



HAL
open science

AUTOÉCOLOGIE, DISTANCES PHÉNOTYPIQUES ET GÉNÉTIQUES ENTRE POPULATION DES TERMITES DU COMPLEXE RETICULITERMES LUCIFUGUS

Jean-Luc Clément

► **To cite this version:**

Jean-Luc Clément. AUTOÉCOLOGIE, DISTANCES PHÉNOTYPIQUES ET GÉNÉTIQUES ENTRE POPULATION DES TERMITES DU COMPLEXE RETICULITERMES LUCIFUGUS. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1981, pp.261 - 270. hal-03010374

HAL Id: hal-03010374

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03010374v1>

Submitted on 17 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

AUTOÉCOLOGIE, DISTANCES PHÉNOTYPIQUES ET GÉNÉTIQUES ENTRE POPULATION DES TERMITES DU COMPLEXE *RETICULITERMES LUCIFUGUS*

Jean-Luc CLÉMENT

Université Pierre et Marie Curie
RCP 317 - 645 - ERA 620
Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés
105, bd Raspail - 75006 Paris

AUTOÉCOLOGIE
TERMITES
RETICULITERMES
DISTANCE GÉNÉTIQUE
POLYMORPHISME
SÉLECTION

RÉSUMÉ. - Les populations des Termites du complexe *Reticulitermes lucifugus* occupent des zones climatiques très variées allant du climat océanique au climat méditerranéen subaride. Ces espèces sont très polymorphes aussi bien morphologiquement que biométriquement, enzymatiquement et chimiquement (substances de défense et de contact). Une analyse statistique multivariée des distances permet de mettre en évidence différents clines significativement corrélés avec les distances géographiques et les indices climatiques suggérant que certains allèles sont sélectionnés.

AUTOECOLOGY
TERMITES
RETICULITERMES
GENETIC DISTANCES
POLYMORPHISM
SELECTION

ABSTRACT. - Populations of the complex *Reticulitermes lucifugus* are present in various climates (oceanic to subaride). Enzymatic, biometric, morphological and chemical (defensive and contact secretions) polymorphisms of different species are very marked. A multivariate statistical analysis of distances shows different clinal variations, significantly correlated with geographical distances and climatic variations. This can be attributed mainly to selective effects.

Les Termites du genre *Reticulitermes* appartiennent en Europe occidentale à une espèce : *R. santonensis* et à un complexe d'espèces *R. lucifugus* (Clément, 1979). De nombreux caractères morphologiques (Clément, 1978), biochimiques (Clément 1981 a), chimiques (Parton, Howse, Baker, Clément, 1981) et biométriques (Clément 1979) différencient les espèces, les sous-espèces et les populations. Les populations du complexe *lucifugus* occupent une aire de répartition importante hétérogène sur le plan climatique (Fig. 1).

Cette aire de répartition a été divisée en zones relativement homogènes définies par leur végétation et leurs paramètres climatiques. Les distances génétiques qui séparent les populations de chaque zone ont été calculées à partir des données biométriques, biochimiques, chimiques et éthologiques (agression); ces dernières mettent en évidence une variation probable des phéromones de contact (Clément 1981 b). Les distances ont ensuite été analysées en projection des coordonnées principales. Les distances génétiques, les indices climatiques et les distances géographiques assurent une comparaison des populations. Les coefficients de corrélation permettent d'envisager

le rôle des facteurs du milieu dans l'établissement des divergences entre les populations naturelles et de proposer des hypothèses quant aux valeurs adaptatives et évolutives des génotypes.



Fig. 1. - Aire de répartition des espèces du complexe *Reticulitermes lucifugus* (LI, LII, LIII...) et de l'espèce *R. santonensis* (s). Les chiffres renvoient à la description des lacunes de l'aire de répartition.

Geographical distribution of *Reticulitermes* spp. S : *R. santonensis* (LI, LII, LIII...) different zones occupied by populations of the complex *Reticulitermes lucifugus*.

I. AUTOÉCOLOGIE COMPARÉE DES POPULATIONS

La caractérisation des différentes zones de peuplement, la connaissance des limites de l'aire de répartition tiennent compte:

- de l'état et de la nature de la végétation méditerranéenne (Fig. 2; UNESCO - FAO, 1970);
- du quotient pluviothermique (EM d'Emberger (1971)); ce quotient associé aux moyennes des minimums du mois le plus froid définit le climagramme d'Emberger qui subdivise la zone méditerranéenne en sous-unités (Fig. 3 et 1).
- du degré d'aridité P/ETP (P : hauteur moyenne des précipitations annuelles; ETP : évapotranspiration potentielle moyenne calculée selon la méthode de Penman (1953)).

A) Limites des aires de répartition des différentes populations

Les limites des aires de répartition sont faciles à découvrir. L'expansion en « taches d'huile » des sociétés par le système de bouturage permet de bien localiser les populations. La pérennité des sociétés, l'absence de diapause et le cycle des mues « nymphales » et imaginales réglé par la température, rendent les Termites sensibles aux constantes climatiques de longues durées et peu sensibles aux variations sporadiques. L'aire de réparti-

tion est limitée par le froid hivernal au nord et en montagne et par la sécheresse des zones sub-désertiques. Les contraintes non surmontées au nord des zones I et II ont été décrites précédemment (Clément 1977) ainsi que la présence de la lacune 1 (Fig. 1) du seuil de Naurouze. La lacune 6 dans la plaine du Pô est une limite nordique; cette zone a un climat de type collinéen occidental humide, identique à celui rencontré dans la zone II. L'absence de Termites dans cette zone suggère que les populations italiennes et françaises n'ont pas le

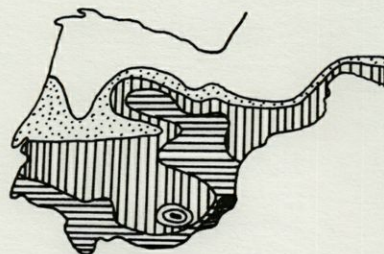


Fig. 3. - Régions climatiques méditerranéennes (d'après Emberger 1971); pointillé : climat méditerranéen humide; lignes verticales : climat méditerranéen tempéré; lignes horizontales : climat méditerranéen semi-aride; lignes obliques serrées : climat méditerranéen aride; noir : climat montagnard.

Climatic regions in the Iberian peninsula from Emberger 1971; white : oceanic; dotted : humid mediterranean; vertical hatching : temperate mediterranean; horizontal hatching : semi-arid mediterranean; oblique hatching : arid mediterranean; black : high mountain.

