

Deuxième partie :

TRAVAUX SCIENTIFIQUES

I - Biologie sociale d'une guêpe cartonnière d'Afrique tropicale : Evolution du comportement social chez *Belonogaster j. juncea*

Les principaux résultats des travaux sur ce thème ont été résumés dans 10 publications (P1, P2, P3, P4, P5, P6, P7, P8, P10, P12) déjà parues et une soumise (P16) ainsi que 6 communications (C1, C2, C3, C4, C5, C7) dans des colloques internationaux.

I.1 – Cadre théorique

Au cours de l'évolution, la vie sociale est apparue de manière indépendante dans des groupes zoologiques très variés d'où l'existence de diverses formes de sociétés animales. Une échelle d'évolution de la socialité a été établie en faisant apparaître divers caractères de la vie sociale comme la spécialisation des individus dans la réalisation d'activités distinctes (Passera et Aron 2005). Le degré ultime de la socialité est représenté par l'eusocialité. Il s'agit du mode de vie sociale le plus élaboré. L'eusocialité est atteinte lorsque trois critères biologiques sont remplis (Michener 1969, Wilson 1971) :

- l'existence d'une coopération dans les soins aux jeunes ;
- le chevauchement d'au moins deux générations d'individus, si bien que les descendants aident leurs parents pendant au moins une partie de leur vie ;
- l'existence d'une division du travail en ce qui concerne la reproduction, certaines femelles étant spécialisées dans la reproduction et d'autres femelles étant plus ou moins stériles.

Parmi les espèces eusociales, on distingue couramment les primitivement eusociales qui ne présentent aucune différenciation morphologique entre les individus reproducteurs et non - reproducteurs et les hautement eusociales qui présentent toujours une différenciation morphologique entre les deux et même parfois au sein de la caste ouvrière.

Les guêpes se présentent comme un matériel de choix pour l'étude de l'évolution du comportement social chez les insectes parce qu'elles présentent tous les niveaux de socialité allant du solitaire au hautement eusocial, en passant par le subsocial et le primitivement eusocial.

Les guêpes appartenant à la sous-famille de Polistinae et qui pratiquent la fondation indépendante, sont particulièrement intéressantes pour l'étude de l'évolution du comportement social chez les insectes grâce à leurs caractéristiques biologiques. En effet, elles construisent des nids aériens sans enveloppe, ce qui permet l'observation directe, et leurs colonies sont peu peuplées facilitant le marquage et l'observation individuelle. Si chez les espèces hautement eusociales les ouvrières sont obligées de se comporter ainsi parce qu'elles n'ont aucun choix, tel n'est pas le cas chez les espèces primitivement eusociales chez lesquelles il existe plusieurs situations où les individus ont certainement la possibilité de se reproduire directement. Les nouvelles colonies sont fondées soit par une seule femelle, soit par l'association de plusieurs femelles parmi lesquelles une seule ou un petit nombre monopolise la ponte à la suite d'une hiérarchie de dominance qui s'établit par des agressions physiques. Les autres femelles peuvent pondre si la dominante disparaît ou est enlevée expérimentalement (Jeanne 1972, Litta 1979, Gadagkar 1987). Les femelles-filles sont capables de supplanter leur mère et devenir pondreuse dans la colonie (Jeanne 1972, Yamane 1986, Gadagkar 1995). Toutes ces possibilités montrent que ces femelles n'acceptent pas le rôle de subordonnées ou ouvrières parce qu'elles sont incapables de se reproduire. Mais elles acceptent de contribuer à l'élevage de la progéniture des congénères aux dépens de leur propre progéniture. Elles sont donc altruistes sur le plan reproduction d'où le terme altruisme de reproduction (Trivers 1985, Crespi et Yanega 1995, Passera et Aron 2005). Cet altruisme de reproduction qui est d'ailleurs la composante principale du comportement social a longtemps été considéré comme un paradoxe de l'évolution (voir Darwin, 1859).

La difficulté étant de comprendre comment la sélection naturelle qui, par principe favoriserait les organismes les plus aptes c'est-à-dire ayant un succès reproducteur élevé, a pu sélectionner et laisser se pérenniser des individus qui ne se reproduisent pas (i.e., ayant par conséquent un succès reproducteur nul ou très faible). En fin de compte, Darwin avait pensé que cette difficulté, bien qu'apparaissant insurmontable, est amoindrie ou disparaît quand il est rappelé que la sélection peut s'appliquer à l'individu, aussi bien qu'à la famille (voir Jaisson 1993).

De nos jours des sociobiologistes évolutionnistes développent plusieurs théories ou hypothèses pour expliquer l'origine et l'évolution de l'altruisme de reproduction par la

sélection naturelle chez les animaux. La plus importante est la théorie de la sélection de parentèle de laquelle découle la règle de Hamilton (1964).

Hamilton (1964) a repris la notion de sélection familiale de Darwin en incluant l'hypothèse de l'évolution génétique du comportement social. Selon cette hypothèse le plus important est l'augmentation du nombre relatif de copies des gènes qu'un individu peut avoir dans la population future sans tenir compte des voies par lesquelles cette augmentation a été opérée. Ainsi, un individu peut propager des copies de ses gènes dans les générations suivantes, non seulement par sa propre reproduction, mais également en favorisant la reproduction d'individus qui lui sont génétiquement proches. La sélection aurait donc tendance à maximiser l'adéquation adaptative globale ou succès reproductif global de l'individu qui devrait être mesurée, non seulement par le nombre d'individus qu'il produit personnellement, mais aussi par le bénéfice génétique qu'il tire en aidant un autre individu apparenté à se reproduire. Ce bénéfice est d'autant plus grand que le récipiendaire a un lien génétique élevé avec l'altruiste c'est-à-dire qu'ils ont des parents proches. Hamilton (1964) a donc formulé une règle selon laquelle l'altruisme de reproduction pourra être sélectionné naturellement et se propager dans la population future si et seulement si le succès reproductif global d'un individu altruiste est supérieur à celui d'un individu non altruiste.

Ceci implique que le bénéfice de l'altruisme de reproduction à l'individu récipiendaire dévalué par le lien génétique entre les deux individus est supérieur au coût à l'individu altruiste. Ce qui veut dire en définitive que l'altruisme de reproduction doit procurer un avantage aux acteurs pour pouvoir se propager. Le bénéfice pouvant être le nombre de progéniture additionnel produit comme une conséquence de l'altruisme offerte par un individu et le coût est le nombre de progéniture sacrifié par l'altruiste pour aider le récipiendaire.

La théorie de sélection de parentèle est renforcée chez les Hyménoptères par l'haplodiploïdie au niveau de la reproduction qui crée une asymétrie génétique de telle sorte qu'une femelle partage une plus grande proportion (75%) de ses gènes avec ses sœurs qu'avec ses frères (25%) et qu'avec sa propre descendance (50%). Ainsi une femelle aurait plus de copie de gènes dans la progéniture de sa mère si elle favorise la production de plus de sœurs au lieu de produire sa propre progéniture. Ce qui veut dire que la sélection favoriserait les femelles qui contribuent à la production de plus de sœurs que celles qui produisent leur propre progéniture. Les femelles seraient donc génétiquement plus prédisposées au comportement altruiste de reproduction. Cette théorie est d'autant plus valable que l'eusocialité est apparue distinctement au moins 11 fois chez les Hyménoptères, et une fois seulement dans les autres

ordres d'insectes (Isoptères). En plus, chez les Hyménoptères, seulement les femelles pratiquent l'altruisme de reproduction.

Le rôle de l'haplodiploïdie dans l'apparition et l'évolution de l'altruisme de reproduction a été à son tour consolidé par la découverte récente de l'eusocialité chez d'autres groupes d'insectes haplodiploïdes comme les acariens (Saito 1986), les aphides (Aoki 1982, Benton et Foster 1992), les Coléoptères (Kent et Simpson 1992) et les Thysanoptères (Crespi 1992, Chapman *et al.* 2002.).

Le rôle de l'asymétrie génétique dans l'évolution de l'eusocialité est également soutenu par la théorie de l'allocation des sexes (sex ratio) dans la population descendante qui constitue en fait un conflit entre reine et ouvrières. Selon Trivers et Hare (1976) les ouvrières ne gagneraient pas grand-chose en succès reproducteur si elles investissaient également dans les deux sexes. La combinaison des théories de la sélection de la parentèle et celle de l'allocation des sexes prédit qu'en situation de monogynie et de monandrie, l'investissement énergétique doit être biaisé à raison de trois femelles pour un mâle (3 :1) puisque les ouvrières partagent trois fois plus de gènes en commun avec leurs sœurs qu'avec leurs frères. Par conséquent, on doit s'attendre à ce que le sexe ratio soit biaisé en faveur du sexe femelle s'il est sous le contrôle des ouvrières, alors qu'il doit être équilibré s'il est sous le contrôle des reines (Trivers et Hare 1976).

Toutefois, l'hypothèse de l'asymétrie génétique présenterait quelques limites. La première étant l'absence de l'eusocialité chez d'autres organismes présentant le système d'haplodiploïdie comme des cochenilles. Par contre, l'altruisme de reproduction a été documenté chez des organismes à système génétique diploïde comme les Isoptères, les crevettes (Duffy 1996) et même chez les Mammifères de la famille des Bathyergidés (Jarvis 1981, Sherman *et al.* 1991, Bennett *et al.* 1988, Jarvis *et al.* 1994).

Prenant en compte cette large distribution dans des groupes zoologiques différents, certains auteurs comme Tsuji (1992), Crespi et Yanega (1994), Sherman *et al.* (1995) et Gadagkar (1996) relancent le débat sur l'origine et l'évolution de l'eusocialité en remettant en cause la définition même de l'eusocialité qui exclut certains groupes qui pouvaient être bien intéressants sur le plan évolutif. Ainsi ils pensent que pour mieux comprendre l'origine et l'évolution de l'eusocialité, on devrait donner beaucoup plus de poids au facteur altruisme de reproduction ou comportement de coopération, qu'il soit permanent ou temporaire comme chez les oiseaux caractérisés de "*cooperatives breeders*" (Sherman *et al.* 1995) chez qui les adultes aident les autres à élever plusieurs portées de jeunes avant d'aller se reproduire à leur tour. Ces derniers auteurs proposent qu'au lieu de rechercher différemment les facteurs qui

sont à l'origine de l'eusocialité chez les invertébrés et les vertébrés, il va falloir considérer des critères qui permettent de rapprocher ces deux grands groupes et par conséquent les comparer aisément et mieux comprendre l'origine et l'évolution de l'eusocialité. Comme critères, ils proposent l'utilisation de la variation du degré de succès de reproduction pendant la durée de vie ("*lifetime reproduction success = LRS*") pour quantifier la division du travail au niveau de la reproduction. Ce critère serait un élément évolutif de base permettant la comparaison entre espèces car c'est à travers cette variation que la sélection naturelle modélise la morphologie, la physiologie et le comportement des espèces eusociales. L'une des méthodes permettant de quantifier cette division est l'index du biais reproducteur (Reeve et Ratnieks 1993, Keller et Vargo 1993). Ceci leur a permis de classer les espèces sur une échelle continue de l'eusocialité qui s'étend des espèces qualifiées de primitivement eusociales à celles qualifiées de hautement eusociales, selon le degré de permanence du biais reproducteur (Sherman *et al.* 1995). Dans les sociétés animales, la ponte peut être complètement biaisée en faveur de la dominante (biais optimal) ou partagée entre les membres de la société (faible biais).

