

# ETUDE DES POPULATIONS MAROCAINES DE LA SUPERESPECE *CAMPONOTUS CRUENTATUS* LATREILLE. MISE EN EVIDENCE DE *CAMPONOTUS OBSCURIVENTRIS* SP. N. (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

H. Cagniant \*

## RESUME

L'étude de 72 échantillons de populations marocaines de *Camponotus* (superspecies) *cruentatus* Latr. et de 7 autres échantillons de diverses provenances dont les types originaux des «variétés» *cruentior* Santschi, 1931 et *lindbergi* Santschi, 1931 a été réalisée à l'aide de méthodes d'analyses multivariées (ACP, AFD) et d'après l'observation des caractères morphologiques des trois castes. On propose de rassembler dans une superespèce, *Camponotus* (supersp.) *cruentatus* Latr., les trois espèces vicariantes: *Camponotus cruentatus* (Latreille, 1802) répartie du Haut Atlas au nord de l'Italie, *Camponotus obscuriventris* sp. n. du Haut Atlas de Marrakech, avec une population marginale au Tizi-n-Test et *Camponotus pexus* Santschi, 1929 du Haut Atlas extrême occidental et Souss, dont la validité est confirmée. Les formes *cruentior* Sants. et *lindbergi* Sants. représentent des morphotypes régionaux de *C. cruentatus* (Latr.) (respectivement du Rif et du Moyen Atlas d'Azrou) à côté d'autres morphotypes localisés à d'autres régions. Les populations du Midi méditerranéen français correspondent à la «forme typique» *cruentatus* de Latreille. Outre la variation taxonomique, des variations de coloration et des modifications des proportions corporelles sont mises en évidence en relation avec les conditions écologiques locales: les populations des localités froides et humides (en altitude ou en zone forestière) présentent une mélanisation des colorations et un raccourcissement relatif des scapes et tibias. L'hypothèse d'une origine marocaine de la superspecies *C. cruentatus* Latr. est présentée.

**Mots clés:** Fourmis, Maroc, spéciation, superespèce *Camponotus cruentatus* Latr., taxonomie, *Camponotus obscuriventris* sp. n.

## ABSTRACT

**Study of the superspecies *Camponotus cruentatus* Latr. in Morocco. Description of *Camponotus obscuriventris* sp. n. (Hymenoptera, Formicidae).**

Multivariate analysis (PCA, DFA) and morphological data have been used to study 72 Moroccan population samples of *Camponotus* (superspecies) *cruentatus* Latr. and 7 samples of various origins including the original types of «varieties» *cruentior* Santschi, 1931 and *lindbergi* Santschi, 1931. A new taxonomy of the ant-group *Camponotus cruentatus* is propounded, as including a single superspecies *Camponotus cruentatus* Latr. with three vicariant species: *Camponotus cruentatus* (Latreille, 1802) distributed from the High Atlas to North of Italy, *Camponotus obscuriventris* sp. n., located in the High Atlas of Marrakech, with a marginal population in the Tizi-n-Test and *Camponotus pexus* Santschi, 1929 from the extrem western High Atlas and Souss; its validity as a good species is corroborated. The morphs *cruentior* Sants. and *lindbergi* Sants. of *C. cruentatus* (Latr.) are regional morphotypes (from Rif and Middle Atlas of Azrou, respectively) besides other regional morphotypes. The population from southeastern France was found corresponding to Latreille's *cruentatus* typical form. The obviousness of colours changes and alterations of body part proportions in relation to local ecological conditions are shown; populations from cold and damp localities (in elevated or in forest stations) present generally a darkening of the coloration patterns and a shortening of the scapes and tibiae. A hypothesis of a Moroccan origin for the superspecies *C. cruentatus* Latr. is presented.

**Key words:** Ants, Morocco, speciation, superspecies *Camponotus cruentatus* Latr., taxonomy, *Camponotus obscuriventris* sp. n.

\* Lotissement St. Sernin. Vieille Toulouse. Castanet, 31320, France.

## INTRODUCTION

*Camponotus cruentatus* Latreille, 1802, «au sens large» existe depuis le nord de l'Italie, la région méditerranéenne française, l'Espagne, jusqu'au Maghreb (BARONI URBANI, 1971). Au Maroc il se trouve de Tanger à l'Atlas de Marrakech; SANTSCHI (1931) avait décrit deux «variétés» marocaines: *Camponotus cruentatus* var. *cruentior* Santschi, 1931 de Tanger, auquel il rapportait quelques ouvrières du sud de l'Espagne et *C. cruentatus* var. *lindbergi* Santschi, 1931, types d'Azrou (cotypes d'Amizmiz, sic).

Dans une publication précédente (CAGNIANT, 1985a), nous avons montré que les populations marocaines de *Camponotus cruentatus* «au sens large» se différenciaient effectivement en plusieurs groupes dont le statut taxonomique ne pouvait encore être défini; la raison première de cette note était de montrer par ailleurs la validité de *Camponotus pexus* Santschi, 1929 en tant que bonne espèce.

Le présent travail reprend l'étude des populations marocaines de *C. cruentatus* s. l. à partir d'un échantillonnage récolté dans de nombreuses localités marocaines. Les populations du Haut Atlas occidental (ou Atlas de Marrakech) nous paraissent constituer une espèce distincte, *Camponotus obscuriventris* sp. n., vicariante de *Camponotus cruentatus* (Latr.) proprement dit, représenté lui-même par divers morphotypes dans les autres régions du pays. *C. pexus* Sants. est pour sa part, localisé au Maroc sud-ouest. Ces trois formes vicariantes constituent ainsi une «superespèce» (superspecies au sens de DUBOIS, 1988: 110; notation suivant BERNARDI, 1956: 238 et 239).

## MATERIEL ET METHODES

*Liste et provenance des échantillons* (carte, fig. 1)

Tous les prélèvements proviennent de grosses colonies. Dans les localités citées, *Camponotus cruentatus* (Latr.) ou *C. obscuriventris* sp. n. sont abondants, faisant généralement plus de 10 % des fourmières. Chaque échantillon est constitué de 18 ouvrières majors (voir plus bas), prises sur le terrain en mai de l'année indiquée. Les sexués mâles et femelles ailés ont été obtenus par élevage de la colonie au laboratoire; lorsqu'une seule femelle est annoncée, il s'agit de la reine capturée au nid. Toponymie d'après la carte au 1/100000 du Maroc. Abréviations: R = Rif; MC = Meseta Centrale; MA = Moyen Atlas; ABM = Atlas de Beni Mellal; HAO = Haut Atlas occidental; HAC = Haut Atlas central; ADT = Atlas de Demnat-Telouet; IS = échantillon d'individus introduit à titre «supplémentaires» dans l'analyse en composant principale (ACP).

1. Ras Mazari, SE de Tetouan, près d'Oued Laou, R. Cap sur la Méditerranée; matorral à Chênes coccifères avec Lentisque, Arbousier, Lavande, Palmier nain, Asparagus, Lierre, planté de Pins d'Alep espacés. Sol sablonneux sur schistes cristallins en exposition Nord; 60 m. 1986. 4 ♀♀, 20 ♂♂.

2. Idem, autre colonie.

3. Cabo Negro, entre Ceuta et Tetouan, R. Promontoire sur la Méditerranée, planté en Pins sur Oliviers, Lentisques, Arbousiers, Chênes lièges et Cistes à feuilles de sauge. Gneiss; exp. E; 40 m. 1986. 3 ♀♀, 12 ♂♂.

4. Dar Chaoui, route de Tetouan à Larache, R. Matorral arboré à Chênes coccifères avec Olivier, Lentisque, Filiaire, Arbousier, Palmier nain. Calcaire et terra-rossa; exp. S; 70 m. 1987. 1 ♀.

5. Jbel Kebir, W de Tanger, R. Matorral à Chêne liège, Chêne coccifère, Myrte, Filiaire, Bruyère, Olivier, Lentisque, Arbousier, Palmier nain, Lavande, Asphodèles. Grès et schistes; exp. W; 250 m. 1987.

6. Aïn er Rami, près de Chaouen, R. Matorral arboré de Chêne liège, Arbousier, Lentisque, Bruyère, Filiaire, Ciste à feuilles de sauge. Grès et schistes; exp. SW; 400 m. 1986.

7. Jbel Setsou près de Bab Taza, E de Chaouen, R. Matorral arboré à Chêne liège, Arbousier, Cytise, Cistes divers, Bruyère, Laurier Tin. Grès; exp. SW; 1.200 m. 1987.

8. Jbel Bou Slimane, idem. Taillis de Chêne vert avec quelques Chênes zéens, Erables, Lauriers Tin et Pivoines. Dolomie; exp. NW; 1.550 m. 1987. 1 ♀.

9. Jbel Lakraa, Talasemtane, idem. Forêt de Sapins de l'Atlas espacés avec If, Houx, Erables, Pivoine, Daphné, Clinopode. Dolomie calcaire; exp. NW; 1.750 m. 1987. 1 ♀.

10. Bab Bered vers Ktama, R. Forêt assez dense de Chênes lièges, Chênes tauzins et nombreuses herbacées. Grès et schistes; exp. NW; 1.300 m. 1986.

11. Environs de Debdou, SE de Guercif, MA oriental. Matorral mixte à Chêne vert et Genévrier oxycèdre, Filiaire, Thuya, Romarin, Palmier nain, divers Cistes et quelques Pins d'Alep. Calcaires; exp. N; 1.350 m. 1988.

12. Si Mejbeur, Tazzeke, S de Taza. Matorral pâturé de Chênes verts et Genévriers oxycèdres, Cistes sur calcaire; exp. S; 1.400 m. 1986.

13. Bab bou Idir, Tazzeke. Clairière à buissons épars de Cistes, Genêts et Cytises en bordure de la forêt de Chênes lièges et Chênes des Canaries. Gneiss; exp. NW; 1.450 m. 1986. 6 ♀♀, 12 ♂♂.

14. Jbel Tazzeke proprement dit. Clairière herbue dans la Cédraie culminale parsemée de petits Cèdres, Cistes, Chênes verts et Hélianthes. Schistes; exp. N; 1.850 m. 1987. 1 ♀.

15. Jbel Mouchchene, région d'Oulmès, MC. Forêt claire de Chênes lièges, Cistes, Lavande et Thym. Schistes; exp. W; 860 m. 1985. 1 ♀.

16. Environs d'Azrou, MA. Forêt clairière de Cèdres avec nombreuses herbacées. Dolomie; exp. NW; 1.600 m. 1982. 5 ♀♀, 20 ♂♂.

17. Idem. Clairière à herbacées dans la forêt mélangée de Cèdres et Chênes zéens. Dolomie; exp. NW; 1.450 m. 1985. 1 ♀.

18. Jbel Bou Jirirh entre Azrou et Ifrane. Haut taillis de Chênes verts avec Arbousier, Ciste à feuilles de sauge et Ciste de Montpellier, Epinevinette, nombreuses herbacées. Dolomie; exp. N; 1.700 m. 1982. 1 ♀.

19. Ifrane, MA. Clairière à herbacées et Epinevinette dans la cédraie atlantique. Dolomie et basalte; exp. NW; 1.550 m. 1986.

20. Jbel Hebri, S d'Azrou, MA. Matorral bas à Genêts et herbacées au flanc du volcan. Basalte; exp. SW; 2.000 m. 1982. 1 ♀.

21. N'Talzast entre Aïn Leuh et Aïn Kahla, MA. Steppe arborée à Genévrier thurifère avec buissons de Chênes verts et Buplèvre sur roccaille calcaire; exp. N; 1.900 m. 1982.

22. Jbel Tamrabt, NE d'Ifrane, MA. Futaie de Pins maritimes mélangée de Chênes verts avec Filiaire, Cytise arboré, Genévrier oxycèdre, Cistes divers, Asphodèles, Laurier Tin. Dolomie sableuse; exp. NE; 1.700 m. 1982. 1 ♀.

23. Forêt de Jaaba, N d'Ifrane, MA. Clairière dans la futaie dense de Chênes zéens, Epinevinettes, Asphodèles et nombreuses herbacées. Basalte; exp. NW; 1.400 m. 1982.

