

**UNIVERSITE PARIS-NORD
UFR LETTRES, SCIENCES DE L'HOMME ET DES SOCIETES**

**DIPLOME D'ETUDES APPROFONDIES
DE BIOLOGIE DU COMPORTEMENT**

(Responsable : Professeur C. BAUDOIN)

**Comportement des ouvrières vis-à-vis du couvain en cas de
situation de crise : perte de la reine chez
Odontomachus baurii et *Pachycondyla goeldii***

Par Damien DENIS

**Laboratoire d'Ethologie
Expérimentale et Comparée
Unité Associée au CNRS n°7025**

Directeur de stage :
Professeur **D. FRESNEAU**

Septembre 2001

**UNIVERSITE PARIS-NORD
UFR LETTRES, SCIENCES DE L'HOMME ET DES SOCIETES**

**DIPLOME D'ETUDES APPROFONDIES
DE BIOLOGIE DU COMPORTEMENT**

(Responsable : Professeur C. BAUDOIN)

**Comportement des ouvrières vis-à-vis du couvain en cas de
situation de crise : perte de la reine chez
Odontomachus baurii et *Pachycondyla goeldii***

Par Damien DENIS

**Laboratoire d'Ethologie
Expérimentale et Comparée
Unité Associée au CNRS n°7025**

Directeur de stage :
Professeur **D. FRESNEAU**

Septembre 2001

Je remercie Monsieur le Professeur C. BAUDOIN pour m'avoir accepté dans son D.E.A. ainsi que pour l'intérêt qu'il porte à ces étudiants.

Je remercie Monsieur le Professeur P. JAISSON pour m'avoir admis au sein de son équipe ainsi que pour la qualité de ces enseignements.

Je tiens particulièrement à remercier le Professeur D. FRESNEAU pour m'avoir accepté en tant que stagiaire, pour toute l'aide qu'il m'a apporté durant cette année ainsi que pour les grandes qualités morales dont il a fait preuve.

Mille mercis à Alain, Antoine, Fabien, Stéphane, pour l'aide apportée et les précieux conseils qu'ils m'ont donnés.

Merci à Cédric, Fabrice, Florence, Gille, Nicolas, Remi, Riviane, ainsi qu'à tous les membres des équipes rongeur et fourmi pour l'ambiance qu'ils font régner au laboratoire.

SOMMAIRE

1	INTRODUCTION	1
2	MATERIEL ET METHODE	6
2.1	ODONTOMACHUS BAURII	6
2.1.1	<i>Matériel biologique.</i>	6
2.1.2	<i>Expérience 1: isolement des ouvrières avec du couvain diploïde.</i>	6
2.1.3	<i>Expérience 2 : Elevage conjoint de couvain diploïde apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leur reine.</i>	6
2.1.4	<i>Expérience 3 : Elevage conjoint de couvain diploïde non apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leur reine.</i>	7
2.2	PACHYCONDYLA GOELDII	7
2.2.1	<i>Matériel biologique.</i>	7
2.2.2	<i>Production de sexuées femelles dans les colonies de P. goeldii ayant perdu leur reine.</i>	7
2.2.3	<i>Expérience 2 : Elevage conjoint de couvain diploïde apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leur reine.</i>	8
2.2.4	<i>Expérience 3 : Elevage conjoint de couvain diploïde non apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leur reine.</i>	8
2.2.5	<i>Influence du temps écoulé depuis la perte de la reine chez P. goeldii.</i>	8
2.3	TESTS STATISTIQUES.	8
3	RESULTATS	9
3.1	ODONTOMACHUS BAURII	9
3.1.1	<i>Expérience 1: isolement des ouvrières avec du couvain diploïde.</i>	9
3.1.2	<i>Expérience 2 : Elevage conjoint de couvain diploïde apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leur reine.</i>	10
3.1.3	<i>Expérience 3 : Elevage conjoint de couvain diploïde non apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leur reine.</i>	12
3.1.4	<i>Effet de l'apparentement.</i>	13
3.2	PACHYCONDYLA GOELDII	14
3.2.1	<i>Perte de la reine chez P. goeldii.</i>	14
3.2.2	<i>Expérience 2 : Élevage conjoint de couvain diploïde apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leurs reines.</i>	14
3.2.3	<i>Expérience 3 : Elevage conjoint de couvain diploïde non apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leur reine.</i>	15
3.2.4	<i>Influence de la durée écoulée depuis la perte de la reine chez P. goeldii.</i>	16
4	DISCUSSION	17
4.1	ODONTOMACHUS BAURII	17
4.1.1	<i>Le comportement d'ouvrières isolées de la reine chez O. baurii.</i>	17
4.1.2	<i>L'effet de l'apparentement chez O. baurii.</i>	18
4.2	PACHYCONDYLA GOELDII	19
4.2.1	<i>Le comportement des fourmis en cas de perte de la reine chez P. goeldii.</i>	19
4.2.2	<i>L'effet de l'apparentement chez P. goeldii.</i>	19
4.2.3	<i>Les mécanismes de la différenciation chez P. goeldii.</i>	20
4.3	POURQUOI CES DEUX STRATEGIES ?	20
5	BIBLIOGRAPHIE	23

1 INTRODUCTION

Les sociétés de fourmis présentent un avantage indéniable dans l'étude des mécanismes de l'évolution. Leurs diverses structures sociales et le succès adaptatif qui en découle permettent de tester de nombreuses théories évolutives. Les fourmis présentent comme chez les autres hyménoptères un grand nombre de particularités, une des plus importantes étant l'haplodiploïdie. Chez ces insectes, les mâles issus d'œufs non fécondés sont haploïdes tandis que les femelles issues d'œufs fécondés sont diploïdes (Hölldobler et Wilson 1990). L'haplodiploïdie des mâles entraîne au sein des colonies des coefficients d'apparentements (proportion moyenne de gènes partagés par 2 individus; communément appelée r) non symétriques, car ces mâles ne peuvent engendrer qu'un même clone de spermatozoïdes. Ainsi dans le cas d'une colonie de fourmis monogyne et monoandre, les ouvrières sœurs héritent de l'ensemble du génome du père et de la moitié de celui de leur mère, elles partagent donc en moyenne $\frac{3}{4}$ de leurs gènes. En revanche entre frères et sœurs, seule la moitié du génome de la mère est partagée. Le coefficient d'apparentement moyen descend alors à $\frac{1}{4}$ (Wilson 1953; Hölldobler et Wilson 1990).

L'eusocialité est définie par un ensemble de critères tel que l'élevage commun des jeunes, la superposition des générations ou encore la division du rôle reproducteur. Ainsi les colonies d'insectes eusociaux tels que les fourmis sont composées d'individus appartenant à deux castes morphologiquement et comportementalement différentes: la caste des sexués formée de mâles et de femelles ailés, capables de reproduction sexuée et une caste d'ouvrières rarement capables de pondre (Wilson 1953; Hölldobler et Wilson 1990).

Les hyménoptères sociaux ont longtemps représenté un problème majeur à la théorie de Darwin selon laquelle les organismes sont soumis à une sélection individuelle. Les individus sélectionnés transmettraient leurs caractères adaptatifs à leur descendance. Cependant, pourquoi chez les fourmis, les ouvrières a priori incapables de se reproduire n'étaient-elles pas contre sélectionnées ? Darwin ne put répondre à cette question qu'en émettant l'hypothèse d'une sélection familiale. C'est en 1964 qu'Hamilton proposa un modèle permettant d'expliquer les mécanismes de cette sélection familiale: la théorie de l'*inclusive fitness*. Selon lui, la *fitness* (valeur adaptative) d'un individu ne doit pas seulement se mesurer au nombre et à la survie de sa descendance directe. La capacité de cet individu à promouvoir la descendance d'un tiers fortement apparenté doit s'ajouter à sa *fitness* propre. Dans le cas des fourmis, l'action bénéfique des ouvrières envers leur reine est telle qu'elle s'effectue au détriment de leur propre reproduction, on parle alors d'altruisme. Le fort coefficient

d'apparemment moyen existant entre les ouvrières et les larves diploïdes sœurs qu'elles élèvent aurait permis aux fourmis primitives de développer des processus coopératifs leurs faisant atteindre l'eusocialité (Hamilton 1964a et b; Trivers et Hare 1976; Hölldobler et Wilson 1990).

