

Structure génétique des sociétés et systèmes d'accouplement chez la fourmi *Cataglyphis viatica* (Fabricius 1787)

Colony genetic structure and breeding system in the ant Cataglyphis viatica (Fabricius 1787)

Serge ARON*, Hugo DARRAS, Pierre-André EYER, Laurianne LENIAUD
& Morgan PEARCY

Université Libre de Bruxelles, Département de Biologie des Organismes, Service Evolution Biologique & Ecologie - CP 160/12, avenue Franklin D. Roosevelt 50, Bruxelles 1050, Belgique. *(saron@ulb.ac.be).

Résumé. Les fourmis du genre *Cataglyphis* présentent une remarquable diversité de stratégies reproductrices et de structures sociales. Le nombre de reines par société, leur nombre d'accouplements, ou encore la capacité des reines et des ouvrières à se reproduire par parthénogenèse varie considérablement selon les espèces. A l'aide de marqueurs microsatellites, nous avons analysé l'organisation socio-génétique de la fourmi *Cataglyphis viatica*, une espèce répandue dans les zones arides du Maroc. Nos résultats montrent que l'accouplement est aléatoire, que les sociétés ne présentent qu'une unique reine et que ces dernières sont polyandres. Les ouvrières orphelines pondent des œufs mâles par parthénogenèse arrhénotoque, mais également des œufs femelles par parthénogenèse thélytoque. Par contre, les reines de *C. viatica* ne se clonent pas pour produire des femelles sexuées. Ces résultats sont comparés avec ceux précédemment obtenus chez d'autres espèces de *Cataglyphis* du Maroc.

Mots-clés : Stratégies de reproduction, structure sociale, polyandrie, parthénogenèse, microsatellites, *Cataglyphis*, Maroc

Abstract. Desert ants of the genus *Cataglyphis* show a remarkable diversity in their reproductive strategies and social structure. Colonies can be headed by one or several reproductive queens, queens are singly or multiply mated, and workers and/or queens may have the ability to reproduce asexually through parthenogenesis. With the help of highly polymorphic microsatellites markers, we investigated the social structure and mating system in the ant *C. viatica*, a species widespread in arid areas of Morocco. Our results show that mating proceeds at random in the study population, and that each colony is headed by a single, multiple mated queen. Workers from queenless colonies lay both arrhenotokous-haploid eggs and thelytokous-diploid eggs. Conversely, no evidence for parthenogenetic reproduction by queens was found. Our results are compared to those previously reported for other *Cataglyphis* ants from Morocco.

Keywords : Reproductive strategies, genetic structure, polyandry, parthenogenesis, microsatellites, *Cataglyphis*, Morocco.

Abridged English version

Desert ants of the genus *Cataglyphis* represent one of the most characteristic Insects in arid lands and deserts of the Old World, from Spain to Mongolia. These ants have long been the focus of many behavioral and ecological studies. Recently, population genetic analyses revealed an amazing array of breeding systems and reproductive strategies. First, species show a wide diversity of social structure whereby colonies may be headed by a single (monogyny) or by several reproductive queens (polygyny). This social polymorphism is usually associated with profound changes in life-history strategies and dispersal behavior. Monogyny is typically associated with long-range nuptial flights and independent colony founding (without the help of workers). In contrast, under polygyny mating occurs inside or in the vicinity of the natal nest, and colony reproduction proceeds by budding. Yet, in some *Cataglyphis* monogyny is associated with budding. Second, *Cataglyphis* ants exhibit a broad range of queen mating frequency, from obligate monandry to obligate polyandry. In some species, queens can mate with up to 14 different males, one of the highest levels of polyandry reported in ants. Finally, and most remarkably, queens of several species use alternative modes of reproduction for the

production of the queen and worker castes: new queens are produced asexually by thelytokous parthenogenesis and are diploids, nearly-clones of their mother, while workers are produced by normal sexual reproduction.

We performed a detailed analysis of the breeding system and population genetic structure of the desert ant *Cataglyphis viatica*, a species widespread in arid areas of Morocco. Eight nests were completely excavated in the Taza National Park in North-Central Morocco. Using highly polymorphic microsatellites markers, we determined the population structure, colony queen number and queen mating frequency. In addition, we investigated the possibility that queens selectively use asexual and sexual reproduction for the production of reproductive and sterile castes, respectively. We also tested the ability for workers to reproduce by either arrhenotokous or thelytokous parthenogenesis in orphaned colonies.

