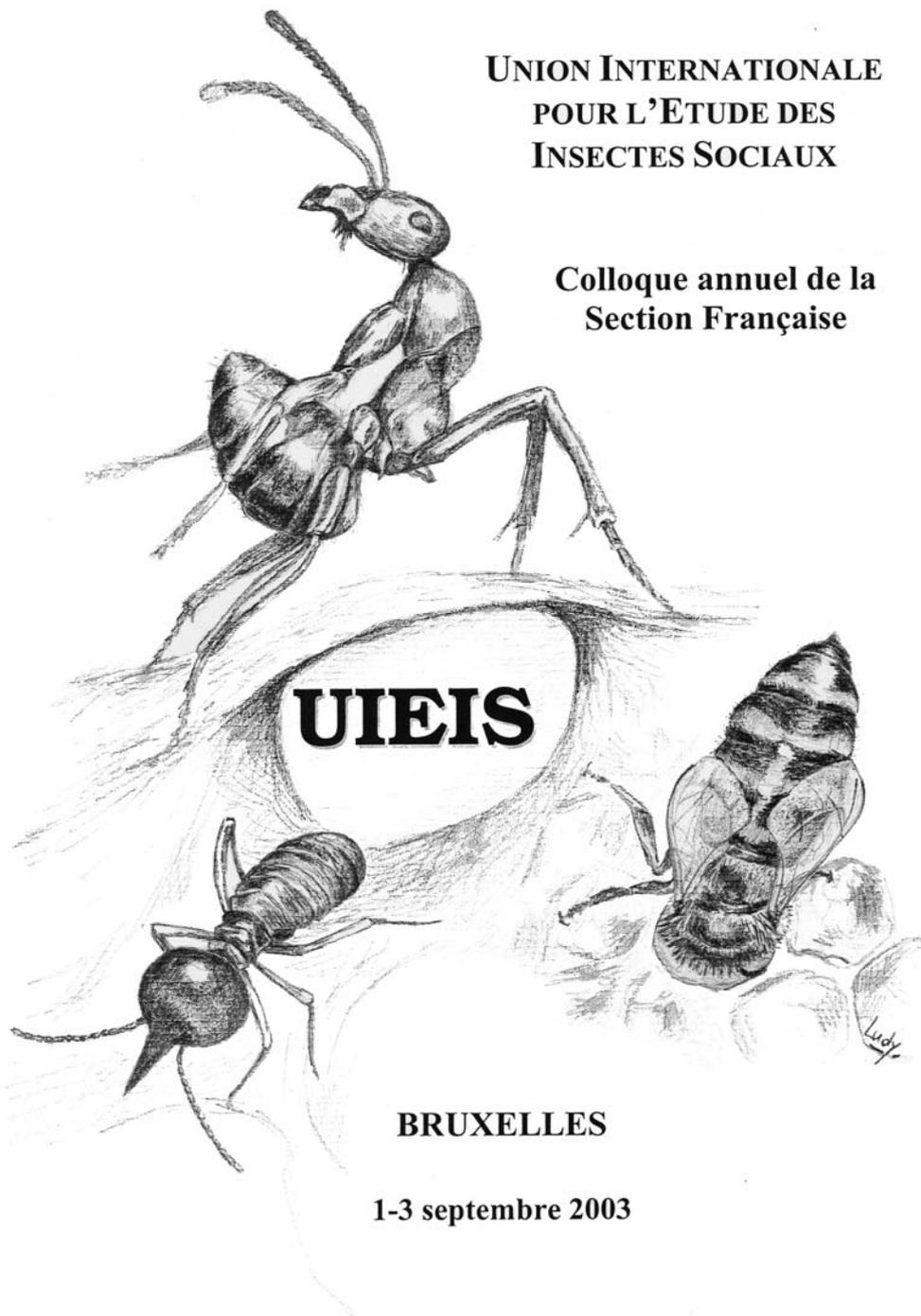


Actes des Colloques Insectes Sociaux

Volume 16 (2004)

UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES
INSECTES SOCIAUX

Colloque annuel de la
Section Française



BRUXELLES

1-3 septembre 2003

Dessin : Ludivine de Menten

**STRUCTURE GENETIQUE, APPARENTEMENT ET STRATEGIES
REPRODUCTRICES A L'ECHELLE D'UNE POPULATION CHEZ *CATAULACUS
MCKEYI* (MYRMICINAE), UNE FOURMI A PLANTE**

par Gabriel Debout et Doyle McKey

CEFE-CNRS (UMR 5175), 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5
debout@cefe.cnrs-mop.fr