La proposition de l'évaluation de l'index du biais reproducteur a suscité un certain nombre de recherches sur la variation du biais de reproduction entre les individus de même groupe social. Ces travaux ont abouti au développement d'un certain nombre de modèles alternatifs regroupés sous le nom de théorie du biais reproducteur ou "*skew theory*" (Emlen 1982, Vehrencamp 1983, Reeve et Ratnieks 1993) revue par Reeve et Keller (2001).

Pendant les dix dernières années, les chercheurs ont été attirés par cette théorie parce qu'elle est basée sur un modèle simple qui, s'il était vérifié impliquerait que l'évolution du comportement social à travers divers taxa pouvait être expliquée par quelques paramètres génétiques, écologiques et sociaux (Reeve et Keller 2001, Cant 2006). Cependant, au cours des dernières années, cet enthousiasme s'est estompé car la multitude de modèles alternatifs proposés, même étant basés sur des mécanismes différents, généraient des prédictions similaires ou chevauchantes.

Ces modèles sont généralement subdivisés en deux grands groupes. (1) Les modèles transactionnels basés sur une sorte de contrat social (concession ou restriction) et (2) les modèles conflictuels ou "*tug-of-war*". Parmi les modèles transactionnels, selon que ce soit les individus dominants ou subordonnés qui contrôlent le niveau de reproduction à céder aux autres membres pour les inciter à rester dans la société, on distingue respectivement les modèles concessionnels et les modèles restrictifs. Contrairement aux modèles transactionnels, les modèles conflictuels expliquent que les individus dominants ou subordonnés ont un contrôle limité sur le niveau de reproduction alloué à chaque membre. Le partage de la

reproduction est tout simplement la résultante de leur incapacité à monopoliser à leur profit la reproduction de la société. Ils doivent par conséquent fournir un certain effort pour augmenter leur niveau de reproduction directe aux dépens de la productivité totale du groupe.

Tous les modèles transactionnels (concessionnels ou restrictifs) prédisent un fort biais reproducteur dans des groupes ayant un lien génétique élevé comme les groupes parent - progéniture comparés aux groupes composés des individus ayant une symétrie génétique. Les modèles conflictuels prédisent donc un biais de reproduction directe intermédiaire aux modèles concessionnels et aux modèles restrictifs.

Le rôle de l'haplodiploïdie dans l'évolution de l'eusocialité est aussi confronté à l'existence d'une variation potentielle de la structure génétique dans la colonie due à la polygynie et à la polyandrie. La polygynie qu'elle soit permanente ou sérielle (i.e., plusieurs reines se succèdent dans le temps) crée la présence dans la colonie de plusieurs lignées matriarcales. Une ouvrière peut dans ce cas élever des individus qui ne sont pas très proches génétiquement. C'est la remarquable fréquence de la polygynie chez les espèces parasociales et primitivement eusociales surtout tropicales, qui a poussé West Eberhard (1978) à développer l'hypothèse de la sub-fertilité pour expliquer l'évolution de l'eusocialité chez les guêpes. Selon cette hypothèse, au début il y a association pour un bénéfice mutuel et ce sont les légères différences qui existent entre les membres de la famille polygyne accentuées par le degré de compétition pour la reproduction (hiérarchie de dominance) qui conduisent à l'apparition de la monogynie et des individus stériles. Ces différences peuvent être produites par n'importe quelle cause comme une variation accidentelle de l'alimentation des larves. Cette hypothèse est d'ailleurs très proche de la manipulation parentale (Alexander 1974, Brothers et Michener 1974) qui explique que la sélection a pu développer chez la mère un caractère qui l'a conduite à sacrifier le premier lot de sa progéniture (ouvrière) en faveur des autres lots. Les mères qui portent ce caractère auront plus de progéniture que celles qui n'en ont pas. Ainsi la fréquence de ce caractère augmente de génération en génération et la manipulation devient tellement forte qu'elle donne lieu à l'eusocialité. Dans ce contexte, la sélection de parentèle ne jouerait aucun rôle mais elle se manifesterait par contre plus tard, pour maintenir le comportement social. La sélection de parentèle ne serait donc plus qu'un effet postérieur à l'apparition de la caste ouvrière.

L'hypothèse impliquant les facteurs écologiques (limitation des sites de nidification, attaques par des prédateurs et parasites) stipule que les individus qui vivent en groupe ou en société résisteraient plus aux attaques des prédateurs, des parasites et même aux usurpations intra - spécifiques des individus solitaires. Ceci est aussi valable pour des colonies de grande

taille comparée à celles de petite taille (Strassmann *et al.* 1998, Reeve 1991). Un individu pourrait donc maximiser son succès reproducteur en aidant les individus génétiquement proches à élever une progéniture additionnelle au lieu d'essayer de construire son propre nid sans garantie de succès (Strassmann *et al.* 1987).

La théorie de l'altruisme réciproque (Trivers 1971), de la sélection individuelle suggère que l'aide peut être donnée aujourd'hui, espérant un retour le lendemain.

Gadagkar (1991a) considère la règle de Hamilton comme étant en fait un cadre exceptionnel permettant de tester un certain nombre de facteurs. Il reformule donc cette règle en la subdivisant en plusieurs composantes ou prédispositions, qui peuvent augmenter le succès reproducteur global des individus altruistes et favoriser ainsi la sélection du comportement altruiste (voir aussi Gadagkar 1996). Il s'agit, en dehors des prédispositions génétiques, physiologiques et écologiques, des prédispositions dites démographiques.

Si les trois premières composantes (génétiques, physiologiques et écologiques), correspondent bien à ce qui est déjà présenté plus haut (sélection de parentèle proprement dite, sub-fertilité consécutrice de la manipulation parentale, limitation des sites de nidification, attaques des prédateurs et des parasites), la composante démographique est plus ou moins récente (Strassmann et Queller 1989, Gadagkar 1991a, 1996). Elle prédit que les conséquences de la disparition ou de la mort des individus ne sont pas les mêmes pour les altruistes travaillant dans un groupe et les non altruistes qui travaillent seules. La mort de ces derniers entraînerait automatiquement la perte de tous les jeunes alors qu'en cas de disparition d'un individu altruiste il y aura toujours un autre membre du groupe pour entretenir le couvain jusqu'au stade adulte. En plus les individus altruistes peuvent être assurés d'un gain retour de succès reproducteur car même le peu d'effort mis à contribution peut être préservé même après leur disparition (Queller 1989, Strassmann et Queller 1989, Gadagkar 1991a, 1996). Des travaux récents effectués chez une espèce de guêpe tropicale de l'Asie, *R. marginata* ont permis à Gadagkar (1991a, 1996) de considérer au sein de la composante démographique plusieurs autres modèles dits hiérarchiques pouvant favoriser l'apparition du comportement altruiste.

I.2- Vérification empirique des hypothèses sociobiologiques chez les guêpes primitivement eusociales

La validation empirique de ces hypothèses a été abordée par un nombre non négligeable de travaux chez les insectes sociaux et particulièrement chez les guêpes primitivement eusociales

considérées comme matériel biologiques de prédilection. Mais compte tenu de la variation des résultats obtenus chez les espèces étudiées, ces travaux sont encore insuffisants et loin de combler les attentes des théories exposées ci-dessus. D'ailleurs, le genre *Polistes* a été le plus utilisé suivi par le genre *Myschocyttarus* et tout récemment le genre *Ropalidia*. Les données sur les genres *Parapolybia* et *Belonogaster* sont très limitées.

I.2.1- Prédipositions génétiques

Parmi les théories citées ci-dessus, la sélection de parentèle ou les prédispositions génétiques sont celles qui ont été les plus testées chez les espèces de guêpes primitivement eusociales des genres *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Polistes* et *Ropalidia* soit par des observations directes soit par les méthodes d'estimation du coefficient du lien génétique entre les membres de la colonie ou même des tests de reconnaissance actives des congénères (Metcalf et Whitt 1977, Noonan 1981, Strassmann 1985, Queller *et al.* 1988, Strassmann *et al.* 1989, Queller et Goodnigh 1989, Queller *et al.* 1990, Venkataraman *et al.* 1988, Hughes *et al.* 1993, Venkataraman et Gadagkar 1993). Cette prédiction est soutenue par des travaux sur la majorité d'espèces du genre *Polistes* (Lester et Selander 1981, Metcalf et Whitt 1977, Strassmann *et al.* 1989, Hughes *et al.* 1992) et *Myschocytarrus* (Queller *et al.* 1992,) qui démontre un fort lien génétique entre les fondatrices. Mais pour certaines espèces comme, *M. mexicanus* (Strassman *et al.* 1995), *P. annularis* et *P. bellicosus* (Hughes *et al.* 1993) les coefficients étaient inférieurs à 0,3. Chez *Ropalidia marginata* il est de 0,33. De même chez *B. petiola* (Keeping et Crewe 1987), seulement 15% d'association de fondation sont composées exclusivement des congénères. Le faible lien enregistré chez ces dernières espèces s'expliquerait probablement par la polygynie. En effet, un remplacement régulier (polygynie sérielle) des reines a été observé chez *M. drewseni*, *R. variegata jacobsoni*, et *R. marginata* (Jeanne 1972, Yamane 1966, Gadagkar *et al.* 1990). La présence de plus d'une femelle pondreuse par nid a été reportée chez *M. mexicanus* (Litte 1977), *R. cyathiformis* (Gadagkar et Joshi 1982, 1984), *R. variegata jacobsoni* (Yamane 1966), et *R. fasciata* (Itô 1986). L'usurpation des nids est aussi fréquente. La polyandrie a été démontrée chez *R. marginata* (Muralidharan *et al.* 1986). La discrimination entre congénère et non congénère existe chez *R. marginata* mais les matrices utilisées dans cette discrimination ne sont pas produites au niveau individuel, mais sont acquises plutôt à partir du nid natal. Ceci dénote l'incapacité des femelles à faire une discrimination sur la base génétique au moment de la formation des associations (Venkataraman *et al.* 1988,

Venkataraman et Gadgkar 1993) ou pendant l'entretien du couvain dans une colonie avec plusieurs lignées matriarcales ou patriarcales.

Une corrélation négative entre le lien génétique et le taux de comportement d'aide a été démontrée chez plusieurs espèces de guêpes du genre *Polistes* (Hughes *et al.* 1993). Ce qui implique que même si le lien génétique est en conformité avec la prédiction de l'haplodiploïdie, il n'explique pas la variation du taux du comportement d'aide entre les espèces différentes. Définitivement, d'autres facteurs que le lien génétique prédisposeraient ces guêpes à l'évolution de l'altruisme de reproduction.

