

UNIVERSITE PARIS VI - PIERRE ET MARIE CURIE

THESE

Présentée pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université Paris VI

Discipline : Ecologie

**De la fondation indépendante à la fission :
Evolution des stratégies de reproduction coloniale chez les fourmis**

par

Mathieu MOLET

Soutenue le 7 juin 2007 devant le jury composé de :

Robert BARBAULT	Professeur.....Président (Université Paris VI)
Jürgen HEINZE	Professeur.....Rapporteur (Universität Regensburg, Allemagne)
Robert JOHNSON	Professeur.....Rapporteur (Arizona State University, USA)
Serge ARON	Maître de Recherche FNRS.....Examineur (Université Libre de Bruxelles, Belgique)
Dominique FRESNEAU	Professeur.....Examineur (Université Paris XIII, Villetaneuse)
Christian PEETERS	Directeur de Recherche CNRS.....Directeur de (Université Paris VI) Thèse

Laboratoire Ecologie Evolution
CNRS UMR 7625, Université Paris VI, Ecole Normale Supérieure
Ecole Doctorale Diversité du Vivant

RESUME

L'efficacité de la reproduction coloniale des fourmis est l'un des principaux facteurs responsables de leur succès écologique. Celle-ci est intimement liée à la morphologie des reproductrices. La stratégie adoptée par beaucoup d'espèces est la fondation indépendante par des reines ailées solitaires. Ces reines disposent d'une grande quantité de réserves métaboliques et d'un gros thorax contenant les muscles alaires. Cependant la fission coloniale, où les reproductrices sont complètement dépendantes des ouvrières, est une alternative répandue. Parce que les ouvrières n'ont pas d'ailes, la fission s'effectue sur le sol et les reines ailées ont souvent disparu.

Nous avons étudié les causes, mécanismes et conséquences du passage de la fondation indépendante à la fission, à la fois au niveau colonial et au niveau individuel. Pour ce faire nous avons combiné plusieurs approches : morphométrie, dissection des ovaires, comportement, modélisation et analyse de la démographie des colonies. Nous avons montré que le passage à la fission, provoqué par des conditions environnementales ou propres aux reines qui rendent la fondation indépendante trop difficile, entraîne la perte des reines ailées et leur remplacement par des reproductrices aptères (= sans ailes), ainsi qu'une modification de l'organisation coloniale.

Lorsque les ouvrières peuvent se reproduire, elles représentent une solution immédiate pour remplacer les reines ailées. Nous avons montré que le passage du milieu tropical au milieu tempéré provoque ce remplacement chez *Rhytidoponera*. Cependant dans le cas où les ouvrières ne peuvent pas s'accoupler, des reproductrices aptères distinctes des ouvrières peuvent évoluer. Celles-ci sont très variables et nous avons choisi d'étudier des espèces représentatives de cette diversité.

Chez *Platythyrea* et *Odontomachus*, chaque colonie ne possède qu'une seule reproductrice dont la fonction est exclusivement la ponte. On parle de caste reproductrice dédiée. Ces reproductrices ne sont produites qu'en petite quantité. Elles se caractérisent par un thorax généralement simplifié par rapport aux reines ailées, mais par une fécondité qui peut être importante. Ainsi nous avons montré que dans les espèces de *Cerapachys* où les reproductrices sont plus grosses et plus fertiles, la taille des colonies est plus importante. Ceci facilite probablement les raids dans les colonies d'autres fourmis dont elles se nourrissent.

Au contraire chez *Myrmica*, on trouve de nombreux membres de la caste reproductrice dans chaque colonie, et seule une minorité est accouplée et se reproduit. Les autres individus participent aux tâches à l'intérieur du nid au côté des ouvrières. On parle de caste reproductrice polyvalente. Ce système offre une plus grande plasticité dans la division des tâches, qui le rapproche du système à ouvrières reproductrices. Nous avons contrasté ceci avec une espèce du même genre possédant des reines ailées.

Les mécanismes développementaux à l'origine de ces reproductrices pourraient être similaires à ce que l'on trouve chez les insectes solitaires aptères : la caste reine serait modifiée et perdrait les ailes. Cependant, nous suggérons que la possibilité de créer un nouveau phénotype par recombinaison des traits des castes reines et ouvrières est une alternative plus probable, et qui offre un potentiel évolutif plus large, notamment chez les espèces où reine et ouvrières sont très différentes et où une vaste gamme d'intermédiaires est alors possible. Des études développementales sont nécessaires afin de comprendre l'origine ontogénétique des reproductrices aptères. L'évolution des reproductrices aptères des fourmis illustre qu'en plus des changements génétiques, la plasticité phénotypique est capitale pour la mise en place de nouveaux systèmes biologiques.

Mots-clés : reine ailée, reproductrice aptère, gamergate, ergatoïde, caste intermorphique, dispersion, morphométrie, comportement, dimorphisme ovarien

ABSTRACT

From independent foundation to fission : Evolution of colonial reproductive strategies in ants

The efficiency of colonial reproduction in ants is one of the main factors responsible for their ecological success. It is tightly linked to the morphology of reproductives. The strategy performed by many species is independent colony foundation by solitary winged queens. These queens have large metabolic reserves and thorax with wing muscles. However, colony fission, where reproductives are completely dependent on workers, is a widespread alternative. Because workers are wingless, fission occurs on the ground and winged queens have often disappeared.

We studied the causes, mechanisms and consequences of the shift from independent colony foundation to fission, at both colonial and individual levels. For this purpose, we combined several approaches: morphometry, dissection of ovaries, behaviour, modelling and analysis of colonial demography. We showed that the shift to fission, triggered by environmental or queen-related conditions that make independent foundation too difficult, leads to the loss of winged queens and their replacement by wingless reproductives, together with changes in colonial organization.

When workers can reproduce, they are a straight-forward substitute for winged queens. We showed that the transition from a tropical to a temperate environment leads to such a replacement in *Rhytidoponera*. However, in species where workers cannot mate, wingless reproductives distinct from workers can evolve. These are very variable and we chose to study species that illustrate this diversity.

In *Platythyrea* and *Odontomachus*, each colony only has a single member of the reproductive caste whose sole function is egg-laying. These reproductives are produced parsimoniously. Their thorax is generally simplified relative to winged queens, but they can be highly fertile. For instance, we showed that in *Cerapachys* species where reproductives are larger and more fertile, colony size is larger. This probably increases the efficiency of the raids that they perform in colonies of ant which they feed on.

In contrast, in *Myrmica*, numerous members of the reproductive caste occur in each colony, and only a few actually mate and reproduce. Unfertile individuals perform non-reproductive tasks together with workers. Thus they are a multi-purpose reproductive caste. This system makes division of labour more plastic, similarly to species with reproductive workers. We contrasted this with a congeneric species having winged queens.

The developmental mechanisms that gave rise to these wingless reproductives could be similar to those found in wingless solitary insects, i.e. the queen caste could be modified and lose wings. However, we suggest that the possibility to create new phenotypes by recombining traits from queen and worker castes is a more likely alternative. It offers a wider evolutionary potential, particularly in species where queens and workers are very different and where many intermediate phenotypes are possible. Developmental studies are needed in order to understand the ontogenic origin of wingless reproductives. The evolution of wingless reproductives in ants shows that, in addition to genetic changes, phenotypic plasticity is a key mechanism to implement new biological systems.

Keywords : winged queen, wingless reproductive, gamergate, ergatoid, intermorph caste, dispersal, morphometry, behaviour, ovarian dimorphism

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier le président du jury Robert Barbault, les rapporteurs Jürgen Heinze et Robert Johnson et les examinateurs Serge Aron et Dominique Fresneau d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Je remercie particulièrement Christian Peeters pour son encadrement au cours de ma thèse mais également des stages qui ont précédé.

Je remercie également toutes les personnes dont la collaboration, du terrain à la rédaction des articles, a été précieuse :

Partie Madagascar (*Mystrium*, *Odontomachus*, *Cerapachys*) :

Brian Fisher qui m'a offert l'opportunité et les moyens de travailler sur ces espèces fascinantes de Madagascar.

L'équipe de terrain à Madagascar : Jean-Jacques Rafanomezantsoa, Chrislain Ranaivo, Tantely Nirina Randriambololona et Clavier Randrianandrasana pour la récolte des colonies. April Nobile pour son aide à la California Academy of Sciences à San Francisco.

Fuminori Ito pour les échantillons et données sur *M. camillae* et son aide pour la rédaction.

Allan Debelle, Isabelle Follin et Alexandra Sébastien, pour l'important travail qu'ils ont effectué au cours de leurs stages.

Alain Couté et Gérard Mascarell pour l'utilisation du microscope électronique à balayage du Museum d'Histoire Naturelle de Paris.

Partie Australie (*Rhytidoponera*) :

Ben Oldroyd et Madeleine Beekman pour leur accueil à l'Université de Sydney.

Nadine Chapman pour son aide et sa bonne humeur lors des récoltes au Royal National Park.

Minus Van Baalen pour la partie modélisation et rédaction.

Phil Ward pour m'avoir transmis son jeu de données sur *Rhytidoponera*.

Theo Evans et Scott Evans pour le transport des fourmis à l'autre bout du monde.

Michèle Imbeaux et l'équipe prépa capes de chimie de Jussieu pour leur accueil et leur aide pour les extractions de graisse.

Partie Côte d'Ivoire (*Platythyrea*) :

Kolo Yéo pour la récolte des colonies.

Isabel Le Disquet pour la microscopie électronique à balayage à l'UFR de Biologie.

Je remercie chaleureusement Diana Wheeler et Mary Jane West-Eberhard pour leurs précieux commentaires sur les manuscrits.

Et un grand merci à tous les collègues et amis sans qui ces années n'auraient pas été si agréables : Sébastien Baratte, Aurélie Bocher, Blandine Chéron, Johanna Clémencet, Laurent Cournault, Claudie Doums, Else Fjerdingsstad, Nathalie Guillory, Claudie Haussy, Hélène Magalon, Thibaud Monnin.

TABLE DES MATIERES

Introduction	9
1. Généralités sur l'organisation typique d'une colonie de fourmis	9
1.1. La division des tâches	9
1.2. Les castes morphologiques : haplo-diploïdie et polyphénisme	10
1.3. Le cycle de vie d'une colonie	10
2. La fondation coloniale	12
2.1. Les reines de fourmis, solitaires pendant la fondation indépendante	12
2.2. Le succès de la fondation indépendante claustrale	12
2.3. Les difficultés de la fondation indépendante non claustrale	12
2.4. Le passage à la fission	13
3. Les conséquences évolutives du passage de la fondation indépendante à la fission	13
3.1. Au niveau colonial : modification de la démographie coloniale	13
3.2. Au niveau individuel : modification du phénotype des reproductrices	14
4. Problématique et objectifs	14
4.1. Quelles sont les différentes façons d'effectuer la fission ?	16
4.1.1. Investissement dans les différentes castes	16
4.1.2. Morphologie des reproductrices	16
4.2. Comment s'effectue le passage de la fondation indépendante à la fission ?	16
4.2.1. Pression environnementale	16
4.2.2. Particularités de l'espèce ancestrale	18
4.3. Quels sont les mécanismes de l'évolution et du développement des reproductrices aptères ?	18
4.4. Les modèles biologiques idéaux : espèces aux stratégies alternatives, ou genres aux stratégies multiples	18
Partie I - Les ouvrières reproductrices	20
1. Introduction	20
1.1. Les options reproductrices des ouvrières	20
1.1.1. La parthénogenèse arrhénotoque ou thélytoque	20
1.1.2. La reproduction sexuée : les gamergates	20
1.2. Les espèces à gamergates présentent des organisations sociales variées	20
1.2.1. Monogynie ou polygynie	20
1.2.2. Division de la reproduction réversible ou immuable	21
1.2.3. Coexistence avec les reines ailées	21
2. Quels sont les mécanismes de la perte des reines ailées ?	21
Résumé de l' Article 1	22
3. Conclusion	23
Partie II - Les reproductrices aptères dédiées	24
1. Introduction	24
1.1. Le passage à la fission quand les ouvrières sont stériles	24
1.2. Les reproductrices aptères extrêmement fécondes des fourmis légionnaires	24
1.2.1. Le sens du mot dédié	24
1.2.2. Une production parcimonieuse et économique	24
2. Comment évoluent les reproductrices dédiées et comment sont organisées les colonies ?	25
Résumé de l' Article 2 (+ Article 9)	25
Résumé de l' Article 3	26
3. Conclusion	27

Partie III - Les reproductrices aptères polyvalentes	28
1. Introduction	28
1.1. Pourquoi produire de nombreuses reproductrices aptères ?	28
1.1.1. La contribution aux tâches stériles	28
1.1.2. Une plus grande plasticité dans la colonie	28
1.1.3. Une spécialisation morphologique	28
1.2. Une diversité qui procure des indices sur le développement larvaire	29
2. Comment évoluent les reproductrices polyvalentes, et comment sont organisées les colonies ?	30
Résumé de l' Article 4	30
Résumé de l' Article 5	31
Résumé de l' Article 6	32
3. Conclusion	32
Synthèse et perspectives	33
1. Développement larvaire et évolution des reproductrices aptères	34
1.1. L'origine développementale des ouvrières est bien connue	34
1.2. L'évolution des nouveaux phénotypes reproducteurs chez les fourmis	34
1.2.1. L'évolution de castes supplémentaires chez les fourmis	34
1.2.2. L'apport conceptuel des insectes solitaires	34
1.2.3. L'origine développementale des reproductrices aptères	34
Résumé de l' Article 7	35
1.3. Perspective : développement larvaire des phénotypes alternatifs de reproductrices	36
2. Modification des reproductrices aptères : vers de nouvelles histoires de vie	36
Résumé du projet d' Article 8	37
3. Le vaste potentiel évolutif des fourmis	38
Bibliographie	39
Articles	43
Article 1 : Molet M., Van Baalen M. and Peeters C. Shift in colonial reproductive strategy associated with a tropical-temperate gradient in <i>Rhytidoponera</i> ants. soumis	
Article 2 : Molet M. and Peeters C. 2006. Evolution of wingless reproductives in ants : weakly specialized ergatoid queen instead of gamergates in <i>Platythyrea conradti</i> . <i>Insect. Soc.</i> 53 : 177-182	
Article 3 : Molet M., Peeters C. and Fisher B.L. 2007. Permanent loss of wings in queens of the ant <i>Odontomachus coquereli</i> from Madagascar. <i>Insect. Soc.</i> sous presse	
Article 4 : Molet M., Peeters C. and Fisher B.L. 2007. Winged queens replaced by reproductives smaller than workers in <i>Myrmica</i> ants. <i>Naturwissenschaften</i> 94 : 280-287	
Article 5 : Molet M., Peeters C., Follin I. and Fisher B.L. 2007. Reproductive caste performs intranidal tasks instead of workers in the ant <i>Myrmica oberthueri</i> . <i>Ethology</i> sous presse	
Article 6 : Molet M., Fisher B.L., Ito F. and Peeters C. Novel organization of reproduction in ants : evolution of an intermorph caste in <i>Myrmica</i> . soumis	
Article 7 : Molet M. and Peeters C. Developmental errors and evolution of wingless reproductive phenotypes in ants. en préparation	
Projet d' Article 8 : Molet M., Fisher B.L., Debelle A. and Peeters C. Different levels of specialization in wingless reproductives of <i>Cerapachys</i> ants from Madagascar. en préparation	
Article 9 : Yéo K., Molet M. and Peeters C. 2006. When David and Goliath share a home : Compound nesting of <i>Pyramica</i> and <i>Platythyrea</i> ants. <i>Insect. Soc.</i> 53 : 435-438	

Introduction

Les insectes sociaux, notamment les Hyménoptères (guêpes, abeilles, fourmis) et Isoptères (termites), représentent 15% de la biomasse animale terrestre (Chapuisat and Keller, 1997). Ce succès écologique considérable est en partie lié à l'efficacité de la division des tâches entre les castes reine et ouvrière, aboutissant au fonctionnement intégré et amélioré de la société, ce qui a donné naissance au concept de super-organisme. Ce terme désigne en fait une entité bien précise, la colonie. Son importance écologique est capitale puisqu'elle représente l'unité de reproduction des insectes sociaux. Au delà de la reproduction individuelle (nombre d'œufs pondus par la reine), c'est l'efficacité de la reproduction coloniale qui détermine le succès de l'espèce. Les différentes stratégies de reproduction coloniale sont pourtant mal connues et souvent décrites comme des cas particuliers. Un effort de synthèse est nécessaire. De plus une approche évolutive préciserait les causes, mécanismes et conséquences des changements de stratégie.