Population structure analyses reveal that colonies are genetically well differentiated and that mating occurs randomly in the study population. Each colony is headed by a single reproductive queen mated with 3 to 9 males (mean \pm SD = 5.5 ± 0.78). The mean within-colony genetic

relatedness among worker nestmates is 0.46. Workers from orphaned colonies lay both arrhenotokous-haploid eggs and thelytokous-diploid eggs. These eggs give rise to adult males and females, respectively. Conversely, no evidence for parthenogenetic reproduction by queens was found, as both workers and new queens are produced by classical sexual reproduction. Overall, these results represent another brick in the wall of the puzzling breeding systems of *Cataglyphis* ants. They are discussed and compared to those

previously reported for other *Cataglyphis* species from Morocco (*C. viatica*, *C. bombycina*, *C. theryi*, *C. mauritanica*) to illustrate the high level of variability in the sociogenetic organization in this genus. More ultimately, our data question the selective pressures responsible for the evolution of contrasting reproductive strategies among closely related species with, as far as we can tell, very similar life history strategies.

INTRODUCTION

Les fourmis appartenant au genre *Cataglyphis* font parties des insectes les plus caractéristiques des régions désertiques (Agosti 1990). Le genre a été amplement étudié en ce qui concerne les mécanismes d'orientation des ouvrières, la systématique et l'écologie des espèces (Lenoir *et al.* 2009). Comparativement, peu de travaux ont porté sur les stratégies de reproduction et la structure des populations. Pourtant, les analyses génétiques récentes révèlent l'évolution de structures sociales, de systèmes d'accouplement et de processus de dispersion originaux qui sont fort différents selon les espèces. (i) Certaines espèces sont strictement monogynes (présence d'une unique reine reproductrice par société), alors que d'autres sont facultativement ou obligatoirement polygynes (présence de plusieurs reines reproductrices par société) (Pearcy *et al.* 2004a, Knaden & Wehner 2006, Timmermans *et al.* 2010, Timmermans *et al.* 2008, Leniaud *et al.* 2011). (ii) Contrairement à ce qui s'observe chez la grande majorité des *Formicidae*, la monogynie n'est pas associée à des vols nuptiaux suivis d'un mode de fondation indépendant (c'est-à-dire, sans l'aide d'ouvrières). Par exemple, les jeunes reines de *C. cursor* et *C. floricola*, deux espèces strictement monogynes, s'accouplent à proximité du nid maternel et fondent de nouvelles sociétés par fission (Lenoir *et al.* 1988, Hardy *et al.* 2008, Amor *et al.* 2011, Cheron *et al.* 2011). Un tel mode de reproduction des sociétés est pourtant caractéristique des espèces polygynes. (iii) Chez les fourmis, le nombre d'accouplements moyen des reines est généralement inférieur à 2 (Boomsma & Ratnieks 1996, Crozier & Fjerdingstad 2001, Strassmann 2001); des valeurs largement supérieures ont cependant été reportées chez quelques espèces caractérisées par des sociétés de très grand effectifs comme les champignonnistes des genres *Atta* et *Acromyrmex* (Schultz *et al.* 1998, Boomsma *et al.* 1999, Murakami *et al.* 2000), les moissonneuses du genre *Pogonomyrmex* (Cole & Wiernasz 2000, Rheindt *et al.* 2004), et les légionnaires du genre *Aenictus*, *Dorylus*, *Eciton* et *Neivamyrmex* (Kronauer *et al.* 2004, 2006, 2007). Bien que les fourmis du genre *Cataglyphis* constituent des sociétés d'effectif faible à moyen (une centaine à quelques milliers d'ouvrières), les reines de la grande majorité des espèces étudiées sont polyandres (accouplement multiple). Le taux moyen de polyandrie varie de 2,37 à 9,25 selon les espèces (Timmermans *et al.* 2008, Pearcy *et al.* 2009, Timmermans *et al.* 2010, Leniaud *et al.*, 2011, 2013). (iv) Les ouvrières maintiennent généralement des ovaires fonctionnels et possèdent donc la capacité de se reproduire. La reproduction des ouvrières est observée en l'absence de

reine, au sein de sociétés orphelines. Les ouvrières peuvent pondre des œufs haploïdes, à destinée mâle, par parthénogenèse arrhénotoque (Cagniant 2009, Timmermans *et al.* 2010), mais également, chez certaines espèces, des œufs diploïdes non fécondés, à destinée femelle, par parthénogenèse thélytoque (Dartigues & Lenoir 1990, Timmermans *et al.* 2008, Cagniant 2009). (v) Enfin, et de manière remarquable, les reines de plusieurs espèces de *Cataglyphis* utilisent sélectivement la reproduction sexuée et asexuée, respectivement pour la production des nouvelles ouvrières et des nouvelles reines. Les nouvelles reines sont produites par parthénogenèse thélytoque et sont des clones de leur mère, alors que les ouvrières se développent à partir d'œufs fertilisés (Pearcy *et al.* 2004a, Leniaud *et al.* 2012, Eyer *et al.* 2013).