Une reine de colonie monoandre partage en moyenne la moitié de ses gènes avec son couvain qu'il soit mâle ou femelle, alors que les ouvrières sont beaucoup plus apparentées avec le couvain femelle qu'avec le couvain mâle. Les intérêts apparemment contradictoires des reines et des ouvrières ont amené le problème de l'existence d'un conflit reine - ouvrière. Selon l'hypothèse nommée (*Relative Relatedness Hypothesis*), les individus formant la colonie privilégieraient la formation de sexués en fonction de la proportion de gènes qu'ils ont en commun (Boomsma et Grafen 1990; Sundström 1994). Ainsi les ouvrières privilégieraient plutôt la formation de sexuées femelles que celle de mâles tandis que les reines tendraient à obtenir une *sex ratio* 1:1. De nombreux arguments existent en faveur de cette hypothèse. Selon Trivers la *sex ratio* de la majorité des espèces de fourmis serait biaisée en faveur des femelles et atteindrait une valeur de 3:1. Il calcule cette *sex ratio* selon le poids investi dans l'un ou l'autre des sexes. Ainsi, il découvre qu'en moyenne la masse totale de sexuées femelles dans un nid est trois fois plus élevée que celle des mâles (Trivers et Hare 1976). Cela correspondrait à la sélection que doivent appliquer les ouvrières sur le couvain pour le favoriser de façon proportionnelle à la valeur du coefficient d'apparement partagé. Plus récemment des comparaisons de la *sex ratio* primaire (*ratio* des œufs au moment de la ponte par la reine) et de la *sex ratio* secondaire (*ratio* au moment de l'émergence des sexués, après avoir été soumis à l'influence des ouvrières), semble révéler chez les colonies monogynes de *Formica exsecta* des valeurs proches de celles attendues dans cette hypothèse, à savoir une *sex ratio* primaire de 1:1 et une *sex ratio* secondaire de 3:1 (Sundström et al. 1996). D'autres études ont donné des résultats similaires chez *Pheidole pallidula* et *Iridomyrmex humilis* (Aron et Passera 1994; Aron et al. 1994; Sundström 1994; Aron et al. 1996; Passera et Aron 1996). Autre constatation intéressante, les nids polygynes, (nids où la disparité des reines pondeuses amène les ouvrières à élever du couvain bien moins apparenté) auraient tendance à produire plus de mâles que de femelles à l'inverse des nids monogynes (Boomsma et Grafen 1991; Aron et al. 1996; Keller et al. 1996). De plus les nids de grands effectifs, où l'influence de la reine se trouve réduite devant celle des ouvrières, se spécialiseraient dans la production de femelles (Fresneau 1994).

Cependant d'autres études ont montré qu'au sein d'une même espèce des colonies de même taille produisaient préférentiellement des sexués mâles ou des sexuées femelles (Helms

et al. 2000). Il semble donc que d'autres paramètres soient à prendre en compte pour comprendre les ratios des sexués. Deux autres hypothèses développées par Nonacs (1986a) ; Crozier et Pamilo (1993) prennent en compte l'influence d'autres facteurs:

- la première est la disponibilité en ressources (*Resource Level Hypothesis*), les colonies de grandes tailles ou implantées dans un environnement riche produiraient des sexués femelles, ces dernières étant énergétiquement très coûteuses à produire (Nonacs 1986b).
- La seconde hypothèse (*Constant Mâle Hypothesis*) suppose, dans le cas d'espèces où les ouvrières pondent des œufs haploïdes malgré la présence de la reine, qu'une compétition entre les ouvrières pour la production de mâles les amènerait à élever préférentiellement leur couvain haploïde jusqu'à un certain seuil puis des sexués diploïdes seulement si les ressources le permettent (Frank 1987).

Durant la vie de la reine les ouvrières sont soumises à deux contraintes quant à la sélection qu'elles appliquent sur le couvain. D'abord elles sont généralement incapables de pondre car elles sont soumises à une inhibition phéromonale de la reine (Colombel 1971b; Dejean et Passera 1974; Vander Meer 1998). Cette inhibition s'explique par le conflit reine - ouvrières (Hölldobler et Wilson 1990; Vander Meer 1998). Ainsi seul le couvain provenant de la reine est mis à leur disposition. Il est de deux types: le couvain haploïde apparenté de $\frac{1}{4}$ avec les ouvrières et le diploïde apparenté de $\frac{3}{4}$ avec les ouvrières (Figure 1A). De plus ces dernières doivent assurer un renouvellement constant de nouvelles ouvrières afin de garantir la pérennité de la colonie. En prenant en compte ces paramètres la théorie (*Relative Relatedness Hypothesis*) prédit une préférence des ouvrières pour le couvain diploïde devant le couvain haploïde (Boomsma et Grafen 1990; Sundström 1994).

Après la perte de la reine, le conflit reine - ouvrières disparaît. Les ouvrières ne sont plus soumises à l'influence de la reine et accèdent à la ponte. Chez un grand nombre d'espèces, la disparition de la reine entraîne la mise en place d'un système de hiérarchie entre ouvrières. Ceci est observé par des contacts antennaires fréquents, des postures de soumission et une augmentation de la mortalité (*Odontomachus chelifer* Medeiros et al. 1992; *Pachycondyla apicalis* Dietemann et Peeters 2000). Dans les semaines suivant la mort de la reine une ouvrière est potentiellement confrontée à différents types de larves:

les larves diploïdes issues de la reine disparue, $r = \frac{3}{4}$,

les larves haploïdes issues de la reine disparue, $r = \frac{1}{4}$,

ses propres larves haploïdes, $r = \frac{1}{2}$,

enfin les larves issues d'autres ouvrières, $r = \frac{3}{8}$ (Figure 1B).

de colonie sans reine est condamné et assurer le renouvellement d'ouvrières n'est alors plus primordial. Ajoutons que la quantité d'œufs diploïdes est réduite et non renouvelable, ils deviennent une denrée rare à ne pas gaspiller. On s'attend donc à ce que le couvain diploïde soit élevé en sexuées femelles. Le développement des larves diploïdes en sexuées femelles a un autre intérêt pour les ouvrières pondreuses déjà existantes dans le nid, elles éviteraient ainsi l'émergence de nouvelles ouvrières concurrentes qui pondraient des œufs ayant un coefficient d'apparentement de $\frac{3}{8}$. Par contre pour les ouvrières n'ayant pas la capacité de pondre, les ouvrières pondreuses émergentes ne peuvent pas être considérées comme des concurrentes.

Nous tenterons donc au cours de cette étude d'observer les préférences des ouvrières vis-à-vis des différents types de couvain à la perte de la reine:

Y a-t-il une préférence entre le couvain haploïde et diploïde?

Le couvain diploïde émerge-t-il sous forme de sexuée femelle ou d'ouvrière ?

Nous pourrions alors vérifier si les prédictions faites se réalisent. **Nous tenterons aussi de vérifier si au-delà du coefficient d'apparentement inhérent au sexe, les ouvrières ont la capacité de discriminer les larves provenant de reines étrangères, donc non apparentées.**

Nous avons décidé de travailler sur des fourmis appartenant à la sous-famille des *Ponerinae*. Dans cette sous-famille le faible dimorphisme existant entre les sexuées femelles et les ouvrières offre de nombreux avantages. D'abord il permet aux ouvrières de garder la capacité de pondre des œufs haploïdes. En effet contrairement à certaines ouvrières d'espèces plus dérivées dont la totalité des appareils génitaux ont disparu, les ouvrières de cette sous-famille gardent la capacité physique de pondre. De plus le faible investissement nutritif supplémentaire que demande la formation de sexuées femelles permet de diminuer l'effet de l'alimentation sur la différenciation du couvain diploïde. Enfin certaines *Ponerinae* ont la particularité de pouvoir élever des sexués avec un nombre très réduit d'ouvrières (*Ectatomma ruidum*, Leclerc et Fresneau, communication personnelle). Ceci est un caractère important car il permet de travailler sur de petits échantillons moins coûteux en matériel biologique mais restant représentatif de l'évolution de nids plus conséquents. Les espèces étudiées doivent être monogynes et monoandres afin que nous puissions connaître les coefficients d'apparentement moyen qui lient chacun des individus entre eux sans avoir à recourir à des méthodes coûteuses de biochimie. La première espèce utilisée est *Odontomachus baurii*, espèce formant des colonies réduites présentes dans les litières des forêts tropicales (Emery 1893; Jaffe et Latke 1994). La seconde espèce est *Pachycondyla goeldii*, espèce vivant dans les épiphytes en bordure de forêts tropicales (Dejean et al. 1996; Orivel et al. 1996; Orivel et al. 1998).

2 MATERIEL ET METHODE

2.1 *Odontomachus baurii*

2.1.1 Matériel biologique.

Six reines fondatrices d'*Odontomachus baurii* ont été récoltées à Rio Claro au Brésil en décembre 1999. Les colonies complètes qui en sont issues ont été élevées en laboratoire à une température de $29 \pm 2^\circ\text{C}$ et une humidité de $70 \pm 10\%$ dans des nids artificiels standards (Fresneau 1994). Ces nids sont constitués de 2 parties (nid en plâtre et aire de chasse en plastique) reliées par un tube. Les colonies sont nourries 3 fois par semaine dans leur aire de chasse avec un mélange de pommes hachées et de miel ainsi que des larves vivantes de *Tribolium* ou de grillons.

2.1.2 Expérience 1: isolement des ouvrières avec du couvain diploïde.

Afin d'évaluer l'influence de la perte de la reine dans les colonies nous suivrons le protocole suivant :

- 5 lots de 30 à 40 ouvrières sont prélevés de façon aléatoire dans le nid et l'aire de chasse (**étiquetés OB a 1 à 5**). Ils sont isolés avec du couvain diploïde issu de leur reine respective.
- Le couvain utilisé est constitué de 25 larves (5 dans chacune des 5 tailles observées) de 2 piles d'œufs (environ 20 œufs) et 10 cocons.
- Nous observons 3 fois par semaine la qualité des diploïdes émergents: ouvrière ou sexuée femelle, ainsi que de la date des premières pontes haploïdes des ouvrières.
- Même observation dans les 6 nids témoins avec reine.

Afin d'observer l'influence de la quantité d'ouvrières les mêmes tests sont réalisés avec 3 lots de 80 ouvrières (**étiquetés OB b 1 à 3**).

2.1.3 Expérience 2 : Elevage conjoint de couvain diploïde apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leur reine.

- 5 lots de 30 à 40 ouvrières (**étiquetés OB c 1 à 5**) sont prélevés de façon aléatoire et isolés sans couvain.
- Nous attendons la ponte d'œufs haploïdes par les ouvrières dans chacun des lots. Si la ponte ne survient pas avant 2 mois nous rajoutons 4 pupes permettant l'émergence de jeunes ouvrières théoriquement plus aptes à pondre (Heinze et al. 1996; van Walsum et al. 1998).

