



Xyleborus monographus femelles (3 à 3,5 mm de long) dans leurs galeries - Cliché Hervé Bouyon

Par Christophe Bouget

Les scolytes xylébores jardiniers consanguins...

Les scolytes (Col. Curculionidés) de la tribu des Xyleborini, cultivateurs de champignons dans le bois depuis 30 millions d'années, figurent parmi les plus anciens agriculteurs sur Terre. Avec 1 200 espèces réparties en 30 genres, dont celui des *Xyleborus* riche de 500 espèces, c'est aujourd'hui le groupe d'insectes jardiniers le plus diversifié. Plusieurs espèces sont en nette expansion géographique, certaines sont même invasives. Leur mode de vie est extraordinaire à de nombreux égards. Dans leurs galeries, ils entretiennent des jardins de champignons, dans le cadre d'une symbiose obligatoire aux 2 partenaires. Les femelles y dominent outrageusement, les frères s'y reproduisent incestueusement avec leurs sœurs, tandis que mère et filles coopèrent à la gestion du jardin, en signe d'une eusocialité émergente.

■ **SYMBIOSE ET JARDINS À CHAMPIGNONS**
Les xylébores sont de faux xylophages. Chez la plupart d'entre eux, le cycle est le suivant. Au printemps, une femelle seule creuse un tunnel d'entrée vertical de 1 à 3 cm de profondeur dans l'aubier d'une pièce de

bois, puis fore un réseau de galeries perpendiculaires, dans lesquelles elleensemence un jardin de champignons et pond une quarantaine d'œufs. Le développement des larves dure 1 à 2 mois. Elles se nourrissent d'un champignon

consommateur de bois dénommé « Ambrosia », que la femelle cultive dans ces galeries noircies par le mycélium. Si la femelle fondatrice disparaît avant l'éclosion de la première ponte, les larves meurent et le jardin décrépite. Le cycle de reproduction est annuel. Après la nymphose, les adultes restent immobiles dans les galeries pendant l'automne et l'hiver. Au printemps suivant, les mâles d'abord, puis les femelles, émergent dans une chambre natale commune. Seules les femelles sortiront finalement de la pièce de bois.

À la différence de nombreux insectes xylophages, qui digèrent le bois grâce à des partenaires symbiotiques internes à leur tube digestif (bactéries, champignons, protozoaires), les xylébores entretiennent une symbiose nutritionnelle externe avec



Xyleborus monographus femelle - Cliché Hervé Bouyon

des champignons mutualistes (*Raffaelea*, *Ambrosiella*...). La femelle ensemence initialement les parois des galeries en projetant des spores fongiques provenant de ses mycanges (ou mycangia), des fossettes ceinturées de poils dans la cuticule, situées sur le thorax ou à proximité des mandibules. Ces mycanges sont souvent associés à des glandes qui sécrètent des substances favorables aux spores. Le mycélium tapisse le bois et fructifie par endroits en grappes de spores sans fonction reproductrice, les conidiospores, riches en nutriments et avidement broutés par les adultes et les larves de xylébores. La symbiose est obligatoire pour l'insecte, qui se nourrit exclusivement du champignon, et pour le champignon, qui a perdu son mode de reproduction autonome et se propage grâce à l'insecte. Après le départ des scolytes, le champignon symbiotique *Ambrosia* décroît dans la galerie au profit d'autres champignons opportunistes. Les femelles xylébores opti-

misent les conditions de développement du champignon, en creusant et nettoyant les galeries, en expulsant les déchets, en fertilisant le substrat avec leurs déjections, en régulant le microclimat par obturation/ouverture des tunnels. Les larves participent à ces tâches, ce qui est exceptionnel chez les insectes holométaboles¹. Elles élargissent les galeries en larges chambres, nettoient les autres membres de la colonie ou les parois pour éviter les moisissures indésirables et éliminent les déchets des galeries.