Introduction

Les interactions plante-fourmi sont des interactions biotiques très courantes, en particulier en milieu tropical. L'apparition de ces relations étroites aurait eu lieu plusieurs fois indépendamment au cours de l'évolution. Ces associations sont le plus souvent d'ordre mutualiste, et constituent 4 grands groupes selon la nature du bénéfice retiré par la plante au sein de l'interaction. Ce bénéfice peut ainsi être (i) une aide à la pollinisation, (ii) une aide à la dispersion des graines, (iii) un apport nutritif, ou bien (iv) une protection anti-herbivore. C'est dans ce cadre des mutualismes de protection plante-fourmi que nous nous plaçons. Ils concernent plus d'une centaine de genres de plantes et plus d'une quarantaine de genres de fourmis (Davidson & McKey, 1993).

Comme toutes les interactions mutualistes, des espèces viennent profiter des ressources accordées par l'un ou l'autre des partenaires de l'interaction. Dans la littérature, seuls cinq cas ont été décrits de mutualisme de protection plante-fourmi parasités par des fourmis (Debout, 2003) : 1 cas où l'espèce parasite n'offre aucune protection (*Pseudomyrmex* en Amérique Centrale [Janzen, 1975]) ; 4 cas où les fourmis parasites apportent une protection anti-herbivore mais castrent leur plante-hôte afin de détourner toute l'allocation des ressources de cette plante vers la croissance et la survie (*Crematogaster nigriceps* au Kenya [Young *et al.* 1997] ; *Allomerus cf. demerarae* au Pérou [Yu & Pierce, 1998] ; *Allomerus octoarticulatus* au Brésil (Izzo & Vasconcelos, 2002) ; et *Crematogaster dohrni* en Inde [Gaume *et al.*, soumis]).

Le système *Leonardoxa africana*

Le système *Leonardoxa africana* (Césalpinioïdée africaine de sous-bois) est un complexe de 4 sous-espèces qui se distribuent allopatriquement à l'intérieur du massif forestier littoral du Golfe de Guinée (Afrique Centrale). La variation géographique des traits biologiques (fixés ou encore variables) au sein du complexe concerne surtout des caractères liés à l'interaction avec les fourmis.

La sous-espèce *Leonardoxa africana africana*

Cette sous-espèce est répartie communément, mais de manière strictement discontinue, dans la forêt atlantique littorale du Cameroun. Elle est spécifiquement associée à deux espèces de fourmis *Petalomyrmex phylax* (Formicinae) et *Cataulacus mckeyi* (Myrmicinae). Les deux caractères morphologiques de la plante d'importance pour les fourmis sont des domaties (tiges renflées et creuses) dans lesquelles les fourmis nidifient, et des nectaires extrafloraux, situés à la base des feuilles matures et qui sont la source de nourriture principale, voire unique, des deux espèces de fourmis symbiotiques. Chaque arbre abrite un nid d'une seule des deux espèces de fourmis.

La fourmi *Cataulacus mckeyi*

Cette espèce est notre modèle d'étude. Elle est en fréquence variable dans chaque population de plantes-hôtes, mais toujours inférieure à la fréquence de *P. phylax*. La myrmicine *C. mckeyi* utilise les ressources de la plante mais ne présente aucun

comportement actif de protection anti-herbivore. Sa présence est donc un coût pour la plante, et un coût pour la fourmi mutualiste puisqu'elle lui soustrait une certaine quantité de la ressource—arbre. Pour mieux comprendre comment se fait la cohabitation entre les deux espèces de fourmis, et mieux évaluer les termes de la compétition pour l'accès à l'arbre, il convenait de mieux connaître le fonctionnement propre à chaque espèce de fourmi. C'est l'objectif de cette étude, en ce qui concerne l'espèce parasite *C. mckeyi*.

Principaux résultats

Structuration génétique à différentes échelles spatiales

Pour étudier la structuration génétique à plusieurs échelles de cette espèce, nous avons construit une banque microsatellite, mettant au point 11 locus polymorphes (Debout *et al.*, 2002a). Nous avons ensuite considéré une population de plantes-hôtes, dans laquelle l'espèce *C. mckeyi* était en fréquence importante (~25% des arbres). Notre étude a considéré l'intégralité des arbres occupés par cette espèce (soit 75 nids).

