



Habilitation à diriger les recherches

Évolution des conflits liés à la reproduction chez les insectes sociaux

Thibaud Monnin

14 avril 2009

Jean-Marc Guarini	Professeur, Université Pierre et Marie Curie	Président
Serge Aron	Professeur, Université Libre de Bruxelles	Rapporteur
Yves Le Conte	Directeur de Recherche, INRA Avignon	Rapporteur
Dominique Fresneau	Professeur, Université Paris Nord	Rapporteur
Alain Lenoir	Professeur émérite, Université de Tours	Examineur

SOMMAIRE

CURRICULUM VITAE	5
Informations personnelles	5
Publications	6
Conférences et séminaires	9
Congrès.....	10
Communication de la recherche au public	12
Autres activités scientifiques et gestion de la science.....	13
Encadrement d'étudiants et de post-doctorants.....	14
Enseignements.....	14
Financements obtenus	15
MÉMOIRE D'HABILITATION	17
1. INTRODUCTION.....	17
1.1. Théorie de la sélection de parentèle	17
2. CONFLITS POTENTIELS	19
2.1. Conflit potentiel pour le sexe ratio	20
2.2. Conflit potentiel pour la production de mâles.....	21
2.3. Conflit potentiel pour devenir reproductrice.....	23
2.4. Conflit potentiel pour la détermination des castes	25
3. SIGNAUX HONNÊTES ?	26
3.1. Signaux chimiques	26
3.2. Comportements agressifs	28
3.3. Mesure directe de la qualité	29

4. EXPRESSION ET RÉGULATION DES CONFLITS	29
4.1. Hiérarchie de dominance.....	30
4.1.1. Existence et longueur de la hiérarchie chez les fourmis sans reines.....	30
4.1.2. Le cas de <i>Dinoponera quadriceps</i>	32
4.2. Estimation directe de la qualité de la fondatrice chez <i>Polistes dominulus</i>	35
4.3. Remplacement de la reproductrice.....	37
4.3.1. Remplacement de la gamergate chez les fourmis sans reine	37
4.3.2. Remplacement de la fondatrice chez <i>Polistes dominulus</i>	38
4.3.3. Remplacement de la reine chez <i>Aphaenogaster senilis</i>	41
5. REPRODUCTION DES COLONIES PAR FISSION.....	44
5.1. Émigration des colonies chez <i>Aphaenogaster senilis</i>	45
5.2. Fission des colonies chez <i>Cataglyphis cursor</i>	46
6. CONCLUSION ET PERSPECTIVES	48
6.1. Conflits sociaux.....	48
6.1.1. Comportements de police.....	48
6.1.2. Choix de la reine	49
6.1.3. Succès reproducteur au cours de la vie chez <i>Polistes dominulus</i>	49
6.2. Reproduction des colonies par fission chez <i>Cataglyphis cursor</i>	50
6.3. Ré-adoption de reines et type de fondation des colonies	51
7. RÉFÉRENCES.....	51
RÉSUMÉ.....	59
SUMMARY	60

- Monnin & Peeters (1997) Cannibalism of subordinates' eggs in the monogynous queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Naturwissenschaften*
- Monnin & Peeters (1998) Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Animal Behaviour*
- Monnin *et al.* (1998) Solid Phase MicroExtraction and cuticular hydrocarbon differences related to reproductive activity in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Journal of Chemical Ecology*
- Peeters *et al.* (1999) Cuticular hydrocarbons correlated with reproductive status in a queenless ant. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*
- Monnin & Peeters (1999) Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behavioral Ecology*
- Monnin & Ratnieks (1999) Reproduction versus work in queenless ants: when to join a hierarchy of hopeful reproductives? *Behavioral Ecology and Sociobiology*
- Ratnieks *et al.* (2001) Inclusive fitness theory: novel predictions and tests in eusocial Hymenoptera. *Annales Zoologici Fennici*
- Monnin & Ratnieks (2001) Policing in queenless ponerine ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*
- Monnin *et al.* (2002) Pretender punishment induced by chemical signalling in a queenless ant. *Nature*
- Monnin *et al.* (2003) Reproductive conflict in animal societies: hierarchy length increases with colony size in queenless ponerine ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*
- Liebig *et al.* (2005). Direct assessment of queen quality and lack of worker suppression in the paper wasp *Polistes dominulus*. *Proceedings of the Royal Society, Series B*
- Molet *et al.* (2005) Dominance hierarchies reduce the number of hopeful reproductives in polygynous queenless ants. *Insectes sociaux*
- Hart & Monnin (2006) Conflict over the timing of breeder replacement in vertebrate and invertebrate societies. *Insectes sociaux*
- Monnin (2006) Chemical recognition of reproductive status in social insects. *Annales Zoologici Fennici*
- Monnin & Peeters (2007) How many gamergates is an ant queen worth? *Naturwissenschaften*
- Monnin & Liebig (2008) Understanding eusociality requires both proximate and ultimate thinking and due consideration of individual and colony-level interests. *Oikos*
- Galarza *et al.* (2009) Development of single sequence repeat markers for the ant *Aphaenogaster senilis* and cross-species amplification in *A. iberica*, *A. gibbosa*, *A. subterranea* and *Messor maroccanus*. *Conservation Genetics*
- Monnin *et al.* (2009) No actual conflict over colony inheritance despite high potential conflict in the social wasp *Polistes dominulus*. *Proceedings of the Royal Society, Series B*

MÉMOIRE D'HABILITATION

1. INTRODUCTION

Maynard Smith & Szathmáry (1995) ont souligné comment la coopération entre éléments a répétitivement donné lieu à l'émergence de niveaux d'organisation plus complexes, et ainsi révolutionné la vie: les gènes coopèrent au sein des chromosomes, des procaryotes coopèrent au sein des eucaryotes, les cellules coopèrent au sein des organismes multicellulaires, et les individus coopèrent dans les sociétés. Toutefois, la coopération n'est pas exempte de conflits, et l'apparition et l'évolution de la coopération est un sujet d'étude important en écologie du comportement (Alcock 1993 ; Maynard Smith & Szathmáry 1995 ; Krebs & Davies 1997 ; Aron & Passera 2000 ; Le Galliard & Ferrière 2005 ; Hölldobler & Wilson 2009).

J'étudie l'évolution de la socialité en utilisant des insectes sociaux, spécifiquement des fourmis et des guêpes. Je m'intéresse particulièrement aux conflits sociaux et à leur régulation, et j'étudie à la fois des facteurs proximaux et des facteurs ultimes. Les premiers répondent aux questions de type « comment ? », par exemple comment des ouvrières peuvent-elles estimer la fertilité de la reine ? Les seconds répondent aux questions de type « pourquoi ? », par exemple pourquoi des individus pourraient-ils tenter de remplacer la reine avant qu'elle ne soit vieille ? Pour tenter de répondre à ces interrogations je combine une approche comportementale avec, en collaboration, de l'écologie chimique, de la modélisation, de la biologie moléculaire et du travail de terrain. J'ai aussi récemment commencé une collaboration en endocrinologie. Mes travaux montrent que les sociétés animales sont le siège de nombreux conflits d'intérêts, mais qu'il existe de nombreux comportements tant individuels que collectifs qui minimisent l'impact de ces conflits, voir limite leur expression.

1.1. Théorie de la sélection de parentèle

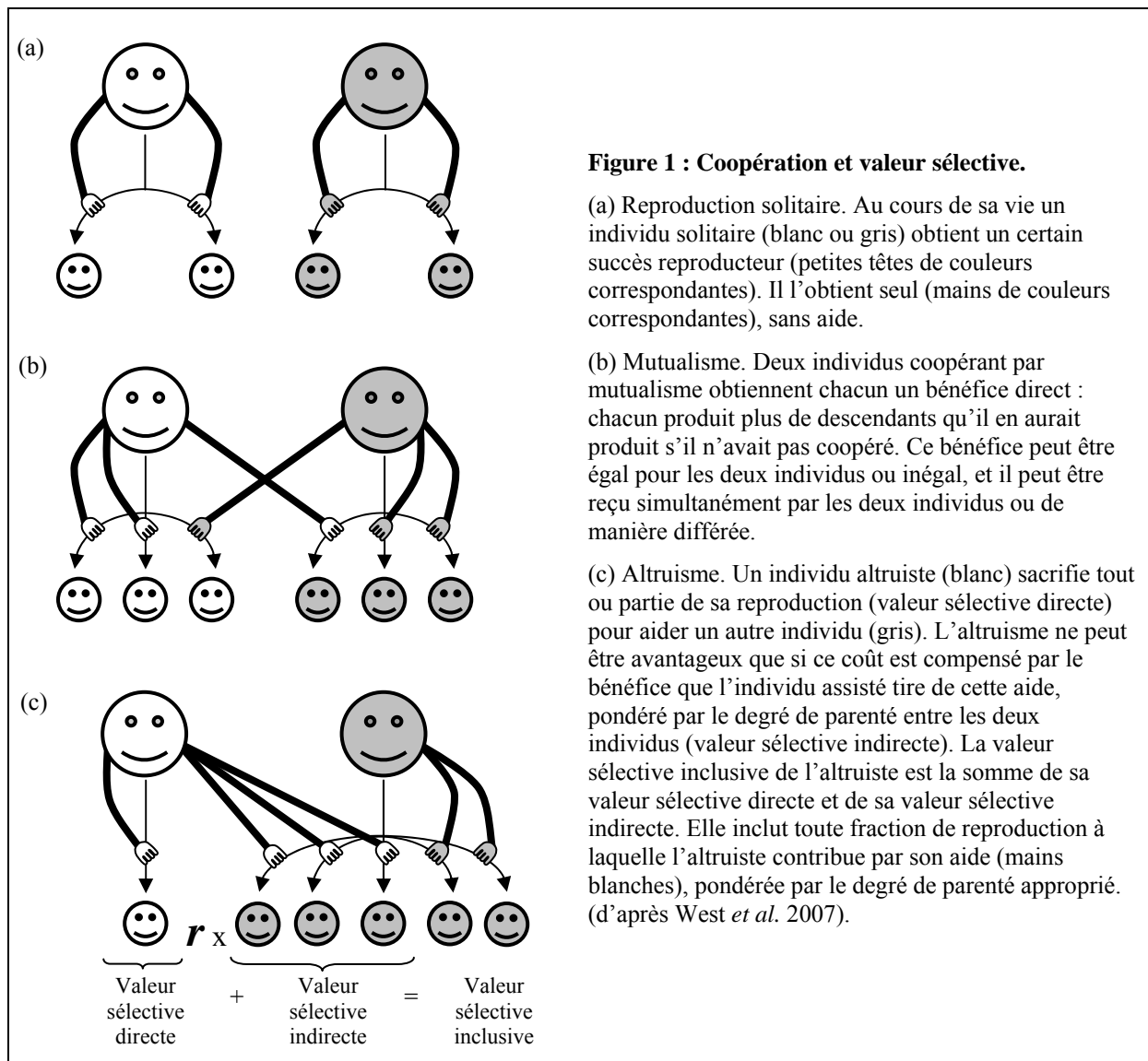
Le cadre théorique de mon travail est la théorie de la sélection de parentèle, ou théorie d'Hamilton (Hamilton 1964). L'étude des sociétés animales est largement basée sur cette théorie. Ce n'est pas la seule théorie expliquant l'évolution de la coopération, mais c'est la seule à même d'expliquer l'apparition d'ouvrières stériles chez les espèces hautement eusociales (Griffin & West 2002 ; Foster *et al.* 2006a, b ; Boomsma 2007 ; West *et al.* 2007). La théorie d'Hamilton est si influente qu'il est possible de paraphraser Dobzhansky

(1973, « *Nothing in biology makes sense except in the light of Evolution* ») et déclarer que dans le domaine de l'évolution des sociétés animales rien ne fait sens sauf à la lumière de la sélection de parentèle.

La théorie d'Hamilton stipule que la coopération peut évoluer si l'inégalité $r.b - c > 0$ est vraie, dans laquelle l'acte altruiste a un coût c pour l'acteur et confère un bénéfice b à l'individu assisté, et où les deux individus ont un degré de parenté r (Hamilton 1964). Ainsi, pour que l'altruisme puisse évoluer il est à la fois nécessaire que le degré de parenté entre l'altruiste et le bénéficiaire soit supérieur au degré de parenté moyen dans la population ($r > 0$) et que le bénéfice reçu soit supérieur au coût payé ($b > c/r$). Autrement dit, des individus peuvent renoncer à se reproduire s'ils aident des individus apparentés et si la productivité de la colonie est supérieure à la somme des productivités que ses membres auraient eu solitairement. Les individus qui renoncent à se reproduire directement se reproduisent donc indirectement, par le biais des individus apparentés qu'ils aident (Fig. 1).

La théorie d'Hamilton montre clairement l'importance de la parenté (r) mais aussi des coûts et des bénéfices de la coopération (c et b). Ceux-ci dépendent de facteurs écologiques, des traits d'histoire de vie, des contraintes phylogénétiques et de la performance du groupe. Les progrès de la biologie moléculaire ont rendu relativement aisé de mesurer r , qui est devenue la variable la plus étudiée. Mais elle n'est en aucun cas plus importante que les deux autres variables (Bourke & Franks 1995 ; Queller 2000 ; Foster *et al.* 2006a ; West *et al.* 2007 ; Strassmann & Queller 2007) ! Il est d'ailleurs possible que l'effort de recherche se porte plutôt sur b et c dans les années à venir (Shreeves *et al.* 2003 ; Tibbetts & Reeve 2003 ; Boomsma & Franks 2006 ; Korb & Heinze 2008 ; Monnin & Liebig 2008).

La règle d'Hamilton définit les conditions nécessaires à l'apparition de la socialité, mais elle prédit aussi l'existence de conflits d'intérêts entre membres d'une même colonie. Toute action qui augmente la valeur sélective inclusive d'un individu devrait être sélectionnée. Néanmoins la valeur sélective inclusive ne dépend pas que de l'individu. Elle dépend aussi de la performance de la colonie, de sorte qu'il est nécessaire de considérer à la fois le niveau des individus et le niveau de la colonie. En effet, ce qu'un individu pourrait gagner en manipulant la colonie à son avantage il pourrait le perdre si le fonctionnement et la performance de la colonie étaient trop affectés par sa manipulation.



2. CONFLITS POTENTIELS

Les sociétés animales, à quelques exceptions près, ne sont pas clonales. Les individus qui renoncent à se reproduire sont donc génétiquement différents des reproducteurs qu'ils aident, bien qu'ils soient apparentés. Il en découle de possibles conflits d'intérêts (Ratnieks & Reeve 1992 ; Bourke & Franks 1995 ; Crozier & Pamilo 1996 ; Aron & Passera 2000), dont les cinq principaux types sont présentés ci-dessous. Ces conflits sont présentés indépendamment mais il convient de noter qu'ils peuvent interagir. De plus, les conflits potentiels peuvent être exprimés ou ne pas l'être, selon le pouvoir qu'ont les individus d'imposer leur intérêt mais aussi selon les pressions de sélection exercées au niveau des colonies.

2.1. Conflit potentiel pour le sexe ratio

Le conflit potentiel le plus fréquent chez les hyménoptères sociaux est probablement celui ayant trait au sexe ratio des sexués (Trivers & Hare 1976 ; Sundström *et al.* 1996 ; Passera & Aron 2005 ; Chapuisat 2005), qui peut exister même dans les espèces où les ouvrières n'ont pas d'ovaires. Dans une colonie monogyne la reine est génétiquement autant apparentée aux nouvelles reines qu'aux mâles (filles et fils : $r=0,5$), et elle favorise donc un investissement égal dans les deux sexes (ratio de 1:1). Les ouvrières se satisfont-elles de ce sexe ratio ? Le sexe ratio qu'elles favorisent dépend du nombre de mâles avec lesquels s'est accouplée la reine. Le degré de parenté des ouvrières avec les mâles produits par la reine est indépendant du nombre de partenaires de celle-ci (frères : $r=0,25$), mais le degré de parenté avec les nouvelles reines diminue lorsque le nombre de lignées paternelles augmente, car il y a moins de sœurs ($r=0,75$) et plus de demi sœurs ($r=0,25$) parmi ces reines. Ce degré de parenté est $r=0,25+0,5/k$ où k est le nombre effectif de partenaires de la reine. L'asymétrie de parenté est donc de 3:1 pour $k=1$ et tend vers 1:1 lorsque k augmente (Passera & Aron 2005 ; Chapuisat 2005). Les ouvrières favorisent donc un investissement fortement biaisé vers les reines quand la reine est monoandre, et d'autant plus équilibré quand la reine est fortement polyandre.

Il en résulte un conflit potentiel entre la reine et les ouvrières dans les espèces monogynes et monoandres, où la reine favorise un sexe ratio équilibré tandis que les ouvrières favorisent un sexe ratio fortement biaisé en faveur des femelles. La reine détermine le ratio primaire, c'est-à-dire le ratio d'œufs diploïdes et haploïdes qu'elle produit, mais les ouvrières peuvent biaiser ce ratio vers plus de reines, en orientant plus de larves diploïdes vers la caste reine et/ou en tuant sélectivement des mâles. Dans les espèces très polyandres il n'y a pas de conflit puisque la reine et les ouvrières favorisent toutes un sexe ratio de 1:1. Dans les espèces où la structure génétique des colonies est variable, avec des colonies où la reine est monoandre et d'autres où elle est polyandre, on peut voir apparaître un sexe ratio éclaté ou sexe ratio spécialisé, les colonies monoandres produisant surtout des reines tandis que les colonies polyandres produisent essentiellement des mâles (Bourke & Franks 1995 ; Sundström *et al.* 1996 ; Bourke *et al.* 1997 ; Passera & Aron 2005 ; Chapuisat 2005). Ceci est dû au fait que l'asymétrie de parenté des ouvrières envers les mâles et les reines varie de 3:1 dans les colonies monoandres à 1 : 1 dans les colonies fortement polyandres. Dans les colonies monoandres les ouvrières biaisent le sexe ratio en faveur de plus de reines, ce qui augmente le succès reproducteur des mâles puisqu'il y a alors plus de femelles avec lesquelles s'accoupler et moins de mâles avec lesquels ils sont en compétition. Les ouvrières des

colonies polyandres étant autant apparentées aux reines qu'aux mâles elles favorisent alors la production de mâles (sans conflit avec la reine). Ce conflit est spécialement intéressant dans la mesure où il montre clairement comment l'expression d'un conflit dans un type de colonies (monoandres) affecte indirectement son expression dans l'autre type (polyandre), de par son effet au niveau de la population. La situation est similaire dans les espèces polygynes : les reines favorisent un ratio équilibré et les ouvrières favorisent un ratio biaisé vers plus de reines (3:1 si les reines sont non apparentées et monoandres, et 2:1 si elles ont sœurs et monoandres; Passera & Aron 2005).