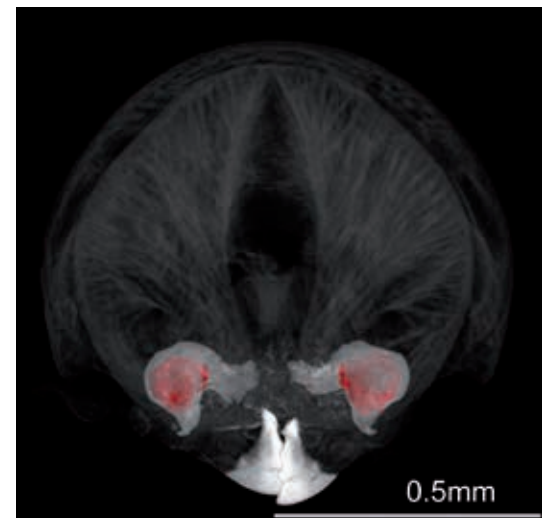
L'intervention du scolyte sur le cortège des autres champignons, levures et bactéries présents dans les jardins est méconnue. Un rôle antibiotique de certaines bactéries contre les champignons filamenteux concurrents est présumé sans avoir été démontré.

À l'issue de leur développement larvaire et de leur nymphose, les femelles quittent leur galerie natale après avoir rempli leurs mycanges de spores de champignons. Cette transmission du symbiote, maternelle et verticale, a favorisé la co-évolution et la spécificité de l'association entre l'insecte et le champignon.

Les communautés de champignons associés aux xylébores ne sont connues que pour quelques espèces de scolytes. Leurs interactions demeurent intrigantes. Le schéma simple d'une inoculation de monocultures clonales d'un champignon sélectionné est probablement plus complexe dans la nature. Chez *Xyleborinus saxesenii* d'Europe, on a détecté deux espèces mutualistes, plusieurs espèces commensales et 1 ou 2 de champignons pathogènes dans les galeries actives. Chez les xylébores du genre *Diuncus* d'Asie, les femelles n'ont pas de mycanges et ne transportent donc pas les spores du champignon mutualiste : elles le volent à une autre espèce ! En fait, elles creusent leur galerie à proximité de celle d'une autre espèce et profitent de la colonisation du champignon voisin pour ensemencer leur jardin. Cette stratégie leur évite d'avoir à sélectionner un bois idoine, en profitant directement d'une implantation déjà réussie.

■ CLONAGE, CONSANGUINITÉ ET SOCIALITÉ

Comme nous l'avons précisé précédemment, les rares mâles émergent quelques jours plus tôt que leurs sœurs dans la chambre



Mycanges de *Premnobius* sp. (en rouge) vus au scanner. En bas et en blanc, les mandibules
Cliché Craig Bateman and Jiri Hulcr

1. C'est le cas aussi chez les Platypes. À relire : « Prendre soin des jeunes (2^e partie), par Alain Fraval, *Insectes* n°153, 2009(2), en ligne à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i153-fraval2.pdf



Anisandrus dispar mâle (environ 2 mm de long) et une femelle creusant une galerie dans un prunier (environ 3 à 3,5 mm) - Clichés Remi Coutin-OPIE

familiale. En fait, ils les y attendent impatientement pour s'accoupler. Les femelles fécondées essaient ensuite hors de la pièce de bois pour aller creuser une galerie de ponte ailleurs. Moins de 3% des femelles ne sont pas fécondées par l'un de leurs frères, mais par un mâle d'une autre famille qui a traversé la pièce de bois pour rejoindre une autre cellule familiale que la sienne. Le taux de consanguinité est par conséquent très fort.

Chez les xylébores, le dimorphisme sexuel est accentué ; les mâles sont beaucoup plus petits, leurs ailes sont tronquées ou absentes et leur vie courte est cantonnée à la pièce de bois qui les a vu naître, tandis que les femelles sont plus grandes et ailées, donc capables de voler.

La proportion des sexes est très biaisée en faveur des femelles : 1 mâle pour 5 à 30 femelles, selon les espèces.

Cette configuration est en partie liée au système d'appariement familial clos. En effet, d'après l'hypothèse de « Local Mate Competition » (LMC) formulée par Hamilton dès 1967, comme les frères sont en compétition pour la fécondation de leurs

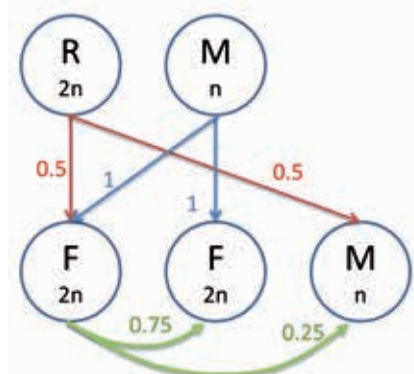
sœurs, seuls quelques mâles suffisent. La femelle fait donc une économie de mâles, en ne produisant que quelques fils. Un cas de figure analogue a été observé chez les guêpes *Blastophaga* (Hym. Agaonidés) qui pollinisent les figuiers.