24. Route d'El Hajeb, MA. Pâturage à Asphodèles en avant

POPULATIONS MAROCAINES DE *CAMPONOTUS CRUENTATUS*

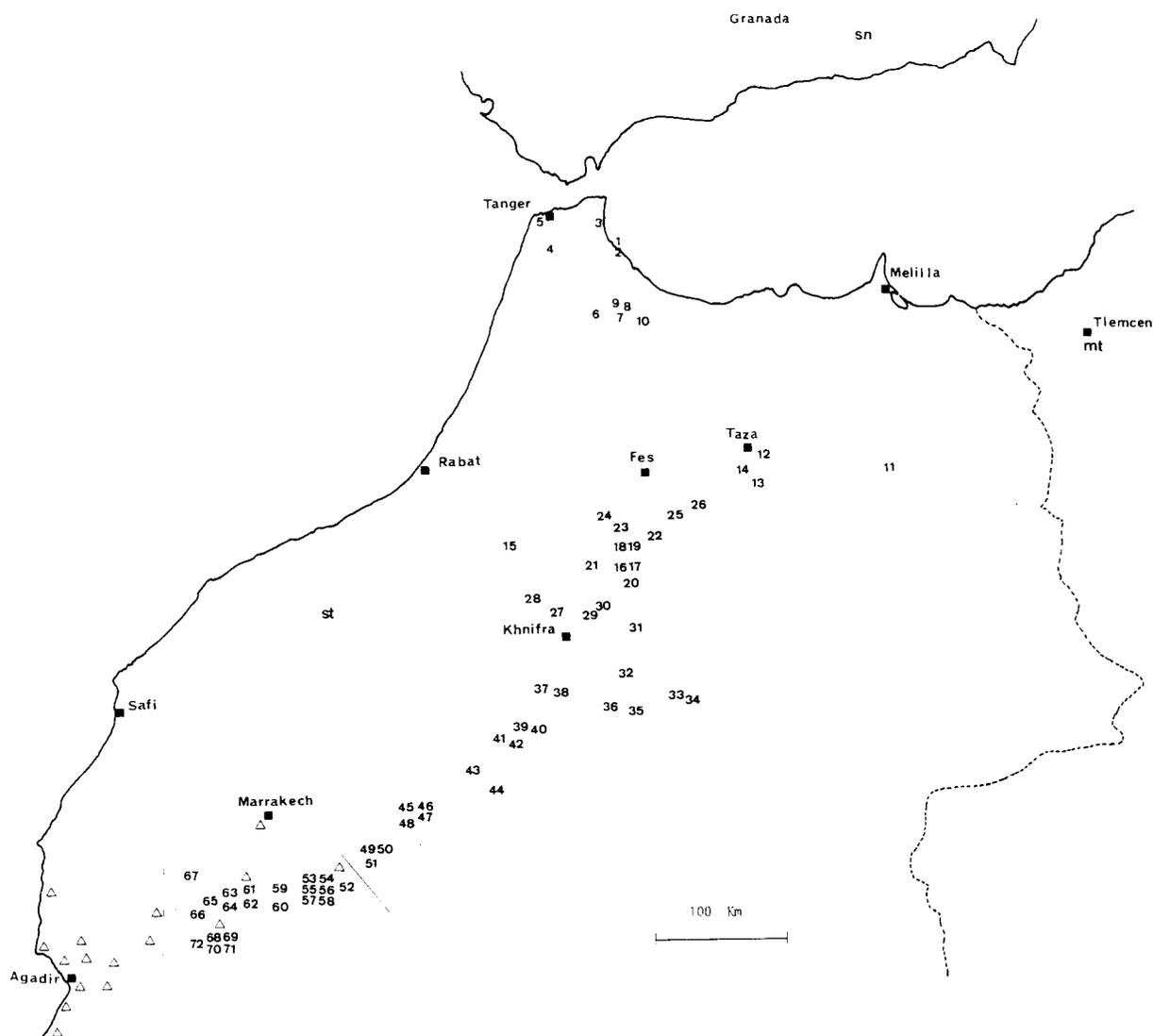


Fig. 1.—Carte des localités d'échantillonnage (voir texte); les 2 traits indiquent les limites théoriques est et ouest de *Camponotus obscuriventris* sp. n. Triangles: Localités connues de *C. pexus* Sants.

Fig. 1.—Map of sampling localities (see text); the two lines indicate the theoretical eastern and western limits of *Camponotus obscuriventris* sp. n. Triangles: Known localities of *C. pexus* Sants.

d'un taillis bas de Chênes verts. Dolomie; exp. NW; 1.280 m. 1982.

25. Ei Jemel près de Boulmane, S de Sefrou, MA. Matorral bas à Chênes verts et Buis des Baléares, Genévrier oxycèdre, Hélianthèmes, Thyms. Calcaire et terra rossa; exp. NE; 1.750 m. 1988. 1 ♀.

26. Tizi n'Tiskrine, E de Sefrou, MA. Taillis bas de Chênes verts, Genévriers oxycèdres, et Cistes envahi de Diss et Asphodèles sur schistes; exp. W; 1.600 m. 1987.

27. Jbel Tachenrhout, N de Khnifra, MC. Erme arborée d'Asphodèles, Lavandes, Palmiers nains, sous frutescentes et herbacées variées, clairsemée de Chênes verts et Chênes lièges. Schistes; exp. NW; 1.450 m. 1982.

28. Environs d'Aguelmouss, NW de Khnifra, MC. Maquis clair de Chênes lièges et Cistes. Schistes; exp. N; 1.200 m. 1982.

29. Forêt d'Ajdîr, E de Khnifra, MA. Bordure de la cédraie

équienne; matorral arboré de Chênes verts et Genévriers oxycèdres sur calcaire en dalles; exp. W; 1.850 m. 1982. 1 ♀.

30. Jbel Irhoud, idem. Clairière à herbacées discontinues avec buissons bas de Chêne vert broutés dans la vieille cédraie. Calcaire en dalles; exp. W; 1.820 m. 1986.

31. Senoual près du Col du Zad au NW d'Itzer, MA. Cédraie continentale équienne claire à Hélianthèmes. Dolomie; exp. N; 2.200 m. 1982. 1 ♀.

32. Tizi Tanaout ou Filal, route de Khnifra à Midelt. Clairière caillouteuse à herbacées rares dans la forêt espacée basse de Chênes verts. Dolomie; exp. W; 2.000 m. 1988.

33. Jbel Ayachi, SW de Midelt, HA de Midelt. Rocaille à buissons de Chêne vert, Genévrier rouge et Genévrier oxycèdre sur lithosol de calcaire délité; exp. N; 1.730 m. 1982. 8 ♀♀, 12 ♂♂.

34. Idem, autre colonie; 1.820 m.

35. Jbel Tagount, S de Tounfite, HAC. Vielle cédraie xéro-

phile espacée avec Chêne vert et Genévrier oxycèdre rares sur schistes marneux donnant un lithosol caillouteux; exp. NW; 2.170 m. 1988.

36. Si Yahia ou Youssef, Jbel Masker, HAC. Cédraie xérophile assez dense. Schistes marno-calcaires; exp. NW; 2.000 m. 1988.

37. Jbel Tizi n'Oudi au dessus de Koumch, E de Qaçbat Tadra ABM. Taillis haut pâturé de Chêne vert, Genévrier oxycèdre, Ciste villeux. Calcaire; exp. NW; 1.600 m. 1984. 7 ♀♀, 19 ♂♂.

38. Idem, au dessus de la Maison Forestière de Koumch. Matorral mixte à Chêne vert, Thuya, Lentisque, Filaire, Palmier nain, Genévrier oxycèdre, Caroubier, Arbousier, Asphodèle, Cistes. Calcaire; exp. NE; 1.150 m. 1987.

39. Arhbal, NE de Beni Mellal, ABM. Matorral bas de Chênes verts sur calcaires en dalles; exp. NW; 1.950 m. 1984. 1 ♀.

40. Idem, vers 1.700 m. 1987.

41. Ain Ait Amir, à l'E d'Affourer et au N de Bin el Ouidane, ABM. Pâturage à Chardons et autres herbacées en avant du taillis de Chênes verts sur argile de décomposition du calcaire; exp. N; 1.400 m. 1987. 1 ♀.

42. Idem, 1988.

43. Ait Mhammed, au S d'Azilal, HAC. Chênes verts rélictuels sur rocaille calcaire; exp. N; 1.700 m. 1988.

44. Aqqa-n-Tamda au pied du Jbel Agoudal, HAC. Rocaïlle à xérophites épineux, Buplèvre, Euphorbe et Armoise sur calcaire en dalles; exp. SW; 2.200 m. 1988. 1 ♀.

45. Jbel Aghri, près de Demnat, ADT. Reboisement ancien en Pins d'Alep, Cyprès, Eucalyptus sur Genévrier rouge, Chêne vert, Ciste à feuilles de sauge, Ononis, Lavande, Thym, Neprun, Asparagus. Calcaire argileux; exp. N; 1.100 m. 1981.

46. Idem, 1983. 18 ♂♂.

47. Idem, 1988.

48. Ait Khoulouf, SE de Demnat, ADT. Matorral à Genévrier rouge, Palmier nain parsemé de Pins d'Alep sur terra rossa et calcaire; exp. NE; 1.350 m. 1988. 1 ♀.

49. Jbel Ifrouane au dessus de Toufleht, ADT. Taillis varié de Chêne vert, Genévrier oxycèdre avec Chênes lièges et quelques pieds isolés de Chênes de Canaries ainsi qu'Arbousier, Ciste à feuilles de sauge et Ciste de Montpellier, Cytise, Genêt, Laurier Tin, Asphodèle, Scille. Grès; exp. NW; 1.750 m. 1987. 1 ♀.

50. Idem, 1990.

51. Idem. Matorral varié à Ciste à feuilles de laurier, Genévrier oxycèdre, Genêts, replanté de Cèdres. Grès; exp. NW; 2.100 m. 1990.

52. Vallée de l'Ourika, SE de Marrakech et S. d'Ait Ourir, HAO. Matorral et taillis pâturés de Chêne vert, Genévrier oxycèdre, divers Cistes ainsi que Caroubier et Filaire. Grès; exp. E; 1.150 m. 1990.

53. Tizi-n-Taslitan, Okaymeden au S de Marrakech, HAO. Matorral dense à cytises, Genêts, Ormenis, Genévrier oxycèdre, Stipa, Groseiller, Thym. Grès; exp. NE; 2.000 m. 1981.

54. Plateau de l'Okaymeden, HAO. Thuriféraie espacée à Buplèvre, Cytise de Balansa, Alyssum épineux fortement pâturée. Grès; exp. SW; 2.650 m. 1981.

55. Idem. Thuriféraie assez dense et herbue à Ormenis, Stipa, Groseiller, Chardons, Graminées diverses, autres herbacées et sous frutescentes vers 2.550 m. 1981.

56. Idem. Pâturage rocaïlleux à Buplèvre, Cytise, Alyssum, Daphné, Thym, Fétuques et autres Graminées; exp. NW; 2.050 m; 1987. 8 ♀♀, 12 ♂♂.

57. Idem. Matorral à Genêt et Isatis, Cytise, Buplèvre. Ormenis scarieux, Chardons, Stipa, Hélianthes, replanté de Cèdres; exp. NW; 2.090 m. 1988. 1 ♀.

58. Idem, 1990.

59. Piste de l'Azzen, S d'Asni, HAO. Matorral à Chêne vert, Genévrier rouge et Genévrier oxycèdre, Filaire, Lentisque, Cistes divers, Retame, Thym, Lavande, Cytise, Laurier Tin, Globulaire, Scille, Rose, Lotier marocain. Calcaire; exp. NW; 1.450 m. 1990. 1 ♀.

60. Jbel Toubkal, S d'Asni, HAO. Steppe à Genévriers thurifères peu nombreux et dégradés, xérophytes épineux et nombreuses herbacées Andésite; exp. W; 2.250 m. 1990.

61. Jbel Tighardine au dessus de Tizgui, E d'Amezmitz, HAO.

Perchis de Chênes verts et Genévriers oxycèdres, divers Cistes et Genêts, Thym, Asphodèle, avec quelques Pins d'Alep sur schistes; exp. NW; 1.550 m. 1987.

62. Jbel Azrou Wizem au S d'Amezmitz et de Tizgui, HAO. Taillis bas à Chênes verts, Genévriers oxycèdres, Cistes, Genêts, Filaire, Lavande et Asphodèle. Schistes; exp. N; 1.450 m. 1985. 1 ♀.

63. Pied du Tizi Ghourane, S d'Amezmitz et W de Tizgui, HAO. Erme à Asphodèles, Cistes, Lavande, Jasmin, Palmier nain. Schistes; exp. N; 1.300 m. 1983; 5 ♀♀, 20 ♂♂.

64. Idem, reboisé en Pins d'Alep. 1.340 m. 1985.

65. Jbel Allaghine, vers Azegour, SW d'Amezmitz, HAO. Matorral élevé à Genévriers rouges et oxycèdres, Cistes villeux, Filaire, Thym, Asphodèle, Carex. Calcaire marneux; exp. NW; 1.600 m. 1987.

66. Jbel Erdouz au S d'Amezmitz, HAO. Pâturage à xérophytes épineux; Buplèvre, Cytise de Balansa, Astragale d'Ibrahim, Ononis, Thym, Stipa, Armoise, Alyssum, Ormenis, Fétuque, Groseiller, sur calcschistes; exp. NW; 2.150 m. 1990. 1 ♀.

67. Adrar Ifersiwane au dessus de Souk as Sebt Mzouda, HAO. Matorral bas à Chênes verts dégradés au dessus de cultures de céréales. Schistes; exp. NW; 1.450 m. 1988.

68. Tizi-n-Test, route de Marrakech à Agadir, HAO. Taillis de Chênes verts et Genévriers oxycèdres épars avec Ciste à feuilles de laurier, Cytise de Balansa, Rétame, sur éboulis schisteux; exp. NE; 1.950 m. 1981. 1 ♀.

69. Idem, exp. W; 2.050 m. 1983.

70. Flanc de l'Adrar Guinnous à l'E du col. Matorral à Cistes à feuilles de laurier, Cytise de Balansa, Euphorbe de Nice, Graminées, sur rocaïlle calcaire; exp. NW; 2.240 m. 1985; 7 ♀♀, 27 ♂♂.

71. Idem, 1987.

72. Au dessus de la Maison Forestière d'Aghbar, au N de col. Matorral arboré à Cyprès de l'Atlas, Chênes verts, Genévriers oxycèdres, Rétame, Ephedra, Stipa, Buplèvre, Thym. Schistes; exp. NE; 1.900 m. 1981.

st (IS). Settat. Parc planté de Pins en bordure de la ville. Limon sableux; 360 m. 1986. 12 ♀♀.

mt (IS). Forêt de Moutas, S de Tlemcen, Algérie. Garrigue arborée à Chêne vert et Chênes zéens de Tlemcen sur dolomie karstique; exp. NW; 1.200 m. Mai 1966. 36 ♀♀, 1 ♀, 7 ♂♂ pris sur le terrain.

ch (IS). Route de Chréa, Atlas de Blida, Algérie. Futaie mixte claire de Chênes verts et Pins d'Alep à sous-bois de Cytise, Genêt, Genévrier oxycèdre, Calycotome. Schistes; exp. NW; 1.000 m. Avril 1966. 36 ♀♀, 3 ♀♀, 11 ♂♂ (sexués obtenus plus tard en élevage).

ba (IS). Bois de Lavall au pied de La Massane, près de Banyuls-sur-Mer, PO, France. Maquis clair de Chênes verts et Chênes pubescents, Cistes divers, Bruyère arborescente, Filaire, Genévrier oxycèdre. Genêt à balai. Schistes; exp. SW; 300 m. Juillet 1969. 54 ♀♀, 12 ♀♀, 20 ♂♂, pris sur le terrain.

sn (IS). Sierra Nevada, Andalousie, Espagne. Bois clairsemé de Chênes des Pyrénées. Schistes cristallins; 1.400 m. Juin 1977. 18 ♀♀. A. Tinaut, leg.

cu (IS). *Camponotus cruentatus* var. *cruentior* Sants., Tanger. 1 ♀ major type; coll. F. Santschi, Muséum de Bâle.

li (IS). *Camponotus cruentatus* var. *lindbergi* Sants., Azrou. 1 ♀ major type, même provenance.

p1 (IS). *Camponotus pexus* Sants.: Lot de référence de 27 ♀♀ majors du Cap Ghir, région d'Agadir, Maroc, 1990.

p2 (IS). *Camponotus pexus* Sants.: Idem, d'Imi-n-Tanaout, partie extrême occidentale du Haut Atlas, Maroc, 1988. 20 ♀♀, 6 ♀♀, 10 ♂♂ pris sur le terrain.