2.2. Conflit potentiel pour la production de mâles

Ce conflit est aussi très courant, car les ouvrières de la plupart des hyménoptères eusociaux ont des ovaires et peuvent potentiellement produire des mâles par parthénogenèse arrhénotoque. De nouveau, la structure génétique des colonies détermine l'intérêt potentiel des ouvrières à produire ou à ne pas produire les mâles, et l'expression du conflit dépend du pouvoir qu'ont les ouvrières de se reproduire et du coût du conflit au niveau de la colonie.

Dans les espèces monogynes la reine a intérêt à produire les mâles, car elle est plus apparentée à ses fils qu'à ses petits-fils ($r=0,5$ et $0,25$). L'intérêt des ouvrières dépend du nombre d'accouplements de la reine. Dans les espèces monoandres elles sont plus apparentées à leurs fils ($r=0,5$) et à leurs neveux ($r=0,375$) qu'à leurs frères ($r=0,25$), et ont donc intérêt à produire les mâles et à accepter les mâles produits par les autres ouvrières. Il y a alors un conflit potentiel entre la reine et l'ensemble des ouvrières (voir 4.1.). Par contre, dans les espèces polyandres les ouvrières ont intérêt à élever les mâles produits par la reine. En effet, bien qu'elles soient plus apparentées à leurs propres fils ($r=0,5$) et à leurs neveux ($r=0,375$) qu'à leurs frères ($r=0,25$), les ouvrières sont plus apparentées à ces derniers qu'aux mâles produits par leurs demi-sœurs ($r=0,125$). Comme il y a plus de demi-sœurs que de sœurs, les ouvrières sont globalement plus apparentées aux mâles produits par la reine qu'à ceux produits par l'ensemble des ouvrières. Elles devraient alors s'empêcher mutuellement de se reproduire, par des comportements de police (« *policing* ») tels la destruction des œufs pondus par les ouvrières et/ou l'agression des ouvrières ponduse (Ratnieks 1988 ; Ratnieks & Visscher 1989 ; Visscher 1996). Ces comportements de police peuvent être tellement efficaces que les ouvrières ne pondent pas car leurs œufs ne survivent presque jamais (Hammond & Keller 2004 ; Wenseleers & Ratnieks 2006a).

Plus formellement, si k est la paternité effective alors la proportion des ouvrières qui sont sœurs est $1/k$ et la proportion des ouvrières qui sont demi-sœurs est $(k-1)/k$. Une ouvrière est alors apparentée aux mâles produits par l'ensemble des ouvrières à $r = (1/k)0,375 + (k - 1/k)0,125$, ce qui est supérieur à l'apparementement aux mâles produits par la reine ($r=0,25$) lorsque $k>2$. Ainsi, si la reine est fécondée par moins de deux mâles on peut s'attendre à un conflit reine/ouvrière pour la production des mâles, tandis que si la reine est fécondée par plus de deux mâles on peut s'attendre à des comportements de police des ouvrières. La polygynie a le même effet que la polyandrie. Les ouvrières sont plus apparentées, par ordre décroissant, aux mâles produits par les ouvrières de la même lignée maternelle (fils et neveux ; $r=0,5$ et $0,375$), aux mâles produits par leur mère (frères ; $r=0,25$) et finalement aux mâles produits par les ouvrières des autres lignées maternelles (cousins si les reines sont apparentées ou mâles non apparentés si les reines ne sont pas apparentées ; $r=0,1875$ et 0). Si les colonies ont moins de deux reines on prédit un conflit pour la production des mâles, si elles ont plus de reines on prédit des comportements de police.

Il doit être clair que bien que ce raisonnement est basé exclusivement sur r il ne nie pas l'importance du b et du c de la règle d'Hamilton. On prédit un conflit dans les espèces monogynes et monoandres mais il est possible que le coût d'un tel conflit soit prohibitif et qu'il ne soit alors pas exprimé. La ponte de trop nombreuses ouvrières pourrait diminuer la productivité de la colonie, par exemple si les ouvrières travaillent moins quand elles pondent, ou si les ouvrières interagissent agressivement pour déterminer lesquelles deviendront pondreuse (Kikuta & Tsuji 1999; Hammond & Keller 2004). Ces coûts « ergonomiques » de la reproduction des ouvrières au niveau de la colonie ne sont pas prévisibles car ils varient entre espèces, de sorte qu'il n'est pas possible de les inclure explicitement.

Une diminution de la parenté, par polyandrie ou par polygynie, diminue donc le conflit pour la production des mâles. Cet effet pourrait être un bénéfice secondaire de la sélection d'une plus grande diversité génétique des colonies, qui pourrait augmenter la résistance aux pathogènes et/ou la division du travail (Brown & Schmid-Hempel 2003 ; Jaffe *et al.* 2007 ; Oldroyd & Fewell 2007 ; Seeley & Tarpay 2007, mais voir aussi Holbrook *et al.* 2007 ; Fournier *et al.* 2008). Il est aussi possible que la diminution des conflits intra-coloniaux ait elle-même été un facteur favorisant l'évolution de la polyandrie et de la polygynie.

2.3. Conflit potentiel pour devenir reproductrice

Ce conflit peut exister entre reines lors d'une fondation pléomérotique (Choe & Perlman 1997), ou chez les espèces primitivement eusociales, c'est à dire sans caste morphologique reproducteur/assistant, tels les vertébrés sociaux (rat-taupes, lycaons, dholes, mangoustes naines, suricates), les fourmis sans reines, certaines guêpes (polistines, stenogastrines) et certaines abeilles (certains bourdons). C'est probablement le conflit le plus évident : tous les individus sont des reproducteurs potentiels, mais un seul (un seul couple chez les vertébrés) se reproduira (ou quelques uns chez certaines espèces). Il y a donc un fort conflit potentiel pour devenir reproducteur.

Chez les espèces annuelles, par exemple chez *Polistes dominulus*, cela se traduit par une hiérarchie de dominance entre les fondatrices, avec la plus dominante monopolisant la reproduction (Reeve 1991, Röseler 1991). Chez les espèces pluriannuelles, comme les fourmis sans reines, cela peut se traduire par deux types de conflits. Lorsque la reproductrice est morte les reproductrices potentielles sont en compétition pour devenir la prochaine reproductrice, et ce conflit est généralement résolu par une hiérarchie de dominance. Un second conflit potentiel, moins évident, existe aussi : les reproductrices potentielles pourraient tenter d'induire un remplacement précoce de la reproductrice, avant même que celle-ci ne meure ou ne devienne peu fertile.

En effet, dans les sociétés d'hyménoptères sans caste reine et monogynes et monoandres, les ouvrières ne sont pas directement en compétition avec leur mère car elles sont autant apparentées à leurs frères et sœurs ($r=0,25$ et $0,75$ soit $0,5$ en moyenne) qu'à leur potentiels fils et filles ($0,5$). Mais elles sont en compétition les unes avec les autres : elles ont intérêt à devenir reproductrice plutôt qu'à laisser une sœur le devenir, auquel cas elles auraient à élever des neveux et nièces ($r=0,375$). Ceci est aussi vrai pour les vertébrés ($r_{\text{frères et sœurs}}=r_{\text{fils et filles}}=0,5 > r_{\text{neveux et nièces}}=0,25$). Dans de nombreuses espèces l'accès au statut reproducteur dépend d'une hiérarchie de dominance. Seuls les individus avec un statut élevé peuvent prétendre devenir reproducteur. En conséquence, les ouvrières ayant un bas rang dans la hiérarchie ne peuvent pas devenir reproductrices elles-mêmes. Elles devraient alors s'opposer à ce qu'une sœur de haut rang supplante la reproductrice, du moins tant qu'elle est fertile. On prédit donc l'existence de comportements de police protégeant la reproductrice d'un remplacement précoce.

J'ai montré avec Adam Hart que ce conflit relatif au moment opportun de remplacer l'individu (ou le couple) reproducteur est inhérent aux sociétés primitivement eusociales, c'est à dire composées d'individus totipotents (Hart & Monnin 2006). Nous avons déterminé à l'aide d'un modèle mathématique simple les conditions pour lesquelles un remplacement précoce de l'individu reproducteur (couple reproducteur) pouvait se propager dans une population. Ce modèle est valide pour les hyménoptères (haplodiploïdes) ainsi que pour les vertébrés (diploïdes). Nous avons supposé qu'un allèle mutant dominant E (pour « *Early replacement* ») induisait un remplacement précoce du reproducteur, par exemple parce que les individus Ee sont plus agressifs que les individus ee. Les individus Ee ont une probabilité b (pour Bénéfice) de devenir reproductrice. L'allèle E a aussi un coût car les ouvrières Ee travaillent moins, de sorte que la productivité relative R des colonies avec des ouvrières Ee est inférieure à celle des colonies sans ouvrières Ee ($R=1$ dans les colonies sans ouvrières Ee et $R \leq 1$ dans les colonies avec ouvrières Ee). L'allèle E confère donc un bénéfice au niveau individuel et un coût au niveau colonial.

Les résultats montrent que l'allèle mutant E peut envahir si la réduction de la productivité de la colonie qu'il induit (R) est petite par rapport à l'augmentation de la probabilité de devenir reproducteur qu'il confère (b). Ceci est vrai pour les haplo-diploïdes et les diploïdes, qu'ils s'accouplent une fois ou plusieurs fois (Fig. 2). Le coût au niveau de la colonie peut être très élevé. Si les mutants ont une probabilité de devenir reproducteur très augmentée (bénéfice b très élevé) l'allèle mutant envahit même s'il réduit la productivité de la colonie de 20 à 60% selon les scénarios !

Ce modèle suggère que les colonies primitivement eusociales sont le siège d'un fort conflit potentiel pour le remplacement de la reproductrice (ou du couple reproducteur). D'un côté, la reproductrice et les ouvrières ont intérêt à conserver la reproductrice tant qu'elle est fertile. De l'autre, les ouvrières qui pourraient devenir reproductrice ont intérêt à ne pas attendre que la reproductrice décline. Lequel de ces groupes impose son intérêt dépend de traits propres à chaque espèce et est difficilement prévisible *a priori*.

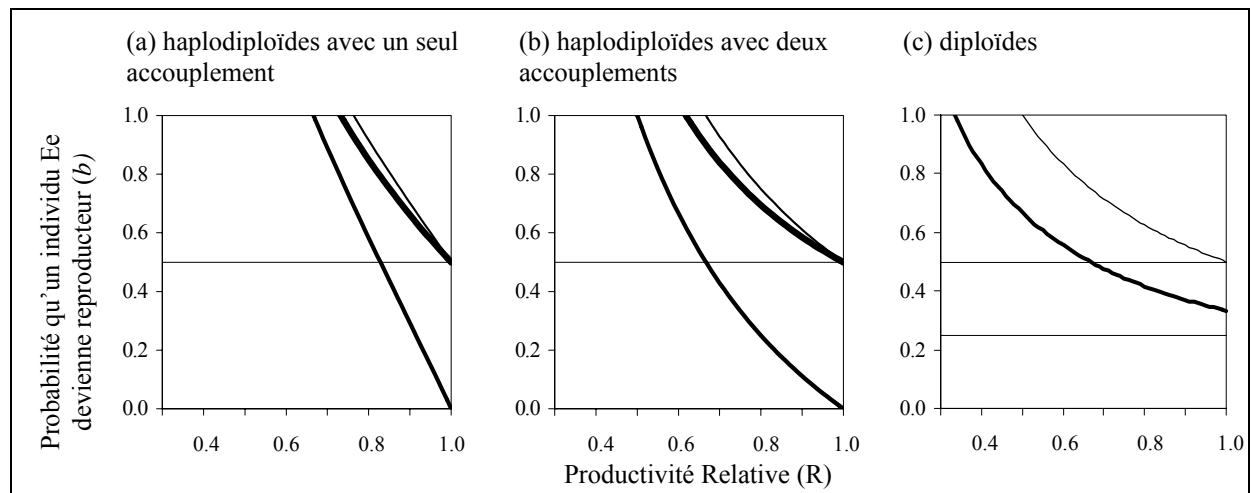


Figure 2 : Conditions pour l'invasion du remplacement précoce de la gamergate. L'allèle mutant E augmente la probabilité de devenir reproductrice quand $b > 0,5$, mais a un coût sur la productivité relative R des colonies avec des mutants. L'allèle E envahit donc dans la zone à droite des courbes.

(a) Haplodiploïdes avec un seul accouplement. Le remplacement précoce de la gamergate envahit plus facilement quand tous les mâles sont produits par les ouvrières mutantes Ee (trait moyen, le plus à gauche). Il envahit moins facilement quand les mâles sont produits par la gamergate (trait épais) puisque toutes ne portent pas la mutation. Finalement, il envahit le plus difficilement quand les mâles sont produits par toutes les ouvrières (ouvrières Ee et ee, trait fin, le plus à droite) puisque la plupart ne sont pas porteuses de la mutation. Lorsque les ouvrières mutantes monopolisent la production des mâles (trait moyen) l'allèle peut envahir même s'il diminue la probabilité b de devenir gamergate ($b < 0,5$).

(b) Haplodiploïdes avec deux accouplement. Le pattern est le même que pour un accouplement unique mais l'allèle E envahit plus facilement (toutes les courbes sont écalées vers la gauche).

(c) Diploïdes. Le remplacement précoce de la reproductrice envahit plus facilement lorsqu'il y a un double accouplement (trait épais) qu'un unique accouplement (trait fin).

2.4. Conflit potentiel pour la détermination des castes

Ce conflit est équivalent, chez les espèces avec des castes reine et ouvrière, au conflit pour devenir reproductrice chez les espèces sans caste. Chez les espèces avec castes l'accès à la reproduction est déterminé pendant le développement larvaire, de sorte que le conflit pour la reproduction devient un conflit pour la détermination des castes. Chez les hyménoptères la détermination des castes femelles est trophique, sauf rares exceptions (Volny & Gordon 2002; Smith *et al.* 2008). Il y a un conflit potentiel entre les jeunes larves diploïdes et les adultes. Une larve pourrait gagner à se développer en reine, et donc à produire des descendants, plutôt que de devenir une ouvrière. Les adultes, de leur côté, ont besoin de produire des ouvrières pour augmenter ou compléter la force de travaille de la colonie.

Dans la plupart des espèces les larves n'ont aucun pouvoir sur leur devenir et les adultes orientent le développement des larves à leur convenance. Les abeilles sans dard (mélipones) sont une exception. Chez celles-ci les œufs sont pondus dans des cellules qui sont

au préalable remplies d'assez de nourriture pour que la larve se développe en ouvrière. La cellule est fermée dès qu'un œuf y est pondu, et la larve se développe en complète autarcie. Chez les abeilles sans dard la reine est légèrement plus petite que les ouvrières, de sorte que les larves, cloîtrées avec assez de nourriture pour se développer en ouvrière, peuvent aussi bien se développer en reine. Et, effectivement, de nombreuses larves se développent en reine. Jusqu'à 15 à 20% des larves femelles deviennent des reines chez *Melipona beecheii*, alors même que quelques reines seulement sont nécessaires puisque les mélipones se reproduisent par fission de la colonie, comme l'abeille domestique ! Ces reines surnuméraires sont exécutées dans les 27h suivant leur émergence des cellules (Wenseleers & Ratnieks 2004; Wenseleers *et al.* 2004). Cet exemple montre l'importance des traits d'histoire de vie sur l'expression des conflits, et illustre combien les conflits sociaux peuvent être coûteux : chez les abeilles mélipones jusqu'à 20% des femelles sont exécutées à la naissance !

3. SIGNAUX HONNÊTES ?

Il existe donc divers conflits potentiels entre membres d'une même colonie, et chaque groupe d'intérêt a besoin d'informations sur lesquelles baser ses décisions comportementales. Ainsi, pour pouvoir biaiser le sexe ratio vers plus de reines les ouvrières ont besoin de pouvoir identifier les larves mâles relativement tôt, faute de quoi il serait trop coûteux de les tuer. De même, les ouvrières ont besoin de pouvoir estimer la « qualité » de la reine pour savoir quand il devient bénéfique de la remplacer par une nouvelle reine. Trois catégories de signaux sont particulièrement importantes dans le cadre de l'étude des conflits intra-coloniaux.

3.1. Signaux chimiques

Le monde des insectes sociaux est en premier lieu un monde d'odeurs où les phéromones jouent un rôle majeur. Elles sont impliquées dans les activités d'approvisionnement de la colonie (phéromones de pistes), de défense (phéromones d'alarmes), de reconnaissance coloniale (« visa colonial ») et de régulation de la reproduction (phéromone royale) (Howard & Blomquist 2005 ; Monnin 2006 ; Le Conte & Hefetz 2008). Dans le cadre des conflits intra-coloniaux nous nous intéressons surtout aux phéromones royales, qui régulent la ponte des ouvrières, et aux phéromones ou indices chimiques qui pourraient permettre de discriminer les œufs pondus par la reine de ceux pondus par les ouvrières et de déterminer le sexe des larves.

Les ouvrières se reproduisent indirectement par le biais de la (des) reine(s) qu'elles aident (sélection de la parentèle, voir 1.1.). Leurs valeurs sélectives inclusives dépendent donc du degré de parenté avec la reine et de sa fertilité : aider une reine étrangère n'est pas bénéfique, mais aider une reine fortement apparentée mais peu fertile l'est guère plus. Les ouvrières sont donc fortement sélectionnées pour pouvoir estimer la fertilité de la reine, et il y a de multiples évidences que ceci est fait par le biais de signaux chimiques. De nombreux travaux ont montré l'implication des hydrocarbures cuticulaires (HCC) dans la reconnaissance des reproducteurs (Howard & Blomquist 2005 ; Monnin 2006 ; Le Conte & Hefetz 2008).