I.2.2- Prédipositions écologiques

En ce qui concerne les prédispositions écologiques, peu de travaux ont démontré que les fondations multiples et les colonies de grande taille résistent plus aux prédateurs que les fondations solitaires et les colonies de petite taille (Gibo 1978, Strassmann *et al.* 1988), mais les colonies fondées par plusieurs femelles peuvent être rapidement reconstruites après destruction contrairement aux fondations solitaires. Par contre, plusieurs études ont montré que les fondations multiples sont moins usurpées, survivent et produisent plus d'individus que les fondations solitaires (Gamboa 1978, 1980, Gibo 1978, Keeping et Crewe 1987, Metcalf et Whitt 1977, Tibett et Reeve 2003, West-Eberhard 1969). Les reines accompagnées des subordonnées ont une longévité supérieure à celle des reines solitaires (Gamboa 1978, Pfening et Klahn 1985). Selon Gadagkar (1991a) la question serait de savoir si les ouvrières dans une colonie de grande taille élèveraient plus de couvain que les fondatrices solitaires. Déjà le travail classique de Michener (1964) montre que chez plusieurs espèces d'Hyménoptères sociaux, la productivité totale de la colonie augmente avec le nombre d'individus mais aussi que la productivité par femelle décroît. Des résultats comparables ont été obtenus chez *R. marginata* (Shakarad et Gadagkar 1993). L'implication directe de ce résultat, du reste paradoxal, est qu'il n'y aurait pas un avantage particulier à appartenir à un large groupe puisque la productivité du groupe est seulement proportionnelle au nombre de membres contribuant au travail de la colonie. Ce résultat est valable seulement si toutes les femelles sont semblables et ont la même productivité au départ, ce qui n'est peut être pas vrai. Puisqu'un remplacement régulier de la pondreuse existe chez *R. marginata*, Gadagkar (1991a) considère que l'opportunité de devenir la future pondreuse en cas de disparition de la pondreuse originelle constitue un argument potentiel pour une prédisposition écologique chez cette espèce.

I.2.3- Prédilections physiologiques

La vérification de la manipulation parentale qui conduirait à une sub-fertilité ou asymétrie physiologique chez les femelles a reçu aussi considérablement d'attention. Des travaux mettant en relation la taille, le degré de développement des ovaires et la position de dominante (considérée ici comme individu non altruiste du groupe) ou subordonnée (individu altruiste) ont été effectués chez les guêpes eusociales primitives dans le but de comprendre l'apport de ces paramètres dans le déterminisme du comportement d'aide ou de l'altruisme de reproduction. A quelques exceptions près, les dominantes sont généralement plus grandes et possèdent des ovaires plus développés que les subordonnées (Marino Piccioli et Pardi 1970, Alexander 1974, West Eberhard 1975, Haggard et Gamboa 1980, Turillazzi 1980, Keeping et Crewe 1987, Keeping 2000). La conclusion qui en découle est que les individus altruistes sont différents des non - altruistes et que ces différences détermineraient leur stratégie de reproduction. Si sur le plan morphologique cette différence peut être le résultat d'une alimentation différentielle des larves (Gadagkar *et al.* 1988, 1990, Hunt 1991), sur le plan physiologique certains auteurs considèrent la variation du développement ovarien comme pouvant être postérieur à la formation des associations comme le résultat de l'adoption du rôle de subordonnée. Toutes les femelles au départ auraient donc la possibilité de pondre un œuf. Il a été observé que chez certaines espèces de *Polistes*, certaines des premières femelles qui émergent du nid le quittent soit pour fonder leur propre colonie au cours de la même saison (Mead *et al.* 1995) soit pour attendre l'hibernation et le faire la saison suivante (Reeve *et al.* 1998).

La différence de taille pouvant indiquer tout simplement une faible habilité compétitive et non l'incapacité à pondre. Selon Gadagkar (1991a), il suffirait donc de tester si toutes les femelles qui éclosent du nid sont capables de développer leurs ovaires et de construire un nid. Un tel test effectué auparavant chez les fondatrices associées de *P. dominilus* (Röseler 1985) n'a pas montré de différence significative de fécondité entre les femelles α , β et γ isolées immédiatement après la formation des associations (voir Reeve 1991). De même chez *P. bellicosus*, les femelles subordonnées de petites et de grandes tailles obligées expérimentalement à maintenir seules le nid n'ont pas montré des différences significatives avec les mêmes catégories de dominantes en terme de quantité de couvain élevée et de longévité du nid (Queller et Strassmann 1989). Un test sur l'habilité à développer les ovaires et à construire un nid a été réalisé chez les femelles de *R. marginata*, par isolement des individus émergeant fraîchement des nids collectés dans la nature. Les résultats ont montré

que certains individus en sont capables, mais que la majorité meurt sans le faire. Ceci constituerait une évidence du biais pré-imaginal de caste chez cette espèce (Gadagkar *et al.* 1988). Le mécanisme de ce biais a été ensuite démontré. La probabilité de devenir pondreuse est influencée par la fréquence d'alimentation dans le nid, ce qui suggère que la nutrition des larves jouerait un rôle dans la différenciation des castes (Gadagkar *et al.* 1990). Il existerait donc chez cette espèce une forte prédisposition physiologique pour l'évolution de l'altruisme de reproduction. Les femelles bien nourries avec une forte probabilité de pondre les œufs opteront pour la fondation solitaire alors que celles moins nourries ayant une faible probabilité de pondre opteront pour le comportement altruiste. En dehors de *R. marginata*, cette prédisposition a été très peu testée.

I.2.4- Prédispositions démographiques

Jusqu'à très récemment, les prédispositions démographiques pour l'évolution de l'altruisme de reproduction étaient rarement testées. Chez *P. exclamans* (Strasmann et Orgen 1983), *Myschocyttarus drewni* (Jeanne 1972) la durée de vie moyenne des femelle adultes est de loin inférieure à la durée de développement du couvain jusqu'au stade adulte. Chez *R. marginata*, cette prédisposition a été récemment examinée en détail (Gadagkar 1991a). Chez cette espèce donc, les résultats de l'expérimentation exposée plus haut montrent que les femelles qui réussissent à développer les ovaires et à construire un nid, ne le font pas après la même durée. Il y a une variation de la durée entre l'émergence et la ponte c'est à dire qu'il y a un retard de maturation ovarienne chez certains individus. Une analyse de la durée de développement d'un individu de l'œuf jusqu'au stade adulte, de la durée de maturation ovarienne et de la probabilité de survie des ouvrières et des fondatrices solitaires, montre que le retard dans la maturation ovarienne donne un avantage considérable aux ouvrières comparées aux fondatrices solitaires qui doivent travailler 8 fois plus par unité de temps (Gadagkar 1996). Comparée à l'hypothèse d'haplodiploïdie, l'hypothèse du retard dans la maturation ovarienne est 5,3 fois plus forte dans la détermination du comportement altruiste chez *R. marginata*. Aussi, la variation de l'âge à la maturation ovarienne montre que les femelles prédisposées à une maturité précoce gagneraient en succès reproducteur en adoptant la stratégie de fondation solitaire alors que celles prédisposées à une maturité tardive gagneraient en optant pour la stratégie ouvrière. Ceci expliquerait pourquoi malgré le fait que l'hypothèse du retard dans la maturation ovarienne soit si forte, il existe toujours au sein de la même population des fondations solitaires et des fondations multiples. De même, il y aurait

un surplus de succès reproducteur pour des femelles prédisposées à la maturité tardive qui peuvent poursuivre les deux stratégies. Elles peuvent d'abord travailler comme ouvrières et ensuite se reproduire quand elles auront atteint la maturité ovarienne. Les individus appartenant à une association de femelles, qui ont travaillé pendant peu de temps avant de disparaître ont plus de chance qu'une autre femelle entretienne le couvain jusqu'à l'âge adulte contrairement à la fondatrice solitaire qui perdrait tout son couvain après sa disparition. Les premiers sont ainsi assurés d'un gain retour de succès reproducteur.

Mais chez *Polistes dominilus*, il n'y a aucune évidence que la contribution d'une fondatrice associée à la croissance de la colonie soit préservée après sa disparition car après l'enlèvement expérimental d'une femelle associée, la productivité de la colonie stagne même si elle reste supérieure à la productivité des fondatrices solitaires (Tibbet et Reeve 2003).

L'assurance du gain retour de succès reproducteur agissant de concert avec le retard dans la maturation ovarienne et la variation de l'âge à la maturation ovarienne améliorent le succès reproducteur des ouvrières de *R. marginata*. Cette espèce a donc de fortes prédispositions démographiques à l'évolution de l'eusocialité (Gadagkar 1996).

I.2.5- La théorie du biais reproducteur

Les validations empiriques des différents modèles de la théorie du biais reproducteur sont rares et les petites sociétés d'insectes comme celles des guêpes Polistines sont celles chez lesquelles elle a été le plus testée (Reeve et Keller 2001). Dans la majorité des cas les prédictions de ces modèles ont été vérifiées c'est-à-dire un fort biais de reproduction dans des sociétés ayant un lien génétique fort entre les membres.

I.3- Présentation du genre *Belonogaster*

La famille des guêpes sociales proprement dites ou Vespidae comprend six sous-familles selon Carpenter (1982): les Euparagiinae, les Masarinae, les Eumeninae, les Stenogastrinae, les Polistinae et les Vespinae. L'eusocialité n'est observée que dans les trois dernières sous-familles. Selon la cladistique de Carpenter (1993) la sous-famille des Polistinae comprend quatre tribus qui sont: les Polistini, les Mischocyttarini, les Epiponini et les Ropalidiini. Cette dernière tribu est composée des genres *Ropalidia*, *Parapolybia*, *Polybioides* et *Belonogaster*. Se basant sur les données biologiques, Jeanne (1980) subdivise les Polistinae en deux groupes: (1) ceux chez qui la fondation des nouvelles colonies se fait par une ou

plusieurs reines sans l'aide des ouvrières (fondation indépendante), et la pondreuse est déterminée par des agressions physiques ; et (2) ceux pratiquant la fondation des colonies par essaimage et la pondreuse est déterminée par le biais des phéromones. Le genre *Belonogaster* est inclus dans le groupe à fondation indépendante avec les *Polistes*, les *Mischocyttarus* et certaines *Ropalidia*. La différenciation morphologique des castes n'est pas évidente dans ce groupe. Elles sont donc primitivement eusociales.

Sur le plan évolutif du comportement social la sous-famille Polistinae est considérée comme étant intermédiaire entre la sous-famille des Stenogastrinae et celle des Vespinae. C'est à Saussure que nous devons l'appellation *Belonogaster*. Il désigna initialement ce genre par *Raphigaster*, mais en 1853 il change ce nom parce que Laporte (1832) l'avait déjà utilisé pour désigner un Hétéroptère de la famille de Cimicidae (*Raphigaster griseus*). Par ailleurs, la systématique du genre a été mise au point par Buysson (1909). Ce genre comprend 88 espèces actuellement décrites. Ces espèces sont essentiellement africaines et malgaches avec deux espèces signalées en Arabie Saoudite et en Inde (Richards 1982).