### Principe de l'échantillonnage

Les fourmis du genre *Camponotus* Mayr, 1861 présentent généralement un net polymorphisme des ouvrières au sein d'une même colonie, en relation avec un système de castes évolué (BUSHY *et al.*, 1985).

POPULATIONS MAROCAINES DE *CAMPONOTUS CRUENTATUS*

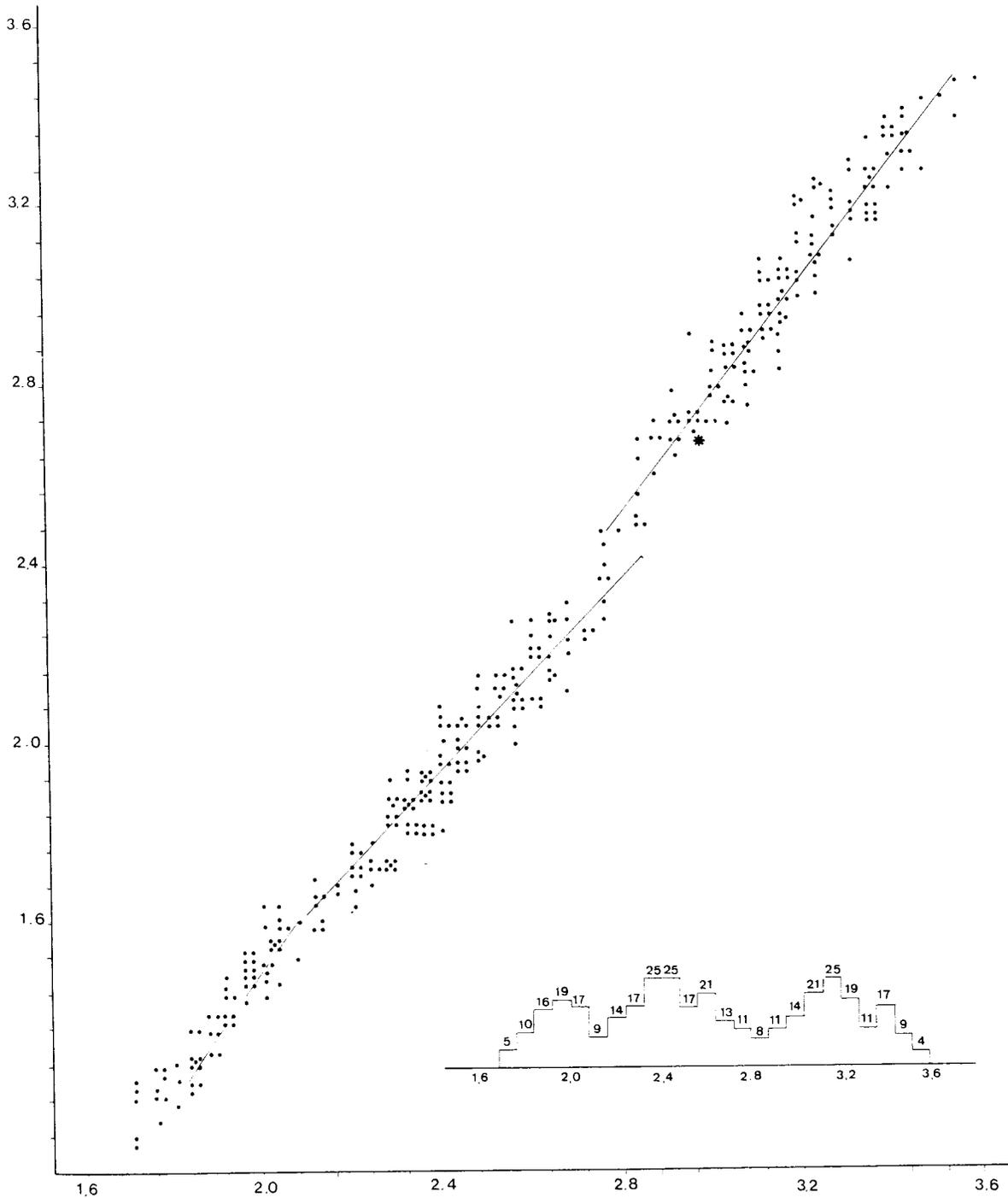


Fig. 2.—Allométrie de la longueur et de la largeur de la tête chez *Camponotus cruentatus* «variété» *linbergi* Sants. d'Azrou. n = 342. Etoile: position de la reine. Les droites sont les droites de régression obtenues pour chaque catégorie d'ouvrières: Majors (n = 121): r en données brutes = 0,977; pente = 1,301; k (après transformation log. = 1,39). Ouvrières moyennes (n = 153): r = 0,961; pente = 1,151; k = 1,30. Ouvrières petites (n = 53): r = 0,930; pente = 1,374; k = 1,42. Ouvrières minimales (?) (n = 15). En bas: distribution trimodale des longueurs de tête.

Fig. 2.—Allometry of head length and head with in *Camponotus cruentatus* «variety» *linbergi* Sants. from Azrou N = 342. Star: queen position. The lines are the regression lines obtained for every worker caste: Major (n = 121): r (raw data) = 0.977; slope = 1.301; k (equilibrium constant) = 1.39. Media (n = 153): r = 0.961; slope = 1.151; k = 1.30. Minor (n = 53): r = 0.930; slope = 1.374; k = 1.42. Very small workers (?) (n = 15). Below: Trimodal distribution of head lengths.

La taille corporelle montre une large amplitude de variation et les proportions relatives des différentes parties du corps ne restent pas équivalentes, elles basculent pour certains niveaux de taille; l'on parle d'«allométrie des caractères» ou de «changement de phase du polymorphisme» que l'on peut interpréter par des ajustements polynomiaux (WILSON, 1953; BARONI URBANI, 1976). Dans notre cas, l'étude d'une fourmilière de la région d'Azrou (MA) prélevée avec la reine, permet de distinguer au moins deux ruptures de pente lorsque l'on représente la covariation entre longueur et largeur de la tête des ouvrières (fig. 2); par exemple, la tête devient proportionnellement moins large lorsque sa longueur devient inférieure à 2,80 mm.

Ce polymorphisme peut être affecté par les circonstances écologiques ou sociales auxquelles sont soumises les colonies. Chez *Camponotus ligniperda* (Latreille, 1802) et chez *Camponotus foreli* Emery, 1881, on constate que la taille des ouvrières varie avec l'âge de la reine (LEUTERT, 1982; ESPADALER *et al.*, 1990); chez *C. ferruginea* (Fabricius, 1798), les ouvrières atteignent une taille plus conséquente, avec davantage de majors dans les fourmilières plus peuplées et plus mûres, des phénomènes aléatoires pouvant aussi intervenir (FOWLER, 1986, 1987).

Il est donc nécessaire de standardiser les échantillons lorsque l'on désire les comparer à partir de données biométriques. La longueur céphalique a été retenue comme variable de référence; elle est en effet bien représentative des variations de taille (elle présente une corrélation linéaire maximale avec le premier facteur de l'ACP). En outre, seules les ouvrières majors ont été prises en considération dans chaque échantillon, afin de «maximaliser» les variations morphométriques (sur un plan pratique, les erreurs relatives de mesure sont plus faibles sur les gros individus; sur le plan taxonomique, les allométries sont plus différenciées). Comme on l'a déterminée ci-dessus, la valeur de 2,80 mm a été retenue comme seuil inférieur de Lte; les maxima trouvés ne dépassant guère 3,50 mm, on a distingué 9 classes de fréquence de 0,08 mm d'intervalle (la dernière n'ayant pas de limite supérieure). Afin d'équilibrer les échantillons, on a sélectionné 2 ouvrières par classe, soit 18 ouvrières au total pour chaque prélèvement de la liste ci-dessus. Les variables mesurées (au dispositif Wild MMS 235) sur chaque individu sont les suivantes: Lte (longueur de la tête), lat (largeur de la tête), Lsc (longueur du scape), Lwb (longueur du thorax-épinotum dite «de Weber», lth (largeur au pronotum), Lt3 (longueur du tibia III), lec (largeur maximum en vue de dessus de l'écaïlle pétiolaire) et hth (hauteur de l'alitrone chez les sexués). Le pourcentage d'erreur sur les mesures (%ME) peut être esti-

mé par une méthode dérivée de l'analyse de variance et covariance (BAILEY et BYRNES, 1990); dans le cas présent, une simulation portant sur 36 individus mesurés 3 fois pour toutes les variables fournit un %ME toujours inférieur à 0,05 %.

#### *Procédés de traitement statistique*

Ils font appel aux analyses multivariées (ACP, AFD) où chaque échantillon est représenté par son barycentre; on trouvera leur exposé dans CAGNIANT *et al.* (1991). Par suite du biais dirigé introduit par le mode d'échantillonnage, Lte ne peut intervenir comme «variable active» et a été traitée ici en tant que «variable supplémentaire» (ne participant pas au calcul des CP); de même pour lec, dont l'amplitude de variation est très faible et qui ne diffère pas statistiquement d'un groupe à l'autre. Par suite de l'homogénéité des distributions (toutes les fréquences étant rendues égales), la distribution des rapports entre variables ne peut être considérée comme normale; les écarts-types présentés n'ont donc qu'une valeur indicative.

#### *Répartitions des colorations sur le gastre*

Elles ont été définies à partir d'individus vivants adultes. Les immatures présentant des parties claires plus étendues qui s'assombrissent par la suite avec la sclérisation des téguments; les teintes s'atténuent sur les insectes morts. La figure 4 représente les principales répartitions observées.

#### *Génitalia*

Elles apparaissent assez uniformes chez les *Camponotus* et de peu de valeur diagnostique entre espèces apparentées contrairement à d'autres genres (en particulier chez les *Myrmicinae*). Les valves moyennes (organes «taxonomiquement sensibles» chez les fourmis) des échantillons de mâles disponibles sont représentées (fig. 5).

## RESULTATS NUMERIQUES

#### *Analyses multivariées (fig. 3)*

Les deux premières composantes principales de l'ACP restituent 93,1 % de la variance totale, CP3 n'en représentant que 2,6 %. CP1 est un axe général de taille (toutes les variables ont avec lui de fortes corrélations linéaires) mais aussi de forme (toutes les

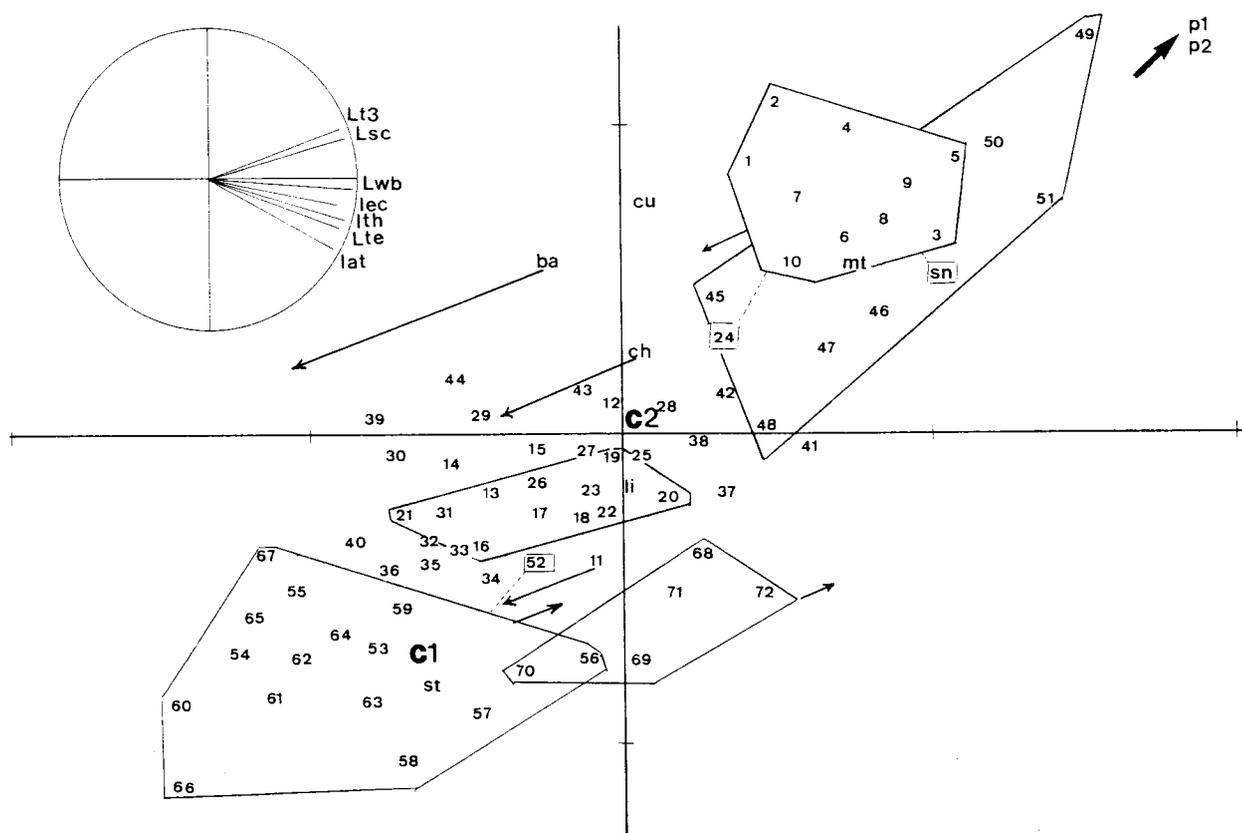


Fig. 3.—Analyse en composantes principales sur les ouvrières majors: facteurs 1 (horizontal) et 2 (vertical); barycentres des échantillons actifs et des IS (voir texte). C1 et C2 sont les centres de gravité des groupes d'échantillons attribués respectivement à *Camponotus cruentatus* (Latr.) et à *C. obscuriventris* sp. n. Les flèches indiquent la position des barycentres ou des groupes de barycentres sur CP3. La grosse flèche indique la direction des deux échantillons de *C. pexus* (coordonnées moyennes de p1 et p2: sur CP1 = 1,89; sur CP2 = 2,25; sur CP3 = 2,80). Inertie liée aux axes: CP1 = 83,8%; CP2 = 9,3%; CP3 = 2,8%. Contribution en % des variables aux axes 1, 2, et 3: lat = 18,8, 34,9, 1,2; Lsc = 19,0, 29,0, 49,9; Lwb = 21,7, 0,3, 0,5; lth = 20,8, 12,9, 0,1. En haut, à droite: disposition des variables sur le cercle unité pour le plan CP1-CP2.