Toutes les espèces de guêpes, d'abeilles et de fourmis qui ont été étudiées, qu'elles soient primitivement ou hautement eusociales, présentent des différences dans les profils d'HCC des pondeuses (reines, gamergates, ouvrières vierges produisant des mâles) et des non pondeuses (jeunes reines non fertiles, reines vieillissantes, ouvrières stériles), et même des reines vierges ou fécondées (Hora *et al.* 2008). Des expériences de modification du profil d'HCC, réalisées en surimposant un profil prélevé sur un autre individu ou en ajoutant des hydrocarbures synthétiques, montrent que les individus de la colonie réagissent à ces modifications. Ces profils d'HCC pourraient donc être un signal de fertilité. D'autres expériences ont permis d'identifier les classes d'hydrocarbures les plus susceptibles d'être des signaux, par exemple en conditionnant des abeilles grâce au réflexe d'extension du proboscis (Châline *et al.* 2005). Ainsi les alcanes (C_nH_{2n+2}) sont peu détectés, peut-être car ce sont des molécules géométriquement simples (chaîne linéaire de carbones). Au contraire, les méthyl-alcanes (alcanes avec un groupement méthyle, CH_3) et les alcènes (alcanes avec une double liaison entre deux atomes de carbones, C_nH_{2n}) ont une géométrie plus complexe et sont mieux détectés (Dani *et al.* 2001 ; Châline *et al.* 2005). L'hypothèse que les profils d'HCC sont un signal de fertilité est supportée par la corrélation qui existe entre la physiologie de la reproduction et la production de ces hydrocarbures. De plus, l'application d'analogues ou d'antagonistes d'hormones modifie de concert la fertilité (augmentée ou diminuée) et le profil d'HCC de l'individu traité, ainsi que le comportement des membres de la colonie envers lui (Cuvillier-Hot *et al.* 2004).

Les données supportent donc fortement l'implication des HCC comme signaux de fertilité. Keller & Nonacs (1993) ont argumenté que les signaux produits par la reine ne peuvent pas être des phéromones inhibitrices, car la sélection favoriserait les ouvrières qui y

seraient insensibles (voir aussi Le Conte & Hefetz 2008). On peut imaginer, par exemple, que si la phéromone était transportée par une protéine (« *Odour Binding Protein* ») jusqu'à un récepteur cellulaire une mutation de cette protéine rendrait les ouvrières insensibles à la phéromone. Elles se reproduiraient et ce trait serait favorisé. Keller & Nonacs (1993) argumentent donc que les phéromones royales sont des signaux honnêtes de qualité (Grafen 1990). La reine signale aux ouvrières qu'elle est une bonne reproductrice, et celles-ci coopèrent car c'est dans leur intérêt : elles sacrifient leur valeur sélective directe mais augmentent d'autant plus leur valeur sélective indirecte (voir 1.1.).

3.2. Comportements agressifs

Des comportements agressifs (Fig. 3) déterminent quel(s) individu(s) se reproduisent chez de nombreuses espèces. Une hiérarchie de dominance a ainsi été démontrée entre les fondatrices chez *Polistes dominulus* (Pardi 1948), puis dans de nombreuses espèces de fourmis (Cole 1981 ; Franks & Scovell 1983 ; Bourke 1988 ; Peeters *et al.* 1991 ; Choe & Perlman 1997 ; Heinze *et al.* 1997), de guêpes (Pfennig & Klahn 1985 ; Reeve 1991 ; Röseler 1991 ; Bridge & Field 2007) et d'abeilles (van Doorn & Heringa 1986 ; Kukuk & May 1988). L'agression est honnête, même si elle est très stéréotypée, dans la mesure où l'individu démontre qu'il est apte à faire ce comportement coûteux. Néanmoins, le lien entre la capacité à être agressif et la capacité à se reproduire n'est pas nécessairement évident. Les caractéristiques nécessaires pour gagner un combat ne sont pas nécessairement celles qui déterminent la fécondité et l'espérance de vie d'une reproductrice.

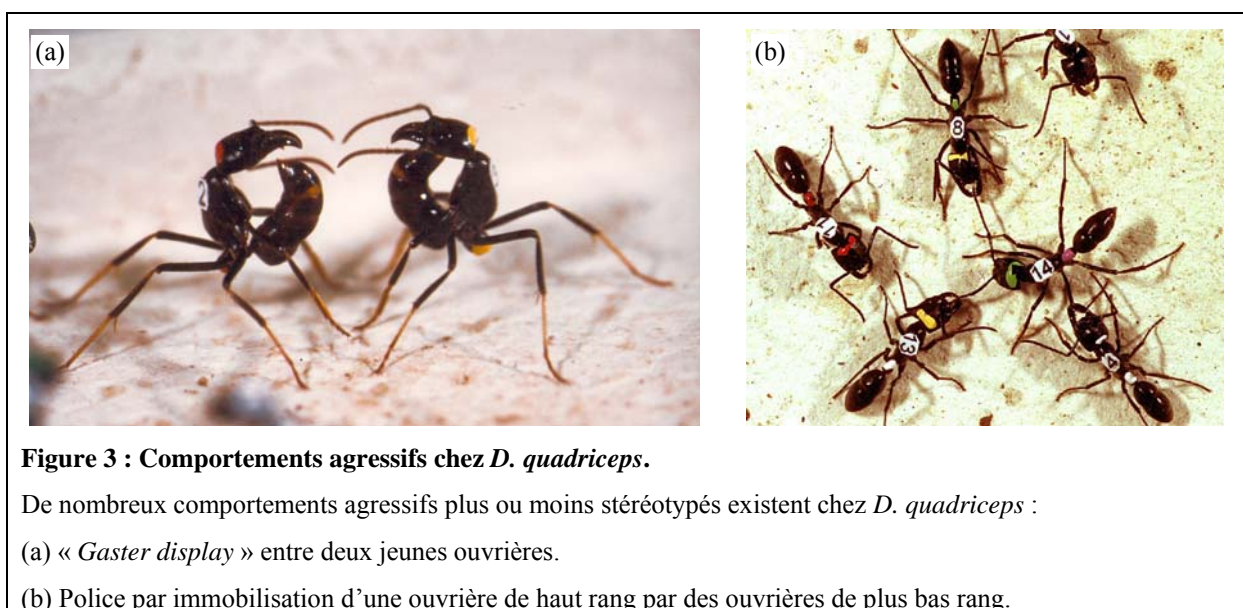


Figure 3 : Comportements agressifs chez *D. quadriceps*.

De nombreux comportements agressifs plus ou moins stéréotypés existent chez *D. quadriceps* :

(a) « *Gaster display* » entre deux jeunes ouvrières.

(b) Police par immobilisation d'une ouvrière de haut rang par des ouvrières de plus bas rang.

3.3. Mesure directe de la qualité

La production de couvain est la mesure la plus directe et la plus honnête de la fertilité de la reproductrice, à condition que l'identité de la pondreuse ne fasse pas de doute. Mesurer ainsi la productivité d'une reproductrice est probablement impossible dans les espèces polygynes ou ayant des colonies populeuses. De plus, il est probablement impossible d'estimer la quantité de couvain chez les fourmis, car il est fréquemment porté par des ouvrières ou entreposé en larges tas. Il est par contre envisageable que l'abondance du couvain puisse être estimée dans des petites sociétés de guêpes ou d'abeilles, où chaque élément de couvain est dans une cellule individuelle. C'est le cas de *Polistes dominulus*, chez laquelle j'ai montré avec Jürgen Liebig et Stefano Turillazzi que le manque de couvain est détecté par les ouvrières, qui pondent alors malgré la présence de la reproductrice (Liebig *et al.* 2005).

Signaux chimiques, comportements agressifs et mesure directe de la qualité de la reproductrice ne sont pas incompatibles. Au contraire, l'utilisation conjointe de plusieurs signaux augmente la fiabilité du signal. Ainsi, chez *P. dominulus* la reproduction est régulée par une hiérarchie de dominance entre fondatrices (Pardi 1948 ; Reeve 1991 ; Röseler 1991), des différences chimiques entre pondreuses et non pondreuses (Sledge *et al.* 2001), et une estimation de l'abondance du couvain (Liebig *et al.* 2005).

4. EXPRESSION ET RÉGULATION DES CONFLITS

J'ai étudié l'expression et la régulation sociale des conflits pour la reproduction chez deux espèces primitivement eusociales, la fourmi sans reine *Dinoponera quadriceps* et la guêpe *Polistes dominulus*. Dans ces espèces n'importe quel individu a le potentiel de devenir reproducteur, et les rôles d'assistant et de reproducteur sont déterminés à l'âge adulte, en grande partie sur des bases comportementales (hiérarchie de dominance). Plus récemment, j'ai commencé à étudier les conflits sociaux chez deux espèces hautement eusociales, les fourmis *Aphaenogaster senilis* et *Cataglyphis cursor*. Les rôles de reine et d'ouvrières sont déterminés au stade larvaire et une ouvrière ne peut donc pas devenir reine. Néanmoins, chez *C. cursor* les ouvrières, de même que la reine, peuvent produire des reines et des ouvrières par parthénogenèse thélytoque (Percy *et al.* 2004, 2006). Bien que les ouvrières ne pondent que dans les colonies orphelines cette capacité à remplacer la reine de manière transitoire pourrait affecter les conflits d'intérêts.

4.1. Hiérarchie de dominance

Une hiérarchie de dominance existe dans de nombreuses espèces (voir 3.2.). On peut schématiquement distinguer trois grands contextes. Une hiérarchie peut exister lors de la fondation de la colonie, et elle détermine alors laquelle des fondatrices héritera de la colonie (Pardi 1948 ; Reeve 1991 ; Röseler 1991 ; Pfennig & Klahn 1985 ; Choe & Perlman 1997). Une hiérarchie peut aussi exister entre ouvrières et réguler la production de mâles (Cole 1981 ; Franks & Scovell 1983 ; Bourke 1988 ; Heinze *et al.* 1997). Finalement, une hiérarchie peut déterminer l'accès à la reproduction dans les espèces primitivement eusociales, telles les fourmis sans reines (Peeters *et al.* 1991). Nous nous sommes intéressés à ce dernier cas.

De l'ordre de 10% des fourmis Ponéromorphes n'ont pas de caste reine, et toutes les ouvrières peuvent potentiellement s'accoupler et se reproduire sexuellement (Peeters 1993). Pourtant, une seule ouvrière se reproduit (quelques unes dans certaines espèces). Cette ouvrière est l'équivalent fonctionnel d'une reine. Elle est appelée gamergate pour souligner que d'un point de vue morphologique elle n'est pas une reine (Peeters & Crewe 1984 ; Peeters 1993). Cette différence est importante du point de vue des conflits sociaux : chez les fourmis sans reine toutes les ouvrières peuvent potentiellement devenir gamergate et se reproduire, de sorte qu'il y a un conflit potentiel pour déterminer laquelle deviendra gamergate. Il peut aussi y avoir un conflit potentiel pour la production des mâles, et un autre conflit pour déterminer le moment auquel il faut remplacer la gamergate vieillissante (Hart & Monnin 2006). Tous ces conflits sont susceptibles d'être régulés, au moins en partie, par des interactions agressives (Fig. 3) résultant en l'établissement d'une hiérarchie de dominance.

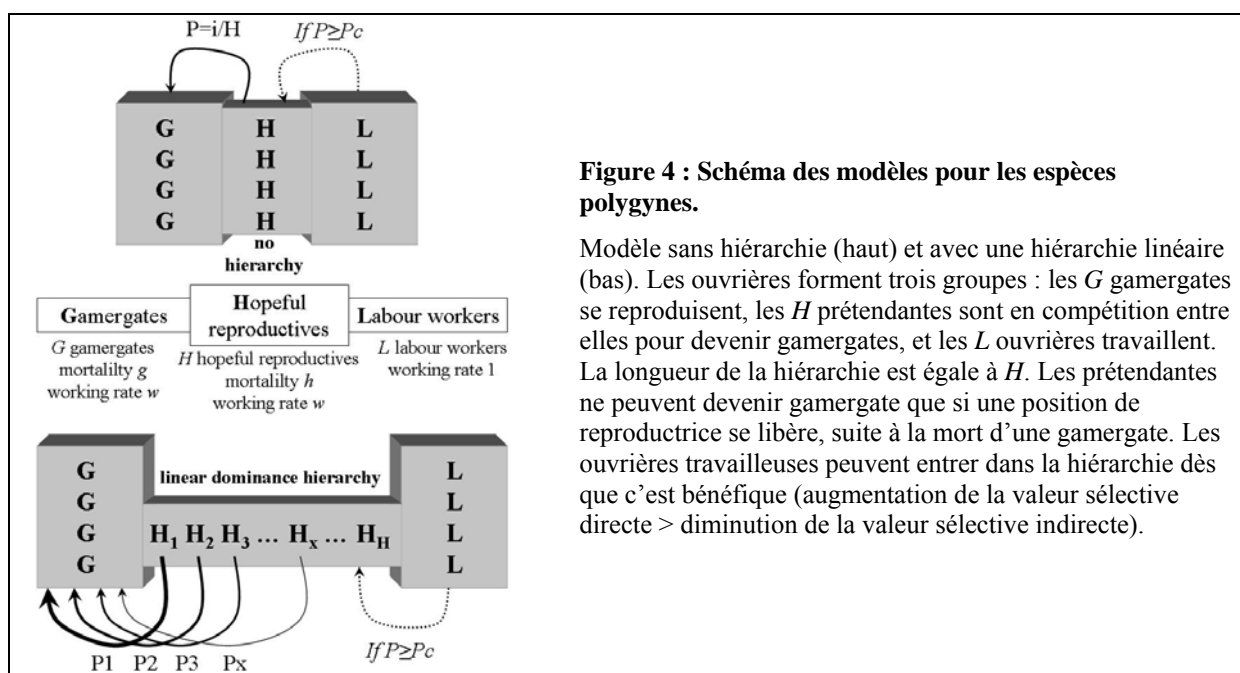
4.1.1. Existence et longueur de la hiérarchie chez les fourmis sans reines

En collaboration avec Francis Ratnieks j'ai développé un modèle mathématique simple prédisant la longueur de la hiérarchie chez des fourmis sans reines monogynes, c'est à dire le nombre d'ouvrières qui devraient être en compétition pour devenir la gamergate (Monnin & Ratnieks 1999). Une ouvrière entrant dans la hiérarchie augmente ses chances de devenir gamergate et d'avoir une valeur reproductive directe. La probabilité de devenir gamergate est fonction du rang auquel elle entre dans la hiérarchie, et de la linéarité de celle-ci. Plus elle a un rang bas moins elle a de chances de devenir gamergate, et plus la hiérarchie est linéaire moins elle a de chance de devenir gamergate (elle ne peut pas « sauter » les individus de rang plus élevé). Une ouvrière entrant dans la hiérarchie travaille moins, ce qui diminue la

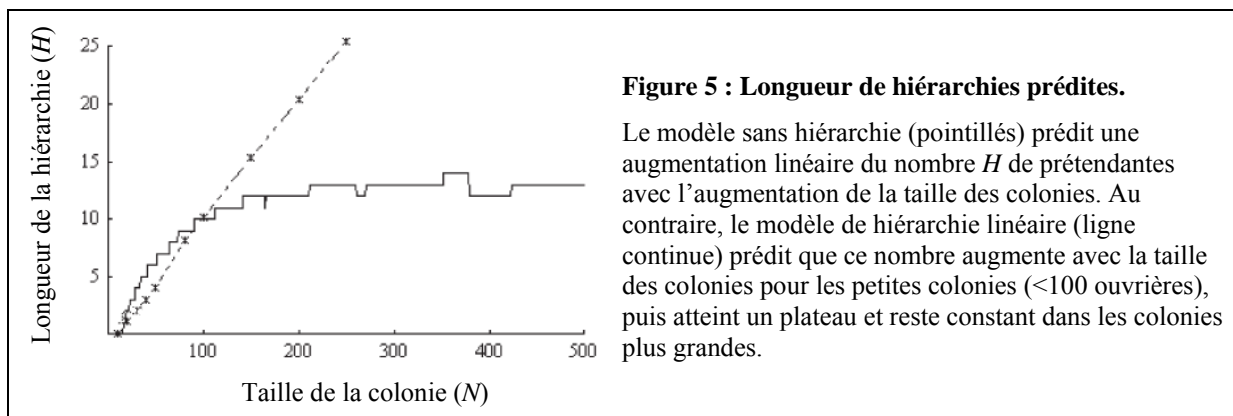
productivité de la colonie et donc sa valeur sélective indirecte. Le nombre d'ouvrières dans la hiérarchie dépend ainsi du rapport entre ce coût au niveau colonial et ce bénéfice potentiel au niveau individuel. Le modèle prédit que la longueur de la hiérarchie augmente lorsque le degré de parenté avec la gamergate diminue, car il y a alors plus à gagner en devenant gamergate et moins à gagner en aidant la gamergate actuelle. Le modèle prédit aussi une augmentation de la longueur de la hiérarchie avec la taille des colonies, car un individu entrant dans la hiérarchie et travaillant peu représente une plus petite fraction de la force de travail pour les grosses colonies que pour les petites colonies.

J'ai testé cette prédiction expérimentalement, avec Francis Ratnieks et Carlos Brandão, en comparant la longueur de la hiérarchie chez des espèces monogynes et monoandres ne différant que par la taille de leurs colonies : 14 ouvrières chez *D. australis*, 41 ouvrières chez *D. gigantea* et 78 chez *D. quadriceps*. Les résultats supportent les prédictions : le modèle prédit des hiérarchies de 2, 3 et 4 ouvrières chez *D. australis*, *D. gigantea* et *D. quadriceps*, et les données révèlent des hiérarchies de 1, 3 et 3 ouvrières (Monnin *et al.* 2003).

En collaboration avec Mathieu Molet et Minus van Baalen nous avons généralisé le modèle de hiérarchie linéaire aux espèces polygynes, et nous l'avons comparé à un modèle sans hiérarchie (Fig. 4 ; Molet *et al.* 2005).



L'existence d'une hiérarchie diminue le nombre d'ouvrières en compétition pour devenir gamergate (Fig. 5) : la hiérarchie introduit une inégalité des chances entre ouvrières, qui rend l'entrée dans la compétition pour la reproduction sans espoir pour la plupart. Ces dernières ont alors intérêt à augmenter leur valeur sélective inclusive en augmentant la productivité de la colonie. La hiérarchie diminue ainsi le nombre d'ouvrières prétendantes à la reproduction et travaillant peu, ce qui diminue le coût des conflits au niveau de la colonie. La différence entre existence et absence de hiérarchie est faible dans les petites colonies, mais devient forte pour les colonies avec plus de 150-200 individus.

