UNIVERSITÉ FRANÇOIS RABELAIS DE TOURS

Année universitaire : 2010-2011

Coopération et tricherie chez les fourmis : relations intraspécifiques et interactions avec les plantes

Habilitation à Diriger des Recherches

Discipline : Biologie des Organismes

présentée et soutenue publiquement par :

Raphaël Boulay

le 12 Juillet 2011

Patrizia D'Ettorre	Professeur des Universités	Université Paris XIII
Vincent Fourcassié	Chargé de Recherche HDR CNRS	Université Toulouse III
Michel Isingrini	Professeur des Universités	Université Tours
Alain Lenoir	Professeur émérite	Université Tours
Jean-Paul Monge	Professeur des Universités	Université Tours
Thibaud Monnin	Chargé de Recherche HDR CNRS	Université Paris VI

SOMMAIRE

PREMIÈRE PARTIE: CURRICULUM VITAE

1. INFORMATIONS GÉNÉRALES 7
2. PARCOURS 7
3. ACTIVITÉS LIÉES À LA FORMATION 8
3.1 Encadrement d'étudiants 8
3.2 Enseignement 9
4. PRODUCTION SCIENTIFIQUE 11
4.1 Projets de recherche 11
4.2 Publications dans des revues indexées au SCI 12
4.3 Autres publications 15
4.4 Colloques et congrès 16
4.5 Autres activités liées à la recherche 19

DEUXIÈME PARTIE: MÉMOIRE DE RECHERCHE

1. INTRODUCTION GÉNÉRALE 23
2. COOPÉRATION ET CONFLITS POUR LE DÉVELOPPEMENT DES LARVES 27
2.1. Les bases du conflit 27
2.2. *Aphaenogaster senilis* (Thèse C. Ruel, Post Doc J.A. Galarza) 30
2.3. *Cataglyphis floricola* (Thèse de F. Amor, Post Doc M. Jowers) 36
3. COOPÉRATION VS EXPLOITATION ENTRE LES PLANTES ET LES FOURMIS 41
3.1. Dispersion primaire des graines: la myrmécochorie 42
3.2. La protection des plantes (projet AMAZONIE – 2ID) 57
4. SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES 63
5. RÉFÉRENCES 67
6. ANNEXES 77

Curriculum Vitae

1. Informations générales

Raphaël Boulay

Né le 16 Novembre 1973 à Nogent-le-Rotrou (Eure-et-Loire)

Nationalité Française

Situation actuelle : Chercheur contractuel, Programme Ramón y Cajal,

Département de Biologie Animale, Université de Grenade, Espagne

Courrier électronique: boulay@ebd.csic.es

2. Parcours

Mai 2009: Chercheur contractuel pour 5 ans à l'Université de Grenade (Espagne). Programme Ramón y Cajal.

Mai 2005: Chercheur contractuel à la Station Biologique de Doñana (Séville, Espagne). Programme I3P. Responsable: Dr. Xim Cerdá.

Novembre 2002: Post-doctorat à la Station Biologique de Doñana (Séville, Espagne). Bourse Marie Curie. Responsable: Dr. Xim Cerdá.

Mars 2002: Post-doctorat à la Station Biologique de Doñana (Séville, Espagne). Bourse du ministère Espagnol de l'Éducation, des Sciences et des Sports. Responsable: Dr. Xim Cerdá.

Novembre 2001:Post-doctorat au Département de Biologie Animale de l'Université de Florence (Italie). Responsable: Prof. Stefano Turrilazzi.

Octobre 2000: Post-doctorat au Département de Zoologie de l'Université de Tel Aviv (Israël). Bourse George Wise. Responsable: Prof. Abraham Hefetz.

Janvier 2000: Post-doctorat au Centre d'Agriculture, Département d'entomologie, Université d'État de Louisiane (Baton Rouge, USA). Responsable: Dr. Linda M. Hooper-Buí.

Novembre 1999: Thèse de doctorat. Université de Tours. Directeur: Prof. Alain Lenoir.

Juin 1996: Diplôme d'Études Approfondies, Biologie du Comportement. Directeur: Prof. Pierre Jaisson.

Juin 1995: Maîtrise de Biologie Animale, Université de Tours.

Juin 1994: Licence de Biologie Cellulaire et Physiologie, Université de Tours.

Juin 1993: DEUG, Biologie, Université de Tours.

Juin 1991: Baccalauréat, Série C. Lycée de Nogent-le-Rotrou (Eure-et-Loire).

3. Activités liées à la formation

Encadrement d'étudiants

Doctorants

Ángel Barroso. Codirection avec Xim Cerdá. « Utilisation de l'habitat par une espèce Méditerranéenne: Compétition et exploitation des ressources alimentaires chez *Aphaenogaster senilis* dans le parc naturel de Doñana »

Fernando Amor González. Codirection avec Xim Cerdá. « Biologie et écologie de la fourmi endémique de Doñana *Cataglyphis floricola* »

Camille Ruel (programme JAE). Codirection avec Xim Cerdá. « Effet des facteurs sociaux sur le développement des larves chez *Aphaenogaster senilis* ».

Masters et D.E.A.

Romain Dacquigny, Master 1 Biologie du Comportement, Université de Villetaneuse Paris XIII 2010-2011 – Étude de la personnalité chez les fourmis.

Julie Braschi, Master 1 Biologie du Comportement, Université de Villetaneuse Paris XIII 2010-2011 – Intéraction reines-ouvrières et transmission des hydrocarbures cuticulaires dans deux espèces de fourmis.

Alicia Maraver Acosta (Master Universitario en Biodiversidad en Áreas Tropicales y su Conservación, 2010, Universidad Central de Ecuador - CSIC) : Estudio de la communidad de hormigas y su implicación en la remoción de semillas en tres tipos de ecosistemas, en la Estación Biológica de Wisui (Ecuador)

Ángel Barroso : (DEA : septembre 2005, Université de Séville) : Distribución y variación temporal de los hormigueros de una población de Aphaenogaster senilis Mayr, 1853 (Hymenoptera : Formicidae).

Fernando Amor Gonzalez (DEA : septembre 2005, Université de Séville): Estudio de la alimentación y de la actividad de *Cataglyphis floricola*, Tinaut 1993, en Doñana

María Roldan : Étudiante en DEA (2004-2005, Université de Grenade, Espagne) : Utilisation de l'espace, territorialité et compétition intraspecifique chez la fourmis *Camponotus cruentatus* .

Estelle Durand : Étudiante en Maîtrise de Biologie Animale et Physiologie (1998-1999,

Université de Tours) : Implication de la sérotonine dans l'expression des comportements agonisitques chez les fourmis.

Karine Ozou et Vanessa Brieu : Étudiantes en Maîtrise de Biologie Animale et Physiologie (1998-1999, Université de Tours) : Influence de l'isolement social sur la reconnaissance coloniale chez les fourmis *Camponotus fellah*.

Mathieu Déhai et Dany Dupuis : Étudiants en Maîtrise de Biologie Animale et Physiologie (1997-1998, Université de Tours) : Le termite de Saintonge en Touraine.

Marjorie Vic et Catherine Penaud : Étudiantes en Maîtrise de Biologie Animale et Physiologie (1997-1998, Université de Tours) : Caractérisation pharmacologique des comportements agressifs de *Camponotus vagus* et *Camponotus blandus*.

Julio Cortés Beas : Étudiant en Maîtrise de Biologie Animale et Physiologie (1997-1998, Université de Tours - Erasmus) : Influence de l'hexaflumuron sur le comportement d'alimentation des termites souterrains (1997-1998).

Enseignement

Zoologie

Travaux pratiques, (60h par an entre 2009 et 2011) : Licence de Biologie (Université de Grenade, Espagne). Responsable : José-Miguel Avila. Objectifs pédagogiques : Introduction à la zoogéographie, et aux méthodes d'échantillonnage de la faune en milieu naturel.

Statistiques

Cours, (9h en 2004) : Master de Biologie de la Conservation, Université Internationale d'Andalousie (La Rabida, Huelva, Espagne). Responsables : Pr F. Hiraldo et Dr JL Tella. Objectifs pédagogiques : Introduction à l'utilisation des Models Linéaires Généraux (GLM) et Généralisés au travers d'exemples de régressions multivariées et d'analyse de la variance et covariance. Dessins expérimentaux en écologie : facteurs fixes et aléatoires, dessins expérimentaux factoriels et emboîtés, randomisation, transformation de variables.

Physiologie des Insectes

Travaux Pratiques, (18h en 2000) : Master Entomologie, Université de Louisiane. Responsable : Dr LM Hooper-Búi. Objectifs pédagogiques : Analyse et quantification des principaux sucres et lipides présents dans l'hémolymphe des insectes.

Éthologie, Psychophysiologie et Neurosciences Comportementales

Travaux Pratiques, (92h entre 1996 et 1999) : 2ème Année de Deug des Sciences de la Vie,

Université de Tours, UFR Sciences et Techniques. Responsable : Dr C Veuille-Thomas. Objectifs pédagogiques : Initiation à l'observation et à la mesure du comportement animal. Établissement de grilles d'observations et d'éthogrammes. Définition des items et choix des échelles de mesure.

Travaux Pratiques, (120h entre 1996 et 1999) : Licence de Biologie Cellulaire et Physiologie, Université de Tours, UFR Sciences et Techniques. Responsable : Pr A Lenoir. Objectifs pédagogiques : Illustrer les bases biologiques du développement comportemental, de l'apprentissage et de la mémoire, à partir de l'analyse de bandes vidéos et d'expérimentations sur animaux vivants (observations comportementales). Établissement et entretien des relations interindividuelles, inter et intraspécifiques. Les théories de l'apprentissage et de la mémoire chez l'animal.

Travaux Pratiques, (164h entre 1996 et 1999) : Licence de Psychologie, Université de Tours, UFR Psychologie. Responsable : Dr C Errard. Objectifs pédagogiques : Illustration des bases biologiques et physiologiques du comportement animal et humain, par des expérimentations ainsi que par l'observation et l'analyse de vidéos. Initiation au traitement statistique et informatique des résultats. Présentation de quelques problèmes liés au rapport homme-animal (problèmes éthiques de l'utilisation des modèles animaux en recherche, notion de « bien être » animal). L'apprentissage et la mémoire chez l'animal et l'humain. Les émotions chez l'homme. La psychopharmacologie chez l'animal (sensibilisation à l'utilisation des modèles animaux en recherche pharmacologique).

4. Production scientifique

Projets de recherche

1. Conflictos en la producción de reinas en hormigas. Financement : Ministerio de Educación y Ciencia (CGL2009-12472/BOS), 100.430 €. Durée : 2009 - 2012 Porteur du projet: **R Boulay**. Nb de participants: 3

2. MONTES, los Montes Españoles y el Cambio Global: Amenazas y Oportunidades. Financement : Ministerio de Educación y Ciencia, Programa Consolider, 132.000 €. Durée : 2009 – 2013. Porteur du projet: X Cerdá. Nb de participants : 2 (projet total: 4.000.000 d'euros pour 53 chercheurs, coordonné par J. Retana, Barcelone)

3. 2-ID, Interactions interspécifiques et diversité. Financement : Programme Amazonie, 200.000 € Durée : 2008 – 2012. Porteur du projet: A Dejean (Kourou, Guyane), **R Boulay.** Nb de participants : 7

4. La evolución de la asignación de la razón de sexos en una hormiga con fundación por fisión: papel de la asimetría de parentesco y de la competencia local por los recursos. Financement : Ministerio de Educación y Ciencia (CGL2006-04968/BOS), 118.000 €. Durée : 2006 - 2009 Porteur du projet: X Cerdá. Nb de participants: 3

5. Presencia de una especie invasora, la hormiga argentina (*Linepithema humile*) en los espacios naturales protegidos de Andalucía. Financement : Junta de Andalucía (Consejería de Medio Ambiente), 195.700 €. Durée : 2004 – 2007. Porteur du projet: X Cerdá. Nb de participants: 4

6. Mutualismos y antagonismos en un sistema planta-herbívoro-carnívoro: efectos directos, indirectos e interferencia entre interacciones. Financement : Ministerio de Ciencia y Tecnología, Programa Nacional de Promoción General del Conocimiento (BOS2003-01536), 94.000 €. Durée : 2003 – 2006. Porteur du projet: X Cerdá. Nb de participants: 3

7. Efecto de una especie invasora, *Linepithema humile*, la hormiga argentina, sobre la biodiversidad del Parque Nacional de Doñana. Financement : Ministerio de Medio Ambiente, Organismo Autónomo de Parques Nacionales (proyecto 037/2002), 25.800 €. Durée : 2003 – 2006. Porteur du projet: X Cerdá. Nb de participants: 4

8. Efecto de una especie invasora, *Linepithema humile*, la hormiga argentina, sobre la biodiversidad del Parque Nacional de Doñana. Financement : Ministerio de Medio Ambiente, Organismo Autónomo de Parques Nacionales (proyecto 037/2002), 25.800 €. Durée : 2003 – 2006. Porteur du projet: X Cerdá. Nb de participants: 4

9. Las hormigas en los Arganiers marroquíes: efectos sobre el control de la mosca de la fruta. Financement : Ministerio de Asuntos Exteriores, Agencia Española de Cooperación Internacional (Programa de Cooperación Interuniversitario hispano-marroquí, A/3478/05; A/4774/06), 10.000 €. Durée : 2006 – 2007. Porteur du projet : X Cerdá, K Naamani. Nb de participants : 4

10. Evolución de las estrategias reproductivas en hormigas. Financement : Ministerio de Educación y Ciencia / CNRS (Acción Integrada hispano-francesa HF2004-0231), 12.000 €. Durée : 2005 – 2006. Porteur du projet: X Cerdá, A Lenoir. Nb de participants: 5

Publications dans des revues indexées au SCI

1. **Boulay R**, M Quagebeur, E Godzinska, & A Lenoir (1999). Social isolation in ants: evidence of its impact on survivorship and behavior in *Camponotus fellah* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology*, ***33*** : 111-124.

2. **Boulay R**, V Soroker, A Hefetz, & A Lenoir (2000). Individuality in hydrocarbon production obliges *Camponotus fellah* workers frequent exchanges for colony integration. *Animal Behaviour, **59** :* 1127-1133.

3. Auger J, **R Boulay**, B Jaillais & S Delion-Vancassel (2000). Analysis of biogenic amines by high - performance liquid chromatography with electrochemical detection and solid - phase microextraction. *Journal of Chromatography A, **870*** : 395-403.

4. **Boulay R**, V Soroker, EJ Godzinska, A Hefetz & A Lenoir (2000). Octopamine reverses the isolation-induced increase in trophallaxis in the Carpenter ant *Camponotus fellah. The Journal of Experimental Biology,* **203** : 513-520.

5. **Boulay R** & A Lenoir (2001). Social isolation of mature workers affects nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah*. *Behavioural Processes, **55*** : 67-73.

6. **Boulay R**, LM Hooper-Bui & J Woodring (2001). Oviposition and oogenesis in isolated *Solenopsis invicta* virgin females are associated with high brain level of dopamine. *Physiological Entomology, 26* : 294-299.

7. **Boulay R** & LM Hooper-Bui (2002). Modulation of the foraging activity of the red imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren by Chlordimeform. S*ociobiology, **39*** : 129-139.

8. **Boulay R**, T Katzav-Gozansky, RK Vander Meer & A Hefetz (2003). Colony insularity through queen control on worker social motivation in ants. *Proceedings of the Royal Society of London, **270*** : 971-978.

9. **Boulay R**, T Katzav-Gozansky, A Hefetz & A Lenoir (2004). Odour convergence and tolerance between nestmates through trophallaxis and grooming in the ant *Camponotus fellah*

(Dalla Torre). *Insectes Sociaux*, ***51*** : 55-61.

10. Katzav-Gozansky T, **R Boulay**, RK Vander Meer & A Hefetz (2004). In-nest environment modulates nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah Naturwissenschaften, **91*** : 186-190.

11. Katzav-Godzansky T, **R Boulay**, V. Soroker & A Hefetz (2004). Queen-signal modulation of worker pheromonal composition in honeybees. ***Pr**oceedings of the Royal Society*, **271** : 2065-2069.

12. **Boulay R**, JM Fedriani, AJ Manzaneda & X Cerdá (2005). Indirect effects of alternative food resources in an ant-plant interaction *Oecologia, **144*** : 72-79.

13. **Boulay R**, J Coll-Toledano & X Cerdá (2006). Geographic variations in *Helleborus foetidus* elaiosome lipid composition: implications for dispersal by ants *Chemoecology **16*** : 1-7.

14. Katzav-Gozansky T, **R Boulay**, V Soroker & A Hefetz (2006). Queen pheromones affecting the production of queen-like secretion in workers *Journal of Comparative Physiology A **192*** : 737-742.

15. Turillazzi S, L Dapporto, C Pansolli, **R Boulay**, FR Dani, G Moneti & G Pieraccini (2006). Habitually used hibernation sites of paper wasps are marked with venom and cuticular peptides *Current Biology **16** : R530-R531*.

16. Fedriani, JM & **R Boulay** (2006). Foraging by fearful frugivores: combined effects of predation and fruit ripening *Functional Ecology **20*** : 1070-1079.

17. **Boulay R**, J. Coll-Toledano, AJ Manzaneda & X Cerdá (2007). Geographic variations in seed-dispersal by ants: are plant and seed traits decisive? *Naturwissenschaften **94*** : 242-246.

18. Alcantara, JM, PJ Rey, AJ Manzaneda, **R Boulay**, JM Ramirez & JM Fedriani (2007). Geographic variation in the adaptative landscape for seed size at dispersal of the myrmecochorous *Helleborus foetidus Evolutionary Ecology **21*** : 411-430.

19. Manzaneda AJ, P Rey & **R Boulay** (2007). Geographic and temporal variations in the ant-seed dispersal assemblage of the perennial herb *Helleborus foetidus Biological Journal of Linnean Society* **92** : 135-150.

20. **Boulay R**, A Hefetz, X Cerdá, S Devers, W Francke, R Twele & A Lenoir (2007). Production of sexuals in a fission-performing ant: dual effects of queen pheromones and colony size *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61 : 1531-1541.

21. **Boulay R**, X Cerdá X, T Simon, M Roldan & A Hefetz (2007) Intraspecific

competition in the ant *Camponotus cruentatus* : should we expect the « dear enemy » effect *Animal Behaviour* ***74*** : 985-993.

22. **Boulay R**, F Carro, R Soriguer & X Cerdá (2007) Synchrony between fruit maturation ad effective disperser's foraging activity increases seed protection against seed predators *Proceedings of the Royal Society B* ***274*** : 2515-2522.

23. Katzav-Gozansky T, **R Boulay**, A Ionesko & A Hefetz (2008) Nest volatiles as modulators of nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah. Journal of Insect Physiology* ***54*** : 378-385.

24. Galarza JA, **R Boulay**, X Cerdá, C Doums, P Federici, H Magalon, T Monnin & C Rico (2009) Development of single sequence repeat markers for the ant *Aphaenogaster senilis* and cross-species amplification in *A. iberica*, *A. gibbosa*, *A. subterranea* and *Messor maroccanus. Conservation Genetics* ***10*** : 519-521.

25. Cerdá X, E Angulo, **R Boulay**, & A Lenoir (2009) Individual and collective foraging decisions: a field study of worker recruitment in the Gypsy ant *Aphaenogaster senilis. Behavioral Ecology and Sociobiology* ***63*** : 551-562.

26. **Boulay R**, F Carro, R Soriguer & X Cerdá (2009) Small-scale indirect effects determine the outcome of a tripartite plant-disperser-granivore interaction. *Oecologia* ***161*** : 529-537.