Une étude précédente (Debout *et al.*, 2002b) portant sur les niveaux d'apparentement intra-colonie dans ce même site BOU, et les conséquences en terme de structure spatiale des colonies a montré que : l'apparentement entre ouvrières du même nid est de 0,72 (SE=0,01) ; entre ouvrières de 2 nids voisins de 0,255 (SE=0,0417) ; et entre ouvrières de 2 nids différents dans la population de 0,0027 (SE=0,0037) (Figure 1 : régression génétique sur les nids). La combinaison de ces résultats génétiques avec des approches comportementale et chimique a permis de caractériser une structure particulière des colonies de *C. mckeyi*, la polydomie (Debout *et al.*, 2003). Cette structure est en fréquence 30 % au sein des nids de la population étudiée.

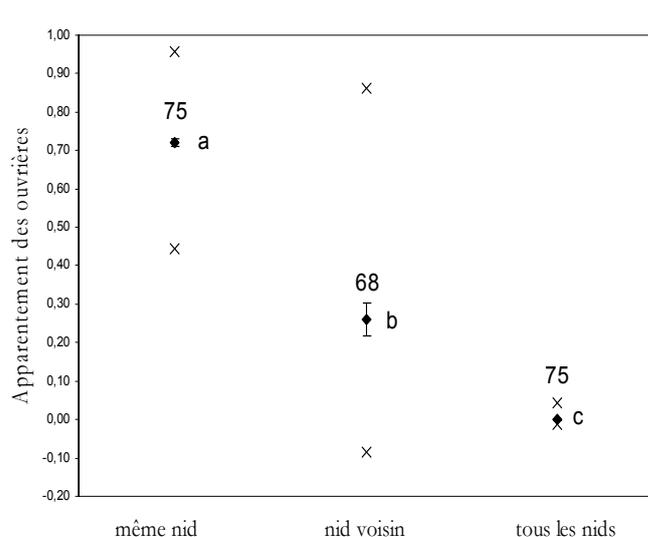


Figure 1.

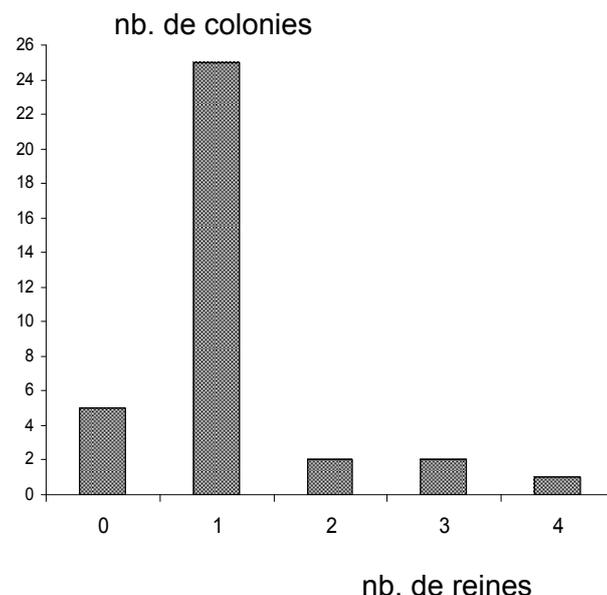


Figure 2.

A l'échelle de la population étudiée, l'apparentement moyen intra-colonie est de 0,71, ce qui n'est pas significativement différent de 0,75, l'attendu théorique dans des conditions de monogynie, monoandrie et non reproduction des ouvrières. Le calcul du nombre moyen efficace de reines par colonie (Ross 1993) donne effectivement une valeur non différente de 1 (1,07 [SE=0,02]), et le nombre moyen efficace de pères par colonie (Chevalet & Cornuet 1982) est de 1,15 (SE=0,06). La structure reproductrice de chaque colonie chez cette espèce *C. mckeyi* se caractérise donc par une monogynie de règle (1 femelle pondeuse) et une polyandrie facultative (1-2 pères par colonie). La monogynie est confirmée par la dissection de 35 colonies pour lesquelles le nombre de reines en activité