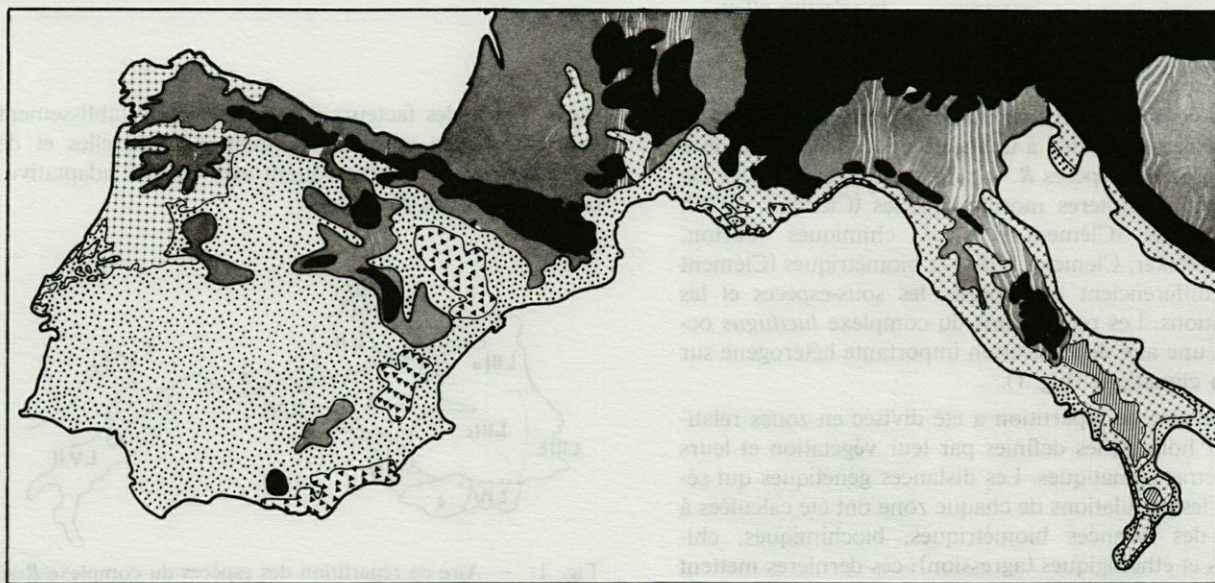


Fig. 2. - Zones bioclimatiques (d'après la carte UNESCO-FAO 1970); noir : étage montagnard; grisé : étage collinéen humide occidental; petites croix : étage subméditerranéen occidental; pointillé : étage méditerranéen; triangles : steppes et pseudosteppes subarides.

Bioclimatic map (UNESCO-FAO 1970); black : mountain formations; grey : western wet submountain belt; cross : western submediterranean oaks and pines; dotted : mediterranean climate; triangles : steppes and tree pseudosteppes.

même type de résistance au froid en hiver. Le froid limite aussi l'extention des Termites au centre de l'Espagne (Monts ibériques).

Les autres lacunes correspondent à des zones sèches couvertes de steppes ou de pseudosteppes subarides. La lacune 2 est causée par un climat froid en hiver (entre 0 °C et 10 °C); la lacune 4 a un climat tempéré en hiver (entre 10 °C et 20 °C) et un indice d'Emberger supérieur à 25, elle a l'aspect d'un désert (désert d'Almería). La lacune 5 est caractérisée par un fort indice d'évapotranspiration potentiel, supérieur à 1 050.

B) Description des zones occupées par *Reticulitermes lucifugus* en Europe occidentale

L'aire biogéographique, limitée par les contraintes climatiques est très hétérogène. Elle peut être scindée en 3 grands ensembles (Fig. 2): un ensemble océanique tempéré (zones I et II), un ensemble subméditerranéen occidental (zones III a et VII) et un ensemble méditerranéen (zones III b, III c, IV, V, VI), subdivisé en sous-ensembles (Fig. 3).

- *Ensemble océanique tempéré.* Les zones I et II occupent l'étage occidental humide (P/ETP >0,75) dans lequel les zones sèches ont une tendance subméditerranéenne (chêne pubescent). L'extension de *Pinus pinaster* (espèce normalement présente sur le littoral) a été favorisée par l'homme dans les landes. Le climagramme place ces zones dans le type méditerranéen humide.
- *Ensemble subméditerranéen occidental.* Les zones III a et VII (Italie) couvrent l'étage des Chênes et des Pins subméditerranéens. Le rapport P/ETP est supérieur à 0,75. En Italie, les espèces forestières les plus abondantes sont le Chêne pubescent, *Quercus cerris*, *Quercus conferta* et *Quercus pedunculatus*. La zone IIIa (Galice) est caractérisée par l'existence de *Pinus mesogeensis* et *Pinus pinaster*. Dans le système d'Emberger, ces deux zones appartiennent à l'étage méditerranéen tempéré. La zone IIIa a des hivers plus froids (aux alentours de 0°C) que la zone VII (5°C environ).
- *Ensemble méditerranéen.* Cet ensemble est caractérisé par la présence des Chênes sempervirents occidentaux (*Quercus ilex* et *Quercus suber*) et de *Pinus pinea*. Le climagramme d'Emberger et sa représentation cartographique (Fig. 3) montrent qu'à l'ouest il y a passage progressif du climat humide puis tempéré (0,5 < P/ETP < 0,75) au climat semi aride. Au Sud et à l'Est (Zone IV et V) (0,2 < P/ETP < 0,5), le climat redevient tempéré au Nord, en Catalogne et en Roussillon (VI).

La superposition de la carte des zones climatiques et de l'aire de répartition des *Reticulitermes* révèle que les populations couvrent une surface en forme de V de la zone I à la zone VI. Les zones I et II (type océanique) et V, VI (type méditerranéen tempéré) varient peu, alors que les zones III et IV présentent un gradient climatique nord-sud. On a calculé le coefficient de corrélation entre

les distances normalisées des points centraux des zones I à VI (distances entre les projections de ces points centraux sur une ligne longeant les côtes) et les distances des barycentres zonaux du climagramme d'Emberger (chaque barycentre représente l'ensemble des points correspondant à chaque site de prélèvement dans la zone). Le coefficient de corrélation est de 0,479, pour 28 distances.

Entre les distances qui séparent les latitudes des points centraux et les distances des barycentres du climagramme, le coefficient de corrélation est de 0,805. Ils sont significatifs au risque 0,01.