- Une fois que 2 piles d'œufs haploïdes ont été pondues par les ouvrières nous rajoutons 2 piles d'œufs diploïdes apparentés (ils proviennent de la même reine que les ouvrières).
- Nous comptons le nombre d'émergents haploïdes et diploïdes 3 fois par semaine et un bilan cumulé est opéré au terme des manipulations.

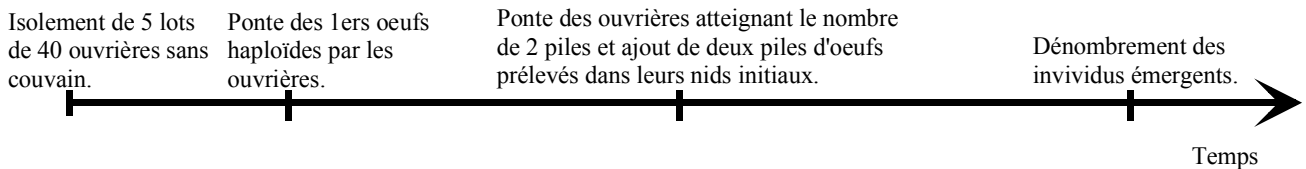


Figure 2 : chronologie de l'expérience 2

2.1.4 Expérience 3 : Elevage conjoint de couvain diploïde non apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leur reine.

5 lots de 30 à 40 ouvrières (étiquetés **OB d 1 à 5**) sont soumis au même protocole que l'expérience 2 avec pour seule différence la provenance des œufs diploïdes ajoutés. Les ouvrières et les œufs diploïdes ajoutés proviennent de reines différentes. Les œufs sont donc non apparentés aux ouvrières.

2.2 *Pachycondyla goeldii*

2.2.1 Matériel biologique.

- 5 Colonies de *Pachycondyla goeldii* ont été récoltées en Guyane, à Petit Saut dans une plantation de pamplemoussiers en juillet 1998. Une fois récoltées, ces colonies ont été élevées dans les conditions décrites précédemment. Au début du stage, nous avons constaté que sur les 5 nids d'origines, 3 avaient perdu leur reine.

2.2.2 Production de sexuées femelles dans les colonies de *P. goeldii* ayant perdu leur reine.

Disposant seulement de 2 nids avec reine, nous n'avons pas réitéré l'expérience 1 menée chez *O. baurii*. Après vérification des carnets d'élevage on a pu estimer que ces reines sont mortes à peu près à la même période, c'est à dire 5 mois avant l'expérimentation. Un inventaire complet de ces colonies a été effectué, les résultats ont alors été comparés avec les colonies ayant une reine.

2.2.3 Expérience 2 : Elevage conjoint de couvain diploïde apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leur reine.

Les mêmes tests que ceux utilisés sur *O. baurii* sont réutilisés chez *P. goeldii*: 3 lots de 20 ouvrières (**étiquetés PG a 1 à 3**) sont isolés puis sont soumis à l'ajout d'œufs diploïdes apparentés après leurs pontes.

2.2.4 Expérience 3 : Elevage conjoint de couvain diploïde non apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leur reine.

3 lots de 20 ouvrières (**étiquetés PG b 1 à 3**) sont isolés, nous ajoutons des œufs diploïdes non apparentés après la ponte de ces ouvrières. 2 de ces lots expérimentaux sont formés d'ouvrières ayant perdu leurs reines depuis une date indéterminée.

2.2.5 Influence du temps écoulé depuis la perte de la reine chez *P. goeldii*.

Afin de tester plus particulièrement ce paramètre nous introduisons de nouveau 2 piles d'œufs diploïdes apparentés dans 2 nids **PG a**. Pour cela nous attendons que l'ensemble des premiers œufs diploïdes injectés soient devenus des imagos (c'est à dire 86 jours). Nous vérifierons surtout l'émergence du couvain ajouté 86 jours après l'isolement des ouvrières.

2.3 Tests statistiques.

L'ensemble des tests réalisés ont pour but de comparer des moyennes. Les échantillons étaient réduits et leurs normalités n'étaient pas vérifiées. Nous devons utiliser un test exact et non paramétrique, le test de permutation est le plus adapté aux conditions d'applications.

3 RESULTATS

3.1 *Odontomachus baurii*

3.1.1 Expérience 1: isolement des ouvrières avec du couvain diploïde.

L'isolement d'ouvrières avec du couvain prélevé dans leurs nids permet d'observer l'influence de la présence de la reine sur le devenir de ce couvain.

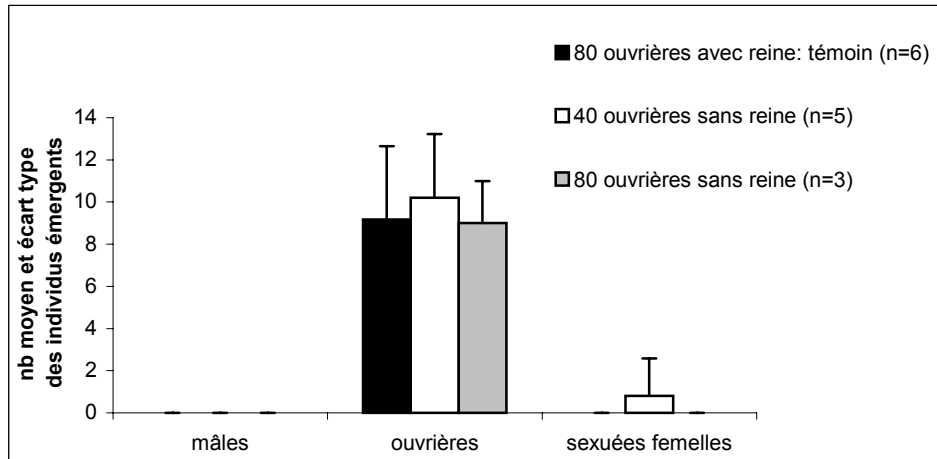


Figure 3 : émergences moyennes observées durant 7 semaines chez des lots d'ouvrières soumises ou non à l'influence de la reine. [NS entre les mâles, les ouvrières et les sexuées femelles]

Il semble donc qu'avec ou sans l'influence de la reine la quasi-totalité du couvain diploïde émerge sous forme d'ouvrières. Seul 1 lot de 40 ouvrières a produit 4 sexuées femelles. Notre hypothèse d'une orientation du couvain en sexuées femelles en l'absence de la reine ne semble pas validée chez cette espèce.

Observons maintenant la cinétique moyenne de ces émergences dans les lots de 40 ouvrières sans reine.

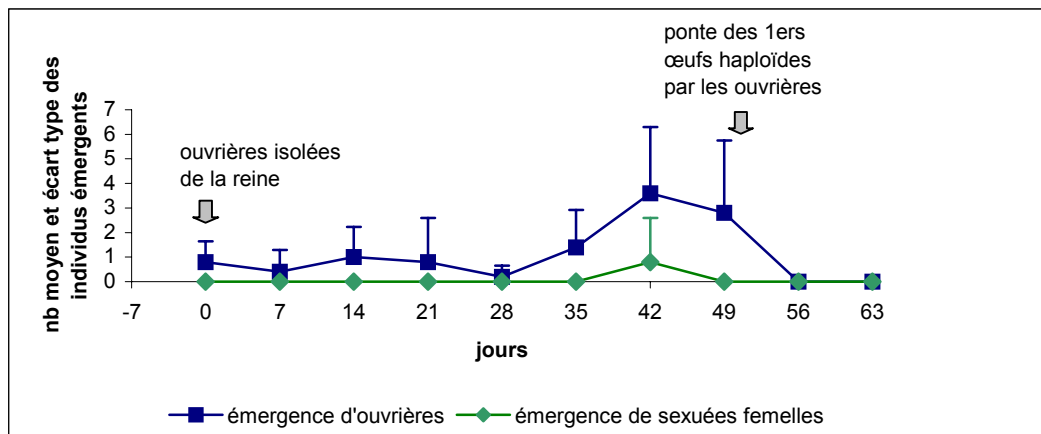


Figure 4 : cinétique moyenne de l'émergence après isolement de groupes de 40 ouvrières de leur reine chez *O. baurii* (n=5).

Nous n'avons observé aucune émergence de mâles dans l'ensemble de ces lots qu'ils soient isolés ou non de la reine. Soit la reine n'a produit que du couvain diploïde, soit elle produit aussi du couvain haploïde qui est détruit par les ouvrières. La durée moyenne nécessaire à l'émergence de la totalité du couvain diploïde est de $52,2 \pm 4,9$ jours. La durée nécessaire aux ouvrières avant de pondre leurs premiers œufs haploïdes est de $51,0 \pm 6,7$ jours. Ainsi les premiers œufs haploïdes sont pondus seulement après l'émergence de l'ensemble du couvain diploïde. On peut cependant se demander la raison pour laquelle les ouvrières ne pondent pas d'œufs haploïdes avant l'émergence des diploïdes. Il sera intéressant de déterminer les facteurs agissant sur la ponte des ouvrières.

3.1.2 Expérience 2 : Elevage conjoint de couvain diploïde apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leur reine.