Les fourmis sont les insectes sociaux qui présentent le plus vaste panel de stratégies de reproduction coloniale, en relation avec la diversité de leur mode de vie (habitat, régime alimentaire, symbiose et parasitisme : Passera and Aron, 2005). Elles sont donc un modèle idéal, que nous avons choisi pour cette problématique. Les résultats obtenus, au delà d'un intérêt fondamental, peuvent aider à comprendre les raisons de la progression des fourmis invasives (notamment *Solenopsis invicta* : Morrison, 2002).

Nous rappellerons tout d'abord les grandes lignes du fonctionnement des colonies de fourmis, puis nous aborderons les deux principaux types de fondation coloniale et la transition de l'un à l'autre. Enfin nous préciserons les objectifs de nos travaux.

1. Généralités sur l'organisation typique d'une colonie de fourmis

Afin de pouvoir aborder la reproduction coloniale et ses enjeux, il est important de comprendre l'organisation interne des colonies de fourmis. En effet nous allons voir qu'elle est loin d'être constante, que ce soit au cours du temps ou entre colonies.

1.1. La division des tâches chez les Hyménoptères sociaux

Chez les Hyménoptères sociaux (guêpes, abeilles, fourmis), tous les individus n'effectuent pas l'ensemble des tâches. Les différents travaux sont distribués de manière déséquilibrée entre les membres de la colonie, ce qui permet d'en augmenter l'efficacité par l'entraînement et l'absence de perte de temps durant le changement de tâche (par exemple chez les ouvrières de l'abeille *Apis mellifera* : Seeley, 1982). On parle de polyéthisme. L'exemple principal est la division de la reproduction : une minorité des individus se focalise sur la production d'œufs, tandis que les autres effectuent les tâches non-reproductrices, qui incluent le soin au couvain, l'entretien et la construction du nid, sa défense, et la recherche de nourriture, aussi appelée fourragement (par exemple chez les guêpes *Polistes* and *Ropalidia* : Premnath et al., 1994; Reeve, 1991). Un polyéthisme basé sur l'âge est souvent également présent, c'est à dire que les jeunes individus tendent à se concentrer sur les travaux à l'intérieur du nid, tandis que les individus plus âgés effectuent les tâches externes, plus dangereuses (par exemple chez *Apis mellifera* : Huang and Robinson, 1996). Si la division des tâches s'effectue entre individus morphologiquement identiques chez certaines guêpes et abeilles, et est donc régulée comportementalement et réversible, il n'en est pas de même chez la plupart des fourmis, où des castes morphologiques ont évolué.

1.2. Les castes morphologiques des fourmis : haplo-diploïdie et polyphénisme

Les fourmis possèdent un système complexe de castes. Comme tous les Hyménoptères sociaux, le sexe des individus est déterminé génétiquement, par la ploïdie de l'œuf. Un œuf non fécondé donne naissance à un mâle, tandis qu'un œuf fécondé donne naissance à une femelle (Crozier and Pamilo, 1996; Evans et al., 2004). Les mâles n'ont d'autre rôle que la reproduction et ne participent pas aux tâches de la colonie. Les colonies sont donc exclusivement composées de femelles en dehors de la période de reproduction. A partir d'un même œuf fécondé, et donc d'un même génotype, plusieurs phénotypes de femelles adultes distincts peuvent être produits, qu'on appelle castes. On parle de polyphénisme car c'est l'environnement qui détermine la caste, et non les gènes. Le déterminisme des castes est très étudié, et l'on sait qu'il est basé sur des stimuli externes reçus par les larves (nourriture, température, phéromones), qui agissent par l'intermédiaire d'hormones (hormone juvénile et ecdystéroïdes) pour diriger le développement vers des programmes distincts (Evans and Wheeler, 2001). Il en résulte l'existence d'adultes femelles aux tâches différentes, prédéterminées et irréversibles : reines et ouvrières. Chez certaines espèces, on trouve également des soldats (Baroni Urbani, 1998) et ouvrières polymorphes (par exemple, chez les fourmi champignoniste, les petites ouvrières s'occupent de la culture du champignon tandis que les grandes récoltent les feuilles servant à nourrir le champignon : Wilson, 1980). Ce polyéthisme de caste permet une efficacité maximale, surtout dans les grandes colonies où un déséquilibre dans le ratio des castes est peu probable et donc la perte de plasticité ne pose jamais problème (Gautrais et al., 2002).

1.3. Le cycle de vie d'une colonie

Le cycle de vie d'une colonie de fourmis typique (Figure 1) peut être divisé en trois phases (Hölldobler and Wilson, 1990). Durant la phase de fondation, les futures reines (ou gynes) quittent le nid où elles sont nées et s'accouplent pendant un vol nuptial. Le sperme des mâles, stocké dans un réservoir dans l'abdomen des reines appelé spermathèque, assure la fécondation des œufs durant toute la vie de la reine, de sorte qu'aucun accouplement ultérieur n'est nécessaire. Après être retombées au sol, les reines arrachent leurs ailes devenues inutiles, cherchent un site de nidification et commencent à y pondre et à élever les premières larves. Celles-ci donnent naissance à des ouvrières qui prennent en charge toutes les tâches autres que la reproduction. La colonie peut ne produire que des ouvrières pendant plusieurs années : c'est la phase de croissance. Elle doit en effet atteindre une certaine taille pour pouvoir produire un nombre suffisant de sexués, mâles et gynes, durant la phase de reproduction. Suite à la mort de la reine, la colonie est généralement condamnée à disparaître (quoique d'autres options existent, notamment l'adoption de jeunes reines de la colonie ou d'une autre : Heinze and Keller, 2000).

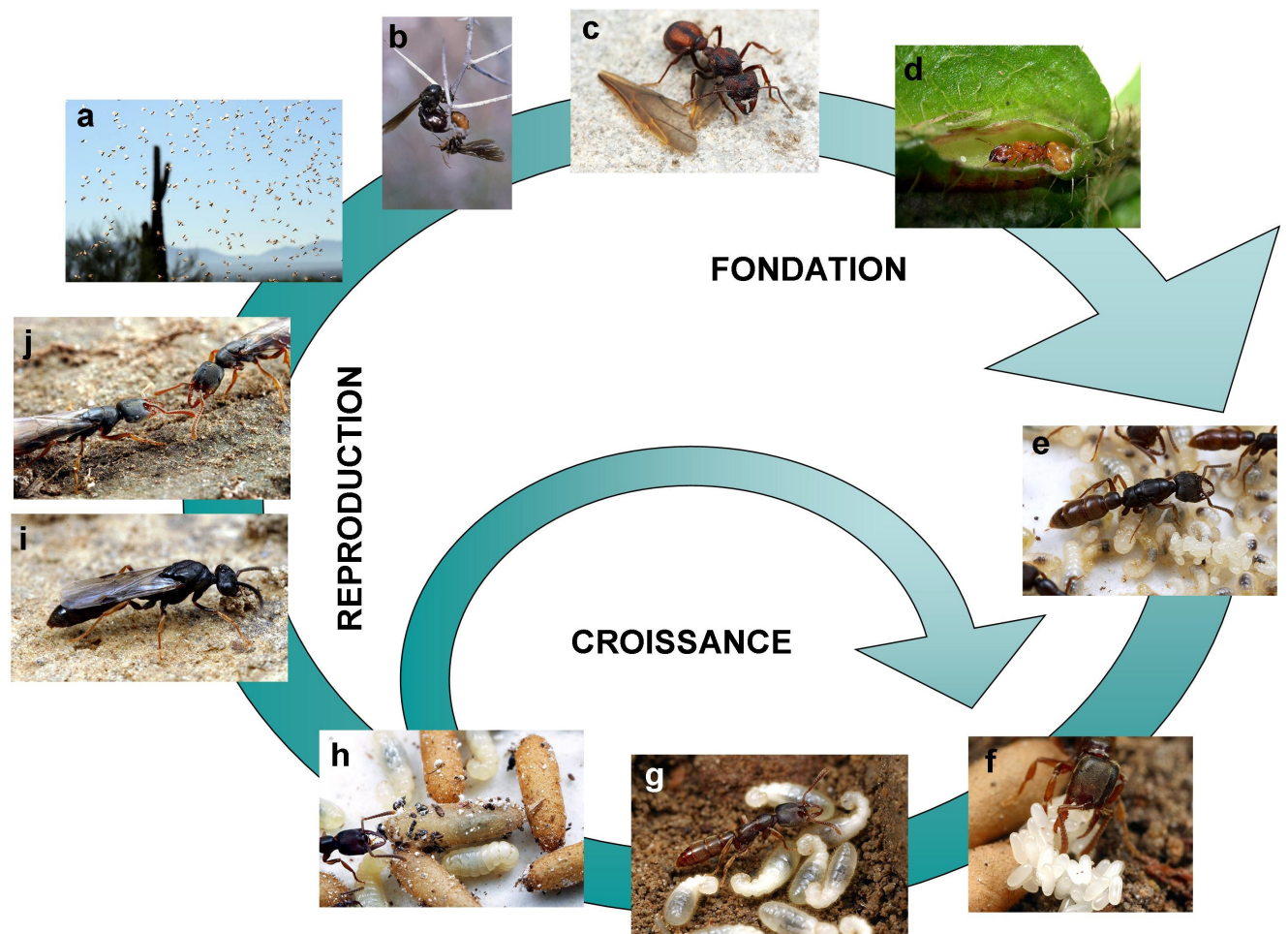


Figure 1. Le cycle de vie d'une colonie de fourmis.

Vol nuptial chez *Acromyrmex* (a) ; accouplement chez *Carebara* (b) ; reine d'*Acromyrmex* s'étant arraché les ailes ; reine de *Pheidole* isolée dans une domatie de la plante *Tococa* (d) ; reine d'*Amblyopone* sur son couvain (e) ; ouvrières d'*Amblyopone* s'occupant d'oeufs (f), de larves (g) et de pupes (h) ; production de mâles (i) et de reines (j) d'*Amblyopone*. Photos © Alex Wild sauf (b) © Christian Peeters.

2. La fondation coloniale

De toutes ces phases, la fondation coloniale est la plus critique. Nous allons voir pourquoi.

2.1. Les reines de fourmis, solitaires pendant la fondation indépendante

Si les reines de fourmis sont souvent considérées comme des pondeuses assistées par les ouvrières, ce qui est le cas au sein d'une colonie établie, ceci n'est pas vrai durant tout le cycle colonial. En effet, les colonies sont généralement fondées par des reines seules. Ceci signifie qu'elles doivent être capables de disperser, de trouver un site propice, et d'élever des jeunes jusqu'à l'âge adulte sans aucune aide. Les reines de fourmis doivent donc posséder tous les traits d'insectes solitaires pour être capable d'effectuer une fondation.

2.2. Le succès de la fondation indépendante claustrale

Les reines de fourmis ne quittent pas la colonie où elles sont nées sans être préparées. Elles reçoivent en effet une quantité de nourriture beaucoup plus importante que les ouvrières durant le développement larvaire et une fois adultes avant le vol nuptial. Elles disposent donc, le jour de leur départ, d'une grande quantité d'énergie pour effectuer la dispersion. Par ailleurs, une fois le site de fondation trouvé, elles s'y enferment complètement et utilisent leurs réserves de protéines (Wheeler and Martínez, 1995; histolyse des muscles alaires : Roff, 1990) et de graisse (Passera and Keller, 1990) pour nourrir les larves sans jamais avoir besoin de sortir. La mortalité est donc essentiellement présente durant la phase de dispersion. Ce mode de reproduction coloniale, appelé fondation indépendante claustrale, est répandue chez les fourmis, et probablement responsable de leur succès écologique (Figure 2a). Cependant on ne la trouve pas chez toutes les fourmis. En effet, elle n'est possible que si les reines sont beaucoup plus grosses que les ouvrières, de sorte qu'elles puissent en produire plusieurs sur leurs seules réserves, éventuellement de plus petite taille (Porter and Tschinkel, 1986). Ceci n'est le cas que chez les fourmis dites 'supérieures', notamment les sous-familles Formicinae et Myrmicinae. Les autres fourmis ne peuvent donc pas effectuer la fondation claustrale.

2.3. Les difficultés de la fondation indépendante non claustrale

Lorsque la différence de taille entre reines et ouvrières est faible, comme chez les sous-familles Ponerinae, Amblyoponinae, Myrmecinae et Ectatomminae, les reines ne peuvent pas élever les premières ouvrières simplement à partir de leurs réserves. Ces reines doivent donc sortir de leur nid durant la fondation afin de récolter la nourriture nécessaire (Haskins and Haskins, 1951; Johnson, 2006). On parle de fondation indépendante non claustrale (Figure 2b). La mortalité augmente alors fortement, puisqu'en plus de la mortalité liée à la dispersion, les reines sont soumises à la prédation, aux parasites et à la déshydratation durant le fourragement (Brown and Bonhoeffer, 2003). Cette stratégie est ancestrale chez les fourmis (même si elle a réévolué secondairement chez quelques espèces qui effectuaient la fondation claustrale: Johnson, 2002) puisque l'ancêtre des fourmis ne possédait pas de castes morphologiques, c'est à dire que les adultes étaient morphologiquement identiques et leur fonction était déterminée comportementalement, comme chez les guêpes actuelles du genre *Polistes* (Reeve, 1991). Ces individus polyvalents n'étaient pas spécialisés pour la fondation indépendante claustrale. Au vu des difficultés pour effectuer la fondation indépendante, de nombreuses espèces ont opté pour une stratégie de fondation coloniale alternative.

2.4. Le passage à la fission

Chez certaines espèces, les futures reines quittent la colonie où elles sont nées, non pas seules, mais accompagnées d'un groupe d'ouvrières. Ce phénomène est appelé fission (Figure 2c). Toutes les tâches sont effectuées par les ouvrières, et la mortalité des reines s'en trouve réduite puisqu'elles ne font que se concentrer sur la ponte. L'accouplement s'effectue à proximité du nid, avant ou après la fission, par attraction des mâles à l'aide de phéromones (Hölldobler and Haskins, 1977). Le phénomène de fission a rarement été observé directement dans la nature (Briese, 1983; Lenoir et al., 1988; Fernández-Escudero et al., 2001; Peeters and Ito, 2001), mais des études de génétique des populations l'ont mis en évidence (par exemple Giraud et al., 2000). En effet la dispersion a des conséquences importantes sur la structure génétique des populations (Bohonak, 1999), et la fission se caractérise par une faible dispersion des femelles, visible au niveau de l'ADN mitochondrial, mais une forte dispersion des mâles, visible au niveau de l'ADN nucléaire.