Si la systématique des 19 espèces de *Cataglyphis* du Maroc a fait l'objet d'études approfondies (Cagniant 2009), leur structure sociale et les stratégies de reproduction restent, quant à elles, largement méconnues. Seules trois espèces ont récemment fait l'objet d'analyses génétiques détaillées: *C. mauritanica* (Eyer *et al.* 2013), *C. bombycina* et *C. theryi* (Leniaud *et al.* 2013). Ces espèces appartiennent à 3 groupes phylogénétiques distincts, respectivement les groupes *altisquamis*, *bombycinus* et *albicans* (Agosti 1990). Nous présentons ici les résultats d'une étude de la structure socio-génétique des sociétés de *Cataglyphis viatica*. Cette espèce, caractéristique des régions arides du Maroc, appartient au groupe phylogénétique *bicolor*. A l'aide de marqueurs microsatellites hautement polymorphes, nous analysons la structure de la population, le nombre de reines dans chaque société, le nombre moyen d'accouplements des reines, ainsi que la capacité des ouvrières à se reproduire par parthénogenèse arrhénotoque ou thélytoque. Nos résultats sont mis en relations avec ceux obtenus précédemment chez les autres espèces de *Cataglyphis* du Maroc.

MATERIEL ET METHODES

Site d'étude et échantillonnage

Cataglyphis viatica est une espèce largement distribuée dans le Maghreb (Fig. 1). Huit nids de *C. viatica* ont été excavés au Maroc, en mai 2012 dans la province de Taza (bord de la route qui mène à Guercif ; 34° 15' 10,36" N, 3° 47' 30,50" E). Les sociétés étaient installées dans le lit d'un petit cours d'eau asséché où le paysage est désertique et la végétation quasi-inexistante. Pour chaque nid, un échantillon d'ouvrières ainsi que les individus reproducteurs (reines accouplées, reines vierges ailées et mâles) ont

immédiatement été conservés dans de l'éthanol absolu pour la réalisation d'analyses génétiques ultérieures. Le reste des individus de chaque nid a été ramené au laboratoire pour étudier la ponte des ouvrières. Ces dernières ont été installées dans des nids expérimentaux présentant une zone occultée humide, maintenus à $26 \pm 2^\circ\text{C}$ avec une photopériode de 12h/12h. Les fourmis ont été nourries 3 fois par semaine d'eau sucrée, de vers de farine et de cafards. Une source d'eau est procurée *ad libitum*.

Analyses génétiques

L'ADN des ouvrières et des reproducteurs mâles et femelles a été extrait à l'aide d'une solution à 10% de résine chélatrice Chelex 100 (Bio-Rad : Walsh, 1991). Pour chaque individu, 4 pattes sont prélevées et concassées avec un broyeur à billes (MM 310, Restch® ; 1 minute à 20 Hz), puis incubées dans un micro-tube stérile contenant 100 μl de Chelex 10% pendant 1h30 à 85°C . Après centrifugation (3 minutes à 12000 rpm), la phase supérieure est transférée dans un nouveau micro-tube stérile. Les extraits d'ADN ainsi obtenus sont conservés à -20°C .



Figure 1. Reine (à gauche) et ouvrière de *Cataglyphis viatica*
Figure 1. Queen (left) and worker of *Cataglyphis viatica*.

Cinq marqueurs microsatellites précédemment développés pour l'espèce *C. cursor* ont été utilisés pour *C. viatica* (Ccur11, Ccur51, Ccur58, Ccur63a et Ccur76 ; Percy *et al.* 2004b). Pour chaque marqueur, l'amorce *forward* a été colorée à l'aide d'un fluorochrome : 6-FAM (Integrated DNA Technologies), VIC, PET ou NED (Applied Biosystems). L'amplification des 5 marqueurs a été réalisée dans un même mix PCR à l'aide du kit Type-It Microsatellite PCR (Qiagen) en suivant les recommandations du fabricant (réaction dans un volume total de 25 μl avec 0.2 μM de chaque amorce) et en utilisant le programme suivant : 5 minutes à 95°C , 30 cycles (30 secondes à 95°C , 90 secondes à 58°C en *touchdown* jusqu'à 55°C , 20 secondes à 72°C), puis 30 minutes à 60°C . Les produits PCR ont été séparés sur un séquenceur ABI 3730 (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) à l'aide du marqueur de taille RadiantDy™ 632 (BioVentures, Inc.). La lecture des allèles a été réalisée à l'aide du logiciel Peak Scanner v1.0 (Applied Biosystems). L'absence d'allèles nuls et de déséquilibres de liaisons a été vérifiée respectivement à l'aide des logiciels MicroChecker v2.2.3 (Van Oosterhout *et al.* 2004) et Genepop (Rousset 2008).

