

LA SELECTION DE PARENTELE ET L'ORIGINE PHYLOGENETIQUE
DE L'ASSOCIATION POLYGYNE CHEZ LES *POLISTES*

par
Jacques GERVET et Michel PRATTE

C.N.R.S. - I.N.P. 5
8.P. 71, F-13277 Marseille Cedex 9

Resumé: La sélection de parentèle moyennant quelques hypothèses complémentaires, a été invoquée par M.-J.WEST pour expliquer l'association polygyne chez les *Polistes*. Ce modèle est couramment utilisé pour guider l'analyse des conduites sociales chez les *Polistes*. Au prix d'autres hypothèses, nous présentons un modèle, dit de sélection d'affinité, qui nous paraît mieux adapté, et tentons d'en dégager des suggestions pour l'étude de l'Evolution du Comportement.

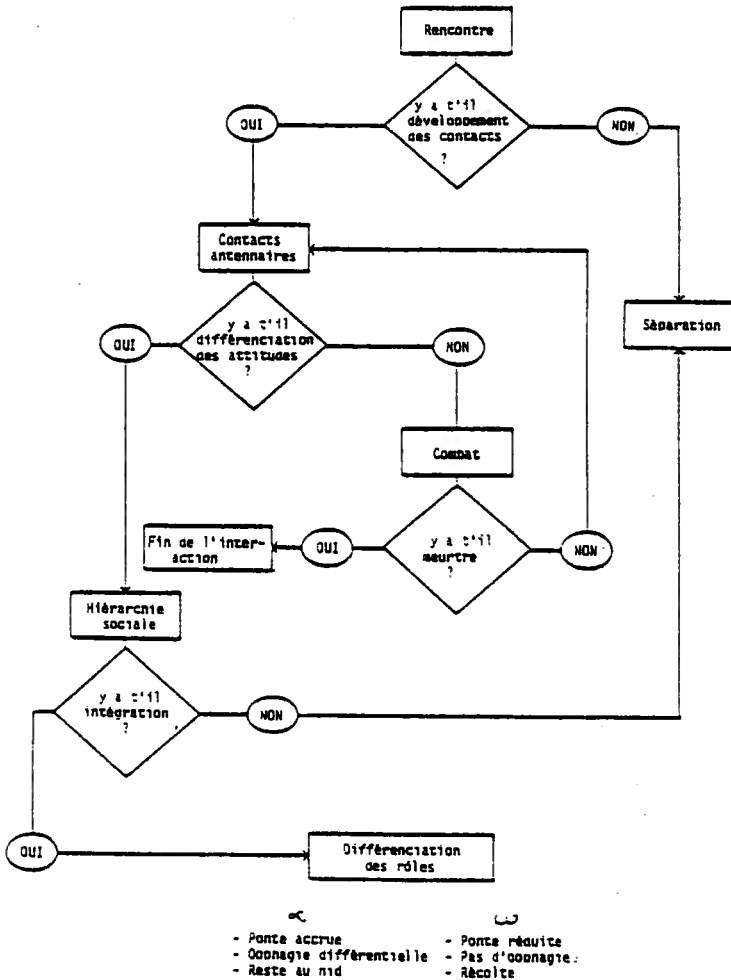
Mots clés: *Vespidae*, *Polygynie*, *Polistes*, *selection de parentèle*.

Summary: Kin-selection and phylogenetic origin of polygynous association in the *Polistes*.

Among certain species of *Polistes* wasps, as with other *Vespidae*, polygynous nest foundation is known to often take place: several females form an association in order to found a colony. a certain division of labour occurs in that the dominant foundress produces nearly all the of spring whereas the subordinates are responsible for foraging. HAMILTON found this behaviour hard to reconcile with evolutionary theory, since kin-selection did not convincingly explain how subordinate wasps come to forget their own reproduction in order to care for larvae which are less closely related to them than their own progeny would have been. The model proposed by M.-J.WEST overcomes this difficulty mathematically by showing that a "genetic advantage" can be derived by the subordinate foundress on two conditions: that the main egg-layer and the subordinate wasp are closely related genetically; and that the subordinate wasp's own fecundity is weak. In this paper, a slightly different model is proposed which does not necessarily exclude the one described above. According to our model, which is based on affinity selection, a prerequisite for the successful founding of a colony is the presence of an appropriate behavioural trait in all its members. From the evolutionary point of view, it thus becomes unnecessary to search for the conditions under which the behaviour typical of subordinates spreads through the population. The point is now to find the conditions favouring the constant enhancement, within the population, of a character which, depending on how it is controlled by immediate factors, will result in behaviour