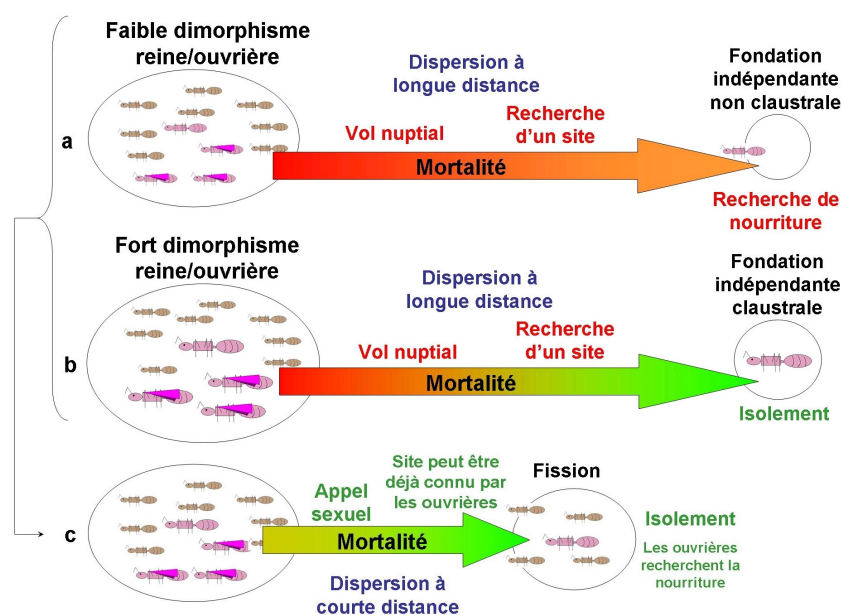


Figure 2. Coûts et bénéfices de la fondation coloniale chez les fourmis.

Si les coûts associés à la fondation indépendante (a et b : mortalité durant le vol nuptial, la recherche d'un site et éventuellement la recherche de nourriture) ne sont pas compensés par les bénéfices de la dispersion à longue distance (colonisation de nouvelles zones, évitement de la compétition locale), alors on peut s'attendre à un passage à la fission (c), où la dispersion se fait à courte distance mais où la mortalité des reproductrices est réduite grâce à l'aide des ouvrières.

3. Les conséquences évolutives du passage de la fondation indépendante à la fission

L'unité de reproduction est la future reine lors de la fondation indépendante, mais le 'propagule' constitué de plusieurs ouvrières et d'une future reine lors de la fission. Les conséquences de la fission sont multiples.

3.1. Au niveau colonial : modification de l'investissement dans les castes

Afin de pouvoir produire des propagules de fission en taille et nombre suffisants, les colonies doivent rediriger leur investissement vers la production d'un plus grand nombre d'ouvrières pour accompagner les futures reines (Pamilo, 1991). La limitation du nombre d'ouvrières pouvant être produites d'une part, et le succès important des propagules de fission par rapport aux gynes effectuant la fondation indépendante d'autre part, aboutissent à la production d'un nombre restreint de gynes et de propagules de fission.

3.2. Au niveau individuel : modification du phénotype des reproductrices

Le passage de la fondation indépendante à la fission modifie drastiquement la dispersion. En effet, les gynes seules dispersent à longue distance par le vol. Au contraire, comme les ouvrières de fourmis n'ont jamais d'ailes, les jeunes reines accompagnées d'ouvrières n'ont d'autre choix que de disperser à courte distance sur le sol. Si la fission est la seule stratégie de reproduction coloniale viable, toutes les structures coûteuses associées à la fondation indépendante chez les gynes vont être contre-sélectionnées, notamment celles associées avec le vol (ailes, thorax volumineux, muscles alaires). Les reproductrices des espèces effectuant la fission tendent donc à devenir aptères, c'est à dire sans ailes (Peeters and Ito, 2001, Figure 3).

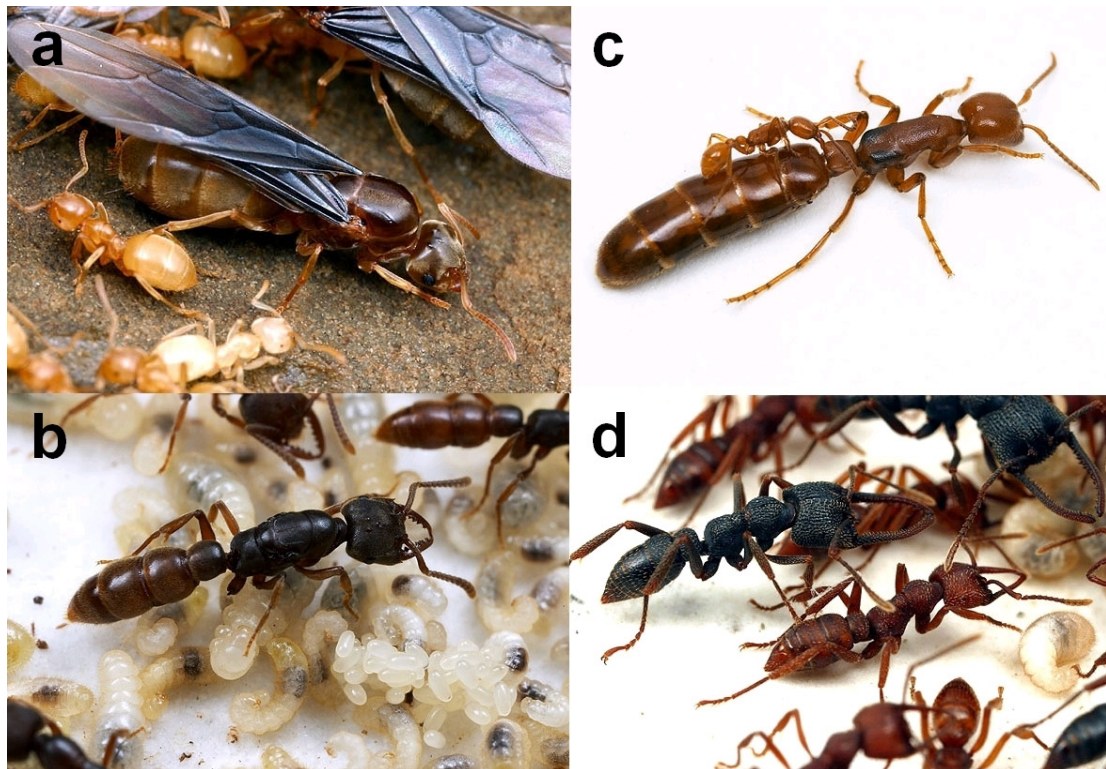


Figure 3. Diversité morphologique des reproductrices de fourmis.

Chez les fourmis, les reines ailées (a, b) et les reproductrices aptères (c, d) peuvent être beaucoup plus grosses que les ouvrières (a, c) ou bien d'une taille similaire (b, d). Reine ailée de *Lasius* (a), reine ailée d'*Amblyopone* (qui a arraché ses ailes, b), reine aptère de *Neivamyrmex* qualifiée de dichthadiiforme de par sa grande taille (c), intermorphes aptères de *Myrmica* (orangées, d). Quel que soit le dimorphisme, le passage de la fondation indépendante à la fission est associé à une diminution de la taille du thorax et à une simplification de sa structure. Photos © Alex Wild.

4. Problématique et objectifs

Les grandes lignes du passage de la fondation indépendante à la fission présentées dans cette introduction ne constituent en fait qu'une partie du phénomène. En effet de nombreuses études ont récemment mis en évidence un foisonnement d'espèces effectuant la fission de manière très variée (morphologie des reproductrices, organisation des colonies). De plus la phylogénie moléculaire des fourmis (Moreau et al., 2006; Brady et al., 2006) apporte certains bouleversements au niveau de la systématique (Figure 4), et confirme la multiplicité des passages de la fondation indépendante à la fission. Ainsi le moment est idéal pour essayer de remédier à la méconnaissance des causes, mécanismes et conséquences de cette transition. Le but de nos travaux est de mieux la comprendre, à travers l'étude de genres-clé où des stratégies alternative coexistent ou ont coexisté dans le passé.

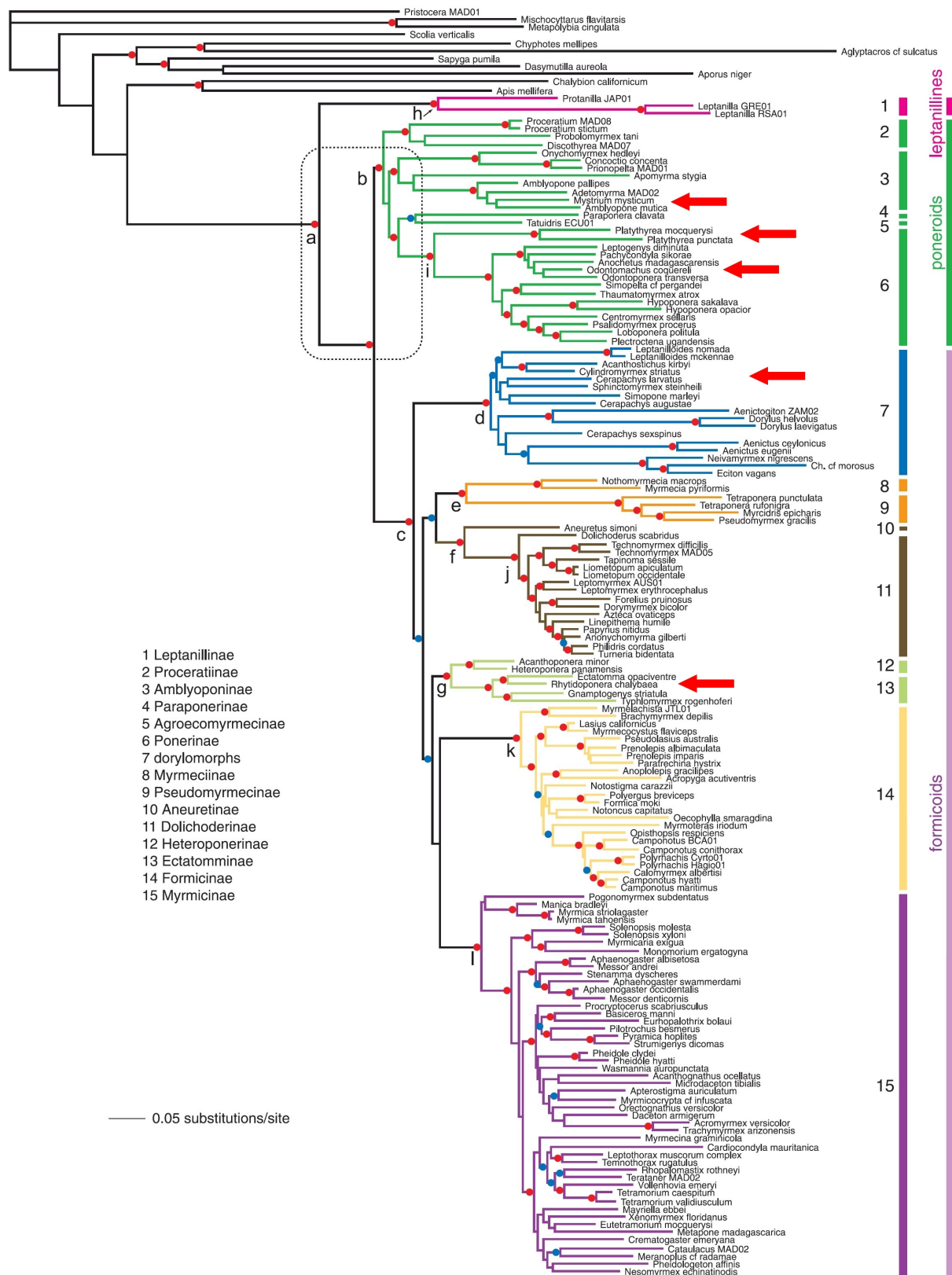


Figure 4. Phylogénie moléculaire des fourmis.

Les genres que nous avons étudiés sont indiqués par une flèche rouge. Tiré de Brady et al. (2006).

4.1. Quelles sont les différentes façons d'effectuer la fission ?

Nous souhaitons catégoriser les espèces se reproduisant par fission, à partir de leurs caractéristiques au niveau colonial et individuel.

4.1.1. Investissement dans les différentes castes

Quelques études récentes ont montré que certaines espèces se reproduisant par fission produisent tout de même un grand nombre de reproductrices (par exemple *Technomyrmex brunneus* : Tsuji et al., 1991; Yamauchi et al., 1991). Nous avons cherché et étudié des espèces présentant une telle organisation afin de déterminer la fonction de ces individus. Nous les avons notamment comparées avec des espèces où les reproductrices sont produites en faible quantité.

4.1.2. Morphologie des reproductrices

Le nombre de termes employés pour décrire les reproductrices aptères de fourmis est vaste et ceci reflète leur diversité morphologique (Figure 5). Ainsi déjà en 1910, Wheeler donne une série de définitions des différents types de femelles intermédiaires entre reines ailées et ouvrières, aux structures alaires plus ou moins développées. Certains types assurent la reproduction. L'ergatogyne (= ergatomorphe ou ergatoïde) est une femelle ressemblant à une reine ailée mais sans ailes. La pseudogyne est une forme ressemblant plutôt à une ouvrière, mais avec un thorax plus complexe. La dichthadiigyne (= dichthadiiforme) a un abdomen très allongé et volumineux et est typique des fourmis légionnaires. La gynecoïde est simplement une ouvrière reproductrice. D'autres types n'assurent pas de fonction reproductrice et sont accidentels. La pterergate est une forme d'ouvrière dont le thorax porte cependant des vestiges d'ailes. Enfin la mermithergate est plus grosse qu'une ouvrière causée par le parasite nématode *Mermis*. Nous proposons de clarifier cette terminologie complexe et parfois confuse.

4.2. Pourquoi passer de la fondation indépendante à la fission ?

Les causes du changement de stratégie de reproduction coloniale ont été étudiées chez plusieurs espèces. Bien qu'elles soient d'ordre environnemental, elles ne peuvent s'affranchir des spécificités de chaque espèce.

4.2.1. Pression environnementale

Des études ont montré que divers facteurs environnementaux (habitat en 'patches', limitation de la nourriture et des sites de nidification, instabilité de ces derniers) tendent à favoriser la fission et la sédentarité par rapport à la fondation indépendante et la dispersion à longue distance (Heinze and Tsuji, 1995). La fission offre ainsi un moyen de colonisation rapide d'un patch d'habitat favorable, tandis que la fondation indépendante autorise la colonisation de nouveaux patches. Nous souhaitons aller plus loin dans cette direction en associant modélisation et résultats empiriques, pour quantifier l'impact des facteurs environnementaux sur la stratégie de reproduction coloniale.



Figure 5. Diversité des reproductrices aptères.

Le dimorphisme entre les reproductrices (gauche) et les ouvrières (droite) est très variable selon les espèces, et il peut devenir particulièrement fort au niveau de l'abdomen, qui doit permettre un important développement ovarien chez les reproductrices.

De haut en bas:

Mystrum 'red'

Eutetramorium mocquerysi

Odontomachus coquereli

Cerapachys sp1 de Madagascar

Dorylus molestus.

Barres d'échelle = 1 mm; reine et ouvrière conspécifiques sont à la même échelle.

Photos © Antweb.

4.2.2. Particularités de l'espèce ancestrale

Parce que la fission a évolué de multiples fois indépendamment, les espèces qui l'effectuent héritent des caractéristiques spécifiques de leurs ancêtres qui effectuaient la fondation indépendante. Ainsi la perte des ailes chez une espèce de type *Carebara vidua* (volume du thorax 8000 fois plus important chez la reine ailée que chez l'ouvrière) n'aboutira certainement pas au même type de reproductrice que chez une espèce de type *Platythyrea punctata* (ratio de 1.1). Nous essayerons de comprendre si certains traits d'une espèce ancestrale peuvent conditionner les traits de l'espèce effectuant la fission, notamment le degré de dimorphisme reine/ouvrière (Figure 4).

4.3. Quels sont les mécanismes de l'évolution et du développement des reproductrices aptères ?

Le développement larvaire chez les insectes a été largement étudié, notamment au travers de l'organisme modèle *Drosophila melanogaster* (Bate and Martinez-Arias, 1993). Cependant il reste mal connu chez les Hyménoptères sociaux. Le déterminisme des castes reine et ouvrière commence toutefois à être exploré. En nous basant sur ces études ainsi que sur les résultats obtenus chez les insectes solitaires au sujet de l'évolution des phénotypes sans ailes, des polyphénismes (Nijhout, 2003) et des polymorphismes (Zera and Denno, 1997), nous proposerons une synthèse et des pistes concernant l'origine développementale des reproductrices aptères chez les fourmis.