Structure sociale et corrélation génétique

Les statistiques de base (i.e., nombre d'allèles, fréquences alléliques, hétérozygotie observée et attendue) ont été calculées avec Genepop (Rousset 2008). Afin de déterminer si les différents nids excavés appartiennent à des colonies différentes, la fréquence des génotypes des ouvrières à chaque point de récolte (nids) a été comparé à l'aide d'un test log-vraisemblance G implémenté dans Genepop (Rousset 2008). Les échantillons de deux nids sont considérés comme appartenant à des sociétés distinctes si la probabilité que leurs fréquences génotypiques diffèrent est inférieure à $\alpha = 0,00046$ (probabilité obtenue après correction de Bonferroni pour les comparaisons multiples). La déviation des fréquences génotypiques par rapport à celles attendues sous les conditions d'équilibre de Hardy-Weinberg a été estimée et testée à chaque locus et pour chaque colonie à l'aide de tests de permutation. Les valeurs de corrélation génétique r entre les individus issus d'une même société ont été calculées à l'aide du logiciel Relatedness v.5.0.8 (Queller & Goodnight 1989). L'erreur standard a également été estimée à partir des valeurs de Jackknife sur les sociétés.

Nombre de lignées parentales par société

Sur les 8 colonies échantillonnées, seule une unique reine a été récoltée. Dès lors, le nombre de reines présentes dans les sociétés, ainsi que le nombre absolu d'accouplement des reines (M_p), ont été inférés à partir du génotype des ouvrières. Chez les Hyménoptères sociaux, le pedigree des ouvrières peut aisément être déterminé par inspection des génotypes car les mâles sont haploïdes. Les nombres de lignées maternelles et paternelles ont été confirmés avec la méthode de maximum de vraisemblance implémentée dans le programme COLONY v1.2 (Wang 2004). Pour chaque reine, le nombre effectif d'accouplements $M_{e,p}$ (i.e., le nombre de partenaires corrigé en fonction de leur contribution respective à la descendance) a été estimé suivant l'équation de Nielsen *et al.* (2003) :

$$M_{e,p} = \frac{(n-1)^2}{\sum_{i=1}^k p_i^2 (n+1)(n-2) + 3 - n}$$

où n est le nombre d'ouvrières génotypées; p_i est la contribution proportionnelle du mâle i à la descendance et k correspond au nombre de partenaires détectés. Nous avons également calculé la probabilité de non-détection d'une lignée paternelle supplémentaire, due à l'accouplement des reines avec deux mâles portant les mêmes allèles à tous les marqueurs étudiés, selon l'équation de Boomsma & Ratnieks (1996) : P non-détection = $\prod_j \sum_i f_{ij}^2$ où f_{ij} est la fréquence de l'allèle i au locus j .

Ponte des ouvrières

Afin de déterminer si les ouvrières se reproduisent en l'absence de reine, le couvain pondu dans la nature (œufs, larves et nymphes) a été soigneusement ôté lors de l'installation des ouvrières orphelines dans les nids expérimentaux au laboratoire. La présence de couvain a été surveillée une fois par semaine pendant 3 mois et la caste de cette descendance a été déterminée visuellement après émergence des cocons.

Utilisation conditionnelle de la reproduction sexuée et de la parthénogénèse par les reines

Le génotype des jeunes reines nouvellement produites sur le terrain a été comparé avec celui de leur mère. Nous avons considéré qu'une reine non fécondée portant exclusivement des allèles maternels à tous les loci est produite par reproduction asexuée.

RESULTATS

Un total de 138 ouvrières provenant de 8 nids de *C. viatica* ont été génotypées ($x \pm SE = 17,25 \pm 2,04$) à cinq marqueurs microsatellites. Le nombre d'allèles par locus varie de 3 à 12. Nos analyses ne révèlent aucun signe d'allèle nul ou de déséquilibre de liaison entre les marqueurs. Les données issues de l'analyse génétique de la structure des populations et des sociétés, de *C. viatica* sont synthétisées dans le Tableau 1.

Structure sociale, corrélation génétique et nombre de lignées parentales

La différenciation génétique moyenne (F_{ST}) entre les nids de *C. viatica* excavés est significativement différente de zéro (Test de permutation, $P < 0,001$) et les nids forment des sociétés distinctes (test exact G , $P < 0,00046$ après correction de Bonferroni pour les comparaisons multiples). Le coefficient de consanguinité (F_{IT}) n'est pas différent de zéro (Test de permutation, $P = 0,11$), ce qui traduit l'accouplement aléatoire entre partenaires sexuels dans la population étudiée.

Le coefficient de corrélation génétique moyen entre ouvrières ($r_{w-w} = 0,46$) est significativement inférieur à 0,75, la valeur attendue en situation de monogynie et de monoandrie (Test t unilatéral, $P < 0,001$). En accord avec ce résultat, l'analyse détaillée des génotypes révèle en effet que les ouvrières de chaque société sont issues d'une unique reine accouplée avec plusieurs partenaires. Le coefficient de corrélation génétique moyen entre les ouvrières et la reine (collectée ou inférée) $r_{q-w} = 0,47 \pm 0,06$; cette valeur n'est pas différente de la corrélation génétique de 0,5 attendue en présence d'une seule reine par société (Test- t bilatéral, $t \leq 1,40$, $P > 0,19$). Le nombre moyen d'accouplements absolus par reine est de $M_p = 5,5$ (intervalle : 3 à 9 accouplements/reine), le nombre moyen d'accouplements effectifs de $M_{e,p} = 4,46$. La probabilité de non-détection de lignées paternelles additionnelles (probabilité que deux mâles présentent des allèles identiques à tous les loci analysés) est négligeable ($P_{\text{non-détection}} = 0,00034$).