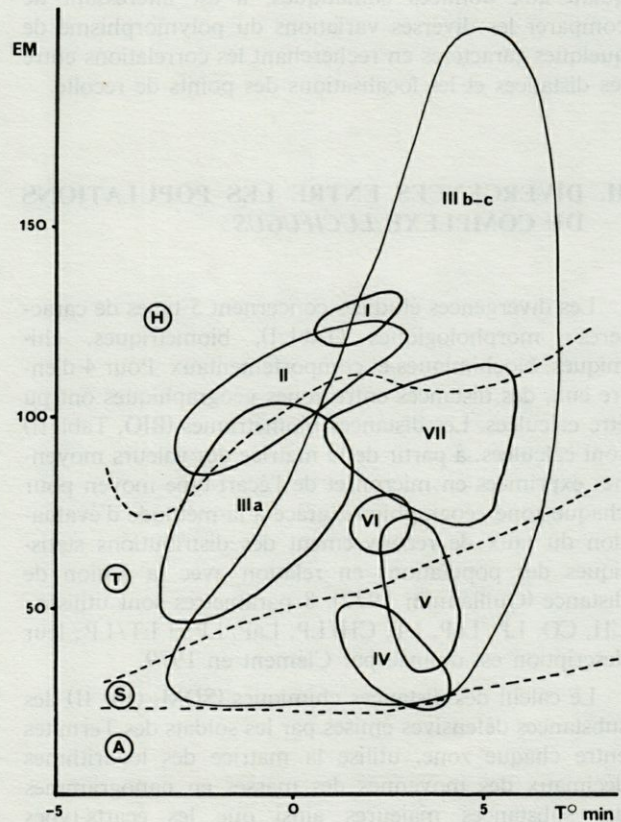


Fig. 4. - Climagramme d'Emberger des sites de récolte regroupés par zones géographiques. Abscisse : température du mois le plus froid, coordonnée : indice d'Emberger (EM). H : climat méditerranéen humide; T : climat méditerranéen tempéré; S : climat méditerranéen semi-aride.

$$EM = \frac{P \times 100}{2 ((M + m) \times (M - m))}$$

P = pluviométrie
 m = moyenne des minimums du mois le plus froid;
 M = moyenne des minimums du mois le plus chaud.

Climagram of collection areas. Abscissa : temperature of the coldest month; Ordinate : Emberger indice EM. H : humid mediterranean climate; T : temperate mediterranean climate; S : semi-arid mediterranean climate; A : arid mediterranean climate.

$$EM = \frac{P \times 100}{2 ((M + m) \times (M - m))}$$

P = pluviometry
 m = mean of minima of the coldest month; M = mean of minima of the warmest month.

Ces données climatiques doivent être considérées avec précaution; on s'aperçoit, en effet, que les zones occupées sont en fait formées de nombreux microclimats étroitement imbriqués; alors que l'indice d'Emberger est calculé d'après des mesures effectuées à l'air libre dans des villes proches des sites de récolte. Les Termites occupent des morceaux de bois dont les variations de température et d'humidité sont tamponnées. En première approximation, on peut considérer qu'il y a passage progressif d'un climat méditerranéen océanique humide à un climat méditerranéen tempéré des zones I à V puisque les sociétés se rencontrent surtout le long du littoral dans des bois de pins. Malgré ces imprécisions quant aux données climatiques, il est intéressant de comparer les diverses variations du polymorphisme de quelques caractères en recherchant les corrélations entre les distances et les localisations des points de récolte.

II. DIVERGENCES ENTRE LES POPULATIONS DU COMPLEXE *LUCIFUGUS*

Les divergences étudiées concernent 5 types de caractères: morphologiques (Tabl. I), biométriques, chimiques, biochimiques et comportementaux. Pour 4 d'entre eux, des distances entre zones géographiques ont pu être calculées. Les distances biométriques (BIO, Tabl. II) sont calculées, à partir de la matrice des valeurs moyennes exprimées en micron et de l'écart-type moyen pour chaque zone géographique, grâce à la méthode d'évaluation du taux de recouvrement des distributions statistiques des populations en relation avec la notion de distance (Guillaumin 1972). 8 paramètres sont utilisés: CH, CO, LP, LaP, LT, CH/LP, LaP/LP et LT/LP; leur description est donnée par Clément en 1979.

Le calcul des distances chimiques (SDM, tabl. II) des substances défensives émises par les soldats des Termites entre chaque zone, utilise la matrice des logarithmes décimaux des moyennes des masses en nanogrammes des substances majeures ainsi que les écarts-types moyens correspondants. Ce sont les alcanes et alcènes légers, le germacrène A, le géranyl linalool, des acétates et propionates et des alcanes et alcènes lourds (Parton, Howse, Baker et Clément, 1981). Les distances sont calculées comme les distances biométriques par la méthode décrite par Guillaumin en 1972.

La méthode décrite par Nei en 1972 a servi au calcul d'un second type de distance chimique (SDP, tabl. II). Elle concerne 4 groupes de substances défensives émises par les soldats (alcanes et alcènes légers, germacrène géranyl linalool, acétates et propionates), exprimées en pourcentage par rapport à la sécrétion totale.

C'est aussi la méthode de Nei (1972) qui a servi au calcul des distances enzymatiques (ENZ tabl. II) pour 5 allèles qui codent pour le locus Esterase 3 et 2 allèles qui codent pour le locus phosphatase acide 2 (Clément 1981a). Chaque locus est représenté par les fréquences de ses différents allèles dans chaque zone géographique.

Les variations des phéromones de contact sont fonction de l'indice d'agressivité (Clément 1981 b) de chaque population vis-à-vis d'une population type de *Reticulitermes santonensis*.

Les distances globales ont été calculées par la recherche des coefficients de ressemblance de Gower (1966) sur la matrice complète des moyennes des différents paramètres biométriques décrits précédemment dont la valeur en micron est divisée 10 fois, des fréquences moyennes des 4 substances défensives utilisées pour le calcul de SDP, exprimées par rapport à la sécrétion totale, des fréquences des 7 allèles enzymatiques pour 2 loci (Esterase 3 et phosphatase acide 2) et des valeurs moyennes de l'indice d'agressivité divisées 100 fois. Les différents paramètres après pondération, varient de 0 à 1 pour les substances défensives, les enzymes et l'agressivité. Les données biométriques varient de 0,6 à 2,4 avec des variations dans chaque groupe géographique de l'ordre de 10% au maximum.

Seules les moyennes de chacun des paramètres ont été utilisées car les diverses mesures ne proviennent pas de société identique.

