures du segment IV divisées par S5/5.



Figure 209 AFD de trois groupes d'espèces monopétiolées.



axe 1 (67,70 %)


7. – Comparaison de la classification avec celle de Bolton (2003) (tableau 3)

Les deux classifications utilisent des noms d'ensembles particuliers : ensembles non officiels de sous-familles de Bolton (2003), groupes et complexes du présent travail. Ces deux classifications sont apparemment très voisines, mais sont fondamentalement différentes. Bolton considère un groupe de « sous-familles ponéromorphes » incluant une sous-famille Proceratiinae à laquelle il rattache le genre Probolomyrmex. Ce groupe est défini d'après le critère suivant : « despite the lack of synapomorphy, the six subfamilies together (le groupe Ponéroïde augmenté de la sous-famille Proceratiinae) are treated under the unoficial group-name poneromorph, to distinguish them from other obvious and often better delimited assemblages, such as the dorylomorphs and formicomorphs ». Il définit un groupe de « sous-familles myrméciomorphes » au moyen d'une seule synapomorphie : «sensilla basiconica with socket raised above the cuticular surface», d'ailleurs à explorer exhaustivement, et de caractères partagés par d'autres taxons.

Or, cette synapomorphie des sous-familles myrméciomorphes ou groupe Myrmécioïde du présent travail n'empêche nullement leur rattachement au groupe Ponéroïde dont il partage le type architectural ponériforme au niveau du thorax et du métasoma antérieur. En conséquence, nous réunirons ces deux sous-familles en un seul complexe Ponéroïde dont est exclu le complexe Proceratinoide, pour les raisons de non cohérence architecturale exposées précédemment. Le groupe Ponéroïde et le groupe Myrmécioïde constituent deux ensembles frères au sein du complexe Ponéroïde monophylétique.

Les complexes Doryloïde, Myrmicoïde, Apomyrmoide sont par contre équivalents dans les deux classifications. Il faut noter que Bolton n'accorde pas de valeur synapomorphique à la fusion tergosternale du segment IV (Bolton 2003, p 41, note 3 : «*it is by no means definite that tergosternal fusion of abdominal segment IV represents a poneromorph synapomorphy*»), ce qui est également établi par la présente étude.

8. – Analyse cladistique et reconstruction phylogénétique

8.1. – Arguments

Les analyses cladistiques ne manquent pas dans la littérature. Celles qui intéressent les fourmis sont en général non consensuelles (Baroni-Urbani *et al.* 1992;







Figure 212

Comparaison des profils des mesures du sous-groupe Doryloïde monopétiolé et du sous-groupe Doryloïde bipétiolé (dans l'ordre segments II, III, présegment IV) et postsegment IV).

Grimaldi et al. 2000a; Ohnishi et al. 2003; Keller 2000; Lattke 1994; Saux et al. 2004; Ward 1990; Ward et al. 2003), qu'elles soient établies à partir de données morphologiques ou moléculaires, ou mixées. Peu de critiques ont été formulées à ce sujet. Bitsch et al. (2004), soulignent pourtant les contradictions entre les différentes approches phylogénétiques chez les hexapodes : « a review of different studies on the relationships of the early hexapoda lineages shows that analyses based on molecular sequence data have led to labile and sometimes incongruous results, introducing a doubt as to the reliability of the cladograms as a whole». Bechly (2000) reproche de son côté à l'analyse cladistique assistée par ordinateur, en considérant tous les caractères comme équivalents a priori, de ne pas tenir compte de l'évolution. Ces deux critiques semblent particulièrement applicables au cas des fourmis.

Or, pour aborder la phylogénie des fourmis il faut d'abord choisir judicieusement les caractères susceptibles d'être significatifs, ce qui est parfois difficile. Il est facile en ce domaine de commettre des oublis, voire des erreurs (il en existe dans la littérature mais nous ne les relèverons pas, et le présent travail n'en est pas nécessairement exempt). Ces imperfections relèvent entre autres de l'absence d'exhaustivité dans l'échantillonnage, bien difficile à éviter dans le cas de nombreuses espèces, ou de simplifications qui ne devraient pas être (mais qui est parfait?).

La présente étude est axée entièrement sur l'évolution des architectures. Pour cela, l'évolution du métasoma nous offre l'avantage d'avoir subi en parallèle chez les fourmis, un même processus séquentiel postérograde, ce qui n'est pas le cas pour le thorax et évidemment pas pour les mutations ponctuelles lorsqu'elles sont indépendantes. Cet avantage a cependant pour corollaire un taux d'homoplasie très important qui impose beaucoup de prudence dans l'usage des algorithmes parcimonieux. C'est pourquoi nous n'y recourons pas ici.

