

être à l'origine d'un comportement de « police » (« worker policing ») par lequel les ouvrières s'empêchent mutuellement de se reproduire (Ratnieks, 1988). Cette prédiction a en effet été clairement validée chez plusieurs espèces d'abeilles (Ratnieks et Visscher, 1989 ; Barron *et al.*, 2001 ; Halling *et al.*, 2001 ; Oldroyd *et al.*, 2001) et de guêpes (Foster et Ratnieks, 2000, 2001 ; Foster *et al.*, 1999).

Chez *Apis mellifera*, la reine n'est pas fécondée par un mâle unique mais par 7 à 20 mâles différents au cours d'un ou plusieurs vols nuptiaux successifs. Ratnieks et Visscher (1989) ont introduit dans les cellules à mâles d'une ruche des œufs mâles pondus par la reine et d'autres pondus par des ouvrières orphelines. Dans ces conditions, les ouvrières d'*Apis* suppriment spécifiquement les œufs haploïdes pondus par leurs sœurs. Après 24 heures, seuls 2 p. 100 des œufs pondus par les ouvrières sont intacts alors que cette proportion atteint 61 p. 100 pour les œufs issus de la reine. Chez l'abeille, le comportement de police des ouvrières apparaît donc comme un puissant processus social. En limitant les bénéfices génétiques potentiels issus de la reproduction des ouvrières en deçà des gains indirects issus de leur participation à l'élevage de leurs frères, ce comportement réduit fortement l'expression des conflits. Très peu d'œufs d'origine ouvrière échappent en effet à l'élimination et se développent en mâles. Ceci amène les ouvrières à restreindre leur propre activité reproductrice (« *self-policing* ») : en réalité, seules 0,01 p. 100 d'entre elles présentent des ovaires actifs (Ratnieks, 1993 ; Visscher, 1998). On doit toutefois rapporter une observation troublante réalisée par Pirk *et al.* (2004). Ces auteurs ont montré que les œufs pondus par les ouvrières de l'abeille ont une viabilité plus faible que ceux pondus par la reine. Gadagkar (2004) fait alors remarquer que les ouvrières pourraient simplement éliminer des œufs morts. L'explication ultime du comportement des ouvrières, lié à un avantage évolutif, cèderait alors la place à une activité banale liée au maintien de la propreté dans le nid.

2.2.2. Comportement de police des ouvrières

2.2.2.1. Facteurs génétiques

Si, pour les ouvrières considérées dans leur ensemble, la polyandrie favorise l'élevage des frères ($r = 0,25$) plutôt que celui des neveux ($r < 0,25$), chaque individu peut néanmoins chercher à accroître son succès reproductif via la production de ses propres fils ($r = 0,5$). Autrement dit, sur la base des valeurs de corrélation génétique, les ouvrières doivent être sélectionnées pour produire leurs propres fils, mais ne pas tolérer la production de mâles par les autres ouvrières de la société. Par conséquent, en situation de polyandrie le conflit opposant la reine aux ouvrières quant à l'origine des mâles se transforme en un conflit *entre* ouvrières pour la production de mâles. Selon la théorie de la sélection de la parentèle, cette intolérance entre ouvrières doit

Ce n'est pas le cas chez la guêpe *Dolichovespula saxonica*, où le nombre d'accouplement des reines peut varier d'un à quatre. Lorsque la polyandrie est supérieure ou égale à deux, la majorité des œufs d'origine ouvrière sont éliminés et pratiquement aucun fils d'ouvrière n'atteint le stade adulte. Les ouvrières épargnent par contre les œufs pondus par la reine. À l'inverse, dans les sociétés où la reine est monandre, l'intégralité des œufs d'origine ouvrière (et ceux de la mère) se développent en adultes. Le comportement de police des ouvrières de *D. saxonica* apparaît donc facultatif, en réponse au nombre d'accouplements de la mère, comme le prédit la théorie de la sélection de la parentèle (Ratnieks, 1988).