Les coefficients de corrélation (Tabl. III) entre les distances phénotypiques et géographiques, ont permis de vérifier les éventuelles liaisons entre les variations des paramètres et les variations du climat. On a aussi confronté les données ressortant de l'analyse en coordonnées principales aux caractéristiques climatiques de chaque zone.

A) Morphologie

Le tableau I indique que seules les couleurs des tibias et du postclypeus varient en fonction de l'origine géographique des populations. Les tibias s'éclaircissent de la Charente au nord de l'Espagne alors que le postclypeus reste clair puis les tibias et le postclypeus noircissent progressivement en allant vers le sud et l'est. Les tibias s'éclaircissent ensuite progressivement dans le Roussillon, en Italie et en Yougoslavie alors que le postclypeus reste sombre (Fig. 5).

Ces variations suggèrent l'existence d'un cline nord-sud pour les zones I à VI bien que les différences puissent être uniquement phénotypiques et dépendre de la température extérieure durant la pigmentation qui suit la mue imaginale, ce qui expliquerait la forte variation entre les colonies des mêmes populations (EYF, PYF, BAF, UNF), étudiées plusieurs années de suite.

B) Biométrie

La variation des paramètres biométriques (Tabl. II (BIO) et Fig. 6 A) permet de regrouper les résultats acquis dans les zones I, II, III a, ainsi que dans les zones III b, III c, V, VI. Les points IV et VII se dissocient des 2 groupes.

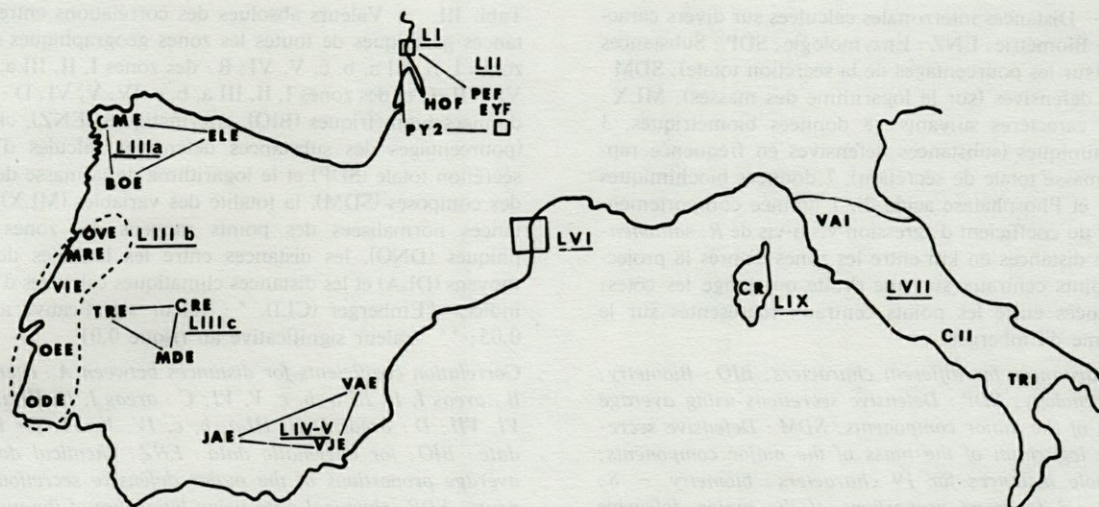


Fig. 5. — Sites de récolte des sexués ailés.
Collection sites of winged sexuals.

Tabl. 1. — Variations chromatiques des sexués ailés des populations de *Reticulitermes lucifugus*. Les numéros des zones renvoient à la fig. 1 et les identifications de colonies à la fig. 5.

Chromatic variations of winged sexuals in different populations of *Reticulitermes lucifugus*. Key for area as in fig. 1, key for colony as in fig. 5.

Zone	Colonie	TIBIA				POSTCLYPEUS					
		Jaune	Jaune Marron	Marron	Noir	Couleur			Niveau de son sommet par rapport à celui de la tête		
						Jaune	Marron	Noir	Dessous	Au même niveau	Dessus
I-II	LCF			+		+	+			+	+
	PYF		+	+		+				+	+
	EYF	+	+	+	+	+			+	+	
IIIa	CME	+				+					+
	BOE	+				+				+	
IIIb	OVE		+			+				+	
	CRE		+				+		+		
	VIE		+				+		+		
	ODE		+				+				+
IIIc	TRE		+			+	+				+
	MDE		+	+			+	+	+	+	
IV	JAE			+			+	+			+
	VJE				+		+	+			+
V	LJE				+		+		+	+	
	VAE				+			+		+	
VI	BAF		+	+			+	+	+	+	
	VNF		+	+				+		+	
VII	CII		+					+	+		
	TRI			+			+		+		
	MEI		+				+		+		
VIII	UDY	+						+		+	
IX	CR	+				+			+		

Tabl. II. - Distances interzonales calculées sur divers caractères; BIO : Biométrie; ENZ : Enzymologie; SDP : Substances défensives (sur les pourcentages de la sécrétion totale); SDM : Substances défensives (sur le logarithme des masses); MLX : sur les 19 caractères suivants : 8 données biométriques, 3 données chimiques (substances défensives en fréquence rapporté à la masse totale de sécrétion), 7 données biochimiques (Esterase 3 et Phosphatase acide 2), 1 donnée comportementale (valeur du coefficient d'agression vis-à-vis de *R. santonensis*); DNO : distances en km entre les zones d'après la projection des points centraux sur une droite qui longe les côtes; CLI : distances entre les points centraux représentés sur le climagramme d'Emberger.

Interzonal distances for different characters; BIO : Biometry; ENZ : Enzymology; SDP : Defensive secretions using average proportions of the major components; SDM : Defensive secretions using logarithm of the mass of the major components; MLX : Whole distances for 19 characters : biometry - 8; chemical - 3 (average proportions of the major defensive secretion components); Enzymatic - 7 (Esterase - 3 and Acid-phosphatase - 2); Ethology - 1 (aggressive indice against *R. santonensis*); DNO : Kilometric distances established on a line running parallel to the coast from the northern limit in France, down through Portugal and Spain to the eastern end of the Pyrenees; CLI : Climatic distances for central points of the different areas.

