

CONFLIT REINE-OUVRIERES CHEZ LA FOURMI *PHEIDOLE PALLIDULA*:
INFLUENCES GENETIQUES ET ECOLOGIQUES SUR LA SEX-RATIO DES SOCIETES

D. Fournier, S. Aron

Département de Biologie animale, Unité des Communautés animales, Université Libre de Bruxelles, CP 160/12, Avenue F.D. Roosevelt, 50, B-1050 Bruxelles, Belgique
Tel: +32 (0)2 650.22.67, Fax: +32 (0)2 650.24.45, e-mail: Denis.Fournier@ulb.ac.be

RESUME

Les sociétés de la fourmi méditerranéenne *Pheidole pallidula* présentent une spécialisation sexuelle : 85% des sociétés échantillonnées produisent plus de 80% de sexués du même sexe [13 sociétés (50%) produisent plus de 80% de mâles et 9 (34.6%) produisent plus de 80% de sexués femelles]. Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer une telle spécialisation sexuelle. Nos résultats montrent que la spécialisation observée chez *P. pallidula* est influencée à la fois par des facteurs génétiques (le nombre de reines présentes dans la société) et écologiques (l'abondance des ressources).

INTRODUCTION

Les sociétés d'Hyménoptères sociaux peuvent être le siège de conflits reproductifs entre reine(s) et ouvrières, chacune de ces deux parties ayant des intérêts génétiques différents. En combinant les théories de la sex-ratio (1) et de la sélection de parentèle (2), Trivers et Hare (3) ont été les premiers à prédire un conflit potentiel entre la reine et ses filles quant à la proportion optimale de sexués mâles et femelles dans la descendance. Ce conflit dérive directement des asymétries de parenté au sein des sociétés (3), mais plusieurs autres facteurs, comme l'abondance des ressources, peuvent agir conjointement sur la sex-ratio des sociétés (4, 5).

Asymétries de parenté

Le déterminisme du sexe haplo-diploïde des Hyménoptères (les femelles se développent à partir d'ovules fertilisés et diploïdes ; les mâles à partir d'ovules non fertilisés, haploïdes) crée des asymétries de parenté au sein des sociétés. En situation de monogynie (une seule reine par société) et monandrie (un seul accouplement par reine), les femelles partagent trois fois plus de gènes avec leurs sœurs ($r = 3/4$) qu'avec leurs frères ($r = 1/4$). Les ouvrières, qui ne se reproduisent généralement pas, peuvent donc maximiser leur succès reproductif indirect en investissant trois fois plus d'énergie dans la production de sexués femelles que de mâles. La reine, par contre, est sélectionnée pour favoriser un investissement de 1:1 car elle est apparentée de façon équivalente à ses filles et fils ($r = 0.5$).

Les études sur l'extrême spécialisation sexuelle des sociétés, certaines produisant principalement des mâles et d'autres principalement des femelles reproductrices, ont montré que le conflit reine-ouvrières est fréquemment remporté par les ouvrières (4-6, mais voir 7). Selon l'hypothèse des asymétries génétiques (8, 9), les ouvrières évalueraient leur apparentement au couvain qu'elles élèvent et ajusteraient la sex-ratio selon leur propre intérêt génétique : en élevant des femelles dans les sociétés aux fortes asymétries de parenté, ou en élevant des mâles dans les sociétés aux faibles asymétries de parenté, comparativement aux asymétries estimées à l'échelle de la population. Ces asymétries de parenté varient entre sociétés en fonction du nombre de reproducteurs (le nombre de reines et leur fréquence d'accouplements), de leur parenté et de leur contribution relative. Cependant, chez plusieurs espèces de fourmis, la spécialisation sexuelle n'est pas associée aux asymétries de parenté, indiquant que d'autres facteurs peuvent influencer la sex-ratio (4, 5). Parmi ceux-ci, la disponibilité des ressources alimentaires peut jouer un rôle considérable.

Disponibilité des ressources

La disponibilité des ressources a un effet proximal sur la sex-ratio, car elle affecte la détermination des castes de la descendance diploïde (10, 11). Lorsque les apports énergétiques sont limités (de par un faible nombre d'ouvrières et/ou des variations spatio-temporelles des ressources), les sociétés engendrent des mâles et des ouvrières, peu coûteux à produire, plutôt que des femelles reproductrices ; lorsque les ressources sont abondantes, les sociétés investissent dans les deux sexes de la descendance tout en favorisant l'investissement dans le sexe femelle. Par conséquent, les sociétés de faible effectif, plus sensibles à la pénurie, sont supposées avoir une sex-ratio davantage biaisée en faveur du sexe mâle que les sociétés d'effectif plus important (10, 12).