La reproduction des xylébores présente une autre particularité majeure. Comme chez les Hyménoptères sociaux (fourmis, abeilles, guêpes), la femelle contrôle le sexe de sa progéniture en régulant la fécondation de ses ovules. Un ovule fécondé se développera en femelle, alors qu'un ovule non fécondé donnera un individu mâle. Dans ce système « haplodiploïde », le mâle provient donc d'une parthénogénèse dite « arrhénotoque ». Le coefficient d'apparement de ce « fils à maman » avec sa génitrice est de 100%. En cas d'accouplement unique pour la mère, et donc de fécondation par un lot de spermatozoïdes provenant d'un seul mâle, l'apparement est de 50% entre mère et fille, et de 75% entre sœurs (fig. ci-contre).

Ces constats ont permis à Hamilton d'émettre en 1964 sa théorie

de la fitness inclusive² pour expliquer l'émergence de comportements altruistes et coopérants entre les individus apparentés d'Hyménoptères sociaux. Ces comportements favorisent en effet la propagation des gènes d'un individu à travers ses proches plutôt que ses descendants. En d'autres termes, une fille assure ici une plus grande transmission de ses gènes en aidant sa mère à produire davantage de sœurs qu'en ayant elle-même des filles.

C'est ce qu'on remarque dans les nids de fourmis, d'abeilles ou de bourdons sociaux, où les ouvrières coopèrent à l'élevage de leurs sœurs plutôt qu'elles ne quittent leur nid natal pour se reproduire. Chez les xylébores, de tels comportements sociaux, de tels comportements sociaux entre individus apparentés ont également été observés, une ex-



Coefficients d'apparement entre parents et descendants, dans le système de reproduction haplodiploïde des scolytes Xylébores, dont les mâles proviennent d'œufs non fécondés, et les femelles d'œufs fécondés

2. On peut traduire fitness par succès reproducteur. C'est le nombre de descendants viables et reproducteurs d'un individu, ou plus globalement le nombre de copies d'un gène porté par un individu dans l'ensemble de sa descendance. La fitness inclusive est la somme de la fitness propre de l'individu et de la fitness indirecte obtenue à travers les individus apparentés.



Émergence de *Xylosandrus germanus* sur un tronc - Cliché Louis-Michel Nageleisen, Département de la Santé des Forêts, Bugwood.org, licence CC-A 3.0



Rejets de sciure de galeries de *Xyleborus glabratus* sur un tronc d'avocatier de Caroline - Cliché Albert (Bud) Mayfield, USDA Forest Service, Bugwood.org, licence CC-A 3.0

ception chez les Coléoptères ! En effet, chez *Xyleborinus saxesenii* par ex., une proportion des filles qui se sont déjà accouplées avec un de leurs frères, retardent leur dispersion pendant plusieurs semaines et aident leur mère à la culture du champignon et au soin des autres larves (leurs sœurs...). On assiste alors à un cas unique chez les insectes à métamorphose complète : des générations d'adultes cohabitent (on les dit « philopatriques ») et des larves coopèrent à l'entretien des jardins vivriers familiaux et à la protection des galeries. Seuls les mâles ne participent pas à ces tâches. Ce comportement a un coût sur la reproduction directe des xylébores filles. Chez *X. affinis*, on a mesuré que les filles qui avaient essaimé rapidement sans stationner dans leur galerie natale produisaient davantage d'œufs que celles qui avaient participé à la gestion du nid natal avant de partir. Mais les bénéfiques indirects d'avoir aidé à produire davantage de sœurs doivent être intégrés au bilan reproducteur global des secondes.

Ces comportements de solidarité inter-générationnelle peuvent aussi contribuer à expliquer la sur-représentation des femelles dans les populations, via l'hypothèse de « Local Resource Enhancement » (LRE) formulée

par Taylor en 1981, en complément de l'hypothèse de LMC. En d'autres termes, comme il y a un gain indirect de fitness pour les filles à aider – au moins temporairement – leur mère à produire d'autres sœurs, la mère a intérêt à produire davantage de filles coopérantes que de fils.