La rareté des cas de ponte ouvrière (en présence de la reine) et l'oophagie importante (voir plus bas) qui diminue encore le nombre d'œufs évoluant en mâles adultes n'ont pas échappé à Wenseleers *et al.* (2004). Sans remettre en cause l'importance de la structure génétique des sociétés, ils proposent un modèle mathématique qui fait intervenir le nombre d'ouvrières, le rapport nombre d'œufs d'ouvrières échappant à l'oophagie/nombre d'œufs mâles pondus par la reine et le rapport fécondité de la reine/fécondité d'une ouvrière. Les équations font apparaître que les ouvrières, des hyménoptères sociaux ont peu de chances d'accroître leur valeur adaptative globale quand l'oophagie est hautement efficace. Dans ces conditions, les ouvrières seraient conduites à renoncer à la ponte. Chaque individu réfrènerait ses possibilités de pondre en réponse à la pression exercée par la police sociale. Ce renoncement volontaire est qualifié « d'acquiescence » par Wenseleers *et al.* (2004).

2.2.2.2. Facteurs associés à la productivité des sociétés

En théorie, le comportement de police doit être sélectionné chaque fois que la ponte des ouvrières diminue le succès reproductif moyen des autres membres du groupe. Nous l'avons vu ci-dessus, cette situation dépend directement de la structure génétique des sociétés, par exemple lorsque la corrélation génétique avec un neveu est inférieure à celle avec un frère. Mais le comportement de police des ouvrières pourrait également avoir évolué indépendamment de la structure génétique des sociétés, par exemple si la reproduction de certaines ouvrières entraîne un coût trop important sur la productivité de la société (Ratnieks, 1988 ; Pamilo, 1991 *a*). Chez les fourmis, la polyandrie est peu fréquente et, lorsqu'elle s'observe, le nombre d'accouplements est rarement supérieur à deux (Boomsma et Ratnieks, 1996 ; Strassmann, 2001). Le comportement de police des ouvrières ne peut donc évoluer en réponse à une polyandrie élevée des reines. À l'inverse, les coûts issus de la reproduction des ouvrières sur la productivité des sociétés pourraient avoir grandement favorisé l'évolution d'un tel comportement.

Peu d'études ont été consacrées au comportement de police des ouvrières chez les fourmis ; la majorité d'entre elles concerne les ponéromorphes (*Diacamma* sp. : Peeters et Higashi, 1989 ; Peeters et Tsuji, 1993 ; Kikuta et Tsuji, 1999 ; Cuvillier-Hot *et al.*, 2002 ; *Gnamptogenys menadensis* : Gobin *et al.*, 1999 ; *Dinoponera quadriceps* : Monnin et Peeters, 1999 ; Monnin *et al.*, 2002 ; *Harpegnathos saltator* : Liebig *et al.*, 1999 ; voir aussi Monnin et Ratnieks, 2001 pour une synthèse sur le sujet). Sept exemples sont évoqués ici.

Les trois premiers sont directement comparables à ce qui est observé chez l'abeille et les vespines puisque le comportement de police se traduit par la destruction des œufs pondus par les ouvrières. *Pachycondyla inversa* forme des sociétés monogynes ou polygynes. Lorsque l'on isole des ouvrières, elles pondent des œufs haploïdes. Ces œufs présentés à une société étrangère sont détruits par les ouvrières résidentes dans la proportion de 46 p. 100. Dans les mêmes conditions, des œufs diploïdes pondus par une reine ne sont détruits que dans la proportion de 15 p. 100 (D'Ettoire *et al.*, 2004 *b*). Les œufs haploïdes et diploïdes diffèrent par les proportions d'hydrocarbures dont leur chorion est porteur. En particulier, les œufs à devenir femelle possèdent un alcane, le 3,11-diméthylheptacosane, en plus grande quantité que les œufs pondus par les ouvrières. Cette information chimique permettrait aux ouvrières de différencier les œufs qu'on leur propose d'élever. La structure génétique des sociétés de cette fourmi, qu'elles soient monogynes ou polygynes, ne peut expliquer le comportement de police. Il s'explique mieux par le coût associé à la ponte ouvrière qui diminue l'efficacité globale de la société en détournant les ouvrières de leur rôle de nourrice. Chez *Camponotus floridanus*, les œufs pondus par des ouvrières orphelines — et non protégés par la phéromone royale comme on l'a vu plus haut — sont dévorés par les autres ouvrières s'ils sont réintroduits dans une société pourvue de sa reine. Cette reine étant monogyne et monandre, un bénéfice génétique ne peut être attendu de ce comportement. Comme chez *Pachycondyla inversa*, c'est sans doute le coût associé à la reproduction ouvrière qui semble la véritable raison de l'oophagie (Endler *et al.*, 2004 ; Beekman, 2004). L'analyse génétique montre la ponte d'œufs haploïdes par les ouvrières dans plus de la moitié des élevages de *Formica fusca* ayant conservé leur reine (Helanterä et Sundström, 2005). Toutefois la ponte ouvrière est réduite et très peu de ces œufs parviennent à produire des nymphes mâle. La reine n'est pas responsable de la disparition de ces œufs, ce qui implique l'existence d'une police des ouvrières. D'autre part, la variation des degrés de parenté entre les divers intervenants femelles ne modifie en rien les scores obtenus. Les auteurs en tirent la conclusion que la police ouvrière est une fois encore justifiée prioritairement par les coûts générés par la reproduction des ouvrières.

