

Résolution des conflits et évolution des structures sociales dans les sociétés d'insectes

Thèse de doctorat, Joël Meunier, juin 2009

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

Jury : PD Dr. Michel Chapuisat, directeur, Prof. Laurent Keller, co-directeur, Dr. Philippe Christe, expert, Dr. Peter Neumann, expert, Prof. Christian Fankhauser, président

Dans les colonies de fourmis et de nombreuses espèces de guêpes et d'abeilles (les Hyménoptères sociaux), seules les reines se reproduisent. De la part des ouvrières, l'évolution de ce surprenant altruisme de reproduction peut être expliquée par la « sélection de parentèle » : les ouvrières transmettent indirectement des copies de leurs gènes en favorisant la reproduction des individus apparentés, c.à.d. les reines. L'apparentement entre reines et ouvrières peut cependant diminuer en fonction des structures sociales, par exemple lorsque le nombre de reine dans la colonie ou leur nombre d'accouplement augmente. Dans ces conditions, la transmission des gènes des ouvrières est réduite et peut donc engendrer de potentiels conflits entre reines et ouvrières. Dans cette thèse, nous avons étudié les liens entre ces conflits et les variations de structure sociale, et exploré les mécanismes induisant des variations du nombre de reines dans les colonies de fourmis.

La sélection de parentèle prédit que les ouvrières devraient favoriser l'élevage du couvain auquel elles sont le plus apparentées. Chez les Hyménoptères sociaux, les mâles sont haploïdes et les femelles (ouvrières et reines) diploïdes. En conséquence dans certaines colonies, les ouvrières peuvent être jusqu'à trois fois plus apparentées envers les femelles que les mâles, et de ce fait devraient favoriser la production des femelles. A l'inverse, dans toutes les colonies les reines sont autant apparentées à leurs filles qu'à leurs fils et devraient donc favoriser un sexe ratio équilibré. A l'aide d'une méta-analyse, nous avons démontré que généralement les ouvrières manipulent le sexe ratio de la colonie. En conséquence, l'évolution de structures sociales dans lesquelles l'apparentement des reines et des ouvrières envers les deux sexes est comparable serait un moyen de diminuer le conflit entre les deux classes.

Un autre conflit entre reines et ouvrières peut intervenir à propos de la production de mâles. Chez de nombreuses espèces, les ouvrières sont en effet capables de produire des oeufs haploïdes. Dans certaines structures sociales, les ouvrières sont en moyenne plus apparentées aux mâles produits par les reines qu'aux mâles produits par les autres ouvrières. En conséquence, elles devraient éliminer les oeufs d'ouvrières pour favoriser l'élevage des oeufs des reines auxquels elles sont le plus apparentées. Nous avons montré que chez la fourmi *Formica selysi*, les ouvrières éliminent un plus grand nombre d'oeufs produits par les autres ouvrières que d'oeufs produits par les reines et ce, quelle que soit la structure sociale de la colonie. Nos résultats suggèrent donc que le comportement de « police » des ouvrières peut évoluer indépendamment des variations génétiques, potentiellement pour limiter coûts de la reproduction des ouvrières sur l'efficacité de la colonie.

Le nombre de reine dans une colonie est un paramètre clé qui influence entre autre l'apparentement des individus. La taille des nouvelles reines est généralement liée au succès de fondation de nouvelles colonies par les reines seules. Chez la fourmi *Formica selysi*, les colonies avec une reine (monogynes) produisent des reines plus grandes que les colonies avec plusieurs reines (polygynes). Nous avons montré que, chez cette espèce, la taille des reines est déterminée par des effets génétiques ou maternels transmis dans les oeufs. Par contre, nous avons aussi montré que les reines produites dans les deux types de structure sociale avaient dans l'ensemble la même capacité de fonder seules de nouvelles colonies. La taille des reines peut aussi influencer leurs capacités de dispersion et contraindre les petites reines à revenir dans leur colonie d'origine après d'être accouplé à proximité. Nous avons testé l'acceptation

de nouvelles reines chez une autre espèce, la fourmi *Formica paralugubris*. Dans cette espèce, toutes les colonies contiennent déjà un grand nombre de reines. Nos résultats montrent que chez cette espèce les ouvrières ne discriminent pas entre les reines du même nid et celles des nids étrangers, et de manière générale n'acceptent que peu de nouvelles reines. En conclusion, cette thèse démontre que les mécanismes influençant le nombre de reines dans une colonie et l'influence de ces changements sur la résolution des conflits sont complexes. Les données présentées représentent donc une base solide pour explorer plus avant l'évolution et la maintenance des structures sociales chez les insectes sociaux.

Conflict resolution and evolution of social structures in insect societies

PhD Thesis, Joël Meunier, University of Lausanne

In colonies of social Hymenoptera (which include all ants, as well as some wasp and bee species), only queens reproduce whereas workers generally perform other tasks. The evolution of worker's reproductive altruism can be explained by kin selection, which states that workers can indirectly transmit copies of their genes by helping the reproduction of relatives. The relatedness between queens and workers may however be low, particularly when there are multiple queens per colony, which limits the transmission of copies of workers genes and increases potential conflicts between colony members. In this thesis, we investigated the link between social structure variations and conflicts, and explored the mechanisms involved in variation of colony queen number in ants.

According to kin selection, workers should rear the brood they are most related to. In social Hymenoptera, males are haploid whereas females (workers and queens) are diploid. As a result, workers can be up to three times more related to females than males in some colonies, where they should consequently favour the production of females. In contrast, queens are equally related to daughters and sons in all types of colonies and therefore should favour a balanced sex ratio. In a meta-analysis across all studies of social Hymenoptera, we showed that colony sex ratio is generally largely influenced by workers. Hence, the evolution of social structures where queens and workers are equally related to males and females may contribute to decrease the conflict between the two castes over colony sex ratio.

Another conflict between queens and workers can occur over male production. Many species contain workers that still have the ability to lay haploid eggs. In some social structures, workers are on average more related to sons of queens than to sons of other workers. As a result, workers should eliminate worker-laid eggs to favour queen-laid eggs. We showed that in the ant *Formica selysi*, workers eliminate more worker-laid than queen-laid eggs, independently of colony social structure. These results therefore suggest that worker policing can evolve independently from relatedness, potentially because of costs of worker reproduction at the colony-level. Colony queen number is a key parameter that influences relatedness between group members. Queen body size is generally linked to the success of independent colony foundation by single queens and may influence the number of queens in the new colony. In the ant *F. selysi*, single-queen colonies produce larger queens than multiple-queen colonies. We showed that this association results from genes or maternal effects transmitted to the eggs. However, we also found that queens produced in colonies of the two social forms did not differ in their general ability to found new colonies independently. Queen body size may also influence queen dispersal ability and constrain small queens to be re-adopted in their original nest after

mating at proximity. We tested the acceptance of new queens in another ant species, *Formica paralugubris*, which has numerous queens per colony. Our results show that workers do not discriminate between nestmate and foreign queens, and more generally accept new queens at a limited rate.

To conclude, this thesis shows that mechanisms influencing variation in colony queen number and the influence of these changes on conflict resolution are complex. Data gathered in this thesis therefore constitute a solid background for further research on the evolution and the maintenance of complex organisations in insect societies.