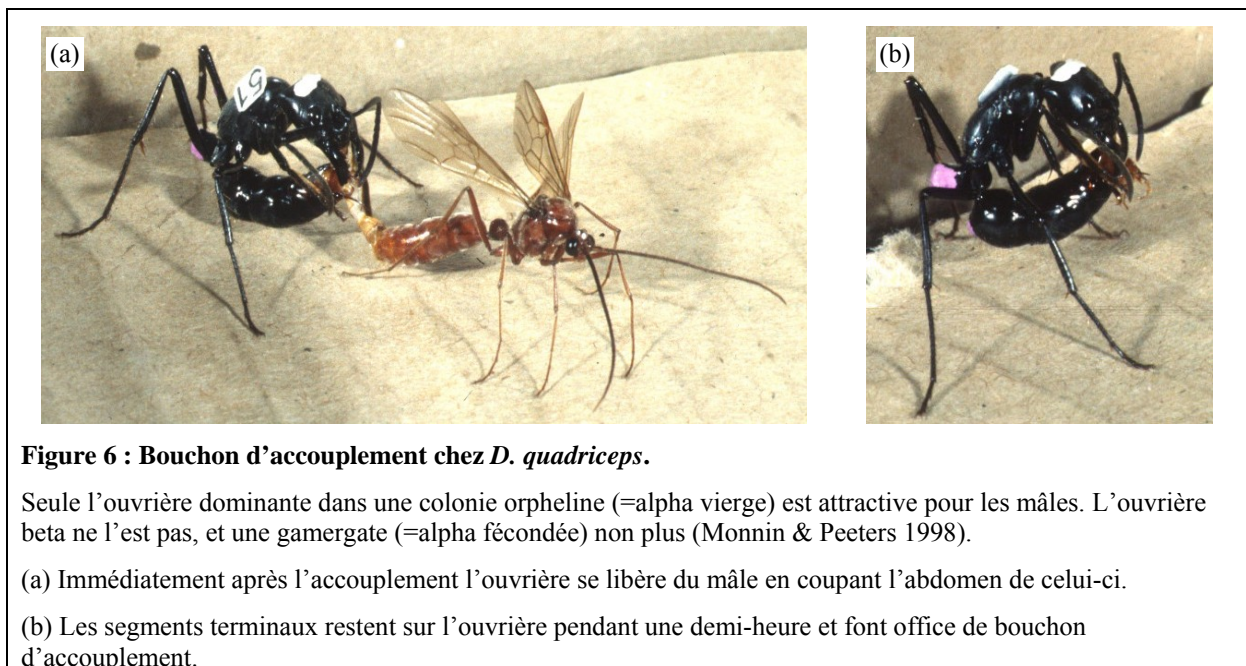


Les longueurs de hiérarchie prédites par ce modèle sont supportées par les données disponibles sur la fourmi sans reine polygyne *Gnamptogenys menadensis* (Gobin *et al.* 2001), et par l'observation de la fourmi sans reine polygyne *Rhytidoponera metallica* (Molet *et al.* 2005). Les prédictions du modèle sont aussi supportées par la hiérarchie entre ouvrières dans les colonies orphelines de *Temnothorax nylanderii*, où les ouvrières sont en compétition pour la production des mâles et où la longueur de la hiérarchie augmente avec la taille des colonies, jusqu'à atteindre un plateau (Heinze 2008).

4.1.2. Le cas de *Dinoponera quadricaps*

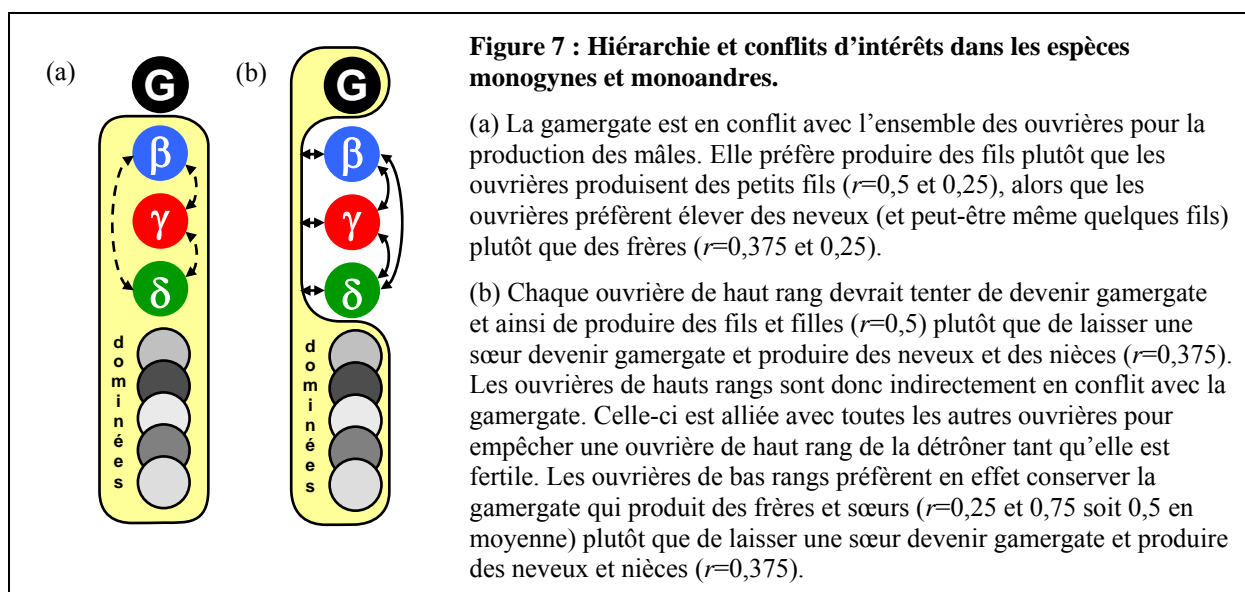
J'ai étudié la structure et la dynamique de la hiérarchie chez *Dinoponera quadricaps*, avec Christian Peeters et Christian Malosse pendant ma thèse, puis en collaboration avec Francis Ratnieks, Richard Beard et Graeme Jones lors de mon premier stage post doctoral à Sheffield. Les colonies de *D. quadricaps* ont de l'ordre de 80 ouvrières. Nous avons montré qu'elles sont monogynes et monandres, avec une seule gamergate fécondée par un seul mâle. Une hiérarchie de dominance linéaire (Monnin & Peeters 1999) régule l'accès à l'accouplement. Seule l'ouvrière la plus dominante d'une colonie orpheline (ouvrière alpha, vierge) peut

s'accoupler. Les autres ouvrières vierges ne sont pas attractives pour les mâles, qui ne sont pas non plus attirés par une gamergate (Fig. 6 ; Monnin & Peeters 1998). La hiérarchie de dominance régule aussi la ponte des œufs. La gamergate (ou l'alpha vierge dans les colonies orphelines) produit en moyenne 86% des œufs tandis que les deux ou trois ouvrières immédiatement après elle dans la hiérarchie (beta, gamma et delta) produisent le reste (Monnin & Peeters 1998). Finalement, la hiérarchie détermine aussi quelle ouvrière deviendra la prochaine alpha et donc la prochaine gamergate : beta dans 63% des cas, gamma dans 26% et delta dans les 11% restant (n=19 remplacements non provoqués d'alpha ; Monnin & Peeters 1999). Il apparaît donc que seules quelques ouvrières sont impliquées dans la compétition pour la reproduction. Nous n'avons jamais observé une ouvrière avec un rang inférieur à delta pondre un œuf ou devenir alpha, et la gamergate et les ouvrières de haut rang sont responsables de la majorité des interactions agressives (Monnin & Peeters 1999).



Nous avons aussi montré que la gamergate a un profil caractéristique d'HCC, avec beaucoup de 9-hentriacontène (9-C₃₁:1 ; Monnin *et al.* 1998). Lorsqu'elle est enlevée beta devient alpha et acquiert ce profil caractéristique en quelques semaines (Peeters *et al.* 1999). Il y a donc une très forte corrélation entre la dominance, la reproduction et la production de signaux chimiques. L'honnêteté de ces signaux reste néanmoins à démontrer.

La hiérarchie de dominance ne résout pas tous les conflits. Ainsi la gamergate est en conflit avec l'ensemble des ouvrières pour la production des mâles (Fig. 7a, voir aussi 2.2.). On pourrait prédire, *a priori*, que les ouvrières devraient remporter ce conflit et imposer leur intérêt, c'est-à-dire produire les mâles. Elles sont en effet beaucoup plus nombreuses que la gamergate et ce sont elles qui nourrissent les larves. Il n'en est rien. La gamergate impose son intérêt car elle bénéficie d'une forte asymétrie d'information. La gamergate et les ouvrières peuvent reconnaître les œufs qui ont été produits par la première de ceux qui ont été pondus par les secondes : les œufs de la gamergate ont un chorion riche en 9-hentriacontène, l'HC caractéristique de la gamergate, tandis que ceux des ouvrières en ont peu (Monnin & Peeters 1997). Cette information est insuffisante pour les ouvrières. Elles ont besoin, pour pouvoir détruire les mâles produits par la gamergate, de distinguer les œufs mâles des œufs femelles, ce dont elles sont incapables. Détruire les œufs femelles qu'elles ne pourraient pas remplacer puisqu'elles sont vierges provoquerait le déclin de la colonie. En conséquence les ouvrières ne détruisent pas les œufs de la gamergate (1 œuf sur 111 seulement a été détruit). Au contraire, la gamergate connaît le sexe des œufs pondus par les ouvrières : tous sont des mâles. Elle peut donc les détruire puisqu'elle peut produire des mâles elle-même, et la gamergate a en effet détruit au moins 12 des 18 œufs pondus par les ouvrières. Elle augmente ainsi sa part de reproduction de 86% des œufs produits à au moins 94% des œufs élevés. Peut-être parvient-elle d'ailleurs à détruire encore plus d'œufs pondus par les ouvrières. Il est possible que les ouvrières de haut rang développent leurs ovaires non pas tant pour produire des mâles que pour augmenter leur chance de remplacer la gamergate si l'opportunité se présentait.



Un second conflit partiellement résolu par la hiérarchie de dominance est celui pour le remplacement de la gamergate. La hiérarchie détermine quelle ouvrière deviendra la prochaine gamergate (généralement beta, parfois gamma et rarement delta) mais elle ne détermine pas quand celle-ci doit être remplacée (Hart & Monnin 2006). Les ouvrières de hauts rangs, qui ont une certaine probabilité de devenir gamergate, devraient provoquer ce remplacement autant que possible, mais la gamergate et l'ensemble des autres ouvrières devraient s'y opposer (Fig. 7b, voir aussi 4.3.).

4.2. Estimation directe de la qualité de la fondatrice chez *Polistes dominulus*

Lors de mon second stage post doctoral, à Florence, j'ai travaillé avec la guêpe *Polistes dominulus* en collaboration avec Jürgen Liebig et Stefano Turillazzi. Nous nous sommes demandé si les ouvrières de cette espèce ne pouvaient pas mesurer directement la productivité de la fondatrice. En effet, les colonies sont petites, et les œufs sont pondus dans des cellules individuelles que les ouvrières inspectent en permanence pour nettoyer et nourrir le couvain. Il semble donc qu'elles puissent estimer l'abondance du couvain et donc la fertilité de la fondatrice. L'abondance du couvain serait un indice honnête dans la mesure où il est impossible de produire de faux œufs et de fausses larves.

Les *Polistes* forment de petites colonies annuelles. Chez *P. dominulus* une ou plusieurs fondatrices coopèrent pour fonder une colonie au printemps (Reeve 1991 ; Röseler 1991). Ces fondatrices forment une hiérarchie de dominance et la fondatrice dominante, alpha, empêche les autres fondatrices de se reproduire (Pardi 1948). Les fondatrices subordonnées se comportent comme des ouvrières mais peuvent remplacer alpha et se reproduire si alpha meure. Les femelles produites par alpha durant la première partie de la saison ne pondent pas et fonctionnent comme des ouvrières, bien qu'elles soient potentiellement capables de pondre et de s'accoupler. Les femelles produites à la fin de la saison hivernent et fondent les nouvelles colonies l'année suivante. Il n'y a pas de caste reine et ouvrière chez *Polistes* : toutes les femelles peuvent potentiellement s'accoupler, même si les « ouvrières » produites en début de saison ont tendance à être plus petites que les fondatrices.

Nous avons donc expérimentalement testé l'hypothèse que les ouvrières utilisent l'abondance de couvain pour estimer la fertilité de la fondatrice (Liebig *et al.* 2005). Pour ce faire nous avons utilisé des colonies avec une seule fondatrice, et nous avons retiré le couvain

de 50% des cellules (toujours les mêmes) tous les 2 jours pendant 22 jours. Cette manipulation mime le fait que la fondatrice soit peu fertile. Notre hypothèse était qu'en présence d'une telle fondatrice apparemment stérile les ouvrières commenceraient à se reproduire, bien que la fondatrice elle-même ne soit pas manipulée et ait donc un comportement agressif normal et produise les HCC caractéristiques d'une pondreuse (Bonavita-Cougourdan *et al.* 1991 ; Sledge *et al.* 2001). Chez *P. dominulus* la ponte est un comportement caractéristique aisément reconnaissable (Fig. 8). Les pontes de la fondatrice et des ouvrières ont été observées sur des enregistrements vidéo réalisés en continu 24h/24h pendant les 22 jours de l'expérience (S-vidéo à 4 images/secondes).



Figure 8 : Ponte d'une ouvrière.

L'ouvrière au centre de la photo pond malgré la proximité immédiate de la fondatrice (marquée en rouge sur le thorax) qui n'interfère pas.

Les résultats montrent que les ouvrières pondent nettement plus dans les colonies où le couvain a été enlevé que dans les contrôles, l'augmentation ayant lieu une semaine à dix jours après le début de l'expérience (Fig. 9a). Ceci suggère fortement que les ouvrières utilisent la présence du couvain comme un indice direct, et nécessairement honnête, de la fécondité de la fondatrice. Celle-ci n'interagit pas agressivement avec les ouvrières pendant qu'elles pondent (Fig. 8), ce qui tend à montrer qu'il n'y a pas de contrôle royal (Keller & Nonacs 1993). La fondatrice augmente aussi sa ponte dans les colonies où le couvain est régulièrement enlevé (Fig. 9b). Il n'est pas étonnant que la fondatrice puisse pondre plus que de normal, au moins pendant une courte période, car le couvain de *Polistes* peut souffrir de prédation par des oiseaux et des frelons et la fondatrice doit alors remplacer le couvain perdu. Malgré la ponte des ouvrières la fondatrice conserve son monopole de la reproduction en détruisant les œufs pondus par les ouvrières, comme le faisait la gamergate chez *D. quadriceps* (voir 4.1.2.).

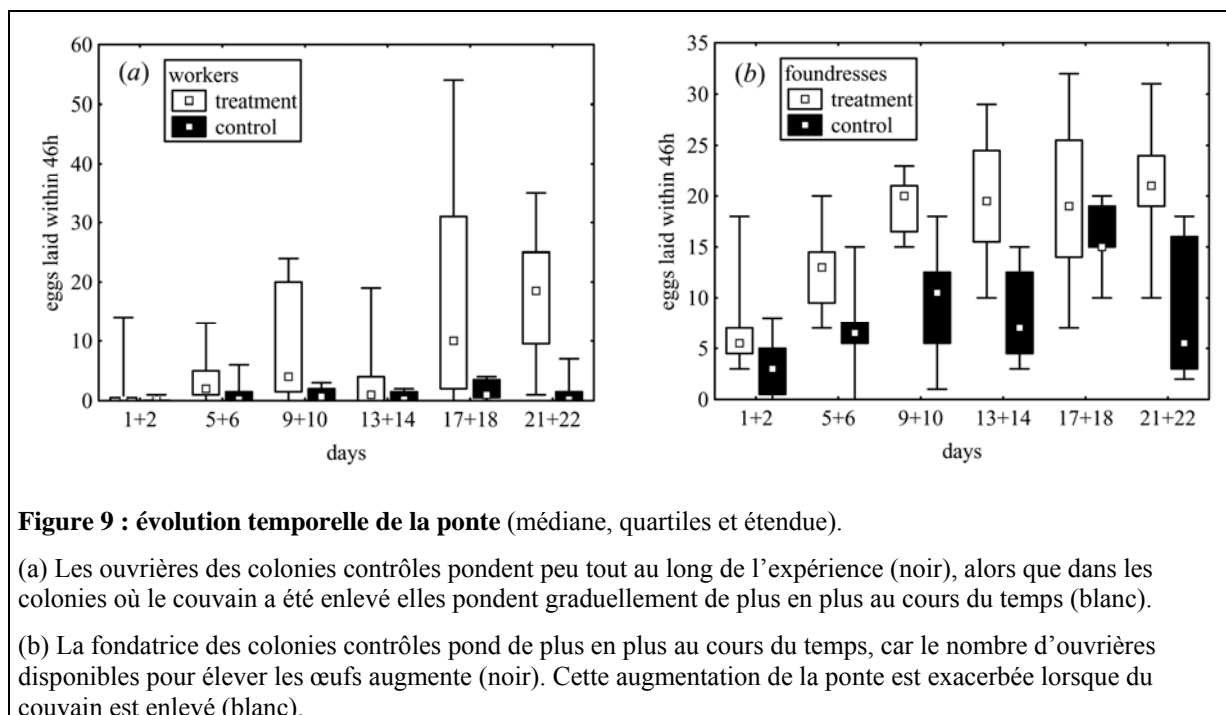


Figure 9 : évolution temporelle de la ponte (médiane, quartiles et étendue).

(a) Les ouvrières des colonies contrôles pondent peu tout au long de l'expérience (noir), alors que dans les colonies où le couvain a été enlevé elles pondent graduellement de plus en plus au cours du temps (blanc).

(b) La fondatrice des colonies contrôles pond de plus en plus au cours du temps, car le nombre d'ouvrières disponibles pour élever les œufs augmente (noir). Cette augmentation de la ponte est exacerbée lorsque du couvain est enlevé (blanc).

Comment les ouvrières estiment-elles l'abondance de couvain ? Une hypothèse est qu'elles détectent des phéromones produites par le couvain. De telles phéromones sont inconnues chez *Polistes*, mais existent chez l'abeille (Le Conte *et al.* 1990, 2001, 2008). Elles pourraient aussi estimer l'intensité et/ou la fréquence des sollicitations alimentaires du couvain. Chez certaines guêpes les larves quémangent de la nourriture en grattant la paroi des cellules avec leurs mandibules, ce qui produit des vibrations perceptibles par les ouvrières. Par ailleurs, les ouvrières pourraient estimer directement l'abondance des cellules vides lorsqu'elles inspectent le rayon pour entretenir les cellules et nourrir le couvain. Un nid sain de *Polistes* contient peu ou pas de cellules vides. En effet les cellules sont généralement initiées par la fondatrice, qui y pond immédiatement un œuf, et les ouvrières élèvent les parois de la cellule au fur et à mesure que la larve grandit. De plus, après l'émergence d'une guêpe la cellule est rapidement nettoyée et la fondatrice y pond un nouvel œuf.

