

Impact of social structure variation on population genetics, social conflicts and life histories in ants

Thèse de doctorat, Hervé Rosset, juin 2006

Département d'Ecologie et d'Evolution, Université de Lausanne

Jury : PD Dr. Michel Chapuisat, directeur, Prof. Laurent Keller, co-directeur, Prof. Pekka Pamilo, expert, Dr. Serge Aron, expert, Prof. Edward E. Farmer, président

L'évolution des structures sociales et systèmes d'accouplement chez les animaux est un processus complexe combinant à la fois des facteurs écologiques, génétiques et sociaux. Cette thèse met en lumière des changements importants dans la génétique des populations, les traits d'histoire de vie et les comportements sociaux qui sont associés à des variations de structure sociale chez les fourmis. Nous avons retenu *Formica selysi* comme organisme modèle car des colonies à une reine ainsi qu'à plusieurs reines cohabitent dans une même population

La transition de colonie à une reine à colonie à plusieurs reines est généralement associée à des changements profonds dans le comportement de dispersion ainsi que le mode de fondation des sociétés. Dans le chapitre 1, nous examinons les conséquences génétiques de la variation de structure sociale tant au niveau de la colonie qu'au niveau de la population. Une analyse détaillée à l'aide de marqueurs microsatellites nous révèle que les deux types de colonies ont des systèmes d'accouplements similaires avec peu ou pas de renouvellement de reines. L'absence totale de différenciation génétique entre les colonies à une et à plusieurs reines n'apporte aucun support à l'hypothèse selon laquelle un changement dans le nombre de reines conduit à un flux de gènes restreint entre les deux formes sociales.

A côté de changements dans la composition génétique de la colonie, la variation du nombre de reines dans une colonie est associée à une multitude de changements comportementaux et de traits d'histoire de vie qui ont été décrits comme formant un "syndrome polygyne". Dans le chapitre 2, nous démontrons que les colonies à plusieurs reines diffèrent profondément des colonies à une reine en terme de taille, densité de nids, longévité des colonies, poids des nouvelles reines produites ainsi que dans l'allocation entre les individus reproducteurs et les ouvrières. Ces changements multiples dans les traits d'histoire de vie peuvent apporter des bénéfices variés en terme de fitness aux colonies à plusieurs reines.

L'augmentation du nombre de reines dans une colonie est généralement associée à une baisse du degré d'agressivité envers les fourmis étrangères au nid. L'hypothèse "phénotype matching" prédit que les colonies à plusieurs reines ont une plus grande diversité dans les facteurs d'origine génétique utilisés pour la reconnaissance, résultant en une capacité diminuée à discriminer une fourmi étrangère au nid. Contrairement à cette hypothèse, nous montrons dans le chapitre 3 que les colonies à une et à plusieurs reines ont des niveaux d'agressivité similaires. De plus, une agressivité accrue est observée entre colonies de structure sociales différentes comparée à des colonies de même structure sociale.

Plusieurs hypothèses ont proposé que l'évolution de colonies à plusieurs reines soit en partie due aux bénéfices résultant d'une augmentation de la diversité génétique dans la colonie. L'hypothèse "task efficiency" prédit que la diversité génétique améliore l'efficacité à effectuer certaines tâches grâce à une expression plus complète et plus souple d'une division du travail génétiquement déterminée. Nous évaluons dans le chapitre 4 si un accroissement de

la diversité génétique augmente le polymorphisme de taille des ouvrières, d'où peut ainsi découler une meilleure division du travail. Nous montrons qu'en dépit du fait que la taille des ouvrières soit un caractère héritable, une forte diversité génétique ne se traduit pas par un plus fort polymorphisme chez les ouvrières. Les ouvrières de colonies à plusieurs reines sont plus petites et moins polymorphes que celles des colonies à une seule reine.

Dans le chapitre 5, nous démontrons l'existence d'un conflit ouvert entre reines et ouvrières à propos de l'allocation dans les sexes, comme le prédit la théorie de la sélection de parentèle. Nos données révèlent que les reines de *F. selysi* influencent fortement l'allocation dans les sexes en biaisant la sexe ratio des œufs. Cependant, certains indices indiquent que les ouvrières éliminent une partie du couvain mâle, ce qui a pour effet d'avoir un investissement dans les sexes au niveau de la population intermédiaire entre les optimums des reines et des ouvrières.

Impact of social structure variation on population genetics, social conflicts and life histories in ants

Ph.D Thesis, Hervé Rosset, Department of Ecology and Evolution, University of Lausanne.

The evolution of social structures and breeding systems in animals is a complex process that combines ecological, genetical and social factors. This thesis sheds light on important changes in population genetics, life-history and social behavior that are associated with variation in social structure in ants. The socially polymorphic ant *Formica selysi* was chosen as model organism, because single- and multiple-queen colonies occur in close proximity within a single large population.

The shift from single- to multiple-queen colonies is generally associated with profound changes in dispersal behavior and mode of colony founding. In chapter 1, we examine the genetic consequences of variation in social structure at both the colony and population levels. A detailed microsatellite analysis reveals that both colony types have similar mating system, with few or no queen turnover. Furthermore, the observed complete lack of genetic differentiation between single- and multiple-queen colonies provides no support to the hypothesis that change in queen number leads to restricted gene flow between social forms.

Besides changes in the genetic composition of the colony, the variation in the number of queens per colony is associated with changes in a network of behavioral and life-history traits that have been described as forming a "polygyny syndrome". In chapter 2, we demonstrate that multiple-queen colonies profoundly differ from single-queen ones in terms of size, nest density and lifespan of colonies, weight of queen produced as well as in allocation to reproductive individuals relative to workers. These multiple changes in life-history traits can provide various fitness benefits to members of multiple-queen colonies.

Increasing the number of queens in a colony usually results in a decreased level of aggression towards non-nestmates. The phenotype matching hypothesis predicts that, compared to single-queen colonies, multiple-queen colonies have more diverse genetically-derived cues used for recognition, resulting in a lower ability to discriminate non-nestmates. In sharp contrast with this hypothesis, we show in chapter 3 that single- and multiple-queen colonies exhibit on average similar level of aggression. Moreover, stronger aggression is recorded between colonies of different social structure than between colonies of the same social structure.

Several hypotheses propose that the evolution of multiple-queen colonies is at least partly due to benefits resulting from an increase in colony genetic diversity. The task-efficiency hypothesis holds that genetic variation improves task performance due to a more complete or more sensitive expression of the genetically-based division of labor. In chapter 4, we evaluate if higher colony genetic diversity increases worker size polymorphism and thus may improve division of labor. We show that despite the fact that worker size has a heritable component, higher levels of genetic diversity do not result in more polymorphic workers. The smaller size and lower polymorphism of worker of multiple-queen colonies compared to single-queen ones further indicates that an increase in colony genetic diversity does not increase worker size polymorphism but might improve colony homeostasis.

In chapter 5, we provide clear evidence for an ongoing conflict between queens and workers on sex allocation, as predicted by kin selection theory. Our data show that queens of *F. selysi* strongly influence colony sex allocation by biasing the sex ratio of their eggs. However, there are also signs that workers eliminated some male brood, resulting in a population sex-investment ratio that is between the queens' and workers' equilibria.