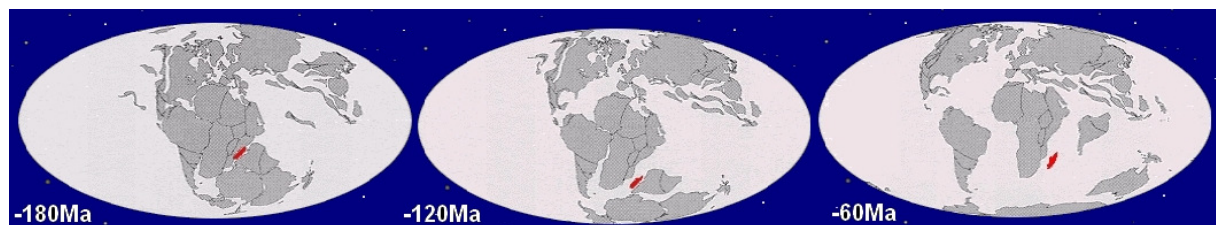
4.4. Les modèles biologiques idéaux : espèces aux stratégies alternatives, ou genres aux stratégies multiples

Toutes les espèces possédant des reproductrices aptères ne sont pas propices à étudier le passage de la fondation indépendante à la fission. En effet certaines espèces peuvent être extrêmement dérivées, de sorte que les traces des mécanismes de cette transition ne soient plus visibles. La reine de *Dorylus*, avec son énorme abdomen permettant une fertilité très élevée, en est un bon exemple (on l'appelle dichthadiiforme : Bolton, 1990). Aussi il est préférable de s'intéresser à des taxons où la transition a eu lieu le plus récemment possible, et où les deux stratégies sont présentes, idéalement au sein de la même espèce, mais sinon au sein d'espèces congénériques proches. Nous avons donc cherché comme modèles biologiques des genres où le dimorphisme reine/ouvrière est très faible et la fondation indépendante non claustrale, de sorte que les chances que des espèces aient évolué la stratégie alternative de fondation par fission soient plus importantes. C'est notamment à Madagascar que nous avons trouvé d'intéressantes espèces aux reproductrices aptères (trois genres sur les cinq étudiés, voir encadré ci-dessous). Nos travaux sur les modèles retenus ont mis en évidence trois grandes catégories de reproductrices aptères, et chacune des trois parties suivantes traite d'un de ces types.

Nous étudions dans une première partie le complexe d'espèces *Rhytidoponera confusa* d'Australie, au sein duquel les reines ailées sont progressivement remplacées par des ouvrières reproductrices (gamergates) sous l'influence du changement de latitude et de climat. Dans une seconde partie nous nous intéresserons à *Platythyrea conradti* de Côte d'Ivoire et *Odontomachus coquereli* de Madagascar, deux espèces où les colonies possèdent une reproductrice sans aile distincte des ouvrières et dédiée à la reproduction, alors que les espèces proches ont des reines ailées. Nous terminerons par le genre *Myrmica* de Madagascar, où certaines espèces, au lieu de posséder une reine ailée par colonie, présentent de nombreux individus sans ailes appartenant à une caste reproductrice polyvalente. Nous discuterons alors du lien entre la démographie coloniale et le développement des reproductrices, en montrant qu'il n'est pas évident car certains genres (notamment *Cerapachys* de Madagascar) possèdent plusieurs types de reproductrices aptères, puis en proposant différents mécanismes développementaux pouvant être à l'origine des reproductrices aptères chez les fourmis.

Les reproductrices de fourmis aptères à Madagascar

La faune de fourmis malgache est très différente de celle du reste du monde à cause de l'histoire géologique de l' 'île-continent'. Madagascar s'est séparé de l'Afrique il y a environ 120 millions d'années (Rabinowitz et al., 1983). A cette époque, la plupart des sous-familles de fourmis actuelles n'avaient pas encore divergé (Grimaldi and Agosti, 2000; Saux et al., 2004; Brady et al., 2006) et seules les sous-familles les plus basales étaient présentes. Elles ont donc pu connaître une évolution particulière, isolées sur l'île. Nous ne savons ni quand, ni d'où les fourmis de genres plus récents ont pu arriver à Madagascar. Bien que la dispersion à très longue distance soit possible pour les reines ailées de fourmis (Peck, 1994), la nature insulaire de Madagascar et sa distance de plus de 300 km de la côte africaine a probablement limité l'immigration d'espèces africaines, d'autant plus que les vents principaux soufflent depuis l'Indonésie vers Madagascar. Ainsi certaines fourmis dominantes sont absentes, comme la fourmi tisserande *Oecophylla* (Formicinae) qui domine la canopée dans les forêts tropicales d'Afrique, et les fourmis légionnaires (Dorylinae) qui dominent le sol des forêts en y effectuant des raids (Wheeler, 1922). Comme elles sont toutes deux des prédatrices majeures de fourmis (Kaspari and O'Donnell, 2003; Gotwald, 1995), leur absence de Madagascar a permis la persistance de taxa reliques et un assemblage unique de fourmis (Fisher, 1997). L'absence des fourmis légionnaires limite probablement la prédation au sol et ceci pourrait avoir sélectionné diverses stratégies de reproduction coloniales basées sur des reproductrices aptères et la fission. Parmi certains genres mondiaux dont on ne connaissait que des reines ailées, on a trouvé quelques espèces malgaches avec des reproductrices aptères, comme *Amblyopone*, *Odontomachus*, *Mystrium* et *Terataner*. Ceci fait de Madagascar une zone d'étude privilégiée pour notre problématique.



Dérive des continents.

Madagascar s'est tout d'abord détaché de l'Afrique avec l'Inde, puis s'est séparée de l'Inde qui a continué à migrer vers le Nord. La faune malgache partage donc des similitudes en partie avec la faune africaine et en partie avec la faune indienne. Images © Christopher Scotese.

Partie I - Les ouvrières reproductrices

1. Introduction

Les ouvrières de fourmis sont spécialisées dans les tâches nécessaires à la survie de la colonie : la construction et l'entretien du nid, la recherche de nourriture, et le soin du couvain. C'est la reine qui pond les œufs. La division de la reproduction est cependant variable.

1.1. Les options reproductrices des ouvrières

Chez certaines fourmis supérieures, les ouvrières ne possèdent pas d'ovaires et sont donc dans l'impossibilité totale de se reproduire. Cependant, chez une grande majorité de fourmis, les ouvrières possèdent des ovaires fonctionnels. Elles ont donc la possibilité de pondre des œufs.

1.1.1. La parthénogenèse arrhénotoque ou thélytoque

Les Hyménoptères sociaux produisent les femelles à partir d'œufs fécondés (reproduction sexuée) tandis que les mâles se développent à partir d'œufs non fécondés. La reproduction sans fécondation est appelée parthénogenèse. La parthénogenèse arrhénotoque (production de mâles) est ubiquitaire chez les Hyménoptères sociaux. Les ouvrières n'échappent pas à la règle et le seul fait d'avoir des ovaires fonctionnels leur permet de produire des mâles. Dans les faits, la reproduction des ouvrières est inhibée par la présence d'une reine, soit directement par des phéromones, soit indirectement par les autres ouvrières. C'est donc seulement suite à sa mort, dans une colonie orpheline, que les ouvrières se reproduisent.

La parthénogenèse thélytoque chez les ouvrières (production de femelles) est par contre beaucoup plus rare et n'a été montrée que chez quelques espèces (par exemple *Pristomyrmex pungens* : Itow et al., 1984; *Cataglyphis cursor* : Lenoir and Cagniant, 1986; *Platythyrea punctata* : Heinze and Hölldobler, 1995).

1.1.2. La reproduction sexuée : les gamergates

En plus d'avoir des ovaires fonctionnels, les ouvrières de certaines espèces de fourmis des sous familles Ponerinae, Amblyoponinae et Ectatomminae possèdent également une spermathèque fonctionnelle (voir Gobin et al., 2006). Elles peuvent donc s'accoupler et pondre des œufs fécondés à l'origine de femelles. Ces ouvrières accouplées et pondeuses sont appelées gamergates (Peeters, 1991).

1.2. Les espèces à gamergates présentent des organisations sociales variées

1.2.1. Monogynie ou polygynie

Le nombre de gamergates par colonie est variable suivant les espèces. Certaines espèces en possèdent une seule et sont dites monogynes, tandis que d'autres en ont plusieurs et sont appelées polygynes. Ceci dépend en grande partie de la manière dont est régulé l'accès à la reproduction.

1.2.2. Division de la reproduction souple ou immuable

Dans les espèces à gamergates, la division de la reproduction est régulée par des interactions agressives, mettant généralement en place des hiérarchies de dominance (par exemple Monnin and Peeters, 1999 chez *Dinoponera quadriceps*, Figure 6; Molet et al., 2005 chez *Rhytidoponera confusa*). Seuls le ou les individus les mieux placés accèdent à la reproduction et au statut de gamergate. Cependant le système reste souple puisqu'une ouvrière de haut rang peut remplacer la gamergate, ou finir par être exclue de la hiérarchie lorsqu'elle vieillit et reprendre alors des tâches d'ouvrière stérile. D'une manière générale, les jeunes ouvrières ont une plus grande probabilité d'accès à la reproduction. Au contraire chez *Diacamma*, la gamergate empêche définitivement la reproduction des jeunes ouvrières dès leur sortie du cocon en mutilant leurs gemmes, des appendices thoraciques nécessaires à l'accès à la dominance, condition *sine qua non* pour l'accouplement (e.g. *D. australe* : Peeters and Higashi, 1989).



Figure 6. Division de la reproduction entre ouvrières basée sur des interactions agressives.

Une ouvrière de haut-rang informe violemment une congénère de son statut de dominante en frottant son antenne contre son abdomen.

Photo © Thibaud Monnin.

1.2.3. Coexistence avec les reines ailées

Bien que certaines espèces à gamergates ne possèdent pas de reines ailées (par exemple *Pachycondyla berthoudi* : Peeters and Crewe, 1985; *Platythyrea schultzei* : Villet, 1991), d'autres les ont conservées (par exemple *Platythyrea arnoldi* : Villet, 1993; *Harpegnathos saltator* : Peeters et al., 2000). On trouve alors les deux types de reproductrices, quelquefois même au sein d'une seule colonie. En effet, les ouvrières ne s'accouplent et se reproduisent généralement que suite à la mort de la reine, ce qui permet de prolonger la vie de la colonie, voire de produire de nouvelles reines.

2. Quels sont les mécanismes de la perte des reines ailées ?

Les espèces de fourmis possédant à la fois des reines ailées et des gamergates sont le modèle idéal pour étudier le passage de la fondation indépendante par ces reines à la fission faisant appel aux gamergates. Nous nous sommes intéressés à l'impact de l'environnement sur la stratégie de reproduction coloniale des espèces du complexe *Rhytidoponera impressa* d'Australie.

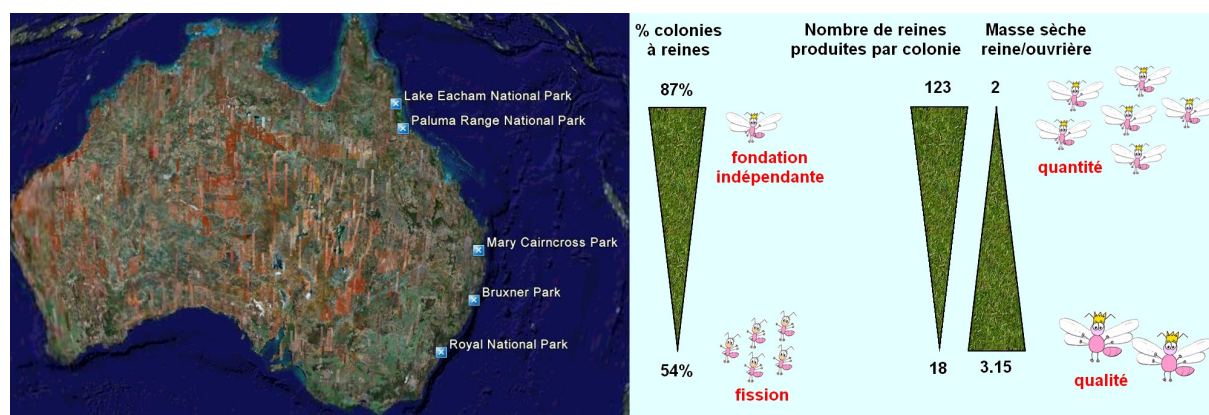


Photos © Antweb

Article 1 (en annexe)

Changement de stratégie de reproduction coloniale associé à un gradient tropical-tempéré chez les fourmis *Rhytidoponera*

Résumé : La qualité et la quantité des descendants est sujette à un compromis. Les colonies de fourmis peuvent produire soit de nombreuses reines ailées vierges qui commencent de nouvelles colonies seules (fondation coloniale indépendante, ICF), soit un propagule constitué d'une ou plusieurs reproductrices aidées par une partie des ouvrières de la colonie mère (fission). Dans le complexe *Rhytidoponera impressa*, les colonies à reines ailées utilisent l'ICF tandis que les colonies avec des ouvrières accouplées utilisent la fission. Nous nous sommes intéressés à l'effet de la latitude et de l'environnement sur la reproduction coloniale en étudiant 79 colonies récoltées le long de la côte Est de l'Australie (étendue de latitude de 2000 km). Un modèle de dynamique des populations a prédit que, du Nord tropical au Sud tempéré, le succès de l'ICF devrait diminuer (-34%) à cause des fluctuations saisonnières et des conditions plus difficiles, de sorte que la fission soit une alternative appropriée. Pourtant, les données empiriques ont montré que l'ICF persiste à un taux plus élevé que prévu, vraisemblablement parce qu'elle permet la dispersion aérienne, contrairement à la fission. L'étude de la démographie coloniale et la mesure des masses maigre et grasse des reines ailées vierges et des ouvrières ont montré que, du Nord au Sud, les colonies investissent dans des reines de meilleure qualité (+50%) au dépend de la quantité (-86%). Cette modification limite la diminution du succès de l'ICF (-18%). Les colonies de fourmis peuvent produire une descendance aux caractéristiques étendues (d'une petite reine ailée à un gros propagule de fission) couplées à différents compromis qualité/quantité, qui les rend compétitives dans des habitats variés.



Effet de la latitude sur la reproduction coloniale du complexe *Rhytidoponera impressa*.

Du Nord au Sud, le pourcentage de colonies à reines diminue car la fondation indépendante est de moins en moins efficace par rapport à la fission. Cependant la fondation indépendante subsiste grâce à l'augmentation de la qualité des reines au prix de leur quantité, ce qui maintient le bénéfice de la dispersion à longue distance par le vol. Photo obtenue par Google Earth.

3. Conclusion

Les contraintes environnementales, notamment le manque de ressources et les fluctuations environnementales, jouent un rôle clé dans le passage de la fondation indépendante à la fission. Cependant le succès de la fondation indépendante peut être maintenu en modifiant l'investissement dans les gynes, et en les rendant individuellement plus aptes à survivre quitte à en produire moins. Le maintien de la production de gynes dans des environnements défavorables met en avant l'importance de la dispersion à longue distance et de la colonisation de nouveaux habitats pour les colonies.

Dans les espèces où les ouvrières ont gardé la possibilité d'effectuer la reproduction sexuée (un trait ancestral), le remplacement des reines ailées par des gamergates est la solution la plus simple car elle ne nécessite pas l'évolution d'une nouvelle caste.

Partie II - Les reproductrices aptères dédiées

1. Introduction

1.1. Le passage à la fission quand les ouvrières sont stériles

Toutes les fourmis ne possèdent pas d'ouvrières capables de se reproduire sexuellement. Hormis les rares cas de parthénogenèse thélytoque, les ouvrières sont donc incapables de produire les femelles nécessaires au fonctionnement de la colonie (ouvrières) et à sa reproduction (reines). Ainsi, si les reines ailées n'apportent aucun bénéfice, elles ne peuvent pas être remplacées par des ouvrières. Aussi le passage à la fission doit s'accompagner de l'évolution de reproductrices aptères distinctes des ouvrières.