4.3. Remplacement de la reproductrice

4.3.1. Remplacement de la gamergate chez les fourmis sans reine

Comme nous l'avons vu précédemment la hiérarchie de dominance détermine qui deviendra la prochaine reproductrice, mais elle ne détermine pas quand ce remplacement devrait se faire, et il peut y avoir un conflit d'intérêt (Hart & Monnin 2006). Chez *D. quadriceps* ce conflit

oppose les ouvrières de hauts rangs les unes aux autres et à la gamergate alliée à l'ensemble des autres ouvrières (Fig. 7b). Les ouvrières de hauts rangs sont susceptibles de devenir gamergate et ont intérêt à ce que celle-ci soit remplacée. Au contraire, la gamergate et les ouvrières de bas rangs, qui n'ont aucune perspective de promotion dans la hiérarchie, ont intérêt à ce que le remplacement n'ait lieu que lorsque la fertilité de la gamergate déclinera.

La gamergate n'est que très rarement attaquée. Lorsqu'elle l'est elle ne prend pas le risque de combattre son agresseur (généralement beta), mais la marque d'une sécrétion chimique qu'elle dépose avec son aiguillon (Monnin *et al.* 2002). Rapidement des ouvrières de bas rangs détectent la sécrétion et immobilisent la fourmi marquée, en mordant ses pattes et antennes (Fig. 3b). Cette immobilisation peut durer jusqu'à trois jours sans discontinuer, les ouvrières de bas rangs se relayant pour immobiliser la fourmi que la gamergate remarque périodiquement. Lorsque la fourmi est finalement relâchée elle a perdu son haut rang et toute perspective de reproduction future. Seule la gamergate produit une sécrétion qui déclenche l'attaque. Celle de beta n'a pas cet effet, ce qui suggère que sa composition est liée à un développement ovarien complet et qu'elle constitue un signal honnête (Monnin *et al.* 2002).

Il est intéressant de noter que lorsqu'il y a plusieurs conflits dans une société les groupes d'intérêts peuvent être variables. Ainsi, chez *D. quadriceps* les ouvrières de bas rangs sont alliées avec celles de haut rang contre la gamergate pour la production de mâles (Fig. 7a), alors qu'elles sont alliées avec la gamergate contre les ouvrières de hauts rangs pour le remplacement de la gamergate (Fig. 7b).

4.3.2. Remplacement de la fondatrice chez *Polistes dominulus*

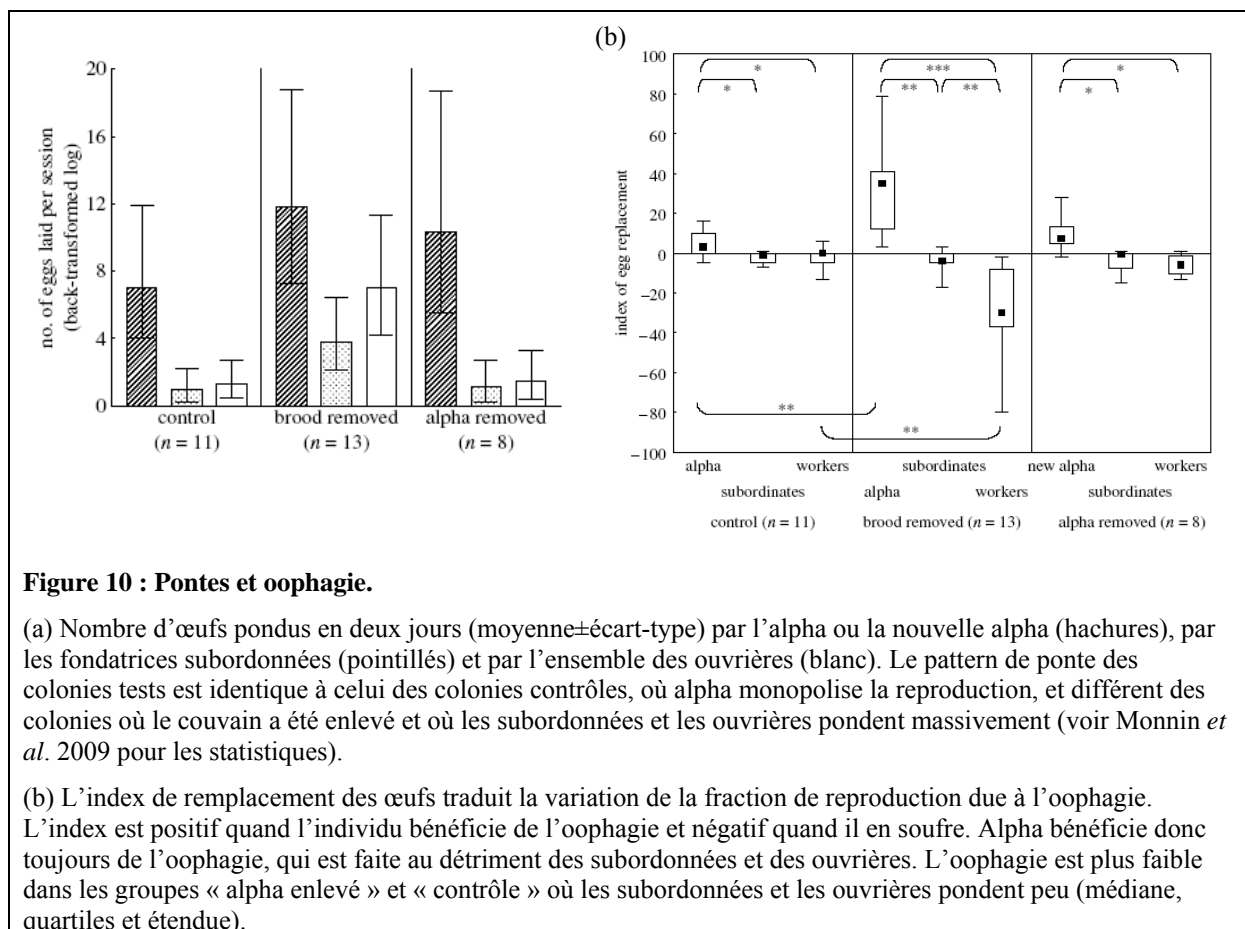
Chez *D. quadriceps* il y a un conflit sur le timing du remplacement de la gamergate mais l'identité de la remplaçante est prédéterminée par la hiérarchie de dominance. La situation est inversée chez *P. dominulus*. La fondatrice a une mortalité élevée et le moment auquel il faudra la remplacer est imprévisible et non conflictuel, mais il devrait y avoir un très fort conflit sur l'identité de la remplaçante. Chez *P. dominulus* jusqu'à huit fondatrices s'associent pour faire le nid au printemps, mais une hiérarchie de dominance linéaire existe et la fondatrice dominante (alpha) monopolise la reproduction, de sorte que les ouvrières sont ses filles (Pardi 1948 ; Reeve 1991 ; Röseler 1991). Qui devrait remplacer alpha lorsqu'elle meure ?

Chacune des guêpes a intérêt à devenir alpha si elle le peut (voir 2.3.). Mais quelle est l'intérêt collectif des ouvrières ? Contrairement à *D. quadriceps* toutes les remplaçantes potentielles ne sont pas également apparentées aux ouvrières. En effet certaines fondatrices sont sœurs mais d'autres ne sont pas apparentées dans au moins 35% des colonies à Florence (Queller *et al.* 2000) et 80% des colonies à Cadiz (Zanette & Field 2008). Les ouvrières élèveront donc des neveux et nièces ($r=0,375$) si une ouvrière remplace alpha, des cousins et cousines ($r=0,1875$) si une fondatrice sœur d'alpha (une tante) remplace alpha, et des individus non apparentés ($r=0$) si une fondatrice non apparentée à alpha devient alpha. Elles n'ont donc jamais intérêt à laisser une fondatrice hériter de la colonie, et elles risqueraient même souvent d'avoir une valeur sélective inclusive nulle. Pourtant, elles laissent apparemment les fondatrices hériter du nid ! En effet, lorsqu'alpha meure elle est remplacée par une fondatrice subordonnée tant qu'il y en a dans la colonie, et elle n'est remplacée par une ouvrière que lorsque toutes les fondatrices ont disparu (Strassmann 1981 ; Strassmann & Meyer 1983 ; Hughes *et al.* 1987 ; Strassmann 1989 ; Reeve 1991 ; Peters *et al.* 1995 ; Queller *et al.* 1997, 2000 ; Reeve *et al.* 2000 ; Cant & Field 2001 ; Strassmann *et al.* 2003).

Comment expliquer que les ouvrières acceptent une fondatrice alors qu'il y a une forte probabilité qu'elle ne leur soit pas apparentée ? N'ont-elles pas, collectivement, le pouvoir d'imposer leur intérêt comme le font les ouvrières de *D. quadriceps* empêchant beta de détronner prématurément la gamergate (voir 4.3.) ? J'ai testé l'hypothèse que la fondatrice devient dominante mais ne monopolise pas la reproduction autant qu'alpha, c'est à dire que les ouvrières se reproduisent en présence d'une nouvelle alpha, en collaboration avec Alessandro Cini, Vincent Lecat, Pierre Fédérici et Claudie Doums (Monnin *et al.* 2009). Pour ce faire nous avons utilisé trois groupes de colonies polygynes. Dans le premier groupe alpha a été retirée, afin de mesurer la reproduction obtenue par beta lorsqu'elle devient alpha (nouvelle alpha), par les autres fondatrices subordonnées et par les ouvrières (groupe « alpha enlevée »). Ces valeurs de reproduction ont été comparées à des valeurs de référence obtenues avec les deux autres groupes. Dans l'un, la moitié du couvain a été enlevé tous les deux jours pendant 22 jours (voir 4.2. et Liebig *et al.* 2005) afin de mesurer la reproduction obtenue en présence d'une alpha apparemment peu fertile (groupe « couvain enlevé »). Dans l'autre, ni alpha ni le couvain n'ont été manipulés afin de mesurer la reproduction obtenue en présence d'une alpha fertile monopolisant la reproduction (groupe contrôle). Les pontes ont été observées à l'aide d'enregistrement vidéo en continu (S-vidéo 24h/24 à 4 images/secondes), et le degré de parenté entre les fondatrices a été mesuré à l'aide de sept marqueurs

microsatellites polymorphes (Henshaw 2000) afin de déterminer dans quelles colonies alpha et beta étaient parentes et dans quelles colonies elles ne l'étaient pas.

Les résultats montrent sans ambiguïté que lorsque beta devient alpha elle monopolise la reproduction autant que l'alpha initiale. Elle pond autant qu'alpha, et elle inhibe la ponte des fondatrices subordonnées et des ouvrières autant qu'alpha (Fig. 10a). De plus, elle détruit les rares œufs pondus par les fondatrices subordonnées et les ouvrières aussi efficacement qu'alpha (Fig. 10b). Nous n'avons observé aucun comportement agressif des ouvrières vers la nouvelle alpha, et il n'y a donc aucune évidence que la nouvelle alpha n'hérite pas pleinement de la colonie. Nous n'avons pas pu étudier l'effet de la parenté entre alpha et les subordonnées car nous avons trop peu de colonies sans fondatrices non apparentées. En effet les fondatrices étaient sœurs dans seulement 5 colonies, et il y avait au moins une des fondatrices qui était non apparentée dans 21 colonies (toutes non apparentées les unes aux autres dans 15 colonies, un mélange de sœurs et de non apparentées dans 6 colonies).

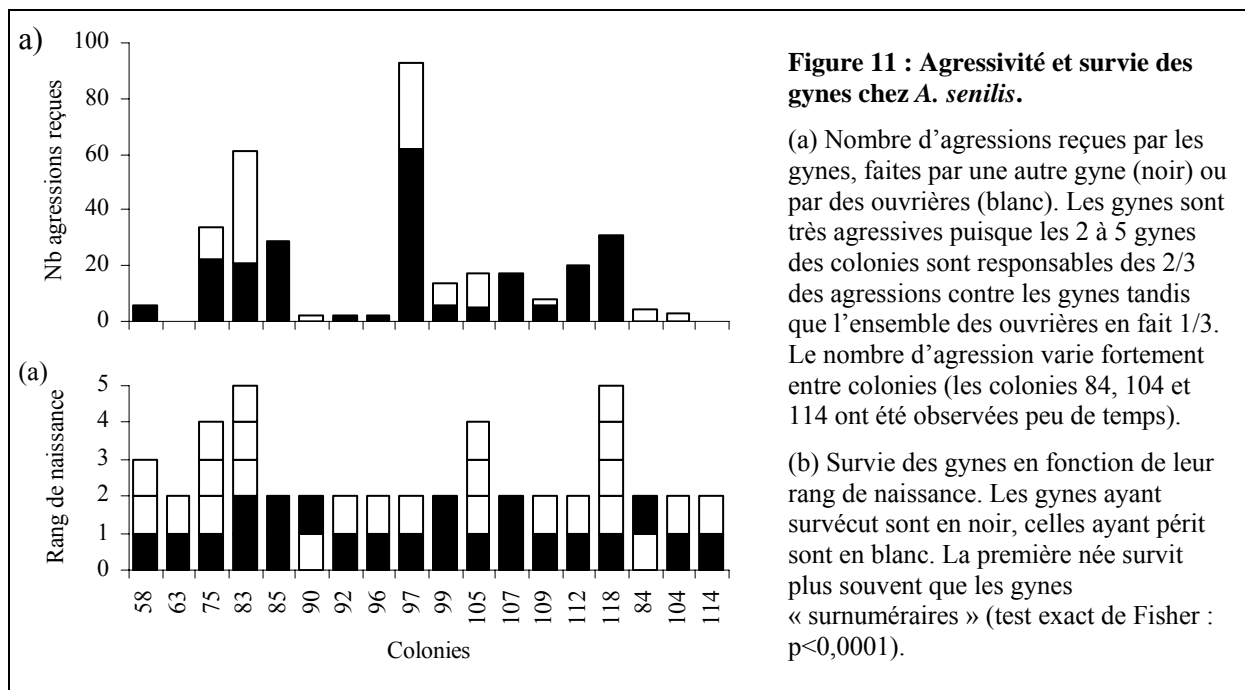


Notre hypothèse que les ouvrières acceptent la dominance comportementale de la nouvelle alpha mais évitent sa dominance reproductive n'est pas validée. Comment l'expliquer sachant qu'il y a un fort risque pour les ouvrières de ne pas être apparentée à beta, et donc de n'avoir aucune valeur sélective inclusive ? Il est peu probable que les ouvrières soient physiquement incapables d'expulser la nouvelle alpha, car la différence de taille est faible voir nulle et les ouvrières sont nombreuses comparées à la seule nouvelle alpha. Deux possibilités nous semblent possibles. Des ouvrières pourraient quitter la colonie et tenter de faire leur propre colonie (Tibbetts 2007). Même si le taux de succès est faible ce serait mieux que d'élever des individus non apparentés. Les ouvrières pourraient aussi produire des mâles en fin de saison. Dans ce cas élever des ouvrières non apparentées en début de saison serait une forme d'altruisme réciproque différé, les ouvrières filles de l'alpha initiale bénéficiant en fin de saison de l'aide des ouvrières filles de la nouvelle alpha qu'elles auraient élevé.

4.3.3. Remplacement de la reine chez *Aphaenogaster senilis*

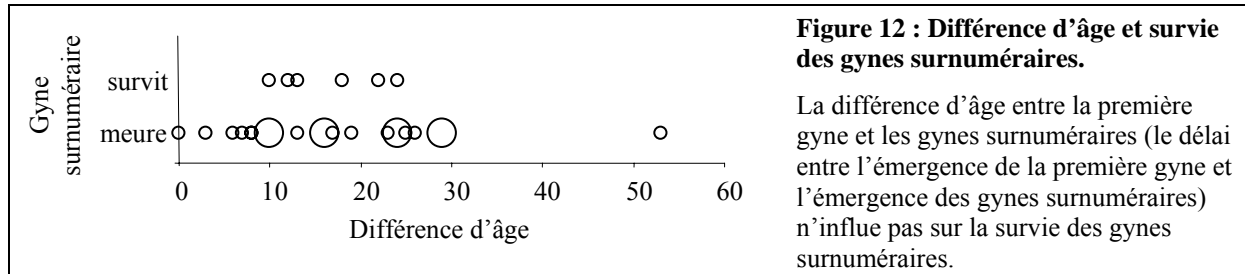
Nous avons vu qu'il y avait un conflit sur le moment auquel remplacer la gamergate chez *D. quadriceps*, et sur l'identité de la remplaçante chez *P. dominulus*. Un conflit comparable existe chez *A. senilis*, une fourmi qui se reproduit par fission et a la capacité de réadopter une reine lorsque la reine initiale est vieillissante ou est morte récemment. *Aphaenogaster senilis* forme des colonies monogynes de 1 300 ouvrières (Boulay *et al.* 2007). À l'aide de six marqueurs microsatellites (Bourke *et al.* 1997 ; Galarza *et al.* 2009) nous avons montré que la reine s'accouple avec un seul mâle (Chéron *et al.* en préparation). Une nouvelle reine hérite de la colonie lorsque la reine vieillit, ou lorsque la colonie fissionne et produit une nouvelle colonie indépendante. Plusieurs reines sont produites mais une seule hérite, de sorte qu'il y a un fort conflit entre les reines. Ces reines sont sœurs et également apparentées aux ouvrières, qui n'ont donc pas d'intérêt génétique à favoriser l'une plutôt que l'autre. En collaboration avec Blandine Chéron, Pierre Fédérici et Claudie Doums j'ai étudié comment la reine est sélectionnée dans des groupes orphelins, où toutes les reines sont *a priori* équivalentes pour les ouvrières (Chéron *et al.* en préparation). Celles-ci laissent-elles les reines se battre, comme chez l'abeille, avec le risque qu'elles s'entretuent ? Aident-elles la reine qui prend le dessus ? Sélectionnent-elles la reine sur des critères de qualité autre que la parenté (poids, fertilité, agressivité, immunocompétence, longévité, etc.) ?