which is either that of a dominant foundress or that of a subordinate female. This model, which is naturally not incompatible with possible kin-selection mechanisms, seems to hold two advantages: 1) it is based on a seemingly reasonable hypothesis concerning social behaviour; 2) and it brings the evolutionary problem to bear on the population as a whole rather than on an individual animal. The main difference with respect to M.-J. WEST's formula is that parameter r , representing the degree of *genetic relationship*, disappears and is replaced by the *affinity condition*.

Key-words: *kin-selection*, *Vespidae*, *Polistes*, *polygyny*.



1° PRESENTATION DU PROBLEME

Chez certaines espèces de *Pcolistas*, et d'ailleurs chez divers autres Vespides, la fondation est souvent polygyne: à la différence du cas typique, plusieurs reines s'associent soit pour une fondation en commun (fondation polygyne), soit par intégration d'une nouvelle reine à un guêpier pré-existant. On sait depuis longtemps (PARDI, 1942; DELEURANCE, 1946) qu'il existe entre ces reines une différenciation des rôles et, il y a une vingtaine d'années, j'ai montré moi même la spécialisation dans la ponte d'une seule guêpe, la pondeuse principale, tandis que les autres, jouant un rôle d'auxiliaire, produisent peu de descendants.

Le mécanisme évolutif par lequel une telle polygynie est maintenue n'est pas évident et HAMILTON se disait embarrassé par ce cas: à la différence des ouvrières qui soignent leurs soeurs, les auxiliaires ne s'occupent au mieux que de leurs nièces. On ne comprend donc pas par quel processus la sélection naturelle conserve (voire crée?) un comportement qui les exclut de la reproduction.

M.-J. WEST a proposé une solution basée sur un processus de sélection de parentèle; si elle est apparentée à la guêpe jouant le rôle de pondeuse principale, l'auxiliaire peut avoir intérêt à la vie polygyne si le surplus de descendance obtenu grâce à son aide est notablement plus fort que la descendance qu'elle aurait eue en fondant pour son propre compte; le surplus doit être d'autant plus important que les guêpes sont moins étroitement apparentées, donc plus éloignées génétiquement.

M.-J. WEST démontre ainsi qu'une guêpe a "intérêt" à devenir auxiliaire plutôt qu'à fonder seule lorsque est satisfaite la condition (que je donne ici pour le cas de la digynie) (formule un peu différente de celle de WEST) :

$$\frac{P(f+j) - P_f}{P_j} > \frac{1}{r}$$

où f désigne la "founder", la fondatrice qui est rejointe,
 j la "joiner", qui l'a rejointe et est devenue auxiliaire,
 $P(f+j)$ la production de la société digyne,
 P_f la production de la fondatrice seule,
 P_j la production qu'aurait eue la joiner si elle avait fondé seule

r est le degré de parenté (fraction des gènes en commun entre la joiner et la founder)

Le degré de parenté entre j et la descendance qu'elle élève est $r/2$

Selon M.-J. WEST, la réalisation de cette condition est facilitée par le double fait que:

-les guêpes qui s'associent sont souvent des soeurs ($r = 3/4$ en cas d'accouplement unique de leur mère). Si, par contre, r est très faible, la condition devient presque impossible.

- P_j est généralement faible, la guêpe "joiner" étant une guêpe peu féconde dont, en tout état de cause, la ponte aurait été faible si elle avait fondé seule.