1.2. Les reproductrices aptères dédiées plus ou moins fécondes

1.2.1. Le sens du mot dédié

Afin de comprendre quel type de reproductrices cible cette partie, il est intéressant de se pencher sur le cas le plus extrême mais le plus emblématique : les reines dichthadiiformes des fourmis légionnaires (Bolton, 1990, Figure 4 bas). Ces reines sont beaucoup plus grosses que les ouvrières, avec un volume thoracique 37 fois supérieur chez *Dorylus nigricans*. Elles sont généralement physogastres, c'est à dire que les membranes intersegmentaires de l'abdomen peuvent s'étirer afin d'en augmenter le volume et de permettre un développement ovarien extrême, comme chez les reines de termites. Elles sont par conséquent très fécondes. Toutes ces caractéristiques en font des reproductrices dédiées à la ponte et à aucune autre tâche. Cependant aucune espèce au sein des trois sous-familles de fourmis légionnaires (Dorylinae, Aenictinae et Ecitoninae) ne possède de reines ailées, ce qui suggère que les reines dichthadiiformes sont des formes dérivées, probablement fortement modifiées depuis la perte des reines ailées.

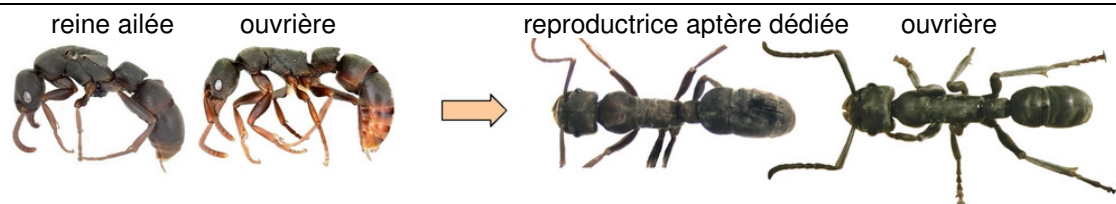
Cependant toutes les reproductrices aptères dédiées ne sont pas aussi dérivées et spécialisées. Au contraire elles sont souvent de taille modeste et peu différentes des reines ailées. Elles sont appelées ergatoïdes dans la littérature car lorsque leur thorax est simplifié elles ressemblent à des ouvrières. C'est notamment le cas chez *Leptomyrmex* (Wheeler, 1934), *Myrmecia* (Haskins and Haskins, 1955), *Monomorium* (Bolton, 1986) et *Megaponera* (Villet, 1990). Puisque les reines ailées sont toujours produites au sein de ces genres, on peut y étudier la transition de la fondation indépendante à la fission.

1.2.2. Une production parcimonieuse et économique

Puisqu'une seule reproductrice est présente dans chaque colonie et qu'au maximum quelques propagules de fission sont produites chaque année, les colonies ne produisent qu'un très faible nombre de jeunes membres de la caste reproductrice. Par exemple chez les fourmis légionnaires, seules quelques jeunes reproductrices sont produites car la colonie mère ne peut fissionner qu'en deux sous-parties puisqu'il est primordial que les colonies filles restent grandes pour assurer le comportement de chasse collective caractéristique de ces espèces. Ce sont les ouvrières qui choisissent laquelle des reines produites deviendra la reine de la nouvelle colonie (Franks and Hölldobler, 1987). Ceci contraste fortement avec la production des nombreuses reines ailées chez les espèces se reproduisant par fondation indépendante. En conséquence les reproductrices aptères dédiées sont des formes mal connues. De manière similaire, si les reproductrices des espèces que nous allons étudier sont dédiées à la reproduction, nous pouvons nous attendre à ce qu'elles ne soient produites qu'en faible quantité.

2. Comment évoluent les reproductrices dédiées et comment sont organisées les colonies?

Les deux espèces que nous avons étudiées, *Platythyrea conradti* et *Odontomachus coquereli*, appartiennent à deux genres dans lesquels la plupart ou toutes les autres espèces (respectivement) possèdent des reines ailées dont la taille est très similaire à celle des ouvrières. Nous nous sommes intéressés aux caractéristiques morphologiques des reproductrices aptères de ces deux espèces, ainsi qu'à la démographie des colonies. Nous montrons que ces reproductrices sont bien distinctes des ouvrières. Dans le genre *Platythyrea*, où de nombreuses espèces possèdent des gamergates, nous étudions la division de la reproduction dans la colonie, afin d'estimer le potentiel reproducteur des ouvrières.



Photos 1 et 2 © Antweb. Photos 3 et 4 © Mathieu Molet

Article 2 (en annexe)

Evolution des reproductrices aptères chez les fourmis : une reine ergatoïde peu spécialisée à la place de gamergates chez *Platythyrea conradti*

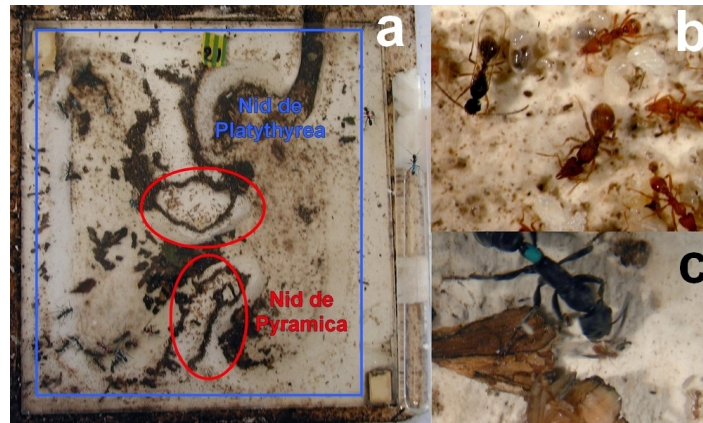
Résumé :

Platythyrea conradti est la seule espèce dans ce genre à avoir des reines ergatoïdes (= sans ailes). Les colonies ne possèdent pas de gamergates (contrairement aux autres espèces de ce genre), mais pourtant des interactions agressives entre reine et ouvrières définissent une hiérarchie. Une seule reine fertile occupe le premier rang et les ouvrières de haut rang ne pondent pas d'œufs, sauf suite à la mort de la reine où elles pondent des œufs mâles. La reproduction coloniale à la fois par des reines ailées (fondation indépendante) et des gamergates (fission) semble être l'état ancestral chez *Platythyrea*. La fondation indépendante peut être contre-sélectionnée chez certaines espèces, provoquant la perte des reines ailées pour des raisons économiques. En conséquence les gamergates deviennent les seules reproductrices, sauf chez *P. conradti* où les reines sont devenues ergatoïdes. Les gamergates et les reines ergatoïdes sont deux phénotypes reproducteurs redondants qui permettent la reproduction coloniale par fission.



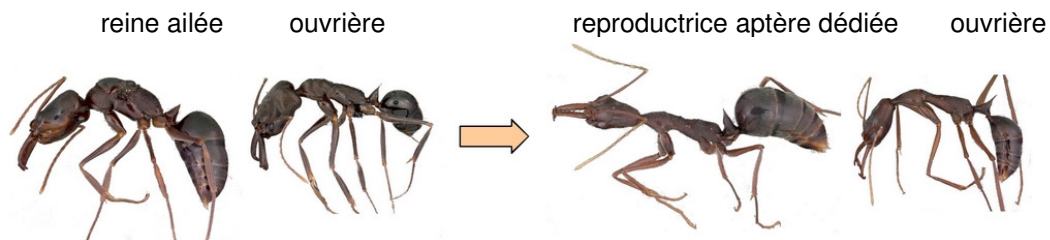
Branche et entrée d'un nid de *Platythyrea conradti*.

C'est la seule espèce arboricole du genre. Les contraintes spécifiques de cet habitat pourraient être responsables de la perte des gamergates puis de l'évolution de reproductrices aptères. Photos 1 et 2 © Christian Peeters. Photo 3 © Patrick Landmann.



Symbiose entre *Platythyrea conradti* et *Pyramica maynei*. Photos © Mathieu Molet.

Pyramica niche dans les parois du nid de *Platythyrea* (a : nids de *Pyramica* dans un nid de *Platythyrea* au laboratoire; b : reine, mâle, ouvrières et couvain de *Pyramica*) et se nourrit des déchets (nettoyage du nid de l'hôte), mais aussi quelquefois des proies de son hôte, ce qui entraîne des interactions stéréotypées (c : une ouvrière de *Platythyrea* saisit délicatement une ouvrière de *Pyramica* pour l'emporter loin de la proie sans la blesser). Photos © Mathieu Molet. Voir l'**Article 9** (en annexe).



Photos © Antweb

Article 3 (en annexe)

Perte des ailes chez les reines de la fourmi *Odontomachus coquereli* de Madagascar

Résumé :

Les reines ailées sont les reproductrices les plus communes chez les fourmis. Elles sont morphologiquement spécialisées pour la fondation coloniale indépendante, avec des ailes pour la dispersion à longue distance et des réserves métaboliques pour élever leur première portée. Cependant la fondation indépendante peut être contre-sélectionnée et remplacée par la fission, caractérisée par une dispersion à courte distance sur le sol et des reproductrices qui dépendent des ouvrières pour toutes les tâches non reproductrices même lors de la fondation de la colonie. Nous nous sommes penchés sur les conséquences évolutives de cette transition sur la morphologie des reproductrices en collectant 30 colonies d'*Odontomachus coquereli* de Madagascar, la seule espèce du genre où l'on n'a jamais trouvé de reines ailées. Les données sur la démographie coloniale, la morphologie et le développement ovarien ont montré que la caste reine ailée a été remplacée par une caste reproductrice aptère aux proportions corporelles différentes des ouvrières ou des reines ailées congénériques. Les 17 reproductrices que nous avons mesurées présentaient une faible variabilité de taille. Nous n'avons trouvé qu'une seule reproductrice aptère dans chaque colonie, correspondant aux 'ergatoïdes' dans la littérature. Plusieurs faits suggèrent que les colonies se reproduisent par fission, notamment la taille relativement constante des colonies (19 ± 11 ouvrières). Il faudrait s'intéresser aux origines développementales des phénotypes reproducteurs sans ailes, qui ne nécessitent pas forcément de gros changements génétiques, comme le suggèrent les phénotypes fortement modifiés des femelles d'*Odontomachus* issues de larves parasitées par des nématodes. La seule fonction des reproductrices aptères d'*O. coquereli* est la reproduction, et elles contrastent avec les reproductrices aptères polyvalentes que l'on trouve chez d'autres fourmis, où de nombreuses intermorphes contribuent aux tâches non reproductrices dans chaque colonie.

3. Conclusion

Lors du passage de la fondation indépendante à la fission, les espèces ne possédant pas d'ouvrières capables de s'accoupler peuvent remplacer leurs reines ailées par des reproductrices aptères dédiées à la reproduction. Bien qu'aptères et donc morphologiquement proches des ouvrières (d'où le nom qui leur a été donné, 'ergatoïde', c'est à dire 'forme d'ouvrière', du grec 'ergates' = travailleur), ces reproductrices possèdent des proportions corporelles distinctes et une morphologie stable qui en font une caste à part, spécialisée dans la reproduction (par opposition aux ouvrières incapables de s'accoupler). Elles ne participent pas aux tâches stériles et sont assistées par les ouvrières durant toutes les étapes de la vie coloniale, notamment durant la fondation par fission. On n'en trouve qu'une seule par colonie, et de nouvelles reproductrices ne sont produites que rarement et en faible quantité pour effectuer la fission. Les colonies économisent donc la production de nombreuses reines ailées dont la plupart échouent lors de la fondation indépendante, et se concentrent sur la production de peu de propagules à la viabilité bien supérieure. Aucune espèce produisant à la fois des reines ailées et des reproductrices aptères dédiées n'a été décrite. Les reproductrices dédiées de type ergatoïde peuvent cependant évoluer vers une spécialisation encore plus grande pour la reproduction et devenir dichthadiiformes et physogastres. Cette transition est visible au sein du genre *Cerapachys*, que nous aborderons dans la discussion.

Partie III - Les reproductrices aptères polyvalentes

1. Introduction

La production d'un faible nombre de reproductrices aptères a longtemps été considérée comme la règle. Cependant quelques espèces se caractérisent par la présence de nombreux individus de la caste reproductrice dans les colonies, par exemple *Technomyrmex brunneus* (Tsuji et al., 1991; Yamauchi et al., 1991) et *Myrmecina nipponica* (Ohkawara et al., 1993; Murakami et al., 2002). Cependant ces études se sont essentiellement portées sur le déterminisme génétique des castes reproductrices, et l'organisation coloniale est restée méconnue.

1.1. Pourquoi produire de nombreuses reproductrices aptères ?

Les espèces que nous avons vues dans la partie II fonctionnent très bien avec une seule reproductrice aptère par colonie. Quels bénéfices peut alors apporter la présence d'individus supplémentaires de la caste reproductrice ?

1.1.1. La contribution aux tâches stériles

Chez la plupart des espèces à reines ailées ou à reproductrices aptères dédiées, tout individu de la caste reproductrice qui ne parvient pas à s'accoupler et fonder une nouvelle colonie est perdu pour la colonie car il n'y est pas accepté et ne peut y faire aucune tâche. Au contraire chez d'autres espèces, les membres de la caste reproductrice vierges peuvent ne pas disperser mais rester dans la colonie où ils sont nés et participer aux diverses tâches non reproductrices, du soin au couvain au fourragement (par exemple chez *Eutetramorium mocquersyi* : Heinze et al., 1999; *Ocymyrmex foreli* : Forder and Marsh, 1989). Dans ce cas la caste reproductrice est dite 'polyvalente'. Ce type de comportement a été cité ou suggéré chez plusieurs espèces mais seules les deux études ci-dessus offrent une étude poussée de la division des tâches.

1.1.2. Une plus grande plasticité dans la colonie

Le fait de posséder en permanence des membres vierges de la caste reproductrice au sein de la colonie lui confère une grande souplesse en ce qui concerne le remplacement des reproductrices mortes ou l'augmentation du nombre de reproductrices : seul un accouplement est nécessaire. Au contraire quand une colonie d'espèce à reproductrice dédiée se retrouve orpheline, la nouvelle reproductrice doit être produite depuis le stade larve, ce qui prend un temps important durant lequel la colonie ne produit plus d'œufs femelles. De plus les colonies à reproductrices polyvalentes sont plus à même d'effectuer la fission à tout moment ou de survivre à des fragmentations accidentelles car elles n'ont pas à attendre l'émergence des rares reproductrices dédiées.

1.1.3. Une spécialisation morphologique

Les reproductrices dédiées doivent produire tous les œufs de la colonie, et donc l'obtention de colonies de grande taille n'est possible que si elles sont plus grosses que les ouvrières et très fécondes. Au contraire les reproductrices polyvalentes se partagent souvent la production des œufs (même si certaines espèces sont monogynes), ce qui permet une fécondité individuelle plus faible, et une taille moins importante, proche de celle des ouvrières, plus propice à la participation efficace aux tâches dans la colonie. Ainsi certaines reproductrices polyvalentes sont identiques aux ouvrières en ce qui concerne la morphologie externe, bien qu'elles possèdent plus d'ovarioles et une spermathèque fonctionnelle (par exemple *Eutetramorium mocquersyi* : Heinze et al., 1999, Figure 7).