Pour illustrer cette difficulté à construire une matrice de caractères significative, nous prendrons seulement trois exemples relatifs au métasoma des ouvrières de fourmis (il y en a d'autres).

a) Le premier est celui de la fusion tergosternale des segments, caractère communément utilisé, alors que son appréciation dépend du critère adopté (visuel, mécanique, chimique). Très souvent, il s'agit de convergences : la fusion complète du segment III caractérise les Dorylinae, les Leptanillinae, les Ectatomminae, etc.

La fusion tergosternale peut d'autre part être polymorphe au sein d'un même taxon : par exemple, et contrairement à l'affirmation de Bolton (2003) et à celle de De Andrade (2003), *Proceratium pergandei* possède un sternite II complètement séparable du tergite (fig. 171), alors que celui de *Proceratium stictum* est totalement fusionné (fig. 168). Le cas de la fusion tergosternale du segment III des Myrmicinae en est un autre exemple (il a longtemps été admis que cette jonction était toujours séparée, ce qui est loin d'être vrai). En fait, la fusion tergosternale ne traduit qu'un vieillissement structurel, susceptible d'intéresser toutes les lignées à n'importe quel moment, à condition que les sclérites soient ajustés bord à bord. Mais elle peut bien sûr être le fait d'un héritage.

Il faut par contre tenir compte de l'évolution en mosaïque de la fusion tergosternale chez les Amblyoponinae parce qu'elle traduit la survivance d'états intermédiaires et de possibles bifurcations : séparation complète du segment III chez les Adetomyrma, séparation partielle chez Amblyopone pluto et A. impressifrons, fusion complète chez d'autres (A. kenyensis, A. mutica), séparation complète du segment IV chez les Adetomyrma, fusion très partielle chez Amblyopone pluto (fig. 106), fusion complète chez beaucoup d'autres (inventaire non exhaustif). Dans ce cas, le codage par la modalité « polymorphe», n'exprime rien d'utile, d'autant plus qu'à cette multiplicité s'en ajoutent d'autres : étranglement de degré variable du sternite entre les bords du tergite, séparation du poststernite, présence ou non d'un processus sous pétiolaire, degré d'évolution des structures intercalaires; or rien n'indique ou n'infirme leur indépendance. Les prendre tous en considération dans une matrice de caractères équivaut à une pondération quand ils ne sont pas indépendants; les oublier s'ils le sont constitue une perte d'information. On serait d'ailleurs bien en peine de définir l'état plésiomorphe de certains caractères (l'absence de processus sous-pétiolaire chez Amblyopone mutica et A. sp. 2 est elle plésiomorphe ou apomorphe?).

Autre exemple : la fusion tergosternale du segment IV est un caractère partagé par les espèces du groupe Ponéroïde, à l'exception de quelques Amblyoponinae, mais également partagé par les Proceratium, les Discothyrea et les Probolomyrmex Or la fusion tergosternale du segment IV n'intervient que si celui-ci est présegmenté, et donc tardivement après la formation du présegment III et de l'articulation 3 qui sont chez les Proceratium et les Discothyrea d'un type tout à fait distinct de celui du complexe Ponéroïde (présegment III annulaire (Discothyrea) ou pseudo-annulaire (Proceratium) et articulation 3 emboîtée et non engrenée). La fusion tergosternale du segment IV se voit peut être aussi chez Tatuidris tatusia (complexe Myrmicoïde, Agroecomyrmicinae) (Bolton, 2003, non vérifié ici expérimentalement) et on voit bien qu'il ne peut s'agir que d'une convergence, tant les taxons sont de toute évidence éloignés. Selon Bolton, cette fusion semble exister également chez *Ankylomyrma* sp. (complexe Myrmicoïde, Myrmicinae). On notera également que les *Crematogaster* étudiés dans le présent travail ont une jonction tergosternale fusionnée sur toute la longueur du présegment IV et sur la partie antérieure du postsegment (il n'est pas exclu que ce ne soit pas toujours le cas tant les espèces sont nombreuses dans ce genre).

b) Les stades d'évolution postérograde, sont susceptibles d'intéresser n'importe quelle lignée et sont par conséquent indiscernables en tant que tels. Les présegments IV des Pseudomyrmecinae, Myrmeciini, Myrmicinae et Leptanillinae sont autant de réalisations particulières d'un même processus, apparues dans des lignées que l'on sait depuis longtemps distinguer par un ensemble de caractères n'intéressant pas uniquement le métasoma, et non pas une synapomorphie qui témoignerait d'une ascendance commune. L'absence de présegmentation du segment IV des Adetomyrma (complexe Ponéroïde, groupe Ponéroïde), d'Apomyrma stygia (complexe Apomyrmoide) et des *Melissotarsus* (complexe Myrmicoïde) n'est pas non plus une synapomorphie mais un caractère architectural de trois lignées trop distinctes pour qu'il ne s'agisse pas d'homoplasie; cette absence est liée à un stade plésiomorphe pour Adetomyrma, et plus vraisemblablement à une interruption du processus postérograde chez les deux autres taxons.