Deux revues des travaux sur *Belonogaster* sont disponibles (Gadagkar 1991b, Turillazzi 1996). Les espèces du genre *Belonogaster* sont parmi les premières guêpes sociales dont le comportement a été étudié. Roubaud (1916) a fait des travaux préliminaires sur *B. juncea* décrivant pour la première fois le comportement de trophallaxie chez les insectes sociaux qu'il appela ectotrophobiose. Après Bequaert (1918) qui a observé plusieurs espèces du genre, on note une période vide jusqu'en 1966 quand Iwata donne une description du nid de *B. grisea*. En 1969, Richards étudie la différenciation des castes sur la base du développement ovarien. Dès lors on note un engouement de l'équipe italienne dirigé par Pardi pour *B. grisea* (Pardi et Marino Piccioli 1970 ; Marino Piccioli et Pardi 1970 ; Pardi et Marino Piccioli 1981). Ces auteurs démontrent non seulement l'importance de la hiérarchie de dominance dans l'organisation sociale de cette guêpe, mais aussi une différenciation des individus de la colonie en femelles se comportant comme des reines et des individus se comportant comme des ouvrières. Cette différenciation a une base tant comportementale que physiologique. Ensuite c'est l'espèce sud africaine *B. petiolata* qui a attiré la curiosité de Keeping (1990a,b, 1991, 1992, 1997, 2000). Cette espèce présente un cycle biologique saisonnier avec une période d'hibernation comme c'est le cas chez les *Polistes* des régions tempérées.

Longtemps considérées comme des guêpes sociales primitives [(Wilson 1971), sur la base des travaux de Roubaud (1916)], c'est-à-dire ne présentant aucune différenciation des individus sur le plan reproduction, le genre *Belonogaster* a été cité par West Eberhard (1978) dans son hypothèse "famille polygyne" pour l'évolution de l'eusocialité, parmi les espèces

avec castes rudimentaires. C'est après les travaux de Pardi et Marino Piccioli (1981) sur *B. grisea* et ses propres travaux sur *B. petiolata* qui démontrent l'existence d'une caste ouvrière réelle dans la colonie, que Keeping (1992) reclasse le genre *Belonogaster* parmi les eusociales.

I.4- Présentation de l'espèce étudiée

La révision systématique du genre *Belonogaster* par Richards (1982) a permis de distinguer deux sous-espèces de *B. juncea* : *B. juncea juncea* (fig. 1) et *B. juncea colonialis*. *B. j juncea* est présente dans la zone tropicale de l'Afrique ainsi qu'en Arabie Saoudite et en Inde. Les résultats présentés dans ce mémoire, portent sur cette espèce étudiée au Cameroun.

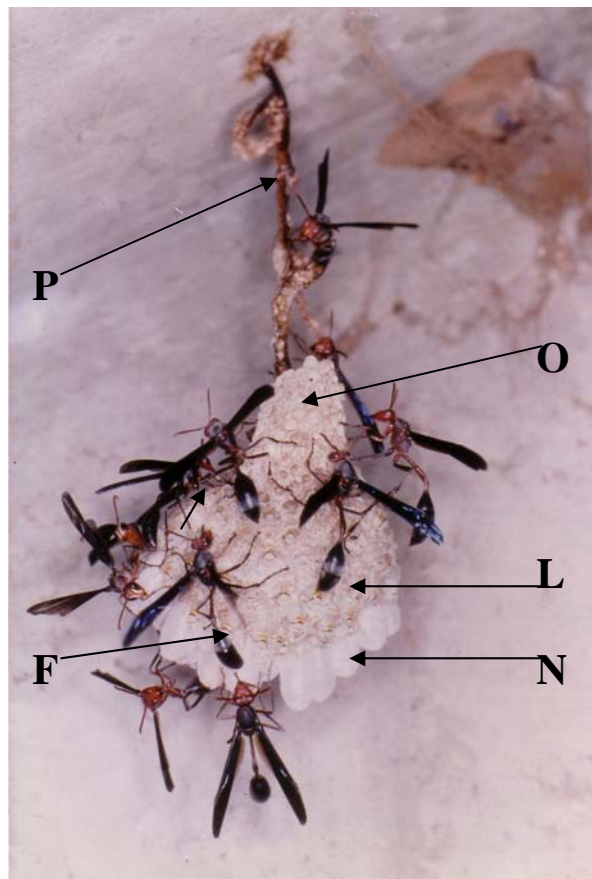


Figure 1: Nid de *Belonogaster j. juncea* avec des individus femelles (F). Il est fixé au support par un pétiole (P) et comprend un rayon de cellules. L'adjonction des nouvelles cellules se fait dans une seule direction. Elles contiennent progressivement des œufs (O) des larves (L) et des Nymphes (N) contenues dans des cellules operculées.

I.5- - Revue des résultats actuels : histoire naturelle de *B. j. juncea*

Au Cameroun, *B. j. juncea*, nidifie quasi-exclusivement sur les constructions humaines (bâtiments habités ou abandonnés, les ponts etc...), parfois dans les abris sous roche et jamais dans la végétation. Les nouveaux nids sont initiés durant toute l'année à proximité du nid natal. Les nouvelles colonies ou fondations sont initiées par une seule fondatrice qui peut rester seule (24,5% de cas ; n = 49) mais est le plus souvent rejointe par d'autres femelles (75,5% de cas ; n = 49) pour former des associations de 2 à 8 femelles. En majorité (81,5% ; n = 104), elles sont originaires du même nid natal, les femelles étrangères étant rarement acceptées (2,8% ; n = 104), le reste (15,7 %) étant d'origine inconnue. A partir d'un seul nid natal, il peut se former jusqu'à 11 fondations. Les femelles qui initient la nouvelle colonie reviennent sur le nid natal soit pour y récupérer le matériau de construction soit pour entrer en confrontation agressive avec les autres femelles. Puisque cette visite s'arrête dès lors que le nid natal est complètement abandonné, on pourrait penser qu'elles y viennent pour solliciter la compagnie des autres femelles. Nous avons d'ailleurs observé une femelle nouvellement éclore qui s'est retrouvée quelques jours après sur la fondation d'une autre femelle qui fréquentait le nid natal. De même, certaines femelles associées se déplacent d'une fondation à l'autre, toutes originaires du même nid natal. En fait, la période de fondation des nouvelles colonies est très dynamique. Chaque femelle qui quitte le nid natal essaye d'abord de fonder sa propre colonie et c'est seulement lorsqu'elle ne réussit pas à le faire qu'elle abandonne pour se joindre à d'autres femelles.

Dans ces fondations où plusieurs femelles sont associées il s'établit une hiérarchie de dominance linéaire par le biais des comportements agressifs comme le combat-chute, l'agrippement, la morsure, la chasse et les palpations antennaires. Le combat-chute est le comportement le plus agressif pouvant aboutir, mais rarement (1 cas sur 7) à la mort d'une congénère alors que l'agrippement est le comportement le plus fréquent et représente 62% des interactions de dominance (n = 755). Il est adopté régulièrement lors du transfert des substances liquides entre individus. Ce transfert se fait dans des postures allant du "face à face" lorsque les individus impliqués sont de rang proche, jusqu'à l'agrippement quand la différence de rang hiérarchique est grande. La dominante plie alors son abdomen et pose son gastre sur le thorax de la subordonnée. La femelle dominante montre la plus haute fréquence des interactions de dominance (85% ; n = 530). La fréquence des comportements de dominance est très forte en début de formation des associations de fondations. Une fois la hiérarchie de dominance établie, la fréquence des comportements agressifs baisse

considérablement (fig. 2). Les femelles dominantes vont communiquer leur rang aux subordonnées à l'aide des comportements moins agressifs comme les vibrations abdominales qui sont effectuées soit en position stationnaire soit en même temps qu'elles se déplacent sur le rayon de cellules. Les femelles dominantes font vibrer beaucoup plus leur abdomen en présence des autres femelles et rarement lorsqu'elles sont seules. Ce comportement qui se présente comme un bon indicateur de la femelle dominante dans une colonie semble être une particularité de *B. j. juncea* car non encore signalé chez d'autres espèces du genre. Toutefois, la façon dont les autres femelles perçoivent ce signal de dominance n'est pas toujours claire.

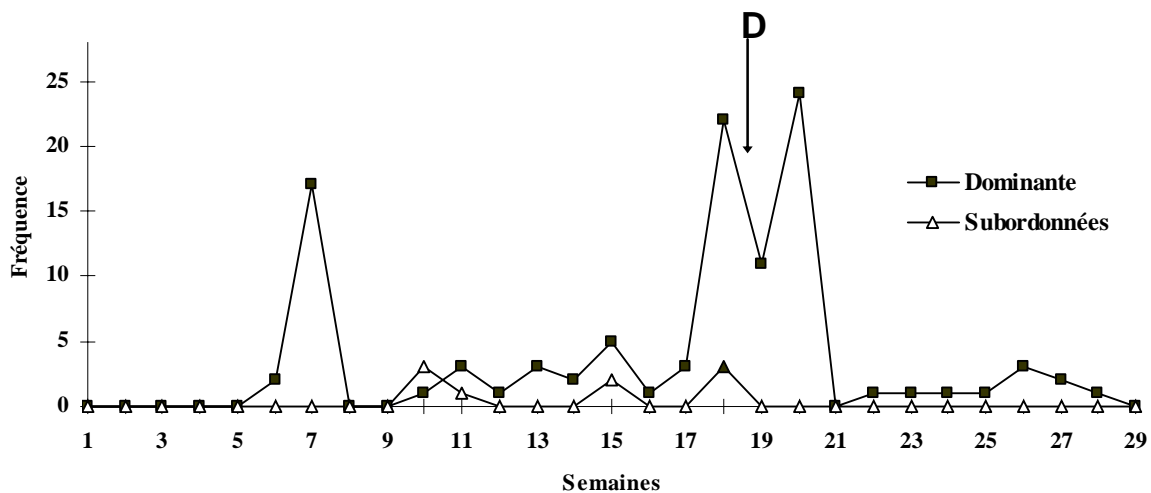


Figure 2: Variation hebdomadaire de la fréquence des actes de dominance durant le développement d'une colonie (FN00). La dominante commence à dominer les ouvrières deux jours après leur émergence (cinquième semaine). La fréquence de dominance augmente considérablement une semaine avant (17^{ème} semaine) et après (20^{ème} semaine) la disparition de la dominante. C'est pendant cette période que le combat-chute est observé.