Notre étude porte sur la sex-ratio des sociétés de la fourmi monandre mais facultativement polygyne, *Pheidole pallidula* (13). Nos résultats montrent que la spécialisation sexuelle des sociétés de *P. pallidula* résulte de l'interaction entre des facteurs génétiques et écologiques.

METHODES

26 sociétés de *P. pallidula* ont été échantillonnées les 29 juin et 1er juillet 1999 dans une population facultativement polygyne située dans le Tarn-et-Garonne (France). 1277 mâles, 577 femelles ailées et un grand nombre d'ouvrières ont été récoltés et conservés à -20°C .

Sex-ratio des sociétés

La sex-ratio numérique a été estimée dans chaque société comme la proportion de femelles ailées parmi les sexués. Nous avons classifié comme « sociétés à mâles » celles produisant plus de 80% de mâles et comme « sociétés à femelles » celles produisant plus de 80% de sexués femelles. L'investissement proportionnel en sexués femelles a été déterminé pour chaque société (i) en pondérant les nombres de sexués mâles et femelles par leur poids sec respectif, et (ii) en tenant compte du fait que les mâles ont un taux métabolique plus élevé que les femelles (14).

Asymétries de parenté, structure socio-génétique et sex-ratio des sociétés

Les coefficients de parenté sont estimés dans chaque société à partir des fréquences des génotypes obtenus sur la base de 4 marqueurs microsatellites de l'ADN (13). Les asymétries de parenté pour chaque société sont calculées par le rapport $(\square f.rwf)/(\square m.rwm)$ où $\square f$ et $\square m$ sont les valeurs reproductives des femelles et des mâles, et rwf et rwm les coefficients de parenté entre les ouvrières et les sexués femelles et mâles, respectivement.

Nous avons également testé une éventuelle relation entre la structure socio-génétique des sociétés (monogynes ou polygyne avec reines apparentées ou non) et la sex-ratio.

Disponibilité des ressources et sex-ratio des sociétés

L'hypothèse de l'abondance des ressources prévoit une corrélation positive entre la productivité totale en sexués et l'investissement proportionnel en femelles. Nous avons testé l'existence d'une telle relation afin d'estimer l'influence de la disponibilité des ressources sur la sex-ratio des sociétés.

RESULTATS

Sex-ratio des sociétés

La sex-ratio des sociétés suit une distribution bimodale : 22 (85%) des 26 sociétés échantillonnées produisent plus de 80% de sexués du même sexe [13 sociétés (50%) sont à mâles et 9 (34.6%) sont à femelles]. Pour l'ensemble des 26 sociétés, la sex-ratio numérique est égale à 0.45 ; l'investissement proportionnel en femelles est égal à 0.64, ce qui correspond à un rapport femelle:mâle de 1.8:1, une valeur intermédiaire à celle attendue sous contrôle royal (1:1) ou sous contrôle ouvrières (3:1).

Asymétries de parenté, structure socio-génétique et sex-ratio des sociétés

L'apparement des ouvrières envers les sexués mâles et femelles est plus grand dans les sociétés à mâles que dans les sociétés à femelles. Les asymétries de parenté sont plus grandes dans les sociétés à femelles ($RA = 3.75$) que dans les sociétés à mâles ($RA = 2.34$), mais cette différence est non-significative (Mann-Whitney U-test, $z = -1.470$, $P = 0.142$).

Par ailleurs, les sociétés monogynes tendent à se spécialiser dans la production de mâles alors que les sociétés polygynes tendent à se spécialiser dans la production de sexués femelles : 12 des 13 sociétés à mâles sont monogynes et toutes les sociétés à femelles sont polygynes (Fisher's exact test of independence, $P < 0.0001$).

Disponibilité des ressources et sex-ratio des sociétés

La productivité totale en sexués des sociétés à femelles (moy. \pm s.d. = $329.13 \text{ mg} \pm 182.76$, $n = 9$) est significativement supérieure à celle observée dans les sociétés à mâles ($86.82 \text{ mg} \pm 135.69$, $n = 13$) (Mann-Whitney U-test, $z = -3.372$, $P = 0.0007$). De plus, l'investissement proportionnel en femelles est positivement corrélé à la productivité totale en sexués (Spearman rank correlation, $r_s = 0.772$, $n = 26$, $P = 0.0001$).

DISCUSSION

Les sociétés de la fourmi *P. pallidula* sont caractérisées par une forte spécialisation sexuelle. Nos résultats montrent que cette spécialisation est intimement liée à la structure socio-génétique : les sociétés monogynes produisent des mâles alors que les sociétés polygynes produisent des sexués femelles. En outre, cette spécialisation semble également influencée par des facteurs écologiques comme la disponibilité des ressources. Parce que les sociétés monogynes sont plus petites et vraisemblablement plus sensibles à la pénurie alimentaire que les sociétés polygynes, la structure socio-génétique et la disponibilité des ressources sont probablement étroitement liées chez cette espèce.