27. **Boulay R**, X Cerdá, A Fertin, K Ichinose & A Lenoir (2009) Brood development into sexual females depends on the presence of a queen but not on temperature in an ant dispersing by colony fission, *Aphaenogaster senilis*. *Ecological Entomology* ***34*** **:** 595–602.

28. Ichinose K, **Boulay R**, Cerdá X & A Lenoir (2009) Queen and diet influence on nestmate recognition and cuticular hydrocarbon differentiation in a fission-dispersing ant, *Aphaenogaster senilis. Zoological Science* ***26*** : 681-685.

29. Amor F, P Ortega, X Cerdá & **R Boulay** (2010) Cooperative prey-retrieving in the ant *Cataglyphis floricola* : an unusual short-distance recruitment. *Insectes Sociaux* ***57*** : 91-94.

30. Dejean A, C Leroy, B Corbara, O Roux, R Cereghino, J Orivel, **R Boulay** (2010) Arboreal ants use the "Velcro (R) Principle" to capture very large prey Plos One **5** : e11331

31. **Boulay R**, JA Galarza, B Chéron, A Hefetz, A Lenoir, L van Oudenhove, X Cerdá (2010) Competition among phylopatric females regulates population of an ant dispersing by colony fission Ecology 91: 3312–3321

32. El Keroumi, A, K Naamani, A Dahbi, I Luque, A Carvajal, X Cerdá, **R Boulay**

(2010) Effect of ant predation and abiotic factors on the mortality of medfly larvae, *Ceratitis capitata*, in the Argan forest of Western Morocco. Biocontrol Science and Technology ***20*** : 751-762.

33. Dejean A, C Leroy, B Corbara, R Céréghino, O Roux, B Hérault, V Rossi, RJ Guerrero, JHC Delabie, J Orivel & **R Boulay** (2010) A temporary social parasite of tropical plant-ants improves the fitness of a myrmecophyte. Naturwissenschaften ***97*** : 925-934.

34. Lenoir A, A Benoist, W Francke, A Hefetz, X Cerdá & **R Boulay (**2011**)** Trail-following behaviour in two Aphaenogaster ants. Chemoecology ***21***: 83-88.

35. Amor F, P Ortega M Jowers, X Cerdá, J Billen, A Lenoir & **R Boulay** (2011) The evolution of worker-queen polymorphism in *Cataglyphis* ants: Interplay between individual- and colony-level selection. Behavioral Ecology and Sociobiology (in press).

Autres publications

Actes de colloques

1. **Boulay R,** J Auger, EJ Godzinska & A Lenoir (1999). Influence de l'octopamine sur le comportement trophallactique de la fourmi *Camponotus fellah* (Hymenoptera, Formicidae). *Actes des Colloques Insectes Sociaux, **12** :* 127-130.

2. **Boulay R** & A Lenoir (1998). Influence de l'isolement social chez la fourmi *Camponotus fellah* (Hymenoptera : Formicidae). *Actes des Colloques Insectes Sociaux, 11* : 33-35.

3. Le Roux G, A-M Le Roux & **R Boulay** (1997). Apprentissage et mémorisation lors du déménagement du couvain chez *Myrmica ruginodis* Nyl. (Formicidae) : Influence de l'âge. *Comptes Rendus Colloques Annuels de la SFECA*, Toulouse. 369-372.

Rapports techniques

1. Cerdá X, **R Boulay**, A Tinaut & F Ruano (2006). Presencia de una especie invasora, la hormiga argentina (*Linepithema humile*) en los espacios protegidos de Andalucía. pp. 106. Sevilla: Estación Biológica de Doñana.

2. **Boulay R** & A Lenoir (1998). Étude du termite de Saintonge en Touraine : Recensement et Analyse Comportementale en Laboratoire. Rapport établit pour la Municipalité de Fondettes, Indre-et-Loire, France.

Chapîtres

Angulo, E, **R Boulay**, A Rodrigo, J Retana, X Cerdá (2007) Efecto de una especie invasora, *Linepithema humile*, la hormiga Argentina, sobre la biodiversidad del Parque Nacional de Doñana (Huelva) : Descripción des las interacciones con las hormigas nativas. *Investigación Parques*

Nacionales

Mémoires

1. Thèse de doctorat : « Implication du Système Octopaminergique dans la cohésion sociale et la reconnaissance chez la fourmi *Camponotus fellah* ». Laboratoire d'Éthologie et de Pharmacologie du Comportement et Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte UMR 6035, Université de Tours.
2. DEA : « Étude de la Prédation chez la Fourmi *Cerapachys biroi* : Déclenchement du fourragement et reconnaissance des espèces-proies ». Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée, URA 667, Université de Villetaneuse – Paris XIII.
3. Maîtrise : « Influence de l'expérience sur la sensibilité d'un parasitoïde, *Eupelmus vuilleti*, à l'odeur d'une plante hôte, *Vigna subterranea* » Institut de Biocénotique Expérimentale des Agrosystèmes, Université de Tours. Stage effectué sous la direction du Pr Jean-Paul Monge.

Colloques et congrès

(le nom de l'exposant est souligné)

Congrès de l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux

Ruel C, A Lenoir, X Cerdá & **R Boulay** Les œufs de reines ne régulent pas la différenciation du couvain chez la fourmi *Aphaenogaster senilis* Réunion de la section française, avril 2011, Banyuls, France. **Communication orale.**

van Oudenhove L, **R Boulay**, A Lenoir, C Bernstein & X Cerdá From ant behaviour to pheromone decay: does high temperatures effect differ according to recruitment strategy? Réunion de la section française, avril 2011, Banyuls, France. **Communication orale.**

Pearce-Duvet J, X Arnan, A Rodrigo, **R Boulay &** X Cerdá The effect of fire on resource discovery in a Mediterranean ant community Réunion de la section française, avril 2011, Banyuls, France. **Communication orale.**

Boulay R The Evolution of Ergatoid Queens in the Ant Genus *Cataglyphis*: the Role of Natural Selection and Caste Fate Conflicts. 16ème Congrès international de l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux (IUSSI), août 2010, Coppenhague (Danemark), **Communication orale**.

Amor F, J A Galarza, P Ortega, M Jowers, X Cerdá & **R Boulay** The Iberian Ant *Cataglyphis floricola* species complex: Molecular Evidence for Genetic Isolation and Speciation. 16ème IUSSI, août 2010, Coppenhague (Danemark), **Communication affichée**.

Ruel C, X Cerdá & **R Boulay** The Influence of Season and Larval Competition on Caste Fate in a Fission Performing Ant. 16ème IUSSI, août 2010, Copenhague (Danemark), **Communication affichée**.

Boulay R Reproduction by colony fission : an ecological perspective. 4ème réunion des sections européennes, septembre 2008, la Roche-en-Ardennes, **Communication orale**.

Boulay R Sexual production in the fission-performing ant *Aphaenogaster senilis.* 15ème congrès international de l'IUSSI, août 2006 Washington, USA. **Communication affichée.**

Boulay R, Á Barroso & X Cerdá Les migrations saisonnières chez la fourmi *Aphaenogaster senilis*: effet de la température. Réunion de la section française, avril 2006, Avignon, France. **Communication orale.**

Boulay R, T Katzav-Gozansky & A Hefetz. Nestmate Recognition The role of social environment in *Camponotus fellah.* Réunion des sections européennes, septembre 2001, Berlin, Allemagne. **Communication orale**. (Bourse de la section française).

Boulay R & LM Hooper-Bui. Le fourragement chez *Solenopsis Invicta* : Interaction entre état de satiété et système octopaminergique. Réunion de la section française, septembre 2000, Dijon, France. **Communication affichée**.

Boulay R, V Soroker, E Godzinska, A Hefetz & A Lenoir. Le rôle de l'octopamine sur les comportements trophallactiques chez la fourmi *Camponotus fellah*. Réunion de la section française, septembre 1999, Tours, France. **Communication Orale**.

Boulay R, J Auger, EJ Godzinska & A Lenoir. Influence de l'octopamine sur le comportement de la fourmi *Camponotus fellah* (Hymenoptera, Formicidae). Réunion de la section française, septembre 1998, Albi, France. **Communication affichée**.

Boulay R, J Auger & A Lenoir. Influence of octopamine on trophallactic behaviour in the ant *Camponotus fellah*. Réunion internationale, décembre 1998, Adélaïde, Australie. **Communication affichée**.

Boulay R & A Lenoir. Influence de l'isolement social chez la fourmi *Camponotus fellah* (Hymenoptera : Formicidae). Réunion de la section française, septembre 1997, Créteil, France. **Communication affichée**.

Congrès International d'Entomologie

Boulay R, L M Hooper Bui & J Woodring. Biogenic Amines in the brain of sexual females of the red imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren. Août 2000, Foz de Iguassu, Brésil. **Communication affichée**. (prix de la Société Entomologique d'Amérique).

Symposium du réseau européen « Social Evolution » et « Insects »

Lenoir A, & **R Boulay**, A Dahbi, D Fresneau, V Soroker & A Hefetz. Colony Integration in Ants : Dynamic of the gestalt formation and the effects of social isolation. Juillet 2000, Florence, Italie. Communication orale.

Boulay R Bioassay in social insects chemical ecology, an overview. Décembre 2001, Florence, Italie. **Communication orale**.

Turillazzi S, Dapporto L, Pansolli C, **Boulay R**, Dani FR, Moneti G, Pieraccini G, Gorfer S & Cervo R. Do Epicuticular peptides mediate the recognition of "traditional" hibernating sites in a paper wasp? TMR meeting, Septembre 2004 Helsingor, Danemark. **Communication orale**.

Congrès annuel de la Société Internationale d'Écologie Chimique

Boulay R, Coll-Toledano J, Manzaneda AJ & X Cerdá. Variation in elaiosome lipid composition reveal a geographic mosaic of interactions between ants and the myrmecochore *Helleborus foetidus*. (2004) Otttawa, Canada, **Communication affichée**.

Katzav-Gozansky T, V Soroker, **R Boulay** & A Hefetz. Dufour's gland secretions – a new honey bee queen signal. Aôut 2002, Hambourg, Allemagne. Communication orale.

Katzav-Gozansky T, **R Boulay,** & A Hefetz. Motivation and nest volatile affect nesmate recognition in the Carpenter ant *Camponotus fellah.* Aôut 2002, Hambourg, Allemagne. Communication orale.

Boulay R, T Katzav-Gozansky & A Hefetz. The source of recognition pheromone in the ant *Camponotus fellah*. Juillet 2001, Lake Tahoe, USA. **Communication orale**. (Prix de la Société d'Écologie Chimique Internationale)

Boulay R, LM Hooper Bui & J Woodring. Biogenic Amines implication in the mediation of pheromonal communication among fire ant females. Août 2000, Poços de Caldas, Brésil. **Communication orale**.

Boulay R, V Soroker, A Hefetz, J Auger & A Lenoir. Social isolation effects in the ant *Camponotus fellah*: Nestmate non-recognition, cuticular hydrocarbon profile divergence, and possible mediation by octopamine. Novembre 1999, Marseille, France. **Communication orale**.

Symposium International HPLC

Auger J, **R Boulay**, F Cadou & A Lenoir. SPME-HPLC-ECD biogenic amines quantification. Mai 1999, Grenade, Espagne. Communication affichée.

Congreso Nacional e Iberoamericano de Etologia

Boulay R, T Katzav-Gozansky & A Hefetz La influencia de la reina sobre el reconocimiento colonial de la hormiga carpintera *Camponotus fellah.* Septembre 2002, Madrid, Espagne. **Communication affichée**.

Boulay R, Reconocimiento colonial y territorialidad en la hormiga *Camponotus cruentatus*. Septembre 2004, Almeria, Espagne. **Communication affichée**.

Congrès de biologie évolutive

Amor F, JA Galarza, P Ortega, **R Boulay** & X Cerdá Reduced reproductive polymorphism in an ant with small distribution range : an evolutionary unstable situation or the result of caste conflicts ? 12ème congrès de la Société Européenne de Biologie Évolutive, août 2009, Turin, Italie. Communication affichée.

Ruel C, X Cerdá & **R Boulay** Resolution of caste fate conflict in a fission-performing ant. 12ème congrès de la Société Européenne de Biologie Évolutive, août 2009, Turin, Italie. Communication affichée.

Autres activités liées à la recherhce

Arbitrage pour des revues scientifiques

Journal of Chemical Ecology (12 manuscrits); Insectes sociaux (5); Naturwissenschaften (5); The American Naturalist (4); Ecological Entomology (2); Acta Oecologica (3); Animal Behaviour (2); Oecologia (2); Plant Ecology (2); Proceedings B (1); Austral Ecology (1); American Naturalist (2); Behavioral Processes (1); Behavioral Ecology (1); Biology Letters (1); Ecology (2); Environmental Entomology (1); Ecography (1); Ethology (1); Frontiers in Zoology (1); Integrative Zoology (2); Journal of Experimental Biology (1); Journal of Insect Behavior (1); Myrmecological News (1); PPES (1).

Évaluation de projets scientifiques

Évaluateur pour le FONCYT (2009; 2011, Argentine).

Jury de thèse

Examinateur de la thèse de Julien Grangier (Université de Toulouse III) 27 Juin 2008.

Organisation de symposiums

« Multifaceted role of non volatiles » (co-organisé avec Abraham Hefetz, Université Tel Aviv), International Society of Chemical Ecology, Tours 2010.

« Ecological and evolutionary implications of inter-specific, multipartite interactions » (co-

organisé avec Jérôme Orivel CNRS Kourou, Guyane), International Union for the Study of Social Insects, Copenhague 2010.

Membre du Conseil d'Administration (2011-) de la Section Française de l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux.

Obtention de bourses pour des professeurs invités:

Action de la Junta de Andalucia pour l'invitation d'Abraham Hefetz (2900 euros pour 60 jours à l'Université de Grenade).

Mémoire de recherche

Coopération et tricherie chez les fourmis : relations intraspécifiques et interactions avec les plantes

1. Introduction générale

Bien que la coopération soit un des phénomènes les plus importants du monde vivant, les interactions entre organismes, qu'ils appartiennent ou non à la même espèce, sont souvent décrites en termes négatifs. L'évolution de la vie sur terre a même été qualifiée de « Guerre de 4 Milliards d'Années » (Majerus et al. 1996). Cette perspective de l'évolution basée sur les antagonismes remonte à Darwin (Darwin 1859). L'essentiel de sa théorie de l'évolution par la sélection naturelle reposait sur la *fitness* (aptitude reproductive) directe des individus, réservant une place primordiale à la compétition, à la prédation et au parasitisme. Pourquoi alors un individu réaliserait-il un acte coopératif bénéficiant à d'autres individus mais ayant, apparemment, un coût direct sur sa propre survie ou reproduction ? Pourquoi les individus ne trichent pas plus en utilisant les ressources ou services offerts sans rien rendre en retour? Darwin avait pleinement conscience de ces paradoxes. Concernant les mutualismes, il écrivit (chapitre VI): « *Natural selection cannot possibly produce any modification in any one species exclusively for the good of another species* ». Plus loin, à la fin du chapitre VII, il consacre plusieurs pages au comportement altruiste des ouvrières d'insectes sociaux qui pouvait à première vue paraître « fatal » à sa théorie (Jaisson 1993). Il entrevit une explication possible à l'existence de ces individus ne se reproduisant pas en supposant que la sélection naturelle pouvait agir aussi bien sur la « famille » que sur l'individu.

Pendant pratiquement tout le siècle qui suivit les travaux de Darwin et de Wallace, la coopération fût vaguement expliquée sous l'angle de la sélection agissant « pour le bien de l'espèce » (Wynne-Edwards 1962). Il fallut attendre le milieu des années 1960 pour que quelques auteurs formulent un cadre théorique centré sur le gène expliquant comment la sélection naturelle pouvait permettre l'évolution et le maintient de la coopération (Hamilton 1964; Williams 1966). L'implication croissante, à cette même époque, des mathématiques dans la biologie (et notamment de la Théorie des Jeux) participa également à formaliser les raisonnements sur l'évolution de la coopération en terme de coûts et bénéfices. Très rapidement, certains auteurs réalisèrent aussi que,

si l'évolution de la coopération répondait à la sélection naturelle et donc à des stratégies individuelles fondamentalement égoïstes, on devait s'attendre à ce que certains individus tentent de maximiser leurs bénéfices même si cela avait un coût pour leurs partenaires (Trivers 1971; Trivers & Hare 1975; Axelrod & Hamilton 1981).

Tout comme les biologistes de l'évolution, les écologues tardèrent également à réaliser le rôle de la coopération dans le maintien des écosystèmes. En témoigne l'équation de Lotka-Voltera qui décrit le résultat de l'interaction entre un prédateur et sa proie et qui fût longtemps considérée comme un élément décisif du contrôle des populations et du maintien de la diversité. À l'inverse, la coopération ne pouvait, à terme, conduire qu'à l'épuisement des ressources et à l'effondrement des écosystèmes (Gause 1934; MacArthur & Levins 1967; Pontin 1982; Majerus et al. 1996). Cette vision a depuis été largement abandonnée et la coopération est aujourd'hui considérée comme un pilier de l'évolution et du maintien de la biodiversité (Bascompte et al. 2006; Elrich & Raven 1964; Thompson 1994; Herrera & Pellmyr 2002).

Le principal problème concernant l'évolution de la coopération est donc de savoir pourquoi un individu réalise un acte coopératif qui lui semble a priori coûteux mais bénéficie à d'autres individus et, en corollaire, quels facteurs limitent la tricherie? Ces questions ont entrainé de très nombreux débats théoriques et sémantiques depuis le milieu des années 60. West et collaborateurs définissent la coopération comme un comportement qui procure un bénéfice à un autre individu (receveur) et qui est sélectionné pour son effet bénéfique sur le receveur (West et al. 2007). Il faut noter que le terme comportement est ici à prendre au sens large puisqu'il inclut celui des microbes et des plantes. La coopération au sens de West et al. 2007 ne procure pas forcément un bénéfice direct au donneur et regroupe à la fois les interactions à bénéfice mutuel (+/+) et l'altruisme (-/+). Le mutualisme est définit comme une forme de coopération entre individus d'espèces différentes. La définition de coopération proposée par West et al. 2007 est plus restrictive que celle de Sachs et collaborateurs (Sachs et al. 2004) qui, inclue les interactions où le bénéfice résulte d'un comportement/trait non adaptatif du donneur (bénéfices dérivés à sens unique au sens de Sachs et al. 2004). Un exemple imaginaire est l'ombre produite par les feuilles d'un arbre sur un nid d'oiseaux. Bien que l'ombre affecte la *fitness* des oiseaux, la taille, le nombre et la forme des feuilles ne sont a priori, aucunement sélectionnés pour favoriser les oiseaux. Dans ce cas cette interaction n'entre pas dans la définition de West et collaborateurs. Cependant, si l'ombre augmente la *fitness* des oiseaux qui en retour, toujours de façon imaginaire, favorisent la dispersion ou la croissance (par exemple par leurs déjections) de l'arbre (bénéfices dérivés à double sens), alors il y a

coopération au sens de West et al. (2007).