Fig. 3.—Principal components analysis on workers: component axis 1 (horizontal) and 2 (vertical): barycentres of active samples and supplementary individuals (see text). C1 and C2: gravity centers of the two groups of samples assigned to *Camponotus cruentatus* (Latr.) and *C. obscuriventris* sp. n., respectively. The arrows indicate the barycenter (or groups of barycentres) position for the third axis. 1 division = 1 PC unity. Inertia bound with the axes: PC1 = 83.8%; PC2 = 9.3%; PC3 = 2.6%. Contribution of the variables to the axes PC1, 2 and 3 in percentages: Head width = 18.8; 34.9; 1.2; Scape length = 19.0; 29.0; 49.9; Thorax-propodeum length = 21.7; 0.3; 0.5; Thorax width = 20.8; 12.9; 0.1; Tibia III length = 19.6; 22.9; 48.4. Surrounded: barycentres of the Rif population (samples n.° 1-10), of Middle Atlas of Azrou (n.° 17-23), of *C. obscuriventris* sp. n. from the High Atlas of Marrakech (n.° 52-67) and from the Tizi-n-Test (n.° 68-72). Mean scores of the two samples of *C. pexus* Sants. (direction of the big arrow): on PC1 = 1.98; PC2 = 2.25; PC3 = 2.60. Above, on the right: disposition of the variables of the circle of correlations, plane 1/2.

contributions ne sont pas égales; Lwb et lth ainsi que la variable supplémentaire Lte sont plus fortement corrélées à CP1). Lsc et Lt3, ainsi que lat apportent une contribution plus importante que les autres variables à CP2. Le plan des deux facteurs positionne donc vers le haut, à droite (positivement) les échantillons composés d'individus à thorax allongé, scapes et tibias grands. Vers le bas, à gauche (négativement) se disposent ceux où ces variables sont moins fortes; on observe que l'on trouve là tous les échantillons du Haut Atlas occidental (n.° 52 à 72) et uniquement ceux-ci.

CP3 tend à opposer Lsc à Lt3; les échantillons à scapes très longs (essentiellement ceux du Rif) sont

placés positivement sur cet axe, les autres se disposent autour de l'origine mis à part ceux du HAO où les scapes sont relativement courts par rapport aux tibias et qui sont rejetés négativement).

L'AFD prenant pour hypothèse une partition en deux groupes (échantillons du HAO/tous les autres; Pseudo F, équivalent ici d'un T2 de Holtelling, = 195,95 >F max. des variables: 52,81 pour Lt3) ne dégage que 7,4 % d'«individus mal classés». Le prélèvement de l'Ourika (n.° 52) imputé à l'ensemble HAO pour sa provenance géographique et ses colorations contient à lui seul 13 «mal classés» et celui de l'Azzaden (n.° 59) en a 7; les autres «mal classés» (76 individus) se répartissent dans les échantillons «fron-

taliers» 35, 35, 36, 40, 55, 67, 71 et 72 et sont essentiellement des individus de très grande taille (ayant la tête très élargie) ou au contraire parmi les plus petits (le scape devient alors proportionnellement plus long que dans le reste de l'échantillon). Toutes les autres partitions envisagées ont donné un nombre de «mal classés» prohibitif, toujours supérieur à 15 %.

En ce qui concerne les échantillons d'individus supplémentaires, on observe que les deux lots de *Camponotus pexus* Sants. se projettent très au delà de l'ensemble *C. cruentatus* s. l. L'échantillon de Chréa se place au voisinage de ceux du MA dans le plan des CP1 et 2 mais se trouve marginalisé côté positif sur CP3. Celui de la Sierra Nevada tombe au voisinage du noyau riffain auquel s'intègre l'échantillon de Moutas. Le type de la var. *cruentior* Sants. se dispose naturellement à ce niveau. Le type de la var. *lindbergi* Sants. se retrouve à celui des exemplaires de la région d'Azrou. L'échantillon de Settât doit être adjoint au groupe du HAO dont il a aussi les colorations. Celui de Banyuls est isolé et l'axe 3 le rejette positivement assez loin.

#### Indices biométriques

Le rapport Lsc/lat est particulièrement instructif pour la biométrie de *C. cruentatus* s. l. (voir aussi CAGNIANT, 1985a, table 1, pag. 82). Lsc est toujours inférieur à lat chez les très grandes ouvrières (Lsc/lat < 1) et lui devient supérieur (Lsc/lat > 1) lorsque la taille corporelle diminue. Mais cette allométrie est variable d'un groupe d'échantillons à l'autre. Autrement dit, la valeur modale de lat pour laquelle le rapport devient supérieur à l'unité change selon les groupes de populations; cette «valeur critique de lat» constitue donc un indice diagnostique.

#### DESCRIPTIONS DES MORPHOTYPES

Elles font intervenir les résultats numériques tirés de la biométrie ci dessus ainsi que d'autres caractères tels que la disposition des couleurs sur le corps et en particulier sur le gastre des ouvrières majors (fig. 4) ou la morphologie des sexués.

*Camponotus cruentatus* (Latreille, 1802) «forme typique»

La localité originale reste inconnue mais la description de Latreille (in BARONI URBANI, 1971) correspond en tous points aux populations du Midi de la France. Nous prendrons comme référence des exemplaires de la région de Banyuls-sur-Mer, Pyrénées orientales (ech. ba).

#### Ouvrières

Long. corps: 5,9-14,2 mm; Lte jusqu'à 3,54 mm; lat jusqu'à 3,46 mm. Valeurs des rapports biométriques usuels chez les ouvrières majors (Lte > 2,80 mm); minimum - moyenne (écart-type indicatif) - maximum observés; n = 54 (6 ouvrières par classe dans cet échantillon).

Lte/lat = 1,01 - **1,068** (0,046) - 1,19; Lsc/lat = 0,96 - **1,065** (0,082) - 1,26; valeur modale critique de lat = 3,10 mm; Lwb/lth = 2,12 - **2,304** (0,056) - 2,40; lec/lth = 0,35 - **0,377** (0,017) - 0,44; lt3/lth = 1,80 **2,020** (0,089) - 2,24.

Tête, scape, promésonotum d'un noir presque bleuté sur le vivant; épinothum s'éclaircissant vers l'arrière si bien que sa face déclive est entièrement brun-rougeâtre de même que l'écaïlle, les hanches, les 4/5 des fémurs; le sommet de ceux-ci et le reste des pattes brun sombre ainsi que le premier article du funicule, les suivants un peu plus clairs.

Premier tergite du gastre rouge carminé, sauf une étroite bande postérieure brun-noir; la face avant, à la suite de l'écaïlle, est rembrunie. Second tergite plus largement assombri sur son tiers postérieur. Premier sternite rouge sauf l'arrière plus sombre, le second brun-noir. Troisième segment brun-noir en entier comme les deux suivants. Bordure terminale des tergites et sternites amincie, paraissant dorée sur une largeur de quelques centièmes de millimètre. Pilosité du gastre moyennement dense, jaunâtre, longue de 0,06 à 0,12 mm sur le milieu du premier tergite. Cette description de l'ouvrière major reste valable pour les individus plus petits mais les ouvrières minimes sont cependant plus largement éclaircies sur l'épinothum qui peut devenir presque jaunâtre en entier.

#### Reines

Long.: 13,6-16,8 mm. Lte jusqu'à 3,10 mm, lat max. = 2,90 mm. Indices (n = 12): Lte/lat = 1,06 **1,098** (0,023) - 1,14; Lsc/lat = 1,01 - **1,066** (0,031) - 1,12; Lwb/lth = 1,93 - **2,053** (0,042) - 2,15; Lwb/hth = 1,45 - **1,508** (0,015) - 1,56; lec/lth = 0,43 - **0,473** (0,012) - 0,51.

Colorations semblables à celles des ouvrières majors, mis à part le gastre où le premier tergite n'est éclairci que sur ses 2/3 antérieurs et le second sur la moitié.

#### Mâles

Long.: 8,0-9,4 mm. n = 20. Lte/lat = 1,04 - **1,202** (0,054) - 1,30; Lsc/lat = 1,21 - **1,541** (0,125) - 1,77;

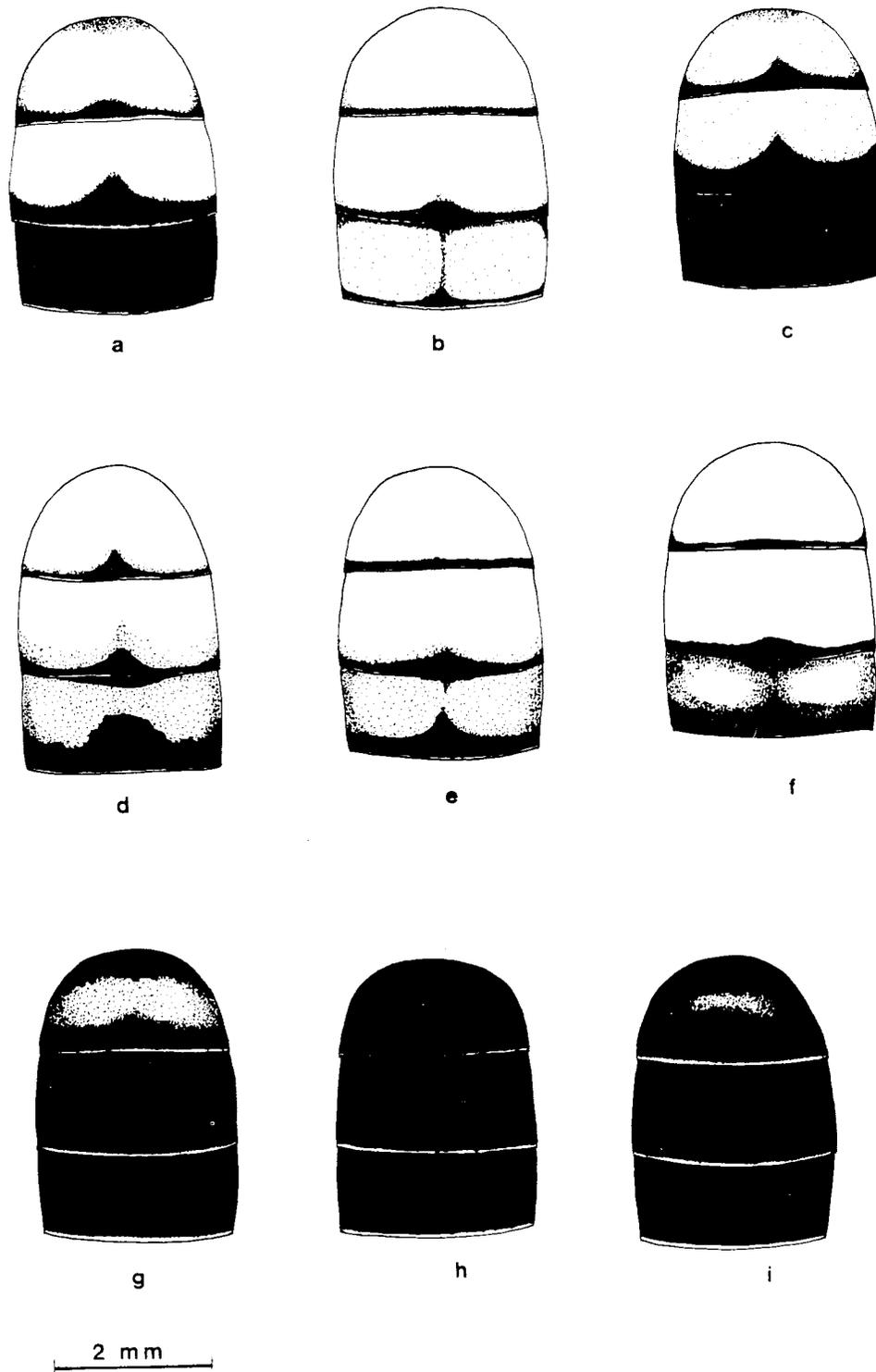


Fig. 4.—Disposition des colorations sur le gastre des ouvrières majors, en vue dorsale: a: forme «typique» de Banyuls; b: morphotype de Tanger (= var. *cruentior* Sants.); c: morphotype d'Azrou (= var. *linbergi* Sants.); d: de la région de Beni Mellal (Arhbala); e: de l'Ayachi; f: de Demnat; g: *C. obscuriventris* sp. n. d'Amez Miz; h: du Jbel Erdouz; i: du Tizi-n-Test.

Fig. 4.—Patterns of colorations on the gaster of major workers, upside view: a: «typical» from Banyuls; b: morphotype from Tanger (= var. *cruentior* Sants.); c: morphotype from Azrou (= var. *linbergi* Sants.); d: from the region of Beni Mellal (Arhbala); e: from Ayachi; f: from Demnat; g: *C. obscuriventris* sp. n. from Amez Miz; h: from the Jbel Erdouz; i: from the Tizi-n-Test.

Lwb/lth = 1,90 - **2,069** (0,080) - 2,30;  
Lwb/hth = 1,37 - **1,467** (0,043) - 1,59.