Nous avons utilisé 30 colonies pour créer 30 groupes orphelins de 500 à 800 ouvrières et 200 larves. Dix de ces groupes ont produit une seule gyne, de sorte qu'il n'y a pas de conflit. Les 20 groupes restant ont produit 2 à 5 gynes. Les interactions impliquant une gyne ont été observées dans 18 des 20 groupes ayant produit deux gynes ou plus, ce qui a révélé de nombreuses agressions (Fig. 11a). Les 2/3 des agressions n'impliquent que les gynes, les ouvrières étant responsables d'1/3 des agressions reçues par les gynes. Les ouvrières attaquent plutôt les gynes dominées, et elles ont immobilisé puis démembré trois de ces gynes. L'émergence des gynes n'est pas synchrone, deux gynes successives émergeant avec 12 ± 7 jours d'écart. Bien que cette différence varie fortement, de 0 à 29 jours d'écart, elle semble être le déterminant majeur de la sélection des gynes : la première gyne à émerger survie dans 89% des cas tandis que seules 18% des gynes qui émergent plus tard survivent (Fig. 11b).

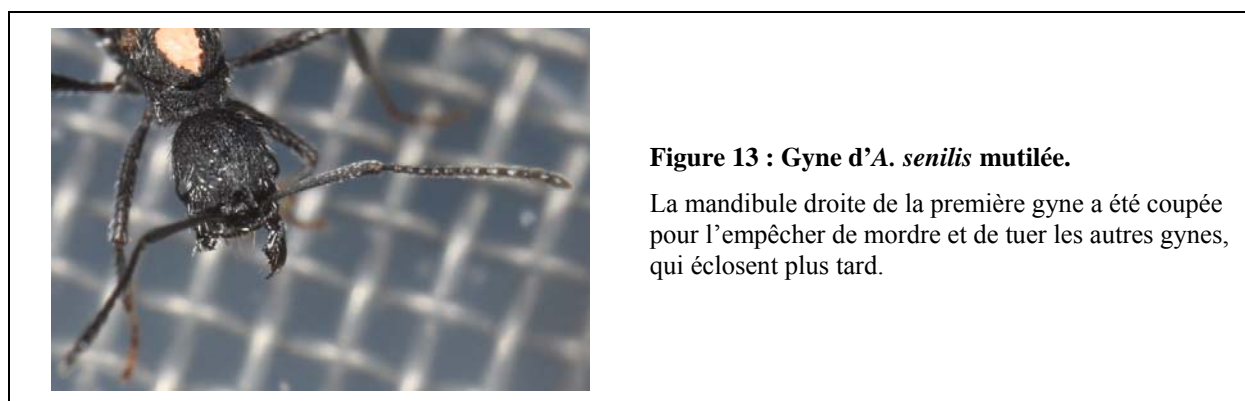


Les colonies n'ont produit que 2 gynes en moyenne (1 à 5), ce qui est incompatible avec une stratégie de sélection de la meilleure gyne puisqu'il y a peu de choix possible. Notre interprétation est que les ouvrières sélectionnent systématiquement la première gyne car ce comportement favorise une reprise plus précoce de la ponte et de la croissance de la colonie. Les gynes surnuméraires constitueraient alors une assurance au cas où la première gyne soit incapable d'assumer son rôle (Chéron *et al.* en préparation). Selon cette hypothèse on pourrait s'attendre à ce que la survie d'une gyne soit inversement proportionnelle à la différence d'âge qu'elle a avec la gyne la plus âgée. Plus cette différence d'âge est importante, plus la gyne

âgée devrait avoir de l'avance dans son développement ovarien et la production de signaux de fertilité. Les données que nous avons ne supportent pas un tel effet, la différence d'âge ne semblant pas influencer sur la survie (Fig. 12).



J'ai cherché à tester ces hypothèses en collaboration avec Adam Cronin, en diminuant la qualité de la première gyne qui éclos (Cronin & Monnin en préparation). *Apis mellifera* est comparable à *A. senilis* en ce qu'elle se reproduit par fission et produit quelques reines pour n'en garder qu'une. Les reines sont néanmoins nettement plus agressives que celles d'*A. senilis* et se battent à mort dans les minutes suivant leur émergence. Pourtant la simple ablation d'une mandibule rend ces reines timides, de sorte que si toutes les reines sont mutilées aucune ne commence à attaquer les autres et les colonies peuvent devenir polygynes (Dietemann *et al.* 2008). Nous avons utilisé ce protocole chez *A. senilis*. À partir de 21 colonies nous avons constitué 42 groupes orphelins, chaque colonie donnant un groupe traitement et un groupe contrôle. Dans le groupe traitement nous avons mutilé la première gyne deux jours après son émergence (Fig. 13) et laissé la seconde gyne intacte. Dans le groupe contrôle aucune gyne n'a été mutilée. Dans les deux groupes nous avons retiré d'éventuelles autres gynes dès le stade puppe.



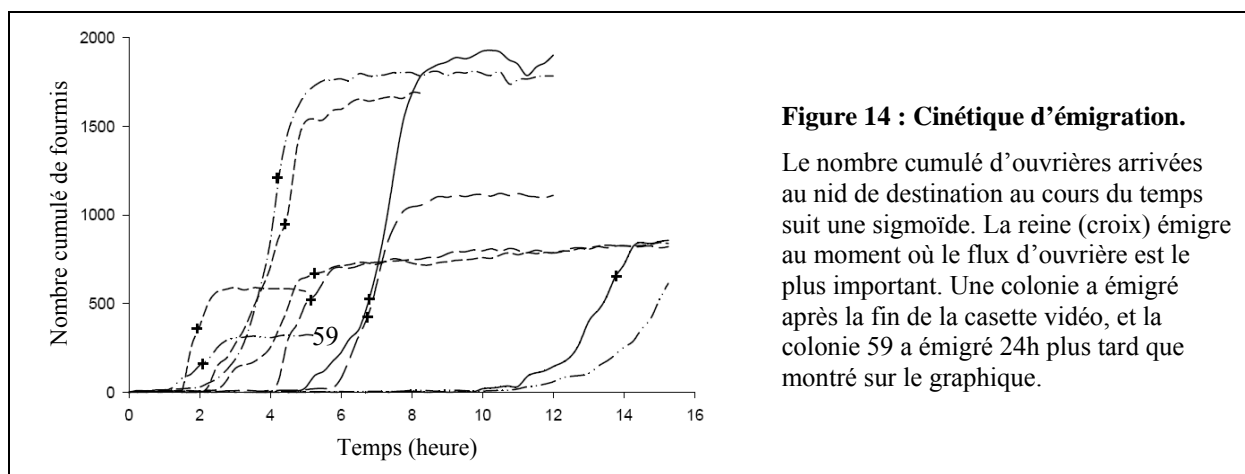
Les résultats préliminaires ne montrent aucun effet de la mutilation : la première gyne qui éclos est autant agressive dans les contrôles que dans les traitements, et elle survie plus souvent que la seconde gyne dans les deux groupes (13 fois sur 18 dans les contrôles, 16 fois sur 21 dans le traitement, test exact de Fisher : $p=0,53$). Une explication possible est que contrairement à *A. mellifera* les reines d'*A. senilis* ne se tuent pas directement, même si elles sont agressives. Elles semblent plutôt induire les ouvrières à tuer l'autre gyne. En effet nous avons observé plusieurs fois une gyne recourber le gastre vers une autre gyne, comme le fait la gamergate de *D. quadriceps* marquant l'ouvrière qui cherche à la détrôner (voir 4.3. et Monnin *et al.* 2002), et les gynes ont une glande de Dufour bien développée. Il est possible que la production d'un éventuel signal chimique déclenchant l'attaque des ouvrières soit plus importante que la capacité à mordre. Un tel signal pourrait être corrélé au développement ovarien et être un signal honnête de fertilité.

5. REPRODUCTION DES COLONIES PAR FISSION

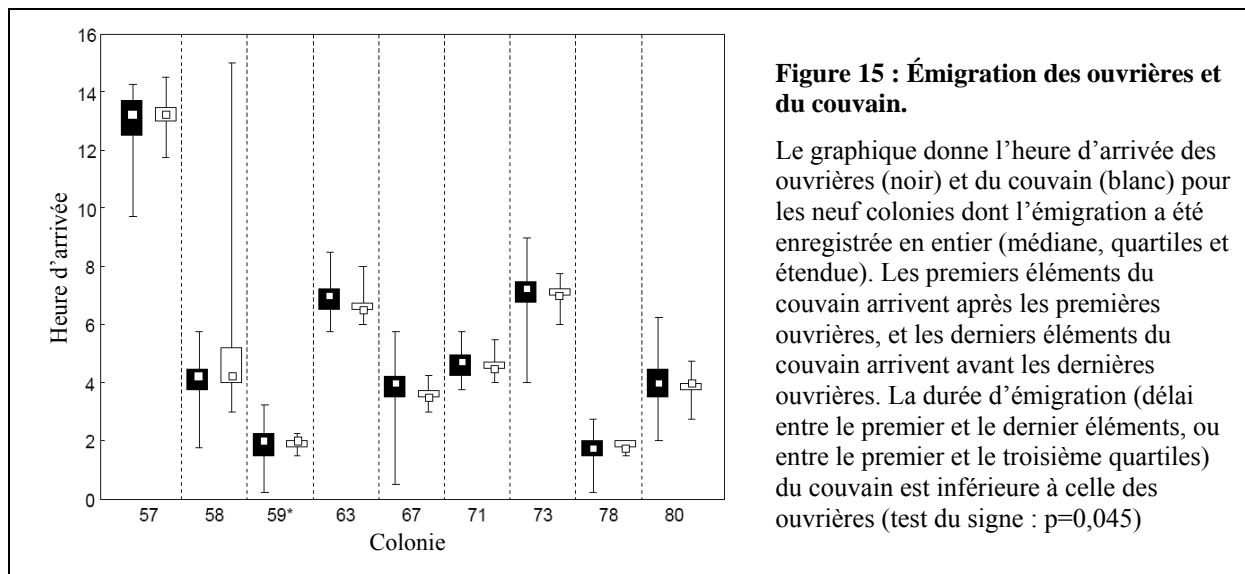
J'ai commencé depuis deux ans à étudier la reproduction des colonies par fission. Cette modalité de production des colonies est relativement peu étudiée. Pourtant la valeur sélective des individus dépend de la production de nouvelles colonies (malgré les conflits sociaux la colonie reste l'unité de reproduction) et de nombreuses espèces se reproduisent par fission. La reproduction par fission se trouve ainsi chez des abeilles (Seeley 1996 ; van Veen & Sommeijer 2000), des guêpes (Strassmann *et al.* 1997) et des fourmis (Hölldobler & Wilson 1990, 2009 ; Gotwald 1995 ; Peeters & Ito 2001). L'abeille et les fourmis légionnaires sont les espèces où la fission est le mieux connue. Chez les fourmis légionnaires (*Eciton* spp) il n'y a pas de nid et la colonie mère se divise en deux colonies filles de tailles égales, se répartissant équitablement le couvain (Gotwald 1995). Chez *Apis* une propagule avec la reine initiale quitte le nid avec de l'ordre de 60% des ouvrières, laissant aux ouvrières restantes le nid avec le couvain et les réserves de pollen et de miel. Un essaim secondaire voire tertiaire peut être produit, mais leur survie est faible (Seeley 1996). Il semble donc que la fission se fasse par la division d'une colonie mère en deux parties à peu près égales. J'ai étudié la fission chez *Aphaenogaster senilis* et *Cataglyphis cursor*. Au préalable j'ai étudié l'émigration des colonies chez *A. senilis*, la fission se traduisant nécessairement par l'émigration d'au moins une propagule.

5.1. Émigration des colonies chez *Aphaenogaster senilis*

Ce travail a été réalisé avec Aurore Avarguès-Weber. *Aphaenogaster senilis* fourrage largement solitairement, mais les ouvrières peuvent faire du recrutement de groupe pour récolter des proies non transportables par une seule fourmi ou très abondantes (Cerdá *et al.* 2009). Cette espèce change fréquemment de nid, bien que moins souvent qu'*A. araneoides* qui déménage en moyenne chaque semaine (McGlynn *et al.* 2004). L'émigration de 10 colonies d'*A. senilis* a été provoquée en ouvrant le nid et en proposant un second nid situé à 1,4m de distance, dans des enclos fluonés de 1,8m x 0,8m x 0,25m. L'entrée du nid d'arrivée a été filmée de manière à déterminer le temps d'arrivée des ouvrières, de la reine (marquée d'un point de couleur) et du couvain transporté par les ouvrières. La cinétique d'arrivée des ouvrières suit une courbe sigmoïdale (ou peut-être plutôt logarithmique pour deux colonies), comme c'est le cas chez d'autres espèces (*Cataglyphis iberica*, Dahbi *et al.* 2008), et la reine arrive approximativement au milieu de l'émigration (Fig. 14). La reine n'est pas particulièrement protégée : elle n'est pas transportée mais émigre à pied, et elle n'est pas entourée d'une courre. Son unique protection contre d'éventuels prédateurs et le risque de se perdre est son agilité et le fait d'émigrer lors du pic de mouvement, de sorte qu'il y a des dizaines d'ouvrières dans le voisinage.

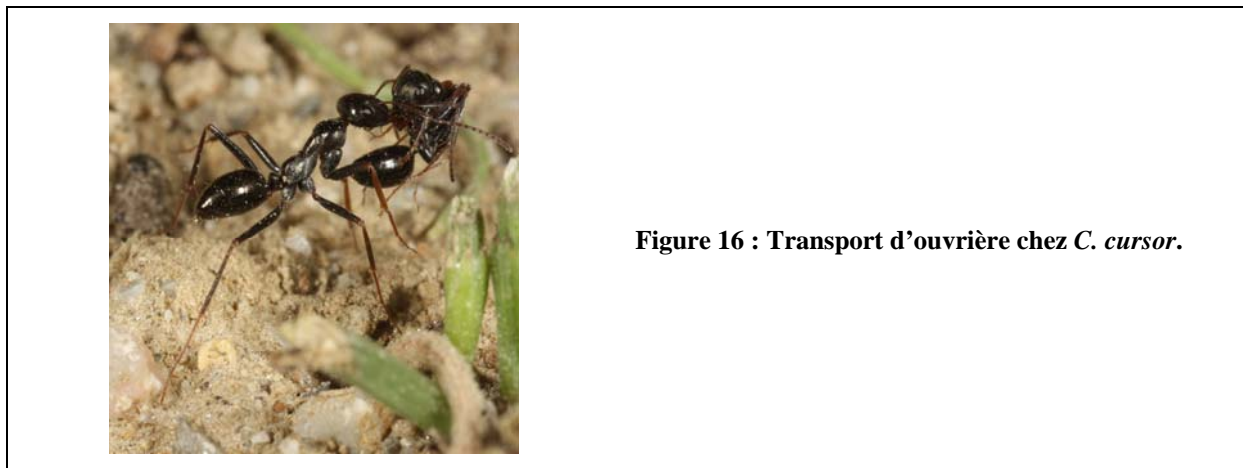


Comme la reine, le couvain est déménagé au milieu de l'émigration (Fig. 15). Le couvain et la reine bénéficient ainsi de la protection de nombreuses ouvrières pendant le trajet, mais aussi de quitter le nid de départ avant qu'il ne soit dépeuplé et de n'arriver au nid d'arrivée que lorsqu'il est déjà bien peuplé. Déménager la reine et le couvain au milieu de l'émigration est une stratégie coloniale robuste (Franks & Sendova-Franks 2000 ; Pezon *et al.* 2005).



5.2. Fission des colonies chez *Cataglyphis cursor*

Malgré deux tentatives avec *A. senilis* et une tentative avec *C. cursor* (4 colonies dans 4 enclos de 1,8m x 0,8m x 0,25m à chaque essai), nous n'avons pas pu déclencher de fission au laboratoire. J'ai donc, en collaboration avec Blandine Chéron, Antoine Tolemans, Pierre Fédérici et Claudie Doums, entrepris d'étudier la fission *in situ*. Nous avons choisi d'utiliser *C. cursor* car cette espèce a l'avantage d'être fortement saisonnière, contrairement à *A. senilis* : les gynes s'accouplent à l'entrée du nid vers mi-mai et les fissions ont donc lieu vers fin mai-début juin. Chez *C. cursor* la majorité des individus n'émigrent pas à pied, des fourrageuses transportant les ouvrières vers le nouveau nid (Fig. 16). Ces transports sont faciles à voir dans un milieu découvert, comme certaines zones à l'arrière des plages, où *C. cursor* peut être très abondante. Ils permettent alors d'identifier le nid de départ de la propagule, le nid d'arrivée, et la durée de la fission.



En juin 2008 nous avons ainsi observé plusieurs fissions à Argelès-sur-mer, et récolté les propagules deux jours à une semaine après leur départ de la colonie mère (Table 1, Chéron *et al.* en préparation). L'analyse génétique a confirmé que les propagules provenaient bien de la même colonie. Les résultats montrent que les colonies peuvent produire de une jusqu'à six propagules. Le nid de départ et les propagules sont de tailles équivalentes, de sorte que le nid de départ peut perdre jusqu'à 86% de ses ouvrières (colonie 235) ! De plus, la reine initiale peut déménager avec une propagule, comme le fait la reine d'*Apis mellifera*, et la restauration de la monogynie est rapide. Les propagules récoltées deux à sept jours après leur émigration sont monogynes, alors même que nous avons observé plusieurs gynes émigrer vers certaines propagules. Une propagule contenait un cadavre de gyne et une gyne mourante en plus de la gyne qui avait conquis la propagule, montrant que la restauration de la monogynie se fait dans les propagules après et non avant la fission. La colonie 236 ne contenait pas de reine, suggérant que lorsqu'elle est âgée la reine est remplacée par une gyne, comme chez *Eciton* (Gotwald 1995). Le fait que les colonies puissent produire jusqu'à six propagules suggère qu'un des coûts supposés de la fission, à savoir le nombre restreint de nouvelles colonies produites, n'est peut être pas si sévère que cela. Ces données préliminaires seront complétées en 2009.

Table 1 : Composition des nids après les fissions. La taille des nids correspond au nombre d'ouvrières et de cocons.

