

LE SYNDROME DE POLYDOMIE CHEZ *CATAULACUS MCKEYI*,
UNE FOURMI A PLANTE

G. Debout^{1,2}, **B. Schatz**¹, **E. Provost**³, **M. Renucci**³, **A. Tirard**³, **D. McKey**^{1,2}

¹ CEFÉ-CNRS, 1919, route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

² ISE-M, Université Montpellier II, CC 065, 34095 Montpellier cedex 05, France.

³ CNRS-Laboratoire de Neurobiologie, 13402 Marseille cedex 20 – IMEP-Faculté des Sciences de St-Jérôme, BP 451, 13397 Marseille Cedex 20, France.

RESUME

La Caesalpinioïdée *Leonardoxa africana africana*, répartie dans la forêt atlantique littorale du Cameroun, est spécifiquement associée aux fourmis *Petalomyrmex phylax* et *Cataulacus mckeyi*. Le fonctionnement écologique de ce système est bien connu à l'échelle locale : la relation mutualiste *P. phylax* – *L. a. africana* est souvent parasitée par *C. mckeyi*. La relation mutualiste correspond à une « offre » de nourriture et de sites de nidification pour les fourmis *P. phylax*, qui protègent efficacement le feuillage contre les herbivores. *Cataulacus mckeyi*, elle, profite de la plante sans exprimer les comportements de protection. Même si une grande variabilité s'exprime dans la majorité des traits biologiques de cette espèce, il semble que la stratégie de nidification de *C. mckeyi* soit caractérisée par de la *polydomie facultative*. Cette particularité lui conférerait un avantage à la colonisation à courte distance. Une colonie peut ainsi occuper plusieurs arbres voisins, et les coloniser par « bourgeonnement » ; à l'inverse de *P. phylax* chez qui l'occupation d'un nouvel arbre semble toujours impliquer une fondation indépendante. Une approche pluridisciplinaire tenant compte du répertoire comportemental, de la structure sociale, de la génétique et de l'identité chimique nous a permis de définir sans ambiguïté les limites des différentes colonies. Nous discutons des implications de ce type de polydomie sur l'allocation des ressources dans le maintien de la colonie (production en ouvrières), ainsi que dans son développement (stratégie reproductive avec un biais vers l'un des sexes). Nous présentons aussi quelques unes des conclusions issues d'une revue bibliographique effectuée sur les caractéristiques des fourmis polydomes.

INTRODUCTION

Chez les abeilles et les guêpes sociales, chaque colonie est constituée d'un nid unique. A l'inverse, une colonie de fourmis peut occuper un seul site de nidification – monodomie – ou plusieurs sites séparés spatialement mais toujours socialement connectés – polydomie (Holldöbler & Wilson 1977, 1990). Une colonie peut donc être définie comme un groupe d'ouvrières apparentées génétiquement et des individus reproducteurs associés, le ou les nids étant les "structures" qui abritent cette colonie. La fréquence de la polydomie chez les fourmis est peut être liée à l'absence d'ailes chez les ouvrières, ce qui facilite ainsi les connections entre les différentes unités discrètes de la colonie. Malheureusement, beaucoup de confusions demeurent sur le sens exact des mots « nid », « polydomie » et « polycalie », et les problèmes de terminologie sont souvent sources d'erreurs.

Pourtant, l'identification correcte des limites d'une colonie est un pré-requis indispensable pour toutes les études empiriques de biologie et d'évolution chez les fourmis, sur des thèmes tels que la sélection de parentèle, l'allocation au sexe et les niveaux de sélection. En ce qui concerne plus particulièrement l'allocation des ressources, la colonie est l'unité de base sur laquelle sont basées toutes les théories. La présence de sous-groupes spatialement discrets au sein d'une colonie génétiquement plus ou moins homogène est d'un grand intérêt car ils permettent d'isoler les effets du conflit reine-ouvrières sur l'allocation des ressources des possibles autres facteurs confondants. Evidemment, la polydomie crée de la complexité, et il est intéressant de voir si ce nouveau niveau d'organisation affecte la façon dont la sélection naturelle agit sur les traits liés à la socialité. Enfin, il est à noter que le succès écologique est fréquent parmi les espèces polydomes.