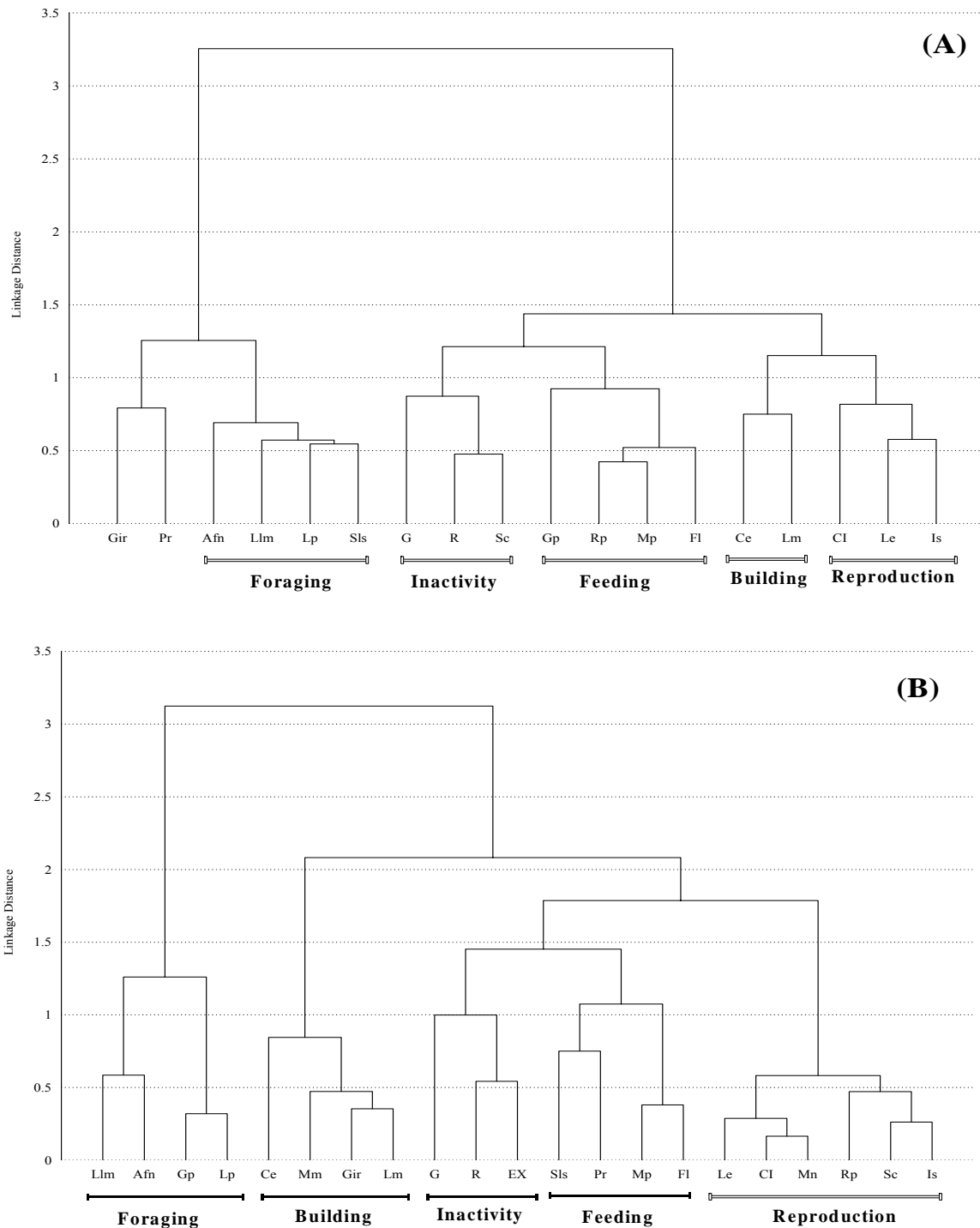


Figure 3: Résultats de la classification hiérarchique de 18 et de 21 items comportementaux décrits et quantifiés sur 65 femelles appartenant à 23 colonies de *Belonogaster j. juncea* en phase de pré - émergence (A) et sur 77 femelles appartenant à sept colonies en phase de post-émergence (B). Le coefficient de corrélation de Pearson est utilisé comme indice de similarité entre les items et la méthode de regroupement est celle de Ward.

Les tâches accomplies dans les associations de fondation peuvent être regroupées en cinq catégories (fig. 3A) : la reproduction, l'inactivité, le nourrissage du couvain, la

construction et le fourragement. La reproduction regroupe les items comportementaux comme l'initiation des cellules, l'inspection des cellules et la ponte. Les femelles qui apportent le matériau de construction l'utilisent elles mêmes pour allonger les cellules. La tâche de nourrissage est partitionnée car les femelles qui apportent les proies au nid les transmettent fréquemment à d'autres individus qui les malaxent et les distribuent ensuite aux larves.

Les individus de *B. j. juncea* sont actifs seulement dans la journée entre 6h30 et 18h30 et se reposent durant la nuit. L'activité journalière de vol ainsi que la récolte des provisions par les ouvrières de *B. j. juncea* varient avec le temps : les substances liquides, qui constituent 45% des provisions apportées au nid (n = 698), sont récoltées en abondance dans la matinée alors que les proies (15,7% ; n = 698) sont collectées plus tardivement dans la journée. Les substances liquides sont essentiellement constituées de nectar floral et extrafloral provenant de diverses essences végétales, de miellat récolté sur les feuilles et les branches, ou provenant de l'exploitation d'hémiptères Aphididae, Coccidae et Margarodidae. Les proies sont constituées essentiellement de chenilles, grillons, fourmis ailées, sauterelles et criquets.

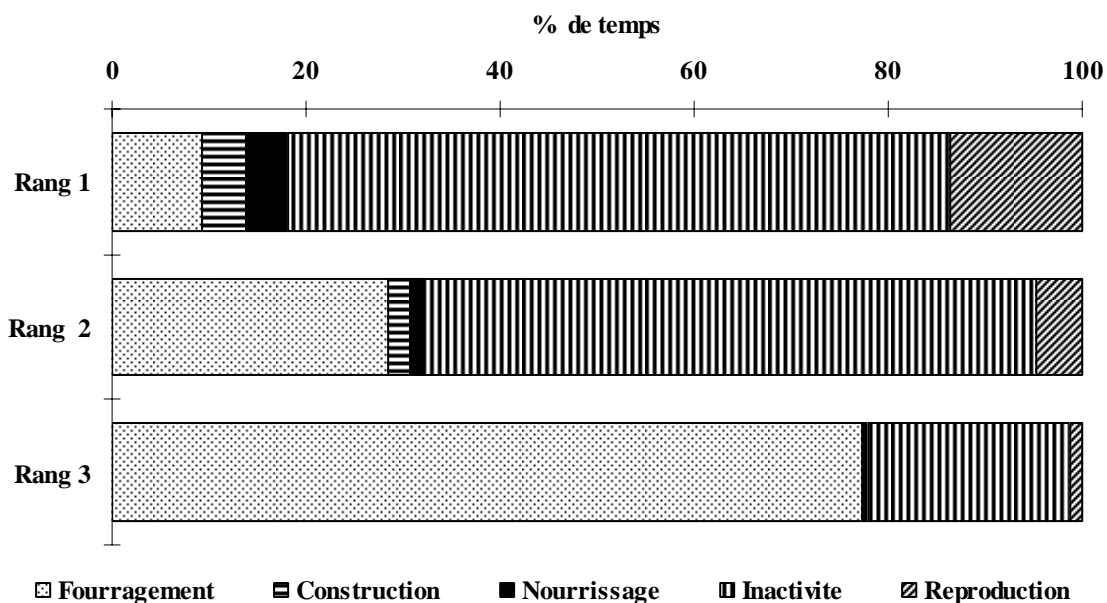


Figure 4: Illustration des profils comportementaux moyens des individus des trois premiers rangs dans les associations de fondation de la guêpe *Belonogaster j. juncea*. Ceux du premier rang passent plus de temps sur le nid et se reproduisent, ceux du troisième rang passent plus de temps hors du nid à fourrager.

La hiérarchie de dominance détermine l'organisation sociale. Le profil comportemental d'un individu est déterminé par son rang dans la hiérarchie (fig. 4). Les femelles du premier

rang passent moins de temps à fourrager et se consacrent à la reproduction, (i.e. quittent rarement le nid, initient les cellules et pondent les œufs). Les femelles du deuxième rang passent aussi moins de temps à fourrager et montrent une tendance vers le comportement de construction. Elles allongent les bords des cellules au fur et à mesure que les larves grandissent. Enfin celles du troisième rang passent le maximum de leur temps (77,3% n = 15) hors du nid et le ravitaillent en proies et en substances liquides. Les associations de fondation sont fonctionnellement monogynes.

La position de dominante semble déterminée par l'ordre d'arrivée sur la fondation et par la taille des individus. Les femelles qui initient la fondation gardent toujours la position de dominante et ont un mésoscutum plus long et large et un pétiole plus long que les subordonnées. Les femelles dominantes ont des ovaires plus développés que les subordonnées. Mais un faible nombre de femelles subordonnées ont des ovaires bien développés ; ainsi plus d'une femelle à ovaires développés peuvent se retrouver dans une même fondation mais avec une faible fréquence (9,5%, n = 21). Certaines subordonnées ont déjà pondu des œufs lors d'un essai non concluant de fondation solitaire avant de se joindre à une autre fondation où elles sont subordonnées car elles présentent des ovaires filiformes avec beaucoup de corps jaune. Leurs ovaires développés au départ subissent une régression due à leur rôle de subordonnées dans l'association. Toutes les dominantes et la majorité de femelles associées sont fécondées (76,5%, n = 64). Ceci montre que la majorité des femelles qui participent à la fondation des colonies, y compris celles qui deviennent définitivement subordonnées, sont capables de pondre des œufs fertiles c'est à dire de se reproduire. Mais elles acceptent d'aider les autres femelles à se reproduire, sacrifiant ainsi leur propre descendance. Avant même d'être fécondées, certaines femelles (23,5%, n = 64) quittent le nid natal juste après émergence pour se joindre aux nouvelles fondations. Ces femelles pourraient être considérées comme des ouvrières confirmant ainsi l'existence de la fondation par essaimage chez *Belonogaster* comme indiqué par les travaux précédents (Roubaud 1910, Pardi et Marino Piccioli, 1981) et répercuté dans l'étude phylogénétique des guêpes Polistines (Carpenter 1991). Mais comme on verra ci-dessous, chez *B. j. juncea*, la production des futures fondatrices se fait beaucoup plus en fin du cycle biologique. Ces individus seraient bien des fondatrices et non des ouvrières rejetant par conséquent l'hypothèse du comportement d'essaimage chez *B. j. juncea*.

L'usurpation des colonies par d'autres femelles est plutôt rare (8,16%, n = 49). Les cas d'usurpation observés étaient orientés vers les fondatrices multiples.

Lorsque la nouvelle colonie réussit à s'établir, la première larve éclot environ 26,5 jours après la fondation, la première nymphe 48,3 jours et le premier individu qui est toujours une femelle (n = 24) émerge environ 71.1 jours après la fondation du nid.