Introduire de telles homoplasies démontrées dans une matrice soumise ensuite à un algorithme parcimonieux serait un non sens, car elles établiraient des liens *a priori* (la post pétiolation commune aux Myrmicinae et aux Pseudomyrmecinae est un exemple de pseudosynapomorphie; il s'agit d'une ressemblance morphologique c'est-à-dire d'une convergence).

Le stade d'évolution postérograde peut en revanche être retenu si un caractère attaché à ce stade s'exprime sans ambiguïté par des modalités propres à chaque lignée. C'est ce qui nous a permis de différencier par l'anatomie et par la biométrie, et accesssoirement par la morphologie, trois types majoritaires de présegments III. Au contraire, la présegmentation et la pétiolation de ce segment, sans autre précision, sont des homoplasies quand elles ne traduisent que le même stade du processus postérograde. Le présegment hémi-circulaire est ainsi une synapomorpie du complexe Ponéroïde tout entier, sans exception. Mais cette synapomorphie n'est peut être qu'apparente car il peut s'agir d'une homoplasie potentielle que l'on n'aurait pas pu ou pas su reconnaître. D'où l'intérêt de consolider la partition des architectures par l'identification de synapomorphies n'intéressant pas le métasoma (mais qui à leur tour pourraient dissimuler des homoplasies) : l'architecture pronoto-mésothoracique ponériforme commune à tous les taxons rangés dans le complexe Ponéroïde, et, pour le complexe

Doryloïde, l'architecture particulière des pièces buccales; le complexe Myrmicoïde n'est consolidé que par l'existence inconstante de paraglosses, mais l'architecture myrmiciforme est nettement individualisée et plus monolithique que les architectures doryliforme et ponériforme.

c) Les mutations ponctuelles, si elles sont indépendantes (et devraient l'être pour un emploi des algorithmes parcimonieux dans des conditions optimum), peuvent constituer des synapomorphies permettant de suspecter des ascendances communes (la présegmentation du segment IV n'est pas indépendante de celle du segment III, etc). Leur identification est donc très utile pour établir une phylogénie, à condition de savoir les distinguer des convergences, ce qui est parfois bien difficile. Ainsi, la courbure antérieure du segment II, très caractéristique des Myrmicinae, des Proceratium, des Discothyrea et d'Aneuretus simoni est elle une synapomorphie pour quelques uns de ces taxons, ou une synapomorphie d'un groupe ancêtre commun à tous, ou seulement à deux d'entre eux? Elle aurait pu résulter d'une unique mutation ayant intéressé le pédoncule du segment II dans des groupes ancêtres éloignés ou d'une particularité anatomique du propodeum de ces groupes, particularité peut-être disparue chez certains des descendants actuels, mais il ne semble pas exister actuellement de lien causal évident. Cette courbure du segment II constitue donc une homoplasie possible, autrement dit une homoplasie potentielle, qu'il est cependant admissible d'introduire en connaissance de cause dans une analyse cladistique parcimonieuse.

Les architectures métasomatiques, contrairement à ce caractère isolé et ponctuel, sont plus significatives car elles résultent de la conjonction de caractères non indépendants. Par exemple, l'architecture myrmiciforme au niveau II-3-III comporte un présegment III annulaire et une articulation 3 emboîtée dans l'orifice postérieur circulaire du segment II, caractères dont on a vu qu'ils résultent à la fois d'un processus conditionnel postérograde et d'une réduction des structures intercalaires du segment II ayant entraîné conjointement ou simultanément la coaptation avec fusion intime des sclérites du segment II et la coadaptation harmonieuse des segments II et III. Une architecture ainsi décrite par un ensemble de caractères non indépendants et par les transformations qui lui ont vraisemblablement donné naissance constitue un « métacaractère ». Celui-ci est unique mais il possède un très fort poids, contrairement aux caractères constitutifs pris individuellement (bombement du présternite III, fusion tergosternale du segment II, foramen postérieur II circulaire, architecture 3 emboîtée, soit quatre caractères homoplasiques qui pourraient être considérés comme indépendants alors qu'ils ne le sont pas).