Dans tous les autres cas de *worker policing*, ce comportement est marqué par agressions dirigées vers les ouvrières pondeuses. La fourmi *Aphaenogaster cockerelli* forme des sociétés monogynes. Les ouvrières de cette espèce ne pondent d'œufs haploïdes qu'en l'absence de la reine. Lorsque des ouvrières isolées et ayant commencé à pondre sont introduites à nouveau dans leur colonie d'origine, elles sont instantanément

attaquées par les ouvrières qui sont restées en contact avec la reine (Hölldobler et Carlin, 1989). Bien que la fréquence d'accouplement des reines soit inconnue chez cette espèce, ce résultat indique que les ouvrières pondeuses sont reconnues et qu'elles sont soumises à un comportement de police de la part de leurs congénères. La situation est identique chez l'espèce monogyne et monandre *Aphaenogaster smythiesi japonica* (Iwanishi *et al.*, 2003). Une fois encore, l'existence d'une police des ouvrières ne peut être expliquée par la structure génétique des sociétés, mais plutôt par les coûts associés à la reproduction des ouvrières.

Un phénomène comparable se rencontre chez *Gnamptogenys menadensis*, une fourmi sans reine (Dietemann et Peeters, 2000). En situation d'orphelinage (éloignement des gamergates) quelques ouvrières vierges pondent des œufs haploïdes. Si l'on introduit à nouveau les gamergates dans l'élevage, les ouvrières qui ne sont pas devenues des pondeuses d'œufs à devenir mâle attaquent les quelques pondeuses d'œufs reproducteurs, les immobilisent et parfois les tuent. Ce comportement de police ouvrière rappelle tout à fait ceux que l'on vient de décrire.

Chez la ponérine monogyne et monandre *Harpegnathos saltator*, les ouvrières ont conservé la capacité de s'accoupler (spermathèque et ovaires fonctionnels), mais elles ne se reproduisent pas en présence de la reine. Lorsque celle-ci vient à mourir, les ouvrières entrent en conflit pour accéder à la reproduction. Ces conflits, au cours desquels les ouvrières se frappent des antennes et parfois se mordent, résultent en l'établissement d'une hiérarchie : seules les femelles dominantes s'accouplent et atteignent le statut de reproductrices ou gamergates (Heinze *et al.*, 1994 a ; Peeters et Hölldobler, 1995). La grande majorité des ouvrières restent cependant totalement stériles. Dans la nature, les sociétés sont donc de deux types : monogynes (avec la reine fondatrice comme unique reproductrice) ou polygynes (sans reine, mais avec plusieurs gamergates comme reproductrices). Des sociétés de *H. saltator* (monogynes et polygynes) ont été séparées chacune en deux groupes, l'un composé de femelles reproductrices et d'ouvrières stériles, l'autre exclusivement d'ouvrières stériles (Liebig *et al.*, 1999). Dans les groupes « orphelins », certaines ouvrières commencent à pondre des œufs (haploïdes). Après trois semaines de séparation, les sociétés sont recomposées. Les ouvrières nouvellement pondeuses issues des groupes orphelins sont alors reconnues et vigoureusement attaquées par les ouvrières stériles restées en contact avec la reine ou les gamergates. Ces agressions consistent principalement en des morsures et des immobilisations qui peuvent durer plusieurs jours consécutifs. Elles se traduisent par