Ponte des ouvrières

De nombreux mâles et quelques femelles descendants d'ouvrières ont été récoltés. Cela indique que des ouvrières de *C. viatica* privées de reines sont capables de se reproduire par parthénogénèse arrhénotoque pour la production de fils et par parthénogénèse thélytoque pour la production de filles.

Utilisation conditionnelle de la reproduction sexuée et de la parthénogénèse par les reines

Trente nouvelles reines de *C. viatica* ($x \pm SE = 7,5 \pm 2,32$;

$N = 4$ sociétés) ont été récoltées durant la période d'excavation. Pour chaque société, le génotype des nouvelles reines produites diffère de celui de la reine à au moins un locus (et généralement plus de 2 loci), indiquant qu'elles sont issues de reproduction sexuée. La corrélation génétique moyenne entre les nouvelles reines produites et les reines-mères (r_{q-g}) ne diffère pas de la corrélation génétique moyenne entre ouvrières et reines (r_{q-w}) (Test- t apparié: $t = 0,75$; $N = 4$; $P = 0,84$).

DISCUSSION

Nos analyses génétiques illustrent la grande variabilité de l'organisation socio-génétique des fourmis désertiques du genre *Cataglyphis* au Maroc. Elle met en évidence (i) l'étroite similitude des systèmes de reproduction entre *C. viatica*, étudiée ici, et *C. bombycina* et *C. theryi* (Leniaud *et al.* 2013), mais également (ii) les différences majeures entre ces trois espèces et *C. mauritanica* (Eyer *et al.* 2013) (Tab.1). Premièrement, les populations sont caractérisées par une différenciation génétique moyenne (F_{ST}) significative entre les sociétés (Test de permutation, $P < 0,001$ pour toutes les espèces). Ceci suggère que les reines (et leurs partenaires mâles) au sein de chaque colonie sont génétiquement différents des reproducteurs dans les autres sociétés de la population. Deuxièmement, chez *C. viatica*, *C. bombycina* et *C. theryi*, le coefficient de consanguinité (F_{IT}) n'est pas différent de zéro (Test de permutation, $P = 0,34$, $0,34$ et $0,11$, respectivement), traduisant des accouplements aléatoires entre les individus.

Chez *C. mauritanica*, ce coefficient est cependant significativement inférieur à zéro, ce qui indique des accouplements préférentiels entre individus génétiquement distants. Enfin, le coefficient de corrélation génétique moyen entre les ouvrières d'une même société (r_{w-w}) est significativement inférieur à 0,75, la valeur attendue en situation de monogynie et de monoandrie (Test t unilatéral, $P < 0,001$ pour toutes les espèces). Cette différence s'explique par la présence de plusieurs reines reproductrices au sein des sociétés et/ou par plusieurs accouplements des reines.

L'excavation et le génotype des ouvrières sont compatibles avec la présence d'une unique reine dans les sociétés de *C. viatica*. Un résultat identique a été obtenu chez *C. theryi* et *C. bombycina*. Conformément à la monogynie, le coefficient de corrélation génétique moyen entre les ouvrières et la reine (collectée ou inférée), r_{q-w} , n'est pas significativement différent de 0,5 chez ces espèces (Test- t bilatéral, $t \leq 1,40$, $> 0,19$ pour chaque espèce). Par contre, la comparaison du génotype des reines avec celui de leur descendance ouvrière indique que les reines de *C. viatica* sont polyandres ($M_p = 5,5$) et s'accouplent avec 3 à 9 mâles distincts.

Le taux de polyandrie des reines de *C. viatica* est comparable à celui de *C. bombycina* ($M_p = 5,70$; intervalle : 3-8) et légèrement supérieur à celui observé chez *C. theryi* ($M_p = 2,5$; intervalle : 2-4). Le nombre moyen d'accouplement effectif ($M_{e,p}$), lequel tient compte de la contribution respective de chaque père dans la descendance, varie simultanément avec la valeur de M_p et équivaut à 4,46, 5,08 et 2,29, respectivement.

Tableau 1. Organisation socio-génétique des 4 espèces de *Cataglyphis* du Maroc. Coefficient de consanguinité (F_{IT}), différenciation génétique moyenne entre sociétés (F_{ST}), coefficient de corrélation génétique moyen entre ouvrières (r_{w-w}), entre ouvrières et la reine de la société (r_{q-w}) ainsi qu'entre les nouvelles reines produites et leur mère (r_{q-g}) chez *Cataglyphis viatica*, *C. bombycina*, *C. theryi* et *C. mauritanica*. L'erreur standard est estimée à partir des valeurs de *jackknife* entre loci. Pour *C. bombycina*, *C. theryi* et *C. mauritanica*, les nombres d'accouplements absolus (M_p) et effectifs ($M_{e,p}$) sont obtenus par la comparaison du génotype de la reine avec celui de sa descendance produite en laboratoire. Pour chaque espèce étudiée, le groupe phylogénétique d'appartenance est indiqué entre parenthèses.