Afin d'induire la ponte d'œufs haploïdes, des ouvrières sont isolées sans reine ni couvain (séries **OB c** et **OB d**). Cependant sur ces dix lots, 2 seulement ont été capables de pondre au bout de 27 et 37 jours. Nous avons rajouté 4 pupes dans les 8 autres lots qui n'ont pas pondu au bout de 2 mois d'isolement, nous attendions ainsi l'émergence de jeunes ouvrières théoriquement plus aptes à pondre. Celles-ci ont effectivement émergé en moins de 5 jours. Les premiers œufs haploïdes apparaissent en moyenne 10 jours après l'ajout des pupes. Le Tableau 1 récapitule certains paramètres permettant d'évaluer la ponte des ouvrières d'*O. baurii*.

	Nb de lots expérimentaux ayant pondu sans l'ajout de jeunes ouvrières.	Nb de lots expérimentaux ayant pondu après l'ajout de jeunes ouvrières.	Nb de lots expérimentaux n'ayant jamais pondu.
O. baurii (n=10)	2	6	2

Tableau 1 : quelques paramètres montrant la capacité de ponte d'œufs haploïdes par les ouvrières chez *O. baurii*.

2 nids n'ont jamais pondu malgré l'ajout de jeunes ouvrières. Les ouvrières ayant émergé sous l'influence de la reine semblent avoir beaucoup de difficulté à pondre. Ce seraient les ouvrières émergentes ajoutées qui pondraient majoritairement dans ces lots.

Les œufs diploïdes apparentés sont ajoutés dans les nids expérimentaux dès que le nombre d'œufs pondus par les ouvrières se monte à 2 piles. Le temps requis par les ouvrières entre la ponte du premier œuf pondu et celle des 2 piles finales est de $16,71 \pm 4,8$ jours. Cependant les ouvrières continuent à pondre après l'ajout des œufs diploïdes. Nous ne devons prendre en compte que les mâles issus des 2 piles d'œufs haploïdes pondus avant l'ajout des œufs diploïdes. Donc nous ne prendrons en compte que les mâles émergents dans un laps de temps similaire à celui qu'il a fallu aux ouvrières pour pondre les 2 piles d'œufs. Nous nous assurons ainsi que les œufs diploïdes et haploïdes comparés étaient à l'origine en même quantité dans les lots expérimentaux. Cependant il faut s'assurer que les premiers mâles émergents correspondent bien aux premiers œufs pondus par les ouvrières. Il n'y a pas de différence significative ($P = 0,51$) entre la durée requise par les mâles pour passer du stade œuf au stade imago dans les lots soumis à l'ajout d'œufs diploïdes apparentés ($n = 4$) et des lots semblables mais non soumis à l'ajout d'œufs ($n = 4$).

Remarquons aussi que les ouvrières émergent avant les mâles: les œufs diploïdes introduits ne peuvent être datés, ils sont en général plus avancés que les œufs haploïdes dont on a observé la ponte.

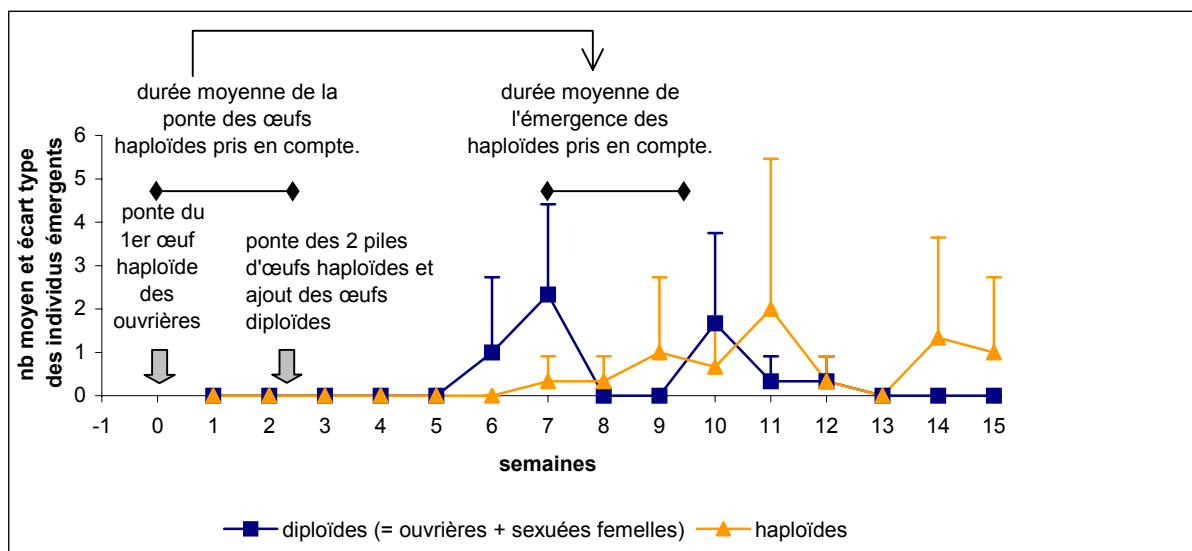


Figure 5 : cinétique moyenne de l'émergence des diploïdes et des haploïdes chez des groupes d'ouvrières isolées de leur reine puis mises en présence de leurs œufs haploïdes et d'œufs diploïdes apparentés ($n = 4$).

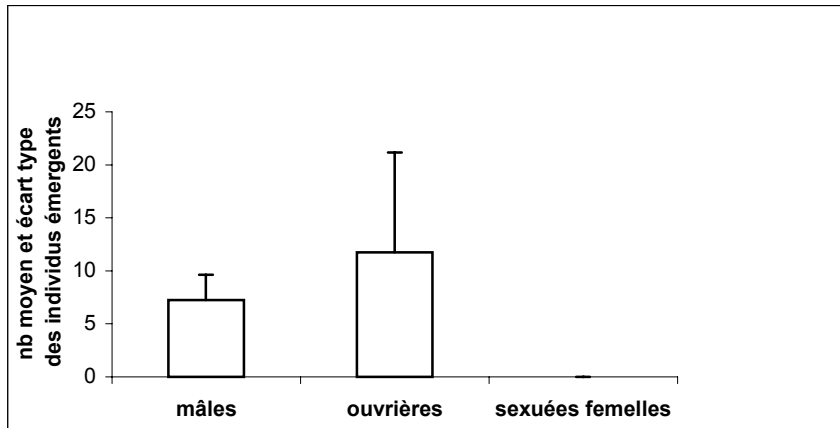


Figure 6 : émergences finales constatées chez les groupes d'ouvrières isolées de leur reine et soumises à l'ajout d'œufs diploïdes apparentés (n = 4). [NS entre haploïdes (= mâles) et diploïdes (= ouvrières + sexuées femelles); P = 0,03 entre les ouvrières et les sexuées femelles]

Les individus haploïdes et diploïdes émergent en quantité équivalente, cependant la totalité des diploïdes émergents sont des ouvrières. Les ouvrières ne semblent pas plus s'occuper du couvain diploïde et ne le différencie pas en sexuées femelles. Notre hypothèse d'un choix des ouvrières en faveur du couvain le plus apparenté n'est là encore pas vérifié chez cette espèce.

3.1.3 Expérience 3 : Elevage conjoint de couvain diploïde non apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leur reine.

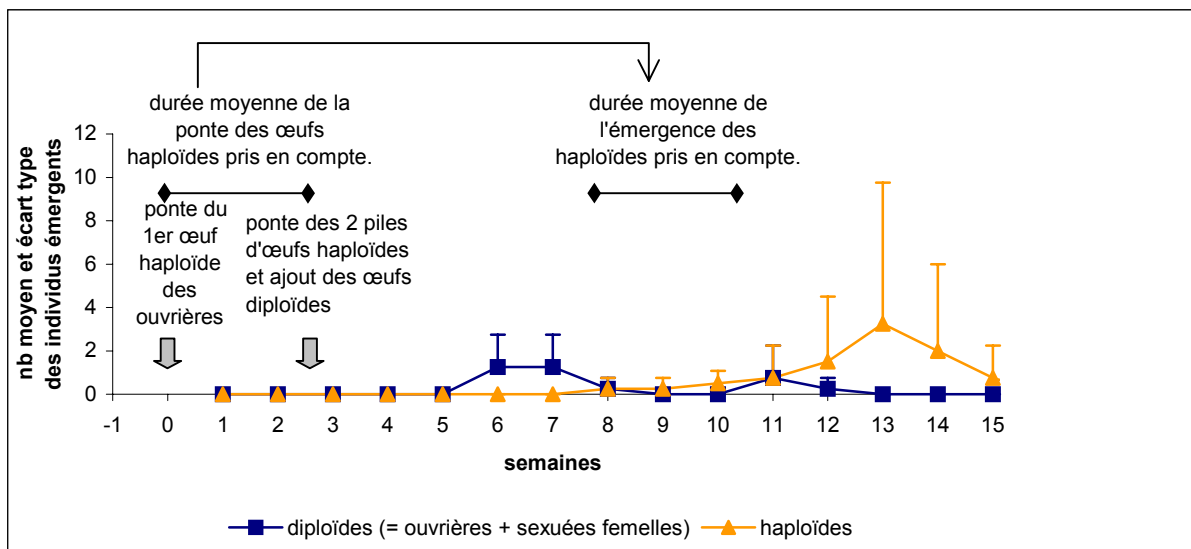


Figure 7 : cinétique moyenne de l'émergence des diploïdes et des haploïdes dans des groupes d'ouvrières isolées de leur reine puis mises en présence de leurs œufs haploïdes et d'œufs diploïdes non apparentés (n = 4).