MATERIEL ET METHODES

« Le système *Leonardoxa* » comme modèle biologique

Les 4 sous-espèces de *Leonardoxa africana* (Césalpinioïdée africaine de sous-bois) se distribuent à l'intérieur du massif forestier littoral du Golfe de Guinée de manière strictement discontinue. La variation géographique des traits biologiques (fixés ou encore variables à l'intérieur des sous-espèces) du complexe *L. africana* concerne surtout des caractères liés à l'interaction avec les fourmis. Les sous-espèces myrmécophytes de ce genre monotypique possèdent deux caractères d'importance pour les fourmis : (i) des domaties (parties renflées et creuses), dans lesquelles des fourmis symbiotiques, spécifiques et mutualistes nidifient ; (ii) des nectaires extrafloraux, qui sont leur source de nourriture principale, voire unique. En retour, les fourmis protègent plus ou moins efficacement les jeunes feuilles de la plante contre les herbivores ; ces jeunes feuilles ne présentant pas de défenses mécaniques.

La sous-espèce *L. a. africana*, répartie dans la forêt atlantique littorale du Cameroun, est spécifiquement associée aux fourmis *Petalomyrmex phylax* et *Cataulacus mckeyi*. Les principales caractéristiques de ce système sont : (a) *L. a. africana* est une plante répartie en patchs bien circonscrits, (b) les deux espèces de fourmis sont spécifiquement inféodées à cette plante, (c) chaque arbre abrite un nid d'une seule des deux espèces de fourmis, (d) *P. phylax* occupe en moyenne 75% des arbres d'une population ; la fréquence d'occupation de *C. mckeyi* varie de 0 à 30%. Le fonctionnement écologique original du système est bien connu à l'échelle locale : comme la présence de *C. mckeyi* qui exclut le mutualiste des sites potentiels de nidification, et par là même diminue la protection apportée à la plante, cette espèce est décrite comme un parasite de la relation mutualiste *P. phylax* – *L. a. africana*. La conclusion centrale des premiers travaux est que la nature de la relation de chaque espèce avec la plante est fortement conditionnée par la stratégie d'histoire de vie de la fourmi : la relation mutualiste de *P. phylax* correspond à une stratégie d'utilisation pérenne de l'espace, la relation parasite de *C. mckeyi* correspond à une stratégie plus dispersive.

Expériences réalisées

A Boundé (sud Cameroun), tous les nids ont été cartographiés dans un quadrat de 2500m² (50m x 50m) situé au milieu d'une des deux principales populations étudiées de *L. a. africana*, et où la fréquence d'occupation de *C. mckeyi* est importante, et. L'agrégation a été estimée en calculant les distances au plus proche voisin de chaque nid, et en comparant les moyennes avec des valeurs théoriques obtenues par simulation (1000 simulations Monte-Carlo; programme fourni par S. Benhamou, CEFÉ). Les nids dans un état *i* sont agrégés si et seulement si la distance moyenne observée entre 2 nids *i* (MOS) est plus petite ET la distance moyenne entre un nid *i* et un nid non-*i* (MOA) est plus grande que les distances théoriques (les distances théoriques correspondent à une dispersion aléatoire des nids).

Le degré de fermeture sociale des nids a été évalué grâce à des expériences de transplantations d'ouvrières suivant un protocole standardisé : (i) 124 expériences croisées sur 38 nids ont été réalisées (plus les témoins): ont été notés la distance entre l'arbre donneur et l'arbre receveur, et le destin de la transplantée à l'issue de l'expérience (acceptation, rejet, comportement ambigu). (ii) 19 % des comportements n'ont pas pu être précisés, mais ne caractérisent aucun groupe de nids. L'observation de comportements d'acceptation très discriminants a permis de distinguer 6 colonies « supposées » polydômes (composées de 2 à 5 nids) sur un total de 25 colonies. La structure sociale de 5 colonies polydômes (soit 14 nids), et de 27 colonies monodômes (comme témoin) a été déterminée par comptage de l'ensemble des individus des différentes castes.

Une banque microsatellite a été mise au point pour l'espèce *C. mckeyi* et 11 locus ont été retenus pour leur polymorphisme (Debout *et coll.*, sous presse). Pour l'étude de l'appareillage entre nids, les 5 loci les plus polymorphes ont été considérés (de 4 à 16 allèles). Pour chaque nid, 10 ouvrières prises au hasard ainsi que la reine (quand elle existe) ont été typées pour ces locus. Ce typage permettra de vérifier l'identité génétique de chaque

colonie, évaluer les variations d'apparementement entre ouvrières des nids d'une colonie polydome, et détecter l'existence éventuelle de polyandrie.