L'architecture du métasoma n'est pourtant jamais prise en compte dans les analyses cladistiques des taxons supragénériques chez les fourmis, alors qu'elle est on ne peut plus importante pour la compréhension de l'évolution, comme on a essayé de le démontrer par la présente étude. Cette prise en compte n'est pas utile lorsque le groupe étudié est restreint à des taxons dont l'architecture est commune à tous.

Mais une fois déduites les convergences identifiables, il reste peu de caractères qui ne soient sûrement pas des homoplasies car il n'est souvent pas aisé de les reconnaître comme telles. Les cladogrammes obtenus en prenant en compte la courbure antérieure du segment II (caractère des Myrmicinae, des Proceratiinae et des Aneuretinae), ne sont pas les mêmes que ceux qui ignorent ce caractère. La pratique des pondérations ou celle des bootstraps ne fait que masquer les incertitudes sous l'apparence de rigueur que procurent des algorithmes discutables (ou « pseudo-objective computer algorithms » selon Bechly 2000).

d) Conséquences pratiques en matière d'analyse cladistique. On voit bien que d'autres informations sont indispensables. La présente étude ne met nullement en cause les principes de Hennig, puisqu'elle les met en œuvre, mais seulement la pratique de l'analyse cladistique parcimonieuse de matrices composées de tous les caractères possibles, sans examen critique préalable des relations pouvant exister entre eux, et dans n'importe quel cas de figure. Il serait à l'inverse assez facile de choisir les caractères pour construire une matrice ad hoc et obtenir les résultats désirés et nous ne le ferons évidemment pas, quoique cette opération ne se distingue pas fondamentalement de la démarche effectuée dans le présent travail, puisque l'on privilégie les architectures. Mais l'accent est mis ici sur l'évolution canalisée des architectures et non sur la distribution de caractères implicitement vus comme indépendants et résultant d'autant de mutations indépendantes. Elle souligne le fait qu'il nous manque actuellement beaucoup de données fossiles pour ne pas tomber dans le piège de la subjectivité, opinion qui rejoint celle de Bechly (2000). Ces critiques s'adressent aussi bien à l'analyse automatique de caractères morphologiques qu'à celle de séquences géniques. Dans un cas comme dans l'autre il est nécessaire d'éliminer de la matrice des données les caractères homoplasiques, ou leurs équivalents géniques, par exemple ceux qui caractérisent sans modalité distinctive, un même stade du processus postérograde dans des lignées différentes. Mais peut on les identifier avec certitude? Le non respect de cette précaution permet dans nombre d'analyses cladistiques certains rapprochements surprenants, tels que celui des Myrmicinae et des Pseudomyrmecinae, de Paraponera clavata et de Leptanilla, ou d'Apomyrma stygia et des Amblyoponinae, proximités qui sont très nettement en contradiction avec l'ensemble des données architecturales et biométriques disponibles. Réciproquement, le fait qu'une analyse parcimonieuse de séquences géniques démontre la proximité de ces taxons tend surtout à prouver que ces séquences contiennent des homoplasies non identifiées, ou bien que des séquence de nucléotides très significatives n'ont pas été prises en compte. Les séquences 18S et (ou) 28S des gènes rDNA ou les séquences Ultra bithorax et (ou) abdominal-A contiennent-elles d'ailleurs séparément ou ensembles, toute l'information génétique nécessaire à l'élaboration d'une phylogénie? Il faudrait pouvoir le démontrer a priori et non a posteriori. A contrario, l'ensemble des caractères anatomiques témoins des transformations subies dans le passé, est présent sous nos yeux, ce qui permet une analyse cladistique (parcimonieuse ou non), à condition de mettre en œuvre un protocole expérimental adéquat et de pouvoir distinguer les caractères qui conviennent à une reconstruction phylogénétique. La réciproque est évidemment vraie : les conclusions phylogénétiques tirées de l'analyse architecturale et biométrique ne sont indiscutables que si l'on est certain de n'avoir rien négligé, notamment pas les données moléculaires. La congruence est indispensable comme le soulignent Bitsch et al. (2004). Aussi, la présente étude n'est elle qu'une contribution à la phylogénie.

8.2. – Cladogramme et contribution à une reconstruction phylogénétique non enracinée (Pour simplifier malgré l'analyse sémantique de Darlu

et Tassy, 1993, qui préconisent « arbre phylogénétique ».)