Les modèles théoriques suggèrent que la coopération peut évoluer de différentes manières. West et al. (2007) regroupent ces processus en deux grandes classes. Premièrement, la coopération peut évoluer si elle procure un bénéfice direct au donneur et au receveur. Cela arrive lorsque les partenaires tirent un bénéfice commun de l'association, par exemple lorsque la taille du groupe est déterminante face à un prédateur (Sachs et al. 2004; Leigh 2010). Dans ce cas, il n'y a pas vraiment de possibilité de tricher car un partenaire ne participant pas à l'association ne peut tirer de bénéfice (ex: bancs de poissons). Une autre possibilité est que la coopération soit en quelques sortes « imposée » au sens de Trivers (1971) par des renforcements ou des punitions. Ici, les partenaires peuvent être amenés à tricher en utilisant le comportement bénéfique de leur partenaire sans rendre aucun avantage direct ou indirect. Des mécanismes de feedback limitent la tricherie comme le choix du partenaire basé sur la réciprocité ou la sanction (Trivers 1971; Axelrod & Hamilton 1981; Noë & Hammerstein 1994; Noë & Hammerstein 1995; Yu 2001; Sachs et al. 2004; Foster & Wenseleers 2006; Lehmann & Keller 2006; West et al. 2007; Leigh 2010). Un filtre peut également permettre à un des individus de choisir son partenaire, par exemple en imposant un coût à l'interaction que seul les bons partenaires vont être capables de supporter (Bull & Rice 1991; Archetti et al. 2011).

Deuxièmement, la coopération peut évoluer si le donneur reçoit un bénéfice indirect au travers de son apparentement avec le receveur. Par définition ce type de coopération ne peut évoluer qu'entre individus de la même espèce, par différents mécanismes comme la reconnaissance de parentèle, la limitation de la dispersion ou l'effet « barbe verte » (Hamilton 1964; Dawkins 1976; Queller 2000). Là encore, les partenaires peuvent être amenés à coopérer « volontairement » du fait de leur apparentement et, dans le même temps, être tentés de maximiser leurs bénéfices au dépend de la société. Tout comme dans le cas des interactions à bénéfice mutuel, les stratégies égoïstes à l'intérieur des relations altruistes sont souvent limitées par des comportements coercitifs qui forcent la coopération (Wenseleers et al. 2004; Ratnieks et al. 2006; Wenseleers & Ratnieks 2006; Ratnieks & Wenseleers 2008).

Depuis mon DEA à l'Université de Villetaneuse en 1996, mes travaux ont toujours été liés, d'une manière ou d'une autre, à la coopération chez les insectes sociaux. Une partie de ces recherches a porté sur les mécanismes qui permettent aux ouvrières d'une même colonie de fourmis de se reconnaître et de coopérer dans la réalisation de divers tâches tout en rejetant d'éventuels intrus ou parasites cherchant à exploiter les ressources coloniales (Boulay et al. 2000; Boulay et al.

2000; Boulay et al. 2003; Katzav-Gozansky et al. 2004; Boulay et al. 2007; Katzav-Gozansky et al. 2008; Ichinose et al. 2009). J'ai aussi pris part lors de mes postdocs à Tel Aviv puis à Florence à des travaux sur la communication chimique chez les abeilles et les guêpes (Katzav-Gozansky et al. 2004; Katzav-Gozansky et al. 2006; Turillazzi et al. 2006). Au travers de collaborations avec d'autres chercheurs et étudiants de la Station Biologique de Doñana, je me suis par la suite intéressé à la coopération entre ouvrières lors de la réalisation d'une tâche importante, l'approvisionnement en ressources alimentaires (Boulay et al. 2007; Cerdá et al. 2009). Toutefois, je ne développerai pas ici toutes ces recherches mais seulement celles portant plus étroitement sur les conflits et la tricherie dans les systèmes coopératifs impliquant les fourmis. Celles-ci constituent un bon modèle puisqu'elles entretiennent des relations altruistes au sein d'une même espèce à l'intérieur d'une colonie, et des relations à bénéfice mutuel avec de nombreuses plantes. Dans la première partie de ce mémoire j'aborderai le problème de la coopération intra-spécifique chez les fourmis. Je m'attarderai sur les conflits intra-coloniaux, notamment celui portant sur le développement des larves diploïdes en reines ou en ouvrières chez deux espèces se dispersant par fission coloniale, *Aphaenogaster senilis* et *Cataglyphis floricola* (Galarza et al. 2009; Boulay et al. 2010). Dans la deuxième partie, j'aborderai les problèmes liés à la tricherie dans les systèmes coopératifs entre les fourmis et les plantes, d'abord dans les mutualismes de dispersion puis dans ceux de protection. Le choix de présenter ces travaux est motivé par leur caractère plus récent et novateur et le fait qu'ils reflètent la principale ligne de recherche que je souhaite maintenir dans le futur.

Dans la suite du mémoire les indications Pxx correspondent aux publications et manuscrits présentés en annexe.

2. Coopération et conflits pour le développement des larves chez les fourmis

2.1. Les bases du conflit

Les colonies d'insectes sont caractérisées par la coopération entre les reines qui produisent la majorité de la descendance et les ouvrières qui contribuent à l'élevage des larves, à l'approvisionnement et à la défense des ressources. Pourtant ceci n'empêche pas des conflits d'émerger entre les différents membres de la colonie (Ratnieks et al. 2006). L'un d'eux concerne le développement des larves. Dans une colonie monogyne et monandre, la reine, les ouvrières et les larves ont, en effet, des intérêts divergents dans l'effort de production des nouvelles reines. L'explication peut être visualisée schématiquement de la façon suivante (Bourke & Ratnieks 1999): la *fitness* (W) d'un individu (x) dépend du succès des nouvelles reines (q) produites par sa colonie et de la relation de parenté (r) entre la nouvelle reine et l'individu x:

$$W_x = r_{x\text{-}q}.W_q\,.$$

Du fait de l'asymétrie d'apparentement mère-filles *vs* sœurs-sœurs, le bénéfice tiré par chacun des individus est: $W_{reine\ actuelle} = 0.5.W_q$; $W_{ouvrières} = 0.75.W_q$; $W_{larves} = 1.W_q$. Donc, pour une taille donnée de colonie, la reine a un intérêt limité à ce que la colonie investisse dans les reines de façon à préserver ses possibilités de reproduction future. À l'opposé, une larve a plutôt intérêt à devenir reine et à avoir sa propre descendance qu'à devenir une ouvrière stérile s'occupant de la descendance de sa mère ou de sa soeur. Bien que ce conflit existe potentiellement dans toutes les espèces il est probablement plus facile à observer dans celles qui se dispersent par fission. En effet, la fondation par fission coloniale est supposée réduire énormément l'intérêt des adultes dans la production de nouvelles reines pour deux raisons:

Premièrement, contrairement à la fondation indépendante où les reines restent seules plusieurs semaines voire plusieurs mois pendant lesquels elles sont soumises à un taux élevé de mortalité, la fission augmente énormément les chances de succès de la fondation. Ceci a d'importantes répercussions sur la manière dont les colonies doivent répartir leurs ressources entre la production d'ouvrières et de reines (Craig 1980; Bulmer 1983; Crozier & Pamilo 1996). En effet, lorsque la fondation est indépendante, une colonie doit produire de nombreuses reines pour espérer qu'une d'entre elles survive. À l'inverse, avec la fission il devient inutile d'investir trop de ressources

dans la production de reines puisque leur succès dépendra directement du nombre d'ouvrières susceptibles de participer à la formation de chaque colonie fille. On s'attend donc à ce que le nombre de reines produites dans les espèces se reproduisant par fission soit très inférieur à celui dans les colonies se reproduisant de façon indépendante.

Deuxièmement, chez les fourmis, la fission est supposée limiter énormément la distance de dispersion. Contrairement aux espèces à fondation indépendante où les reines portent de longues ailes leur permettant de voler et de s'établir loin de la colonie mère, la fission oblige les reines à quitter leur nid à pied et donc à rester relativement proche de la colonie mère. Ceci peut créer une situation dans laquelle les colonies voisines qui sont en compétition pour l'utilisation de ressources communes soient génétiquement apparentées. On parle de Compétition Locale pour les Ressources (*Local Resource Competition*, LRC (Clark 1978)). À l'inverse, les mâles sont dotés d'ailes et peuvent s'envoler pour fertiliser des femelles étrangères. Il en découle que les colonies adultes ont un avantage accru à produire des mâles et à limiter la production de reines (Hamilton 1975; Macevicz 1979).

La différence entre les deux explications est que la première affecte l'allocation des ressources à la production de reines vs ouvrières alors que la deuxième affecte le sex ratio numérique. Dans les deux cas on s'attend à une faible production de reines si les ouvrières contrôlent le sort des larves alors que si ces dernières ont la possibilité de décider elles-mêmes leur caste, un grand nombre devraient s'orienter en reine en dépit de l'intérêt des adultes. Pour le moment ce type de conflit a été bien étudié chez les abeilles. Chez l'abeille domestique *Apis mellifera*, le nombre de reines produites est très limité et s'ajuste étroitement au besoin de la colonie mère. Du fait de la reproduction par essaimage, seules un petit nombre de reines sont nécessaires. Cet ajustement est fortement lié à un contrôle phéromonal de la part de la reine actuelle dont la présence dans la ruche inhibe la construction par les ouvrières de cellules royales (Seeley 1996). Ici, le conflit pour le développement des larves serait définitivement résolu en faveur des adultes. En revanche, chez certaines Mélipones, les reines sont produites en grand nombre alors que quelques unes seraient suffisantes pour participer à la fission (Wenseleers et al. 2003; Wenseleers & Ratnieks 2004; Ribeiro et al. 2006). Cet excès de reines est inutile à la colonie et représente un coût pour les ouvrières. Là, le conflit pour le développement des larves n'est pas résolu.

Chez les fourmis, le conflit pour la production de sexués a été moins étudié. Il pourrait intervenir chez les espèces parasites où les larves parasites ont tout intérêt à devenir des reines de petite taille pour éviter le contrôle des ouvrières hôtes (Rosenheim et al. 1996; Aron et al. 1999). En

utilisant *Aphaenogaster senilis* et *Cataglyphis floricola* comme espèces modèles nous avons lancé deux projets de recherche pour étudier les conséquences de la fission sur la production de nouvelles reines et son contrôle au niveau colonial et individuel.

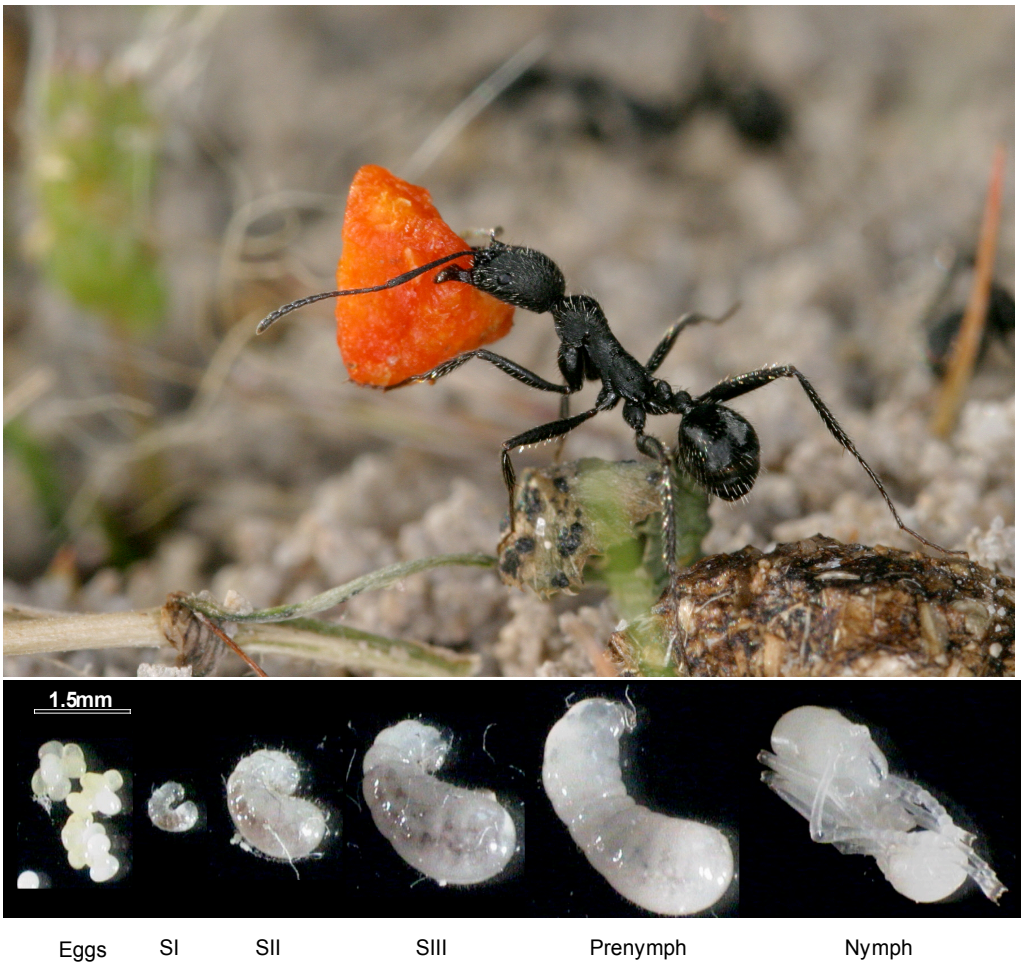

Fig. 1: Une ouvrière *A. senilis* transportant une graine d'*Arum italicum* et les stades de développement depuis l'oeuf jusqu'à la nymphe. Les larves sont totipotentes jusqu'au stade II et peuvent devenir des ouvrières ou des reines (d'après Boulay et al. .Ecological Entomology, *P04*).

2.2. Aphaenogaster senilis (thèse C. Ruel; Postdoc J. Galarza)

La fourmi *A. senilis* (Fig. 1) est une espèce très commune dans le sud de la Péninsule Ibérique et notamment dans le Parc National de Doñana. Elle est strictement monogyne et monandre. Sur le terrain les fissions sont assez difficiles à observer, premièrement parce qu'elles sont probablement rares et, deuxièmement, parce que ces fourmis changent fréquemment de nid. Dès lors, l'observation de transports sociaux entre deux nids témoigne plus souvent d'une migration que d'une fission (ce n'est pas le cas chez d'autres espèces comme *C. floricola*). Lors de la fission, la reine actuelle quitte le nid avec plus de la moitié des ouvrières qui vont s'implanter à 3-4 m du nid d'origine. Une seconde reine est produite dans le nid d'origine qui devient rapidement indépendant. Il n'est pas encore clair aujourd'hui si la nouvelle reine émerge avant ou après le départ de la reine originale.

Sur un total de 151 nids collectés entre 2002 et 2006 à différentes époques de l'année, seulement sept contenaient une ou plusieurs reines vierges. Qui plus est, ces reines étaient produites soit dans des colonies n'ayant pas de reine reproductrice, soit dans des colonies de relativement grande taille (> 1 800 ouvrières alors que la moyenne est de 1 200). Les mâles, eux, étaient produits en grand nombre. On en comptait 172 pour chaque reine produite. En moyenne, nous avons estimé que moins de sept larves diploïdes pour 10 000 se développaient finalement en reine. La majorité des sexués étaient produits dans la deuxième partie du cycle annuel, à partir du mois de juillet, après le pic principal de production d'ouvrières.

2.2.1. Compétition et migrations chez *A. senilis*

Deux hypothèses existent pour expliquer la très faible production de reines observée chez *A. senilis*. L'une d'elle est basée sur la limitation de la dispersion due à la fission qui pourrait provoquer la LRC. Pour que cette hypothèse soit vraie, il faut: 1) que la compétition intraspécifique limite effectivement la croissance des populations et 2) que les colonies voisines soient génétiquement apparentées.

Pour tester la première condition, nous avons employé une méthodologie déjà utilisée sur la fourmi de feu (Adams & Tschinkel 2001) et visant à modifier la densité d'une population et à observer si celle-ci revient à son niveau initial. Pour cela, nous avons d'abord sélectionné 30

colonies focales que nous avons collectées au début du mois de mars 2007. Une fois ramenées au laboratoire ces colonies étaient comptées et les ouvrières marquées avec un point de peinture sur le thorax. Les colonies étaient ensuite relâchées à l'endroit même où elles avaient été capturées. Une parcelle carrée de 18x18m était ensuite tracée autour de chacune de ces colonies focales. Toutes les colonies (saufs les focales) présentes dans la moitié des parcelles étaient retirées manuellement. Les 15 autres parcelles (groupes contrôles) étaient maintenues intactes. Si les populations d'*A. senilis* étaient limitées par la densité et par la compétition intra-spécifique, on s'attendait à ce que le nombre de colonies soit rapidement rétabli du fait d'une augmentation de la reproduction autour des parcelles expérimentales et de migrations de colonies périphériques vers le centre des parcelles inoccupées. C'est effectivement ce que nous avons observé : après la première période de reproduction (juillet-août) le nombre de colonies à l'intérieur des parcelles expérimentales était revenu à son niveau initial et à un niveau similaire à celui d'avant la perturbation (Fig. 2).

Par ailleurs, nous avons prélevé et génotypé des ouvrières et des larves dans les nouvelles colonies. De cette façon nous avons pu démontrer que l'apparentement entre ouvrières et entre larves était 0.74 ± 0.02, non significativement différent de 0.75, valeur espérée entre soeurs dans une colonie monogyne et monandre. En revanche, l'apparentement entre ouvrières et larves était significativement inférieur (0.64± 0.02). Ce résultat suggère que les larves des nouvelles colonies n'étaient pas les soeurs de toutes les ouvrières. Il est donc probable que les nouvelles colonies soient issues de fissions des colonies périphériques. Ces travaux ont été publiés dans Ecology (*P01*).

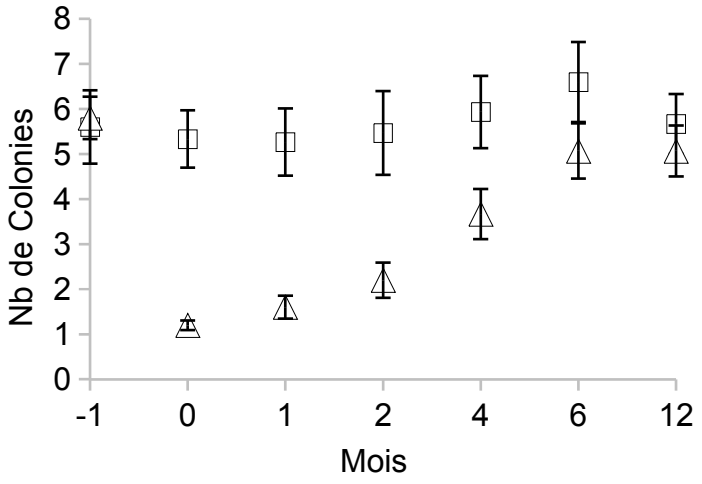

Fig. 2: Variation du nombre de colonies d'*A. senilis* dans les parcelles expérimentales (triangles) et contrôles (carrés). Le Mois 0 (avril 2007) correspond à l'application du traitement expérimental (retrait des colonies). À partir du 6ème mois (octobre 2007) la différence entre les parcelles contrôles et expérimentales n'était plus significative (P01).

Donc, la première condition serait vraie : comme les populations de la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, celles d'*A. senilis* seraient limitées par la compétition intra-spécifique. La diminution de la densité stimulerait la fission aboutissant rapidement à rétablir la densité initiale.

Pour tester la deuxième condition (les colonies voisines sont elles apparentées?) nous avons réalisé une étude de terrain visant à: 1) suivre les migrations de 21 colonies marquées pendant 6 mois (pratiquement toute la période d'activité) et 2) déterminer la relation entre le degré d'apparentement et la distance géographique entre les colonies. En effet, il était possible que, malgré une forte limitation de la dispersion lors de la fission, les nombreuses migrations réalisées par la suite par les colonies d'*A. senilis* réduisent la viscosité génétique.

Les résultats (Galarza et al. soumis à Oikos) montrent que les colonies migrent très fréquemment. Environ 20% des colonies changeaient de nid chaque semaine. En moyenne, une colonie restait au même emplacement pendant 29 jours avant de migrer vers un nouveau site situé à moins d'une dizaine de mètres. La direction de leur mouvement était soit aléatoire, soit tendait à être circulaire de sorte que certaines colonies revenaient à occuper un nid abandonné plusieurs semaines auparavant.