Nid	Reine (fécondée et pondeuse)	Jeune reine (ovaires peu développés)	Taille des propagules (pourcentage de la colonie initiale)	Distance au nid initial (nid A) (mètres)
235A		1	288 (14%)	
235B		1	284 (14%)	10,2
235C		1	457 (22%)	5,9
235D	1		117 (6%)	7,0
235F		1	287 (14%)	8,7
235G		1	263 (13%)	1,6
235H		1	349 (17%)	6,0
236A		1	330 (64%)	
236B		1	186 (36%)	1,1
238A	1		558 (42%)	
238B	1		768 (58%)	1,2

6. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Mes travaux se basent sur la théorie de la sélection de parentèle, les conflits sociaux dépendant de la structure génétique des colonies qui détermine les bénéfices potentiels que les individus peuvent tenter d'obtenir. Mais si la théorie d'Hamilton souligne l'importance de la parenté, elle montre clairement que les coûts et les bénéfices de la coopération dépendent aussi de facteurs écologiques, de traits d'histoire de vie, de contraintes phylogénétiques et de la performance des colonies (Bourke & Franks 1995 ; Queller 2000 ; Hammond & Keller 2004 ; Foster *et al.* 2006a ; Helanterä & Sundström 2007a ; Strassmann & Queller 2007 ; West *et al.* 2007 ; Monnin & Liebig 2008 ; Monnin *et al.* 2009). Ainsi le résultat des conflits sociaux dépend aussi de facteurs spécifiques à chaque espèce, et j'ai cherché à souligner l'importance de ceux-ci dans mes travaux. Je prévois de continuer à étudier les conflits sociaux en axant plus mes travaux sur l'analyse de ces variables, et de poursuivre l'étude de la reproduction des colonies par fission.

6.1. Conflits sociaux

6.1.1. Comportements de police

Je vais reprendre l'étude des comportements de police des ouvrières en collaboration avec Christian Peeters et Jürgen Liebig. De nombreux travaux portent sur ces comportements. Dans certaines espèces la structure génétique des colonies explique les patterns de ponte et de police (Monnin & Ratnieks 2001 ; Wenseleers & Ratnieks 2006b; Helanterä & Sundström 2007b) tandis que dans d'autres les coûts liés à la reproduction des ouvrières sont prépondérants (Iwanishi *et al.* 2003 ; Hartmann *et al.* 2003 ; Hammond & Keller 2004). Les ouvrières qui polissent sont généralement altruistes et augmentent la valeur sélective inclusive de la majorité des membres de la colonie. Mais des travaux récents soulignent que, dans certaines espèces, elles peuvent aussi être partiellement égoïstes car elles augmentent leur chances future de produire des mâles si la colonie devenait orpheline (Stroeymeyt *et al.* 2007). Nous nous attacherons à analyser les coûts et les bénéfices tant d'un point de vue génétique (r) que d'un point de vue ergonomique et écologique. Les espèces utilisées seront *A. cockerelli*, *A. senilis* et peut-être des ponérines.

6.1.2. Choix de la reine

Je poursuivrai l'étude du choix des reines chez *A. senilis* et *C. cursor*. Une première démarche sera comparative, les deux espèces différant par le degré de saisonnalité de la production des reines (faible et forte), le nombre d'accouplements de la reine (monoandre et polyandre) et l'existence de parthénogenèse thélytoque chez *C. cursor*.

Une seconde approche sera la manipulation de la qualité des reines chez *A. senilis*, via des manipulations hormonales en collaboration avec Martine Maïbeche et Stéphane Debernard (laboratoire *Physiologie de l'Insecte Signalisation et Communication* UMR 1272, UPMC-CNRS-INRA-AgroParisTech). Des injections d'hormones dans des larves, des ouvrières et des reines devraient permettre de déterminer quelles hormones peuvent castrer les reines (ecdystéroïdes, hormone juvénile). Nous créerons alors des groupes orphelins où nous castrerons la première gyne produite afin de déterminer si elle survie, comme c'est le cas lorsqu'elle n'est pas manipulée, ou si c'est la seconde gyne qui survie. Si la première gyne survie alors les ouvrières ne basent pas leur choix sur des signaux honnêtes de fertilité. Si la première gyne ne survie pas nous chercherons à déterminer quels signaux la différencient de la gyne deux, ainsi que de la gyne un des colonies contrôles (comportements, signaux chimiques, etc.). Si la castration hormonale donne des résultats prometteurs nous chercherons à utiliser l'interférence ARN pour castrer la première gyne en minimisant de potentiels effets pléotropiques.

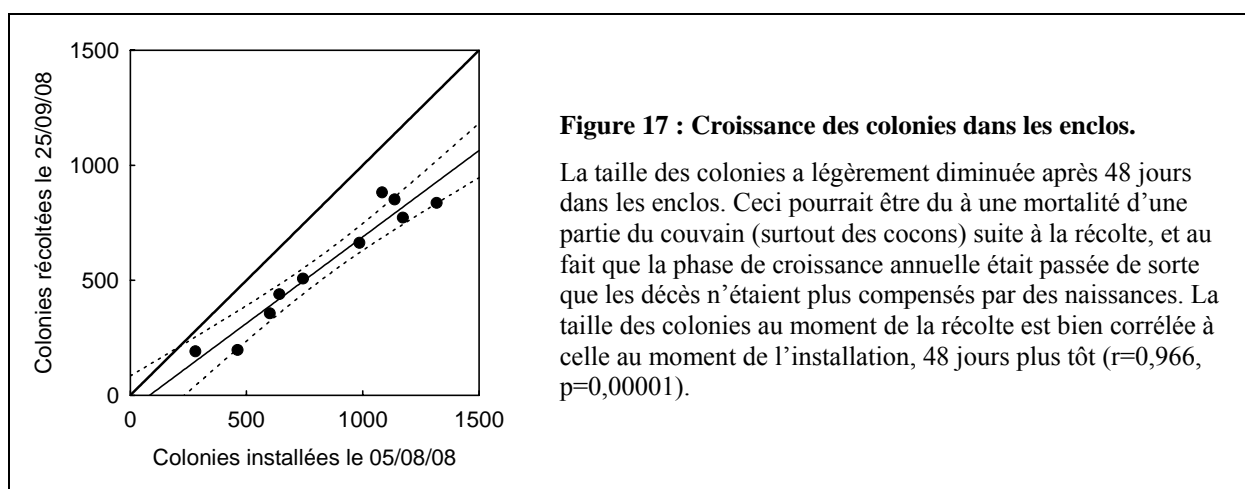
6.1.3. Succès reproducteur au cours de la vie chez *Polistes dominulus*

Mes travaux sur *P. dominulus* ont montré qu'une fondatrice subordonnée héritait de la colonie alors que ceci est contraire aux intérêts des ouvrières. Une explication de ceci est que les ouvrières augmentent ainsi leur valeur sélective directe future, en produisant des mâles à la fin de la saison. Je vais tester cette hypothèse, et profiter du fait que *P. dominulus* soit annuelle pour essayer de mesurer la valeur sélective directe et inclusive des individus au cours de leur vie (« *Lifetime Reproductive Success* »). Les *Polistes* sont un des rares insectes sociaux abondants où ceci est envisageable, et il me semble que « réconcilier » génétique et écologie est important. Nos outils génétiques ont grandement avancés, de sorte que mesurer r est aujourd'hui possible et généralement aisé. En conséquence nous connaissons beaucoup mieux la structure génétique des sociétés (paternité effective, fréquence de changement des reines, taux de consanguinité, ponte des ouvrières). Au contraire nos outils écologiques ont peu

évolué. Pourtant certaines puces RFID sont suffisamment miniaturisées pour être utilisées sur des gros insectes sociaux tels *Polistes canadensis* (Sumner *et al.* 2007). La biologie moléculaire devrait nous permettre de mesurer la production de mâles par les ouvrières de la fondatrice alpha et, les puces RFID leur taux d'abandon du nid et de tentatives de construction d'un nouveau nid dont elles seraient les fondatrices.

6.2. Reproduction des colonies par fission chez *Cataglyphis cursor*

Je vais continuer l'étude de la fission, en me focalisant sur *C. cursor*. La parthénogenèse thélytoque pourrait exacerber les conflits d'intérêts entre lignées paternelles et nous étudierons le népotisme lors de la production des gynes et lors de la constitution des propagules et de la restauration de la monogynie. Nous combinerons des expériences *in situ*, à Argelès-sur-mer et à Saint Cyprien, avec des expériences en conditions naturelles contrôlées. Pour ce faire j'ai construits 10 enclos à Banyuls-sur-mer (Laboratoire Arago, Université Pierre et Marie Curie – Paris 6), avec l'aide de Laurent Belkadi, Pierre Fédérici, Nathalie Guillory, Claudy Haussy, David Laloi, Jean-Christophe Lenoir et Claire Tirard. Ces enclos métalliques de 10,8 m² (3,7 m de diamètre) sont remplis d'un mélange terre/sable (50/50) sur 50 cm de hauteur et permettent de contrôler la densité de colonies de *C. cursor*. Des expériences préliminaires ont montré que les colonies transplantées survivaient bien, au moins pendant une durée suffisamment longue pour qu'elles produisent des propagules (Fig. 17). Nous pourrons ainsi comparer la taille et le nombre de propagules produites par une colonie selon qu'elle est seule dans l'enclos ou en compétition avec d'autres colonies, et selon que nous ajoutons de la nourriture ou non.



6.3. Ré-adoption de reines et type de fondation des colonies

Un projet à plus longue échéance que je souhaite entreprendre est l'étude de la longévité des colonies chez les espèces se reproduisant par fission ou par fondation indépendante. Les espèces se reproduisant par fission remplacent régulièrement la reine lorsqu'elle est âgée, de sorte que l'espérance de vie des colonies n'est pas limitée par la longévité de la reine (*Apis mellifera*, *Eciton*, *A. senilis*, etc.). Au contraire, les espèces se reproduisant par fondation indépendante semblent ne pas remplacer la reine, de sorte que les colonies dépérissent après sa mort. Pourtant ces colonies ont accumulé un capital important, parfois pendant plusieurs dizaines d'années ! Elles ont de nombreuses ouvrières, un nid bien construit, un territoire chèrement conquis et défendu, des réserves alimentaires... Quels sont les facteurs favorisant leur dépérissement ?

7. RÉFÉRENCES

- Alcock J (1993) *Animal behavior: an evolutionary approach*. Sinauer associates Inc, Sunderland, Massachusetts
- Aron S, Passera L (2000) *Les sociétés animales. Évolution de la coopération et organisation sociale*. Éditions De Boeck Université, Bruxelles
- Bonavita-Cougourdan A, Théraulaz G, Bagnères A-G, Roux M, Pratte M, Provost E, Clément J-L (1991) Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a polistine wasp: *Polistes dominulus* Christ. *Comp Biochem Physiol B* **100**:667-680
- Boomsma JJ (2007) Kin selection versus sexual selection: why the ends do not meet. *Curr Biol* **17**:R673-R683
- Boomsma JJ, Franks NR (2006) Social insects: from selfish genes to self organisation and beyond. *Trends Ecol Evol* **21**:303-308
- Boulay R, Hefetz A, Cerdá X, Devers S, Francke W, Twele R, Lenoir A (2007) Production of sexuals in a fission-performing ant: dual effects of queen pheromones and colony size. *Behav Ecol Sociobiol* **61**:1531-1541
- Bourke AFG (1988) Dominance orders, worker reproduction, and queen-worker conflict in the slave-making ant *Harpagoxenus sublaevis*. *Behav Ecol Sociobiol* **23**:323-333
- Bourke AFG, Franks NR (1995) *Social evolution in ants*. Princeton University Press, Princeton
- Bourke AFG, Green HAA, Bruford MW (1997) Parentage, reproductive skew and queen turnover in a multiple-queen ant analysed with microsatellite. *Proceedings of The Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **264**:277-283
- Bridge C, Field J (2007) Queuing for dominance: gerontocracy and queue-jumping in the hover wasp *Liostenogaster flavolineata*. *Behav Ecol Sociobiol* **61**:1253-1259

- Brown MJF, Schmid-Hempel P (2003) The evolution of female multiple mating in social hymenoptera. *Evolution* **57**:2067-2081
- Cant MA, Field J (2001) Helping effort and future fitness in cooperation animal societies. *Proc R Soc Lond B* **268**:1959-1964
- Cerdá X, Angulo E, Boulay R, Lenoir A, 2009. Individual and collective foraging decisions: a field study of worker recruitment in the gypsy ant *Aphaenogaster senilis*. *Behav Ecol Sociobiol* **63**:551-562
- Châline N, Sandoz JC, Martin SJ, Ratnieks FLW, Jones GR (2005) Learning and discrimination of individual cuticular hydrocarbons by honeybees (*Apis mellifera*). *Chem Senses* **30**:327-335
- Chapuisat M (2005) Allocation différentielle des ressources dans la progéniture mâle et femelle. In “*Écologie comportementale*” (Danchin É, Giraldeau L-A, Cézilly F Eds). Dunod, Paris, pp 331-363
- Choe JC, Perlman DL (1997) Social conflict and cooperation among founding queens in ants (Hymenoptera: Formicidae). In: “*The evolution of social behavior in insects and arachnids*” (Choe JC, Crespi BJ eds.). Cambridge University Press, Cambridge, pp 392-406
- Cole BJ (1981) Dominance hierarchies in *Leptothorax* ants. *Science* **212**:83-84
- Crozier RH, Pamilo P (1996) *Evolution of social insect colonies. Sex allocation and kin selection*. Oxford University Press, Oxford
- Cuvillier-Hot V, Lenoir A, Peeters C (2004) Reproductive monopoly enforced by sterile police workers in a queenless ant. *Behav Ecol* **15**:970-975
- Dahbi A, Retana J, Lenoir A, Cerdá X (2008) Nest-moving by the polydomous ant *Cataglyphis iberica*. *J Ethol* **26**:119-126
- Dani FR, Jones GR, Destri S, Spencer SH, Turillazzi S (2001) Deciphering the recognition signature within the cuticular chemical profile of paper wasps. *Animal Behaviour* **62**:165-171
- Dietemann V, Zheng H-Q, Hepburn C, Hepburn HR, Jin S-H, Crewe RM, Radloff SE, Hu F-L, Pirk CWW (2008) Self assessment in insects: honeybee queens know their own strength. *PLoS ONE* **3**:e1412.
- Foster KR, Wenseleers T, Ratnieks FLW (2006a) Kin selection is the key to altruism. *Trends Ecol Evol* **21**:57-60
- Foster KR, Wenseleers T, Ratnieks FLW, Queller DC (2006b) There is nothing wrong with inclusive fitness. *Trends Ecol Evol* **21**:599-600
- Fournier D, Battaille G, Timmermans I, Aron S (2008) Genetic diversity, worker size polymorphism and division of labour in the polyandrous ant *Cataglyphis cursor*. *Anim Behav* **75**:151-158
- Franks NR, Scovell E (1983) Dominance and reproductive success among slave-making worker ants. *Nature* **304**:724-726
- Franks NR, Sendova-Franks AB (2000) Queen transport during ant colony emigration: a group-level adaptive behavior. *Behav Ecol* **11**:315-318

- Galarza JA, Boulay R, Cerdá X, Doums C, Federici P, Magalon H, Monnin T, Rico C (2009) Development of single sequence repeat markers for the ant *Aphaenogaster senilis* and cross-species amplification in *A. iberica*, *A. gibbosa*, *A. subterranea* and *Messor maroccanus*. *Conservation Genetics* (sous presse, DOI: 10.1007/s10592-008-9554-9)
- Gobin B, Billen J, Peeters C (2001) Dominance interactions regulate worker mating in the polygynous ponerine ant *Gnamptogenys menadensis*. *Ethology* **107**:495-508
- Gotwald WHJ (1995) *Army ants: The biology of social predation*. Cornell University Press, Ithaca
- Grafen A (1990) Biological signals as handicaps. *J Theor Biol* **144**:517-546
- Griffin AS, West SA (2002) Kin selection: fact and fiction. *Trends Ecol Evol* **17**:15-21
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. *J Theor Biol* **7**:1-52
- Hammond RL, Keller L (2004) Conflict over male parentage in social insects. *PLoS B* **2**:e248
- Hart AG, Monnin T (2006) Conflict over the timing of breeder replacement in vertebrate and invertebrate societies. *Insect. Soc.* **53**:375-389
- Hartmann A, Wantia J, Torres JA, Heinze J (2003) Worker policing without genetic conflicts in a clonal ant. *Proc Natl Acad Sci USA* **100**:12836-12840
- Heinze J (2008) Hierarchy length in orphaned colonies of the ant *Temnothorax nylanderii*. *Naturwissenschaften* **95**:757-760
- Heinze J, Puchinger W, Hölldobler B (1997) Worker reproduction and social hierarchies in *Leptothorax* ants. *Anim Behav* **54**:849-864
- Helanterä H, Sundström L (2007a) Worker reproduction in *Formica* ants. *Am Nat* **170**:E14-E25
- Helanterä H, Sundström L (2007b) Worker policing and nest mate recognition in the ant *Formica fusca*. *Behav Ecol Sociobiol* **61**:1143-1149
- Henshaw MT (2000) Microsatellite loci for the social wasp *Polistes dominulus* and their application in other polistine wasps. *Mol Ecol* **9**:2155-2157
- Holbrook CT, Strehl CP, Johnson RA, Gadau J (2007) Low queen mating frequency in the seed-harvester ant *Pogonomyrmex (Ephebomyrmex) pima*: implications for the evolution of polyandry. *Behav Ecol Sociobiol* **62**:229-236
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The ants*. Springer Verlag, Berlin
- Hölldobler B, Wilson EO (2009) *The super-organism. The beauty, elegance and strangeness of insect societies*. W. W. Norton & Company
- Hora RR, Ionescu-Hirsh A, Simon T, Delabie J, Robert J, Fresneau D, Hefetz A (2008) Postmating changes in cuticular chemistry and visual appearance in *Ectatomma tuberculatum* queens (Formicidae: Ectatomminae). *Naturwissenschaften* **95**:55-60
- Howard RW, Blomquist GJ (2005) Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annu Rev Entomol* **50**:371-393
- Hughes CR, Beck MO, Strassmann JE (1987) Queen succession in the social wasp, *Polistes annularis*. *Ethology* **76**:124-132