La cinétique des émergences en cas de rajout d'œufs diploïdes non apparentés dans des nids d'ouvrières sans reine est sensiblement la même que celle observée en cas de rajout d'œufs apparentés. Il est intéressant de constater que sur les 4 lots soumis à cette expérience 2

ont perdus la totalité du couvain une fois les œufs diploïdes ajoutés. Ils n'ont pas pondu à nouveau depuis lors. Dans les 2 lots ayant continué à élever le couvain, la durée de maturation des mâles est non significativement différente de celle observée dans les lots non soumis à l'ajout de couvain ($P = 0,66$). Voici les émergences constatées dans ces nids:

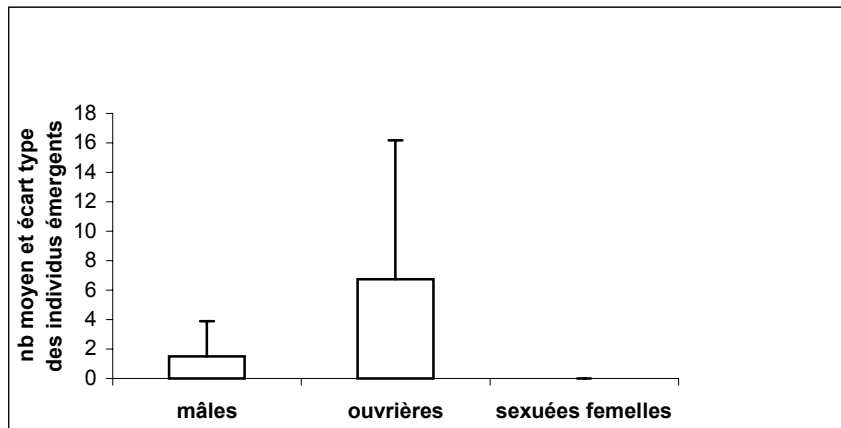


Figure 8: émergences finales constatées dans les groupes d'ouvrières isolées de leur reine et soumises à l'ajout d'œufs diploïdes non apparentés ($n = 4$). [NS entre haploïdes (= mâles) et diploïdes (= ouvrières + sexuées femelles); NS entre les ouvrières et les sexuées femelles]

3.1.4 Effet de l'apparementement.

Dans les deux types d'expériences, qu'il y ait rajout d'œufs diploïdes apparentés ou non, les mâles émergents partagent toujours $\frac{1}{2}$ de leurs gènes avec les ouvrières pondeuses et $\frac{3}{8}$ avec les autres. Par contre les ouvrières partagent $\frac{3}{4}$ de leurs gènes avec le couvain diploïde quand il provient d'œufs apparentés et ne partagent aucun gène avec le couvain issu d'œufs non apparentés. On s'attendrait donc à ce que les ouvrières soumises à l'ajout d'œufs non apparentés détruisent le couvain diploïde et que le nombre de mâles reste constant dans les deux expériences. Les résultats obtenus sont difficilement exploitables car sur les 4 lots soumis à l'ajout de couvain non apparenté, 2 ont perdu l'ensemble du couvain, 1 lot a développé 20 ouvrières contre 5 mâles, et 1 autre 7 ouvrières contre 1 mâle. Ce que l'on peut dire c'est que l'ajout d'œufs non apparentés semble perturber les ouvrières mais la réponse comportementale des ouvrières semble inadaptée à la situation.

3.2 *Pachycondyla goeldii*

Le nombre de nids avec reine n'étant que de 2 il n'a pas été possible d'utiliser de tests statistiques. Les résultats étant suffisamment flagrants, nous avons décidé de les présenter malgré tout.

3.2.1 Perte de la reine chez *P. goeldii*.

NID	Reine	Ouvrières	Sexuées femelles	mâles	larves + pupes	œufs
PG 1	1	120	0	20	40	50
PG 2	1	180	0	0	60	50
PG 3	0	13	9	8	10	10
PG 4	0	30	6	13	20	20
PG 5	0	34	7	16	20	20

Tableau 2 : inventaire des 5 colonies de *P. goeldii* avant toute manipulation.

Durant les 6 mois de manipulation aucune émergence de sexuées femelles n'a été constatée dans les nids avec reines.

3.2.2 Expérience 2 : Élevage conjoint de couvain diploïde apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leurs reines.

Comme pour *O. baurii* il a fallu déclencher la ponte des ouvrières en les isolant et là encore la ponte de ces ouvrières anciennement soumises à l'influence de la reine n'a pas été systématique. Sur les 4 lots isolés de leur reine seuls 2 ont pondu au bout de 22 et 43 jours. Douze jours après l'ajout de 4 pupes dans les 2 lots restants (n'ayant pas pondu avant 2 mois) nous avons observé la ponte d'œufs haploïdes.

	Nb de lots expérimentaux ayant pondu sans l'ajout de jeunes ouvrières.	Nb de lots expérimentaux ayant pondu après l'ajout de jeunes ouvrières.	Nb de lots expérimentaux n'ayant jamais pondu.
<i>P. goeldii</i> (n=4)	2	2	0

Tableau 3 : quelques paramètres montrant la capacité de ponte d'œufs haploïdes par les ouvrières chez *P. goeldii*

On remarque encore une certaine incapacité de ponte des ouvrières ayant émergé sous l'influence de la reine. Le temps requis par les ouvrières entre la ponte du premier œuf haploïde et les 2 piles finales est de $6,1 \pm 1,5$ jours.

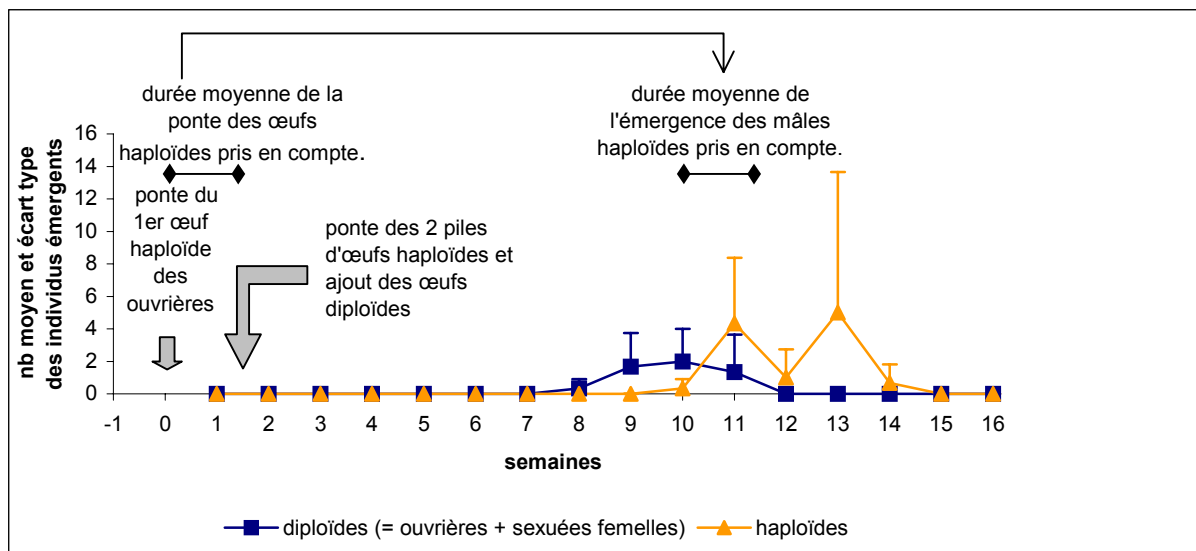


Figure 9 : cinétique moyenne de l'émergence des diploïdes et des haploïdes dans des groupes d'ouvrières isolées de leur reine puis mises en présence de leurs œufs haploïdes et d'œufs diploïdes apparentés (n = 3)

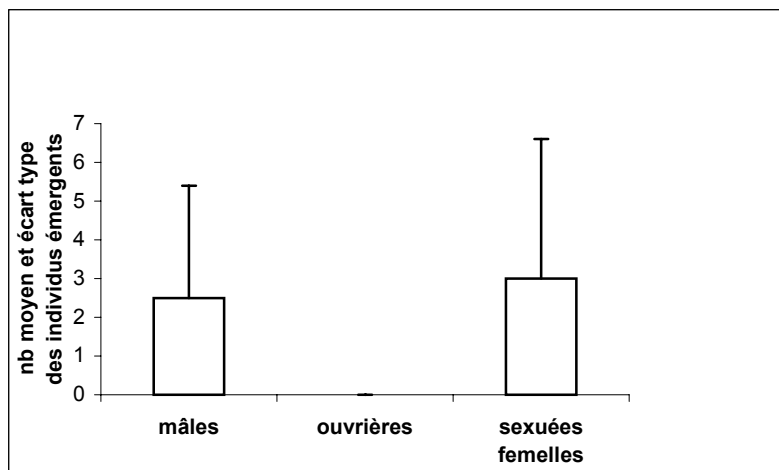


Figure 10 : émergences finales constatées dans les groupes d'ouvrières isolées de leur reine et soumises à l'ajout d'œufs diploïdes apparentés (n = 3).

Les individus haploïdes et diploïdes émergent en quantité équivalente, cependant la totalité des diploïdes émergents sont des sexuées femelles. Dans cette espèce l'hypothèse d'une orientation préférentielle du couvain diploïde en sexuées femelles à la perte de la reine semble se vérifier. Par contre, aucune différence dans le nombre d'individus émergents n'est observée entre le couvain haploïde et diploïde.

3.2.3 Expérience 3 : Elevage conjoint de couvain diploïde non apparenté et haploïde par des ouvrières isolées de leur reine.

Le nombre réduit de colonies nous ayant obligé à faire ces tests en majorité sur des ouvrières ayant perdu leur reine depuis une durée non contrôlée. Au vu de l'influence que semble induire le paramètre "date de la perte de la reine" nous avons préféré ne pas présenter

ces résultats. Nous nous concentrerons plutôt sur l'influence de la durée écoulée depuis la perte de la reine.