Les résultats de l'analyse d'auto-regression spatiale sur les données génétiques montrent les colonies séparées de moins de 5 m ont tendance à être plus apparentées que la moyenne dans la population (Fig. 3). Cependant, dès que la distance entre les colonies échantillonnées augmente, leur degré d'apparentement chute à un niveau proche de zéro (une exception à 30 m est à prendre avec précaution du fait de la faible taille de l'échantillon pour cet intervalle de distance).

Donc, les fréquentes migrations observées chez *A. senilis* ne réduisent pas totalement la viscosité génétique de la population, probablement parce que les colonies visitent plusieurs fois les mêmes nids et ont, finalement, un domaine vital relativement réduit. Les colonies entrant directement en compétition (colonies voisines) sont plus apparentées que la moyenne, ce qui confirme la deuxième condition pour que la LRC ait lieu. Ces travaux viennent d'être soumis pour leur publication à Animal Behaviour (*P02*)

Il est donc possible que la forte limitation de la production de nouvelles reines et, au contraire, le nombre élevé de mâles, soit dû à la LRC qui réduit le bénéfice de la descendance femelle (Hamilton 1975; Macevicz 1979).

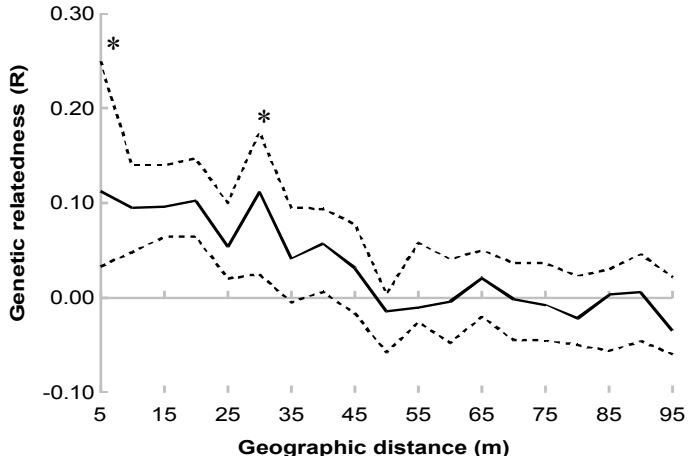

Fig. 3: Autocorrélation spatiale entre le degré d'apparentement génétique entre colonies et la distance géographique. Des colonies prélevées dans un intervalle de 5 m sont faiblement mais significativement apparentées. Dans un intervalle plus grand, l'apparentement devient non significatif. À 30, l'apparentement significatif est à interpréter avec précautions du fait du faible échantillon à cette distance (N=5).

2.2.2. Contrôle de la production de nouvelles reines : le rôle de la reine

Au laboratoire, lorsqu'un groupe de 200 ouvrières et 20 larves est maintenu avec une reine, les larves se développent toutes en ouvrières. Si la reine est retirée, quelques larves encore jeunes se développent en reine alors que les larves âgées se développent en ouvrières. Ces résultats suggèrent que les larves *A. senilis* sont totipotentes jusqu'à ce qu'elles atteignent un certain stade et ont donc le potentiel de se développer en nouvelles reines lorsque la reine reproductrice n'est pas présente. Celle-ci libère un signal qui inhibe directement ou indirectement le développement des larves en reines et les force à devenir des ouvrières. S'il y a un conflit sur le développement, celui ci est apparemment résolu et gagné par les adultes. Mais comment contrôlent ils le développement des larves et empêchent les larves de tricher en devenant des reines?

Les ouvrières et les reines *A. senilis* diffèrent significativement par le contenu de leurs glandes de Dufour et, en moindre mesure, de leurs glandes post-pharyngiennes (GPP). La glande de Dufour des ouvrières est relativement plus riche en pentadecane, 3-methylpentadecane et hexadécène alors que les glandes de Dufour des reines sont plus riches en pentadécène (Fig. 4). La GPP des ouvrières contient plus de méthylheptadocosane et méthyloctacosane alors celle des reines contient plus de 3-méthylheptadécane, de diméthylheptacosane et méthyltriacontane. Dans d'autres espèces (la plupart) de fourmis les reines sont connues pour avoir un profil d'hydrocarbures différent des ouvrières (Le Conte & Hefetz 2008). Cependant, cette différence souvent

essentiellement quantitative ne signifie pas nécessairement l'implication de ces substances dans la phéromone royale. Leur rôle dans le fonctionnement des colonies, n'a été démontré de façon expérimentale que chez *Lasius niger* (Holman et al. 2010). Dans cette espèce, les reines présentent un profil d'hydrocarbures riche en 3-MeC31. Lorsque ce composé est délivré de façon erégulière à groupes orphelins, il inhibe le développement ovarien des ouvrières.

Outre la nature chimique et l'origine de la phéromone royale affectant la physiologie et le comportement des ouvrières, son mode de transmission à l'intérieur de la colonie est important. Chez la fourmi *Camponotus floridanus* la reine s'identifie à l'intérieur de la colonie au moyen de ses oeufs qui portent ses hydrocarbures et sont transportés par les ouvrières dans les différentes chambres du nid (Endler et al. 2004; Endler et al. 2006). Chez l'abeille *Apis mellifera*, le signal royal, principalement composé d'acides gras sécrétés par les glandes mandibulaires est d'abord transmis par léchage aux ouvrières qui entourent la reine. Par la suite la phéromone royale est transmise par contact cuticulaire d'une ouvrière à l'autre.

L'objectif de la thèse de doctorat de Camille Ruel est de déterminer :

1) comment est diffusé, à l'intérieur de la colonie, le signal d'origine royal et qui inhibe le développement des larves en reine.
2) la nature chimique et l'origine glandulaire du signal royal.
3) si ce signal représente directement l'état de fertilité des reines.

Pour le moment les résultats montrent clairement que les oeufs de la reine n'ont aucun effet sur le développement des larves. L'ajout périodique des oeufs de la reine dans un groupe de 200 ouvrières avec des larves n'inhibe pas le développement de celles-ci en reines. Les contacts entre ouvrières et entre ouvrières et reines ne semblent pas non plus être très efficaces pour transmettre le signal de reine. Par ailleurs, l'ajout de corps de reines mortes par congélation n'inhibe la production de nouvelle reine que lorsqu'ils sont introduits dans le nid au moins toutes les 24h suggérant que le signal de reine est directement perçu par les ouvrières et relativement labile.

Les résultats sur la démographie, la production des reines et des mâles et les différences chimiques reines-ouvrières ont été publiés dans Behavioral Ecology and Sociobiology (P03) et dans Ecological Entomology (P04)

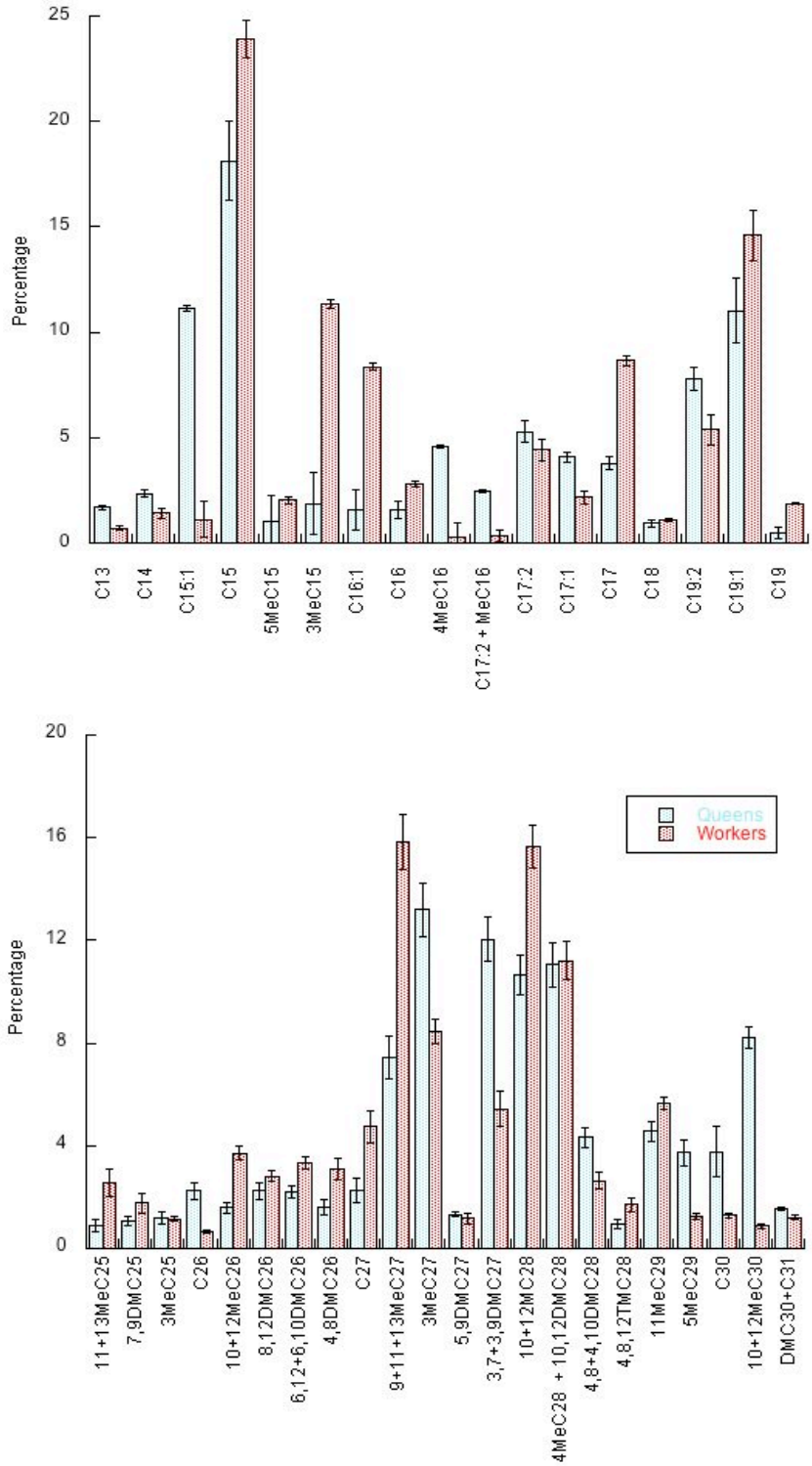

Fig. 4: Composition de la glande Dufour (en haut) et de la glande Post-pharyngienne (en bas) des ouvrières et des reines *A. senilis*.

2.3. Cataglyphis floricola (Thèse F. Amor)

Comme *A. senilis*, *C. floricola* (Fig. 5) se disperse par fission coloniale. Dans le Parc National de Doñana, nous avons étudié le déroulement de la fission, un mode de fondation jusqu'alors mal connu. Un total de 34 fissions furent repérées entre 2008 et 2010 par le transport d'ouvrières ou de cocons d'un nid vers un autre, situé le plus souvent à moins d'une dizaine de mètres. Après la fin des transports, les deux colonies étaient collectées et ramenées au laboratoire pour analyser leur démographie. En moyenne les colonies mères contenaient 196 ± 20 ouvrières alors que les colonies filles n'en contenaient que 99 ± 7. Soixante-seize pourcent des colonies mères contenaient une unique reine; 24% étaient apparemment orphelines. Au contraire, parmi les colonies filles, 17% avaient une reine et 83% n'en avaient pas. Ces résultats suggèrent que dans la majorité des cas la reine actuelle reste dans le nid d'origine et qu'une nouvelle reine est produite dans la colonie fille après que la fission ait eu lieu.

Les reines pouvaient être de deux formes bien distinctes. Environ la moitié étaient clairement identifiables et avaient un thorax bombé avec un mésothorax développé. Il s'agissait de reines brachyptères qui, avant d'être fécondées portent de petites ailes qui ne permettent cependant pas le vol. Les autres reines, dites ergatoïdes, étaient très peu différentiables des ouvrières (Fig. 5). Outre leur abdomen généralement plus gros que celui des ouvrières, les ergatoïdes portaient une paire de moignons alaires permettant de les distinguer dans la colonie. Toutefois, même avant la fécondation elles ne portent jamais d'ailes (Fig. 5, en bas au milieu). L'analyse morphométrique ultérieure basée sur 10 mesures de la tête, de l'abdomen et des pattes confirma la grande similitude entre les ergatoïdes et les ouvrières. Il est à noter que les deux types de reine avaient les pattes significativement plus courtes que les ouvrières. Chez les *Cataglyphis*, la longueur des pattes des ouvrières est une adaptation à l'approvisionnement dans des milieux généralement très chaud semi-désertiques ou désertiques. Des pattes longues permettent d'augmenter la vitesse de déplacement et de diminuer l'exposition du corps aux fortes températures du sol. Dans les espèces se dispersant par fission, les reines sont très peu exposées au milieu extérieur et n'ont donc pas besoin d'une telle adaptation.

Fig. 5: En haut, de gauche à droite: ouvrière, reine ergatoïde et reine brachyptère de *C. floricola*. En bas:les deux tailles de cocon femelle contenant des nymphes ouvrières ou ou ergatoïdes (pour les petits) et des reines ergatoïdes (pour les grands). Accouplement entre une reine ergatoïde et un mâle sur le terrain. Une reine ailée de *C. emmae*, espèce soeur de *C. floricola* et pratiquant la fondation indépendante. (Photos: F. Amor).

Lors de la fission, les reines étaient transportées par les ouvrières vers la colonie fille avant qu'elles n'émergent de leur cocon. Cependant les cocons étaient distribués différemment entre la colonie mère et la colonie fille selon leur taille. Les colonies mères contenaient plus de cocons de petite taille (Fig. 5; 6-18 mm^3) que les colonies filles (68.8 ± 7.0 vs 17.2 ± 3.3 respectivement). De ceux-ci pouvaient émerger ou bien des ouvrières ou bien des ergatoïdes. À l'inverse, les cocons de plus grande taille (26-33mm^3) étaient pratiquement tous transportés par les ouvrières vers la colonie fille (0.1 ± 0.1 vs 1.8 ± 0.5 respectivement). Ces cocons de plus grande taille donnaient naissance exclusivement à des reines brachyptères. Donc, une plus grande proportion de reines ergatoïdes naissaient dans la colonie mère alors que pratiquement toutes les reines brachyptères naissaient dans la colonie fille (Fig. 6).

En suivant le devenir de ces jeunes reines au laboratoire, nous avons pu déterminer que toutes celles naissant dans la colonie d'origine, donc en présence de la reine mère, étaient rapidement éliminées par les ouvrières (Fig. 6). Un tel comportement permet probablement d'éviter la polygynie. Dans la colonie fille, les reines étaient également éliminées progressivement jusqu'à ce qu'il n'en reste plus qu'une, soit brachyptère, soit ergatoïde. la probabilité de devenir la prochaine reine ne dépendait pas de sa morphologie mais, probablement de l'autre de naissance, comme c'est le cas chez *A. senilis* (Chéron et al. 2009). Donc, alors que toutes les brachyptères produites étaient transportées vers la colonie fille et avaient une chance de devenir reine, la majorité des ergatoïdes restant dans la colonie mère étaient éliminées sans pouvoir participer à la compétition pour devenir reine (Fig. 6).

La présence de reines brachyptères chez *C. floricola* s'explique par le passage d'un mode de reproduction indépendant à la fission. Des données morphologiques et moléculaire (CO1) indiquent que *Cataglyphis emmae* est probablement l'espèce phylogénétiquement la plus proche de *C. floricola* (Tinaut, 1993; Jowers non publié). Contrairement à *C. floricola*, *C emmae* fonde les nouvelles colonies de façon indépendante . Dans cette espèce également monogyne, les reines sont de grande taille et disposent d'importantes réserves énergétiques sous forme de graisses et de muscles thoraciques bien développés ainsi que d'ailes suffisamment longues pour permettre le vol. Avec la fission, ces adaptations ne sont plus nécessaires. Le polymorphisme reine-ouvrière, possiblement couteux pour la colonie est progressivement éliminé aboutissant à la production de reines de petite taille et dont les ailes, courtes, et le thorax dépourvu de muscles alaires ne permettent pas le vol. Ces travaux sont sous presse dans Behavioral Ecology and Sociobiology (P05).

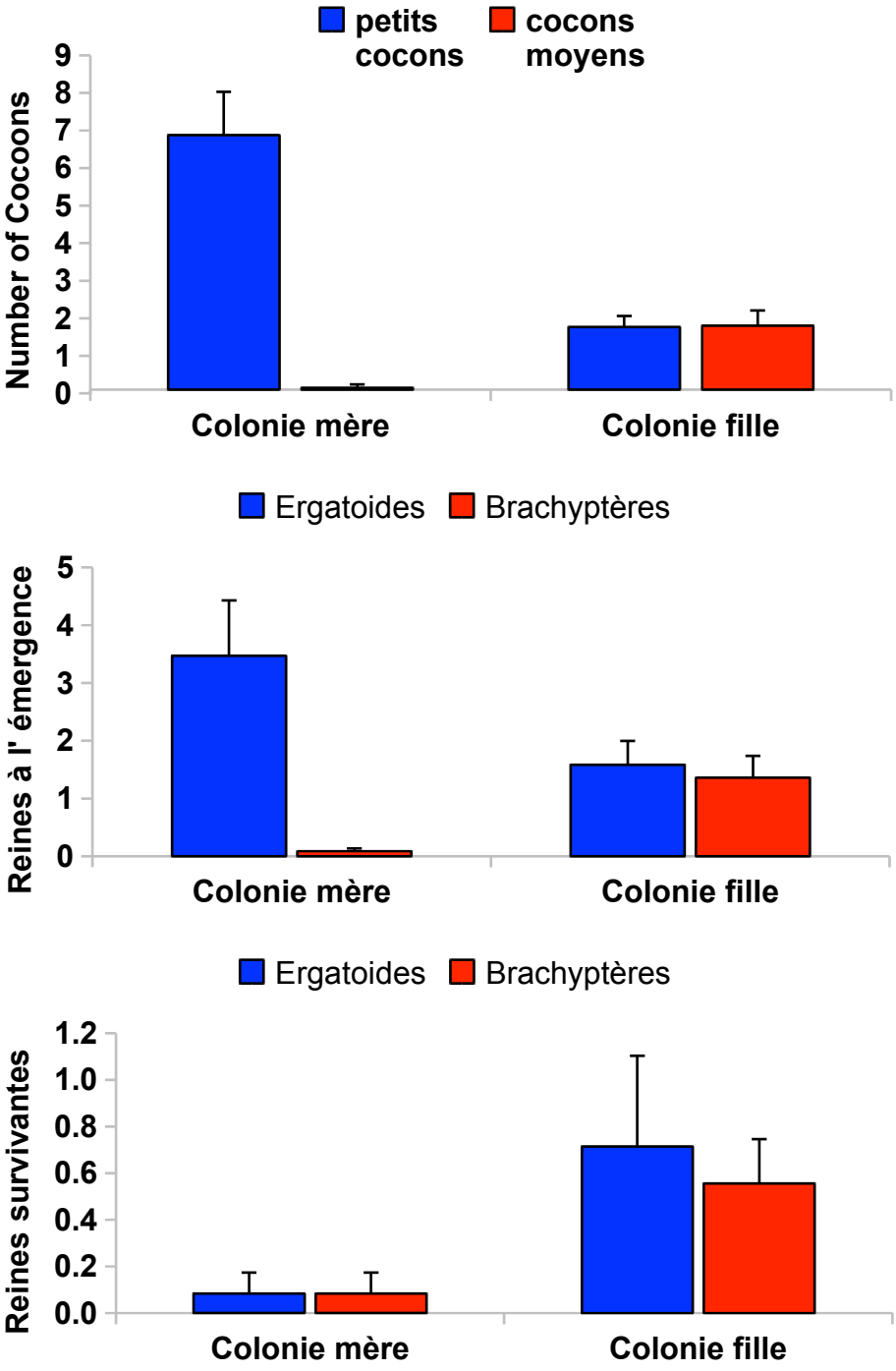

Fig. 6: Différence dans le nombre de cocons, nombre de reines à l'émergence et nombre de reines survivantes dans les colonies mères et les colonies filles de *C. floricola* pendant la fission.