Couples de populations	B10	ENZ	SDP	SDM	MLX	DNO	CLI
I-II	1,01	0,019	-	-	0,9943	120	35
I-IIIa	1,97	0,454	-	-	0,9381	700	61
I-IIIb	3,51	-	-	-	-	920	76
I-IIIc	2,72	0,253	-	-	0,9646	920	76
I-IV	4,97	0,062	-	-	0,9435	1240	95
I-V	4,97	0,716	-	-	0,9055	1750	78
I-VI	3,16	0,808	-	-	0,9045	2160	54
I-VII	2,96	0,776	-	-	0,8851	3110	39
II-IIIa	2,54	0,327	0,010	0,15	0,9507	580	30
II-IIIb	4,08	-	-	-	-	800	54
II-IIIc	3,14	0,161	0,008	0,34	0,9762	800	54
II-IV	5,31	0,020	0,191	0,32	0,9560	1120	79
II-V	5,31	0,628	0,052	0,45	0,9100	1630	67
II-VI	3,28	0,728	0,022	2,29	0,9212	2040	46
II-VII	2,47	0,685	0,254	1,23	0,9116	2990	44
IIIa-IIIb	3,77	-	-	-	-	220	28
IIIa-IIIc	3,60	0,031	1 x 10 ⁻³	0,27	0,9913	220	28
IIIa-IV	5,31	0,256	0,302	0,35	0,9366	544	57
IIIa-V	5,31	0,115	0,016	0,40	0,9726	1050	51
IIIa-VI	3,46	0,166	0,061	2,19	0,9656	1460	32
IIIa-VII	2,89	0,321	0,385	1,15	0,9204	2410	50
IIIb-IIIc	1,87	-	-	-	-	230	0
IIIb-IV	2,59	-	-	-	-	320	29
IIIb-V	2,59	-	-	-	-	830	28
IIIb-VI	3,14	-	-	-	-	1240	16
IIIb-VII	4,35	-	-	-	-	2190	51
IIIc-IV	2,75	0,110	0,290	0,40	0,9478	310	29
IIIc-V	2,75	0,189	0,019	0,36	0,9668	550	28
IIIc-VI	1,82	0,235	0,057	2,06	0,9653	960	16
IIIc-VII	4,17	0,362	0,371	0,95	0,9242	1910	51
IV-V	-	0,592	0,500	0,69	0,8847	510	19
IV-VI	2,70	0,698	0,079	2,20	0,9025	920	40
IV-VII	5,56	0,707	0,004	0,80	0,8893	1870	60
V-VI	2,70	0,072	0,147	2,08	0,9693	410	20
V-VII	5,56	0,095	0,621	1,26	0,9132	1360	41
VI-VII	3,96	0,284	0,118	1,87	0,9466	950	24

Tabl. III. - Valeurs absolues des corrélations entre les distances génétiques de toutes les zones géographiques : A : des zones I, II, III a, b, c, V, VI; B : des zones I, II, III a, b, c, V, VI, VII; C et des zones I, II, III a, b, c, IV, V, VI; D : pour les données biométriques (BIO), enzymatiques (ENZ), chimiques (pourcentages des substances défensives calculés d'après la sécrétion totale (SDP) et le logarithme de la masse de chacun des composés (SDM), la totalité des variables (MLX), les distances normalisées des points moyens des zones géographiques (DNO), les distances entre les latitudes des points moyens (DLA) et les distances climatiques calculées d'après les indices d'Emberger (CLI). * : valeur significative au risque 0,05; ** : valeur significative au risque 0,01.

Correlation coefficients for distances between A : every areas; B : areas I, II, III a, b, c, V, VI; C : areas I, II, III a, b, c, V, VI, VII; D : areas I, II, III a, b, c, IV, V, VI; for biometric data : BIO; for enzymatic data : ENZ; chemical data using average proportions of the major defensive secretion components : SDP; chemical data using logarithm of the mass of the major defensive secretion components : SDM; whole data : MLX; standardized geographic distances between central points of each area : DNO; climatic distances from Emberger : CLI. * significant at the 5% level; ** significant at the 1% level.

		A							
n=36	n=21	B10	ENZ	SDP	SDM	MLX	DNO	DLA	CLI
		BIO	-	0,008	0,223	0,359*	0,317	0,240	0,509*
ENZ	0,341	-	0,054	0,260	0,833*	0,645*	0,154	0,112	
SDP	0,183	0,125	-	0,028	0,476*	0,155	0,224	0,016	
SDM	0,365	0,183	0,624*	-	0,140	0,282	0,439*	0,368*	
MLX	0,428*	0,976*	0,062	0,173	-	0,645*	0,198	0,175	
DNO	0,468*	0,853*	0,034	0,441*	0,837*	-	0,046	0,336	
DLA	0,680*	0,418	0,121	0,547*	0,493*	0,312	-	0,728*	
CLI	0,490*	0,567*	0,343	0,377	0,564*	0,464*	0,756*	-	

		C							
n=28	D	B10	ENZ	SDP	SDM	MLX	DNO	DLA	CLI
		BIO	-	0,098	0,306	0,246	0,349*	0,245	0,406*
ENZ	0,055	-	0,019	0,153	0,844*	0,769*	0,387*	0,458*	
SDP	0,244	0,100	-	0,159	0,625*	0,474*	0,402*	0,184	
SDM	0,450*	0,345	0,141	-	0,164	0,259	0,529*	0,395*	
MLX	0,314	0,873*	0,532*	0,166	-	0,851*	0,235	0,408*	
DNO	0,413*	0,637*	0,345	0,438*	0,520*	-	0,048	0,344	
DLA	0,720*	0,147	0,161	0,413*	0,372*	0,342	-	0,658*	
CLI	0,615*	0,111	0,104	0,343	0,203	0,479*	0,805*	-	

Le coefficient de corrélation entre les différentes latitudes des points centraux de prélèvement et les distances biométriques (BIO) est de 0,720 (significatif au risque 0,01). Pour ce calcul, les données qui concernent les populations de la zone VII qui s'isole de l'ensemble, ont été éliminées.

Le coefficient de corrélation entre les distances climatiques (CLI) et les distances biométriques (BIO) est de 0,615 (significatif au risque 0,01).

Le calcul société par société des distances par le D2 de Mahalanobis (Clément 1981 c) et un découpage selon la latitude des zones III et IV fait apparaître une bonne corrélation entre la valeur des distances et les subdivisions du climat méditerranéen selon Emberger. Une

variation clinale apparaît entre les zones I, II, III a, (climat collinéen humide) et la zone définie par le sud de III, de IV et de la zone V (climat méditerranéen semi-aride); la zone VI se rapproche alors du centre de la zone III (climat méditerranéen tempéré).