Noir en entier sauf les pièces buccales, les funicules, les tarsi et les genitalia bruns; une fine bordure dorée aux segments du gastre. L'écaille pétiolaire, plus ou moins triangulaire de profil, est massive, 1,5 à 1,7 fois plus haute que longue et 1,3 à 1,5 fois plus large que longue, avec le bord supérieur transversalement concave. Les genitalia sont remarquablement uniformes dans tout l'échantillon (fig. 5).

#### POPULATIONS MAROCAINES

Groupe 1 - Rif, Moyen Atlas, Haut Atlas central, Zad-Ayachi, Atlas de Demnat-Telouet.

##### 1. Populations du Rif

###### Ouvrières

Long.: 6,5-14,5 mm. Lte max.: 3,70 mm; lat max.: 3,60 mm. Appendices sensiblement plus allongés, en particulier les scapes que dans les autres populations du Maroc, tête plus étroite, thorax-épinotum long (Lwb jusqu'à 3 mm); valeur critique de lat entre 3,30 et 3,40 mm. n = 180. Lte/lat = 1,02 - **1,097** (0,022) - 1,24; Lsc/lat = 0,94 - **1,093** (0,062) - 1,33; Lwb/lth = 2,16 - **2,346** (0,053) - 2,54; lpe/lth = 0,33 - **0,391** (0,012) - 0,45; Lt3/lth = 1,91 - **2,066** (0,057) - 2,27.

Tête, scape, promésonotum et dessus de l'épinotum brun sombre, mais les flancs du pronotum, les épisternes et les côtés épinoaux sont d'un brun-rougeâtre assez clair de même que les hanches et les 4/5 des fémurs dont seule l'extrémité reste brun-noir comme le reste des pattes. Premier tergite du gastre jaune-rougeâtre, un peu rembruni latéralement et très finement bordé de noir en arrière. Second de même mais avec une bande postérieure plus conséquente. Deux tâches d'un rouge-orangé plus foncé couvrent le troisième tergite, séparées par une ligne sagittale plus ou moins marquée. Premier et second sternites largement rougeâtres, marqués de brun en arrière; troisième plus largement bordé de brun, quatrième encore un peu éclairci sur son milieu. Pilosité et bordure segmentaire dorée comme chez *C. cruentatus* typique. Les petites ouvrières n'ont plus que la tête et le dessus du pronotum noirs, l'arrière thorax et tout l'épinotum devenant presque jaunes.

###### Reines

Long.: 14,0-17,1 mm. Lte max.: 3,20 mm; lat max.: 2,80 mm. n = 10. Lte/lat = 1,09 - **1,113**

(0,014) - 1,14; Lsc/lat = 1,08 - **1,105** (0,032) - 1,18; Lwb/lth = 2,01 - **2,076** (0,026) - 2,21; Lwb/hth = 1,45 - **1,501** (0,043) - 1,57; lec/lth = 0,42 - **0,467** (0,027) - 0,50.

Colorations comme chez les ouvrières avec de larges parts des épisternes et de l'épinotum éclaircis en brun-jaunâtre, de même que l'écaille; seul le scutum demeure aussi sombre que la tête, pronotum et scutellum tendant à devenir plus brunâtres. Premier tergite du gastre comme celui des ouvrières, second avec seulement deux tâches latérales claires, troisième et suivants sombres en totalité; premier sternite éclairci, les autres brun-noir.

###### Mâles

Long.: 6,8-9,7 mm. n = 32. Lte/lat = 1,16 - **1,216** (0,026) - 1,28; Lsc/lat = 1,54 - **1,666** (0,055) - 1,82; Lwb/lth = 1,94 - **2,110** (0,110) - 2,36; Lwb/hth = 1,40 - **1,492** (0,043) - 1,64.

Corps brun-noirâtre; pièces buccales, scapes, funicules, tarsi et tarsi plus clairs; segments du gastre avec une bordure dorée très mince. Ecaille relativement basse et étroite (h/L = 1,4 à 1,7; l/L = 1,3 à 1,6). Scapes en moyenne plus allongés que dans les autres populations marocaines. Genitalia plus étroites que chez *C. cruentatus* (Latr.) typique.

Ces populations riffaines sont apparemment homogènes dans les 10 prélèvements dont nous disposons; les barycentres restent bien groupés dans les plans de l'ACP. Les exemplaires de montagne (surtout si la station est en forêt dense, éch. 10), prennent des teintes un peu plus foncées que ceux du littoral mais la disposition générale des teintes ne se modifie pas; les trois tergites du gastre conservent leurs zones plus claires. Les appendices manifestent corrélativement une tendance au raccourcissement [ex. Lsc/lat à Tanger = 0,94 - **1,095** (0,051) - 1,33; à Talassemmane = 0,96 - **1,081** (0,053) - 1,24; n1 = n2 = 18].

L'ensemble des observations (conformité morphologique et biométrique, même provenance régionale) permet de rapporter ce premier ensemble de populations à la «variété» *cruentior* de Santschi. Les prélèvements homomorphes de Moutas et de la Sierra Nevada peuvent être considérés comme apparentés à cette forme.

##### 2. Populations du Moyen Atlas d'Azrou

###### Ouvrières

Long.: 6,5-14,0 mm. Lte max.: 3,65 mm; lat max.: 3,72 mm. n = 144. Lte/lat = 0,98 - **1,053** (0,029)

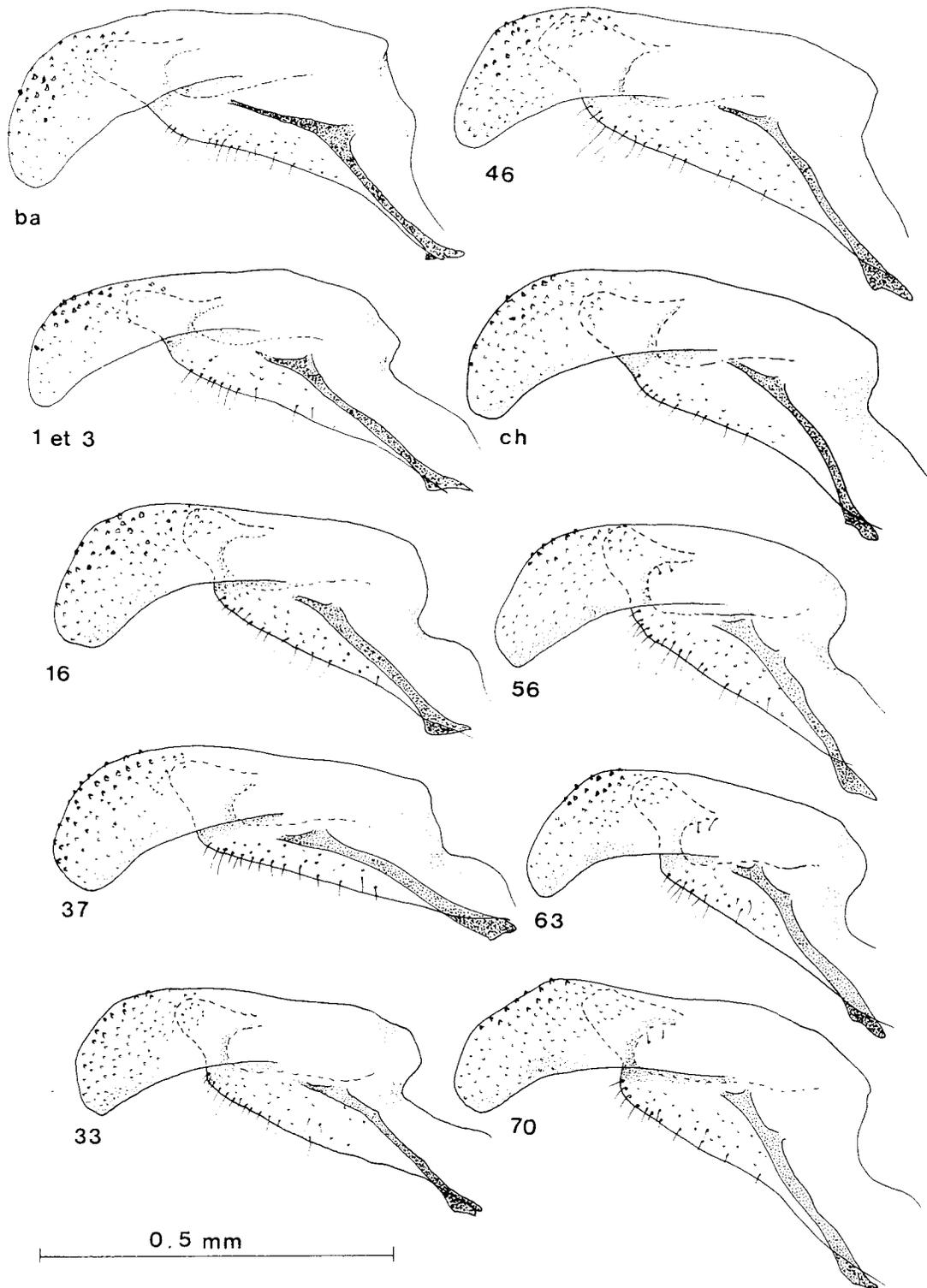


Fig. 5.—Aspects de la valve moyenne chez les mâles de différentes provenances (n.° des échantillons du texte).

Fig. 5.—Aspect of the middle valve in males of several origins (n.° of the sample in text).

1,20; Lsc/lat = 0,91 - **1,001** (0,051) - 1,20; Lwb/lth = 2,11 - **2,303** (0,057) - 2,45; lec/lth = 0,35 - **0,393** (0,014) - 0,44; Lt3/lth = 1,88 - **2,030** (0,054) - 2,24. Valeur critique modale de lat: 2,90 mm.

Les appendice sont ici en moyenne plus courts, la tête plus large que dans la «variété» *cruentior* Sants. et chez *C. cruentatus* (Latr.) typique. Tête et thorax noirs-violacé, base de l'épinotum et des métapleures à peine éclaircie, écaille en grande partie obscure; hanches et moitié inférieure des fémurs brunes, partie apicale et reste des pattes noirs. Sur le gastre, le premier tergite porte une large tâche brun-rouge clair mais devient plus sombre sur sa face antérieure et laisse une bande noire bien distincte en arrière et sur les côtés. Sur le second tergite, la bande postérieure est plus large et s'avance en triangle sur la zone claire. Le troisième, noir-brunâtre, ne présente pas de macules claires visibles sur les individus âgés (mais on peut les distinguer sur les immatures). Premier sternite comme le tergite, 2ème à peine éclairci, 3ème et segments suivants noirâtres. Pilosité un peu plus longue que chez *C. cruentatus* typique (0,07-0,16 mm), bordure dorée très étroite, parfois quasi nulle sur la ligne médiane. Chez les petites ouvrières, la couleur claire s'étend plus largement sur l'épinotum, les pattes et les flancs du thorax mais la teinte générale demeure assez foncée.

#### Reines

Long.: 13,9-15,3 mm. Lte max.: 3,20; lat max.: 2,80. n = 9. Lte/lat = 1,07 - **1,085** (0,011) - 1,11; Lsc/lat = 0,97 - **1,018** (0,027) - 1,05; Lwb/lth = 1,82 - **1,980** (0,104) - 2,16; Lwb/hth = 1,46 - **1,512** (0,031) - 1,56; lec/lth = 0,46 - **0,473** (0,018) - 0,50.

Tête, pronotum et scutum noirs, scutellum un rien plus brunâtre de même que le dessus de l'épinotum; épisternes, côtés de l'épinotum, écaille bruns plus ou moins tâchés de sombre, hanches et moitié inférieure des fémurs brun-rougeâtre. Le premier tergite du gastre porte une bande transverse brun-rouge mais reste sombre en avant et le long de sa bordure postérieure qui s'avance sur la ligne médiane; le deuxième n'a que deux petites tâches latérales antérieures rougeâtres. Premier sternite plus ou moins éclairci au milieu, 2ème sombre en totalité comme les segments suivants.

#### Mâles

Long.: 6,2-8,1 mm. n = 20. Lte/lat = 1,17 - **1,232** (0,014) - 1,27; Lsc/lat = 1,46 - **1,535** (0,037) - 1,63; Lwb/lth = 1,58 - **1,801** (0,062) - 1,89; Lwb/hth = 1,29 - **1,414** (0,054) - 1,52.

Noirs, sauf les funicules, les pièces buccales et les génitalia plus brunâtres; bordures dorée des segments du gastre très fine, parfois nulle dorsalement. Thorax relativement haut et large. Génitalia peu différentes du type.

Les populations du MA d'Azrou (éch. 16 à 23) correspondent parfaitement à la «variété» *lindbergi* Sants. décrite de cette région. Les échantillons de stations forestières sont encore plus sombres que les autres (l'échantillon du J. Hebri, n.° 20, biotope ensoleillé est relativement plus clair ainsi que celui de Jaaba, n.° 23). Par leur position sur les plans d'ACP et leurs colorations (chez les ouvrières et les reines), les échantillons du Tazzeke et de la Meseta Centrale (n.° 12 à 15 et 27-28) peuvent être rapportés à ce morphotype. Les teintes deviennent là aussi moins foncées chez les deux derniers (faible altitude, biotopes assez ouverts): l'épinotum est plus largement marqué de jaune-brunâtre, le troisième tergite s'éclaircit sur sa partie antérieure pour former deux macules latérales. L'échantillon de Debdou (n.° 11) présente des colorations conformes mais diffère biométriquement; il est marginalisé sur l'axe 3 et se rapprocherait en cela de celui de Chréa. Le prélèvement d'El Hajeb (n.° 24) doit être rapporté à la «variété» *cruentior* Sants. dont il a tout à fait les colorations et se rapproche biométriquement [Lsc/lat = 0,93 - **1,077** (0,054) - 1,29; n = 18].

#### 3. Autres populations du Moyen Atlas et populations du Haut Atlas Central

##### Ouvrières

Long.: 7,0-14,9 mm. Lte max.: 3,75 mm; lat max.: 3,85. Biométrie semblable à celle de la «variété» *lindbergi* Sants.; n = 288. Lte/lat = 0,97 - **1,060** (0,018) - 1,18; Lsc/lat = 0,92 - **1,008** (0,036) - 1,19; Lwb/lth = 2,15 - **2,310** (0,040) - 2,50; lec/lth = 0,33 - **0,390** (0,014) - 0,44; Lt3/lth = 1,86 - **2,025** (0,052) - 2,26; valeur critique de lat variant entre 2,90 et 2,95 mm.

