

LES FOURMIS : ENTENTE CORDIALE OU CONFLIT FRATRICIDE ?

Serge Aron et Luc Passera

L'impitoyable empire de la préférence génétique élimine les mâles

SERGE ARON
et **LUC PASSERA**
Laboratoire d'éthologie et
psychologie animale
(CNRS, Toulouse).

La vie de la fourmilière, d'apparence si policée, découle en fait d'un équilibre subtil de conflits d'intérêts majeurs entre la reine et ses filles. Dévouées corps et biens à la colonie, les ouvrières n'en essaient pas moins de pousser leurs propres gènes en avant. Raison pour laquelle elles préfèrent élever leurs sœurs, plus proches d'elles génétiquement, au détriment de leurs frères qu'elles n'hésitent pas à supprimer.

La lutte pour le pouvoir est l'un des fondements de l'organisation des sociétés de vertébrés. Des poules à l'homme, en passant par les bovins et les primates, les occasions de conflits ne manquent pas. Le rang de chacun est établi sur des comportements de menaces, d'intimidations et même d'agressions physiques. Dans un tel système hiérarchique, chacun ne trouve sa place qu'après s'être mesuré

aux autres. En comparaison, les sociétés d'insectes semblent un havre de coopération et de paix. La sagesse populaire voit dans la vie des abeilles ou des fourmis une harmonie laborieuse où chacun occupe une fonction déterminée à la naissance.

Il est vrai que l'on trouve chez les insectes sociaux une division du travail originale basée en premier lieu sur des caractères morphologiques⁽¹⁾ : les reines sont des femelles de grande taille, munies d'ailes à leur naissance et surtout d'un appareil reproducteur efficace. Elles s'accouplent au cours d'un vol nuptial, puis perdent leurs ailes et, après une difficile période de fondation de la colonie, elles se consacrent exclusivement à la reproduction. Leurs filles, les ouvrières, sont des femelles de petite taille, sans ailes, le plus souvent stériles. Elles ne s'accouplent jamais et assurent les activités de récolte de nourriture, la construction et l'entretien du nid, la défense du territoire et l'élevage de leurs sœurs et de leurs frères. Les futurs mâles de la société ont une durée de vie très

limitée : l'acte d'amour leur est fatal et ils disparaissent après avoir fécondé les reines.

Harmonie tout en trompe l'œil : les sociétés d'insectes sont souvent le siège de conflits fratricides où chacun cherche à manipuler l'autre pour mieux défendre ses intérêts⁽²⁾ (fig. 1). Pourquoi ces crimes et quels en sont les enjeux ? Les expériences récentes que nous avons réalisées confortent l'hypothèse selon laquelle ces comportements sont la manifestation d'un conflit génétique entre la reine et les ouvrières⁽³⁾.

Le dévouement des ouvrières à la collectivité chez les hyménoptères sociaux (fourmis et la majorité des abeilles et des guêpes) a tout d'abord embarrassé les scientifiques car les comportements altruistes ne contribuent pas à la survie de l'individu et s'arrangent donc mal avec la théorie darwinienne de la sélection naturelle.

Les ouvrières contrôlent la proportion des sexués mâles et femelles dans les colonies en tuant ou dévorant des larves

Dans deux articles fondamentaux publiés en 1964 et 1967, William Hamilton, de l'University College de Londres, proposa une théorie génétique permettant d'expliquer l'origine et l'évolution du comportement social des hyménoptères⁽⁴⁾. Le biologiste anglais fondait sa théorie sur le concept de la sélection de parentèle : la contribution génétique d'un individu à la génération suivante dépend non seulement de son succès reproductif personnel, mais aussi de la reproduction de ceux qui partagent avec lui un certain nombre de gènes. Plus les individus sont proches parents,

Figure 1.

La reine de la fourmi de feu, *Solenopsis invicta*, entourée des ouvrières. La majorité des œufs produits donneront des ouvrières stériles mais une petite partie est destinée à produire des individus sexués. Les œufs mâles seront cependant décimés et peu parviendront à maturité. (Cliché K.G. Ross)



...

plus ils ont de gènes en commun (fig. 2). La somme de ces deux modes de contributions génétiques correspond à la « valeur adaptative » globale de l'individu.

Or le mode de détermination du sexe très particulier des hyménoptères induit des hétérogénéités génétiques importantes entre mères et filles. En effet, les mâles n'ont pas de père : ils sont issus d'œufs non fécondés et ne possèdent qu'une seule série de chromosomes (haploïdes). A l'état adulte, tous leurs spermatozoïdes sont génétiquement identiques. Les femelles — qu'elles deviennent reine ou ouvrières — sont issues d'œufs fécondés (diploïdes) et reçoivent donc la moitié de leurs gènes de leur mère et l'autre moitié de leur père. Lorsque la société ne comporte qu'une seule reine (monogynie) et que celle-ci ne s'accouple qu'une seule fois (monandrie), les ouvrières filles sont de vraies sœurs. Elles ont en commun l'intégralité du génome paternel et, en moyenne, la moitié des gènes maternels. Elles ont donc 3/4 de leurs gènes en commun, alors que le coefficient de parenté entre une mère et sa fille est de 1/2. Les ouvrières ont alors intérêt à favoriser le développement de leurs sœurs plutôt que de leurs propres filles, ce qui donnerait un sens à leur stérilité.