Enfin, en collaboration avec l'Université de Marseille, une analyse en chromatographie en phase gazeuse est en cours afin de caractériser les profils cuticulaires d'ouvrières. Les données concerneront les nids de 3 colonies polydomes ainsi que 7 colonies monodomes. Nous pourrions ainsi tester l'existence d'une « odeur coloniale » et comparer l'homogénéité cuticulaire entre ouvrières entre colonies mono- et polydomes.

RESULTATS

Nous montrons tout d'abord que : (i) les nids vides ne sont pas agrégés ($z_{MOS} = 2,6$; $P < 0,05$ / $z_{MOA} = 1,6$; NS), (ii) les nids de *P. phylax* ne sont pas agrégés ($z_{MOS} = 0,4$; NS / $z_{MOA} = 3,2$; $P < 0,05$), et (iii) la MOS et la MOA des nids de *C. mckeyi* sont respectivement plus petite ($z_{MOS} = 2,7$; $P < 0,05$) et plus grande ($z_{MOA} = 5,0$; $P < 0,05$) qu'attendu. Nous en déduisons que les nids de *C. mckeyi* ont une distribution agrégée au sein d'un patch de *L. a. africana*. Un effet important de la distance sur la fermeture coloniale est mis en évidence (test exact de Fisher bilatéral $P < 0,001$) : tous les nids distants de moins de 1m présentent des comportements d'acceptation des ouvrières issues de nids différents, alors que quand la distance entre les nids dépasse 6m, ce comportement n'est plus observé. L'observation de comportements d'acceptation très discriminants a permis de repérer 5 colonies polydomes (composées de 2 à 5 nids) sur un total de 25 nids analysés pour les comportements.

Aucune différence significative n'a pu être mise en évidence par une analyse de l'allocation des ressources à l'échelle des colonies. Elles ont toutes une stratégie d'allocation des ressources biaisée vers la croissance de la colonie : l'investissement dans les ouvrières par rapport à l'investissement total est supérieur à 0,7 pour 93% des colonies. De plus, la sexe ratio d'investissement est très variable (de 0 à 1!), mais aucun effet de la 'domie' sur la distribution des sexe ratios n'a été trouvé (test exact de Fisher bilatéral $P > 0,1$). Les colonies ne produisant que des mâles (42% des colonies) biaisent la sexe ratio de la population vers les mâles (SRpop = 0,55). A l'échelle des nids, la proportion de nids n'investissant que dans un sexe est équivalente quelque soit la 'domie' (test exact de Fisher bilatéral $P > 0,1$). Nous notons aussi une abondance de nids sans reine au sein des colonies polydomes, suggérant que la monogynie caractéristique de l'espèce est conservée dans ces colonies.

Les premiers résultats des analyses génétiques sont concluants et semblent effectivement révéler une forte différenciation entre colonies et une bonne homogénéité intra-colonie. Les conclusions liées aux analyses génétiques et chimiques seront plus précises lors du colloque de septembre 2002.

CONCLUSION

Chez *C. mckeyi*, une grande variabilité s'exprime dans la taille et les patterns d'agrégation des colonies, dans l'allocation des ressources énergétiques entre ouvrières et sexués, ainsi que dans la nature plus ou moins parasite de l'interaction. Nous avons montré qu'un autre trait d'importance est variable chez cette espèce : la capacité à former des colonies polydomes. Toutes les colonies de cette espèce sont monogynes : la polydomie ne serait donc pas liée à une polygynie facultative. Aucun syndrome propre aux colonies polydomes n'est mis en évidence alors que l'espèce dans son ensemble tend à exprimer des traits proches du syndrome de polydomie. Deux explications semblent possibles: (1) la polydomie chez *C. mckeyi* est un phénomène courant et très labile (liée à la stratégie d'approvisionnement?); (2) les traits observés sont dus à d'autres phénomènes (polyandrie?).

Le syndrome de polydomie chez les fourmis

Les avancées récentes dans nos connaissances de la biologie des fourmis rendent nécessaire l'établissement d'une nouvelle définition, claire et sans ambiguïté de ce qu'est une structure polydome. Dans une revue à paraître (Debout *et coll.*, en prép.), nous avons recensé tous les cas connus et définis comme tels de polydomie chez les fourmis, pour essayer d'abord de redéfinir les différents niveaux de la polydomie, puis de caractériser ce syndrome en recherchant un ensemble de traits d'histoire de vie toujours associés à cette structure des colonies.