Le présent travail semble à première vue n'aboutir qu'à une classification morphologique des taxons, ce qui est vrai au premier degré. Cette classification est à quelques exceptions près, très proche de la classification morphologique de Bolton (2003). Celle-ci relève en fait plus de l'intime conviction que d'un point de vue Hennigien : comme en convient l'auteur à propos des « ponéromorph sub-families » (2003, page 41 : comment ii) : « despite the lack of unequivocal synapomorphy the six subfamilies together are treated here under the unofficial group poneriform, to distinguish them from other obvious and often better delimited assemblages of subfamilies, such as the dorylomorphs and formicomorphs. »

Le présent travail permet par une démarche linéaire (tableau 9), d'établir une classification architecturale et de construire un cladogramme non enraciné (tableau 8). Celui-ci permet de concevoir une phylogénie duale, mais en l'état de notre connaissance des fossiles, partielle et non enracinée. Pourquoi?

Tableau 8 – Cladogramme non enraciné (et arbre phylogénétique dual, non enraciné et incomplet). L'extrémité des flèches indique le stade le plus évolué atteint dans la sous-famille. Les flèches sont interrompues à l'origine en raison de l'ignorance des états antérieurs qui ne peuvent qu'être supposés. Petit trait vertical : interruption du processus postérograde. Genre *Melissotarsus* non positionné (bipétiolé, mais absence de présegment IV). Les Aneuretinae, Formicinae et Dolichoderinae, non analysés en détail, sont réunis sous réserve d'une étude approfondie. La régression des structures intercalaires du segment II est susceptible d'avoir précédé la formation du présegment III dans les complexes Myrmicoïde et Apomyrmoïde. Les ellipses indiquent une incertitude quant au niveau de la multifurcation des sous-familles.



La présente analyse est tout d'abord cladistique car elle est basée sur la notion d'homologie et l'identification des états évolués des caractères. L'homologie est utilisée ici (analyse transversale) pour établir des relations de parenté sur la base du partage de l'état du présegment III (qui est un état apomorphe par rapport à l'état plésiomorphe du segment III indifférencié des Apidae et des Sphecidae dont le métasoma est moins évolué que celui des fourmis).

Les homologies segmentaires permettent également de reconnaître (analyse longitudinale) la suite ordonnée de l'avant vers l'arrière, des états d'évolution des segments du métasoma. La reconnaissance de ce processus postérograde permet d'établir une échelle de stades évolutifs assez bien identifiables chez les fourmis et extrapolables à des représentants d'aculéates dont le métasoma est moins évolué que celui des fourmis actuelles (les fourmis actuelles ont dépassé le stade 2 de l'échelle des stades du métasoma, sauf le genre *Adetomyrma* qui est en limite stade 2 – stade 3, alors que les Apidae et les Sphecidae ont des représentants dans les stades 0 et 1). Cette démarche est équivalente à la polarisation des caractères que l'on devrait rechercher par un choix ad hoc d'outroups dans une analyse cladistique (en choisissant par exemple un Apidae dans le stade 0 et un Sphecidae dans le stade 1).

Le cladogramme (tableau 8) peut être lu de la façon suivante :

1. – Chacun des complexes Poneroïde, Doryloïde et Myrmicoïide est monophylétique, ce qui résulte de la possession par chacun d'eux d'un même type de présegment III et de l'architecture qui s'en déduit.

2. – L'analyse morphologique et biométrique du métasoma ne permet pas d'établir un lien de parenté entre ces complexes. Ce n'est pas dire que ces liens ne pourraient pas être mis en évidence si l'on prenait en compte l'architecture du prosoma ou celle du mésosoma. C'est d'ailleurs ce que l'on a admis en réunissant *Apomyrma stygia* et *Leptanilla revelieri* grâce à leur architecture thoracique comparable alors que leurs architectures métasomatiques sont très différentes. Ceci revient à admettre qu'une évolution métasomatique s'est produite différemment chez l'un et l'autre alors que la différentiation thoracique commune à ces deux taxons

Tableau 9 – Diagramme explicatif de la chaîne des analyses et des procédures mises en œuvre dans la présente étude.



était déjà acquise ou au moins engagée. L'initiation du processus postérograde chez les aculéates semble d'ailleurs, de façon générale, postérieure à l'émergence des lignées, ce dont témoigne l'absence de manubrium et d'articulation propodéo-gastrique chez certains Apidae (*Bombus terrestris*) et Sphecidae (*Bembix sinuata*). On peut penser qu'il en a été de même chez les Formicidae.