Les colonies fondées par associations de femelles réussissent mieux à produire au moins un individu adulte (56,7% n = 36) que celles fondées par une seule femelle (23,07% n = 13). Mais il semble ne pas avoir de gain de succès reproducteur pour chaque femelle à se joindre aux autres. En fait la productivité totale des colonies estimée par la quantité du couvain immature contenu dans le nid à la date d'émergence du premier individu adulte, augmente significativement avec le nombre de femelles associées (fig. 5A). Mais la productivité par femelle n'augmente pas et a tendance à décroître (fig. 5B). Cette productivité par femelle augmente mais pas significativement lorsqu'on tient compte des colonies qui ont échoué en leur attribuant la productivité zéro (fig. 5D).

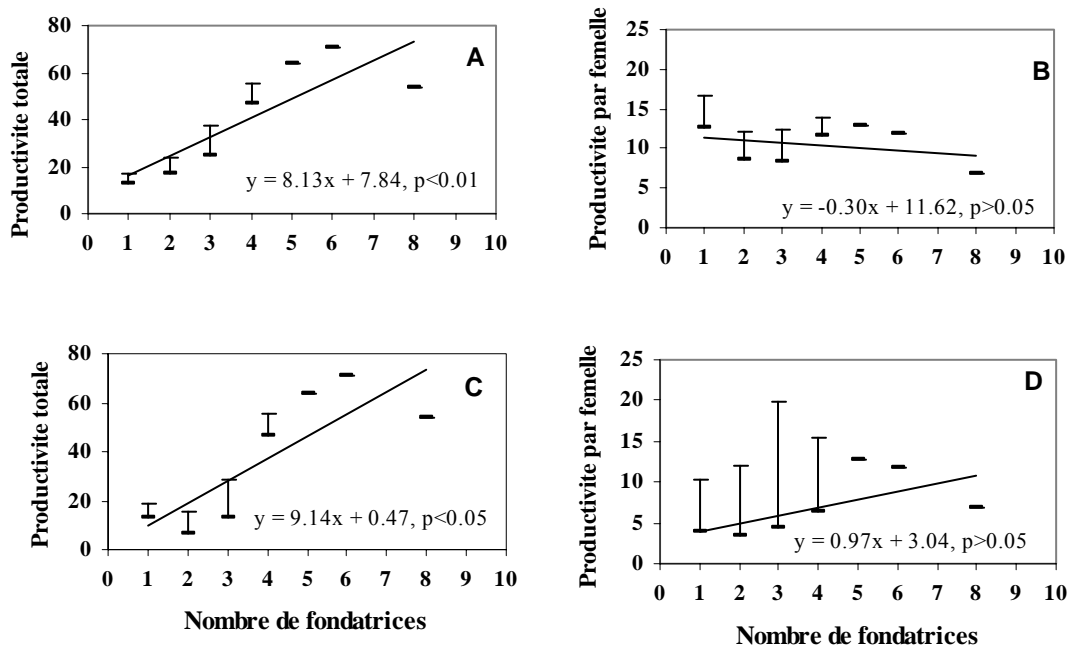


Figure 5 : Productivité estimée par le nombre de cellules contenant du couvain au moment de l'émergence du premier individu adulte en fonction du nombre de fondatrices de *Belonogaster j. juncea*. Productivité totale (A) et productivité par fondatrice (B) sur 24 colonies. Productivité totale (C) et productivité par fondatrice (D) sur 49 colonies (les colonies qui n'ont pas pu produire un individu ont une productivité nulle).

Les nids de *B. j. juncea* sont attaqués mais rarement par des fourmis (*Crematogaster* sp. et *Dorylus* sp., 1 et 3 cas observés respectivement durant six années d'étude). En fait le choix des constructions humaines (moins fréquentées par les fourmis agressives), l'existence d'un

pétiole rattachant le nid au substrat (fig. 1) et l'application régulière sur le pétiole d'une substance anti-fourmis secrétées par une glande spéciale, sont des stratégies de protection des nids contre l'attaque des fourmis (Jeanne 1970, Keeping 1990b). Le taux d'échec des fondations solitaires n'est pas significativement différent dans la nature et en captivité indiquant que les prédateurs et les parasites ne seraient pas les facteurs qui déterminent la fondation par association chez *B. j. juncea*.

Après l'émergence des ouvrières, la hiérarchie de dominance linéaire semble être maintenue car aucune augmentation évidente de la fréquence des comportements agressifs n'est observée. Les mêmes catégories de tâches (fig. 3B) sont effectuées, seulement la disponibilité du matériau de construction au niveau des cellules devenues vacantes après l'émergence des adultes modifie la catégorie "reproduction" qui intègre l'arrachage du matériau de construction. Le matériau utilisé par la femelle "reproductrice" pour initier des nouvelles cellules provient des vieilles cellules qui ne sont jamais réutilisées pour la ponte. L'adjonction des nouvelles cellules se fait de façon unidirectionnelle de telle façon qu'on peut distinguer une partie antérieure, où se fait l'adjonction de nouvelles cellules et une partie postérieure du nid, où se trouvent les vieilles cellules (fig. 6). La forme des cellules est hexagonale à la base mais les bords s'allongent de façon divergente, ce qui donne au nid mature une forme globuleuse avec un pédicelle excentrique (fig. 6).

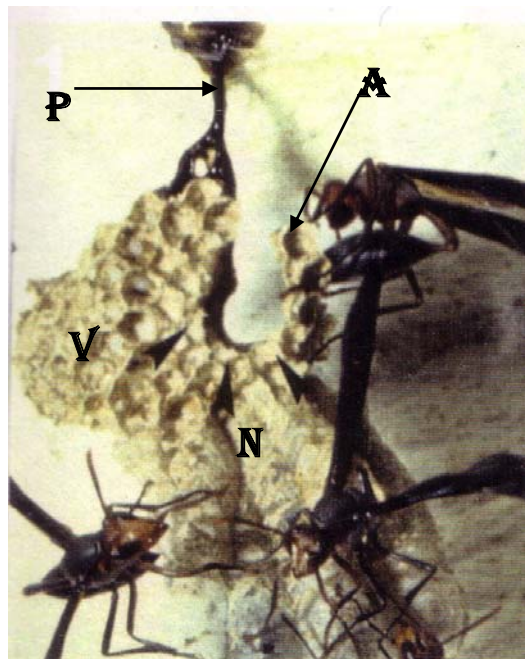


Figure 6 : Nid de *Belonogaster j. juncea*. Montrant une femelle entrain de pondre dans une cellule dans la zone d'adjonction (A) des nouvelles cellules. Le nid est recourbé sur lui-même à cause de la divergence des bords des cellules au cours de leur allongement. N = cellules operculées contenant des nymphes, P = pétiole, V = bases des vieilles cellules dont le matériau a été récupéré.

Les femelles présentes sur les colonies de post-émergence ont tendance à s'organiser en quatre catégories (fig. 7) : reproductrices, gardiennes, bâtisseuses et fourrageuses. Une seule femelle reproductrice existe par colonie (monogynie fonctionnelle). Elle passe plus de temps sur le nid et se consacre surtout à l'initiation des nouvelles cellules et à la ponte. Les fourrageuses sont des ouvrières qui passent 82,6% de leur temps hors du nid (n = 28 individus observés), et le ravitaillent en proies et substances liquides. Les bâtisseuses sont des ouvrières fourrageuses qui ont tendance à apporter le matériau de construction au nid et allongent les cellules. Les gardiennes sont les ouvrières qui passent 79,7% de leurs temps inactives sur le nid (n = 8 individus observés). Le rôle joué par une femelle est fonction de sa position dans la hiérarchie de dominance. Les femelles de la caste des reproductrices sont toutes du premier rang, alors que des gardiennes occupent le deuxième et le troisième rang. Les bâtisseuses et des fourrageuses sont composées de femelles de rang inférieur à 3.

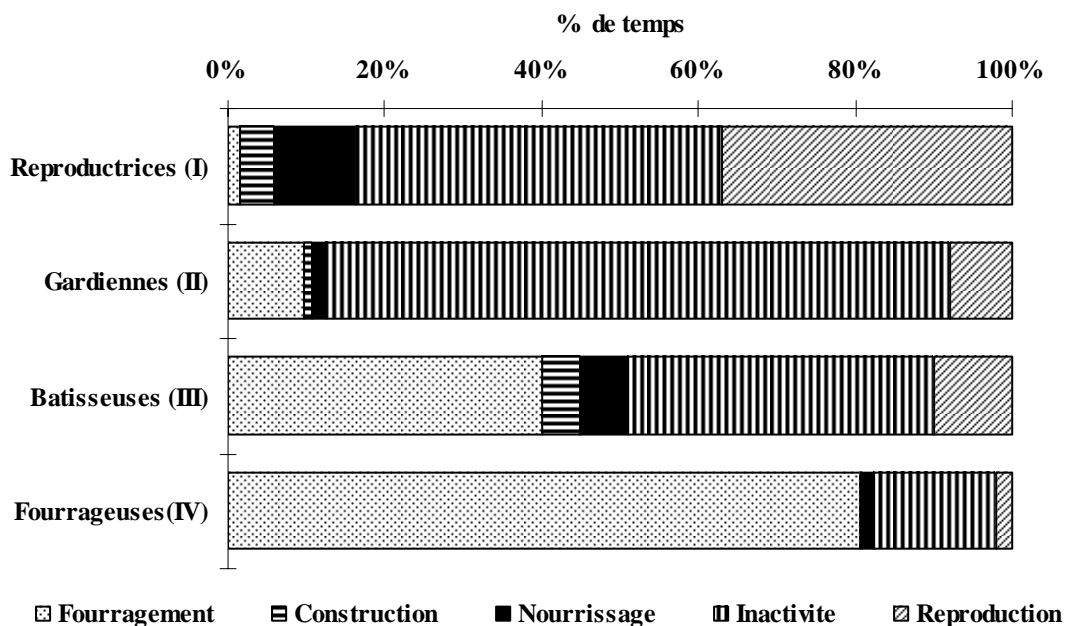


Figure 7: Illustration des profils comportementaux moyens des individus appartenant aux colonies de post-émergence de la guêpe *Belonogaster j. juncea*. Ceux du premier groupe passent plus de temps à se reproduire (reproductrices), alors que ceux du deuxième groupe passent plus de temps sur le nid (gardiennes), ceux du troisième groupe passent moins de temps sur le nid et ont tendance à apporter du matériau et à construire le nid (bâtisseuses) et enfin ceux du quatrième groupe passent plus de temps à fourrager (fourrageuses).

Les ouvrières présentent un changement de comportement en fonction de l'âge, basé fondamentalement sur le temps qu'elles passent à effectuer une activité sur le nid, caractéristique des jeunes individus (âgés d'un à sept jours), ou à une activité hors du nid,

caractéristique des individus de plus de sept jours. Après émergence, les ouvrières passent beaucoup plus de temps à se reposer dans la concavité supérieure du nid pendant les deux à trois premiers jours. Dès le 4^{ème} jour, elles commencent à recevoir les boulettes de proies qu'elles malaxent pour se nourrir et ensuite nourrir les larves. Elles effectuent leur première sortie entre le 6^{ème} et le 7^{ème} jour environ. La durée de vie des ouvrières est relativement brève ($4,5 \pm 3,2$ semaines, soit 31 jours environ ; $n = 21$ individus observés). Mais les causes de leur disparition ne sont pas claires. Elles peuvent être tuées par des prédateurs pendant le fourragement.