Table 1. Socio-genetic organisation of 4 *Cataglyphis* ant species from Morocco. Fixation index (F_{IT}), genetic divergence between nests (F_{ST}), mean within-colony genetic relatedness among nestmate workers (r_{w-w}), between the workers and the colony queen (r_{q-w}), as well as between the new reproductive queens and their mother (r_{q-g}), in *Cataglyphis viatica*, *C. bombycina*, *C. theryi* and *C. mauritanica*. Standard errors were estimated by jackknifing over loci. For the three species *C. bombycina*, *C. theryi* and *C. mauritanica*, absolute (M_p) and effective ($M_{e,p}$) queen mating frequencies were obtained from parent-offspring genetic analyses under laboratory conditions. For each species, the phylogenetic group they belong to is indicated between brackets.

Structure sociale	<i>C. viatica</i> (<i>bicolor</i>)	<i>C. bombycina</i> (<i>bombycinus</i>)	<i>C. theryi</i> (<i>albicans</i>)	<i>C. mauritanica</i> (<i>altisquamis</i>)
Nb. ouvrières génotypées (Nb. sociétés)	143 (8)	240 (10)	184 (12)	256 (16)
$F_{IT} \pm SE$	0,15 \pm 0,14	- 0,02 \pm 0,03	0,008 \pm 0,07	- 0,29 \pm 0,09
$F_{ST} \pm SE$	0,24 \pm 0,05	0,17 \pm 0,02	0,28 \pm 0,03	0,15 \pm 0,02
$r_{w-w} \pm SE$	0,46 \pm 0,05	0,31 \pm 0,05	0,56 \pm 0,06	0,41 \pm 0,03
$r_{q-w} \pm SE$	0,47 \pm 0,06	0,43 \pm 0,05	0,50 \pm 0,04	0,52 \pm 0,06
$r_{q-g} \pm SE$	0,45 \pm 0,10	0,40 \pm 0,15	0,45 \pm 0,10	0,98 \pm 0,06
Nb. accouplements				
Nb. ouvrières génotypées (Nb. sociétés)	127 (8)	238 (10)	144 (12)	505 (21)
$M_p \pm SE$	5,5 \pm 0,78	5,70 \pm 1,50	2,50 \pm 0,67	1,14 \pm 0,08
$M_{e,p} \pm SE$	4,46 \pm 1,02	5,08 \pm 2,07	2,29 \pm 0,79	1,07 \pm 0,05

Contrairement à *C. viatica*, *C. theryi* et *C. bombycina*, les sociétés de *C. mauritanica* sont toujours polygynes. Plusieurs reines ont été excavées dans toutes les sociétés échantillonnées par Eyer *et al.* (2013) ; leur nombre varie de 2 à 19 reines par société. *C. mauritanica* se distingue aussi des autres espèces par son système d'accouplement. La grande majorité des reines (18/21, soit 85%) sont monandres ; la polyandrie, lorsqu'elle s'observe, reste très limitée et ne dépasse jamais 2 accouplements par reine.

Notre étude montre également que les ouvrières orphelines de *C. viatica* pondent des œufs haploïdes et des œufs diploïdes non fécondés. La capacité des ouvrières de cette espèce à exploiter la parthénogenèse arrhénotoque et la parthénogenèse thélytoque a précédemment été reportée par Cagniant (2009). Bien qu'une telle aptitude reste un phénomène rare chez les Formicidae, elle reste marginale chez les *Cataglyphis*. Chez toutes les espèces étudiées, la ponte par les ouvrières n'a été détectée que dans les sociétés orphelines (Cagniant 1973, 1981, Percy *et al.* 2006, Clémencet *et al.* 2007, Timmermans *et al.* 2008). Parmi les espèces de *Cataglyphis* marocaines, la parthénogenèse thélytoque a été mise en évidence chez *C. piliscapa* et *C. mauritanica* (Cagniant 2009), *C. savignyi* (Cagniant 2009, Leniaud *et al.* 2011) et, très récemment, chez *C. theryi* (M.P. résultat non publié).