Les exemplaires de la région de Khnifra (n.° 29-30), du Filal (32), de l'Atlas de Beni Mellal (37 à 42) et du HAC (35-36; 43-44) se disposent négativement autour du noyau des échantillons rapportables à la «variété» *lindbergi* Sants.; ils présentent une livrée voisine, l'avant corps étant sombre avec peu de parties claires sur le thorax-épinotum. Le gastre est d'un rouge brique plus soutenu (surtout sur les échantillons du HAC) sur les deux premiers tergites, le troisième pouvant être coloré soit presque en entier comme à Ajdir et Irhoud, au Tagount, au Masker ou à Ait Amir, soit ne porter que deux tâ-

ches latérales près de la bordure du tergite précédent comme à Koumch. Celui de Tamda (altitude élevée) est le plus sombre de la série et seuls les deux premiers tergites sont rouges, largement rebordés de noir; les appendices sont relativement courts [ $Lsc/lat = 0,92 - 0,987 (0,051) - 1,14$ ;  $n = 18$ ]. A Aït Amir au contraire, les teintes sont plus claires (gastre largement coloré de rouge-orangé sur les trois premiers tergites);  $Lsc/lat = 0,94 - 1,028 (0,053) - 1,21$ ;  $n = 18$ . Les échantillons des localités orientales (Zad, Ayachi, stations orientales en climat plus sec et sur calcaire) présentent également un pattern clair; les deux premiers tergites du gastre sont rouge-orangé presque en entier et le troisième est largement taché de brun-rouge, mais plus ou moins rembruni sur la ligne médiane; les quatre premiers sternites sont éclaircis.

Les reines ( $n = 20$ ) et les mâles ( $n = 38$ ) n'offrent pas dans l'ensemble de différences notables avec ceux du MA d'Azrou; les colorations des femelles suivent celles des ouvrières. Les mâles de l'Ayachi ont un thorax relativement bas et étroit [ $Lwb/lth = 1,74 - 1,909 (0,053) - 2,14$ ;  $Lwb/hth = 1,47 - 1,522 (0,036) - 1,58$ ] avec le digitus de la valve moyenne plus court que dans la «forme typique» de la «variété» *lindbergi* Sants.

#### 4. Populations méridionales de Demnat-Telouet (éch. 45 à 51)

##### Ouvrières

Long.: 6,5-14,6 mm. Lte jusqu'à 3,78 mm (maximum absolu); lat chez la même ouvrière (éch. 49): 3,61 mm. Valeur critique de lat entre 3,00 et 3,10 mm à Demnat et 3,20-3,30 mm à Toufleht.  $n = 126$ .  $Lte/lat = 1,01 - 1,086 (0,022) - 1,17$ ;  $Lsc/lat = 0,93 - 1,068 (0,054) - 1,27$ ;  $Lwb/lth = 2,19 - 2,316 (0,047) - 2,45$ ;  $lec/lth = 0,34 - 0,397 (0,019) - 0,46$ ;  $Lt3/lth = 1,88 - 2,060 (0,049) - 2,21$ .

La teinte générale est plus claire à Demnat qu'à Toufleht mais la répartition des colorations reste identique dans les deux populations: tête et thorax brun-noir, épinotum éclairci sur sa moitié postérieure; hanches, moitié inférieure des fémurs et écaille brun-jaunâtre. Deux premiers tergites et sternites du gastre d'un rouge plus ou moins orangé à part la bordure postérieure, troisième segment plus sombre, le reste brun-noir.

##### Reine

Long.: 16,0-16,5 mm.  $n = 2$ .  $Lte/lat = 1,10 - 1,14$ ;  $Lsc/lat = 1,09 - 1,10$ ;  $Lwb/lth = 2,19 - 2,22$ ;

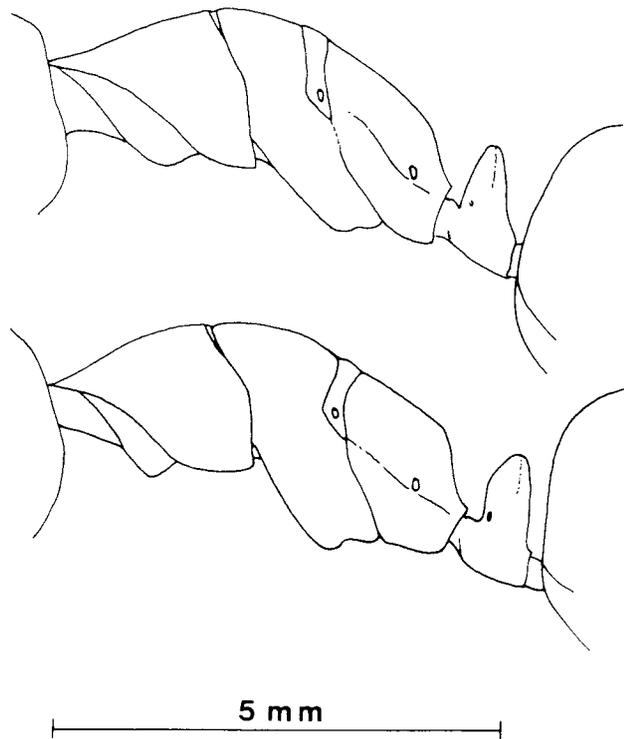


Fig. 6.—Profil thoracique d'une ouvrière major de *C. cruentatus* d'Azrou (= var. *lindbergi* Sants.) (en haut) et de *C. obscuriventris* sp. n. d'Amezmiz (en bas).

Fig. 6.—Thoracic outline of a major worker of *C. cruentatus* from Azrou (= var. *lindbergi* Sants.) (above) and of *C. obscuriventris* sp. n. from Amezmiz (below).

$Lwb/hth = 1,56 - 1,64$ ;  $lec/lth = 0,49$ . Côtés de l'ali-tronc en grande partie éclaircis ainsi que les deux premiers tergites du gastre.

##### Mâles

Long.: 7,5-9,8 mm.  $n = 18$  (Demnat).  $Lte/lat = 1,15 - 1,197 (0,020) - 1,25$ ;  $Lsc/lat = 1,42 - 1,507 (0,056) - 1,66$ ;  $Lwb/lth = 1,80 - 1,969 (0,099) - 2,14$ ;  $Lwb/hth = 1,33 - 1,425 (0,044) - 1,52$ .

Brun-noir avec l'écaille pétiolaire massive ( $h/L = 1,4$  à  $1,8$ ;  $l/L = 1,4$  à  $1,6$ ). Valves moyennes plus larges que dans la «variété» *cruentior* Sants., le digitus de la valve moyenne plus anguleux.

Groupe 2 - Populations du Haut Atlas occidental.

##### *Camponotus obscuriventris* sp. n.

*C. cruentatus* var. *lindbergi*, «cotypes» d'Amezmiz. sic: Santschi, 1931.

- C. cruentatus* p. p. Cagniant, 1962.  
*C. cruentatus* forme *lindbergi*, Cagniant, 1984.  
*C. cruentatus* «forme» *lindbergi*, Cagniant, 1985.  
*C. cf. cruentatus*, Cagniant, 1986.  
*C. cruentatus lindbergi* forme sombre, Cagniant, 1990a.

### Etymologie

Au gastre sombre, par référence à la coloration foncée de celui-ci.

### Syntypes

Cinquante ouvrières de toutes tailles, 5 reines ailées et 20 mâles provenant d'une colonie originaire du Tizi Ghourane, Haut Atlas, Maroc, mai 1983 (dans notre liste, échantillon n.° 63). Des exemplaires de cette série sont déposés au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

La description du morphotype des populations du Haut Atlas de Marrakech tiendra lieu de description des trois castes de cette nouvelle espèce.

#### 1. Populations du Haut Atlas de Marrakech (éch. 52-67)

##### Ouvrières

Long.: 6,0-12,5 mm. Lte max.: 3,50 mm; lat max.: 3,45 mm. Valeur critique de lat entre 2,75 et 2,95 mm. n = 288. Lte/lat = 0,99 - **1,068** (0,020) 1,18; Lsc/lat = 0,89 - **1,005** (0,033) - 1,15; Lwb/lth = 2,11 - **2,259** (0,040) - 2,40; lec/lth = 0,35 - **0,386** (0,012) - 0,45; Lt3/lth = 1,80 - **1,941** (0,043) - 2,14. Appendices courts, tête large, thorax trapu.

La réticulation du tégument est plus marquée que chez *C. cruentatus* et son fond plus brillant. La pilosité un peu plus dense et plus longue (0,08-0,15 mm sur le gastre). A taille équivalente, le thorax paraît un peu plus bombé et l'épinotum plus rectangulaire (fig. 6). La teinte sombre domine: tête, scapes, thorax et écaille brun-noir soutenu; il n'y a que la base de la face déclive de l'épinotum et la partie inférieure des métépisternes qui soient un peu plus rougeâtre, y compris chez les ouvrières petites. Les hanches sont d'un brun à peine rougi ainsi que la demie inférieure des fémurs et le sommet de l'écaille. Sur le gastre, le premier segment ne porte qu'une plage transversale brun-rouge localisée au dos du tergite; tous les autres sont entièrement sombres; la bordure postérieure dorée est nette, presque large d'1/10 de mm.

Dans les localités d'altitude (J. Erdouz, J. Toubkal), la plage colorée du gastre s'assombrit jusqu'à devenir indistincte, la teinte générale est plus foncée, les appendices encore plus courts [Lsc/lat = 0,89

- **0,969** (0,045) - 1,09; n = 36]; la taille corporelle ne dépasse guère 12 mm (Lte max.: 3,45; lat max.: 3,40); la valeur critique de lat se situe à 2,75 mm. Au contraire, dans les localités de faible élévation (Ourika, Azzaden), les parties éclaircies sur les flancs et l'épinotum sont plus étendues, le premier tergite du gastre plus largement et plus franchement rougeâtre; les appendices plus allongés (ce qui explique le nombre plus élevé d'individus «mal classés» dans ces échantillons): Lsc/lat = 0,95 - **1,028** (0,059) - 1,14 pour l'Ourika; 0,94 - **1,010** (0,048) pour l'Azzaden; (n1 = n2 = 18); la valeur critique de lat s'élève à 3,00 mm.

##### Reines

Long.: 13,0-14,2 mm. Lte max.: 3,00; lat max.: 2,85. n = 17. Lte/lat = 1,06 - **1,100** (0,031) - 1,17; Lsc/lat = 0,93 - **1,008** (0,054) - 1,12; Lwb/lth = 2,01 - **2,104** (0,053) - 2,19; Lwb/hth = 1,51 - **1,545** (0,024) - 1,61; lec/lth = 0,43 - **0,467** (0,022) - 0,50. Coloration sombre sur tout le corps y compris le gastre; mésé et métépisternes à peine éclaircis. Comme chez les ouvrières, les reines des localités d'altitude prennent une livrée plus foncée.

##### Mâles

Long.: 6,4-8,3 mm. n = 32. Lte/lat = 1,13 - **1,204** (0,041) - 1,32; Lsc/lat = 1,37 - **1,521** (0,054) - 1,67; Lwb/lth = 1,90 - **2,086** (0,071) - 2,25; Lwb/hth = 1,40 - **1,495** (0,039) - 1,58. Noirs; scapes et génitalia un peu plus clairs. Écaille de forme très variable, parfois relativement basse et étroite (h/L = 1,5; l/L = 1,4) comme à l'Okaymeden ou plus haute et large (h/L = 1,9; l/L = 1,7) à Amezmiz. Génitalia petites; le digitus de la valve moyenne est plus recourbé, l'angle du calx généralement mieux marqué; les grosses villosités sur le digitus sont moins nombreuses, localisées sur le coude.

Il n'apparaît guère de variation morphologique des mâles entre les stations de ce groupe de populations.

L'échantillon de Settât (IS) par sa localisation en plaine à 60 km de l'Océan nous incite à voir là une introduction depuis l'Atlas (Settât étant un carrefour important), plutôt que la limite biogéographique vers le NW des populations du HAO.

#### 2. Population du Tizi-n-Test (éch. 68-72)

##### Ouvrières

Long.: 6,9-14,5 mm. Lte max.: 3,45 mm; lat max.: 3,35 mm. n = 90. Valeur critique de lat très varia-

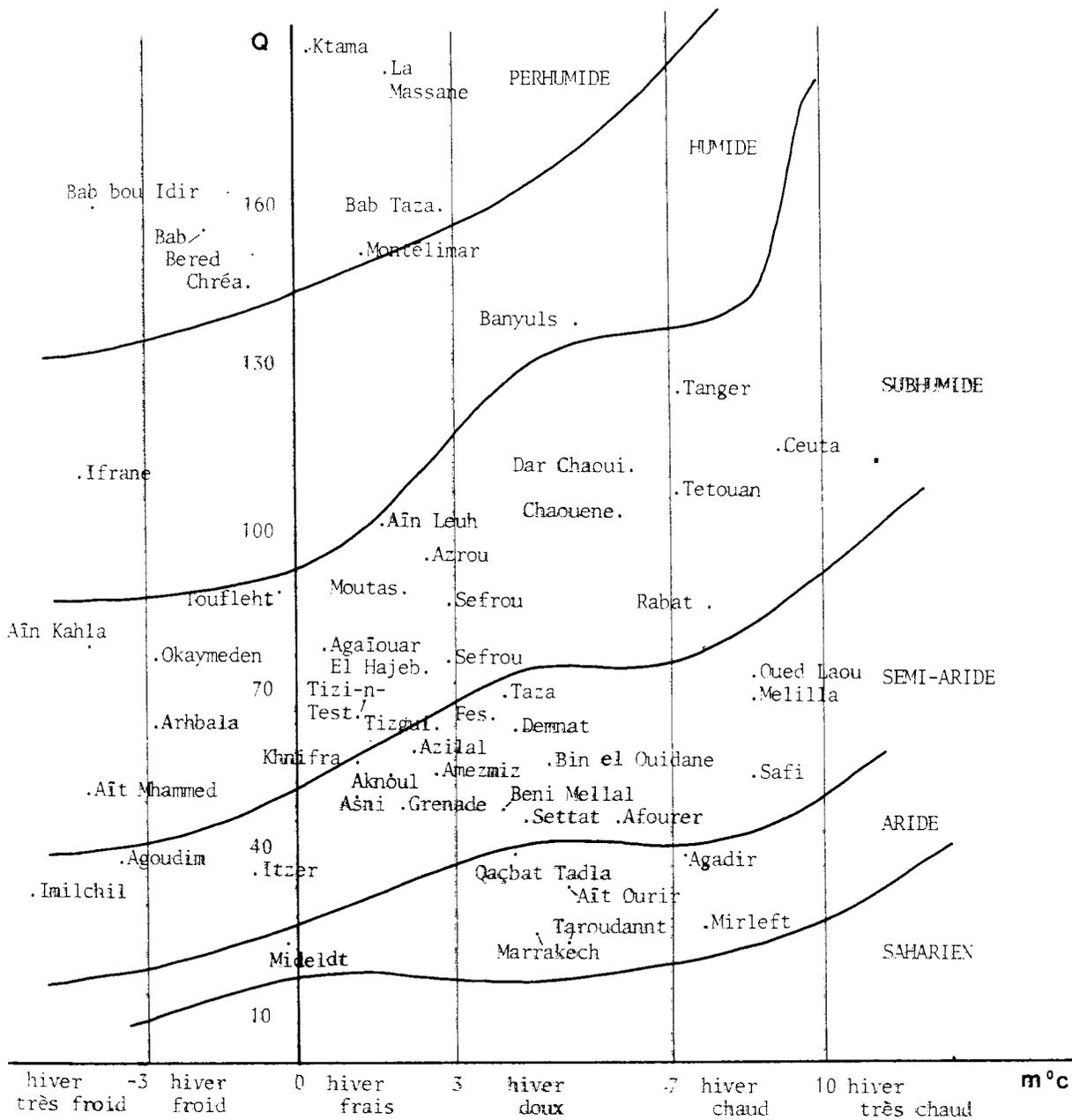


Fig. 7.—Positions des stations climatiques de référence sur le climagramme pluviométrique d'Emberger.