■ LES XYLÉBORES

À LA CONQUÊTE DE LA TERRE

Le mode de reproduction des xylébores facilite la colonisation de nouveaux habitats. Une seule femelle fécondée suffit en effet pour implanter une nouvelle population, favorisée par la production clonale de mâles et par les accouplements en famille. Il paraît évident que ce système de reproduction très consanguin et partiellement clonal est peu adaptatif en bras-

sant peu les génomes. Les généticiens estiment toutefois que, chez ces espèces à forte consanguinité, les allèles délétères ou les combinaisons de gènes défavorables ont été éliminés du génome par une forte pression de sélection au cours de la longue histoire des lignages. Ce déficit de brassage génétique ne semble donc pas ralentir la capacité des xylébores à conquérir des milieux variés. De plus, leurs champignons symbiotiques sont souvent généralistes et aptes à croître sur de nombreuses essences d'arbres hôtes. Certains *Xyleborus* semblent même capables d'acquiescer les champignons symbiotiques des xylébores indigènes. Les xylébores sont donc souvent polyphages et colonisent des arbres d'essences variées.



Femelle de *Xyleborus glabratus* (environ 2 mm de long) - Cliché © Stephen Ausmus, USDA-ARS

L'élevage des Xylébore en tubes au laboratoire

Depuis les années 1970, les Xylébore sont élevés en tubes dans un substrat artificiel composé de sciure et de gélose d'agar-agar (photo ci-contre), préalablement stérilisée à l'autoclave. Après leur introduction dans le tube, les scolytes forent des galeries visibles par transparence et permettant l'observation. L'élevage de plusieurs espèces (*Xylosandrus germanus*, *Xyleborinus saxesenii*, *Xyleborus ferrugineus*...) a ainsi été conduit avec succès, si bien que les xylébore constituent un intrigant modèle de laboratoire pour étudier la symbiose entre insectes et champignons ou l'émergence des relations sociales.



Élevage de scolytes (*Xyleborinus saxesenii*) en tube, au laboratoire. Les galeries avec les larves, les nymphes et les femelles adultes sont bien visibles - Cliché Peter Biedermann

Ces insectes sont généralement des ravageurs secondaires : ils occupent de préférence les troncs d'arbre fraîchement morts, les souches fraîches et les arbres affaiblis. Ils causent des dommages importants sur les grumes récemment abattues, en affectant la qualité du bois par une piqûre noire. En cas de forte pullulation, ils infestent aussi les arbres sains et certaines espèces causent des dégâts en arboriculture (cf ci-après).

Certains xylébore figurent parmi les insectes les plus largement répandus sur Terre. *Xyleborus affinis*, *X. perforans*, et *X. compactus* peuvent être trouvés dans toutes les régions tropicales, y compris sur des îles isolées comme Hawaï ou la Nouvelle-Calédonie. Cette ample distribution est souvent antérieure à l'influence de l'homme. En revanche, le

commerce de bois a récemment favorisé l'expansion d'espèces autostoppeuses invasives sur différents continents. Les trois quarts des scolytes exotiques implantés en Amérique du Nord sont des xylébore introduits, au premier rang desquels les invasifs asiatiques *Xylosandrus germanus* et *X. crassiusculus*. Ces deux espèces ont été respectivement détectées en France depuis 1984 et 2014. *Xyleborus glabratus*, récemment introduit avec son champignon symbiotique *Raffaelea lauricola* dans le Sud des États-Unis, dévaste les plantations d'avocat de Floride depuis 2009 et menace les forêts californiennes. À l'inverse, les deux espèces eurasiatiques *Anisandrus dispar* et *Xyleborinus saxesenii* ont été accidentellement introduites en Amérique du Nord depuis plu-

sieurs décennies sans adopter un tempérament invasif.

Les xylébore sont d'élégants modèles d'étude, dont l'observation attentive, grâce à des techniques d'élevage simples mais performantes, permet de mieux comprendre de nombreux concepts de la biologie évolutive appliqués aux insectes. ■

L'auteur

Christophe Bouget : Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture (Irstea), Unité « Écosystèmes forestiers », domaine des Barres 45290 Nogent-sur-Vernisson
Courriel : christophe.bouget@irstea.fr

Liens utiles

The Ambrosia Symbiosis : www.ambrosiasymbiosis.org
Sociality in ambrosia beetles : [//behav.zoology.unibe.ch/index.php?pp=55&p=46](http://behav.zoology.unibe.ch/index.php?pp=55&p=46)