Sans examiner pour l'instant la validité de ces deux hypothèses annexes, on écrit la condition de WEST en faisant apparaître la production de la colonie:

$$P(f+j) > P_f + \frac{P_j}{r}$$

La formule de M.-J.WEST a connu un succès important au point qu'aux U.S.A. notamment elle généralement utilisée comme paradigme de base pour l'analyse du comportement des Vespides; incitant à des observations très nombreuses elle s'est donc montrée féconde.

Le point que je souhaite examiner, c'est pourtant les hypothèses implicites qui légitiment le raisonnement, et, partant, délimitent le domaine de validité des résultats obtenus. Je voudrais ensuite montrer comment d'autres systèmes d'hypothèses, que je crois légitimes, conduisent à un autre type de processus. Je voudrais voir les conditions et les enjeux de cet autre modèle sans vouloir prétendre qu'un modèle soit exclusif de l'autre.

Une condition implicite est donnée par la question même que pose WEST après HAMILTON, en demandant quel est "l'avantage génétique", pour une guêpe de prendre un comportement de "joindre" plutôt que de fonder seule. HAMILTON sans anthropomorphisme, explique clairement le sens de cette formule: est "avantageux" un trait de comportement qui entraîne une transmission accrue, à la génération suivante, du génotype qui a accompagné son apparition.

La question implique donc que ce qui est maintenu par sélection naturelle, c'est le comportement de la joindre, sélectionné pour son propre compte (celui de la "founder" l'étant de son côté), que ce soit par le bénéfice qu'en tire la descendance directe ou la descendance apparentée.

Mais, en fait, comme toute interaction sociale, la réalisation d'une société polygyne implique au moins deux individus, et, par conséquent en supposant que des différences génétiques existent entre espèces pratiquant et ne pratiquant pas la polygynie, c'est l'existence simultanée de ces différences chez tous les membres du groupe qu'il faut étudier à la fois.

Nous sommes, pour ce faire, réduits aux hypothèses mais, pour affier la conjecture que nous choisirons, il nous a paru important d'examiner au préalable en quoi diffèrent, chez les Polistes, les animaux pratiquant et ne pratiquant pas l'association polygyne.

2° DEROULEMENT DU COMPORTEMENT AU COURS DE L'ASSOCIATION POLYGYNE.

Les événements conduisant à la réalisation d'une société polygyne (dogyne, pour prendre un cas schématique) représentent une chaîne non obligatoire comportant des choix successifs. Lorsque deux guêpes se rencontrent, que ce soit ou non à proximité d'un nid, il peut en résulter une indifférence

réciproque, parfois après une courte palpation antennaire. Eventuellement l'une d'elle recule en face d'une attitude menaçante (mandibules entr'ouvertes) de l'autre. Il n'y a pas alors développement d'une relation suivie. Chez plusieurs espèces de *Polistes* celles qui se limitent à une fondation rigoureusement monogyne ont un comportement de ce type.

Lorsque les contacts antennaires se développent, ils prennent une forme voisine chez toutes les espèces de *Polistes*. Deux cas sont possibles:

.les contacts se développent symétriquement; leur intensité croît rapidement et débouche sur une forte agressivité. Un violent combat se déclenche, pouvant être meurtrier.

.les combats se répètent jusqu'à ce que les attitudes se différencient: l'une des guêpes arrête ses mouvements antennaires et se fige en une attitude d'acinesse. Cette différenciation des attitudes est prise comme marquant l'établissement d'une échelle de dominance.

Quand les guêpes cohabitent ensuite sur le même guêpier, on note une différenciation des rôles concernant la ponte, l'oophagie différentielle ainsi que la division du travail pour les tâches d'approvisionnement.

Ce schéma (cf figure p.94) montre que la réalisation d'une société polygyne implique un certain nombre de comportements chez les sujets qui s'y engagent; nous avons indiqué trois points de choix possibles qui marquent autant de conditions nécessaires, éventuellement réglées par les mécanismes responsables de la spéciation. Mais un tel schéma n'est encore qu'une inférence logique à partir de l'observation d'un cas typique; pour tenter d'éprouver sa validité, on a tenté de schématiser divers types d'observations.