C) Agression

La corrélation entre les valeurs de l'agression *lucifugus-santonensis*, exclusion faite de VII et la distance en kilomètres entre les points moyens est de 0,91 (significatif au risque 0,01). L'agressivité entre *lucifugus* et *santonensis* croit en descendant vers le sud. Elle pourrait être due à des variations de phéromones de contact (Clément 1980).

D) Enzymologie

La variation enzymatique pour 2 loci (Estérase 3 et Phosphatase acide 2) fait apparaître une cline circulaire des zones I à VII. Le coefficient de corrélation entre les distances enzymatiques (ENZ) et les distances géographiques normalisées (DNO) est de 0,64 (significatif au risque 0,01); si l'on élimine la zone IV, le coefficient de corrélation devient 0,77 qui est significatif au risque 0,01.

Si l'on exclut également les distances qui concernent la zone VII, le coefficient de corrélation devient égal à 0,85. On peut d'autre part rassembler les points de l'analyse multivariée en 4 ensembles : I + II + IV, III a + III c, V + VI et VII (Fig. 6 B).

E) Substances défensives

Le calcul des distances chimiques a été effectué de deux façons :

1^{er} en calculant la distance selon Nei sur les pourcentages des différents composés rapportés au volume total de la sécrétion (SDP, Fig. 6 C); l'analyse en coordonnées principales montre que les groupes I, II, III a, III c, sont proches, ainsi que IV et VII, les groupes V et VI sont éloignés des autres.

2^e en calculant les distances d'après le taux de recouvrement en utilisant la moyenne des logarithmes des masses des différents composés (SDM), il révèle que (Fig. 6 D) le groupe VII et le groupe VI se différencient d'un ensemble qui varie de I à V progressivement sur le 3^e axe, à l'exception de IV. L'éloignement de VI est dû à l'absence de composés volatils chromatographiables dans la sécrétion de la glande frontale des soldats pour de nombreuses sociétés de cette zone.

On calcule les coefficients de corrélation entre le logarithme de la masse de chaque composé dans une société et la position géographique de cette société projetée sur une ligne qui suit la côte. Les coefficients de corrélation sont hautement significatifs pour les petits

alcènes, les sesquiterpènes et le diterpène (Parton, Howse, Baker, Clément 1981). Le cline est donc circulaire pour 3 groupes de composés des substances défensives.

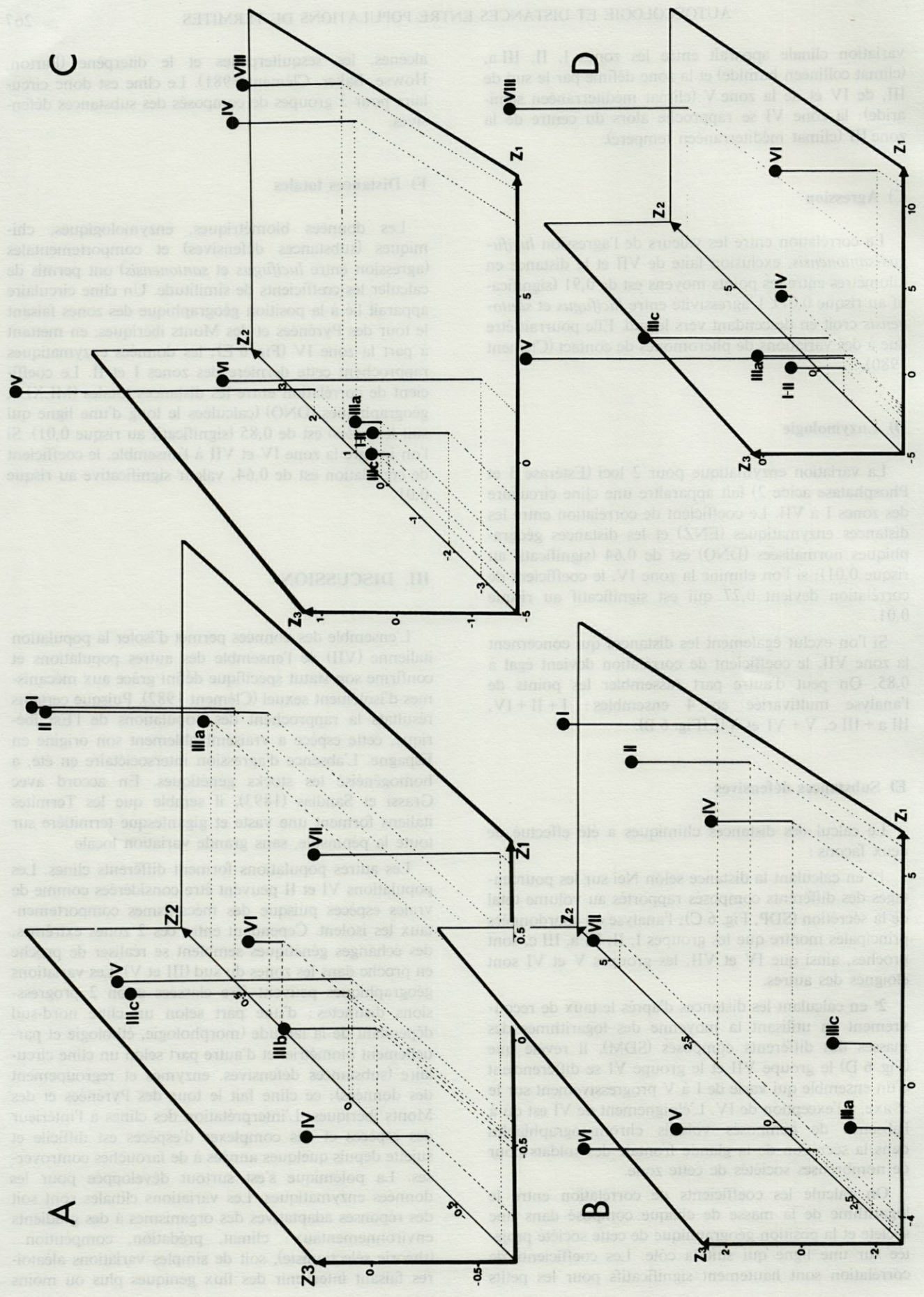
F) Distances totales

Les données biométriques, enzymologiques, chimiques (substances défensives) et comportementales (agression entre *lucifugus* et *santonensis*) ont permis de calculer les coefficients de similitude. Un cline circulaire apparaît lié à la position géographique des zones faisant le tour des Pyrénées et des Monts ibériques, en mettant à part la zone IV (Fig. 6 E); les données enzymatiques rapprochent cette dernière des zones I et II. Le coefficient de corrélation entre les distances totales (MLX) et géographiques (DNO) (calculées le long d'une ligne qui suit les côtes) est de 0,85 (significatif au risque 0,01). Si l'on intègre la zone IV et VII à l'ensemble, le coefficient de corrélation est de 0,64, valeur significative au risque 0,01.