3. - La topologie de l'arbre des sous-familles composant les complexes n'est pas résolue. On ne peut en effet établir entre elles aucune parenté en n'utilisant que l'évolution de l'architecture métasomatique, parce que les archives les moins évoluées de ce point de vue sont constituées de taxons qui possèdent déjà des caractères très évolués. Tous les Amblyoponinae par exemple, y compris les Adetomyrma, possèdent un profil pétiologastrique fortement bicoudé et une articulation 3 supraaxiale, alors que tous les Ponerinae ont un profil pétiolaire pétiolo-gastrique rectilinéaire et une articulation 3 infra-axiale. Ces deux propositions sont phylogénétiquement contradictoires et il ne semble pas exister d'intermédiaire, qui permettrait d'imaginer le chemin suivi par l'évolution pour passer de l'un à l'autre. Autrement dit, le point de divergence entre ces deux lignées ne figure pas dans nos archives car il leur est antérieur.

Le cladogramme (tableau 8) et la phylogénie duale qui peuvent être déduits des observations précédentes sont donc non enracinés. Cette étude, parce qu'elle est limitée à l'évolution du métasoma, ne permet pas d'établir la monophylie très vraisemblable des Formicidae, mais elle ne s'y oppose pas.

9. – Importance de l'architecture du métasoma

La présente étude souligne le rôle important joué par l'architecture abdominale dans l'évolution des lignées, chacune d'elles ayant des caractères biométriques et morpho-anatomiques définis dans un intervalle de variation limité, très fréquemment disjoint de celui des autres groupes.

Notre étude met en évidence une évolution séquentielle et conditionnelle, propre au métasoma qui ne devrait pas étonner : le processus postérograde. Il s'agit d'une transformation morphoclonale, vraisemblablement de nature thermodynamique, et non d'orthogénie au sens biblique. La segmentation qui est en effet implicite dans les homéobox, est reflétée dans la mise en place des somites au stade embryonnaire, puis est conservée au cours de la nymphose. Il est dès lors compréhensible que certaines transformations architecturales segmentaires suivent l'ordre imposé au départ par l'ordonnancement des gènes homéotiques dans l'ADN chromosomique, de la même façon que les gènes exprimés au niveau d'un segment tendent à l'être successivement dans les segments suivants (Lewis 1978; Deutsch 1994; Gehring 1999). Cette opportunité, décelable au niveau du métasoma ne l'est pas aux niveaux des pro-et mésosoma, sauf peut être très localement (c'est le cas du prospectus chez les Symphites, mais cette structure interne semble avoir atteint un état d'équilibre chez tous les Formicidae actuels, ou le même état quasi-stationnaire); on ne peut pas en revanche savoir ce qu'il en est chez les Armaniinae. En tout état de cause il conviendrait pourtant d'établir la chronologie exacte des évolutions architecturales les unes par rapport aux autres, ce qui n'a encore jamais été tenté (cela ne devrait pas être aisé). Les transformations de la partie postérieure du métasoma n'ont d'autre part pas été prises en compte (évolution du pygidium et des segments associés à l'appareil vulnérant).

RÉFÉRENCES

- AGOSTI D. 1995 A revision of the South American species of the ant genus Probolomyrmex. – Journal of the New York Entomological Society, **102**: 429-434.
- ASTRUC C., JULIEN J.F., ERARD C., LENOIR A. 2004 Phylogeny of ants based on morphology and DNA sequence data. – *Molecular Phylogenetics* and Évolution, 31: 880-893.
- BARONI URBANI C. 2000 Rediscover of the Baltic amber ant genus *Prionomyrmex. – Eclogae Geologicae Helvetiae*, **93** : 471-480.
- BARONI URBANI U., BOLTON B., WARD P.S. 1992 The internal phylogeny of ants. – *SystematicEntomology*, **17** : 301-309.
- BARONI URBANI C., DE ANDRADE M. 2003 The ant genus Proceratium. – Museo Regionale di science Naturali, Monograph, **36**: 492 p.

BECHLY G. 2000 – Mainstream cladistic versus Hennigian phylogenetic systematics. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, (A), 613 : 11 p.