3° DIVERSES FORMES D'INTERACTION ENTRE GUEPES ET CONSEQUENCES POUR LA REALISATION D'UNE SOCIETE POLYGYNE.

Le schéma interactif exposé est fort loin de se réaliser dans tous les cas de rencontres entre fondatrices de *Polistes* d'une même espèce; l'examen de la variation des observations permet de conjecturer la nature des facteurs qui interdisent ou permettent sa réalisation.

Deux types de variations sont examinés.

a) Variation intra-spécifique

Les observations peuvent montrer une certaine diversité selon le passé propre des deux guêpes qui se rencontrent:

situation sociale antérieure.

La rencontre de deux dominantes donne lieu à des contacts antennaires plus intenses et à un combat bien plus violent (plus souvent meurtrier) que celle de deux subordonnées. Dans tous les cas, la différenciation est cependant nécessaire à la poursuite d'une cohabitation; elle intervient, parfois discrète, dans toutes nos expériences les guêpes ne pouvant pas se séparer.

age.

Son effet se combine au précédent.; en particulier les dominantes qui sont dans cette position depuis plusieurs semaines montrent des réactions intenses et une difficulté accrue à passer subordonnées. Même après différenciation des attitudes, l'effet de l'âge combiné à celui de la situation antérieure continue à se faire sentir: la guêpe refuse plus souvent de s'intégrer au nid ensituation subordonnée et abandonne la colonie parfois après plusieurs jours; la dominante peut rester agressive après même la différenciation des attitudes au point que, lors de certaines expériences, il est difficile de continuer à observer des sociétés digynes tant la dominante marque de propension à tuer son auxiliaire pourtant parfaitement subordonnée (de toute façon cette reprise de l'agressivité se fera à la naissance des ouvrières).

Par contre, lorsque l'intégration se fait et que l'agressivité disparaît, la différenciation ultérieure est assez générale.

. la perte de l'agressivité chez la guêpe qui passe subordonnée est l'aspect le plus immédiat et le plus constant.

. la différenciation des comportements ophagiques est aussi assez générale.

. la différenciation des pontes est plus inconstante mais fréquente.

. enfin la division du travail en ce qui concerne l'approvisionnement a une rigueur qui varie selon la tâche considérée.

Parmi les points de choix indiqués:

-Le premier s'observe rarement dans nos expériences; les guêpes se rencontrent. Les relations se développent; seule une guêpe très peu active se retire.

-La différenciation parfois longue et difficile, se produit fatalement.

-Par contre l'intégration ultérieure est loin d'être une nécessité: de nombreux sujets peuvent abandonner le nid s'ils passent subordonnés; d'autres restent agressifs: même la dominante ne peut plus adopter une subordonnée nouvelle. On a même décrit un type de guêpe particulier dit "sténocène" qui ne s'intègre qu'en situation dominante. Par contre, si l'intégration se fait, la différenciation est générale.

b) Variation d'une espèce à l'autre.

PERNA, PICCIOLI, et TURILLAZZI (1942) ont voulu comparer une espèce ne pratiquant normalement pas la fondation polygyne (*P. foederatus*) en induisant une polygynie artificielle par un accroissement de la densité. L'agressivité interindividuelle est faible; une échelle de dominance s'établit entre les guêpes et certaines cohabitent sur un même nid. Les auteurs observent ainsi des nids digynes, trigynes et même tétragynes. Le point le plus caractéristique, dans leurs observations est que la différenciation des attitudes ne s'accompagne d'aucune division du travail: l'oophagie différentielle est réciproque, la ponte reste bien développée.