III. DISCUSSION

L'ensemble des données permet d'isoler la population italienne (VII) de l'ensemble des autres populations et confirme son statut spécifique défini grâce aux mécanismes d'isolement sexuel (Clément 1982). Puisque certains résultats la rapprochent des populations de l'Est ibérique, cette espèce a vraisemblablement son origine en Espagne. L'absence d'agression intersociétaire en été, a homogénéisé les stocks génétiques. En accord avec Grassi et Sandias (1893), il semble que les Termites italiens forment une vaste et gigantesque termitière sur toute la péninsule, sans grande variation locale.

Les autres populations forment différents clines. Les populations VI et II peuvent être considérées comme de vraies espèces puisque des mécanismes comportementaux les isolent. Cependant entre ces 2 zones extrêmes, des échanges génétiques semblent se réaliser de proche en proche dans les zones du sud (III et V). Les variations géographiques peuvent être classées selon 2 progressions distinctes : d'une part selon un cline nord-sud dépendant de la latitude (morphologie, éthologie et partiellement biométrie) et d'autre part selon un cline circulaire (substances défensives, enzymes et regroupement des données); ce cline fait le tour des Pyrénées et des Monts ibériques. L'interprétation des clines à l'intérieur des espèces et des complexes d'espèces est difficile et sujette depuis quelques années à de farouches controverses. La polémique s'est surtout développée pour les données enzymatiques. Les variations clinales sont soit des réponses adaptatives des organismes à des gradients environnementaux : climat, prédation, compétition... (théorie sélectionniste), soit de simples variations aléatoires faisant intervenir des flux génétiques plus ou moins



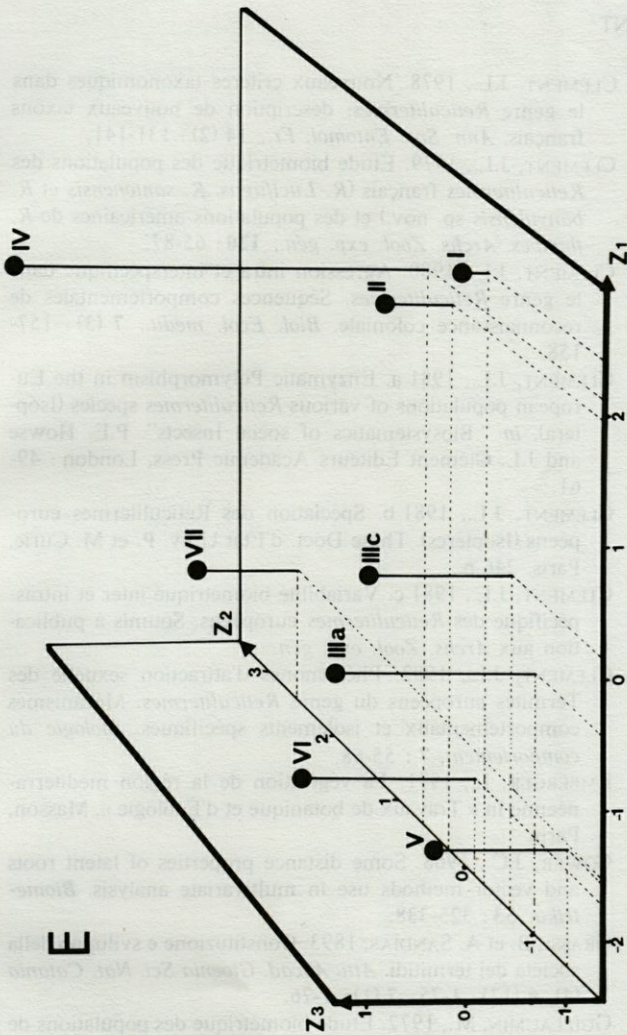


Fig. 6. — Représentation des trois premières coordonnées principales des points centraux des populations de *R. Lucifugus*. A : d'après les distances biométriques (BIO); B : d'après les distances enzymatiques (ENZ); C : d'après les distances chimiques (SDM); E : d'après les distances totales (MLX).
The three first principal components of central points of *R. lucifugus* populations for : A : biometric distances (BIO); B : enzymatic distances (ENZ); C : chemical distances (SDP); D : chemical distances (SDM); E : whole distances (MLX).

rapides entre les populations (théorie neutraliste développée par Kimura et Ohta en 1971). Dans le complexe d'espèces *lucifugus*, le cas du cline circulaire des substances défensives est le plus simple; en effet ces variations sont immédiatement liées à un moyen de défense et les pressions de sélection interviendraient directement sur ce polymorphisme. La corrélation avec la distance géographique (donc le climat) peut s'expliquer par des différences d'espèces prédatrices ou compétitrices dont les aires de distribution sont sous la dépendance du climat. Pour confirmer cette hypothèse il faut tester ces substances contre les prédateurs réels des diverses populations. Des expériences actuellement en cours laissent supposer que les terpènes découverts sont de bons insecticides. Les effets répulsifs et antibiotiques seront ensuite recherchés.

La variation du locus enzymatique de l'estérase 3 (Clément 1981 a) est plus difficile à interpréter. Le cline circulaire pourrait être dû aux variations climatiques qui ont un cline identique. La non linéarité de la variation en III est facilement explicable si l'on considère que les sites de prélèvement occupent des microclimats et surtout que les sociétés de cette zone sont fondées, en majorité, par un seul couple de reproducteurs ailés (Clément, 1981 a). On n'a, en fait, étudié qu'un faible nombre de producteurs. L'homogénéité des résultats en II et VII s'explique par l'ouverture des sociétés en été (Clément, 1981 b) qui permet les échanges de reproducteurs néoténiques et qui tend à homogénéiser les génotypes dans l'ensemble de chaque zone. La faible distance entre I, II et IV est difficilement conciliable avec une hypothèse sélectionniste puisque les climats de ces 2 zones sont diamétralement opposés. Il faut d'autre part considérer que l'estérase 3, qui possède des allèles diagnostiques, détermine à elle seule la distance génétique. Les allèles communs à IV et II ne le sont peut-être qu'en apparence vu la « rusticité » des méthodes employées. En effet l'électrophorèse sur gel n'est intéressante que lorsqu'il y a des différences de vitesse de migration. L'identité des vitesses n'implique absolument pas l'identité structurale donc fonctionnelle. Des travaux utilisant des méthodes électrophorétiques plus fines (Isofocusing par exemple) seront mis en œuvre et permettront peut-être de différencier des allèles. L'absence en Italie de la totalité des allèles présents en III a peut s'expliquer par l'origine des populations, venant de l'est de la péninsule ibérique après la dernière glaciation. L'allèle C de l'estérase 3 fut favorisé en Italie comme en III a.