Fig. 7.—Positions of the reference climatic stations on the Emberger's pluviometric climagram.

ble, entre 2,90 mm et 3,10 mm selon les prélèvements.  $L_{te}/lat = 1,00 - 1,054 (0,019) - 1,14$ ;  $L_{sc}/lat = 0,94 - 1,016 (0,029) - 1,17$ ;  $L_{wb}/lth = 2,17 - 2,282 (0,025) - 2,39$ ;  $l_{ec}/lth = 0,36 - 0,0407 (0,015) - 0,47$ ;  $L_{t3}/lth = 1,89 - 1,985 (0,034) - 2,14$ .

La taille est plus grande ( $L_{wb}$  peut atteindre 4,70 mm alors qu'il ne dépasse pas 4,60 mm dans les

autres échantillons du HAO), la tête en moyenne plus large, le scape moins court. La pilosité pareillement longue et fine, réticulation nette. Mêmes colorations que les précédents, le gastre étant quasiment noir en entier, la bande transversale brun-rougeâtre du gastre peu distincte.

*Reines*

Long.: 13,8-15,0 mm. n = 8. Lte max.: 3,00 mm; lat max. = 2,80 mm. Lte/lat = 1,06 - **1,089** (0,017) - 1,14; Lsc/lat = 0,98 - **1,019** (0,032) - 1,08; Lwb/lth = 2,00 - **2,056** (0,052) - 2,15; Lwb/hth = 1,46 - **1,520** (0,048) - 1,60; lec/lth = 0,44 - **0,449** (0,006) - 0,46. Noires, hanches et bases des fémurs plus claires ainsi que la base de l'épinothum; gastre noir.

*Mâles*

Long.: 6,8-8,5 mm. Lte/lat = 1,16 - **1,204** (0,025) - 1,26; Lsc/lat = 1,36 - **1,526** (0,067) - 1,65; Lwb/lth = 1,87 - **2,094** (0,081) - 2,23; Lwb/hth = 1,44 - **1,496** (0,037) - 1,55. Noirs; digitus de la valve moyenne plus anguleux, rappelant la forme observée chez la «variété» *lindbergi* Sants., bien que plus étroit.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Cette revue des morphotypes et de leurs variations a donné l'occasion de signaler divers exemples de mélanisation des colorations chez les individus provenant de stations forestières ou d'altitude; inversement les biotopes ensoleillés, chauds et secs livraient des ouvrières et aussi des reines de teintes plus claires. Le cycle biologique des *Camponotus* comporte une diapause hivernale avec couvain dormant (BERNOIS, 1972; DARTIGUES, 1978); au cours de celle-ci, les larves subissent donc malgré tout l'influence de la période froide, bien que leur développement soit alors arrêté.

Ces variations de teinte en fonction des conditions écologiques (température, humidité, intensité d'éclairement) sont bien connues chez les insectes en général (WIGGLESWORTH, 1964; VUILLAUME, 1975). Dans le cas des fourmis, BERNARD (1976) signale que certains *Cataglyphis* sahariens présentent un morphotype plus clair en milieu ensoleillé. Chez *Formica*, on peut obtenir des ouvrières mélanisées en soumettant les larves au froid (PISARSKI, 1981); chez *Leptothorax nylanderi* (Förster, 1850) et *L. parvulus* (Schenck, 1852), la température subie au cours de la nymphose influence la coloration foncée ou claire des reines et des ouvrières (PLATEAUX, 1983). A Ténériffe, BARQUIN (1981) observe que les ouvrières de *Camponotus feai* Emery, 1882 ont la tête et le thorax rougeâtres près du littoral mais presque noirs en montagne; par contre dans d'autres îles (populations différentes), on rencontre la forme noire au niveau de la mer. Dans le Haut Atlas marocain, *Aphaeno-*

*gaster curiosa* Santschi, 1933 est entièrement brun-noir au Jbel Erdouz (vers 2.500 m), à l'avant corps coloré de rouge-violacé au niveau d'Azegour (1.600 m) et franchement rouge encore plus bas (Amezmitz, 1.300 m) (CAGNIANT, non publié).

On sait également que les substrats calcaires sont en principe plus chauds et plus secs que les schistes ou les grès qui conservent moins bien la chaleur et davantage l'humidité; la nature du substrat peut accentuer ou atténuer les dispositions climatiques locales (CAGNIANT, 1973). Pour BERNARD (1973, 1975), *C. cruentatus* est en France un «calcicole très net» qui en Afrique du Nord «devient plus clair sur sol chaud et sec». Cette tendance pourrait expliquer la coloration claire observée sur les exemplaires de l'Ayachi (éch. 38-39) malgré l'altitude ou encore à Demnat (n.° 45 à 48). Cependant les individus du Senoual (n.° 31, en forêt, sur dolomie) sont également clairs; ceux de Toufleht (49-51), sur grès, conservent aussi un gastre largement taché de clair à 2.100 m tandis que ceux de DebDou (n.° 11) et du N°Talzast (n.° 21) sur calcaire demeurent avec des teintes sombres.

Les colorations varient aussi dans une même colonie avec la taille; on a vu que les parties claires sont, toutes proportions gardées, plus largement étendues chez les petites ouvrières que chez les majors. Elles varient aussi avec la caste; par rapport aux ouvrières, les reines n'ont pas la même disposition des colorations sur le gastre qui présente moins de zones éclaircies. L'expression génétique des colorations est donc soumise à des facteurs et des interactions très divers.

Les modifications des proportions corporelles en fonction des conditions environnementales est à notre connaissance une donnée peu rapportée dans la littérature myrmécologique. La modification du rapport Lsc/lat a été mentionnée plusieurs fois ci-dessus en relation avec l'altitude (et corrélativement avec l'obscurcissement des colorations ce qui démontre l'interaction de ces phénomènes). Si l'on considère par exemple les populations du Haut Atlas de Marrakech situées d'une part en dessous de 1.500 m (éch. n.° 52, 59, 62, 63, 64, 67; n = 108) et ceux de localités au dessus de 2.000 m (n.° 54, 55, 56, 57, 60, 66; n = 108) on obtient Lsc/lat moyen = 1,0142 (0,0531) dans le premier cas et 0,9911 (0,0588) dans le second; soit après transformation racine carrée des rapports, une valeur indicative de  $t = 3,0748$  ( $p < 0,01$  avec 214 d.d.l. = 2,60 dans l'hypothèse d'une distribution normale). De même, Lsc/lat dans les stations forestières du Moyen Atlas entre 1.500 et 2.000 m (n.° 14, 16, 18, 19, 22; n = 90) on aboutit à une moyenne de 0,9879 (0,0580) plus petite que la moyenne générale des populations du MA qui est de 1,001.

Ces remarques ne sont cependant valables qu'à l'é-

chelon régional; en d'autres termes, les variations observées ne constituent que de micro-variations environnementales au sein d'un même groupe de populations. Le climatogramme (fig. 7) d'après SAUVAGE (1963) complété et modifié par des données récentes (BENABID, 1982; ACHHAL, 1986; DEFAUT, 1990; BADRI, 1990) permet de se faire une idée des conditions climatiques régnant dans les localités de provenance des échantillons (ou de localités géographiquement voisines).

On constate ainsi que les populations de la «variété» *linbergi* Sants. (sombre) d'Azrou, Ifrane, Aïn Kahla, Bab bou Idir sont effectivement placées en situation plus froide et plus humide que celles de la «variété» *cruentior* Sants. (claire) de Tanger, Dar Chaoui, Tetouan. Mais le morphotype reste identique entre ce littoral tingitan (en sub humide à hiver chaud) et le Haut Rif comme Talassemtane (au dessus de Bab Bered, donc en perhumide à hiver froid), qui reçoit les plus fortes précipitations du Maroc (BENABID, 1982). De même, les localités du HAO, bien que n'étant ni les plus froides ni les plus pluvieuses du pays, abritent les populations aux colorations plus sombres et plus foncées. Tel est le cas à Asni, Tizgui ou le Tizi-n-Test situées dans le semi-aride ou le sub-humide à hiver frais, tandis qu'Arhbala ou Aït Mhammed (hiver froid ou très froid) sont peuplées de formes plus claires et colorées. On trouve *C. obscuriventris* sp. n. à l'Okaymeden, mais une forme presque aussi claire que la «variété» *cruentior* Sants. à Toufleht bien qu'il y pleuve davantage (moyenne annuelle 800 mm contre environ 600), sans y faire plus chaud.

Le «schéma de répartition» des colorations sur les diverses formes («variétés» *cruentior* et *linbergi* ou de l'espèce *C. obscuriventris*) demeurent reconnaissables sur les individus ayant effectué tout leur développement dans des conditions identiques d'élevage au laboratoire (pour le détail de celles-ci, voir CAGNIANT, 1979), bien qu'une certaine uniformisation des teintes apparaissent (il serait instructif de rechercher si les proportions corporelles sont également affectées). Les morphotypes observés traduisent donc bien des différences génétiques entre groupes ou sous-groupes de populations et non de simples variantes écotypiques. Mais ces dernières ne sont pas nulles; elles se manifestent dans le même sens, provoquant des phénomènes de convergence (par ex. assombrissement des colorations en station froide et humide). Nous serions enclins à voir là des réactions de systèmes homologues aux mêmes facteurs d'environnement, dans des lignages apparentés [conformément à l'hypothèse présentée par GOULD (1984: 153), à propos des mollusques *Cerion* antillais]. Les morphotypes présentent en outre une relation pertinente entre la variation des caractères morphologi-

ques (biométrie, coloration) et leur distribution géographique (caractère de «congruence» populationnelle de THORPE, 1987). Le groupe du HAO (groupe 2), bien délimité par sa localisation et ses caractères ne montre aucun chevauchement dans sa répartition avec les autres formes; il représente donc un taxon différencié, allopatrique et vicariant par rapport à l'autre groupe ce qui nous conduit à le considérer comme une proespécies, *C. obscuriventris* sp. n., distincte de *C. cruentatus* (Latr.). Cette conclusion est en accord avec la théorie de spéciation par isolement géographique (MAYR, 1974; pour les fourmis voir WARD, 1989 et pour le genre *Aphaenogaster*, CAGNIANT, 1990b).

En l'absence de données biochimiques, on manque d'arguments pour déterminer le statut des différents sous groupes de populations du groupe 1. Il est constitué du morphotype populationnel correspondant à la «variété» *linbergi* de SANTSCHI (1931) centré sur le MA, des populations périphériques apparentées, du morphotype du Rif («variété» *cruentior* Sants.) et vers le sud de formes plus ou moins éclaircies jusqu'aux plus méridionales de l'Atlas de Demnat. Chacune pourrait constituer, subjectivement, une sous-espèce. D'après le matériel à notre disposition, il semble que la plupart des populations des Atlas algériens constituent un ensemble intermédiaire par ses caractères entre *C. cruentatus* (Latr.) type d'Europe et un morphotype plus sombre; comme évoqué ci-dessus, ces variations sont probablement corrélées à celles de l'environnement. En Espagne, les exemplaires de la région de Barcelonne sont similaires à la forme typique, celles d'Andalousie présentent un morphotype clair (similaire à celui de la «variété» *cruentior* Sants.); la répartition de l'espèce et ses variations dans la Péninsule restent cependant à préciser.

Dans l'état actuel des connaissances, la taxonomie proposée serait la suivante (caractères des ouvrières majors):

*Camponotus* (superspecies) *cruentatus* Latr., avec 3 proespécies vicariantes:

a) *Camponotus cruentatus* (Latr.): Scapes plus courts que la largeur céphalique chez les plus grandes ouvrières. Premier et second tergite dugastre, premier sternite toujours plus ou moins colorés de rouge.

— Populations de Catalogne, Languedoc et Provence jusque dans la Drôme; elles correspondent à la «forme typique»; BARONI URBANI (1971) y rapporte les populations de Ligurie italienne. Ne dépasse guère 800 à 1.000 m en montagne française.

— Populations du Rif, du littoral à 1.750 m (= «variété» *cruentior* Sants.). Pas trouvé dans le Rif oriental vers Aknoul-Melilla. Formes apparentées

jusque sur les marges du Moyen Atlas (El Hajeb), en Oranie jusqu'à Tlemcen; Andalousie (selon SANTSCHI, 1929).