L'évolution des brachyptères pourrait donc correspondre à une stratégie coloniale (Peeters & Ito 2001; Molet et al. 2008). Dans le cas de *C. floricola*, il est possible que de grosses reines soient contre-sélectionnées. Lors de la fission, celles-ci étant transportées par les ouvrières à l'intérieur des cocons, de trop grosses reines pourraient être difficiles à mouvoir. Dans un milieu aussi chaud que la région de Doñana, une exposition trop longue sur le sol entrainerait probablement la mort des cocons.

L'évolution des ergatoïdes est plus difficile à expliquer par la sélection naturelle agissant simplement au niveau colonial. En effet, pourquoi la colonie produirait des femelles ergatoïdes pour les éliminer avant qu'elles ne participent à la reproduction? Nous avons émit l'hypothèse que les reines ergatoïdes résultent en fait d'une stratégie individuelle par laquelle certaines larves deviennent des reines en dépit de la volonté des ouvrières. Il s'agirait alors de tricheuses. Une fois la fission adoptée au niveau de l'espèce, la taille et l'alimentation ne sont plus des facteurs limitants pour qu'une larve devienne une reine. Les ouvrières ont donc moins de pouvoir pour contrôler le développement des larves. Cela pourrait permettre à certaines d'entre elles de se développer en toutes petites reines, très difficiles à différencier des ouvrières. Toutefois, lors de la fission les cocons de ces reines n'étant pas bien discriminés, une grande partie d'entre eux ne seraient pas transportés vers la colonie fille (contrairement aux cocons des brachyptères) et seraient par la suite éliminés. Dans ce cas le conflit entre adultes et larves pour le devenir des ces dernières ne serait pas résolu. Les ergatoïdes tricheraient en utilisant les ressources de la colonie pour se reproduire bien que cela soit au dépend des autres adultes.

3. Coopération *vs* exploitation entre les fourmis et les plantes

Les fourmis entretiennent un grand nombre d'interactions mutualistes avec les plantes. Elles participent à la dispersion des graines, à la protection des plantes contre les herbivores et dans certains plus rares à la pollinisation (Rico-Gray & Oliveira 2007). Ces services sont rendus en échange de renforcements alimentaires sous forme d'élaiosomes (appendice alimentaire attaché aux graines) pour les myrmécochories, sous forme de nectar et de nectaires extra-floraux pour la pollinisation et la protection. Ces interactions varient également dans leur intensité. De façon presque traditionnelle, les myrmécochories ont été considérées comme interactions très lâches pouvant impliquées des communautés entières de fourmis sans grande spécificité alimentaire (Beattie 1985). À l'autre extrême, la myrmécophylie a souvent été considérée comme une interaction très étroite impliquant une seule espèce de plante et une seule espèce de fourmis ayant longuement co-évolué (Janzen 1966). Bien que cette idée générale soit partiellement vraie, certains auteurs ont déjà commencé à la nuancer. Certains genres comme *Aphaenogaster* en Amérique du nord et *Rhytidoponera* sont connus pour avoir un rôle prépondérant dans la myrmécochorie (Gove et al. 2007; Ness et al. 2009). La myrmécophylie commence à être étudiée sous l'angle des réseaux d'interaction comme c'est le cas depuis longtemps pour la zoochorie et la pollinisation animale (Fonseca & Ganade 1996; Guimarães et al. 2006).

En utilisant une hellébore *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae) comme espèce modèle nous avons pu démontré que beaucoup d'espèces de fourmis se comportaient comme des tricheurs. Nous avons aussi étudié les mécanismes permettant à la plante de réduire l'impact de ces tricheurs tout en favorisant l'interaction avec les bons disperseurs. Plus récemment, nous avons mené un programme de recherche sur la myrmécophylie afin de déterminer le degré de spécificité dans ces interactions, de savoir s'il existait une structure dans les réseaux fourmis-myrmécophytes, et comment variait la qualité du service de protection en fonction de la fourmi.

3.1. Dispersion primaire des graines : la myrmécochorie

La dispersion est un processus biologique majeur ayant de profondes conséquences sur les espèces et les populations. Du point de vue écologique, elle influence la dynamique et la persistance des populations, la distribution des espèces et la structure des communautés. Du point de vue évolutif, elle conditionne des phénomènes clés comme l'adaptation locale, la spéciation et l'évolution des traits d'histoire de vie.

La dispersion des plantes, organismes majoritairement sessiles, nécessite souvent l'intervention de forces externes, biotiques ou abiotiques. Ainsi, nombre d'espèces produisent des fruits ou des graines adaptés à la dispersion par les mammifères ou les oiseaux. Parmi les invertébrés, les fourmis sont pratiquement les seuls, mis à part quelques coléoptères, à avoir un rôle significatif dans la dispersion des graines. Cette singularité est due à deux traits importants : un régime alimentaire ample et un comportement d'emmagasinage des aliments dans le nid.

Les graines d'environ 3000 espèces de plantes portent un petit appendice, l'élaiosome, dont la principale fonction est de servir de renforcement alimentaire pour les fourmis qui les dispersent (Beattie 1985). Les plantes myrmécochores (Sernander 1906) sont inégalement distribuées à la surface du globe, 97% d'entres elles se trouvant en Australie et Afrique Australe (Rico-Gray & Oliveira 2007). En zones tempérées et méditerranéennes, des genres comme *Viola*, *Chelidonium* ou *Euphorbia* sont fréquemment myrmécochores.

Typiquement, les fourmis prélèvent les diaspores (graine + élaiosome) directement sur la plante ou sur le sol après déhiscence des fruits, et les transportent jusqu'à leur nid. Les graines dépourvues de leurs élaiosomes sont ensuite placées dans une chambre spécifique du nid avec d'autres déchets ou rejetées hors du nid (Servigne & Detrain 2010). L'avantage pour une plante d'être dispersée par les fourmis est relativement varié (Giladi 2006). La myrmécochorie procure un bénéfice directement lié à l'éloignement de la plante mère (Boyd 1996; Kalisz et al. 1999), à la colonisation d'un nouvel espace (Andersen 1988; Gomez & Espadaler 1998; Whitney 2002; Heinken 2004) à l'arrivée dans un micro-environnement favorable à la germination (Beattie & Culver 1977; Beattie & Culver 1982; Beattie & Culver 1983) protège les graines contre les granivores (Ruhren & Dudash 1996; Ohkawara et al. 1997; Auld & Denham 1999; Manzaneda et al. 2005) et les incendies (Bond & Slingsby 1983; Boyd 2001).

Le bénéfice que tirent les fourmis de la myrmécochorie est plus difficile à évaluer. Bien que l'origine morphologique des élaiosomes varie selon l'espèce, leur composition chimique est

généralement assez semblable. Outre des protéines et des sucres, les élaiosomes sont riches en lipides, essentiellement des mono-, di- et tri-glycérides (Marshall et al. 1979; Skidmore & Heithaus 1988; Brew et al. 1989; Lanza et al. 1992; Hughes et al. 1994). La dioléine, en particulier, est un composé peu spécifique que l'on retrouve à la fois dans les élaiosomes et dans le corps gras des insectes. Elle est connue depuis longtemps pour stimuler chez les fourmis le comportement de transport à la fois des proies (cadavres d'insectes) et du couvain (Wilson et al. 1958; Haskins & Haskins 1974; Howard & Tschinkel 1976; Gordon 1983). Certains auteurs suggèrent que les plantes manipulent le comportement des fourmis sans que celles-ci en tirent un réel bénéfice (Brew et al. 1989; Pfeiffer et al. 2010). Pourtant cette hypothèse reste minoritaire. Au contraire, il a été montré que l'apport d'élaiosomes de *Sanguinea canadensis* dans le régime alimentaire d'*Aphaenogaster rudis* provoquait une augmentation de la production de femelles alors que la production de mâles n'était pas affectée (Morales & Heithaus 1998). Le marquage d'élaiosomes avec des acides gras radioactifs a aussi permis de montrer que les élaiosomes étaient effectivement consommés par les larves de fourmis (Gammans et al. 2005). Contrairement à Bono & Heithaus (2002), Gammans et al. (2005) argumentent que l'effet des élaiosomes ne serait pas quantitatif mais dépendrait de la présence de nutriments essentiels favorisant le développement des larves en reines plutôt qu'en ouvrières. Pour être juste, il est toutefois nécessaire de mentionner que des travaux au laboratoire n'ont pas permis de montrer aucun effet de l'apport d'élaiosomes de *Datura wrightti* et *D. discolor* sur la survie et la ponte de reines de *Pogonomyrmex californicus* (Marussich 2006).

Les plantes myrmécochores font souvent face à des communautés de fourmis très variées qui, de surcroît changent dans le temps et dans l'espace. Il est prévisible que toutes ces espèces de fourmis vont avoir des effets différents sur les plantes le long d'un continuum depuis les mutualistes véritables jusqu'aux et tricheurs et antagonistes. Se basant sur la théorie du choix du partenaire, Giladi (2006) suggère plusieurs mécanismes permettant aux plantes de sélectionner parmi tous les partenaires potentiels, ceux procurant le meilleur service. En particulier, la morphologie, la composition chimique, le microhabitat et le timing de libération des graines pourraient, selon lui, filtrer les partenaires les plus bénéfiques.

Helleborus foetidus (Fig. 7) est une plante myrmécochore distribuée sur une bonne partie de l'Europe occidentale. Elle est relativement abondante dans certaines zones montagneuses de la Péninsule Ibérique, notamment en Galice, en Castille Léonnaise et en Andalousie (Fig. 2). Cette plante pluriannuelle qui fleurit à la fin de l'hiver produit des fruits apocarpiques. Chaque carpelle contient une dizaine de graines qui seront libérées à la déhiscence des fruits entre mi-juin et mi

juillet.

L'étude que nous avons réalisée sur cette espèce avait les objectifs suivants:

1. Caractériser le comportement des diverses espèces de fourmis envers les diaspores. (Biological Journal of the Linnean Society – *P06*).
2. Déterminer la composition lipidique des élaiosomes et son rôle dans le choix des graines. (Chemoecology, Naturwissenschaften – *P07* et *P08*).
3. Déterminer le type de sélection exercée par les fourmis sur les traits morphologiques des graines. (Evolutionary Ecology – *P09*).
4. Déterminer l'effet des tricheurs dans la relation plante-disperseur (Functional Ecology, Oecologia - *P10* et *P11*).
5. Déterminer le rôle du rythme de libération des graines dans le choix des partenaires. (Proceedings B – *P12*).

Fig. 7: *Helleborus foetidus* et quelques uns de ses partenaires post-dispersion prédateurs *(Apodemus sylvaticus* – en haut au milieu*),* disperseurs (*Camponotus cruentatus* - en haut à droite, *Aphaenogaster senilis* – au milieu à droite) et tricheurs *(Crematogaster scutellaris* - en bas à droite). Photos: F. Amor et internet.

Fig. 8: Principaux sites d'étude d'*H. foetidus* dans la Péninsule Ibérique: 1: Caurel; 2: Peña Negra; 3: Cazorla; 4: Magína; 5: Cabra; 6: Grazalema.

3.1.1. Variations géographiques dans l'assemblage fourmis-graines

À première vue, les graines des myrmécochores libérées sur le sol sont à la disposition de nombreuses espèces de fourmis sans grande spécificité alimentaire. Pourtant, la relation fourmis-myrmécochore est souvent plus complexe qu'il n'y paraît. Premièrement, les fourmis ne sont pas toutes sensibles aux élaiosomes. Alors que certaines les prélèvent avidement d'autres les ignorent systématiquement (Garrido et al. 2002; Culver & Beattie 1978). Deuxièmement, parmi les espèces qui sont sensibles aux élaiosomes certaines ne transportent pas les diaspores mais consomment les élaiosomes sur place.

Nous avons étudié ce phénomène en analysant les variations dans le comportement des fourmis envers les diaspores d'*H. foetidu*s au long d'un gradient latitudinal. Pour cela, nous avons réalisé pendant trois saisons (2002-2004) des recensements des différentes espèces de fourmis visitant les plantes de 10 populations réparties dans quatre régions géographiques (Caurel, Peña Negra et Cazorla et Magína; Fig. 8). À chaque recensement d'une durée de 5 minutes, le nombre et le comportement des fourmis envers les diaspores étaient notés.

Comme cela était attendu, les résultats montrent une très grande différence dans les communautés de fourmis du nord et du sud. Caurel présente peu d'espèces et est dominé par des groupes propres aux régions tempérées et du nord de l'Europe, comme *Formica* et *Myrmica*. À l'inverse, Cazorla, Magína et Peña Negra présentent une richesse plus importante et des espèces typiquement méditerranéennes. L'examen de leur comportement (Fig. 9) révèle par ailleurs qu'à l'intérieur d'une communauté, peu d'espèces (*Formica lugubris*, *Aphaenogaster senilis, Camponotus cruentatus...)* sont véritablement mutualistes et enlèvent les diaspores d'hellébore. À l'inverse, beaucoup d'espèces (*Tapinoma*, *Tetramorium*...) constituent des tricheurs qui détachent les élaiosomes et laissent les graines sur place. Un petit groupe d'espèces (*Pheidole pallidula, Lasius niger*) ont un comportement intermédiaire, parfois disperseur, parfois tricheur. Entre les populations de plantes, à l'intérieur même d'une région géographique, les proportions relatives des trois groupes fonctionnels de fourmis varient fortement créant ainsi une mosaïque géographique d'interactions plus ou moins favorables aux plantes (Fig. 10).

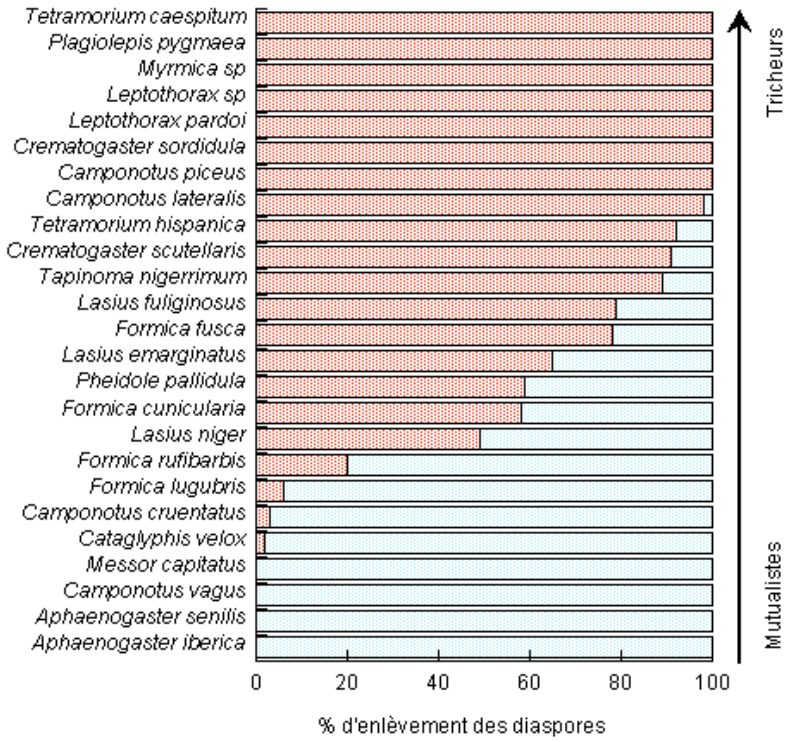

Fig. 9: Probabilité d'enlèvement des graines d'hellébore par les différentes espèces de fourmis.

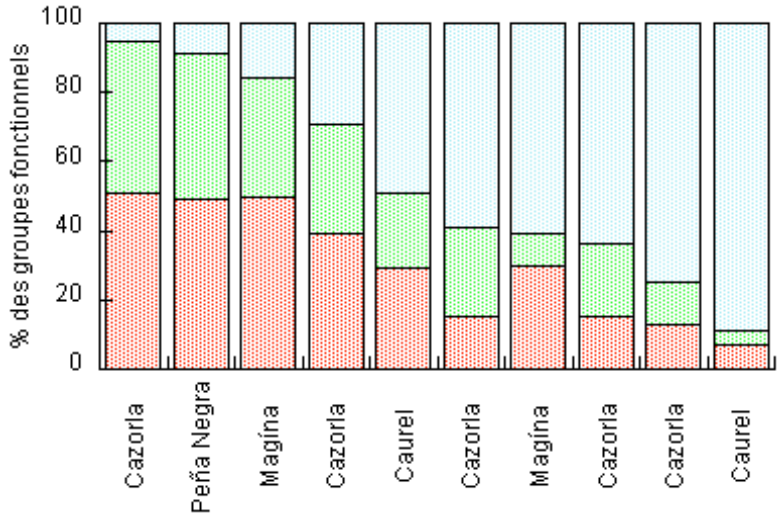

Fig. 10: Variation dans la proportion des trois principaux groupes fonctionnels (disperseurs: bleu; tricheurs: rouge; intermédiaire: vert) dans 10 populations réparties dans 4 régions géographiques: Cazorla, Peña Negra, Caurel et Magina.

3.1.2. Composition lipidique des élaiosomes d'*H. foetidus*

En 2002 et 2003, nous avons analysé le contenu lipidique d'élaiosomes provenant de deux régions (Caurel et Cazorla). Ces élaiosomes se sont révélé contenir 4 acides gras (palmitique, stéarique, oléique et linoléique), sous la forme de triglycérides, diglycérides et acides gras libres (FFA, Free Fatty Acids). L'acide oléique était majoritaire dans les trois fractions des deux populations. Cependant, les élaiosomes prélevés à Caurel étaient relativement plus riches en acide oléique, indépendamment de la fraction, et moins riches en acide linoléique (Fig. 11).

Pour déterminer si cette différence dans la composition lipidique des élaiosomes pouvait influencer le comportement des fourmis nous avons offert des diaspores prélevées à Cazorla et à Caurel aux principaux disperseurs de Cazorla (*Aphaenogaster iberica* et *Camponotus cruentatus*) et de Caurel (*Formica lugubris*). Quelque soit l'espèce, les fourmis préférèrent les élaiosomes de Caurel à ceux de Cazorla. Puis, nous avons présenté (à *A. iberica* seulement) des morceaux de papier filtre imbibés avec des extraits de triglycérides, diglycérides ou FFA prélevés sur des élaiosomes de Caurel ou Cazorla. Les 3 fractions issues de Caurel furent préférées à celles de Cazorla. Ces résultats de laboratoire suggèrent donc que de petites différences dans la composition lipidique des graines peuvent influencer la probabilité de dispersion.

Nous avons ensuite tenté de tester cette hypothèse sur le terrain. Pour cela, nous avons évalué le taux de visite par les disperseurs et mesuré la concentration d'acide oléique dans les élaiosomes de 410 graines de Caurel et de Cazorla. Parmi la dizaine de variables testées, le taux de libération des graines et la concentration en acide oléique des élaiosomes permirent le mieux de prédire les visites par les mutualistes. Ainsi, à Cazorla, les plantes les plus visitées libéraient 106 ± 13 (moyenne ± écart type) graines par jour et leurs élaiosomes contenaient 143 ± 32 µg d'acide oléique alors que les plantes les moins visitées ne libéraient que 61 ± 10 graines par jour et contenaient 114 ± 20 µg d' acide oléique. À Caurel, les différences étaient encore plus marquées avec 123 ± 12 contre 65 ± 13 graines par jour et 173 ± 49 contre 121 ± 20 µg d'acide oléique, respectivement.