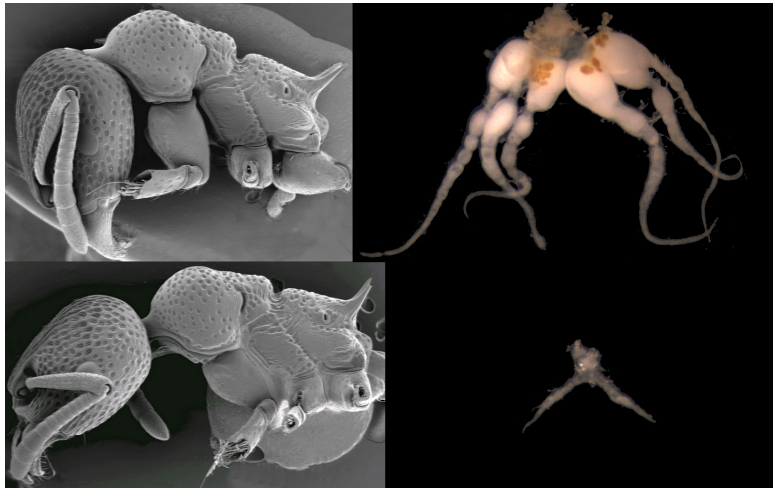


Figure 7. Morphologies externe et ovarienne d'une reproductrice polyvalente (haut) et d'une ouvrière (bas) d'*Eutetramorium mocquerysi*.

Aucune différence n'est visible extérieurement mais le dimorphisme ovarien est très important. Ainsi un membre infertile de la caste reproductrice peut effectuer les mêmes tâches qu'une ouvrière. Photos © Mathieu Molet et Christian Peeters.

1.2. Une diversité qui procure des indices sur le développement larvaire

Les reproductrices polyvalentes ont une morphologie très variable en fonction des espèces. De très stables et proches des ouvrières chez les espèces sans reines ailées (par exemple dans le genre *Ocymyrmex* : Forder and Marsh, 1989; Bolton and Marsh, 1989; le complexe *Megalomyrmex leoninus* : Brandão, 1990), elles peuvent être très variables chez les espèces où l'on trouve également des reines ailées (par exemple *Technomyrmex albipes* : Tsuji et al., 1991; Yamauchi et al., 1991; *Myrmecina nipponica* : Ohkawara et al., 1993; Murakami et al., 2002). Cette variabilité morphologique les rapproche des 'intercastes' (Figure 8) que l'on trouve chez de nombreuses fourmis de manière sporadique (par exemple *Leptothorax nylanderi* : Plateaux, 1970), et qui résultent d'un développement larvaire accidentel. Tout ceci ouvre la voie à des hypothèses sur le développement des reproductrices polyvalentes.



Figure 8. Reine, intercaste et ouvrière de *Mystrium rogeri*.

L'intercaste est un individu accidentel issu d'un développement larvaire erratique, qui présente à la fois des traits de reine et des traits d'ouvrières. Ici on constate que l'intercaste a un thorax, des yeux et un gastre intermédiaires entre reine et ouvrière. Photos © Antweb.

2. Comment évoluent les reproductrices polyvalentes, et comment sont organisées les colonies ?

Nous nous sommes intéressés au genre *Mystrium* de Madagascar, où trois espèces, *M. mysticum*, *M. oberthueri* et *M. 'red'* ne possèdent pas de reines ailées. Notre but est de décrire leurs reproductrices aptères (morphologie, reproduction, comportement) et l'organisation coloniale, et de comprendre les raisons et mécanismes de leur évolution suite au passage à la fission par rapport aux espèces à reines ailées *M. rogeri* de Madagascar et *M. camillae* d'Asie du Sud-Est. Pour ce faire nous les replaçons dans le contexte des reproductrices polyvalentes chez toutes les fourmis.

reine ailée

ouvrière

→

reproductrices aptères polyvalentes

ouvrière



Photos © Antweb

Article 4 (en annexe)
Les reines ailées sont remplacées par des reproductrices plus petites que les ouvrières chez les fourmis *Mystrium*

Résumé :

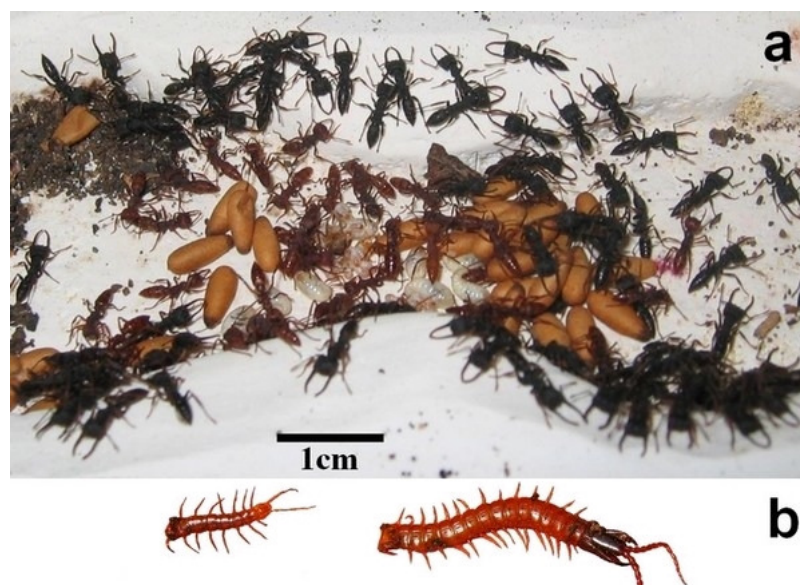
Chez les fourmis, les reines ailées spécialisées pour la fondation coloniale indépendante peuvent être remplacées par des reproductrices aptères mieux adaptées pour la fission coloniale. Nous avons étudié ce changement de stratégie de reproduction en comparant deux espèces de *Mystrium* de Madagascar en utilisant la morphométrie et dissections. *Mystrium rogeri* possède une seule reine désailée dans chaque colonie avec un thorax plus gros que les ouvrières et des mandibules similaires, qui permettent à ces reines de chasser durant la fondation non claustrale. Au contraire, *Mystrium 'red'* n'a pas de reines ailées et la moitié des femelles adultes appartiennent à une caste 'intermorphe' plus petite et allométriquement distincte des ouvrières. Les intermorphes ont des ovaires et une spermathèque fonctionnels tandis que ceux des ouvrières sont dégénérés. Les intermorphes s'occupent du couvain et quelques-unes s'accouplent et se reproduisent, ce qui en fait une caste polyvalente qui prend en charge à la fois le travail et la reproduction. Cependant, leurs mandibules sont réduites et inappropriées pour chasser des centipèdes, contrairement aux mandibules des ouvrières. Ceci ainsi que leur petit thorax les empêche de faire de la fondation coloniale indépendante, et les colonies se reproduisent par fission. Les ouvrières de *M. rogeri* ont des mandibules polymorphes en taille et forme, ce qui leur permet d'effectuer toutes les tâches, du soin au couvain à la chasse. Chez *M. 'red'*, l'investissement colonial dans la reproduction est passé de la production de reines ailées coûteuses à un plus grand nombre d'assistantes. Les intermorphes de *M. 'red'* sont le premier cas décrit de reproductrices plus petites que les ouvrières chez les fourmis. Elles illustrent la capacité des fourmis à améliorer l'économie coloniale en diversifiant leur système de castes.

Article 5 (en annexe)

Les reproductrices effectuent les tâches à l'intérieur du nid à la place des ouvrières chez la fourmi *Myrmium oberthueri*

Résumé :

La division des tâches augmente l'efficacité des sociétés animales. L'efficacité augmente encore chez les nombreux insectes sociaux où des adultes sont morphologiquement spécialisés pour des tâches différentes. Chez les fourmis, la caste des ouvrières sans ailes effectue les activités non reproductrices et présente quelquefois de multiples phénotypes quand les besoins du soin au couvain et du fourragement divergent. *Myrmium rogeri* de Madagascar est un prédateur spécialiste de grands centipèdes, et la caste ouvrière est fortement polymorphe en taille. Au contraire, *M. oberthueri* ne possède que des grandes ouvrières. Le remplacement de la caste reine par des intermorphes aptères beaucoup plus petites que les ouvrières explique cette transition évolutive chez *M. oberthueri*. On trouve de nombreuses intermorphes dans chaque colonie mais seules quelques unes s'accouplent et se reproduisent. Pour déterminer leur contribution aux tâches non reproductrices, nous avons effectué des analyses multivariées sur des données comportementales récoltées par la méthode des relevés instantanés (scan sampling) dans 4 colonies de *M. oberthueri* au laboratoire. Dans les colonies non manipulées, les ouvrières et les intermorphes présentaient deux profils comportementaux distincts. Les ouvrières se concentraient sur la garde et le fourragement, tandis que les intermorphes s'occupaient du couvain et nettoyaient le nid, quel que soit leur statut reproducteur. Ce type de polyéthisme où la caste reproductrice prend totalement en charge certaines des tâches non reproductrices est inédit, comme l'ont confirmé nos observations d'une colonie de *M. rogeri* où les tâches non reproductrices étaient restreintes aux ouvrières, comme chez la plupart des fourmis. Une fois isolées l'une de l'autre, les ouvrières et intermorphes de *M. oberthueri* ont développé des profils comportementaux moins différenciables. Certaines ouvrières se sont occupées du couvain, mais les intermorphes n'ont pas pu chasser à cause de leurs petites mandibules. Une telle plasticité dans le polyéthisme au niveau de la colonie confère la capacité de réagir à des changements inattendus, notamment des proportions variables d'ouvrières et d'intermorphes.



Organisation spatiale d'une colonie de *Myrmium 'red'*.

(a) Les intermorphes (rousses) s'occupent des tâches dans le nid, notamment du soin au couvain. Les ouvrières (noires) restent en périphérie, se comportant en gardiennes, ou sortent chasser des centipèdes beaucoup plus gros qu'elles. (b) Deux fragments de centipèdes trouvés dans un nid, à la même échelle que les fourmis. Photo a © Mathieu Molet. Photo b © Christian Peeters.

Article 6 (en annexe)

Nouvelle organisation de la reproduction chez les fourmis : évolution d'une caste intermorphique chez *Mystrium*

Résumé :

Chez les fourmis, la transition évolutive de la fondation indépendante par des reines ailées à la fission des colonies est souvent associée à des changements flagrants au niveau de la morphologie des reproductrices. En effet les ailes deviennent inutiles quand les fondatrices dépendent complètement des ouvrières sans ailes. *Mystrium rogeri* et *M. camillae* (sous-famille Amblyoponinae) ont de grosses reines ailées qui monopolisent la reproduction tandis que les ouvrières font toutes les autres tâches. Au contraire, on ne trouve pas de reines chez trois espèces de *Mystrium* de Madagascar, et des individus aptères plus petits que les ouvrières assurent la reproduction. Nous montrons qu'elles présentent des relations d'allométrie définies et bien distinctes des ouvrières, et qu'elles correspondent à une 'caste intermorphique' dans laquelle une combinaison de traits de reine et d'ouvrière sont exprimés. Elles ont des ovaires et une spermathèque fonctionnels, et de grandes poches alaires se développent chez la pupe non pigmentée, bien que les adultes n'émergent qu'avec de petits rudiments. Les intermorphes peuvent être aussi nombreuses que les ouvrières dans une colonie car elles ne dispersent pas. La plupart se comportent comme des travailleuses (en plus des ouvrières) et seulement une petite proportion s'accouple et se reproduit. Leurs mandibules sont adaptées au soin du couvain, à la différence des ouvrières qui sont spécialisées dans la chasse des grands centipèdes. Au contraire, les ouvrières des deux espèces à reines sont polymorphes au niveau de leur taille globale mais aussi de leurs mandibules, ce qui leur permet d'effectuer toutes les tâches. Les intermorphes sont économiques pour les colonies, ce qui est aussi le cas chez plusieurs fourmis myrmicines : elles sont individuellement moins coûteuses que les reines ailées, elles peuvent se reproduire, et si elles restent stériles elles sont d'efficaces travailleuses. Nous suggérons que les intermorphes ont remplacé les reines chez certaines espèces où les ouvrières ne peuvent pas s'accoupler, et sont donc une alternative aux gamergates. Les intermorphes diffèrent des reproductrices aptères dédiées telles que les reines ergatoïdes et dichthadiiformes.

3. Conclusion

Le remplacement des reines ailées par des reproductrices polyvalentes a longtemps été ignoré dans la littérature. Notre étude confirme le large éventail de tâches pouvant être effectuées par les membres de cette caste, et montre en quoi leur spécialisation pour la reproduction n'est pas incompatible avec une morphologie adaptée à la prise en charge d'autres tâches. Leur variabilité morphologique dans les espèces où l'on trouve également des reines ailées suggère qu'elles ont évolué à partir d'intercastes accidentelles mais viables dont la production en quantité a été sélectionnée, et cette morphologie intermédiaire entre reine ailée et ouvrière est à l'origine de leur nom 'intermorphique'. Quelques espèces produisent à la fois des reproductrices polyvalentes et des reines ailées sur de vastes pans de leur répartition (Heinze and Buschinger, 1989; Ruppell and Heinze, 1999). La coexistence des deux phénotypes paraît donc viable sur le long terme (Heinze and Keller, 2000). Les reproductrices polyvalentes se posent ainsi comme un complément aux reines ailées, ce qui n'est jamais le cas des reproductrices dédiées. Ces espèces peuvent se reproduire à la fois par fondation indépendante et par fission. Les reproductrices polyvalentes offrent aux colonies une souplesse dans le partage des tâches et une meilleure réactivité pour fissionner ou remplacer les reproductrices mortes.

Synthèse et perspectives

Les fourmis à reproductrices aptères peuvent présenter trois types de stratégies : soit des ouvrières reproductrices (gamergates), soit des reproductrices dédiées à la reproduction (ergatoïdes ou dichthadiiformes), soit des reproductrices polyvalentes (intermorphes). Les coûts et bénéfices de ces stratégies ont été discutés plus haut. Les reproductrices ergatoïdes et dichthadiiformes s'accompagnent d'une division maximale des tâches dans la colonie, de façon similaire à la plupart des espèces à reines ailées. Au contraire, les gamergates et intermorphes offrent une grande plasticité à la colonie, de sorte qu'elles peuvent être perçues comme un retour vers l'organisation sociale ancestrale des Hyménoptères sociaux, que l'on retrouve chez les guêpes *Polistes* par exemple, c'est à dire l'absence de castes morphologique et une grande plasticité dans la division des tâches. Toutes ces reproductrices ont évolué de manière répétée dans des taxa différents. Il reste alors à comprendre comment des reproductrices aptères possédant des phénotypes aussi divers peuvent être produites.

1. Développement larvaire et évolution des reproductrices aptères

Chez les insectes ailés, le phénotype adulte est fixé et ne peut pas changer à cause de la cuticule rigide et de l'absence de mues. Ce phénotype est le fruit du développement larvaire, qui est contrôlé par des facteurs génétiques et environnementaux. Il est donc possible d'altérer le phénotype des adultes en modifiant ces facteurs.

1.1. L'origine développementale des ouvrières est bien connue

De nombreuses études ont porté sur le développement de la caste ouvrière par rapport à la caste reine. Lors de l'éclosion des œufs, les jeunes larves sont polyvalentes. Ce sont les conditions qu'elles vont connaître lors des jours qui suivent qui vont déterminer leur devenir. Si les conditions climatiques telles que la température peuvent intervenir, le paramètre essentiel est bel et bien contrôlé par les fourmis puisqu'il s'agit de la nourriture. Ainsi une larve fortement nourrie se dirige vers la voie reine tandis qu'une larve moyennement nourrie suit la voie ouvrière (Wheeler, 1994). Le stimulus 'nourriture' agit sur le système endocrine, modifiant la sécrétion des hormones (Wheeler, 1986), particulièrement l'hormone juvénile dont le rôle est capital chez les insectes lors du développement larvaire (Hartfelder, 2000). La concentration en hormones, la sensibilité des différents tissus à ces hormones dans l'espace et le temps (paliers), et d'autres paramètres (par exemple divers enzymes : Zera, 2004), aboutissent à l'expression différentielle de groupes de gènes (chez l'abeille : Evans and Wheeler, 2000, Figure 9) et au développement de phénotypes alternatifs, reine et ouvrière (Evans and Wheeler, 2001).