- BITSCH J., BITSCH C., BOURGOIN T., D'HAESE C. 2004 The phylogenetic position of early hexapod lineages : morphological data contradict molecular data. – *Systematic Entomology*, **29** : 443-440.
- BOLTON B. 1990a The higher classification of the ant subfamily Leptanillinae. *Systematic Entomology*, **15** : 267-282.
- BOLTON B. 1990b Abdominal characters and status of the Cerapachyine ants. *Journal of Natural History*, **24**: 53-68.
- BOLTON B. 1990c Army ants reassessed : the phylogeny and classification of the Dorylinae section. *Journal of Natural History*, **24** : 1339-1364.
- BOLTON B. 1994 An identification guide to the ant genera of the world. – Harvard University Press : 222 pp.
- BOLTON B. 1995a A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa. *Journal of Natural History*, **29**: 1037-1056.
- BOLTON B., 1995b A new general catalogue of the ants of the world. Harvard University Press : 503 p.
- BOLTON B. 2003 synopsis & classification of Formicidae. *Memoirs of* the American Entomological institute, **71**: 370 p.
- BRANDAO C.F., DINIZ J.L., AGOSTI D., DELABIE J.H. 1999 Revision of the neotropical ant subfamily Leptanilloidinae. – Systematic Entomology, 24: 17-36.
- BROWN W.L. 1954 Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. *Insectes Sociaux*, 1:21–31.
- BROWN W.L. 1958 Contribution toward a reclassification of the Formicidae II. Tribe Ectatomminae. – Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 18 : 173-182.
- BROWN W.L. 1960 Morphological taxonomic and other notes on ants. Wasmann Journal of Biology, 8: 241-250.
- BROWN W.L. 1965 Contributions to the reclassification of the Formicidae. IV. Tribe Typhlomyrmecini. *Psyche*, **72**: 65-78.
- BROWN W.L. 1975 Contribution toward a reclassification of the Formicidae V. Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachyni,

Remerciements – Je dois beaucoup de remerciements à mesdames Casevitz-Weulerse, Villemant et Lachaise pour leur aimable accueil dans leur laboratoire, à Madame Guillaumin et à S. Lacau qui sont les auteurs des photographies à balayage. Je remercie B.L. Fisher pour un indispensable spécimen d'*Adetomyrma* et P. Ward pour l'autorisation d'utiliser des phographies de son étude sur *Adetomyrma venatrix*, ainsi que tous ceux qui m'ont communiqué de nombreuses espèces de fourmis ou d'autres aculéates particulièrement utiles à la présente étude : H-P. Aberlenc, M. De Andrade, H. Chevin, J. Delabie, H. Le Ruyet, G. Legoff, S. Lacau, M. Lamotte, P. Jaisson, S.O. Shattuck, et à tous ceux qui m'ont aimablement cédé des spécimens de leurs récoltes. Je remercie A. Nel pour la relecture amicale et particulièrement patiente du présent travail.

Cylindromyrmecini, Acanthostichini and Aenictogitini. – *Search in Agriculture, Entomology*, Ithaca, **5**: 1-116.

- CRAMPTON G.C. 1931 A phylogenetic study of the posterior metathoracic and basal abdominal structures of insects, with particular reference to the Holometabola. – *Journal of the New York Entomological Society*, **39** : 323-357.
- DARLU P., TASSY P. 1993 *Reconstruction phylogénétique. Concepts et méthodes.* – Masson : 245 p.
- DE ANDRADE M., BARONI URBANI C. 2003 The Baltic Amber ant genus *Bradyponera*, with description of two new species and a reassessment of the Proceratiini genera. – *Revue Suisse de Zoologie*, **110**: 913-918.
- DEUTSCH J. 1994 La drosophile : des chromosomes aux molécules. J. Libbey Eurotext : 112 p.
- DLUSSKY G.M. 1983 A new family of Upper Cretaceous Hymenoptera : an intermediate link between the ants and the Scolioid. – *Paleontological Journal*, 17 : 63-76.
- DLUSSKY G.M., BROTHERS D.J., RASNITZYN A.P. 2004 The first Late Cretaceous ants from Southern Africa, with comments on the origin of the Myrmicinae. – *Insects Systematics and Évolution*, 35: 1-13.
- GEHRING W.J. 1999 La drosophile aux yeux rouges. Jacob ed. : 304 p.
- GOTWALD W.H. 1969 Comparative morphological study of the ants, with particular reference to the mouthparts. *Cornell University, Agricultural Experiment Station, Memoirs*, **408** : 150 p.
- GRIMALDI D., AGOSTI D., CARPENTER J.M. 1997 New and rediscovered primitive ants in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationship. – *American Museum Novitates*, 2308 : 1-43.
- GRIMALDI D., AGOSTI G. 2000a The oldest ants are cretaceous, not Eocene; comment. – *The Canadian Entomologist*, **132**: 691-693.
- GRIMALDI D., AGOSTI G. 2000b A Formicinae in New Jersey cretaceous amber and early evolution of ants. – *Proceedings of the National Academy* of Sciences, 97 : 13978-13683.
- HASHIMOTO Y. 1996 Skeletomuscular modifications associated with the formation of an additional petiole on the anterior abdominal segments in aculeate Hymenoptera. – *Japanese Journal of Entomology*, 64 : 340-356.
- HASHIMOTO Y. 1991 Phylogenetic study of the family Formicidae based on the sensillum structures on the antennae and the labia palpi. – *Japanese Journal of Entomology*, **59** : 125-140.
- HERMAN H.R. 1969 The Hymenopteran poison apparatus. Evolutionary trends in three clearly related subfamilies of ants. – *Journal ot the Georgian Entomological Society*, 4 : 133-141.
- HÖLLDOBLER B., WILSON E.O. 1990 The ants. Springer-Verlag ed. : 732 p.
- HÖLLDOBLER B., OBERMEYER M., PEETERS C. 1996 Comparative studies of the metatibial gland in ants. – Zoomorphology, 116 : 157-167.
- JANET C. 1898 Sur les limites morphologiques des anneaux du tégument et sur la situation des membranes articulaires chez les Hyménoptères arrivés à l'état d'imago. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 126 : 435-439.