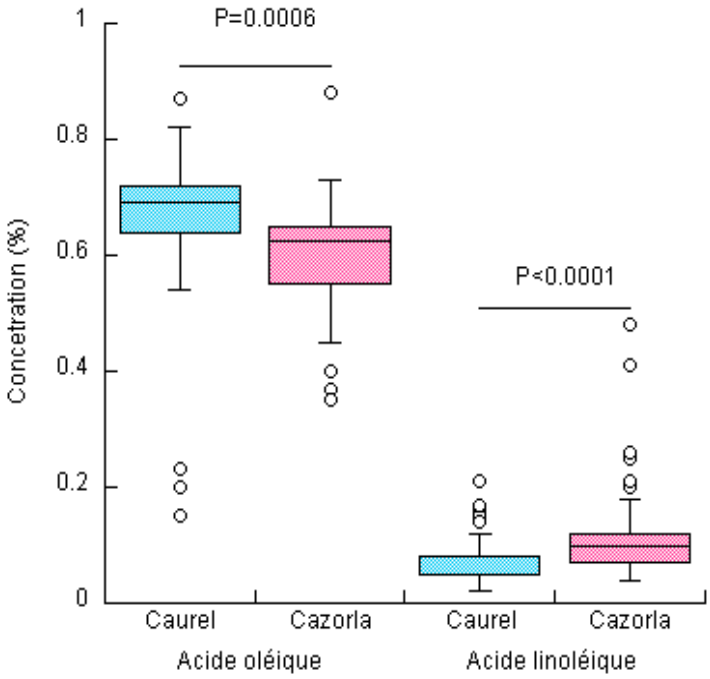

Fig. 11: Concentration d'acide oléique et linoléique dans les graines de Caurel et Cazorla.

3.1.3. Sélection des fourmis et adaptation locale des diaspores

Afin de déterminer quelle pression de sélection les fourmis exerçaient sur les caractères morphologiques des diaspores, nous avons analysé la relation entre taille des graines et des élaiosomes et comportement des fourmis dans 12 populations de Cazorla et Magína. Dans une expérience de type « cafétéria », nous avons offert des diaspores locales (prélevées dans la population) et des diaspores provenant de 5 autres populations.

La taille relative des graines et des élaiosomes ainsi que la probabilité de visite par des disperseurs et des tricheurs variait beaucoup entre populations (Fig. 12). Les espèces parasites étaient souvent de petite taille. Cependant, il n'y avait pas de relation entre la taille des fourmis et la probabilité d'être un bon disperseur. Donc, dans certaines populations où les communautés de fourmis contenaient beaucoup d'espèces de petite taille, la probabilité de dispersion était plus faible.

Finalement, nous avons testé l'hypothèse d'une adéquation entre la taille des fourmis locales et la taille des graines. Dans 10 des 12 populations étudiées, la relation entre la taille des graines et la probabilité de dispersion suivait une courbe en forme de U ce qui signifie que les graines de relativement petite et grande taille avaient une probabilité supérieure d'être enlevée par rapport aux graines de taille intermédiaire. Un exemple de cette relation est présenté sur la figure 13. Les fourmis exerçaient donc globalement une sélection divergente sur la taille des graines. Les populations avec des tailles de graines plus extrêmes étaient mieux adaptées (plus proches d'un pic adaptatif) à la dispersion que les populations avec des graines de taille intermédiaire. De façon intéressante, la distance séparant la taille actuelle des graines de leur optimum était négativement corrélée à la probabilité de visite par des disperseurs. En d'autres termes, lorsque la proportion de disperseurs dans la communauté de fourmis était importante, la taille des graines était plus proche d'un pic adaptatif, laissant supposer que les fourmis disperseurs exercent effectivement une pression de sélection sur la taille des graines.

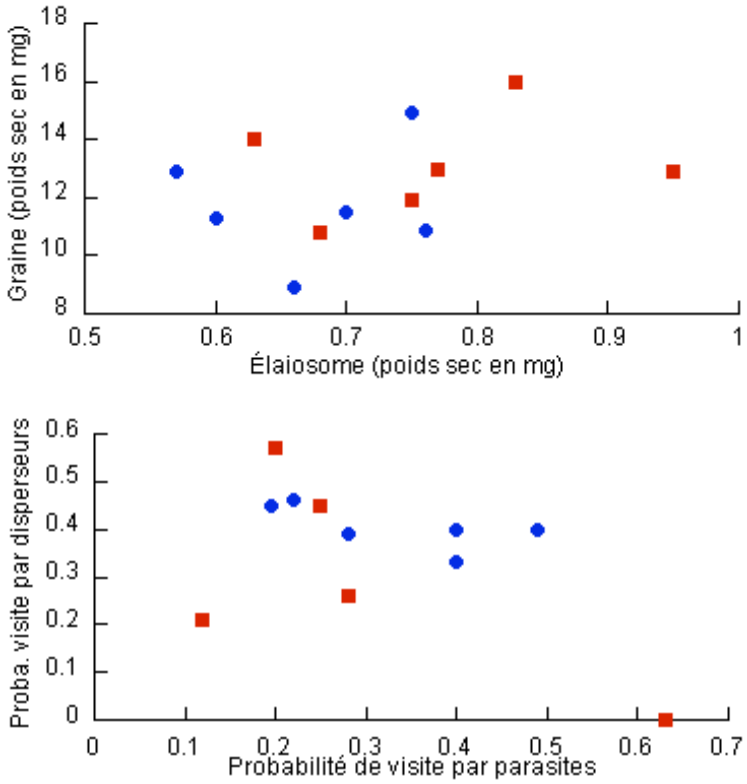

Fig. 12: Relation entre taille des graines et des élaiosomes (haut) et probabilité de visite par disperseurs et tricheurs (parasites) (bas). Les carrés rouges et les ronds bleus représentent des populations de Cazorla et Magína.

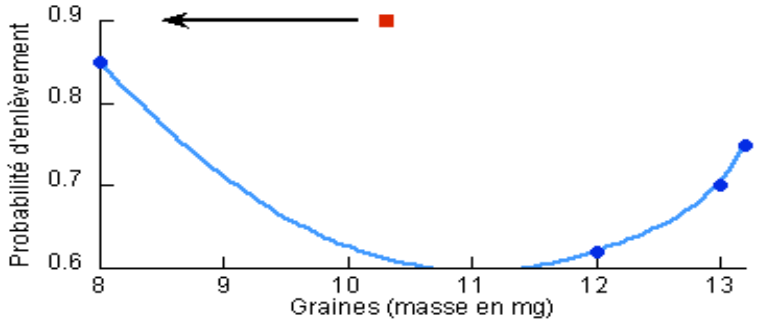

Fig. 13: Exemple de relation entre taille des graines et probabilité d'enlèvement pour une population de Cazorla. La courbe en U est tracée à partir des graines offertes de 4 populations voisines. Le carré représente les graines locales et la flèche la direction du pic adaptatif le plus proche.

3.1.4. Effet des tricheurs sur la prédation des graines par les rongeurs

L'un des avantages de la myrmécochorie pour les plantes est de rapidement échapper à la prédation par des granivores, essentiellement des micro-mammifères. Cette observation nous a amené à émettre l'hypothèse que les espèces de fourmis ayant un comportement de tricheur pouvaient indirectement diminuer le succès reproducteur des plantes en augmentant le taux de granivorie.

Avant de tester directement cette hypothèse, nous nous sommes intéressés à la relation entre *H. foetidus* et *Apodemus sylvaticus*. Ce campagnol très commun dans toute l'Europe occidentale consomme les graines d'*H. foetidus*. Des observations en laboratoire nous ont permis de montrer qu'*A. sylvaticus* était capable d'ouvrir les carpelles sur la plante pour en retirer les graines et qu'il consomme par la suite. Cependant, les fruits d'hellébore contiennent de nombreux composés secondaires dont la proto-anémonine, très toxique pour les mammifères, dont la concentration diminue à mesure que les fruits murissent. *A. sylvaticus* est donc contraint d'attendre que les fruits soient suffisamment mûres ou, mieux encore, qu'ils aient libéré leurs graines au sol pour pouvoir manger ces dernières. Par ailleurs, étant lui même la proie de carnivores, ce rongeur préfère fourrager dans des micro-habitats protégés. Nous avons ainsi montré que le taux de frugivorie sur les fruits verts était toujours faible alors que sur les fruits mûres, il dépendait du micro-habitat où se trouvaient les plantes. Lorsque les plantes étaient situées sur un milieu rocailleux, les rongeurs mieux protégés contre les prédateurs consommaient plus de fruits que lorsque les plantes poussaient sur un sol nu, n'offrant pas de protection (Fedriani & Boulay 2006).

Après la déhiscence des fruits, *A. sylvaticus* entre en compétition avec les fourmis. En réalisant des recensements sur le terrain dans la région de Cabra et de Grazalema nous avons montré que la déhiscence des fruits avaient lieu essentiellement entre 10h et 14h, probablement en relation avec l'augmentation importante de la température pendant ce laps de temps (Fig. 14). Or, l'activité d'approvisionnement d'*A. sylvaticus* est exclusivement nocturne. Donc ces derniers doivent se contenter des graines n'ayant pas été enlevées par les fourmis pendant la journée. Ainsi, la disponibilité des graines était bien supérieure pour les fourmis diurnes que pour les rongeurs nocturnes (Fig. 15). Là encore, il existait une interaction significative avec le milieu. Contrairement aux fourmis, les rongeurs disposaient de plus de graines en milieu avec une couverture dense qu'en milieu ouvert. L'explication à ce phénomène vient probablement du plus grand nombre d'espèces de fourmis tricheuses échantillonnées (par pitfalls) près des plantes poussant en milieu couvert. En

consommant l'élaiosome, elles rendaient probablement les diaspores moins attractives pour les disperseurs, dont le nombre d'espèces était indépendant du milieu. Ces diaspores restaient sur place, disponibles pour les rongeurs.

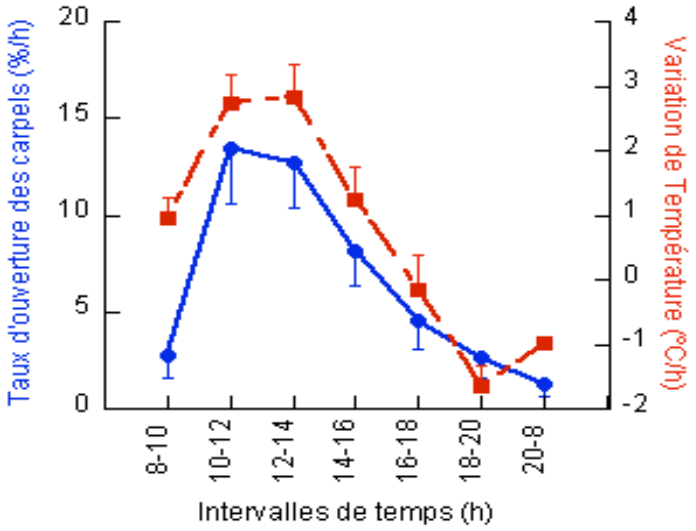

Fig. 14: Taux d'ouverture des carpels et variation de la température du sol par intervalles de temps de 2h. Les données de Cabra et Garazalema sont regroupées.

Pour tester cette dernière hypothèse, nous avons offert des diaspores d'hellébore dans des plaques de Pétri soit protégées par une maille métallique empêchant l'accès aux rongeurs mais pas aux fourmis, soit ouvert. De cette façon, nous avons constaté qu'en milieu ouvert ou faiblement couvert le taux d'enlèvement était similaire entre les deux conditions. Cependant, en milieu de fermé le taux d'enlèvement était supérieur pour les plaques non protégées par la maille métallique. Cette différence entre les deux traitements vient de la prédation par *A. sylvaticus*, seule espèce de rongeur capturée dans la zone d'étude.

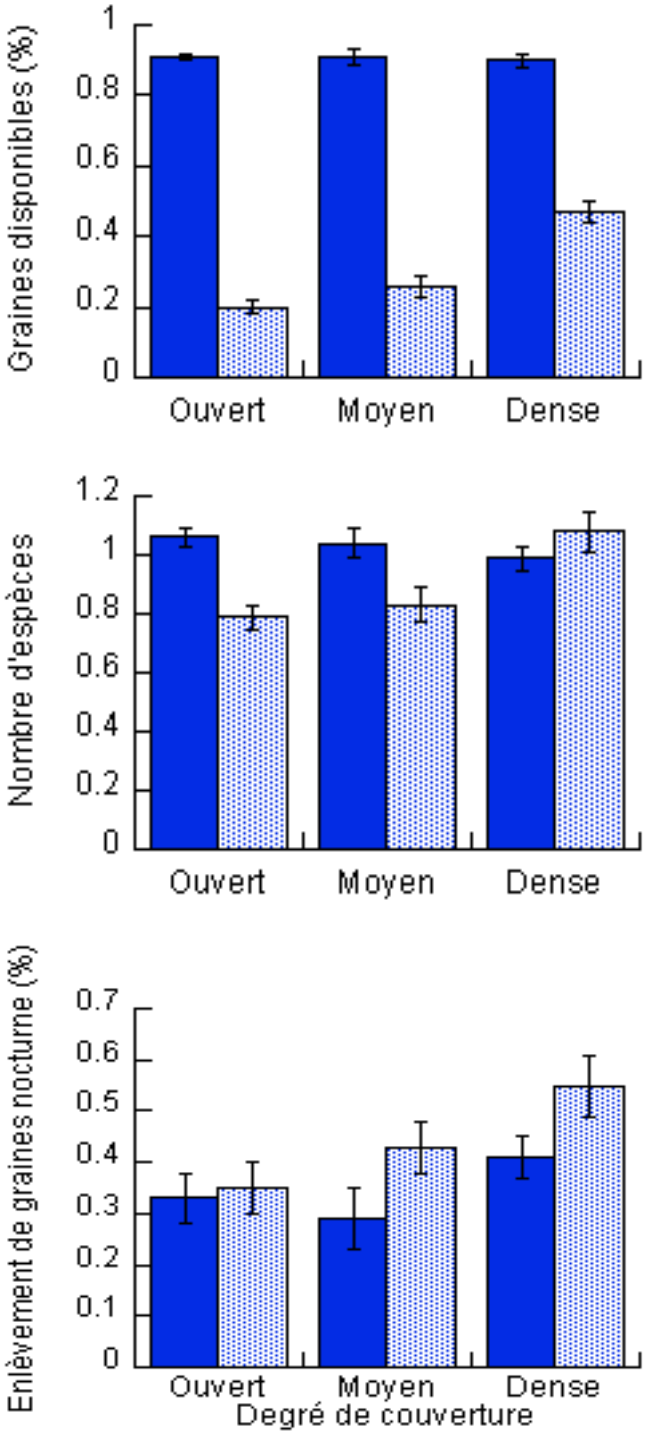

Fig. 15: Variation de la disponibilité des graines, du nombre d'espèces de fourmis et du pourcentage d'enlèvement des graines en fonction du degré de couverture. En haut: graines disponibles pour les fourmis diurnes (bleu foncé) et pour les rongeurs nocturnes (bleu clair); Au milieu: Nombre d'espèces de fourmis disperseurs (bleu foncé) et tricheurs (bleu clair); En bas: % graines enlevées pendant la nuit par les fourmis uniquement (bleu foncé) et par les fourmis + rongeurs (bleu clair).

3.1.5. Phénologie de la libération des graines et parasitisme

Les résultats précédents ont montré qu'un certain nombre d'espèces pouvaient se comporter comme des tricheurs vis à vis des plantes. Étant donné que les rongeurs sont principalement nocturnes et les fourmis diurnes, nous avons émis l'hypothèse que la phénologie de libération des graines permettait aux plantes de « choisir » leur partenaires. Cette hypothèse était basée sur des travaux plus anciens réalisés au Colorado et montrant une synchronie entre le rythme d'activité d'*Aphaenogaster rudis* et la libération des graines d'*Erythronium americanum* (Ruhren & Dudash 1996).

Toujours par le biais de recensements effectués sur le terrain (à Cabra et Grazalema) et en offrant différents types d'aliments sous forme d'appât, nous avons mesuré de façon indépendante le rythme journalier de libération des graines ainsi que le rythme d'activité et d'approvisionnement des fourmis. Dans les deux populations, le pic de libération des graines correspondait assez étroitement avec le rythme d'activité des principaux disperseurs (essentiellement *A. senilis* et *C. cruentatus*) mais pas avec celui des espèces tricheurs (comme *Tapinoma nigerrimum* ou *Pheidole pallidula*) (Fig. 16). L'explication de ce résultat surprenant peut venir des traits d'histoire de vie des fourmis et de leurs relations de dominance. Les espèces tricheuses sont généralement de petite taille, dominante sur le point comportemental. Leur stratégie d'approvisionnement se base sur un recrutement massif d'ouvrières qui mobilisent et protègent les ressources contre les compétiteurs. Ces espèces ont le temps de dépecer leurs proies sur place et de les transportent en petits morceaux. Cependant leur petite taille leur confère une faible résistance aux fortes températures du milieu de journée. Les espèces de plus grande taille comme *A. senilis* ou *C. cruentatus* sont plus résistantes à la température mais pratique un recrutement de groupe, moins efficace pour protéger les proies. Elles préfèrent souvent dépenser plus d'énergie au transport de la proie entière, même si une partie seulement est consommable. Il est alors possible que l'effet de la température sur la déhiscence des fruits ait été co-opté pour permettre la synchronisation entre la libération des graines et l'activité des meilleurs disperseurs.

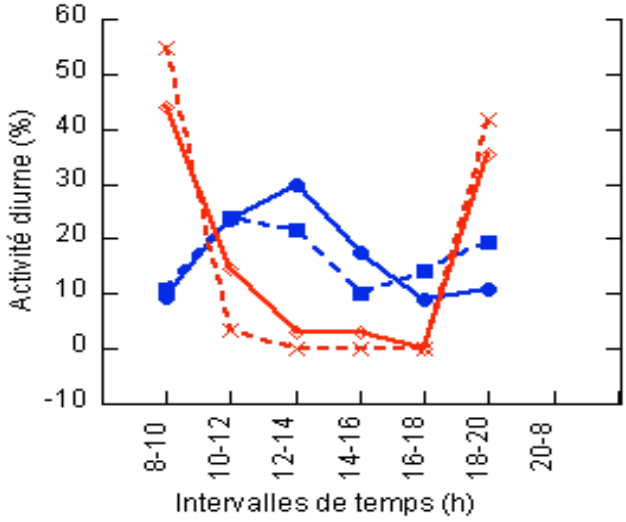

Fig. 16: Activité d'approvisionnement diurne de deux espèces disperseurs (*A. senilis* – bleu discontinu et *C. cruentatus* – bleu continu) et deux tricheurs (*T. nigerrimum* – rouge discontinu et *P. pallidula* rouge continu).