L'utilisation conditionnelle de la reproduction sexuée et de la parthénogenèse par les reines, respectivement pour la production des ouvrières et des nouvelles femelles sexuées, est une stratégie de reproduction remarquable mise en

évidence pour la première fois chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Percy *et al.* 2004a). Cette stratégie permet aux reines de doubler le nombre de copies de gènes qu'elles transmettent à la génération suivante, tout en conservant une variabilité génétique au sein de la caste ouvrière. Depuis, l'utilisation conditionnelle du sexe par les reines de *Cataglyphis* a été mise en évidence chez *C. hispanica* (Leniaud *et al.* 2012), *C. velox* et *C. mauritanica* (Eyer *et al.* 2013). A l'inverse, nos analyses suggèrent qu'une telle stratégie n'a pas évolué chez *C. viatica*, ni chez *C. bombycina* et *C. theryi*. Chez ces espèces, le génotype des reines diffère toujours de celui de leurs filles sexuées à au moins un - et souvent plusieurs loci microsatellites, indiquant qu'elles ne sont pas produites par parthénogenèse thélytoque. Conformément à ce résultat, la corrélation génétique moyenne entre les nouvelles reines produites et leur mère (r_{q-g}) ne diffère pas de la corrélation génétique moyenne entre les ouvrières et les reines (r_{q-w}) (Test-*t* apparié, $P > 0,65$ pour toutes les espèces).

CONCLUSION

L'analyse de la structure génétique des sociétés de la fourmi *C. viatica* montre que les sociétés de cette espèce sont génétiquement bien différenciées au sein des populations, que l'accouplement est aléatoire, que les sociétés sont monogynes et que les reines sont polyandres. En absence de la reine, les ouvrières orphelines pondent des œufs mâles par parthénogenèse arrhénotoque et des œufs

femelles par parthénogenèse thélytoque. Enfin, les reines de *C. viatica* ne se clonent pas pour produire les femelles sexuées. A l'heure actuelle, près d'une vingtaine d'espèces de fourmis appartenant au genre *Cataglyphis* ont été recensées au Maroc (Cagniant 2009). Seule une minorité a été étudiée. Compte tenu de l'étonnante variabilité des stratégies reproductrices caractéristique du genre, l'étude de l'organisation socio-génétique d'autres espèces mérite certainement d'être poursuivie dans le futur.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le professeur Alberto Tinaut (Universidad de Granada, Espagne) pour sa participation lors des échantillonnages, ainsi que les professeurs Ahmed El Hassani et Mohamed Mouna (Université Mohammed V – Agdal) pour la délivrance des autorisations de récolte. Ce travail a été financé avec l'aide du Fonds pour la Formation à la Recherche dans l'industrie et dans l'Agriculture (FRIA) et du Fonds National pour la Recherche Scientifique (FNRS), en Belgique.