La variation des données biométriques (Clément 1981 c) étudiée société par société affecte dans la Péninsule ibérique et en France, très précisément les variations climatiques de la zone méditerranéenne en formant un cline Nord-Ouest – Sud-est. L'explication de ce phénomène et surtout l'expérimentation sont difficiles. La distinction de la population italienne semblerait plaider en faveur d'une neutralité de ces allèles liée à une dérive génétique. Les théories neutralistes seraient plus aptes à expliquer les données morphologiques et comportementales. On peut considérer le cline nord-sud comme le

résultat d'une extension de l'aire de répartition, lié à un faible flux génique. Les échanges à longues distances entre les sociétés sont difficiles : les fondateurs doivent constamment former un couple (Clément, 1981 b) donc s'attirer mutuellement de loin par leurs phéromones ou marcher en tandem longtemps. Il existe, en outre, des goulots d'étranglement entre certaines zones (Pays Basque entre les zones II et III a et diverses Sierra entre les zones III et V); la zone de plus grande diversité pourrait alors être considérée comme le centre d'origine des populations. On peut envisager que la population IV serait reliée depuis peu aux autres; le cline nord-sud s'expliquerait alors par une introgression graduelle liée à un faible flux génique.

IV. CONCLUSIONS

L'aire de répartition des populations des Termites du complexe *Reticulitermes lucifugus* couvre des zones bioclimatiques fort variables qui forment, si l'on excepte les populations italiennes, un cline circulaire autour des Pyrénées et des Monts ibériques. Les populations varient pour de nombreux caractères. Leurs distances génétiques forment des distributions clinales soit linéaires, soit circulaires. Les clinés circulaires (substances défensives et enzymologie) et semi-circulaires (biométrie) pourraient être causés par des différences de valeur adaptative des divers allèles. Des essais expérimentaux seront tentés sur les substances défensives pour vérifier le pouvoir insecticide, répulsif et antibiotique vis-à-vis des différents prédateurs et compétiteurs de chaque zone. Cette hypothèse s'avère plus difficile à vérifier pour les alléomorphes enzymatiques puisqu'il faudrait les isoler et calculer leurs vitesses et constantes d'activité dans diverses conditions (température, ...). On peut penser que les variations morphologiques et biométriques, difficiles à interpréter, puissent résulter de l'apport d'une population venant du sud dont la dilution des gènes soit lente ou bien puissent être liées à d'autres gènes sélectionnés par les facteurs du milieu.

BIBLIOGRAPHIE

- CLÉMENT, J.L., 1977. Écologie des *Reticulitermes* français; position systématique des populations. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **102** (2) : 169-185.
- CLÉMENT, J.L., 1978. Nouveaux critères taxonomiques dans le genre *Reticulitermes*: description de nouveaux taxons français. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, **14** (2) : 131-141.
- CLÉMENT, J.L., 1979. Étude biométrique des populations des *Reticulitermes* français (*R. Lucifugus*, *R. santonensis* et *R. banyulensis* sp. nov.) et des populations américaines de *R. flavipes*. *Archs. Zool. exp. gén.*, **120** : 65-87.
- CLÉMENT, J.L., 1980. Agression intra et interspécifique dans le genre *Reticulitermes*. Séquences comportementales de reconnaissance coloniale. *Biol. Ecol. médit.*, **7** (3) : 157-158.
- CLÉMENT, J.L., 1981 a. Enzymatic Polymorphism in the European populations of various *Reticulitermes* species (Isoptera), in "Biosystematics of social Insects". P.E. Howse and J.L. Clément Éditeurs Academic Press, London : 49-61.
- CLÉMENT, J.L., 1981 b. Spéciation des Réticulitermes européens (Isoptères). Thèse Doct. d'État Univ. P. et M. Curie, Paris. 246 p.
- CLÉMENT, J.L., 1981 c. Variabilité biométrique inter et intraspécifique des *Reticulitermes* européens. Soumis à publication aux *Archs. Zool. exp. gén.*
- CLÉMENT, J.L., 1982. Phéromones d'attraction sexuelle des Termites européens du genre *Reticulitermes*. Mécanismes comportementaux et isolements spécifiques. *Biologie du comportement*, **7** : 55-68.
- EMBERGER, L., 1971. La végétation de la région méditerranéenne in « Travaux de botanique et d'Écologie », Masson, Paris.
- GOWER, J.C., 1966. Some distance properties of latent roots and vector methods use in multivariate analysis. *Biometrika*, **53** : 325-338.
- GRASSI, B. et A. SANDIAS, 1893. Costituzione e sviluppo della societa dei termitidi. *Atti. Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania* (4), **6** (13) : 1-75; **7** (1) : 1-76.
- GUILLAUMIN, M., 1972. Étude biométrique des populations de *Pyrgus carlinae* et de *P. Cirsii*. I Méthode simple d'évaluation du taux de recouvrement des distributions statistiques de deux populations en relation avec la notion de distance. *Archs. Zool. exp. gén.* **113** : 579-606.
- KIMURA, M. et T. OTHA, 1971. Theoretical aspects of population genetics. Princeton : Princeton University Press.
- LEFEBVRE, J. 1980. Introduction aux analyses statistiques multidimensionnelles. Masson, 259 pages.
- NEI, M., 1972. Genetic distance between populations. *Ann. Natur.*, **106** : 283-292.
- PARTON, A.H., P.E. HOWSE, R., BAKER, J.L. CLÉMENT., 1981. Variation in the chemistry of the frontal gland sécrétion of european *Reticulitermes* species. In « Biosystematics of social Insects » P.E. HOWSE and J.L. CLÉMENT Éditeurs, Academic Press, London : 193-209.
- PENMAN, H.L., 1953. The physical basis of irrigation control. *report 13 th Int. Hort. Congr.*, **2** : 913-924. London Royal Horticultural Society.
- UNESCO - FAO. 1970. Étude écologique de la zone méditerranéenne. Carte de la végétation de la région méditerranéenne. Unesco.