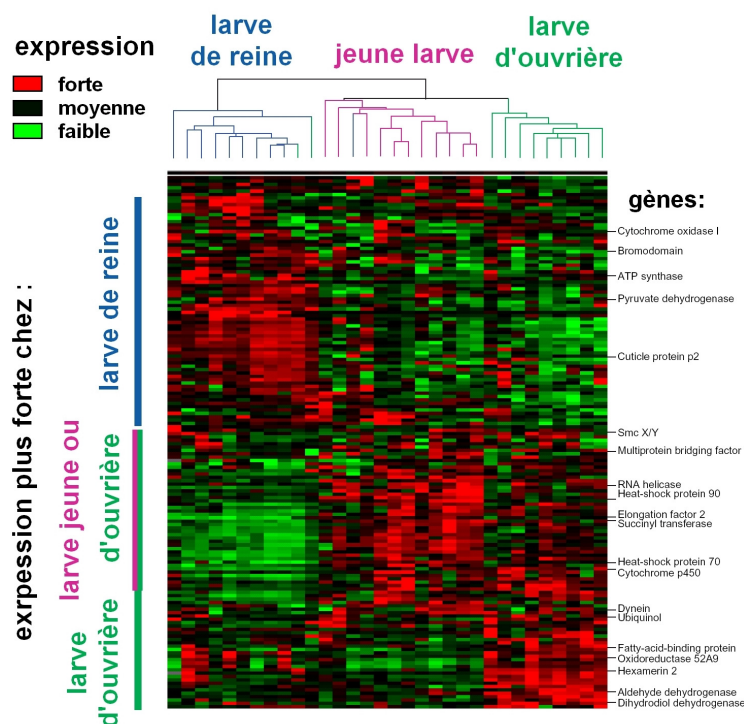


Figure 9. Expression différentielle des gènes entre larves de reine et d'ouvrière chez l'abeille.

Ces données, obtenues à partir d'une puce à ADN, montrent que certains gènes sont essentiellement exprimés chez les larves de reine, tandis que d'autres le sont chez les larves d'ouvrières. Les jeunes larves ressemblent plus aux larves d'ouvrières d'après la classification hiérarchique (arbre au dessus de la figure). Adapté de Evans et Wheeler (2000).

1.2. L'évolution des nouveaux phénotypes reproducteurs chez les fourmis

1.2.1. L'évolution de castes supplémentaires chez les fourmis est peu connue

Au contraire des castes reine et ouvrière, l'évolution de castes supplémentaires chez les fourmis reste peu connue même si elle a fait l'objet de certaines discussions. Ainsi de nouvelles castes d'ouvrières pourraient évoluer à partir de la voie développementale des ouvrières existantes (Wheeler, 1991). Les soldats pourraient provenir des voies ouvrière ou reine (Baroni Urbani and Passera, 1996; Ward, 1997; Baroni Urbani, 1998).

1.2.2. L'apport conceptuel des insectes solitaires

Deux grands types de détermination des phénotypes alternatifs sont connus chez les insectes solitaires. Le premier est le déterminisme génétique, où un allèle entraîne la production d'un phénotype, tandis que l'autre entraîne la production d'un autre phénotype. Si les deux phénotypes coexistent dans la population, on parle de polymorphisme. Le second est le déterminisme environnemental, où un gène s'exprime ou non en fonction des stimuli externes. Il s'agit d'un switch : il y a production d'un phénotype si le gène s'exprime, ou d'un autre s'il ne s'exprime pas. Si les deux phénotypes coexistent dans la population, on parle de polyphénisme. Ces deux mécanismes sont notamment responsables de la production de phénotypes sans ailes chez de nombreux insectes (Roff, 1986; Zera and Denno, 1997), par exemple les coléoptères (scarabées), lépidoptères (papillons) et orthoptères (criquets).

1.2.3. L'origine développementale des reproductrices aptères

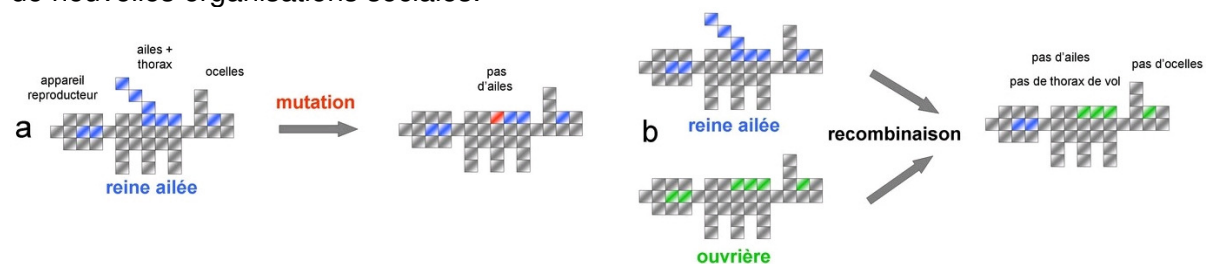
En nous basant sur les connaissances concernant l'évolution de nouveaux phénotypes chez les insectes solitaires et le développement des castes chez les fourmis, nous proposons plusieurs pistes pour l'évolution des reproductrices aptères chez les fourmis. Ces hypothèses sont appuyées par de nombreuses évidences empiriques. Nous relierons ces aspects développementaux aux caractéristiques des espèces à reproductrices aptères, notamment à la différence de taille entre reproductrices et ouvrières (dimorphisme) et à la fonction des reproductrices aptères (polyvalentes ou dédiées).

Article 7 (en annexe)

Erreurs développementales et évolution de phénotypes reproducteurs aptères chez les fourmis

Résumé :

La production de phénotypes alternatifs qui dépendent des conditions environnementales (polyphénisme) est un phénomène répandu chez les insectes. Il est notamment responsable de l'existence des castes reine et ouvrière chez les Hyménoptères. La plupart des fourmis produisent des reines ailées qui effectuent une dispersion aérienne et fondent de nouvelles colonies indépendamment. Cependant de nombreuses espèces sont passées à la fission coloniale, où les reproductrices n'ont pas d'ailes et sont complètement dépendantes des ouvrières aptères. On trouve deux types de reproductrices aptères chez les fourmis : soit des ouvrières accouplées (gamergates) dans les sous-familles où le dimorphisme reine/ouvrière est faible ; soit des reproductrices morphologiquement distinctes des ouvrières lorsque ces dernières ne peuvent pas s'accoupler. Nous montrons que deux organisations coloniales sont possibles dans ce deuxième cas. Chez un certain nombre d'espèces, on ne trouve qu'un seul membre de la caste reproductrice par colonie, et sa seule fonction est la ponte. La production de tels individus est parcimonieuse parce qu'un seul est nécessaire pour la fission. Chez d'autres espèces, on trouve de nombreux membres de la caste reproductrice dans chaque colonie, mais seuls quelques-uns s'accouplent et se reproduisent, tandis que les autres travaillent aux côtés des ouvrières. Ces individus polyvalents sont produits en grande quantité et ils restent dans le nid maternel. Les reproductrices sans ailes proviennent d'espèces à reines ailées, et leur production nécessite des changements dans le développement larvaire. Tout comme chez les insectes solitaires, une modification dans la voie développementale des reines ailées pourrait donner naissance à des reproductrices sans ailes, avec un déterminisme environnemental ou génétique (respectivement polyphénisme ou polymorphisme), sans impliquer la caste ouvrière. Cependant nous suggérons qu'un autre mécanisme est préférable chez les fourmis. En effet, des intermédiaires accidentelles mais viables peuvent être produites à partir d'un mélange des voies développementales des castes reine et ouvrière. Si ces 'intercastes' sont fertiles et peuvent remplacer les reines ailées, leur production peut être sélectionnée, de sorte qu'elles deviennent une caste reproductrice aptère. Divers phénotypes (intermorphes et ergatoïdes) peuvent être obtenus à partir d'un tel mécanisme, particulièrement dans les espèces où les reines ailées et les ouvrières sont très différentes. L'évolution de reproductrices aptères chez les fourmis révèle que la plasticité phénotypique est un mécanisme clé dans la mise en place de nouvelles organisations sociales.



Origine développementale des reproductrices aptères.

Le phénotype peut être considéré comme un ensemble de modules semi-indépendants mais interconnectés (bleu : modules de reine, vert : modules d'ouvrière, gris : modules communs, rouge : nouveaux modules). Les reproductrices sans ailes peuvent évoluer de deux manières. (a) Comme chez les insectes solitaires, par une mutation qui empêche la mise en place des ailes durant le développement larvaire des reines. (b) D'une manière spécifique aux insectes sociaux, par la combinaison des développements larvaires de reine et d'ouvrière, aboutissant à un phénotype constitué d'un mélange de traits des deux castes. Dans les deux cas, l'important est que le phénotype obtenu possède un appareil reproducteur fonctionnel. Le mécanisme b permet d'obtenir facilement des phénotypes variés, comme le suggèrent les 'intercastes' accidentelles de nombreuses espèces.

1.3. Perspective: développement larvaire des phénotypes alternatifs de reproductrices

Après avoir proposé ces pistes pour le développement des reproductrices aptères, il convient de les tester expérimentalement. Ainsi l'étude du développement des organes qui différencient les deux castes, par exemple les ailes ou les ovaires, permettrait de comprendre quels mécanismes développementaux sont à l'origine des reproductrices aptères. L'hybridation *in-situ* serait alors un outil indispensable (par exemple Baratte et al., 2006 concernant les disques imaginaux alaires). Les premiers travaux dans cette direction se sont portés sur une espèce à reproductrices polyvalentes où les reines ailées sont toujours produites : *Myrmecina nipponica*. Miyazaki et al. (2006) ont ainsi montré que les reproductrices aptères proviennent de larves qui suivent la voie développementale ouvrière jusqu'au stade prépupal, où elles se mettent à suivre la voie reine. Il serait maintenant intéressant d'explorer le développement larvaire à l'aide de techniques d'hybridation *in situ* et d'interférence à ARN. L'étude du développement larvaire des fourmis pourrait confirmer et renforcer une nouvelle façon d'envisager le phénotype : au lieu d'un tout, il peut être vu comme la somme de modules interconnectés (West-Eberhard, 2003).

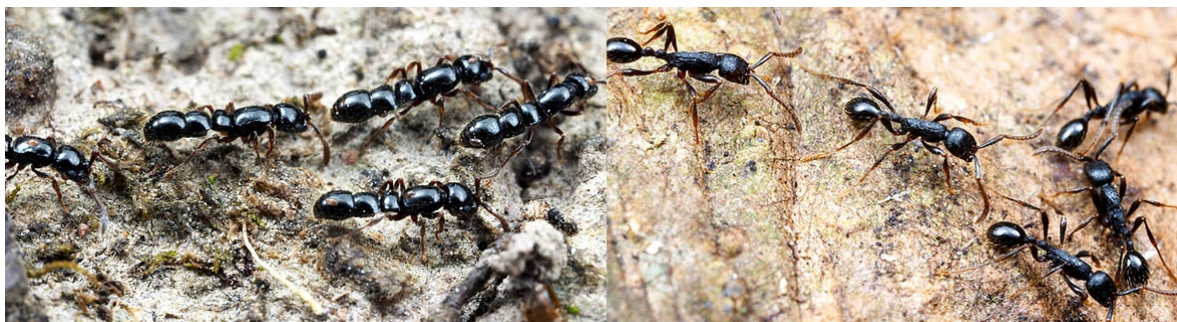
2. Modification des reproductrices aptères: vers de nouvelles histoires de vie

La plupart des espèces à reproductrices aptères ne possèdent plus de reines ailées (voir Fig. 3 dans l'Article 7). Certaines sous-familles en sont même complètement dépourvues (fourmis légionnaires). Une fois les reines ailées disparues, les reproductrices peuvent devenir morphologiquement très dérivées, de sorte que les colonies puissent développer de nouveaux traits d'histoire de vie leur permettant d'exploiter de nouvelles niches écologiques. Les fourmis légionnaires en sont le meilleur exemple (Gotwald, 1995). Chaque colonie possède une reproductrice dichthadiiforme beaucoup plus grosse que les ouvrières et aux capacités de ponte immenses (voir partie II, 1.2.1.), ce qui permet aux colonies d'atteindre une taille considérable (par exemple de 150000 à 500000 ouvrières chez *Eciton hamatum* : Rettenmeyer, 1963), et ainsi développer le fourragement en groupe (raids) et une capacité de prédation redoutable. Le mode de vie nomade évite l'épuisement des ressources locales. Ces adaptations ont permis aux fourmis légionnaires de devenir dominantes dans de nombreux écosystèmes tropicaux (Kaspari and O'Donnell, 2003). Il est très difficile de concevoir depuis quel type de reproductrices aptères de telles reproductrices ont pu évoluer, et quelles étaient les caractéristiques de l'espèce ancestrale. Aussi nous sommes nous intéressés au genre *Cerapachys*, appartenant au groupe frère des fourmis légionnaires, dans lequel on trouve à la fois des espèces à reines ailées et des espèces à reproductrices aptères (Brown, 1975). Le but de cette étude est de mieux comprendre le lien entre les reproductrices aptères de *Cerapachys* et les reproductrices extrêmement dérivées des fourmis légionnaires, en prenant également en compte les traits d'histoire de vie des colonies.

Projet d'**Article 8** (en annexe), basé sur les résultats d'une première session de terrain
Différents niveaux de spécialisation des reproductrices aptères des fourmis *Cerapachys* de Madagascar.

Résumé :

Les fourmis possédant de grandes colonies peuvent exploiter de nouvelles niches écologiques. Par exemple, les fourmis légionnaires sont des prédatrices nomades qui effectuent des raids, grâce à leurs colonies immenses ne comprenant qu'une seule reproductrice aptère extrêmement fertile. Afin de mieux comprendre quels traits des espèces ancestrales ont été déterminants pour l'évolution du 'syndrome des fourmis légionnaires', nous avons récolté 16 colonies appartenant à quatre espèces du genre apparenté *Cerapachys*. Nous avons obtenu des données sur la démographie coloniale, la morphologie des reproductrices et le statut ovarien et d'accouplement. Nous avons trouvé que toutes les espèces avaient des reproductrices aptères, bien que deux types d'organisation coloniale se dégagent. Dans une espèce, chaque colonie possédait plusieurs membres de la caste reproductrice (intermorphes), dont seuls 20% se reproduisaient, tandis que les autres effectuaient probablement des tâches non reproductrices. Les intermorphes étaient morphologiquement très similaires aux ouvrières. Dans les trois autres espèces, nous n'avons trouvé qu'un seul membre de la caste reproductrice dans chaque colonie (ergatoïdes), dont la seule fonction était la ponte. Cependant la taille des ergatoïdes par rapport aux ouvrières variait entre les espèces, et était corrélée au nombre d'ovarioles et à la taille des colonies. Ceci confirme que seules les espèces avec de grandes reproductrices peuvent atteindre de grandes tailles de colonies. La morphologie du thorax des ergatoïdes était peu modifiée par rapport à des reines ailées. En conséquence elles constituent un matériel intéressant pour l'étude de l'évolution de l'aptérie et du développement larvaire de phénotypes reproducteurs alternatifs. Intermorphes et ergatoïdes constituent deux stratégies distinctes pour les espèces qui se reproduisent par fission, et les espèces de *Cerapachys* à ergatoïdes semblent montrer les premières étapes d'une convergence évolutive vers les fourmis légionnaires. Afin de confirmer nos résultats, nous récolterons des colonies supplémentaires, particulièrement des espèces avec intermorphes. De plus, nous explorerons la variabilité morphologique des reproductrices au sein des différentes espèces par microscopie électronique à balayage. Enfin nous développerons une phylogénie moléculaire de *Cerapachys*, qui nous permettra de mieux discuter l'évolution de l'aptérie chez les reproductrices de *Cerapachys*.



Fourragement collectif chez *Cerapachys* et *Aenictus*.

Tout comme les fourmis légionnaires du genre *Aenictus* (droite), les *Cerapachys* (gauche) effectuent des raids dans des colonies d'autres fourmis et pillent leur couvain dont elles se nourrissent. Photos © Alex Wild.