l'inhibition de l'activité ovarienne des pondeuses et par le déclin brutal de leur statut au sein de la hiérarchie sociale. La reconnaissance des ouvrières pondeuses repose sur la modification de leur odeur liée à l'étroite association entre les hydrocarbures cuticulaires et l'activité ovarienne (Liebig *et al.*, 2000). Les hydrocarbures des individus fertiles présentent des chaînes carbonées plus longues que ceux des individus stériles. En outre, un de ces hydrocarbures, le 13, 23-diméthylheptatriacontane, s'observe exclusivement chez les individus pondeurs. Deux explications complémentaires justifient le comportement de police des ouvrières chez cette espèce. La première concerne les asymétries de parenté au sein des sociétés. Si les ouvrières des sociétés monogynes peuvent maximiser leur succès reproductif en élevant préférentiellement leurs fils ($r = 0,5$) et neveux ($r = 0,375$) plutôt que leurs frères ($r = 0,25$), elles doivent toutefois préférer leurs sœurs ($r = 0,75$) à leurs nièces ($r = 0,625$). Chez cette espèce, le taux de consanguinité est élevé car les ouvrières orphelines peuvent s'accoupler avec leurs frères. Les ouvrières devraient par conséquent autoriser leurs sœurs à produire des mâles, mais pas des femelles. La réalisation effective d'un tel contrôle est complexe et les coûts associés aux erreurs dans l'identification du sexe du couvain et de l'origine (royale ou ouvrière) des descendants sont sans doute prohibitifs. Chez *H. saltator*, les risques d'erreurs sont encore accrus par la co-existence éventuelle au sein d'une même colonie de plusieurs lignées maternelles et paternelles. La seconde explication fait appel aux coûts infligés par la reproduction des ouvrières sur la productivité des sociétés. Cette espèce constitue des colonies d'une soixantaine d'individus en moyenne. La transformation de quelques ouvrières stériles en gamergates fait considérablement chuter la force de travail (Liebig *et al.*, 1999). En outre, si trop d'ouvrières se reproduisent, il s'ensuit un surplus d'œufs dont la majorité ne pourra être élevée jusqu'au stade adulte, ce qui représente une perte énergétique importante. La limitation du nombre de femelles reproductrices afin de maintenir une productivité suffisante a donc probablement aussi favorisé le comportement de police des ouvrières chez *H. saltator*.

L'exemple le plus éclatant d'un comportement de police des ouvrières ayant été sélectionné par des facteurs de productivité concerne la fourmi Ponerinae *Platythyrea punctata*. Cette espèce établit des sociétés clonales, composées d'ouvrières génétiquement identiques, toutes aptes à produire des descendants femelles par parthénogenèse thélytoque (Heinze et Hölldobler, 1995 ; Schilder *et al.*, 1999 a et b). Il n'existe par conséquent aucun conflit reproductif d'origine génétique. Toutefois, une reproduction incontrôlée de toutes les ouvrières conduirait à la disparition de la socialité. Bien que

toutes les femelles soient potentiellement capables de pondre, la reproduction est monopolisée par une (occasionnellement deux) ouvrière(s), alors que les autres individus du groupe réalisent les tâches relatives à la maintenance du nid et à l'élevage des jeunes. Des sociétés de *P. punctata* ont été séparées chacune en deux groupes, l'un composé de la femelle reproductrice et d'ouvrières non pondeuses, l'autre exclusivement de non pondeuses (Hartmann *et al.*, 2003). Une à trois ouvrières commencent alors à pondre des œufs dans ce dernier groupe. Après deux ou trois semaines, les sociétés sont recomposées. Les nouvelles reproductrices issues des groupes « orphelins » sont reconnues et attaquées par les ouvrières non pondeuses restées en contact avec l'ancienne femelle reproductrice. Ces agressions se traduisent par des morsures et des immobilisations qui, dans certains cas, entraînent la mort des nouvelles pondeuses. À l'inverse, les anciennes reproductrices initialement présentes dans les sociétés d'origine ne sont jamais inquiétées. Les analyses physiologiques montrent que les jeunes reproductrices ayant survécu aux agressions répétées de leurs congénères présentent des ovaires atrophiés, non fonctionnels. En d'autres termes, les agressions subies par les nouvelles pondeuses suite à la réunion des deux moitiés de chaque société entraînent l'inhibition de leur activité ovarienne. Compte tenu de la structure clonale des sociétés de *P. punctata*, ce comportement de police des ouvrières ne repose pas sur des critères d'asymétries génétiques. Quel en est alors l'origine ? L'hypothèse la plus probable est qu'un tel comportement permet d'éviter les coûts sur la productivité des sociétés, coûts dus à la présence d'un excès de femelles reproductrices et, par extension, d'une surabondance de couvain qui ne pourrait être élevé. Afin de tester cette hypothèse, Hartmann *et al.* (2003) ont prélevé et mélangé les œufs de plusieurs sociétés, pour les introduire à nouveau, au hasard, dans un nombre plus restreint de nids expérimentaux. Le surplus d'œufs à partager leur a permis de doubler artificiellement la quantité de couvain dans certaines sociétés expérimentales, alors que les sociétés témoins reçurent une quantité d'œufs équivalente à celle observée dans les conditions naturelles. La comparaison de la croissance des sociétés expérimentales et témoins est éloquent. Alors que le ratio entre la quantité de couvain et le nombre d'ouvrières adultes est en moyenne deux fois supérieur dans les premières, il décroît rapidement pour devenir rigoureusement identique dans les deux types de sociétés après quelques jours. Cette chute de la quantité de couvain dans les sociétés expérimentales a pour origine une forte mortalité des larves due au cannibalisme des ouvrières. Ceci suggère que les sociétés de *P. punctata* sont incapables d'élever plus de couvain que la quantité normale produite par une seule reproductrice.