— Populations du Moyen Atlas jusqu'à 2.100 m (= «variété» *lindbergi* Sants.). Absent des zones littorales comme à la Mamora (NE de Rabat) ou aux alentours de Safi. Formes apparentées dans la Mesa Central et le Haut Atlas central; celles du MA de Beni Mellal font passage au type suivant. Les populations de l'Atlas d'Itzer et Ayachi sont relativement différenciées; présence éventuelle dans le Haut Atlas oriental à l'E de Midelt à établir.

— Populations de l'Atlas de Demnat-Telouet (forme méridionale); au moins jusqu'à 2.100 m.

— Populations algéro-tunisiennes: Atlas Tellien, Aurès (CAGNIANT, 1968); «sommets de l'Atlas tunisien» (SANTSCHI, 1929).

b) *Camponotus obscuriventris* sp. n. Pas de tâches colorées sur le second tergite ni le premier sternite du gastre; teinte générale sombre; scapes et tibias en moyenne plus courts que chez *C. cruentatus* (Latr.); pilosité plus longue, plus fine, tégument plus brillant. Endémique marocain; atteint 2.400 m au Jbel Toubkal: Atlas de Marrakech, limite orientale à préciser; inconnue pour l'instant à l'ouest d'Imi-n-Tanaout. Le Tizi-n-Test constitue la station la plus méridionale; la population de cette localité semble avoir subi une évolution particulière.

c) *Camponotus pexus* Santschi. Taille grande (7,8-15,3 mm). Scapes plus longs que la largeur céphalique, y compris chez les plus grandes ouvrières; gastre entièrement sombre. Endémique marocain: depuis Marrakech jusqu'à Agadir, atteignant 1.400 m à Amez Miz et 1.600 m au Tizi-n-Test, s'excluant avec *C. obscuriventris* sp. n.; surtout fréquent à l'ouest d'Imi-n-Tanaout: Haha, Argana et Souss, depuis le sud d'Essaouira jusqu'à Mirleft vers Ifni. Absent en altitude dans l'Anti Atlas (où existe une espèce endémique nouvelle, à décrire).

Au niveau des reines, *C. obscuriventris* sp. n. se différencie de celles de *C. cruentatus* (Latr.) en autres caractères par l'absence de tâches claires sur le gastre. Les reines de *C. pexus* Sants. qui ont le gastre entièrement noir, sont par contre plus grandes (15-18 mm) et l'indice du scape est plus élevé (variant entre 1,17 et 1,30). Les mâles de *C. pexus* Sants. (inédits) sont également plus grands (10,5-12,2 mm), avec un rapport Lsc/lat atteignant 1,70; les différences avec *C. cruentatus* (Latr.) sont avant tout d'ordre statistique (voir ci-dessus).

L'évolution des *Camponotus* Mayr est ancienne; le genre est connu depuis l'Oligocène (WILSON, 1971).

Le Maroc avec trois espèces connues dont deux endémiques doit être considéré comme la patrie de la superespèce *C. cruentatus* Latr. Cette fourmi, sous ses différents morphotypes, peuple en abondance les matorrals, les lisières ou les clairières des forêts du Chêne vert [*Quercus rotundifolia* Lamk. selon les botanistes marocains, ACHHAL *et al.* (1980: 221)], essence qui sous ses divers peuplements, constitue le fond de la végétation marocaine. Parmi d'autres hypothèses plausibles, on peut concevoir que la forme ancestrale de l'espèce *C. cruentatus* s. l. est apparue au sein de cet environnement au cours du Miocène, dans une région «médiante» par rapport à sa distribution actuelle, le Moyen Atlas de Khnifra-Beni Mellal par exemple; cette région présente un endémisme myrmécologique important (avec plusieurs espèces locales d'*Aphaenogaster*) et *C. cruentatus* (Latr.) lui-même y est très variable. De là, elle aurait pu rayonner dans le même type de biotope pour donner naissance aux différentes populations régionales de *C. cruentatus* (Latr.) par diffusion de proche en proche, le relief n'offrant pas d'obstacles infranchissables dans le Moyen Atlas et le Rif. Le passage en Espagne pourrait avoir eu lieu lors de l'établissement du pont continental sur l'emplacement du détroit de Gibraltar à la fin du Miocène. L'effet fondateur expliquerait la relative homogénéité des populations européennes; dans cette conception, la «forme typique» ne serait en fait qu'une population septentrionale marginale de *Camponotus cruentatus* «au sens large». *C. obscuriventris* sp. n. se présente comme l'espèce-soeur de *C. cruentatus* (Latr.); elle se serait individualisée dans le HAO, bien plus compartimenté, lors de la progressive mise en place des structures atlasiques d'âge alpin (tectonique Pliocène qui s'est poursuivie jusqu'au Quaternaire; MICHARD, 1976: 215). *C. pexus* Sants., enfin, représenterait la lignée soeur du couple *C. cruentatus-C. obscuriventris* au sein de la superspèce *Camponotus cruentatus* Latr. telle qu'elle est actuellement connue.

## REFERENCES

- ACHHAL, A. 1986. *Etude phytosociologique et dendrométrique des écosystèmes forestiers du Bassin versant du N'Fis (Haut Atlas central)*. Thèse Doct. Sn. Univ. Aix-Marseille, 240 p. + annexes.
- ACHHAL, A., AKABI, O., BARBERO, M., M'HIRIT, O., PEYRE, C., QUEZEL, P. et RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1980. A propos de la valeur bioclimatique et dynamique de quelques essences forestières au Maroc. *Ecol. Mediterr.*, 5: 211-249.
- BADRI, W. 1990. *Cycle hydrologique et biogéochimique et influence du couvert végétal sur la strate herbacée dans un peuplement à Genévrier thurifère (Juniperus thurifera)*

- L.) du Haut Atlas de Marrakech, Maroc. Thèse Univ. Cadi Ayyad, Marrakech, 169 p. + annexes.
- BAILEY, R. C. et BYRNES, J. 1990. A new, old method for assessing measurement error in both univariate and multivariate morphometric studies. *Syst. Zool.*, 39: 124-130.
- BARONI URBANI, C. 1971. Catalogo delle specie di Formicidae d'Italia (Studi sulla Mirmecofauna d'Italia, X). *Memorie Soc. Ent. Ital.*, 50: 5-287.
- BARONI URBANI, C. 1976. Réinterprétation du polymorphisme de la caste ouvrière chez les fourmis à l'aide de la régression polynomiale. *Revue Suisse Zool.*, 83: 105-110.
- BARQUÍN, J. 1981. *Taxonomía y distribución de los formicidos (Hym. Form.) de las Islas Canarias. Estudio de las mirmecocenosis de la Isla de Tenerife*. Tesis doctoral Univ. La Laguna, Canarias, 584 p.
- BENABID, A. 1982. *Etude phytoécologique, biogéographique et dynamique des associations et séries sylvatiques du Rif occidental (Maroc). Problèmes posés par la reforestation et l'aménagement des peuplements forestiers actuels*. Thèse Doc. Sn. Univ. Aix-Marseille, 199 p. + annexes.
- BENOIS, A. 1972. Evolution du couvain et cycle annuel de *Camponotus vagus* Scop. (= *pubescens* Fabr.) Hym. Form.), dans la région d'Antibes. *Annls. Zool. Ecol. Anim.*, 4: 325-351.
- BERNARD, F. 1973. Tendances calcicoles ou silicicoles chez les fourmis méditerranéennes. *Proc. VIIème Congrès IUSSI*: 16-21.
- BERNARD, F. 1975. Ecologie des fourmis des grès d'Annot comparées à celles de la Provence calcaire. *Annls. Mus. Hist. Nat. Nice*, 3: 33-54.
- BERNARD, F. 1976. 30 ans de recherches sur les fourmis du Maghreb. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.*, 67: 81-118.
- BERNARDI, G. 1957. Contribution à l'étude des catégories taxonomiques: II - Les règles internationales de la Nomenclature zoologique et la notation des catégories taxonomiques. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 62: 224-250.
- BUSHER, C. E., CALABI, P. et TRANIELLO, J. F. A. 1985. Polymorphism and division of labor in the neotropical ant *Camponotus sericeiventris* Guerin (Hym. Form.). *Annls. Ent. Soc. Am.*, 78: 221-228.
- CAGNIANT, H. 1962. Etude de quelques fourmis du Maroc. Statistique provisoire des Formicidae du Maroc. *Bull. Soc. Hist. Nat. Af. N.*, 53: 83-118.
- CAGNIANT, H. 1968. Liste préliminaire de fourmis forestières d'Algérie. Résultats obtenus de 1963 à 1968. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 106: 138-147.
- CAGNIANT, H. 1973. *Les peuplements de fourmis des forêts algériennes. Ecologie, biocénotique, essai biologique*. Thèse Doc. Etat, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 464 p. + planches.
- CAGNIANT, H. 1979. La parthénogenèse thélytoque et arrhénotoque chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Fonsc.) (Hym. Form.). Cycle biologique en élevage des colonies avec reine et des colonies sans reine. *Insect. Soc.*, 26: 51-60.
- CAGNIANT, H. 1984. Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. *Aphaenogaster espadaleri* n. sp. (Hym. Form.). *Nouv. Revue Ent. (N.S.)*, 1: 387-395.
- CAGNIANT, H. 1985. Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. Etude des *Camponotus* du groupe *cruentatus* au Maroc (Hym. Form.). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 121: 77-84.
- CAGNIANT, H. 1986. *Aphaenogaster nadigi* Santschi, bona species (n. status). *Eos*, 62: 31-43.
- CAGNIANT, H. 1990a. Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. *Aphaenogaster atlantis* Santschi, 1929 bona species (n. status) (Hym. Form. Myrm.). *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4e ser., 12, A: 123-133.
- CAGNIANT, H. 1990b. Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. *Aphaenogaster sicardi* n. sp. (Hym. Form. Myrm.). *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4e ser., 12, A: 443-453.
- CAGNIANT, H., ESPADALER, X. et COLOMBEL, P. 1991. Biométrie et répartition de quelques populations d'*Aphaenogaster* (suprasp.) *senilis* (Hym. Form.) du Bassin méditerranéen occidental et du Maroc. *Vie Milieu*, 41: 61-71.
- DARTIGUES, D. 1978. *Etude du polymorphisme chez Camponotus aethiops Latr. (Hym. Form.). Aspects biométrique et biologique*. Thèse spec. Toulouse, 130 p.
- DEFAUT, B. 1990. Un climagramme et système d'étages phytoclimatique utilisables simultanément en Afrique du Nord et en Europe occidentale. *Vie Milieu*, 40: 67-78.
- DUBOIS, A. 1988. Le genre en Zoologie: essai de systématique théorique. *Mem. Mus. Natn. Hist. Nat. (A)*, 140: 1-124.
- ESPADALER, X., RETANA, J. et CERDÁ, X. 1990. The caste system in *Camponotus foreli* Emery (Hym. Form.). *Sociobiology*, 17: 299-312.
- FOWLER, H. G. 1986. Polymorphism and colony ontogeny in North American carpenter ants (Hym. Form.) (*Camponotus pennsylvanicus* and *Camponotus ferrugineus*). *Zool. Jb. Physio.*, 30: 297-316.
- FOWLER, H. G. 1987. Worker polymorphism in field colonies of carpenter ants (Hym. Form. *Camponotus*). Stochastic selection? *Insect. Soc.*, 34: 204-210.
- GOULD, S. J. 1984. *Quand les poules auront des dents. Réflexions sur l'histoire naturelle*. A. Fayard éd., Paris, 448 p.
- LEUTERT, W. 1962. Beitrag zur kenntnis des Polymorphismus bei *Camponotus ligniperda* (Hym. Form.). *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 35: 146-154.
- MAYR, E. 1974. *Populations, espèces et évolution*. Herman éd., Paris, 496 p.
- MICHARD, A. 1976. *Eléments de Géologie marocaine*. Ed. du Service Géologique du Maroc, Rabat, 408 p.
- PLATEAUX, L. 1983. Répartition et compétition sur le terrain des deux fourmis *Leptothorax nylanderii* et *L. parvulus*. *Actes Coll. Insectes Sociaux, Les Eyzies, sept. 1983*: 191-201.
- PISARSKI, B. 1981. Variations intraspécifiques des fourmis du genre *Formica*. In: HOWSE, P. E. et CLÉMENT, J. L., édés.: *Biosystematics of Social Insects*. The Systematics Association special volume n.° 19. Academic Press 346 p.
- SANTSCHI, F. 1929. Fourmis du Maroc, d'Algérie et de Tunisie. *Bull. et Annls. Soc. Ent. Belgique*, 69: 138-165.
- SANTSCHI, F. 1931. Fourmis du Bassin méditerranéen occidental et du Maroc récoltées par M. M. Lindberg. *Soc. Scient. Fenn. Comm. Biol.*, 3: 1-13.
- SAUVAGE, C. 1963. *Etages bioclimatiques. Atlas du Maroc*. Comité National de Géographie du Maroc, Rabat, 30 p. + annexes, 1 pl.
- THORPE, R. S. 1987. Geographic variation: A synthesis of cause, data, pattern and congruence in relation to subs-

- pecies, multivariate analysis and phylogenesis. *Boll. Zool.*, 54: 3-11.
- VUILLAUME, M. 1975. Pigments des insectes: In: GRASSÉ, P. P.: *Traité de Zoologie*, T. VIII, fasc. III. Masson éd., Paris; 77-184.
- WARD, P. S. 1989. Genetics and social changes associated with ant speciation. In: BREED, M. D. & PAGE, R. E. eds. *The Genetics of social evolution*. Boulder, Westview Press; 123-148.
- WIGGLESWORTH, V. B. 1964. *The life of Insects*. Weidenfeld & Nicolson, Londres, 360 p.
- WILSON, E. O. 1953. The origin and evolution of polymorphism in ants. *Quart. Revue Biol.*, 28: 136-156.
- WILSON, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Belknap Press, Harvard Univ. Cambridge, USA, 549 p.

Recibido el 2 de octubre de 1990  
Aceptado el 16 de mayo de 1991