3.2. La protection des plantes (projet AMAZONIE – 2ID)

Les myrmécophytes sont des plantes dont les feuilles ou les tiges présentent des cavités (domaties) où logent des fourmis qui, en échange, les défendent contre des herbivores. Depuis les premiers travaux de Janzen (1966) sur la relation entre des *Acacias* et des fourmis du genre *Pseudomyrmex*, ces interactions mutualistes se sont révélées de très bons modèles en écologie évolutive. En plus d'un site de nidification, les plantes offrent parfois de la nourriture au travers de corps nourricier et nectaires extra-floraux (Itino et al. 2001; Fischer et al. 2002). Par ailleurs, ces interactions impliquent souvent d'autres partenaires comme des homoptères élevés par les fourmis pour leur miellat (Gaume et al. 1998; Gaume & McKey 1998) ou des champignons que les fourmis utilisent parfois pour confectionner un piège (Dejean et al. 2005; Defossez et al. 2009). Parmi les fourmis qui habitent les domaties, certaines sont des partenaires obligatoires, alors que d'autres sont facultatifs et peuvent habiter des structures de plantes non spécifiques. Finalement, les différentes espèces de plantes peuvent fournir des bénéfices plus ou moins importants pour les plantes. Dans le cas de *Cordia nodosa* par exemple, les fourmis du genre *Allomerus* ont tendance à castrer leur plante hôte pour stimuler la croissance végétative de l'arbre et donc la production de domaties. D'autres partenaires du *Azteca* ne réalisent pas cette castration (Yu & Pierce 1998).

Dans le cadre d'un projet AMAZONIE financé par le CNRS-Guyane (projet 2ID), nous avons entamé des recherches visant à mieux comprendre l'évolution et le maintien de relations de protection plantes-fourmis. Dans un premier temps nous avons étudié l'interaction mutualiste entre l'arbre *Cecropia obtusa* et la fourmi *Azteca andrea*, elle même parasite temporaire d'une autre fourmi, *Azteca ovaticeps (P13-P14)*. Dans un deuxième temps, nous avons décidé d'étudier les variations géographiques dans la structure des réseaux d'interaction entre l'ensemble des plantes à fourmis d'une région et leurs diverses fourmis hôtes. Plus concrètement nous essayons de déterminer le degré de spécificité de chacune des interaction, si cette spécificité varie dans l'espace et si elle est liée à des différences dans les bénéfices procurés par les fourmis aux plantes, notre hypothèse étant que certaines espèces ne procurant pas de protection efficace (tricheurs) mais utilisant les domaties soient plus rares que les bons mutualistes. Ces derniers travaux sont encore en cours actuellement et ne seront que brièvement présentés ici.

3.2.1. La relation *Cecropia obtusa- Azteca andrea – A. ovaticeps*

Cecropia obtusa est une plante très commune en Guyane, poussant en lisière de forêt et plus généralement dans les zones perturbées. Cette plante abrite très souvent des fourmis du genre *Azteca* qui logent dans le tronc creux (Fig. 17), principalement *A. ovaticeps* et *A. alfari*. Les deux espèces forment de grosses colonies et défendent la plante contre d'éventuels herbivores tout en se nourrissant de corps nourriciers situés à la base des feuille. Une troisième espèce, *A. andrea* habite aussi sur *C. obtusa*, mais elle est beaucoup plus rare. En plus d'occuper le tronc les colonies construisent un nid de carton à la cime de l'arbre. La taille des colonies est très variable mais nous en avons collectées certaines comptant plus de 30 000 ouvrières. Dans les petites colonies d'*A. andrea* (< 6 000 ouvrières), on trouve souvent des ouvrières *A. ovaticeps* mais jamais d'ouvrières *A. alfari*. Cela suggère qu'*A. andrea* soit un parasite social temporaire d'*A. ovaticeps* mais pas d'*A. alfari*. Il est possible que les reines *A. andre*a soient incapables de localiser le prostomata, la fine membrane qui doit être percée par les fondatrices pour accéder à l'intérieur de l'arbre. Elles auraient alors développé une stratégie de parasitisme leur permettant de bénéficier du travail réalisé par de jeunes colonies d'*A. ovaticeps*. Pourquoi elles ne parasitent pas *A. alfari* est inconnu.

Les colonies d'*A. andrea* n'ont pas un comportement de tricheur vis à vis des *Cecropia.* Au contraire, il semble que les arbres hébergeant *A. andrea* soient mieux défendus contre les herbivores que ceux habités par *A. alfari, A. ovaticeps* ou d'autres fourmis moins fréquentes. Ceci est en partie dû au mode de chasse en embuscade tout à fait particulière et qui permet à *A. andrea* de capturer d'énormes proies. Les ouvrières se placent cote à cote le long des feuilles de l'arbre sur la face inférieure, ne laissant apparaître que l'extrémité de leurs antennes et de leurs mandibules. Pour un insecte volant arrivant du dessus, les feuilles du *Cecropia* semblent donc libre de tout ennemi. Cependant lorsqu'il se pose près de la bordure les fourmis le saisissent rapidement et l'empêche de s'échapper. L'originalité de la capture vient du fait que les pattes d'*A. andrea* possèdent des griffes qui s'accrochent parfaitement à un réseau de long trichomes présents uniquement sur la face inférieure des feuilles de *C. obtusa* et lui donnant un aspect de velours. L'ensemble griffe-trichome fonctionne comme du velcro® et permet une très accroche des ouvrières qui saisissent la proie. Un recrutement probablement chimique et tactile très efficace permet, en l'espace de quelques secondes la collaboration de très nombreuses ouvrières qui immobiliser la proie. Pour que cette stratégie de chasse soit efficace il est sûrement nécessaire que beaucoup d'ouvrières soient placées en embuscade. En réalisant des photos des feuilles de *C. obtusa* habité par des *A. andrea* puis en

collectant les nids nous avons estimé que jusqu'à 80% des ouvrières pouvaient être placées en attente le long des feuilles.

Fig. 17: En haut à gauche: *C. obtusa*. Au milieu ouvrières *A. ovaticeps* et couvain abrité à l'intérieur du tronc. En bas à gauche: des ouvrières *A. andrea* en position de chasse sur le bord de la face inférieure d'une feuille de *Cecropia*. Certaines d'entre elles, au milieu de la feuille ont immobilisé une guêpe s'étant posée peu de temps auparavant. À droite, photographies en microscopie électronique d'une griffe d'*A. andrea* et des longs trichomes sur la face inférieure des feuilles (Photos: Alain Dejean, Céline Leroy et internet).

3.2.2. Les réseaux d'interaction fourmis-myrmécophytes

Outre *C. obtusa*, au moins 6 espèces de myrmécophytes sont présentes en Guyane française: *C. palmata*, *Tococa guianensis*, *Hirtella physophora*, *Cordia nodosa*, *Maieta guianensis*, *Tachigali myrmecophila*. Chacune de ces espèces peut accueillir plusieurs espèces de fourmis hôte dont le service est plus ou moins favorable à la plante. Par ailleurs, il est possible que la fréquence de ces interactions varie géographiquement. L'un des objectifs du projet 2ID (Interactions interspécifiques et Diversité) est donc d'étudier les variations géographiques dans les réseaux d'interaction fourmis-myrmécophytes. Plus concrètement nous avons réalisé une série de recensements le long de 93 transects de 100m localisés dans 5 régions de Guyane (d'est en ouest : marais de Kaw, réserve des Nouragues, barrage de Petit-Saut, camp d'Angoulème et chutes Voltaire). Au total 3056 plantes furent échantillonnées. La plupart des fourmis hôtes ont pu être identifiées sur la base de la morphologie des ouvrières. Cependant, pour les genres *Azteca* et *Crematogaster*, les données morphologiques sont souvent insuffisantes il nous a été nécessaire de développer des marqueurs d'ADN mitochondrial dans le but d'utiliser les techniques de code-barre ADN pour séparer les espèces.

Le résultat de ces analyses devrait nous permettre de calculer des statistiques décrivant la structure des réseaux d'interactions et de les comparer entre les différentes régions ainsi qu'avec d'autres types d'interactions mutualistes comme la pollinisation, la dispersion et les relations plantes-fourmis impliquant des nectaires extrafloraux. Il est toutefois déjà possible d'avancer que les réseaux fourmis-myrmécophytes sont plus spécifiques que les autres. Leur connectance (proportion d'interactions possibles qui sont réellement observées) est faible (autour de 10%), chaque espèce de plante interagissant avec seulement un petit nombre d'espèces de fourmis.

Les résultats préliminaires montrent aussi que les services rendus varient en fonction des espèces de fourmis. Par exemple, pour *H. physophora*, le taux d'herbivorie estimé visuellement au cours des recensements est moindre lorsque la plante est associée à *Allomerus octoarticulatus* que lorsqu'elle est associée à *A. decemarticulatus* ou à une autre fourmi ou lorsqu'elle est inhabitée (Fig. 18). Dans le cas de *Tococa guianensis*, les plantes associées à des fourmis du *Azteca* souffrent moins d'herbivorie que celles n'ayant pas d'hôte (Fig. 18). À l'inverse, les plantes associées au genre *Crematogaster* souffrent plus d'herbivorie que les plantes sans fourmis. Une situation proche est observée pour *M. guianensis* lorsqu'elle est associée à *Crematogaster* et non à son hôte le plus fréquent *Pheidole minutula*. Il est donc possible que les *Crematogaster* se comportent comme des

tricheurs dans les interactions avec les plantes myrmécophytes puisque celles-ci sont défavorisées par leur présence.

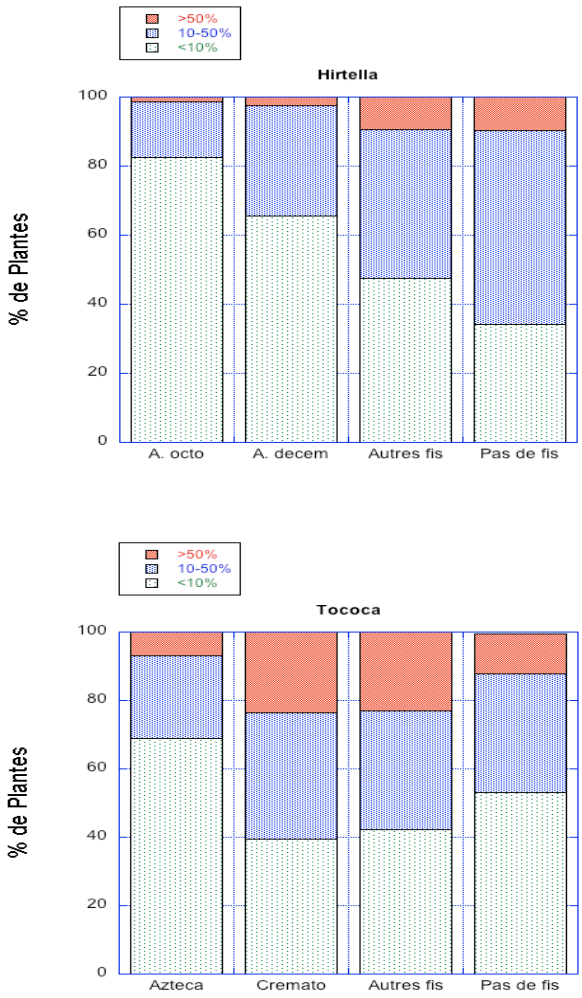

Fig. 18: Résultats préliminaires montrant les différences dans la protection de *Hirtella physophora* et *Tococa guianensis* par différents partenaires (notamment *Allomerus octoarticulatus* et *A. decemarticulatus* pour *H. physophora* et *Azteca* sp et *Crematogaster* sp pour *T. guianensis*). Les différentes couleurs montrent les pourcentages de plantes ayant subit moins de 10% d'herbivorie (vert), 10 à 50% d'herbivorie (bleu) et plus de 50% d'herbivorie (rouge).

Pour expliquer cette différence dans le comportement des fourmis hôte nous avons réalisé des expériences portant sur la découverte de proies potentielles par *Pheidole*, *Azteca*, *Allomerus* et *Crematogaster* sur leurs plantes respectives ainsi que *Pseudomyrmex concolor*, hôte de *T. myrmecophyla*. Les trois premières espèces tardent à près le même temps pour découvrir la proie (un termite), mais *Crematogaster* nécessite beaucoup plus de temps (Fig. 19). *P. concolor* est encore plus lente et découvre très peu de proies. Cette différence dans la qualité du service rendu pourrait

venir de différences intrinsèques notamment dans le régime alimentaire des fourmis. Des expériences à venir permettront de définir les relations trophiques entre chaque espèce de plante et leurs principaux hôtes.

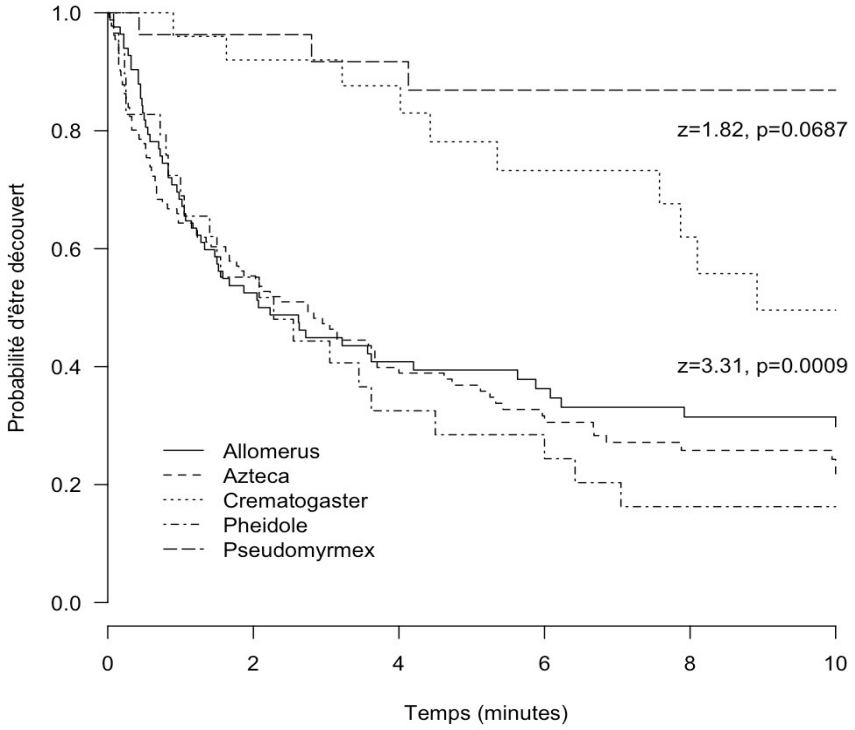

Fig. 19: Probabilité de découvrir une proie déposée sur une feuille de la plante hôte par 5 espèces de fourmis en fonction du temps. *Allomerus* (*octoarticulatus* et *decemarticulatus*), *Azteca* sp et *Pheidole minutula* ont découvert environ 50% des proies en 2 mn. Pour *Crematogaster* il faut attendre près de 10 mn. Les *Pseudomyrmex* ne découvrent que 10% de proies en 10 mn.

4. Synthèse et perspectives

La coopération est manifeste chez les fourmis, tant au niveau intra-spécifique (entre individus de la même colonie) comme au niveau inter-spécifique, dans leurs relations mutualistes avec de nombreuses plantes). L'altruisme et le mutualisme diffèrent en bien des points. Notamment l'évolution de l'altruisme est basée sur un gain de *fitness* indirect alors que le mutualisme nécessite un bénéfice direct pour les partenaires. Un point commun aux deux types de coopération est qu'elles sont exposées à la tricherie. En effet, la coopération étant avant tout égoïste, les partenaires peuvent être amenés à tricher pour augmenter leur gain sans procurer de service en retour. Quels mécanismes limitent la généralisation de la tricherie? De très nombreux modèles ont été élaborés à ce sujet, certains (mais pas tous) accompagnés d'exemples biologiques. Beaucoup sont basés des règles de renforcement des partenaires coopératifs et la sanction des partenaires tricheurs. Mais, chaque partenaire ne dispose pas toujours de l'information ou du pouvoir d'appliquer une règle contraignant la coopération.

À l'intérieur des colonies, nous avons vu que le devenir des larves est un point important de conflit entre les adultes et les larves elle-même. Ce conflit est d'autant plus probable dans les espèces qui se dispersent par fission coloniale puisque, du point de vue des adultes un tout petit nombre de reines est nécessaire pour assurer la reproduction. Du point de vue des larves cependant, devenir une reine procure une meilleure *fitness* potentielle que devenir une ouvrière plus ou moins stérile. Chez *A. senilis*, les adultes semblent avoir gagné ce conflit, probablement en contrôlant l'alimentation des larves. Celles-ci ont, *a priori* très peu de moyen de décider de leur propre sort ce qui limite fortement la tricherie. Chez *C. floricola*, au contraire, les larves ont plus de pouvoir de devenir des reines. Bien qu'elles reçoivent une quantité de nourriture insuffisante pour se développer en brachyptères, elles peuvent certainement se développer en ergatoïdes qui sont de la même taille que les ouvrières. Ici, la petite taille des reines réduit l'information et le pouvoir des ouvrières pour limiter la tricherie.

La tricherie est aussi fréquente dans les relations plantes-fourmis. Dans le cas des myrmécochories, certaines espèces de fourmis transportent les diaspores alors que d'autres trichent et consomment les élaiosomes sans disperser les graines. Dans le cas de la myrmécophylie, certaines espèces protègent bien la plante, d'autres trichent et occupent les domaties sans diminuer pleinement l'effet des herbivores. Dans le cas des hellébores, nous avons vu que l'effet des tricheurs

est réduit par libération des graines lorsque la température augmente fortement. Cette situation pourrait refléter une sorte de filtre (Bull & Rice 1991; Archetti et al. 2011). En libérant ses graines aux heures chaudes, la plante imposerait un coût que seuls les bons disperseurs (fourmis de grande taille transportant leurs proies) seraient capables de supporter. Dans le cas des plantes myrmécophytes les mécanismes limitant les tricheurs ne sont pas connus. Toutefois, il est possible que la mauvaise élimination des herbivores réduise directement le nombre et/ou le volume des domaties et ainsi empêche la croissance des colonies de tricheurs. Ce type de mutualisme serait alors basé sur la réciprocité et la sanction des mauvais partenaires.

De nombreuses questions restent toutefois ouvertes. Chez *A. senilis*, tant que la reine actuelle est présente dans la colonie, pratiquement toutes les larves se développent en ouvrières. Lorsqu'elle n'y est plus, seule une petite proportion des larves se développent en reine, juste ce qu'il faut pour assurer la pérennisation de la colonie. Pour le moment nous sommes encore loin de connaître la nature du signal royal qui inhibe la production d'autres reines. Nous ne savons pas non plus comment agit ce signal, s'il affecte le comportement des nurses, leur physiologie, ou même s'il affecte les larves directement. Comment les ouvrières contrôlent-elles le développement des larves? Beaucoup d'auteurs suggèrent un contrôle absolu des ouvrières au travers de l'alimentation qu'elles offrent aux larves. Si cette hypothèse est plausible étant donné la plus grande taille des reines, elle n'a cependant pas été démontrée clairement. Les résultats de la thèse de Camille Ruel semblent montrer que toutes les larves sont bien totipotentes mais nous ignorons comment sont choisies celles qui se développent en reine lorsque la reine actuelle est absente. Enfin, des résultats récents montrent que les reines pondent un très grand nombre d'oeufs (jusqu'à 60 par jour entre juin et août). Une grande partie de ces oeufs ne se développent probablement jamais. Les ouvrières éliminent-elles une partie des larves se développant en reine (tricheuses) ?