D'autres hypothèses, non exclusives, ont été proposées pour expliquer la spécialisation sexuelle des sociétés chez les Hyménoptères.

La dispersion des sexués peut induire une compétition locale pour l'accès à la reproduction ou aux ressources entre individus apparentés de même sexe. Ce type de compétition réduit le succès reproducteur des individus en compétition et favorise un investissement énergétique dans les individus de sexe opposé. Les hypothèses de compétition entre femelles apparentées (local resource competition, 15) ou entre mâles apparentés (local mate competition, 16) prévoient que les sociétés investissent une quantité constante de ressources dans les deux sexes, puis uniquement dans un des deux sexes. Cette prédiction ne se vérifie pas chez *P. pallidula* où une large part des sociétés (46%) ne produisent que des sexués d'un même sexe.

D'après l'hypothèse du réapprovisionnement en reines (17, 18), les sociétés avec un nombre trop limité de reines pour assurer leur productivité, voire leur survie, sont supposées recomposer leur stock de reines en produisant de nouveaux sexués femelles qui seront ensuite recrutés comme nouvelles reines. Par conséquent, les sociétés avec un faible nombre de reines (c'est-à-dire une forte productivité par reine) devraient produire une sex-ratio davantage biaisée en faveur du sexe femelle. La spécialisation sexuelle des sociétés observée chez *P. pallidula* ne peut s'expliquer par cette hypothèse, d'une part parce qu'aucune association entre productivité par reine et sex-ratio n'a pu être mise en évidence, et d'autre part parce que les sociétés monogynes produisent des mâles et les sociétés polygynes des sexués femelles.

Enfin, les reines peuvent contrôler la sex-ratio secondaire des sociétés et obliger les ouvrières à élever des mâles en limitant le nombre d'œufs diploïdes qu'elles pondent (7). Mais il a été démontré que les reines de *P. pallidula* des sociétés à mâles et des sociétés à

femelles pondent une proportion similaire d'œufs haploïdes (19), rendant improbable un contrôle royal de la sex-ratio *via* la sex-ratio primaire.

CONCLUSION

Cette étude démontre que la spécialisation sexuelle des sociétés de *P. pallidula* est influencée à la fois par la structure génétique monogyne ou polygyne des sociétés et par la disponibilité des ressources. La relation exacte entre ces deux paramètres et leur influence respective sur la sex-ratio restent à approfondir.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par le Fonds National de la Recherche Scientifique, l'Université Libre de Bruxelles, la Fondation Van Buuren, la Fondation E. Defay et la Fondation de Meurs-François.

REFERENCES

1. Fisher, R. A. (1930) The genetical theory of Natural selection (Clarendon, Oxford).
2. Hamilton, W. D. (1964) *Journal of Theoretical Biology* 7, 1-52.
3. Trivers, R. L. & Hare, H. (1976) *Science* 191, 249-263.
4. Bourke, A. F. G. & Franks, N. R. (1995) *Social Evolution in Ants* (Princeton University Press, Princeton, NJ).
5. Crozier, R. H. & Pamilo, P. (1996) *Evolution of social insect colonies: sex allocation and kin selection* (Oxford University Press, Oxford).
6. Chapuisat, M. & Keller, L. (1999) *Heredity* 82, 473-478.
7. Passera, L., Aron, S., Vargo, E. L. & Keller, L. (2001) *Science* 293, 1308-1310.
8. Boomsma, J. J. & Grafen, A. (1990) *Evolution* 44, 1026-1034.
9. Boomsma, J. J. & Grafen, A. (1991) *Journal of Evolutionary Biology* 3, 383-407.
10. Nonacs, P. (1986) *Evolution* 40, 199-204.
11. Rosenheim, J. A., Nonacs, P. & Mangel, M. (1996) *American Naturalist* 148, 501-535.
12. Crozier, R. H. & Pamilo, P. (1992) in *Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites*, eds. Wrensch, D. L. & Ebbert, M. A. (Chapman and Hall, New York), pp. 369-383.
13. Fournier, D., Aron, S. & Milinkovitch, M. C. (in press) *Molecular Ecology*.
14. Boomsma, J. J., Keller, L. & Nielsen, M. G. (1995) *Functional Ecology* 9, 743-753.
15. Hamilton, W. D. (1967) *Science* 156, 477-488.
16. Clark, A. B. (1978) *Science* 201, 163-165.
17. Brown, W. D. & Keller, L. (2000) *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 267, 1751-1757.
18. Brown, W. D. & Keller, L. (2002) *Ecology Letters* 5, 102-109.
19. Keller, L., Aron, S. & Passera, L. (1996) *Behavioral Ecology* 7, 292-298.