En prenant comme définitions communes qu'une colonie est un groupe d'ouvrières apparentées et un ou plusieurs individus reproducteurs, et que le nid est la structure spatiale qui abrite la colonie, nous définissons une colonie comme polydome si et seulement si les individus (ouvrières et couvain) sont présents dans tous les nids et continuellement échangés entre eux, et si ces nids fonctionnent comme une seule unité sociale. Cette définition précise, et très largement acceptée, diffère de celle de la polycalie où tous les nids contiennent au moins une femelle pondreuse, des ouvrières et du couvain (Forel, 1874). Valable généralement pour les colonies de *Formica* sp., cette définition excluait les espèces monogynes étudiées sur la structure complexe des colonies.

D'après notre étude, le syndrome de la polydomie est caractérisé par plusieurs traits spécifiques comme: (a) une distribution spatiale agrégée des nids, (b) une fermeture coloniale très marquée et une agressivité intracoloniaire très faible, (c) un sexe ratio de la colonie généralement biaisé vers les mâles, (d) un apparentement génétique fort entre individus de nids de la même colonie, (e) un profil cuticulaire « commun » à tous les individus de la colonie. De manière générale, nous mettons en évidence une tendance au budding, l'absence de corrélation entre polygynie et polydomie, l'existence d'une polydomie plutôt saisonnière chez les fourmis tempérées (Alloway et coll., 1982 ; Herbers, 1987, 1989) et plutôt continue chez les espèces tropicales. Enfin, nous montrons également que beaucoup d'espèces arboricoles sont polydomes, cet aspect ayant souvent été négligé (sans doute parce qu'il nécessite une analyse en 3D de la structure des nids). Cette étude bibliographique révèle un besoin important en études empiriques claires et en prédictions théoriques testables, afin de comprendre les causes et les conséquences de la polydomie chez les fourmis. Les espèces chez lesquelles la polydomie est un trait variable entre et au sein des populations sont des espèces censées être des modèles d'étude prometteurs pour décortiquer les pressions de sélection qui agissent sur ce trait et sur les traits associés. C'est dans cette optique que nous travaillons sur l'espèce *C. mckeyi*, fourmi à plante associée à la légumineuse *L. a. africana*.

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont été financés par l'Institut Français de la Biodiversité (IFB). Nous remercions le Ministère camerounais de la Recherche, des Sciences et des Techniques pour avoir permis cette recherche, les laboratoires de l'INRA-CBGP et du CNRS-CEFE (Montpellier) pour avoir accueilli nos travaux moléculaires, et l'équipe du Laboratoire de Neurobiologie et de l'Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (Marseille) pour avoir mené à bien les analyses chimiques sur les composés cuticulaires des fourmis.

REFERENCES

- Alloway T M., Bushinger A, Talbot M, Stuart R J, Thomas C. 1982. Polygyny and polydomy in three north American species of the ant genus *Leptothorax* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 89: 249-274.
- Debout G., Dalecky A., Mondor G., Estoup A. & Rasplus J.-Y. 2002. Isolation and characterisation of polymorphic microsatellites in the tropical plant-ant *Cataulacus mckeyi* (Formicidae: Myrmicinae). *Mol. Ecol. Notes*, sous presse.

- Debout G. & McKey D. 2002. Polydomy in *Cataulacus mckeyi* and social implications. En prép.
- Debout G., Schatz B., Elias M. & McKey D. 2002. Polydomy in ants, a review. En prép.
- Forel A. 1874. *Les fourmis de la Suisse*. Société Hevétique des Sciences Naturelles & Académie Française des Sciences. 452 pp.
- Herbers J M. 1987. Population structure in *Leptothorax longispinosus*. In: *Chemistry and Biology of Social Insects*, Anonymous München: pp. 35-36.
- Herbers J M. 1989. Community structure in north temperate ants: temporal and spatial variation. *Oecologia* 81: 201-211.
- Hölldobler B, Wilson E O. 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64: 8-15.
- Hölldobler B, Wilson E O. 1990. *The ants*, Belknap Press - Harvard Univ. Press.