On a donc dans ce cas, une claire différenciation hiérarchique (qui est le mode normal de relation chez les *Polistes*)

qui remplace la persistance d'agressivités réciproques (que l'on peut observer chez d'autres hyménoptères) mais n'entraîne aucune division du travail. Dans la situation naturelle, il y a alors séparation des guêpes qui cessent de fréquenter le même nid. Ce point suggère que ce qui distingue deux espèces dont l'une pratique la fondation polygyne, ce n'est pas tant l'existence d'une différenciation des attitudes (débouchant sur une hiérarchie sociale) que le choix, après différenciation, de cohabiter spontanément sur un même guêpier, ce choix s'accompagnant alors d'une différenciation secondaire de divers comportements.

Parmi les caractéristiques qui favorisent l'association polygyne, il y a donc:

- le fait de développer des contacts antennaires lors d'une rencontre, c'est à dire l'acceptation d'une certaine proximité, facilitée par l'hivernage. Ce fait est sans doute facilité par ce que Klahn a appelé "philopatrie", c'est à dire la tendance à rester ou à revenir au lieu de naissance, ce qui en retour, conduit à faciliter une fondation polygyne entre guêpes apparentées. Il est significatif à cet égard-même si le fait est encore à préciser- que la tendance à s'associer entre soeurs ne se manifeste que lorsque les guêpes ont hiverné ensemble sur le nid.

- le fait, après développement d'une agressivité intraspécifique lors de la maturation reproductrice, que l'établissement d'une hiérarchie sociale supprime l'intolérance réciproque: le sujet subordonné reste au guêpier, le sujet dominant cesse d'agresser son compagnon. Deux facteurs comportementaux faciliteront donc la fondation polygyne: le fait que les soeurs restent ensemble, voire hibernent sur leur nid de naissance commun; le fait que la différenciation hiérarchique suffise à empêcher l'intolérance réciproque se manifestant (selon le rang de chacun) par le départ du guêpier ou la persistance d'une agressivité. Ces deux facteurs ont en commun la caractéristique de représenter des traits communs aux guêpes: le problème évolutif concerne donc l'apparition (ou la persistance) d'un trait de comportement à la fois chez tous les membres de la société polygyne.

4° PRESENTATION DU MODELE.

Comme tout modèle concevable (comme celui de M.J.WEST) celui que nous proposons représente la formalisation de quelques hypothèses qu'il est préférable d'explicitier. Nous postulons que la différence entre une espèce strictement monogyne et une autre qui pratique la fondation polygyne indique une différence de comportement existant à la fois chez tous les membres du guêpier polygyne. Nous proposons que cette différence représente une différence réactionnelle unique, dont la modalité précise dépend de la position sociale immédiate de l'individu concerné. Cette hypothèse paraît raisonnable; certains traits (ceux que nous avons cités) doivent être présentés par tous les membres de la société.

Outre ces postulats, nous utiliserons une convention,

qui n'est pas nécessaire mais ne vise qu'à faciliter l'exposé: nous posons que la différence entre ces deux conduites repose sur la présence d'un constituant génétique (quelque peu métaphorique) unique, susceptible d'exister sous deux formes, l'une permettant l'association polygyne et l'autre s'y opposant. On cherche alors à quelles conditions l'une de ces formes peut être sélectionnée contre l'autre.

Avec ces conventions, la réalisation d'une société polygyne nécessite la rencontre de deux guêpes (au moins) possédant la conduite polygyne. Il suffit que l'une d'elle présente la conduite alternative pour que l'association soit impossible: les deux guêpes se séparent, chacune fondant alors pour son propre compte ou tentant de rejoindre un autre guépier.

Pour poser une formulation simple, on pose que:

.chaque guêpe effectue une rencontre avec une autre guêpe, au terme de laquelle se décide la stratégie reproductrice adoptée.

.le type de rencontre effectué se fait à proportion des fréquences respectives des deux génotypes dans la population.

Il est clair que ces hypothèses sont fort approximatives, mais une formulation plus approchée ne changerait pas les conditions de l'avantage; tout au plus affecterait-elle la rapidité à laquelle la constitution génétique la plus favorable se répandrait dans la population. Nous utilisons donc les hypothèses prises pour des raisons de clarté d'exposition.