Les femelles dominantes ont toujours des ovaires plus développés que les ouvrières. Entre les ouvrières il existe une variation continue de degré de développement ovarien. Certaines ont des ovaires filiformes alors que d'autres ont des ovaires moyennement développés. La majorité des colonies (73,3 % $n = 15$) contiennent une seule femelle à ovaires développés et une minorité contient deux (3 cas observés) et même trois (1 cas observé) femelles à ovaires développés. Les femelles dominantes sont toujours fécondées alors que seulement la moitié des ouvrières est fécondée. Puisque les colonies sont fonctionnellement monogynes, ce résultat semble être plutôt une conséquence du stade de développement de certaines colonies utilisées dans cette analyse comme on le verra plus bas quand les colonies seront en fin du cycle biologique. Les femelles cofondatrices subordonnées commencent à disparaître du nid 65 jours après la fondation c'est à dire pendant ou juste avant le début de la période d'émergence des ouvrières (71,1 jours). Uniquement certaines colonies (5 cas sur 8 observés) sur celles qui ont réussi à produire des fondatrices (voir plus bas) produisent des mâles. Dans ce cas, ils émergent environ 91 à 196 jours après la fondation c'est à dire longtemps après l'émergence des ouvrières. Une semaine après leur émergence les mâles quittent le nid et n'y reviennent plus. Entre 10h00 et 16h00 on les retrouve entrain de marquer et défendre des territoires sous les arbres (obs. pers.). Ce comportement décrit chez certaines espèces de guêpes sociales primitives comme les espèces de la sous famille de Stenogastrinae (Turillazzi 1991,) ou des Polistinae (Gadagkar 1991, Reeve 1991) et appelé comportement de patrouille est une des stratégies adoptées par les mâles pour s'accoupler avec des femelles qui viendront fourrager dans leur territoire.

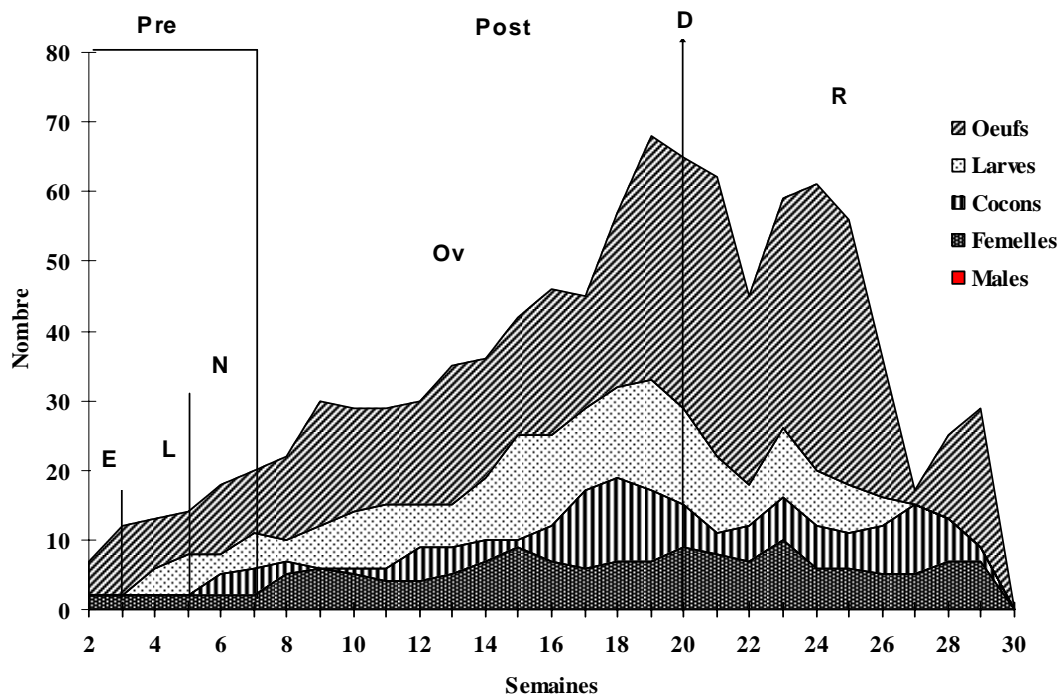


Figure 8 : Cycle Biologique de *Belonogaster j. juncea*; **O** = stade oeuf, **L** = stade larvaire, **N** = stage nymphal, **Ov** = stade ouvrière, **Pre** = phase de pré-émergence, **Post** = phase de post-émergence, **D** = disparition de la femelle dominante. **R** = stade sexué. Aucun individu mâle n'a été produit dans cette colonie. Le début du stade sexué est donc déterminé par la date de disparition de la dominante.

Le développement de la colonie suit un cycle classique passant par un stade "ouvrière" pour finir par un stade sexué (fig. 8). Chez les colonies qui produisent des mâles, leur apparition indique le début du stade sexué mais chez celles qui ne produisent pas d'individus mâles le début du stade sexué est déterminé par la date de disparition de la dominante suite à laquelle (voir plus bas) certaines femelles quittent le nid pour aller fonder une nouvelle colonie.

La femelle dominante abandonne la colonie environ 77 à 196 jours après la fondation c'est à dire juste après l'émergence des individus mâles et bien après la disparition des femelles associées. Cette période représente la durée complète d'un cycle de la colonie qui est d'environ 6,5 mois. Après la disparition de la dominante, les autres femelles présentes passent beaucoup de temps à se battre pour la remplacer, de sorte que la fréquence des comportements agressifs augmente considérablement (fig. 2). Suite à cette bataille certaines femelles quittent le nid natal pour fonder leur propre colonie à proximité. Dans la majorité des cas (6 cas sur 8) le nid est complètement abandonné mais il peut arriver que certaines femelles restent sur ce "nid natal" et relancent un nouveau cycle de développement. De cette façon, plusieurs cycles peuvent se réaliser sur le même nid (avec un maximum de 4 cycles observés, fig. 9). Après la

disparition de la femelle dominante, dans la majorité des cas (5 cas sur 6 observés) le couvain n'est plus entretenu et se dessèche. On note une baisse drastique de la quantité de couvain présent dans le nid (fig. 9). Dans des rares cas (1 cas sur 6 observés), la baisse n'est pas observée, illustrant ainsi une succession de femelles dominantes à la tête de la colonie ("polygynie sérielle") telle que celle décrite chez d'autres espèces de guêpes tropicales. Les femelles de remplacement sont âgées de 7 à 28 jours et ne sont jamais les plus âgées de la colonie. Leur présence à la tête de la colonie varie de 63 à 186 jours.

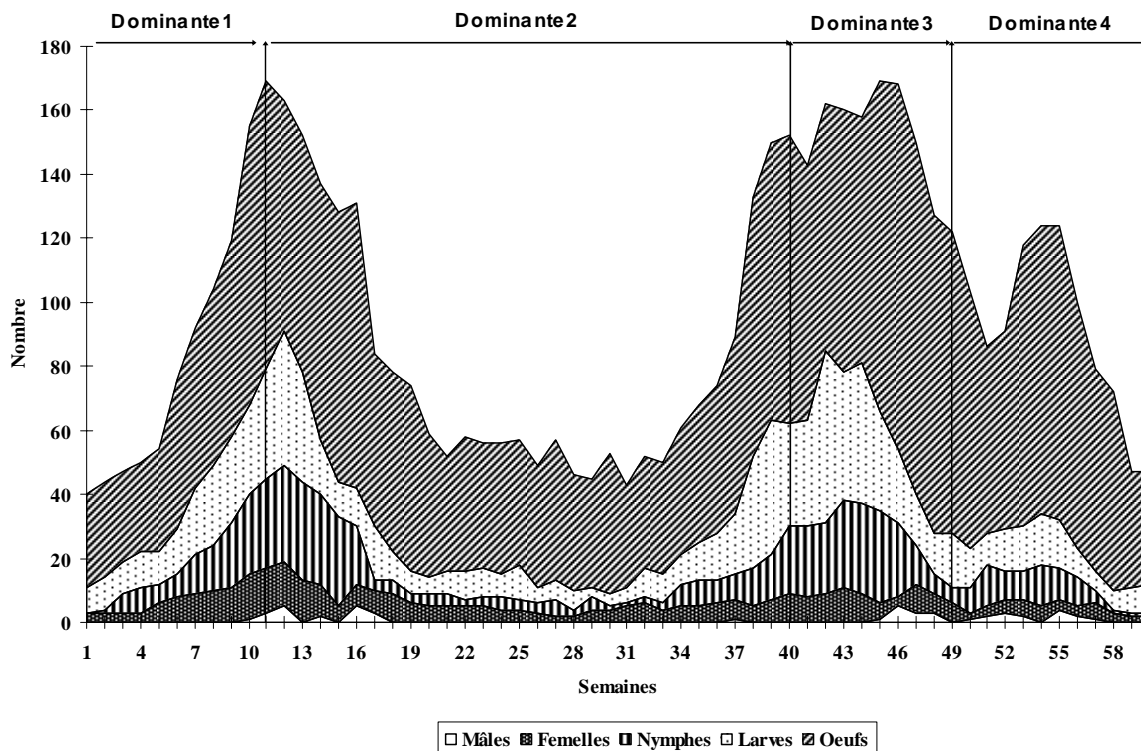


Figure 9: Cycle Biologique de *Belonogaster j. juncea*. Plusieurs cycles peuvent se répéter sur le même nid. Dans le cas présenté ici, trois cycles se sont succédés. Entre dominante2 et dominante3 il n'y a pas eu déclin du nombre de stades immatures illustrant ainsi le phénomène de polygynie sérielle.

La distinction entre ouvrières et future fondatrice n'est pas évidente. Seules les femelles qui quittent leur nid natal pour fonder ou participer aux fondations de nouvelles colonies sont considérées comme sexuées (donc à postériori). Seules les colonies fondées par associations ont réussi à produire des individus qui ont fondé d'autres colonies par la suite (sexués). La productivité totale des colonies, estimée par le nombre d'imagos, varie de 3 à 106 individus (moyenne : $25,1 \pm 27,78$; $n = 12$). Seulement cinq colonies sur huit (arrivées au stade sexué) ont pu produire des mâles. La productivité totale de ces huit colonies est de 272 individus comprenant 18 mâles et 254 femelles. Le sex-ratio femelles : mâles qui varie d'une colonie à l'autre, est largement biaisé en faveur des femelles. Sa valeur globale est de 14,11 :1.