- Iwanishi S, Hasegawa E, Ohkawara K (2003) Worker oviposition and policing behaviour in the myrmicine ant *Aphaenogaster smythiesi japonica* Forel. *Anim Behav* **65**:513-519
- Jaffe R, Kronauer DJC, Kraus FB, Boomsma JJ, Moritz RFA (2007) Worker caste determination in the army ant *Eciton burchellii*. *Biol Lett* **3**:513-516
- Keller L, Nonacs P (1993) The role of queen pheromones in social insects: queen control or queen signal? *Anim Behav* **45**:787-794
- Kikuta N, Tsuji K (1999) Queen and worker policing in the monogynous and monandrous ant, *Diacamma* sp. *Behav Ecol Sociobiol* **46**:180-189
- Korb J, Heinze J (2008) *Ecology of social evolution*. Springer, Berlin Heidelberg, pp 266
- Krebs JR, Davies NB (1997) *Behavioural ecology. An evolutionary approach. Fourth edition*. Blackwell Publishing, Oxford, pp 456
- Kukuk PF, May BP (1988) Dominance hierarchy in the primitively eusocial bee *Lasioglossum (Dialictus) zephyrum*: is genealogical relationship important? *Anim Behav* **36**:1848-1850
- Le Conte Y, Arnold G, Trouiller J, Masson C (1990) Identification of a brood pheromone in honeybees. *Naturwissenschaften* **77**:334-336
- Le Conte Y, Hefetz A (2008) Primer pheromones in social hymenoptera. *Ann Rev Entomol* **53**:523-542
- Le Conte Y, Mohammedi A, Robinson GE (2001) Primer effects of a brood pheromone on honeybee behavioural development. *Proc R Soc Lond B* **268**:163-168
- Le Galliard J-F, Ferrière R (2005) L'évolution de la coopération. In "Écologie comportementale" (Danchin É, Giraldeau L-A, Cézilly F Eds). Dunod, Paris, pp 407-440
- Liebig J, Monnin T, Turillazzi S (2005) Direct assessment of queen quality and lack of worker suppression in a paper wasp. *Proc R Soc B* **272**:1339-1344
- Maynard Smith J, Szathmáry E (1995) *The major transitions in evolution*. Oxford University Press, Oxford
- McGlynn TP, Carr RA, Carson JH, Buma J (2004) Frequent nest relocation in the ant *Aphaenogaster araneoides*: resources, competition, and natural enemies. *Oikos* **106**:611-621
- Molet M, Van Baalen M, Monnin T (2005) Dominance hierarchies reduce the number of hopeful reproductives in polygynous queenless ants. *Insect Soc* **52**:247-256
- Monnin T (2006) Chemical recognition of reproductive status in social insects. *Ann Zool Fenn* **43**:515-530
- Monnin T, Cini A, Leucat V, Fédérici P, Doums C (2009) No actual conflict over colony inheritance despite high potential conflict in the social wasp *Polistes dominulus*. *Proc R Soc B* (sous presse, DOI: 10.1098/rspb.2008.1739)
- Monnin T, Liebig J (2008) Understanding eusociality requires both proximate and ultimate thinking and due consideration of individual and colony-level interests. *Oikos* **117**:1441-1443

- Monnin T, Malosse C, Peeters C (1998) Solid phase microextraction and cuticular hydrocarbon differences related to reproductive activity in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *J Chem Ecol* **24**:473-490
- Monnin T, Peeters C (1997) Cannibalism of subordinates' eggs in the monogynous queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Naturwissenschaften* **84**:499-502
- Monnin T, Peeters C (1998) Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Anim Behav* **55**:299-306
- Monnin T, Peeters C (1999) Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behav Ecol* **10**:323-332
- Monnin T, Ratnieks FLW (1999) Reproduction versus work in queenless ants: when to join a hierarchy of hopeful reproductives? *Behav Ecol Sociobiol* **46**:413-422
- Monnin T, Ratnieks FLW (2001) Policing in queenless ponerine ants. *Behav Ecol Sociobiol* **50**:97-108
- Monnin T, Ratnieks FLW, Brandão CRF (2003) Reproductive conflict in animal societies: hierarchy length increases with colony size in queenless ponerine ants. *Behav Ecol Sociobiol* **54**:71-79.
- Monnin T, Ratnieks FLW, Jones GR, Beard R (2002) Pretender punishment induced by chemical signalling in a queenless ant. *Nature* **419**:61-65
- Oldroyd BP, Fewell JH (2007) Genetic diversity promotes homeostasis in insect colonies. *Trends Ecol Evol* **22**:408-413
- Pardi L (1948) Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiol Entomol* **21**:1-13
- Passera L, Aron S (2005) *Les fourmis. Comportement, organisation sociale et évolution*. CNRC, Ottawa, Canada
- Pearcy M, Aron S, Doums C, Keller L (2004) Conditional use of sex and parthenogenesis for worker and queen production in ants. *Science* **306**:1780-1783
- Pearcy M, Hardy O, Aron S (2006) Thelytokous parthenogenesis and its consequences on inbreeding in an ant. *Heredity* **96**:377-382
- Peeters C (1993) Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens. In “*Queen number and sociality in insects*” (Keller L Ed.). Oxford, Oxford University Press, pp 234-261
- Peeters C, Crewe R (1984) Insemination controls the reproductive division of labour in a ponerine ant. *Naturwissenschaften* **71**:50-51
- Peeters C, Higashi S, Ito F (1991) Reproduction in ponerine ants without queens: monogyny and exceptionally small colonies in the australian *Pachycondyla sublaevis*. *Ethol Ecol Evol* **3**:145-152
- Peeters C, Ito F (2001) Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social Hymenoptera. *Annu Rev Entomol* **48**:601-630
- Peeters C, Monnin T, Malosse C (1999) Cuticular hydrocarbons correlated with reproductive status in a queenless ant. *Proc R Soc Lond B* **266**:1323-1327

- Peters JM, Queller DC, Strassmann JE, Solís CR (1995) Maternity assignment and queen replacement in a social wasp. *Proc R Soc Lond B* **260**:7-12
- Pezon A, Denis D, Cerdan P, Valenzuela J, Fresneau D (2005) Queen movement during colony emigration in the facultatively polygynous ant *Pachycondyla obscuricornis*. *Naturwissenschaften* **92**:35-39
- Pfennig DW, Klahn JE (1985) Dominance as a predictor of cofoundress disappearance order in social wasps (*Polistes fuscatus*). *Z Tierpsychol* **67**:198-203
- Queller DC (2000) Relatedness and the fraternal major transitions. *Philos Trans R Soc Lond B* **355**:1647-1655
- Queller DC, Peters JM, Solís CR, Strassmann JE (1997) Control of reproduction in social insect colonies: individual and collective relatedness preferences in the paper wasp, *Polistes annularis*. *Behav Ecol Sociobiol* **40**:3-16
- Queller DC, Zacchi F, Cervo R, Turillazzi S, Henshaw MT, Santorelli LA, Strassmann JE (2000) Unrelated helpers in a social insect. *Nature* **405**:784-787
- Ratnieks FLW (1988) Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial hymenoptera. *Am Nat* **132**:217-236
- Ratnieks FLW, Reeve HK (1992) Conflict in single-queen hymenopteran societies: the structure of conflict and processes that reduce conflict in advanced eusocial species. *J Theor Biol* **158**:33-65
- Ratnieks FLW, Visscher PK (1989) Worker policing in the honeybee. *Nature* **342**:796-797
- Reeve HK (1991) *Polistes*. In “*The social biology of wasps*” (Ross KG, Matthews RW Eds.). Ithaca, Cornell University Press, pp 99-148
- Reeve HK, Starks PT, Peters JM, Nonacs P (2000) Genetic support for the evolutionary theory of reproductive transactions in social wasps. *Proc R Soc Lond B* **267**:75-79
- Röseler P-F (1991) Reproductive competition during colony establishment. In “*The social biology of wasps*” (Ross KG, Matthews RW Eds.). Ithaca, Cornell University Press, pp 309-335
- Seeley TD (1996) *The wisdom of the hive: The social physiology of honey bee colonies*. Harvard University Press, Cambridge: Massachusetts
- Seeley TD, Tarpay DR (2007) Queen promiscuity lowers disease within honeybee colonies. *Proc R Soc B* **274**:67-72
- Shreeves G, Cant MA, Bolton A, Field J (2003) Insurance-based advantages for subordinate cofoundresses in a temperate paper wasp. *Proc R Soc Lond B* **270** 1617-1622
- Sledge MF, Boscaro F, Turillazzi S (2001) Cuticular hydrocarbons and reproductive status in the social wasp *Polistes dominulus*. *Behav Ecol Sociobiol* **49**:401-409
- Smith CR, Anderson KE, Tillberg CV, Gadau J, Suarez AV (2008) Caste determination in a polymorphic social insect: nutritional, social, and genetic factors. *Am Nat* **172**:497-507

- Strassmann JE (1981) Evolutionary implications of early male and satellite nest production in *Polistes exclamans* colony cycles. *Behav Ecol Sociobiol* **8**:55-64
- Strassmann JE (1989) Early termination of brood rearing in the social wasp, *Polistes annularis*: (Hymenoptera: Vespidae). *J Kansas Entomol Soc* **62**:353-362
- Strassmann JE, Meyer DC (1983) Gerontocracy in the social wasp, *Polistes exclamans*. *Anim Behav* **31**:431-438
- Strassmann JE, Nguyen JS, Arévalo E, Cervo R, Zacchi F, Turillazzi S, Queller DC (2003) Worker interests and male production in *Polistes gallicus*, a Mediterranean social wasp. *J Evol Biol* **16**:254-259
- Strassmann JE, Queller DC (2007) complexities of purpose and cross-purpose. *Proc Natl Acad Sci USA* **104**:8619–8626
- Strassmann JE, Solís CR, Hughes CR, Goodnight KF, Queller DC (1997) Colony life history and demography of a swarm-founding social wasp. *Behav Ecol Sociobiol* **40**:71-77
- Stroeymeyt N, Brunner E, Heinze J (2007) “Selfish worker policing” controls reproduction in a *Temnothorax* ant. *Behav Ecol Sociobiol* **61**:1449-1457
- Sumner S, Lucas E, Barker J, Isaac N (2007) Radio-tagging technology reveals extreme nest-drifting behavior in a eusocial insect. *Cur Biol* **17**:140-145
- Sundström L, Chapuisat M, Keller L (1996) Conditional manipulation of sex ratios by ant workers: a test of kin selection theory. *Science* **274**:993-995
- Tibbetts EA (2007) Dispersal decisions and predispersal behavior in *Polistes* paper wasp ‘workers’. *Behav Ecol Sociobiol* **61**:1877-1883
- Tibbetts EA, Reeve HK (2003) Benefits of foundress associations in the paper wasp *Polistes dominulus*: increased productivity and survival, but no assurance of fitness returns. *Behav Ecol* **14**:510-514
- Trivers RL, Hare H (1976) Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* **191**:249-263
- van Doorn A, Heringa J (1986) The ontogeny of a dominance hierarchy in colonies of the bumblebee *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae). *Insect Soc* **33**:3-25
- van Veen JW, Sommeijer MJ (2000) Colony reproduction in *Tetragonisca angustula* (Apidae, Meliponini). *Insect Soc* **47**:70-75
- Visscher PK (1996) Reproductive conflict in honey bees: a stalemate of worker egg-laying and policing. *Behav Ecol Sociobiol* **39**:237-244
- Volny VP, Gordon DM (2002) Genetic basis for queen-worker dimorphism in a social insect. *Proc Natl Acad Sci USA* **99**:6108-6111
- Wenseleers T, Hart AG, Ratnieks FLW, Quezada-Euan JJG (2004) Queen execution and caste conflict in the stingless bee *Melipona beecheii*. *Ethology* **110**:725-736
- Wenseleers T, Ratnieks FLW (2004) Tragedy of the commons in *Melipona* bees. *Biol Lett* **271**:S310-S312

- Wenseleers T, Ratnieks FLW (2006a) Enforced altruism in insect societies. *Nature* **444**:50
- Wenseleers T, Ratnieks FLW (2006b) Comparative analysis of worker reproduction and policing in eusocial hymenoptera supports relatedness theory. *Am Nat* **168**:E163-E179
- West SA, Griffin AS, Gardner A (2007) Evolutionary explanations for cooperation. *Curr Biol* **17**:R661-R672
- Zanette LRS, Field J (2008) Genetic relatedness in early associations of *Polistes dominulus*: from related to unrelated helpers. *Mol Ecol* **17**:2590-2597

RÉSUMÉ

J'étudie l'évolution des comportements sociaux, en me basant sur la théorie de la sélection de parentèle et en utilisant des fourmis et des guêpes sociales. La quasi-totalité des insectes sociaux étant non clonaux les ouvrières et les reines ont des intérêts génétiques légèrement divergents, ce qui peut donner lieu à des conflits d'intérêts. Ces conflits potentiels peuvent être exprimés ou ne pas l'être, selon le pouvoir qu'ont les individus de manipuler la colonie à leur avantage, et selon les pressions de sélection exercées au niveau des colonies. J'ai étudié des conflits relatifs à l'accès à la reproduction directe et au remplacement de la reproductrice, et j'ai cherché à déterminer quels étaient les signaux impliqués et quelle était leur nature. Mes résultats, en concordance avec de nombreux autres auteurs, montrent qu'il y a un compromis entre les bénéfices au niveau individuel et les coûts des conflits au niveau de la colonie, et qu'il existe souvent des mécanismes minimisant la portée et les conséquences des conflits. Bien que ce ne soit pas démontré, mes travaux supportent l'hypothèse que les signaux comportementaux et chimiques produits par la reproductrice sont des signaux honnêtes, que ce soit chez la gamergate de la fourmi sans reine *Dinoponera quadriceps*, chez la fondatrice de la guêpe *Polistes dominulus* ou chez la reine de la fourmi *Aphaenogaster senilis*. La sélection de parentèle souligne que l'apparement entre individus est un facteur déterminant de la coopération et des conflits d'intérêts, ce que mes travaux comme de très nombreux autres confirment. Mais elle met aussi en évidence l'importance des coûts et des bénéfices des comportements altruistes, qui dépendent entre autres de traits spécifiques de chaque espèce. Mes travaux soulignent aussi cette dimension, illustrée par les conséquences de l'asymétrie d'information qui existe sur le sexe des œufs chez *D. quadriceps*, ou les conséquences de la saisonnalité sur le remplacement de la fondatrice chez *P. dominulus*. Outre les conflits sociaux j'ai aussi commencé l'étude de la reproduction des colonies par fission chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. Les résultats préliminaires montrent que la fission est plus variable que ce que nous pensions, et qu'une colonie peut investir jusqu'à 86% de ses ouvrières pour produire jusqu'à six propagules. Un travail expérimental en conditions naturelles contrôlées a été commencé pour étudier le compromis entre nombre et taille des propagules produites. Un autre travail récemment initié est la manipulation hormonale de la physiologie des reines chez *A. senilis*, afin de déterminer comment elles annoncent leur « qualité » aux ouvrières.

SUMMARY

I study the evolution of sociality, using kin selection theory with ants and social wasps. Most social insects are not clonal, so that workers and queens have slightly diverging genetic interests, which may give rise to conflicts of interests. These potential conflicts may or may not be expressed, depending on whether individuals have the power to manipulate the colony to their advantage or not, and depending on the selective pressures at the colony level. I investigated conflicts over the access to direct reproduction and replacement of the breeder, and I sought to determine which signals were involved and what their nature was. My results, in agreement with many other authors, show that there is a trade off between individual level benefits and colony level costs, and that there are many mechanisms minimising the stakes and the consequences of conflicts. Although it remains to be demonstrated, my works support the hypothesis that the behavioural and chemical signals produced by the breeder are honest signals, whether it is the gamergate of the queenless ant *Dinoponera quadricaps*, the foundress of the social wasp *Polistes dominulus* or the queen of the ant *Aphaenogaster senilis*. Kin selection theory highlights that relatedness between individuals is a key parameter for understanding cooperation and conflicts of interests, and my works as well as those of many others confirm this. But kin selection also highlights the importance of the costs and benefits of altruistic behaviours, which depend among other things on species specific traits. My works stress this dimension, as shown by the consequences of the information asymmetry regarding the sex of eggs in *D. quadricaps*, or the consequences of seasonality on foundress replacement in *P. dominulus*. In addition to investigating social conflicts I started studying the process of reproduction by colony fission in the ant *Cataglyphis cursor*. Preliminary results show that colony fission is more variable than previously thought, and that a colony may invest as much as 86% of its workforce in producing as much as six propagules. We recently started an experimental work in controlled natural conditions to investigate the trade off between number and size of propagules produced. Another recently started project is the hormonal manipulation of queen physiology in *A. senilis*, in order to determine how they advertise their quality to workers.

ANNEXE

- Monnin & Peeters (1997) Cannibalism of subordinates' eggs in the monogynous queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Naturwissenschaften*
- Monnin & Peeters (1998) Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Animal Behaviour*
- Monnin *et al.* (1998) Solid Phase MicroExtraction and cuticular hydrocarbon differences related to reproductive activity in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Journal of Chemical Ecology*
- Peeters *et al.* (1999) Cuticular hydrocarbons correlated with reproductive status in a queenless ant. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*
- Monnin & Peeters (1999) Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behavioral Ecology*
- Monnin & Ratnieks (1999) Reproduction versus work in queenless ants: when to join a hierarchy of hopeful reproductives? *Behavioral Ecology and Sociobiology*
- Ratnieks *et al.* (2001) Inclusive fitness theory: novel predictions and tests in eusocial Hymenoptera. *Annales Zoologici Fennici*
- Monnin & Ratnieks (2001) Policing in queenless ponerine ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*
- Monnin *et al.* (2002) Pretender punishment induced by chemical signalling in a queenless ant. *Nature*
- Monnin *et al.* (2003) Reproductive conflict in animal societies: hierarchy length increases with colony size in queenless ponerine ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*
- Liebig *et al.* (2005). Direct assessment of queen quality and lack of worker suppression in the paper wasp *Polistes dominulus*. *Proceedings of the Royal Society, Series B*
- Molet *et al.* (2005) Dominance hierarchies reduce the number of hopeful reproductives in polygynous queenless ants. *Insectes sociaux*
- Hart & Monnin (2006) Conflict over the timing of breeder replacement in vertebrate and invertebrate societies. *Insectes sociaux*
- Monnin (2006) Chemical recognition of reproductive status in social insects. *Annales Zoologici Fennici*
- Monnin & Peeters (2007) How many gamergates is an ant queen worth? *Naturwissenschaften*
- Monnin & Liebig (2008) Understanding eusociality requires both proximate and ultimate thinking and due consideration of individual and colony-level interests. *Oikos*
- Galarza *et al.* (2009) Development of single sequence repeat markers for the ant *Aphaenogaster senilis* and cross-species amplification in *A. iberica*, *A. gibbosa*, *A. subterranea* and *Messor maroccanus*. *Conservation Genetics*
- Monnin *et al.* (2009) No actual conflict over colony inheritance despite high potential conflict in the social wasp *Polistes dominulus*. *Proceedings of the Royal Society, Series B*