Dans de telles conditions, on peut appeler:

Pf la production moyenne d'une guêpe (founder) qui fonde seule,

P(f+j) la production moyenne d'une colonie digyne, formée pour reprendre les termes de WEST d'une fondatrice (founder) rejointe par une compagne (joiner) qui devient auxiliaire.

On néglige provisoirement les différences entre les productions propres Pf et Pj.

Si on appelle p la fréquence dans la population, à un instant précis de la constitution polygyne et (1-p) celle de la conduite alternative, on a p² rencontres de deux guêpes "polygynes" conduisant à la réalisation de sociétés digynes produisant p² x P(f+j) descendantes à la génération suivante, (1-p)² rencontres de deux guêpes "monogynes", dont chacune amène la réalisation de deux sociétés monogynes produisant 2(1-p)² x Pf descendants 2p(1-p) rencontres de deux guêpes dont l'une à constitution "monogyne" et l'autre à constitution "polygyne". Chacune de ces rencontres faite de cohabitation possible donnera lieu à deux colonies, dont l'une est fondée par une guêpe potentiellement "polygyne" et l'autre par une guêpe potentiellement "monogyne". Si l'on pose que la production moyenne est la même pour ces deux constitutions, ce type de rencontre entraîne donc une production:

$$2p(1-p) \times 2Pf.$$

Si on suppose que chaque guêpe transmet sa constitution génétique à ses descendants et en appelant p' et p'' l'effectif dans la génération suivante, des deux constitutions génétiques, on a :

$$p' = p^2 xP(f+j) + 2p(1-p)xPf$$

$$p'' = 2(1-p)^2 xPf + 2p(1-p)xPf \text{ soit } P'' = 2Pf(1-p).$$

Si on remplace ces effectifs par la proportion (p' et p'') des deux types d'animaux dans la génération suivante, on a la condition évidente $p' + p'' = 1$.

Ce qui s'écrit, en remplaçant p' et p'' par les valeurs calculées :

$$p^2 xP(f+j) + 2p(1-p)xPf + 2(1-p)xPf = 1$$

D'où, en résolvant et en mettant en facteur :

$$p^2 xP(f+j) + 2Pfx(1-p^2) = 1$$

soit, en isolant dans un membre les termes en p^2 :

$$p^2 xP(f+j) - 2p^2 xPf = 1 - 2Pf \quad (1)$$

La configuration génétique "polygyne" sera sélectionnée si l'on a : $p' > p$

Cette condition peut s'écrire :

$$p^2 xP(f+j) + 2Pfxp(1-p) > p$$

soit, en divisant par p et en résolvant la parenthèse :

$$pxP(f+j) + 2Pf - 2pxPf > 1$$

En groupant les termes en p dans le même membre de l'inéquation

$$pxP(f+j) - 2pxPf > 1 - 2Pf$$

On peut remplacer le terme $(1 - 2Pf)$ par sa valeur (exprimée en p^2) donnée par l'équation (1) :

$$pxP(f+j) - 2pxPf > p^2 xP(f+j) - 2p^2 xPf$$

ou :

$$P(f+j)x(p-p^2) > 2Pfx(p-p^2)$$

Ce qui peut s'écrire :

$$P(f+j) > 2Pf \quad (2)$$

Intuitivement, ce résultat obtenu par calcul, peut se déduire par simple bon sens : avec les hypothèses retenues les rencontres entre une guêpe "polygyne" et une guêpe monogyne ne donnent pas lieu à association ; la fréquence des constitutions respectives se transmet inchangée à la génération suivante. La seule différence ne peut donc provenir que du poids respectif des cas où se rencontrent deux guêpes potentiellement polygyne donnant lieu à une société digyne, et des cas où se rencontrent deux guêpes potentiellement monogynes, qui se traduisent par la fondation de deux sociétés monogynes.

Avec des hypothèses moins restrictives, et au prix d'un calcul légèrement plus complexe on obtient une formule peu différente.