I.6- Evolution du comportement social chez *B. j. juncea*

Au terme de la revue des données actuelles, il ressort que chez *B. j. juncea* tout comme chez les autres espèces de guêpes primitivement eusociales, les femelles qui s'associent pour fonder les colonies seraient capables de se reproduire et que celles qui adoptent le rôle de subordonnées sacrifient leur propre reproduction et se comportent de façon altruiste envers d'autres femelles. Les femelles des colonies de post-émergence (ouvrières) ne sont pas considérées dans la discussion qui suit car nous ne disposons pas de suffisamment de données pour tirer une conclusion sur leur potentialité de reproduction. Parmi les hypothèses et théories proposées plus haut pour expliquer de façon générale le comportement d'altruisme de reproduction chez les insectes sociaux, quelles sont celles qui peuvent être vérifiées par les données disponibles actuellement chez *B. j. juncea* ? En d'autres termes quels paramètres ou facteurs prédisposent - ils cette espèce à l'altruisme de reproduction ou au comportement de coopération ?

I.6.1 – Prédipositions génétiques

La fondation des nouvelles colonies à proximité et par association de femelles originaires du même nid natal indique qu'elles seraient génétiquement proches. Les fondations étant fonctionnellement monogynes, les femelles subordonnées élèveraient leurs nièces avec lesquelles elles partageraient environ 50% de gènes. Ce lien génétique ne se détériorerait pas car l'usurpation et la polygynie sérielle qui introduiraient plusieurs lignées matrimoniales dans la colonie et réduiraient ainsi le lien génétique entre individus est plutôt rare. Dans la majorité des cas les femelles dominantes disparaissent longtemps après les subordonnées indiquant que la femelle de remplacement serait une nièce. En plus les femelles de remplacement ne s'occupent pas de couvain de la précédente pondreuse indiquant que la lignée existante dans la colonie serait plus ou moins homogène. Le fort biais en faveur des femelles, du sex-ratio est en conformité avec les prédictions de la théorie de l'allocation des sexes et impliquerait un contrôle de ce sex-ratio par les ouvrières. Le sex-ratio, biaisé en faveur des femelles serait une conséquence du fort lien génétique entre les individus de la même colonie. La combinaison de ces facteurs laisse donc présager qu'il existerait chez *B. j. juncea* des prédispositions génétiques pour l'apparition et l'évolution de l'altruisme de reproduction. Mais des études complémentaires sur la structure génétique des colonies,

comme l'estimation par les méthodes de biologie moléculaire, du coefficient du lien génétique entre les fondatrices associées et entre les ouvrières des colonies de post-émergence, le test de reconnaissance active des congénères et les mécanismes impliqués, l'estimation de la polyandrie et du phénomène de partage de la reproduction entre les fondatrices associées seraient indispensables pour pouvoir tirer une conclusion définitive par rapport aux prédispositions génétiques chez *B. j. juncea*.

I.6.2 – Prédispositions écologiques

Le taux d'échec des fondations solitaires aussi fort dans la nature qu'en captivité et la rareté du phénomène d'usurpation qui est d'ailleurs orientée plus vers les fondations multiples montrent que d'autres paramètres que les facteurs écologiques détermineraient l'évolution du comportement d'association chez *B. j. juncea*. Néanmoins, le taux de survie est plus élevé pour des colonies par association et la productivité augmente en fonction du nombre de femelles associées. La fondation par association assurerait la survie de la colonie au moins jusqu'à la production d'au moins un individu adulte. Mais la productivité par femelle n'augmente pas significativement avec le nombre de femelles associées, ce qui suggère qu'il n'y aurait pas de gain de productivité pour une femelle qui s'associe aux autres. Ce qui est d'ailleurs déjà reporté chez *R. marginata* (Shakarad et Gadagkar 1993) et chez plusieurs espèces d'Hyménoptères (Michener 1964). Par conséquent, *B. j. juncea* ne présenterait pas de prédispositions écologiques pour l'évolution du comportement social. Puisque la majorité de femelles associées seraient capables de se reproduire directement, tout comme chez *R. marginata* l'opportunité de remplacer la femelle pondreuse s'il advenne qu'elle disparaisse pourrait constituer un argument écologique favorisant le comportement d'association. Seulement durant nos travaux, nous n'avons pas observé de cas de disparition de la dominante dans les colonies qui ont réussi à produire au moins un individu. Le rôle de la dominante dans la société qui lui permet de passer plus de temps sur le nid l'expose d'ailleurs moins que les femelles subordonnées. Les dominantes ont vécu toujours plus longtemps que les subordonnées. Par conséquent cet argument serait moins probable chez *B. j. juncea*.

I.6.3 – Prédispositions physiologiques

L'analyse des paramètres morphologiques et du statut ovarien chez les fondatrices associées montre que les dominantes sont légèrement plus grandes de taille que les

subordonnées et que la majorité d'individus est fécondée et par conséquent capable de pondre des œufs fertiles, mais les dominantes ont des ovaires plus développés. Jusqu'à maintenant, nous n'avons aucune donnée permettant d'affirmer que ces différences seraient le résultat d'une alimentation différentielle des larves, mais la taille des individus contribuerait au choix de sa stratégie de reproduction. Pendant le combat pour remplacer la dominante disparue, les femelles de petites tailles perdraient facilement et resteraient subordonnées. Alors que les femelles de grandes tailles auraient une forte probabilité de gagner et dans le cas contraire, elles quitteraient facilement le nid natal pour fonder leur propre colonie. D'ailleurs les femelles qui quittent assez tôt le nid natal pour initier de nouvelles colonies ont plus de chance de se reproduire directement car les données actuelles montrent que les usurpations sont rares et que les femelles qui initient les colonies gardent toujours la position de dominante. Certaines de ces femelles qui ont quitté le nid tôt mais qui par la suite n'ont pas pu maintenir leur colonie, reviennent se joindre aux autres et gardent le rôle de subordonnées. Les facteurs qui poussent ces femelles à l'abandon ne sont pas connus. Leurs ovaires qui étaient déjà développés vont subir une régression suite à leur rôle de subordonnées. Les données actuelles nous permettent de penser qu'il existerait chez *B. j. juncea* des prédispositions physiologiques pour l'évolution du comportement d'association. Mais des études complémentaires au cours desquelles on testerait l'habileté de chaque femelle associée à construire un nid et à pondre un œuf telles que réalisées chez *R. marginata* (Gadagkar *et al.* 1988, 1990) permettront de mieux illustrer cette prédisposition.

I.6.4 – Prédispositions démographiques

Le fort taux d'échec des fondations solitaires dans la nature comme en captivité en excluant l'implication des facteurs écologiques dans l'évolution du comportement d'association chez *B. j. juncea* dénoterait plutôt la faible probabilité que les fondatrices solitaires entretiennent le couvain jusqu'au stade adulte. La question fondamentale ici serait de savoir pourquoi cela. Est-ce un problème d'ergonomie ou tout simplement est-ce que ces femelles seraient incapables de vivre aussi longtemps pour élever leur progéniture? En fait le taux élevé d'échec des fondations solitaires semble ne pas être lié à leur mort mais plutôt à l'abandon. En fait au début beaucoup de femelles essayent de fonder leur propre colonie et c'est seulement lorsqu'elles ne sont pas rejointes par d'autres femelles qu'elles décident de quitter pour aller se joindre à d'autres? L'analyse future de la durée de vie des femelles solitaires comparée à celle des femelles en associations qui est d'ailleurs fortement

déterminée par le rôle joué dans l'association (les fourrageuses étant plus exposées à la prédation pendant la chasse) en relation avec la durée de développement du couvain (de l'œuf jusqu'à l'émergence) permettra d'éclaircir les idées.

I.6.5 – La théorie du biais reproducteur

La monogynie fonctionnelle et la rareté de l'oophagie suggèrent que la ponte directe est totalement biaisée en faveur de la femelle dominante et qu'elle ne donne aucune possibilité de ponte aux subordonnées. Les cas de remplacement précoce de la dominante par une subordonnée n'ayant pas été observés pendant notre étude. Le fort biais reproducteur dans les associations de fondatrices de *B. j. juncea* est en conformité avec les prédictions de la théorie du biais reproducteur qui prévoit un biais optimal chez les groupes avec un lien génétique élevé. Comme indiqué ci-dessus, des travaux complémentaires utilisant les méthodes de biologie moléculaire permettant de déterminer le nombre de lignées matrimoniales et d'allouer à chaque femelle associée son taux de reproduction directe dans la colonie, sont nécessaires pour confirmer notre conclusion par rapport à cette théorie.

I.7- Conclusions et perspectives sur l'évolution du comportement social chez *B. j. juncea*

Les informations actuelles sont encore insuffisantes pour tirer des conclusions définitives sur les précurseurs ou prédispositions du comportement social chez *B. j. juncea*. Mais des présomptions fortes vont vers des prédispositions génétiques, physiologiques et démographiques (faible probabilité pour les femelles solitaires d'entretenir le couvain jusqu'à émergence). Les prédispositions écologiques sont peu probables.

Le mérite de cette révision de l'état actuel des connaissances sur *B. j. juncea* est d'avoir permis de dégager clairement des axes de recherche future. Les résultats de cette recherche permettront d'ailleurs de confirmer les tendances actuelles par rapport aux facteurs prédisposant *B. j. juncea* à l'évolution du comportement social.

Le premier axe est l'analyse de la structure génétique des colonies (évaluation du lien génétique entre les femelles formant des colonies, détermination de la polyandrie, reconnaissance active des individus), ainsi que le partage possible de la reproduction entre femelles associées. Ces travaux nécessitent l'utilisation des méthodes modernes de génétique moléculaires (Réaction en chaîne de polymérase, ADN microsatellite) qui ne sont pas

disponibles dans notre institution. Une collaboration avec des laboratoires compétents est obligatoire.

Le deuxième axe est l'étude du déterminisme (pré-imaginal ou imaginal) des femelles dominantes et subordonnées et sa contribution à l'évolution du comportement altruiste. On devrait procéder par le test de l'habilité à construire un nid et à pondre un œuf par chaque femelle associée aux fondations ou des femelles émergeant fraîchement du nid (voir Gadagkar *et al.* 1988, 1990). Ceci pouvant se faire par isolement des individus ou par destructions des nids et observation de la reconstruction (Mead *et al.* 1995).

Des études poussées sur l'organisation sociale devraient se poursuivre et précisément des manipulations expérimentales comme l'enlèvement de la femelle dominante et ses conséquences sur l'organisation sociale.

Dans une perspective de comparaison de l'organisation et de l'évolution du comportement social, des travaux similaires sur d'autres genres (*Ropalidia* spp. et *Polistes* spp.) de guêpes sociales et d'autres espèces de *Belonogaster* (*B. j. colonialis*) qui se trouvent dans la même région pourraient être entrepris.

Le principal obstacle aux perspectives de ce thème de recherche concerne l'absence d'applicabilité. En effet, dans le contexte Africain la recherche est dominée par le concept "recherche pour le développement". Il s'avère très délicat et même risquant d'engager un étudiant en recherche fondamentale. Par contre la recherche pour le développement, même si elle ne permet pas la publication d'articles dans des revues internationales de bon niveau (facteur d'impact important), permet d'intégrer assez aisément nos étudiants dans le monde de travail.