De par la multiplicité de leurs reproductrices, les fourmis des genres *Cerapachys* et *Leptogenys* représentent des modèles idéaux pour travailler sur le développement et l'évolution des reproductrices aptères chez les fourmis.

3. Le vaste potentiel évolutif des fourmis

Les fourmis sont devenues une des familles dominantes mondialement car, en plus de leur mode de vie ancestral de prédatrices généralistes dans les forêts tropicales, elles se sont diversifiées et occupent d'autres niches écologiques. Ceci a été rendu possible notamment par l'évolution d'une large gamme de reines ailées, capables de disperser à longue distance, de fonder efficacement des colonies de façon solitaire et de produire un grand nombre d'ouvrières. Paradoxalement, c'est cette divergence entre reines et ouvrières qui a également permis l'évolution de reproductrices aptères très diversifiées au sein d'espèces se reproduisant par fission. Si la fission est devenue la seule stratégie chez certaines sous-familles aux traits d'histoire de vie bien particuliers (par exemple les fourmis légionnaires), le passage de la fondation indépendante à la fission a plutôt tendance à se produire de manière isolée chez des espèces éloignées, en réponse à des contraintes locales. Il est probable que la perte de la dispersion soit trop handicapante à long terme pour devenir viable sur de larges ensembles taxonomiques. L'évolution des reproductrices aptères des fourmis illustre qu'en plus des changements génétiques, la plasticité phénotypique est capitale pour la mise en place de nouveaux systèmes biologiques (West-Eberhard, 2003).

Bibliographie

- Baratte S., Peeters C. and Deutsch J.S. 2006. Testing homology with morphology, development and gene expression: sex-specific thoracic appendages of the ant *Diacamma*. *Evol. Dev.* **8**: 433-445
- Baroni Urbani C. 1998. The number of castes in ants, where major is smaller than minor and queens wear the shield of the soldiers. *Insect. Soc.* **45**: 315-333
- Baroni Urbani C. and Passera L. 1996. Origin of ant soldiers. *Nature* **383**: 223
- Bate M. and Martinez-Arias A. 1993. *The development of Drosophila melanogaster*. Cold Spring Harbor Press, 1558 pp
- Bohonak A.J. 1999. Dispersal, gene flow and population structure. *Q. Rev. Biol.* **74**: 19-45
- Bolton B. 1986. Apterous females and shift of dispersal strategy in the *Monomorium salomonis*-group (Hymenoptera: Formicidae). *J. Nat. Hist.* **20**: 267-272
- Bolton B. 1990. Army ants reassessed: the phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera, Formicidae). *J. Nat. Hist.* **24**: 1339-1364
- Bolton B. and Marsh A.C. 1989. The Afrotropical thermophilic ant genus *Ocymyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Nat. Hist.* **23**: 1267-1308
- Brady S.G., Schultz T.R., Fisher B.L. and Ward P.S. 2006. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **103**: 18172-18177
- Brandão C.R.F. 1990. Systematic revision of the Neotropical ant genus *Megalomyrmex* Forel (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae), with the description of thirteen new species. *Arq. Zool.* **31**: 411-481
- Briese D.T. 1983. Different modes of reproductive behaviour (including a description of colony fission) in a species of *Chelaner* (Hymenoptera: Formicidae). *Insect. Soc.* **30**: 308-316
- Brown M.J.F. and Bonhoeffer S. 2003. On the evolution of claustral colony founding in ants. *Evol. Ecol. Res.* **5**: 305-313
- Brown W.L., Jr. 1975. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cyldromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini. *Search Agric. (Ithaca N. Y.)* **5**: 1-115
- Chapuisat M. and Keller L. 1997. Les fourmis sont-elles encore en froid avec Darwin : De l'avantage d'avoir des frères et des soeurs quand on est stérile. *La Recherche* **296**: 90-93
- Crozier R.H. and Pamilo P. 1996. *Evolution of social insect colonies, sex allocation and kin-selection*. Oxford University Press, Oxford. 306 pp
- Evans J.D., Shearman D.C.A. and Oldroyd B.P. 2004. Molecular basis of sex determination in haplodiploids. *Trends Ecol. Evol.* **19**: 1-3
- Evans J.D. and Wheeler D.E. 2000. Expression profiles during honeybee caste determination. *Genome Biol.* **2**: 1-6
- Evans J.D. and Wheeler D.E. 2001. Gene expression and the evolution of insect polyphenisms. *BioEssays* **23**: 62-68
- Fernández-Escudero I., Seppä P. and Pamilo. P. 2001. Dependent colony founding in the ant *Proformica longiseta*. *Ins. Soc.* **48**: 80-82
- Fisher B.L. 1997. Biogeography and ecology of the ant fauna of Madagascar (Hymenoptera: Formicidae). *J. Nat. Hist.* **31**: 269-302
- Forder J.C. and Marsh A.C. 1989. Social organization and reproduction in *Ocymyrmex foreli* (Formicidae: Myrmicinae). *Insect. Soc.* **36**: 106-115
- Franks N.R. and Hölldobler B. 1987. Sexual competition during colony reproduction in army ants. *Biol. J. Linn. Soc.* **30**: 229-243
- Gautrais J., Theraulaz G., Deneubourg J.-L. and Anderson C. 2002. Emergent polyethism as a consequence of increased colony size in insect societies. *J. Theor. Biol.* **215**: 363-373
- Giraud T., Blatrix R., Poteaux C., Solignac M. and Jaisson P. 2000. Population structure and mating biology of the polygynous ponerine ant *Gnamptogenys striatula* in Brazil. *Mol. Ecol.* **9**: 1835-1841
- Gobin B., Ito F., Peeters C. and Billen J. 2006. Queen-worker differences in sperm reservoir of phylogenetically basal ants. *Cell Tissue Res.* **326**: 169-178
- Gotwald W.H., Jr. 1995. *Army ants: the biology of social predation*. Cornell University Press, Ithaca, New York. 302 pp
- Grimaldi D. and Agosti D. 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **97**: 13678-13683
- Hartfelder K. 2000. Insect juvenile hormone: from "status quo" to high society. *Braz. J. Med. Biol. Res.* **33**: 157-177

- Haskins C.P. and Haskins E.F. 1951. Note on the method of colony foundation of the ponerine ant *Amblyopone australis* Erichson. *Am. Midl. Nat.* **45**: 432-445
- Haskins C.P. and Haskins E.F. 1955. The pattern of colony foundation in the archaic ant *Myrmecia regularis*. *Insect. Soc.* **2**: 115-126
- Heinze J. and Buschinger A. 1989. Queen polymorphism in *Leptothorax* sp. A: its genetic and ecological background (Hymenoptera: Formicidae). *Insect. Soc.* **36**: 139-155
- Heinze J. and Hölldobler B. 1995. Thelytokous parthenogenesis and dominance hierarchies in the ponerine ant, *Platythyrea punctata*. *Naturwissenschaften* **82**: 40-41
- Heinze J., Hölldobler B. and Alpert G. 1999. Reproductive conflict and division of labor in *Eutetramorium mocquersyi*, a myrmicine ant without morphologically distinct female reproductives. *Ethology* **105**: 701-717
- Heinze J. and Keller L. 2000. Alternative reproductive strategies: a queen perspective in ants. *Trends Ecol. Evol.* **15**: 508-512
- Heinze J. and Tsuji K. 1995. Ant reproductive strategies. *Res. Pop. Ecol.* **37**: 135-149
- Hölldobler B. and Haskins C.P. 1977. Sexual calling behavior in primitive ants. *Science* **195**: 793-794
- Hölldobler B. and Wilson E.O. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. xii + 732 pp
- Huang Z.Y. and Robinson G.E. 1996. Regulation of honey bee division of labor by colony age demography. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **39**: 147-158
- Itow T., Kobayashi K., Kubota M., Ogata K., Imai H.T. and Crozier R.H. 1984. The reproductive cycle of the queenless ant *Pristomyrmex pungens*. *Insect. Soc.* **31**: 87-102
- Johnson R.A. 2002. Semi-claustral colony founding in the seed-harvester ant *Pogonomyrmex californicus*: a comparative analysis of colony founding strategies. *Oecologia* **132**: 60-67
- Johnson R.A. 2006. Capital and income breeding and the evolution of colony founding strategies in ants. *Insect. Soc.* **53**: 316-322
- Kaspari M. and O'Donnell S. 2003. High rates of army ant raids in the Neotropics and implications for ant colony and community structure. *Evol. Ecol. Res.* **5**: 933-939
- Lenoir A. and Cagniant H. 1986. Role of worker thelytoky in colonies of the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol. Gener.* **11**: 153-157
- Lenoir A., Quérard L., Pondicq N. and Berton F. 1988. Reproduction and dispersal in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche* **95**: 21-44
- Miyazaki S., Murakami T., Azuma N., Higashi S. and Miura T. 2006. The postembryonic developmental regulation specific to intermorphic queens in *Myrmecina nipponica* (Hymenoptera; Myrmicinae). In: *Proceedings of the XV Congress IUSSI*, Washington, DC, USA
- Molet M., Van Baalen M. and Monnin T. 2005. Dominance hierarchies reduce the number of hopeful reproductives in polygynous queenless ants. *Insect. Soc.* **52**: 247-256
- Monnin T. and Peeters C. 1999. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behav. Ecol.* **10**: 323-332
- Moreau C.S., Bell C.D., Vila R., Archibald S.B. and Pierce N.E. 2006. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. *Science* **312**: 101-104
- Morrison L.W. 2002. Long-term impacts of an arthropod-community invasion by the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ecology* **83**: 2337-2345
- Murakami T., Ohkawara K. and Higashi S. 2002. Morphology and developmental plasticity of reproductive females in *Myrmecina nipponica* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* **95**: 577-582
- Nijhout H.F. 2003. Development and evolution of adaptive polyphenisms. *Evol. Dev.* **5**: 9-18
- Ohkawara K., Ito F. and Higashi S. 1993. Production and reproductive function of intercastes in *Myrmecina graminicola nipponica* colonies (Hymenoptera: Formicidae). *Insect. Soc.* **40**: 1-10
- Pamilo P. 1991. Evolution of colony characteristics in social insects. I. Sex allocation. *Am. Nat.* **137**: 83-107
- Passera L. and Aron S. 2005. *Les fourmis. Comportement, organisation sociale et évolution*. Presses scientifiques du CNRC, Ottawa, Canada. 480 pp
- Passera L. and Keller L. 1990. Loss of mating flight and shift in the pattern of carbohydrate storage in sexuals of ants (Hymenoptera; Formicidae). *J. Comp. Physiol. B* **160**: 207-211
- Peck S.B. 1994. Aerial dispersal of insects between and to islands in the Galapagos archipelago, Ecuador. *Ann. Ent. Soc. Am.* **87**: 218-224
- Peeters C. 1991. The occurrence of sexual reproduction among ant workers. *Biol. J. Linn. Soc.* **44**: 141-152

- Peeters C. and Crewe R.M. 1985. Worker reproduction in the ponerine ant *Ophthalmopone berthoudi*: an alternative form of eusocial organization. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **18**: 29-37
- Peeters C. and Higashi S. 1989. Reproductive dominance controlled by mutilation in the queenless ant *Diacamma australe*. *Naturwissenschaften* **76**: 177-180
- Peeters C. and Ito F. 2001. Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.* **46**: 601-630
- Peeters C., Liebig J. and Hölldobler B. 2000. Sexual reproduction by both queens and workers in the ponerine ant *Harpegnathos saltator*. *Insect. Soc.* **47**: 325-332
- Plateaux L. 1970. Sur le polymorphisme social de la fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). I. Morphologie et biologie comparées des castes. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.* **12**: 373-478
- Porter S.D. and Tschinkel W.R. 1986. Adaptive value of nanitic workers in newly founded red imported fire ant colonies (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **79**: 723-726
- Premnath S., Sinha A. and Gadagkar R. 1994. Regulation of worker activity in a primitively eusocial wasp, *Ropalidia marginata*. *Behav. Ecol.* **6**: 117-123
- Rabinowitz P.D., Coffin M.F. and Flavey D. 1983. The separation of Madagascar and Africa. *Science* **220**: 67-69
- Reeve H.K. 1991. Polistes. In: *The social biology of wasps* (K.G. Ross and Matthews R.W., Ed.), Cornell University Press, Ithaca, New York, pp 99-148
- Rettenmeyer C.W. 1963. Behavioral studies of army ants. *Univ. Kans. Sci. Bull.* **44**: 281-465
- Roff D.A. 1986. The evolution of wing dimorphism in insects. *Evolution* **40**: 1009-1020
- Roff D.A. 1990. The evolution of flightlessness in insects. *Ecol. Monogr.* **60**: 389-421
- Rüppell O. and Heinze J. 1999. Alternative reproductive tactics in females: the case of size polymorphism in ant queens. *Insect. Soc.* **46**: 6-17
- Saux C., Fisher B.L. and Spicer G.S. 2004. Dracula ant phylogeny as inferred by nuclear 28S rDNA sequences and implications for ant systematics (Hymenoptera: Formicidae: Amblyoponinae). *Mol. Phyl. Evol.* **33**: 457-468
- Seeley T.D. 1982. Adaptive significance of the age polyethism schedule in honeybee colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **11**: 287-293
- Tsuji K., Furukawa T., Kinomura K., Takamine H. and Yamauchi K. 1991. The caste system of the dolichoderine ant *Technomyrmex albipes* (Hymenoptera: Formicidae): morphological description of queens, workers and reproductively active intercastes. *Insect. Soc.* **38**: 413-422
- Villet M. 1990. Division of labor in the Matabele ant *Megaponera foetens* (Fabr.) (Hymenoptera Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.* **2**: 397-417
- Villet M. 1993. Co-occurrence of mated workers and a mated queen in a colony of *Platythyrea arnoldi* (Hymenoptera: Formicidae). *S. Afr. J. Zool.* **28**: 56-57
- Villet M.H. 1991. Social differentiation and division of labour in the queenless ant *Platythyrea schultzei* Forel 1910 (Hymenoptera Formicidae). *Trop. Zool.* **4**: 13-29
- Ward P.S. 1997. Ant soldiers are not modified queens. *Nature* **385**: 494-495
- West-Eberhard M.J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, New York. 794 pp
- Wheeler D.E. 1986. Developmental and physiological determinants of caste in social Hymenoptera: evolutionary implications. *Am. Nat.* **128**: 13-34
- Wheeler D.E. 1991. The developmental basis of worker caste polymorphism in ants. *Am. Nat.* **138**: 1218-1238
- Wheeler D.E. 1994. Nourishment in ants: patterns in individuals and societies. In: *Nourishment and evolution in insect societies* (J.H. Hunt and Nalepa C.A., Ed.), Westview Press, Boulder, pp 245-278
- Wheeler D.E. and Martínez T. 1995. Storage proteins in ants (Hymenoptera:Formicidae). *J. Comp. Biochem. Physiol. B* **112**: 15-19
- Wheeler W.M. 1922. Ants of the American Museum Congo expedition. A contribution to the myrmecology of Africa. I. On the distribution of the ants of the Ethiopian and Malagasy regions. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **45**: 13-37
- Wheeler W.M. 1934. A second revision of the ants of the genus *Leptomyrmex* Mayr. *Bull. Mus. Comp. Zool.* **77**: 69-118
- Wilson E.O. 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). I. The overall pattern in *Atta sexdens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **7**: 143-156
- Yamauchi K., Furukawa T., Kinomura K., Takamine H. and Tsuji K. 1991. Secondary polygyny by inbred wingless sexuals in the dolichoderine ant *Technomyrmex albipes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **29**: 313-319

- Zera A.J. 2004. The endocrine regulation of wing polymorphism in insects: state of the art, recent surprises, and future directions. *Integr. Comp. Biol.* **43**: 607-616
- Zera A.J. and Denno R.F. 1997. Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annu. Rev. Entomol.* **42**: 207-230