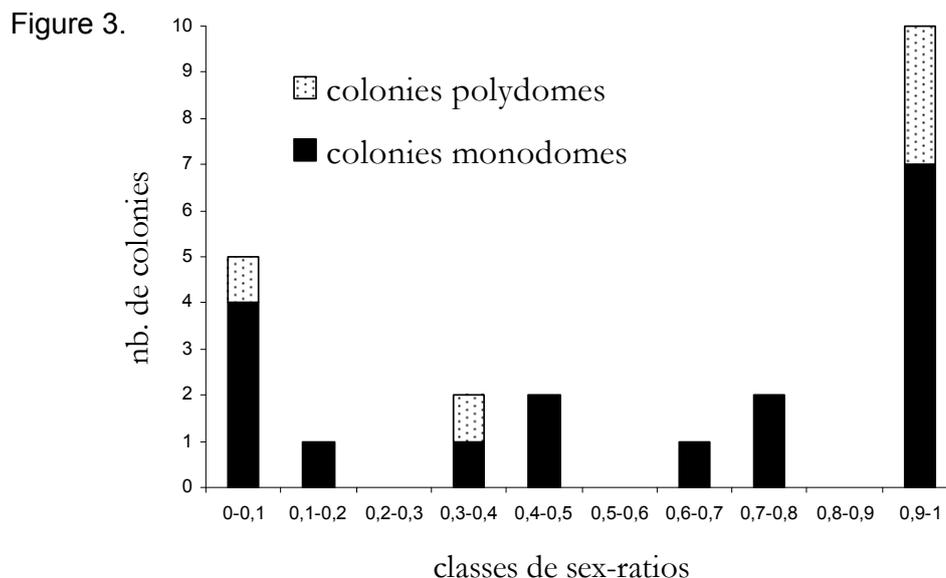
a été compté : on trouve une distribution du nombre de colonies en fonction du nombre de reines avec un net mode à 1 reine/colonie (Figure 2).

Toujours dans cette même population de plantes-hôtes, où la population de *C. mckeyi* a été génotypée dans son intégralité, nous ne mettons en évidence aucun isolement par la distance ($r^2=0,006$; pente=0,023 ; test d'isolement : $P=0,165$), et les apparentements entre les reines, entre les pères putatifs et entre les reines et les pères au sein de la population sont tous nuls. Le système d'appariement chez cette espèce est donc de nature panmictique, soit que cette population étudiée ait atteint une taille efficace assez grande, soit que les échanges entre populations proches soient importants.

Les premiers résultats à l'échelle régionale (c'est-à-dire à l'échelle de l'aire de répartition de la plante) sur une vingtaine de populations de plantes-hôtes montrent (i) une diversité génétique élevée chez les deux espèces de fourmis *P. phylax* et *C. mckeyi*, (ii) une diminution de la richesse allélique du nord vers le sud de l'aire de répartition, et ce pour les deux espèces, et (iii) un isolement par la distance significatif pour les deux espèces, mais plus important pour *C. mckeyi*. A partir de la pente de la droite d'isolement, on peut calculer un estimateur de dispersion σ^2 . En effet la pente est estimée selon la formule $1 / (4 \pi N \sigma^2)$ où N est l'effectif efficace dans la population (Leblois *et al.*, 2000). Pour *P. phylax*, $N=388 (\pm 85)$ soit $\sigma^2p = 0,004$, alors que pour *C. mckeyi* $N=44 (\pm 42)$ soit $\sigma^2c = 0,019$. En conclusion, l'espèce parasite *Cataulacus* semble disperser plus que la mutualiste *Petalomyrmex*, le fort isolement par la distance pour la première étant sans doute à la faible taille efficace de la majorité des populations.

Structure sociale

La dissection de 30 colonies dans la population d'étude a été entreprise. La taille moyenne des colonies est de 306 ouvrières/colonie, ce qui est relativement petit par rapport à la moyenne connue chez les fourmis. Les ressources sont plutôt allouées à la croissance qu'à la reproduction (le ratio d'allocation moyenne est de 0,89 en faveur de la croissance). Enfin, la sexe ratio de la population est à l'équilibre (SRI=0,53) mais recouvre une grande disparité à l'échelle des colonies (Figure 3).