L'apport de couvain issu d'une autre reproductrice ne permet donc pas d'accroître la productivité des sociétés. Le comportement de police des ouvrières chez cette espèce pourrait maintenir une division du travail efficace, avec une seule reproductrice et quelques dizaines d'ouvrières non reproductrices impliquées dans l'élevage des larves et le développement de la société.

Une manière radicale de supprimer les coûts associés à la ponte des ouvrières réside dans la disparition totale des ovaires de la caste neutre. On peut alors évoquer un comportement de police des ouvrières, mais dirigé contre l'individu lui-même (« self-policing »). Cette rétention des ouvrières pourrait avoir évolué quand, pour l'individu, les bénéfices escomptés de la ponte sont plus faibles que les gains tirés de la rétention. Une ouvrière pondeuse cesse en effet d'effectuer les tâches (fourragement par exemple) qui contribuent à augmenter la valeur adaptative globale de la société (Cole, 1986). On connaît, effectivement, plusieurs genres (*Solenopsis*, *Monomorium*, *Pheidole*, *Tetramorium*, *Eciton*) chez lesquels les ovaires des ouvrières ont disparu ou n'existent qu'à l'état vestigial (Fletcher et Ross, 1985 ; Bourke, 1988 a).

Au total, la théorie de la « worker policing » peut représenter une extension de la théorie de la sélection de la parentèle. La variable la plus importante est alors l'intérêt génétique que les ouvrières ont à être les mères des mâles de la société. Cet intérêt génétique trouve sa source dans la valeur des asymétries de parenté au sein des sociétés (cf. figure 5.2). Il les amène aussi à détruire les œufs des autres ouvrières. Mais la « worker policing » est également le moyen sélectionné par les ouvrières pour diminuer une ponte ouvrière trop abondante, qui peut compromettre les chances d'une croissance efficace de la société. La puissance de la première hypothèse a sans doute été surestimée. Hammond et Keller (2004) ont dressé la liste de 50 espèces d'hyménoptères sociaux (16 fourmis, 20 abeilles, 14 guêpes) dont on connaît la proportion de mâles issue de la ponte des ouvrières. Les reines sont les mères de la majorité des mâles de la société dans la plupart des cas. Dans 72 p. 100 des espèces considérées, moins de 10 p. 100 des mâles sont issus de la ponte des ouvrières. Et dans seulement 10 p. 100 de ces espèces, les ouvrières produisent plus de la moitié des œufs haploïdes. Même quand les ouvrières trouvent un avantage génétique certain à engendrer les mâles de leur société, elles ne sont pas en mesure de le faire : sur les 43 espèces présentant ce cas de figure, 30 produisent moins de 10 p. 100 des mâles de la colonie. Finalement, si l'on met de côté le cas de *Dolichovespula saxonica*, une guêpe chez laquelle l'origine des mâles semble bien dépendre du nombre d'accouplements de la reine — donc des degrés de parenté — dans toutes les autres situations ce sont les coûts associés à la ponte des ouvrières qui semblent le mieux expliquer l'origine royale des mâles.