3.2.4 Influence de la durée écoulée depuis la perte de la reine chez *P. goeldii*.

Nous avons ajouté des œufs diploïdes apparentés après l'émergence de la totalité du couvain diploïde précédemment introduit. Ceci a été réalisé dans 2 des lots soumis à l'expérience 2. On obtient les résultats suivants:

temps écoulé entre l'isolement des ouvrières et l'ajout des œufs diploïdes	sexuées femelles	ouvrières	% sexuées femelles
44 jours	5,5 ± 3,5	0,0 ± 0,0	100%
86 jours	0,0 ± 0,0	5,0 ± 1,4	0%

Tableau 4 : comparaison du type de diploïde émergent en fonction de la date à laquelle les œufs diploïdes ont été ajoutés (n = 2).

4 DISCUSSION

4.1 *Odontomachus baurii*

4.1.1 Le comportement d'ouvrières isolées de la reine chez *O. baurii*.

L'isolement d'ouvrières avec le couvain diploïde issu de leur reine représente un modèle expérimental de colonies ayant perdu leur reine. Sur les 5 groupes de 40 ouvrières isolées nous n'avons observé que l'émergence de 4 sexuées femelles et ceci uniquement dans 1 seul de ces nids. Aucune émergence de sexuée femelle n'a été observée dans les colonies avec reine. La théorie des ressources (*Resource Level Hypothesis*) prédit que les colonies doivent avoir un nombre suffisant d'ouvrières pour nourrir et obtenir la différenciation des larves diploïdes en sexuées femelles (Nonacs 1986b). Cependant l'augmentation du nombre d'ouvrières n'a pas donné de résultats plus probants. Même s'il est vrai que nos colonies expérimentales sont perturbées et que leur milieu diffère des conditions naturelles, il semble évident que la différenciation du couvain diploïde en sexuées femelles à la perte de la reine chez *O. baurii* est loin d'être systématique.

On n'observe pas de ponte avant l'émergence de la majorité des diploïdes chez les ouvrières isolées de leur reine. Cela est-il dû à un paramètre physiologique tel que le temps requis par les ouvrières pour acquérir la possibilité de pondre ? Ou plutôt à une destruction sélective du couvain issu des ouvrières en présence du couvain de la reine ?

Afin de mener les expériences 2 et 3, il a fallu induire la ponte des ouvrières. Nous attendions logiquement une production d'œufs haploïdes après avoir isolé des ouvrières de leur reine, or cela ne s'est pas produit à l'exception de 2 colonies où les ouvrières ont pondues au bout d'1 mois. Les ouvrières prélevées dans le nid semblent peu capables de pondre. Seul le rajout de pupes permettant l'émergence de jeunes ouvrières a permis d'obtenir des pontes en 10 jours dans six nids supplémentaires. Ce serait majoritairement les jeunes ouvrières ajoutées qui pondraient. D'autres études montrent que ce sont généralement les jeunes ouvrières qui pondent (*Odontomachus simillimus* van Walsum et al. 1998; *Pachycondyla villosa* Heinze et al. 1996).

L'élevage conjoint de couvain haploïde et diploïde par les ouvrières permet de vérifier leurs capacités de discrimination. Il ne met pas en évidence une préférence entre le couvain diploïde apparenté au $\frac{3}{4}$ et le couvain haploïde apparenté dans le meilleur des cas à $\frac{1}{2}$ avec les ouvrières, les 2 donnent une quantité d'imagos équivalente. Dans cette espèce la totalité des diploïdes atteignant le stade imago sont des ouvrières. La prédiction selon laquelle les

diploïdes émergents après la perte de la reine devraient être des sexuées femelles ne semble pas se vérifier chez cette espèce. Il est possible que les œufs soient prédéterminés dès la ponte (Colombel 1974; Colombel 1978; Passera 1984). N'y aurait-il pas ici un plus grand intérêt à favoriser l'émergence d'ouvrières plutôt que de sexuées femelles?

Il faut garder en mémoire qu'à la perte de la reine des phénomènes de hiérarchie se mettent en place, (*Odontomachus chelifer*, Medeiros et al. 1992; *Pachycondyla apicalis*, Dietemann et Peeters 2000), ainsi peu d'ouvrières ont accès à la ponte. Il faudrait distinguer ici deux cas de figures parmi les ouvrières des colonies expérimentales. Dans le cas des ouvrières pondeuses, les jeunes ouvrières émergentes capables de pondre sont de nouvelles concurrentes. Dans le cas des ouvrières non pondeuses la situation est différente car les œufs des jeunes pondeuses et des ouvrières pondeuses déjà existantes leurs sont génétiquement aussi proche. Ainsi à la perte de la reine les nouvelles ouvrières émergentes donneraient la possibilité aux ouvrières déjà existantes d'élever des larves mâles apparentées à $\frac{3}{8}$. Les ouvrières anciennement soumises à l'influence de la reine étant peu capables de pondre (Tableau 1) il semble intéressant de permettre l'émergence d'ouvrières pondeuses après la mort de la reine. Raisonnons différemment, ce qui compte ici est l'augmentation de la *fitness* de ces colonies en crise. Seul les individus capables de reproduction sexuée peuvent l'augmenter. La *fitness* des ouvrières augmente avec :

- 1) l'apparentement qu'elles ont avec ces reproducteurs
- 2) et la quantité de ces reproducteurs.

Dans cette espèce l'émergence de jeunes ouvrières permet la ponte sur une grande période d'œufs haploïdes certes moins apparentés que des œufs diploïdes mais en quantité bien plus importante. Ne vaut-il pas mieux produire un grand nombre de reproducteurs apparentés à $\frac{3}{8}$ qu'un petit nombre de reproducteurs apparentés à $\frac{3}{4}$? D'autres espèces de *Ponerinae* utilisent des stratégies totalement différentes c'est le cas de *Pachycondyla goeldii*.

4.1.2 L'effet de l'apparentement chez *O. baurii*.

Le sexe du couvain chez ces fourmis étant déterminé par son niveau de ploïdie, tout choix des ouvrières envers un sexe implique un choix en fonction du coefficient d'apparentement moyen. Cependant il est aussi possible de faire varier artificiellement le coefficient d'apparentement moyen en donnant des œufs d'une colonie A à des ouvrières d'une colonie B. L'expérience 3 permet facilement de tester cet autre paramètre. D'autres études du même type ont tenté de montrer l'existence d'une sélection de parentèle, notamment chez les guêpes *Polistes fuscatus* (Wilson 1975, Gamboa et al. 1987). Les résultats obtenus montrent

une augmentation de la mortalité de l'ensemble du couvain dans les colonies soumises à l'ajout de couvain diploïde non apparenté par rapport à des colonies soumises à l'ajout de couvain diploïde apparenté. En effet dans 2 des colonies soumises à cette expérimentation nous avons observé la mort de la totalité du couvain. Il semble donc qu'il y ait une reconnaissance de ce non apparentement mais pas de réponses reflétant le coefficient d'apparentement moyen entre les ouvrières et le couvain ajouté, l'ajout d'œufs non apparentés semble avoir perturbé les ouvrières.

4.2 *Pachycondyla goeldii*

4.2.1 Le comportement des fourmis en cas de perte de la reine chez *P. goeldii*.

Le nombre de colonies de *P. goeldii* étant très restreint, il n'a pas été possible comme pour *O. baurii* d'isoler des ouvrières avec du couvain diploïde. Le dénombrement systématique du nombre de sexuées femelles dans chacune des colonies montre que les nids ayant perdu leur reine possèdent en moyenne 7,3 sexuées femelles contre 0 dans les colonies avec reine. Il semble donc qu'il y ait une différenciation du couvain diploïde en sexuées femelles en cas de perte de la reine dans cette espèce.

Sur les 4 lots d'ouvrières isolées de leur reine, 2 ont réussi à pondre sans l'ajout de pupes. De plus, l'ajout de pupes a permis d'obtenir des œufs dans l'ensemble des lots restants. Tout comme *O. baurii* il n'a pas été mis en évidence de choix entre le couvain diploïde et le couvain haploïde. La grande différence entre cette espèce et *O. baurii* réside dans la nature des diploïdes émergents. L'ensemble des individus diploïdes émergents dans ce dispositif expérimental sont des sexuées femelles. Dans cette espèce l'existence d'une prédestination des œufs diploïdes est donc peu probable. Ainsi *P. goeldii* semble avoir opté pour une autre stratégie que *O. baurii*. En cas de perte de la reine la totalité du couvain semble se développer en sexuées femelles. Il semble logique que les ouvrières donnent la capacité au couvain diploïde très apparenté d'accomplir la reproduction sexuée en le différenciant en sexuées femelles.

4.2.2 L'effet de l'apparentement chez *P. goeldii*.

La même manipulation que celle menée sur *O. baurii* devait être menée chez *P. goeldii*, cependant le nombre d'ouvrières dans les colonies avec reine n'étant pas suffisant, il a fallu utiliser dans 2 des 3 lots expérimentaux des ouvrières ayant perdu leur reine depuis une durée indéterminée. Le nid dans lequel la perte de la reine avait été provoquée a réagi comme les nids mis en présence d'œufs diploïdes apparentés, par contre les 2 autres colonies n'ont

produit que des haploïdes à l'exception d'un diploïde émergent sous la forme d'ouvrière. Ce résultat nous a obligé à chercher l'influence de la durée écoulée depuis la perte de la reine sur la différenciation du couvain diploïde.