Chez *C. floricola*, le fait que les chances d'être transportées vers le nid fils soient bien inférieures pour les ergatoïdes que pour les brachyptères limite probablement la généralisation de la tricherie dans cette espèce. Est-il bien vrai que les ouvrières peinent plus à différencier les cocons d'ergatoïdes que ceux de brachyptères ? Sur la base de quel type de signal s'effectue cette discrimination ? Des tests comportementaux pourraient permettre de répondre à ces questions. Par ailleurs l'hypothèse selon laquelle les ergatoïdes sont issues d'une stratégie égoïste des larves suggère que ces dernières sont totipotentes. Des recherches futures devront s'intéresser à la biologie du développement de ces fourmis. Quels gènes contrôlent le développement d'une larve ouvrière,

ergatoïde ou brachyptère. À quel stade a lieu cette différentiation? Finalement, l'évolution des ergatoïdes chez *C. floricola* est probablement liée au mode de dispersion par fission. Dans ce cas, on s'attend à ce que d'autres espèces du même genre produisent également des ergatoïdes. Chez *C. velox*, dont le mode de reproduction est incertain, certaines reines naissent sans aile (F. Amor, commentaire personnel). Une étude comparée à l'intérieur du genre *Cataglyphis* est à envisager afin de mieux comprendre l'évolution de la morphologie des reines.

Dans le cas des interactions fourmis-plantes myrmécophyles, une étape importante est la colonisation des plantes et leur reconnaissance par les reines fondatrices. Seules un petit nombre d'espèces sont capables de coloniser les domaties, et encore moins sont capables de s'y développer. Il s'agit là de deux étapes qui limitent peut être les tricheurs. Quels signaux émis par les plantes permettent aux fourmis de les reconnaître comme hôte potentiels ? Les structures nourricières qui sont fréquentes chez les myrmécophytes sont elles un deuxième filtre utilisable uniquement par un petit nombre d'espèces ? Existe-t'il un troisième partenaire (champignon, cochenille) servant d'intermédiaire dans la relation fourmis-myrmécophytes ? L'utilisation des techniques d'isotopie pourrait permettre de mieux comprendre les relations trophiques entre les plantes et leurs divers partenaires. Comme nous l'avons suggéré auparavant, existe-t'il une réciprocité entre la croissance des domaties et l'exclusion des herbivores ? Enfin, la structure des réseaux d'interaction telle que nous l'avons décrite est-elle généralisable à une échelle géographique plus importante? La diversité des myrmécophytes et des fourmis hôte est assez faible en Guyane française comparée, par exemple, à celle rencontrer dans la région de Manaus, au Brésil. Le protocole que nous avons établit lors du projet 2ID est maintenant tout à fait performant et répétable. Une extension du projet sur une plus grande répartition géographique en Amérique du Sud et centrale est envisagée. L'effort fait pour la mise au point de marqueurs servant au bar coding sera aussi utile dans ce projet. Pour finir, le rôle des plantes (ex *Cecropia*) dans la spéciation des fourmis hôtes (ex: *Azteca*) est une question fondamentale qui mériterait d'être abordée.

On le voit les questions sont nombreuses. Certaines resteront surement sans réponse. Toutefois, si l'on veut mieux comprendre l'évolution de la coopération au sens large et les mécanismes limitant la tricherie, il sera nécessaire de les aborder dans le futur, dans le cadre de collaborations nationales et internationales, permettant d'unir les compétences (sans tricher!).

5. Références

Adams E & Tschinkel W 2001. Mechanisms of population regulation in the fire ant *Solenopsis invicta*: an experimental study. *J Anim Ecol* **70**, 355-369.

Andersen A 1988. Dispersal distance as a benefit of myrmecochory. *Oecologia*, **75**, 507-511.

Archetti M, Ubeda F, Fudenberg D, Green J, Pearce N & Yu D 2011. Let the right one in: A Microeconomic approach to partner choice in mutualisms. *Am Nat* **177**, in press.

Aron S, Passera L & Keller L 1999. Evolution of social parasitism in ants: size of sexuals, sex ratio and mechanisms of caste determination. *Proc R Soc B* **266**, 173-177.

Auld T & Denham A 1999. The role of ants and mammals in dispersal and post-dispersal seed predation of the shrubs Grevillea (Proteaceae). *Plant Ecol* **144**, 201-213.

Axelrod R & Hamilton W 1981. The evolution of cooperation. *Science* **211**, 1390-1396.

Bascompte J, Jordano P & Olesen J 2006. Asymetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* **312**, 431-433.

Beattie AJ & Culver D 1982. Inhumation: how ants and other invertebrates help seeds. *Nature* **297**, 627.

Beattie AJ & Culver D 1983. The nest chemistry of two seed-dispersing ant species. *Oecologia* **56**, 99-103.

Beattie AJ & Culver D 1977. Effects of the mound nests of the ant, *Formica obscuripes*, on the surrounding vegetation. *Am Mid Nat* **97**, 390-399.

Beattie AJ 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms.* Cambridge University Press.

Bond WJ & Slingsby P 1983. Seed dispersal by ants in shrublands of the Cape Province and its evolutionary implications. *Sth Afric J Sc* **79**, 231-233.

Boulay R, Cerdá X, Simon T, Roldan M & Hefetz A 2007. Intraspecific competition in the ant *Camponotus cruentatus*: should we expect the 'dear enemy' effect? *Anim Behav* **74**, 985-993.

Boulay R, Galarza J, Cheron B, Hefetz A, Lenoir A, van Oudenhove L & Cerda X 2010. Intraspecific competition affects population size and resource allocation in an ant dispersing by colony fission. *Ecology* **91**, 3312-3321.

Boulay R, Hefetz A, Soroker V & Lenoir A 2000. *Camponotus fellah* colony integration: worker individuality necessitates frequent hydrocarbon exchanges. *Anim Behav* **59**, 1127-1133.

Boulay R, Katzav-Gozansky T, Vander Mee, R & Hefetz A 2003. Colony insularity through queen control on worker social motivation in ants. *Proc R Soc B* **270**, 971-977.

Boulay R, Soroker V, Godzinska E, Hefetz A & Lenoir A 2000. Octopamine reverses the isolation-induced increase in trophallaxis in the carpenter ant *Camponotus fellah*. *J Exp Biol* **203**, 513-520.

Bourke AFG & Ratnieks FLW 1999. Kin conflict over caste determination in social Hymenoptera. *Behav Ecol Sociobiol* **46**, 287-297.

Boyd R 1996. Ant-mediated seed dispersal of the rare chaparral shrub *Fremotodendron decumbens* (Sterculiaceae). *Madroño* **43**, 299-315.

Boyd R 2001. Ecological benefits of myrmecochory for the endangered chaparral shrub Fremontodendron decumbens (Sterculiaceae). *Am J Bot* **88**, 234-241.

Brew CR, O'Dowd DJ & Rae ID 1989. Seed dispersal by ants: behaviour-releasing compounds in elaiosomes. *Oecologia* **80**, 490-497.

Bull JJ & Rice WR 1991. Distinguishing mechanisms for the evolution of co-operation. *J Theor Biol* **149**, 63-74.

Bulmer M 1983. Sex-Ratio Theory In Social Insects With Swarming. *J Theor Biol* **100**, 329-339.

Cerdá X, Angulo E, Boulay R & Lenoir A 2009. Individual and collective foraging decisions: a field study of worker recruitment in the gypsy ant *Aphaenogaster senilis*. *Behav Ecol Sociobiol* **63**, 551-562.

Chéron B, Doums C, Federici P & Monnin T 2009. Queen replacement in the monogynous ant *Aphaenogaster senilis*: supernumerary queens as life insurance. *Anim Behav* **78**: 1317-1325.

Clark A 1978. Sex-ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science*, **201**, 163-165.

Craig R 1980. Sex investment ratios in social Hymenoptera. *Am Nat* **116**, 311-323.

Crozier RH & Pamilo P 1996. *Evolution of social insect colonies: sex allocation and kin selection.* Oxford University Press.

Culver D & Beattie AJ 1978. Myrmecochory in Viola: Dynamics of Seed-Ant Interactions in Some West Virginia Species. *J Ecol* **66**, 53-72.

Darwin C. 1859. *The Origin of Species.* Gramercy.

Dawkins R. 1976. *The Selfish Gene.* 2 edn. Oxford University Press, USA.

Defossez E, Selosse M, Dubois M, Mondolot L, Faccio A, Djieto-Lordon C, McKey D & Blatrix R. 2009. Ant-plants and fungi: a new threeway symbiosis. *New Phytol* **182**, 942-949.

Dejean A, Solano PJ, Ayroles J, Corbara B & Orivel J 2005. Insect behaviour arboreal ants build traps to capture prey. *Nature* **434**, 973.

Elrich P & Raven P 1964. Butterflies and plants: a study in Coevolution. *Evolution*, **18**, 586-608.

Endler A, Liebig J & Hölldobler B 2006. Queen fertility, egg marking and colony size in the ant *Camponotus floridanus*. *Behav Ecol Sociobiol* **59**, 490-499.

Endler A, Liebig J, Schmitt T, Parker J, Jones G, Schreier P & Hölldobler B 2004. Surface hydrocarbons of queen eggs regulate worker reproduction in a social insect. *Proc Natl Acad Sc USA* **101**, 2945-2950.

Fedriani JM & Boulay R 2006. Foraging by fearful frugivores: combined effect of fruit ripening and predation risk. *Funct Ecol* **20**, 1070-1079.

Fischer R, Richter A, Wanek W, Mayer V. 2002. Plants feed ants: food bodies of myrmecophytic

Piper and their significance for the interaction with *Pheidole bicornis* ants. *Oecologia* **133**, 186-192.

Fonseca CR & Ganade G 1996. Asymmetries, compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *J Anim Ecol* **65**, 339-347.

Foster KR & Wenseleers T 2006. A general model for the evolution of mutualisms. *J Evol Biol* **19**, 1283-1293.

Galarza J, Boulay R, Cerdá X, Doums C, Federici P, Magalon H, Monnin T & Rico C 2009. Development of single sequence repeat markers for the ant *Aphaenogaster senilis* and cross-species amplification in *A. iberica*, *A. gibbosa, A. subterranea* and *Messor maroccanus*. *Conserv Genet* **10**, 519-521.

Garrido J, Rey P, Cerdá X & Herrera C 2002. Geographical variation in diaspore traits of an ant-dispersed plant (*Helleborus foetidus*): are ant community composition and diaspore traits correlated? *J Ecol* **90**, 446-455.

Gaume L, McKey D & Terrin S 1998. Ant-plant-homopteran mutualism: how the third partner affects the interaction between a plant-specialist ant and its myrmecophyte host. *Proc R Soc B* **265**, 569-575.

Gaume L & McKey D 1998. Protection against herbivores of the myrmecophyte *Leonardoxa africana* (Baill.) Aubrèv. T3 by its principal ant inhabitant *Aphomomyrmex afer* Emery. *C R Acad Sc - Series III* **321**, 593-601.

Gause G 1934. *The struggle for existence.* Baltimore: Williams & Wilkins.

Giladi I 2006. Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory *Oikos* **112**, 481-492.

Gomez C & Espadaler X 1998. Myrmecochorous dispersal distances: a world survey. *J Biogeogr* **25**, 573-580.

Gove A, Majer J & Dunn R 2007. A keystone ant species promotes seed dispersal in a “diffuse” mutualism. *Oecologia* **153**, 687-697.

Guimarães PR, Rico-Gray V, Furtado dos Reis S & Thompson JN 2006. Asymmetries in specialization in ant–plant mutualistic networks. *Proc R Soc B* **273**, 2041 -2047.

Hamilton WD 1964. Genetical evolution of social behaviour. *J Theor Biol* **7**, 1-52.

Hamilton WD 1975. Gamblers since life began: barnacles, aphids, elms. *Quart Rev Biol* **50**, 175.

Heinken T 2004. Migration of an annual myrmecochore: a four year experiment with *Melampyrum pratense* L. *Plant Ecol*, **170**, 55-72.

Herrera CM & Pellmyr O 2002. *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach.* 1st edn. Wiley-Blackwell.

Holman L, Jorgensen C, Nielsen J & d'Ettorre P 2010. Identification of an ant queen pheromone regulating worker sterility. *Proc R Soc B* **277**, 3793-3800.

Ichinose K, Boulay R, Cerdá X & Lenoir A 2009. Influence of queen and diet on nestmate recognition and cuticular hydrocarbon differentiation in a fission-dispersing ant, *Aphaenogaster senilis. Zool Sc* **26**, 681-685.

Itino T, Itioka T, Hatada A & Hamid A 2001. Effects of food rewards offered by ant-plant *Macaranga* on the colony size of ants. *Ecol Res* **16**, 775-786.

Jaisson P 1993. *La fourmi et le sociobiologiste.* Odile Jacob.

Janzen DH 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* **20**, 249-275.

Kalisz S, Hanzawa FM, Tonsor SJ, Thiede DA, & Voigt S 1999. Ant-mediated seed dispersal alters pattern of relatedness in a population of *Trillium grandifolium. Ecology* **80**, 2620-2634.

Katzav-Gozansky T, Boulay R, Ionescu-Hirsh A & Hefetz A 2008. Nest volatiles as modulators of nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah*. *J Insect Physiol* **54**, 378-385.

Katzav-Gozansky T, Boulay R, Soroker V & Hefetz A 2004. Queen-signal modulation of worker pheromonal composition in honeybees. *Proc Roy Soc B* **271**, 2065-2069.

Katzav-Gozansky T, Boulay R, Soroker V & Hefetz A 2006. Queen pheromones affecting the production of queen-like secretion in workers. *J Comp Physiol* **192**, 737-742.

Katzav-Gozansky T, Boulay R, Vander Meer R & Hefetz A 2004. In-nest environment modulates nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah*. *Naturwissenschaften*, **91**, 186-190.

Le Conte Y & Hefetz A 2008. Primer pheromones in social Hymenoptera. *Ann Rev Entomol* **53**, 523-542.

Lehmann L & Keller L 2006. The evolution of cooperation and altruism – a general framework and a classification of models. *J Evol Biol* **19**, 1365-1376.

Leigh EGJ 2010. The evolution of mutualism. *J Evol Biol* **23**, 2507-2528.

MacArthur R & Levins R 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am Nat* **101**, 377-385.

Macevicz S 1979. Some Consequences of Fishers Sex-Ratio Principle foe social Hymenoptera That Reproduce By Colony Fission. *Am Nat* **113**, 363-371.

Majerus M, Amos W & Hurst G 1996. *Evolution: The Four Billion Year War.* Longman Publishing Group.

Manzaneda A, Fedriani J & Rey P 2005. Adaptive advantages of myrmecochory: the predator-avoidance hypothesis tested over a wide geographic range. *Ecography* **28**, 583-592.

Molet M, Van Baalen M & Peeters C 2008. Shift in colonial reproductive strategy associated with a tropical-temperate gradient in *Rhytidoponera* ants. *Am Nat* **172**, 75-87.

Ness JH, Morin DF & Giladi I 2009. Uncommon specialization in a mutualism between a temperate herbaceous plant guild and an ant: are *Aphaenogaster* ants keystone mutualists? *Oikos* **118**, 1793-1804.

Noë R & Hammerstein P 1994. Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **35**, 1-11.

Noë R & Hammerstein P 1995. Biological markets. *Tr Ecol Evol* **10**, 336-339.

Ohkawara K, Ohara M & Higashi S 1997. The evolution of ant-dispersal in a spring-ephemeral Corydalis ambigua (Papaveraceae): Timing of seed-fall and effects of ants and ground beetles. *Ecography* **20**, 217-223.

Peeters C & Ito F 2001. Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social Hymenoptera. *Ann Rev Entomol* **46**, 601-630.

Pfeiffer M, Huttenlocher H & Ayasse M 2010. Myrmecochorous plants use chemical mimicry to cheat seed-dispersing ants. *Funct Ecol* **24**, 545-555.

Pontin A. 1982. *Competition and Coexistence of Species.* London: Pitman.

Queller DC 2000. Relatedness and the fraternal major transitions. *Phil Trans Roy Soc B:* **355**, 1647-1655.

Ratnieks F, Foster K & Wenseleers T 2006. Conflict resolution in insect societies. *Ann Rev Entomol* **51**, 581-608.

Ratnieks F & Wenseleers T 2008. Altruism in insect societies and beyond: voluntary or enforced? *Tr Ecol Evol* **23**, 45-52.

Ribeiro M, Wenseleer, T, Santo, P & Alves D 2006. Miniature queens in stingless bees: basic facts and evolutionary hypotheses. *Apidologie* **37**, 191-206.

Rico-Gray, V., & Oliveira, P. S. 2007. *The ecology and evolution of ant-plant interactions.* University of Chicago Press.

Rosenheim J, Nonacs P & Mangel M 1996. Sex ratios and multifaceted parental investment. *Am Nat* **148**, 501-535.

Ruhren S & Dudash M 1996. Consequences of the timing of seed release of *Erythronium*

americanum (Liliaceae), a deciduous forest myrmecochore. *Am J Bot*, **83**, 633-640.

Sachs J, Mueller U, Wilcox T & Bull J 2004. The evolution of cooperation. *Quart Rev Biol*, **79**, 135-160.

Seeley TD 1996. *The Wisdom of the Hive: The Social Physiology of Honey Bee Colonies.* Harvard University Press.

Sernander R 1906. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. *K Sven Vetensk Akad Handl* **41**, 1-410.

Servigne P & Detrain C 2010. Opening myrmecochory's black box: what happens inside the ant nest? *Ecol Res* **25**, 663-672.

Tinaut A 1993 *Cataglyphis floricola* nov. sp. new species for the genus *Cataglyphis* Förster, 1850 (Hymenoptera, Formicidae) in the Iberian Peninsula. *Mitt Schweiz Entomol Ges* 66: 123–134.

Thompson JN 1994. *The Coevolutionary Process.* 1er edn. University Of Chicago Press.

Trivers R 1971. Evolution of reciprocal altruism. *Q Rev Biol* **46**, 35-57.

Trivers R & Hare H 1975. Haplodiploidy and the evolution of social insects. *Science* **191**, 249-263.

Turillazzi S, Dapporto L, Pansolli C, Boulay R, Dani F, Moneti G & Pieraccini G 2006. Habitually used hibernation sites of paper wasps are marked with venom and cuticular peptides. *Cur Biol* **16**, R530-R531.

Wenseleers T, Hart A & Ratnieks F 2004. When resistance is useless: Policing and the evolution of reproductive acquiescence in insect societies. *Am Nat* **164**, E154-E167.

Wenseleers T & Ratnieks F 2004. Tragedy of the commons in *Melipona* bees. *Proc R Soc B* **271**, S310-S312.

Wenseleers T & Ratnieks F 2006. Enforced altruism in insect societies. *Nature* **444**, 50-50.

Wenseleers T, Ratnieks F & Billen J 2003. Caste fate conflict in swarm-founding social

Hymenoptera: an inclusive fitness analysis. *J Evol Biol* **16**, 647-658.

West SA, Griffin AS & Gardner A 2007. Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *J Evol Biol* **20**, 415-432.

Whitney K 2002. Dispersal for distance? *Acacia ligulata* seeds and meat ants *Iridomyrmex viridiaeneus*. *Aust Ecol* **27**, 589-595.

Williams GC 1966. *Adaptation and Natural Selection.* Princeton University Press.

Wynne-Edwards V 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior.* New York: Hafner Publishing Company.

Yu DW 2001. Parasites of mutualisms. *Biol J Linn Soc* **72**, 529–546.

Yu DW, & Pierce, NE 1998. A castration parasite of an ant-plant mutualism. *Proc R Soc B* **265**, 375.

6. ANNEXES

Résumé

La coopération est un des phénomène les plus importants en biologie et qui concerne les interactions aussi bien intra-spécifiques (exemple: altruisme) qu'inter-spécifiques (exemple: mutualismes. La coopération est aussi un phénomène en permanence soumis à de possibles tricherie par des partenaires prélevant des bénéfices sans procurer de service en retour Au cours des 10 dernières années, j'ai développé des travaux visant à étudier les mécanismes permettant de limiter la tricherie dans les interactions intra-coloniales chez les fourmis (conflit adultes-larves pour le développement des castes) ainsi que dans les interactions inter-spécifiques entre les fourmis et les plantes (mutualismes de protection et dispersion des graines).