KELLER R.A. 2000 – Cladistics of the tribe Ectaommini : a reappraisal. – Insect Systematics & Évolution, 31: 59-64.

- KUGLER C. 1978 A comparative study of the myrmicine sting apparatus. – Studia Entomologica, 20 : 413-548.
- KUGLER C. 1991 Stings of ants of the tribe Ectatomminae. Insecta Mundi, 5 : 153-166.
- LATTKE J.E. 1994 Phylogenetic relationships and classification of Ectatommine ants. *Entomologica Scandinavica*, **25** : 105-119.
- LEWIS E.B. 1978 A gene complex controlling segmentation in *Drosophila*. – *Nature*, **276** : 565-570.
- MICHENER C.D. 1944 Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees. – Bulletin of the American Museum of Natural History, 82 : 155-301.
- MICHENER C.D. 2000 *The bees of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore and London : ix-xiv + 913 p.
- ONISHI H., IMAI H.T., YAMAMOTO M.T. 2003 Molecular phylogenetic analysis of ant subfamily relationship inferred from rDNA sequences. – Genes Genetic Systematics, 78: 419-425.
- PERFIL'EVA K.S. 2002 Wing venation in army ants and its importance for phylogenetic analysis. – *Entomological Review*, 82 : 1065-1076.
- PERRAULT G.H. 1999 L'architecture thoracique associée à la jonction pronoto-mésothoracique des ouvrières de fourmis. Intérêt pour la phylogénie du groupe (Hymenoptera Formicidae). – Annales de la Société Entomologique de France (N.S.), 35: 125-163.
- PERRAULT G.H. 2000 Les Probolomyrmex, nouvelle sous-famille pour le genre Probolomyrmex (Hymenoptera Formicidae). – Bulletin de la Société Entomologique de France, 105 : 253-272.

- POINAR G., BARONI URBANI C.B., BROWN A. 2000 The oldest ants are Cretaceous, not Eocene; reply. – *The Canadian Entomologist*, 132 : 695-696.
- SAUX C., FISHER B.L., SPICER G.S. 2004 Dracula ant phylogeny as inferred by nuclear 28SrDNA sequences and implications for ant systematics (Hymenoptera Formicidae, Amblyoponinae). – *Molecular Phylogenetics and Évolution*, 33: 457-468.
- SHATTUCK S.O. 1992 Higher classification of the ant subfamilies Aneuretinae, Dolichoderinae, and Formicinae. – Systematic Entomology, 17: 199-206.
- SHORT J.R.T. 1959 On the skeleto-muscular mechanisms of the anterior abdominal segments of certain adult Hymenoptera. – *Transactions of* the Royal Entomological Society of London, 11 : 175-203.
- SNODGRASS R.E. 1935 Principles of insect morphology. Mc Graw Hill ed., New York : ix + 667 p.
- SNODGRASS R.E. 1956 The anatomy of the honey bee. Cornell University press. Ithaca, New York : 334 p.
- TAYLOR R.W. 1978 Nothomyrmecia macrops : a living-fossil ant rediscovered. – Science, 210 : 979-985.
- WARD P.S. 1990 The ant subfamily Pseudomyrmecinae : generic revision and relationship to other formicids. – Systematic Entomology, 15 : 449-489.
- WARD P.S. 1994 Adetomyrma, an enigmatic new ant genus from Madagascar and its Implications. Systematic Entomology, 19: 159-175.
- WARD P.S., BRADY S. G. 2003 Phylogeny and biogeography of the ant subfamily Myrmeciinae. – *Invertebrate Systematics*, 17: 381-386.