4.2.3 Les mécanismes de la différenciation chez *P. goeldii*.

L'ajout d'œufs diploïdes apparentés dans 2 des lots soumis à l'expérience 2 (ayant déjà produit des sexuées femelles), mais cette fois 86 jours après la perte de la reine, donne des résultats surprenants: ces ouvrières qui n'avaient dans un premier temps produit que des sexuées femelles se mettent dans un second temps à ne produire que des ouvrières (Tableau 4). Il faut garder en mémoire que dans la situation naturelle il n'y aurait aucune chance d'avoir encore du couvain diploïde 86 jours après la perte de la reine. Il se pourrait donc que la capacité à élever des sexuées femelles à la perte de la reine ne soit que temporaire. Cette indication ouvre de nombreuses pistes sur les mécanismes permettant la différenciation du couvain diploïde.

4.3 Pourquoi ces deux stratégies ?

Les deux espèces étudiées semblent donc opter pour des stratégies radicalement opposées. La formation de sexuées femelles à la perte de la reine semble la stratégie la plus compréhensible. On peut se demander si la stratégie opposée possède des avantages. L'observation de colonies de *Pachycondyla apicalis*, espèce monogyne monoandre (Fresneau 1994; Dietemann et Fresneau, en cours de publication) a montré qu'elle se comportait comme *P. goeldii*. Nous avons donc cherché à comprendre quels étaient les facteurs qui pouvaient orienter les ouvrières vers l'une ou l'autre de ces stratégies.

Deux possibilités semblent s'offrir aux ouvrières en cas de perte de la reine :

- transformer le couvain diploïde restant en sexuées femelles, ce serait le cas de *P. goeldii* et de *P. Apicalis*,
- transformer le couvain diploïde restant en ouvrières pondueuses, ce serait le cas de *O. baurii*.

Le facteur qui conditionnerait le choix de telle ou telle stratégie serait la capacité de ponte des ouvrières ayant émergé sous l'influence de la reine (Tableau 1 et 3). Ainsi les ouvrières ayant la capacité de pondre à la mort de la reine transformeraient le couvain diploïde en sexuées femelles tout en pondant des œufs haploïdes. Elles maximiseraient alors leur *fitness* en créant une petite quantité de reproducteurs fortement apparentés: les sexuées femelles, ainsi qu'une grande quantité d'individus reproducteurs moins apparentés: les mâles comme semble le faire

P. goeldii (Figure 11B). En revanche les individus incapables de pondre augmenteraient leur *fitness* en permettant l'émergence d'ouvrières capables de pondre. Ici ce serait uniquement l'émergence des mâles issus de ces jeunes ouvrières pondeuses qui maximiserait la *fitness* (Figure 11A).

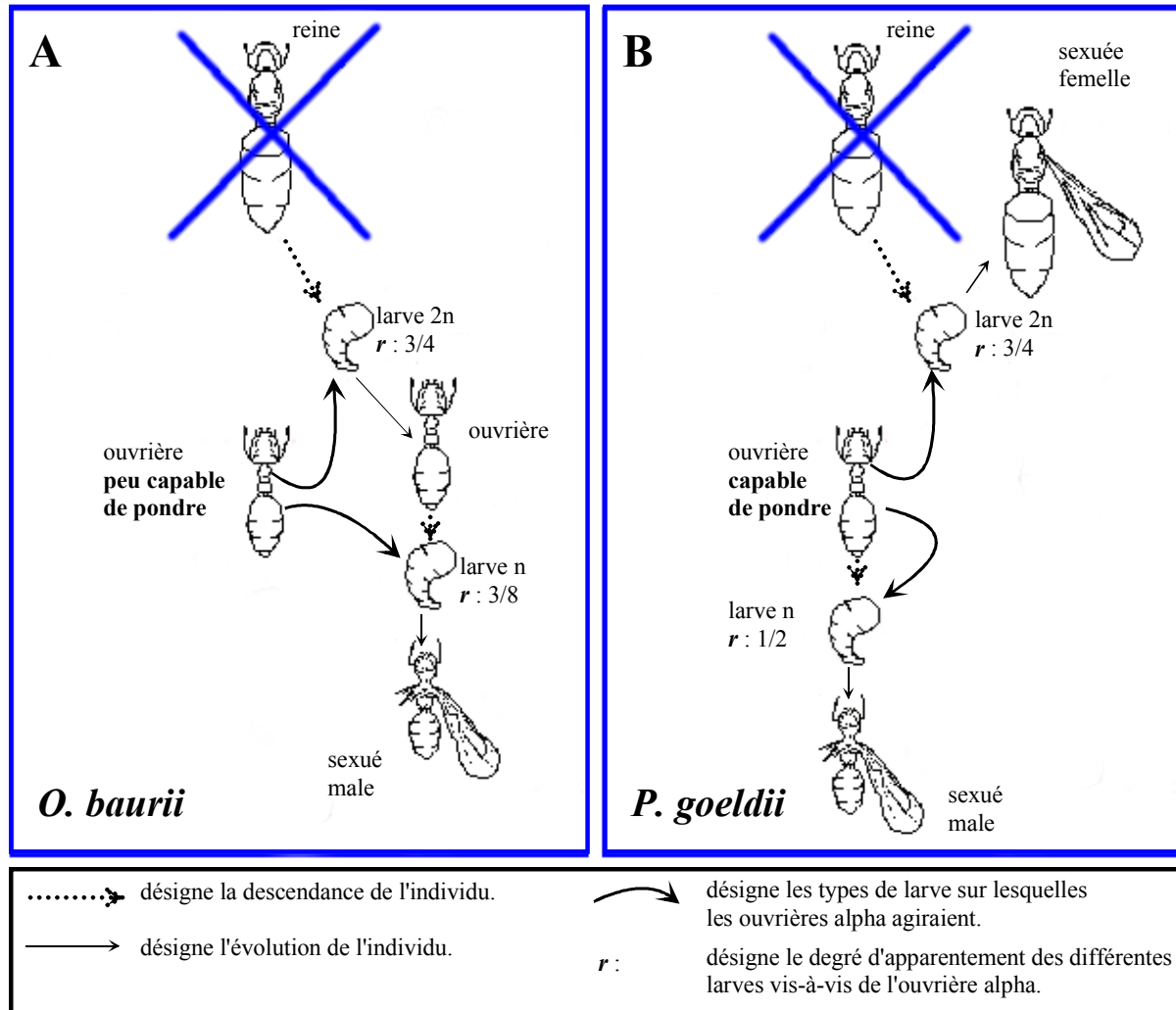


Figure 11 : Action des ouvrières sur le couvain diploïde en cas de perte de la reine chez les deux espèces étudiées, *O. baurii* à gauche (A) et *P. goeldii* à droite (B).

Pour résumer, les ouvrières déjà capables de pondre ne développeraient pas de nouvelles ouvrières pondeuses au profit de sexuées femelles maximisant ainsi la *fitness* tandis que les ouvrières incapables de pondre élèveraient des jeunes ouvrières capables de pondre à leur place en dépit de l'émergence de sexuées femelles.

L'augmentation de la *fitness* serait donc assurée avant tout par le développement d'un grand nombre de mâles, la différenciation de sexuées femelles serait plus accessoire. Il serait intéressant de rechercher une corrélation entre la capacité des vieilles ouvrières à pondre et le rapport sexuées femelles / ouvrières émergentes dans différentes espèces monogynes après la disparition de la reine.

Cette hypothèse pose de nombreuses questions, et leurs résolutions requièrent l'acquisition et l'utilisation de nombreuses techniques:

- La coloration du couvain est par exemple une technique fort intéressante pour ce type d'étude, elle permettrait de suivre l'évolution des larves des différents sexes dans les nids d'ouvrières sans reine. Nous avons tenté durant ce stage de colorer le couvain selon des techniques utilisées précédemment dans d'autres travaux (Hare 1988; Bourke 1994). Nous nous sommes alors rendu compte que ces colorations ne fonctionnaient que pour certaines espèces. L'utilisation de nouveau type de colorant tel que le bleu de comassie (colorant spécifique des protéines) n'a pas donné de résultats. La mise en place de colorant fonctionnant pour différentes espèces fera partie des techniques à mettre en application.
- La détermination des caryotypes des œufs de la reine permettrait une connaissance sans équivoque de la *sex ratio* primaire. Cette technique a déjà été utilisée par Aron chez *Solenopsis invicta* (Aron et al. 1995) cependant elle semble difficile à utiliser dans d'autres espèces. Là encore la mise en place d'une technique fonctionnant pour différentes espèces sera primordiale.
- La biologie moléculaire pourrait aussi apporter son aide par l'élaboration de marqueurs génétiques permettant d'affilier les mâles émergents aux ouvrières pondeuses.

Ces techniques permettraient d'observer minutieusement les phénomènes mis en place à la perte de la reine. Cependant au-delà de la compréhension des mécanismes il faudrait vérifier le fonctionnement des colonies dans des conditions naturelles. Des études de terrain devront établir le cycle de vie des espèces étudiées. Elles permettront de vérifier la participation réelle des sexués mâles et femelles provenant des colonies sans reine au cours des essaimages. L'étude des colonies ayant perdu leur reine est originale, elle n'a jamais réellement été réalisée. De plus le modèle *P. goeldii* a beaucoup d'intérêts pour ce type d'étude. La faible espérance de vie des reines de cette espèce (Orivel 2000) laisse présager une importance écologique et évolutive des colonies sans reine. Enfin le fait que cette espèce soit arboricole permet une récolte facile augmentant considérablement les chances de capturer la reine si elle est présente.