Quelle qu'en soit la forme précise, la formule que nous proposons diffère de celle de M.-J.WEST par un point important: elle ne comporte pas le paramètre r , interprété comme indiquant l'apparement des guêpes associées. La sélection naturelle peut donc opérer sans condition particulière concernant l'apparement préférentiel des guêpes qui s'associent.

Il n'y a là ni mystère, ni tour de passe-passe; ce résultat est obtenu au prix d'une autre condition, qui joue un rôle équivalent: celle qui veut que l'association polygyne ne se fasse qu'entre guêpes possédant en commun le gène soumis à sélection. On a exposé en quoi cette condition ne nous paraît nullement déraisonnable. On souligne maintenant en quoi il rejoint les équations de Hamilton. Cet auteur définit le paramètre r comme la probabilité pour qu'un gène soit présent dans un individu concerné dès lors qu'il se trouve dans le sujet. L'appellation de "degré de parenté" signifiant que cette probabilité n'est réglée que par la proximité de parenté, les accouplements se faisant au hasard; la condition que nous avons posée—la présence d'un gène commun—signifie qu'en ce qui concerne ce gène, cette probabilité vaut 1. De ce fait on retrouve la formule proposée en faisant $r=1$ dans la formule de M.-J.WEST. L'originalité du mécanisme que nous proposons est double; elle concerne à la fois le mécanisme et ses conséquences.

-Le mécanisme. C'est dans le cours même de l'exercice du comportement de fondation que se place le phénomène facilitant la sélection. Les deux guêpes ayant un trait de comportement commun tendent à se grouper ensemble; c'est l'exercice même du comportement qui incite à ce regroupement. Nous parlons d'un regroupement par affinité et, pour cette raison, parlerons de sélection d'affinité pour désigner ce mode de sélection naturelle où les liens d'affinité remplacent les liens de parenté.

-Les conséquences. Un tel regroupement par "affinité" a une efficacité importante pour favoriser la sélection du trait génétique commun, ce qui est illustré par le fait que tout se passe comme si, pour ce trait, on avait $r=1$. Le regroupement a donc une influence importante sur la transmission de ce trait.

Par contre la condition d'affinité n'implique aucune conséquence particulière concernant les autres traits génétiques. Deux animaux qui ont un trait commun ne sont pas obligatoirement, en ce qui concerne un autre trait génétique, plus proches que des individus pris au hasard dans la population.

Deux nuances sont toutefois à apporter:

-Dans la mesure où les caractères neutres (en ce qui concerne la fonction ainsi étudiée) ont une certaine liaison avec le caractère ici sélectionné, l'affinité tend aussi à développer une certaine homogénéité touchant ces caractères.

-L'association par affinité combine ses effets avec la parenté, la probabilité à priori pour une guêpe ayant un caractère génétique "social" étant plus forte de retrouver ce caractère chez un élément apparementé que chez un individu quelconque de la population.

Références

- DELEURANCE E.P., 1950.-Sur le mécanisme de la monogynie fonctionnelle chez les Polistes. *C.R. Acad.Sci. Paris*, 230, 782-784.
- GERVET J., 1968.-L'effet de groupe dans la société polygyne de Polistes (Hymen. Vesp.). L'effet de groupe chez les animaux. *Coll. Intern. CNRS*, 173, 77-103.
- HAMILTON W.D., 1964.-The genetical basis of social behaviour. I. *J. Theoret. Biol.*, 7, 1-16. II. *J. Theoret. Biol.*, 7, 17-32.
- PARDI L., 1942.-Ricerche sui Polistini. 5. La poligina iniziale di *Polistes gallicus* L. *Boll. Istit. Entom. Univ. Bologna*, 15, 25-34.
- PERNA B., PICCIOLI M.T., S. TURILLAZZI, 1978.- Osservazioni sulla poligina di *Polistes foederatus* Khol (Hymenoptera Vespidae). indotta in cattività. *Boll. Istit. Entom. Univ. Bologna*, 34, 55-63.
- WEST M.-J., 1967.-Foundress associations in polistine wasps: Dominance hierarchies and the evolution of social behavior. *Science*, 157, 1584-1585.