On observe effectivement un biais fréquent de la sex-ratio d'investissement en faveur de l'un ou l'autre sexe, ce biais étant souvent total (production d'un seul des deux sexes). Notre étude n'a pas permis de trouver des facteurs écologiques ou génétiques qui

pourraient expliquer l'existence de ces split sex ratios chez cette espèce. On ne peut donc pas écarter pour l'instant que cela soit des artefacts dus au faible effectif de sexués produit dans chaque colonie (Debout, 2003)

Conclusion

Ce système d'interaction entre des fourmis et leur plante-hôte présente plusieurs intérêts : comme la colonie de fourmis est logée dans les domaties de l'arbre, on a une appréhension de la totalité de la colonie ce qui permet une estimation fiable des paramètres d'allocation.

La spécificité du système autorise la comptabilité de toutes les sources de nourriture, une estimation facile des coûts et des bénéfices. C'est donc un système idéal pour une approche de type " communauté ". Enfin dernier avantage, et non des moindres, les deux espèces de fourmis associées à *L. a. africana* ne sont pas agressives, ce qui facilite les manipulations.

Cette étude a permis de mieux comprendre la biologie de l'espèce *C. mckeyi*, préalable indispensable à la compréhension des relations entre les deux espèces de fourmis, et les conditions de stabilité du système. Pour *C. mckeyi*, nous avons entre autre montré que cette espèce présentait une utilisation particulière du milieu (polydomie), de lapanmixie à l'échelle d'une population, des colonies de petite taille avec une production précoce de sexués (en effectifs faibles). Liés à une faible longévité (2-3 ans) (données non publiées), tous ces traits d'histoire de vie caractérisent une espèce à stratégie dispersive, typique pour une espèce parasite spécifique d'un mutualisme symbiotique.

Remerciements

Ces travaux ont bénéficié d'un financement de l'IFB (Institut Français de la Biodiversité) et de l'accord du Ministère camerounais de la Recherche, de la Science et des Techniques. Nous remercions A. Dalecky, A. Ngomi Ngomi et B. Di Giusto pour leur aide sur le terrain, et les laboratoires de génétique du CBGP et du CEFÉ pour l'accueil et les conseils techniques

Références

- Chevalet C., Cornuet J.M., 1982. Etude théorique sur la sélection du caractère " production de miel " chez l'Abeille. I. Modèle génétique et statistique. *Apidologie* 13 : 39-65.
- Davidson D.W., McKey D., 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *J. Hym. Research* 2:13-83.
- Debout G., 2003. Parasite et mutualisme de protection – Le cas de *Cataulacus mckeyi*, fourmi symbiotique de *Leonardoxa africana africana*. Mémoire de Thèse de Doctorat, Université Montpellier II.
- Debout G., Provost E., Renucci M., Tirard A., Schatz B. & McKey D., 2003. Colony structure in a plant-ant: behavioural, chemical and genetical study of polydomy in *Cataulacus mckeyi* (Myrmicinae). *Oecologia* 137 : 195-204.
- Debout G., Dalecky A., Mondor G., Estoup A. & Rasplus J.-Y., 2002a. Isolation and characterisation of polymorphic microsatellites in the tropical plant-ant *Cataulacus mckeyi* (Formicidae: Myrmicinae). *Mol. Ecol. Notes*, 2: 459-461.
- Debout G., Schatz B., Provost E., Renucci M., Tirard A. & McKey D., 2002b. Le syndrome de polydomie chez *Cataulacus mckeyi*, une fourmi à plante. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 15 : 58-62.

Gaume L., Zacharias M., Borges R.M. (soumis). Ant-plant conflicts and a novel case of castration parasitism in a myrmecophyte.

Izzo T.J., Vasconcelos H.L., 2002. Cheating the cheater: domatia loss minimizes the effects of ant castration in an Amazonian ant-plant. *Oecologia* 133: 200-205.

Janzen D.H., 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: a parasite of a mutualism. *Science* 188: 937-938.

Leblois R., Rousset F., Tikel D., Moritz C., Estoup A., 2000. Absence of evidence for isolation by distance in an expanding cane toad (*Bufo marinus*) population: an individual-based analysis of microsatellite genotypes. *Mol. Ecol. Notes* 9: 1905-1909.

Ross K.G., 1993. The breeding system of the fire ant *Solenopsis invicta*: effects on colony genetic structure. *Am. Nat.* 141: 554-576.

Young T.P., Stubblefield C.H., Isbell L.A., 1997. Ants on swollen-thorn acacias: species coexistence in a simple system. *Oecologia* 109: 98-107.

Yu D.W., Pierce N.E., 1998. A castration parasite of an ant-plant mutualism. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 375-382.