Notre étude se veut être une mise en place de modèle qui doit encore être perfectionné et qui pourrait être facilement généralisé à d'autres espèces.

5 BIBLIOGRAPHIE

- Aron S., Passera L.** (1994) Primary and secondary sex ratios in ants: Role of the queen and the workers. In: Lenoir A, Arnold G, Lepage M (eds) *Les Insectes Sociaux*. 12th Congress of the International Union for the Study of Social Insects, Paris, Sorbonne, 21-27 August 1994. Université Paris Nord, Paris, pp 78
- Aron S., Passera L., Keller L.** (1994) Queen-worker conflict over sex ratio: a comparison of primary and secondary sex ratios in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. *J. Evol. Biol.* **7**:403-418
- Aron S., Passera L., Keller L.** (1996) Conflits reines-ouvrières et variations de la sex-ratio chez *Pheidole pallidula*. *Actes Coll. Insect. Soc.* **10**:31-38
- Aron S., Vargo E. L., Passera L.** (1995) Primary and secondary sex ratios in monogyne colonies of the fire ant. *Anim. Behav.* **49**:749-757
- Boomsma J. J., Grafen A.** (1990) Intraspecific variation in ant sex ratios and the Trivers-Hare hypothesis. *Evolution* **44**:1026-1034
- Boomsma J. J., Grafen A.** (1991) Colony-level sex ratio selection in the eusocial Hymenoptera. *J. Evol. Biol.* **4**:383-407
- Bourke A. F. G.** (1994) Indiscriminate egg cannibalism and reproductive skew in a multiple-queen ant. *Proc. R. Soc. London Ser. B Biol. Sci.* **255**:55-59
- Colombel M. P.** (1971) Etude de l'inhibition de la ponte des ouvrières d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym. form. poneridae). *Acad Sci Paris C R Ser D* **272**:970-972
- Colombel P.** (1974) L' élevage artificiel du couvain d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym. Form. Ponerinae) et la différenciation trophogénique des ouvrières et des reines. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D* **279**:489 - 491
- Colombel P.** (1978) Biologie d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym., Form.). Déterminisme de la caste femelle. *Insect. Soc.* **25**:141-151
- Crozier R. H., Pamilo P.** (1993) Sex allocation in social insects: problems in prediction and estimation. In: Wrensch DL, Ebbert MA (eds) *Evolution and diversity of sex ratio in haploid insects and mites*. Chapman and Hall, New York, pp 369-383
- Dejean A., Orivel J., Corbara B.** (1996) Ant gardens induced by a ponerine ant in French Guiana. [abstract]. *Bull. Ecol. Soc. Am.* **77 (3 Suppl. Part 2)**:107
- Dejean A., Passera L.** (1974) Ponte des ouvrières et inhibition royale chez la fourmi *temnothorax recedens* (Nyl.) (Formicidae, Myrmicinae). *Insectes Soc.* **21**:343-355
- Dietemann V., Fresneau D.** (en cours de publication) Reproductive biology in queenright and orphaned colonies of the ponérine ant *Pachyconocyla apicalis*.

- Dietemann V., Peeters C.** (2000) Queen influence on the shift from trophic to reproductive eggs laid by workers of the ponerine ant *Pachycondyla apicalis*. *Insectes Sociaux* **47**:223-228
- Emery C.** (1893) Notice sur quelques fourmis des îles Galapagos. *Ann. Soc. Entomol. France* **62**:89-92
- Frank S. R.** (1987) Variable sex ratio among colonies of ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **20**:195-201
- Fresneau D.** (1994) Biologie et comportement social d'une fourmi ponerine neotropicale (*Pachycondyla apicalis*). Ph.D. Thesis, Université Paris XIII, 331 p.
- Gamboa G. J., Klahn J. E., Parman A. O., Ryan R. E.** (1987) Discrimination between nestmate and non-nestmate kin by social wasps (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera : Vespidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**:125-128
- Hamilton W. D.** (1964a) The genetical evolution of social behaviour. I. *J. Theor. Biol.* **7**:1-16
- Hamilton W. D.** (1964b) The genetical evolution of social behaviour. II. *J. Theor. Biol.* **7**:17-52
- Hare J. F.** (1988) A new method for marking ant larvae. *Psyche* **95**:299-307
- Heinze J., Trunzer B., Oliveira P. S., Hölldobler B.** (1996) Regulation of reproduction in the neotropical ponerine ant, *Pachycondyla villosa*. *J. Insect Behav.* **9**:441-450
- Helms K., Fewell J., Rissing S.** (2000) Sex ratio determination by queens and workers in the ant. *Anim. Behav.* **59**:523-527
- Herbers J. M.** (1984) Queen-worker conflict and eusocial evolution in a polygynous ant species. *Evolution* **38**:631 - 643
- Hölldobler B., Wilson E. O.** (1990) *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Jaffe K., Lattke J. E.** (1994) Ant fauna of the French and Venezuelan islands in the Caribbean. In: Williams DF (ed) *Exotic ants. Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder. xvii + 332 p., pp 181-190
- Keller L., Aron S., Passera L.** (1996) Inter-nest sex-ratio variation and male brood survival in the ant *Pheidole pallidula*. *Behav. Ecol.* **7**:292-298
- Light S. F.** (1942) The determination of the castes of social insects. *Q. Rev. Biol.* **17**:312-326
- Medeiros F. N. S., Lopes L. E., Moutinho P. R. S., Oliveira P. S., Hölldobler B.** (1992) Functional polygyny, agonistic interactions and reproductive dominance in the neotropical ant *Odontomachus chelifer* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology* **91**:134-146

- Nonacs P.** (1986a) Ant reproductive strategies and sex allocation theory. *Q. Rev. Biol.* **61**:1-21
- Nonacs P.** (1986b) Sex-ratio determination within colonies of ants. *Evolution* **40**:199-204
- Nonacs P., Carlin N. F.** (1990) When can ants discriminate the sex of brood? A new aspect of queen-worker conflict. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **87**:9670-9673
- Orivel J.** (2000) L'adaptation à la vie arboricole de la fourmi *Pachycondyla goeldii* (Hymenoptera : Ponerinae).
- Orivel J., Dejean A., Errard C.** (1998) Active role of two ponerine ants in the elaboration of ant gardens. *Biotropica* **30**:487-491
- Orivel J., Errard C., Dejean A.** (1996) La parabiose dans les jardins de fourmis. *Actes Coll. Insect. Soc.* **10**:11 -20
- Passera L.** (1984) L'organisation sociale des fourmis. Privat, Toulouse
- Passera L., Aron S.** (1996) La reconnaissance du sexe larvaire chez les fourmis : la fourmi d'Argentine et les larves mâles. *Actes Coll. Insect. Soc* **10**:39-45
- Sundström L.** (1994) Sex ratio bias, relatedness asymmetry and queen mating frequency in ants. *Nature* **367**:266-268
- Sundström L., Chapuisat M., Keller L.** (1996) Conditional manipulation of sex ratios by ant workers: a test of kin selection theory. *Science* **274**:993-995
- Trivers R. L., Hare H.** (1976) Haplodipoidy and the evolution of the social insects. *Science (Wash. D. C.)* **191**:249-263
- Tsuji K., Egashira K., Holldobler B.** (1999) Regulation of worker reproduction by direct physical contact in the ant *Diacamma* sp. *Anim. Behav.* **58**:1329-1329
- van Walsum E., Gobin B., Ito F., Billen J.** (1998) Worker reproduction in the ponerine ant *Odontomachus simillimus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **32**:427-440
- Wilson E. O.** (1953) The origin and evolution of polymorphism in ants. *Q. Rev. Biol.* **28**:136-156
- Wilson E. O.** (1975) *Sociobiology. The new synthesis.* Harvard University Press, Cambridge, Mass.

RESUME

L'haplodiploïdie des fourmis induit au sein des colonies monogynes monoandres un fort coefficient d'apparentement entre les ouvrières et les sexuées femelles. Ce même coefficient est bas entre les ouvrières et les sexués mâles. Les reines de ces colonies sont aussi apparentées aux individus des deux sexes. La théorie (*Relative Relatedness Hypothesis*) prédit que les membres d'une colonie privilégient le couvain sexué en fonction du coefficient d'apparentement qu'ils ont pour lui. Ainsi la reine tendrait à produire une *ratio* égale entre les sexués mâles et femelles tandis que les ouvrières biaiseraient cette *ratio* en faveur des sexuées femelles. L'étude des colonies ayant perdu leur reine présente un avantage certain. En effet la perte de la reine permet de ne tester que l'influence des ouvrières sur le couvain. Ainsi, une fois la reine perdue, les ouvrières ne devraient élever que des sexuées femelles au détriment des mâles ou de nouvelles ouvrières. L'étude de cette situation de crise a été effectuée sur deux espèces *Odontomachus baurii* et *Pachycondyla goeldii*. Elle n'a pas pu mettre en évidence de préférence entre le couvain haploïde et le couvain diploïde chez ces deux espèces. Elle n'a montré aucune différenciation du couvain diploïde chez *O. baurii*, par contre chez *P. goeldii* une différenciation préférentielle du couvain diploïde en sexuées femelles a été observée. Nous proposons une théorie qui expliquerait l'absence de différenciation du couvain diploïde chez *O. baurii* par un intérêt des ouvrières à produire des jeunes ouvrières. L'intérêt de ces jeunes ouvrières serait leur grande capacité de ponte. Ces œufs ne permettraient que l'émergence de sexués mâles certes moins apparentés aux ouvrières que les sexuées femelles mais produits en bien plus grande quantité.