REFERENCES

- Agosti D. 1990. Review and reclassification of *Cataglyphis* (Hymenoptera, Formicidae). *Nat. Hist.* 24, 1457-1505.
- Amor F., Ortega P., Jowers M.J., Cerda X., Billen J., Lenoir A. & Boulay R.R. 2011. The evolution of worker– queen polymorphism in *Cataglyphis* ants: interplay between individual- and colony-level selections. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65, 1473-1482.
- Boomsma J.J. & Ratnieks F.L.W. 1996. Paternity in eusocial Hymenoptera. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 351, 947-975.
- Boomsma J.J., Fjerdingstad E.J. & Frydenberg J. 1999. Multiple paternity relatedness and genetic diversity in *Acromyrmex leafcutter* ants. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 266, 249-254.
- Cagniant H. 1973. Apparition d'ouvrières à partir d'oeufs pondus par des ouvrières chez la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe (Hymenoptères, Formicidae). *C. R. Hebd. Séances Acad. Sci., Série D Sci. Nat.* 277, 2197-2198.
- Cagniant H. 1981. La parthénogenèse thélytoque et arrhénotoque chez la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe. Etude en élevage de la productivité de sociétés avec reine et de sociétés sans reine. *Insect. Soc.*, 27, 157-174.
- Cagniant H. 2009. Le Genre *Cataglyphis* Foerster, 1850 au Maroc (Hyménoptères Formicidae). *Orsis* 24, 41-71.
- Cheron B., Monnin T., Federici P. & Doums C. 2011. Variation in patriline reproductive success during queen production in orphaned colonies of the thelytokous ant *Cataglyphis cursor*. *Mol. Ecol.* 20, 2011-2022.
- Clémencet J. & Doums C. 2007. Habitat-related microgeographic variation of worker size and colony size in the ant *Cataglyphis cursor*. *Oecologia*, 152, 211-218.
- Cole B.J. & Wiernasz D.C. 2000. Colony size and reproduction in the western harvester ant *Pogonomyrmex occidentalis*. *Insect. Soc.* 47, 249-255.
- Crozier R.H. & Fjerdingstad E.J. 2001. Polyandry in Social hymenoptera. Disunity in diversity ? *Ann.Zool.Fern.* 38, 267-285.
- Dartigues D. & Lenoir A. 1990. La ponte des ouvrières *Cataglyphis* F (Hymenoptera: Formicidae): mise en évidence d'une parthénogenèse thélytoque. *Ann. Soc. Entomol. F.* 26, 121-123.
- Eyer P-A., Leniaud L., Darras H. & Aron S. 2013. Hybridogenesis through thelytokous parthenogenesis in two *Cataglyphis* desert ants. *Mol. Ecol.* 22, 947-955.
- Hardy O.J., Percy M. & Aron S. 2008. Small-scale spatial genetic structure in an ant species with sex- biased dispersal. *Biol. J. L. Soc.* 93, 465-473.
- Knaden M. & Wehner R. 2006. Fundamental difference in life history traits of two species of *Cataglyphis* ants. *Front. Zool.* 3, 21-32.
- Kronauer D.J., Schoning C., Pedersen J.S., Boomsma J.J. & Gadau J. 2004. Extreme queen-mating frequency and colony fission in African army ants. *Mol. Ecol.* 13, 2381-2388.
- Kronauer D.J.C., Schöning C. & Boomsma J.J. 2006. Male parentage in army ants. *Mol. Ecol.* 15, 1147-1151.
- Kronauer D.J.C., Johnson R.A. & Boomsma J.J. 2007. The evolution of multiple mating in army ants. *Evolution* 61, 413-422.
- Leniaud L., Heftez A., Grumiau L. & Aron S. 2011. Multiple mating and supercoloniality in *Cataglyphis* desert ants. *Biol. J. L. Soc.* 104, 866-876.
- Leniaud L., Darras H., Boulay R. & Aron S. 2012. Social hybridogenesis in the clonal ant *Cataglyphis hispanica*. *Curr. Biol.* 22, 1188-1193.
- Leniaud L., Percy M. & Aron S. 2013. Sociogenetic organization of two deserts ants. *Insect. Soc.* DOI: 10.1007/s00040-013-0298-2
- Lenoir A., Querard L., Pondicq N. & Berton F. 1988. Habitat exploitation and intercolonial relationships in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 95, 21-44.
- Lenoir A., Aron S., Cerda X. & Hefetz A. 2009. *Cataglyphis* desert ants: a good model for evolutionary biology in Darwin's anniversary year – a review. *Israel J. Entomol.* 39, 1-32.
- Murakami T., Higashi S. & Windsor D. 2000. Mating frequency, colony size, polyethism and sex ratio in fungusgrowing ants (Attini). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48, 276-284.
- Nielsen R., Tarp D.R. & Reeve H.K. 2003. Estimating effective paternity number in social insects and the effective number of alleles in a population. *Mol. Ecol.* 12, 3157-3164.
- Percy M., Aron S., Doums C. & Keller L. 2004a. Conditional use of sex and parthenogenesis for worker and queen production in ants. *Science* 306, 1780-1783.
- Percy M., Clémencet J., Chameron S., Aron S. & Doums C. 2004b. Characterization of nuclear DNA microsatellite markers in the ant *Cataglyphis cursor*. *Mol. Ecol.* 4, 642-644.
- Percy M., Hardy O. & Aron S. 2006. Thelytokous parthenogenesis and its consequences on inbreeding in an ant. *Heredity* 96, 377-382.
- Percy M., Timmermans I., Allard D. & Aron S. 2009. Multiple mating in the ant *Cataglyphis cursor*: testing the sperm limitation and the diploid male load hypotheses. *Insect. Soc.* 56, 94-102.
- Queller D.C. & Goodnight K.F. 1989. Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* 43, 258-275.
- Rheindt F., Gadau J., Strehl C.P. & Holldobler B. 2004. Extremely high mating frequency in the Florida harvester ant (*Pogonomyrmex badius*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 56, 472-481.
- Rousset F. 2008. GENEPOP '007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Res.* 8, 103-106.
- Schultz T.R., Bekkevold D. & Boomsma J.J. 1998. *Acromyrmex* insinuator new species: an incipient social parasite of fungusgrowing ants. *Insect. Soc.* 45, 457-471.

- Strassmann J. 2001. The rarity of multiple mating by females in the social Hymenoptera. *Insect. Soc.* 48, 1-13.
- Timmermans I., Hefetz A., Fournier D. & Aron S. 2008. Population genetic structure, worker reproduction and thelytokous parthenogenesis in the desert ant *Cataglyphis sabulosa*. *Heredity* 101, 490-498.
- Timmermans I., Grumiau L., Hefetz A. & Aron S. 2010. Mating system and population structure in the desert ant *Cataglyphis livida*. *Insect. Soc.* 57, 39-46.
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M. & Shipley P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol. Ecol. Notes.* 4, 535-538.
- Walsh P.S., Metzger D. A. & Higuchi R. 1991. Chelex 100 as a medium for simple extraction of DNA for PCR-based typing from forensic material. *BioTechniques.* 10, 506-513.
- Wang J. 2004. Sibship reconstruction from genetic data with typing errors. *Genetics* 166, 1963-1979.

Manuscrit reçu le 09/03/2013

Version révisée acceptée le 30/10/2013

Version finale reçue le 07/04/2014

Mise en ligne le 23/04/2014