Cependant, quelques années plus tard, en 1976, Robert Trivers et Hope Hare, de l'université de Harvard, faisaient remarquer que, si tel était le cas, des conflits d'intérêts devaient surgir entre mère et filles⁽⁵⁾, en particulier concernant l'énergie à investir dans l'élevage des jeunes sexués. En suivant la même logique que précédemment, la reine, qui est génétiquement aussi proche de ses filles que de ses fils (coefficient de parenté 1/2), se doit d'investir à part égale dans les deux sexes de la descendance. En revanche, les ouvrières, qui ont 3/4 de gènes en commun avec leurs sœurs mais seulement 1/4 avec leurs frères, ont intérêt à investir trois fois plus d'énergie dans l'élevage des sexués femelles que dans celui des mâles.

Quelle sera l'issue de ce bras de fer ? On peut penser que, dans la mesure où les ouvrières sont responsables de l'élevage du couvain, elles ont la possibilité de biaiser le rapport des sexes des œufs produits par la reine, par exemple en éliminant une partie des mâles au cours de leur développement⁽⁵⁾. Plusieurs travaux suggèrent que les ouvrières contrôlent effectivement pour une large part la proportion des sexués mâles et femelles dans les colonies (la sex-ratio)⁽⁶⁾. Une équipe japonaise a montré récemment qu'une espèce de fourmi locale investissait trois fois plus d'énergie dans l'élevage des femelles sexuées que dans celui des mâles, c'est-à-dire une valeur égale aux rapports théoriques de 3/4 et 1/4 de proximité génétique⁽⁷⁾. Mais la première étude à démontrer et à quantifier l'élimination effective des mâles par les ouvrières a été réalisée cette année dans notre laboratoire d'éthologie et de psychologie animale du CNRS, à l'université

vage des femelles sexuées que dans celui des mâles, c'est-à-dire une valeur égale aux rapports théoriques de 3/4 et 1/4 de proximité génétique⁽⁷⁾. Mais la première étude à démontrer et à quantifier l'élimination effective des mâles par les ouvrières a été réalisée cette année dans notre laboratoire d'éthologie et de psychologie animale du CNRS, à l'université

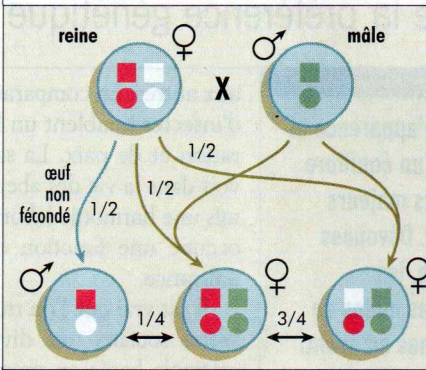


Figure 2. Les ouvrières de la fourmi de feu (*Solenopsis invicta*) sont mieux disposées à l'égard des femelles reproductrices que des mâles car elles sont génétiquement plus proches d'elles. Les mâles sont issus d'œufs non fécondés, ils héritent donc seulement des 16 chromosomes de leur mère, alors que les femelles sont issues d'œufs fécondés et disposent donc de deux fois plus de chromosomes puisqu'elles héritent en sus des 16 chromosomes paternels. Comme la reine ne s'accouple qu'une seule fois et avec un seul mâle, les ouvrières ont 3/4 de leurs gènes en commun avec leurs sœurs et seulement 1/2 avec leurs frères (voir schéma). En établissant le caryotype des œufs pondus, on peut connaître la proportion d'œufs mâles et femelles et, en comparant avec la proportion des sexes chez les adultes, estimer l'ampleur de la destruction menée par les ouvrières.

Paul-Sabatier de Toulouse⁽³⁾. Nous avons comparé, chez trois espèces de fourmi, la proportion de mâles (haploïdes) pondus par la reine (sex-ratio primaire) et celle des mâles atteignant le stade adulte (la sex-ratio secondaire). S'il est relativement aisé de distinguer les mâles et femelles adultes, la distinction des œufs haploïdes et diploïdes a, en revanche, nécessité d'établir leurs caryotypes par des méthodes de coloration des chromosomes (fig. 2).

Dans les trois espèces étudiées, les ouvrières gagnent le conflit génétique contre la reine puisque cette dernière pond plus de mâles qu'il n'en reste une fois adultes.

Néanmoins, la reine peut influencer la sex-ratio secondaire en modifiant la proportion de mâles et de femelles sexués pondus, restreignant ainsi la marge de manœuvre des ouvrières. C'est

ce qu'a révélé l'étude réalisée, en collaboration avec Edward L. Vargo de l'université d'Austin, au Texas, sur la fourmi *Solenopsis invicta*, bien connue aux États-Unis sous le nom de « fire ant » en raison de sa piqûre cuisante⁽³⁾. Certaines colonies élèvent quasi exclusivement des reproducteurs mâles, alors que d'autres élèvent uniquement des reproductrices et, dans chaque cas, la sex-ratio primaire est différente. Dans les sociétés élèveuses de reproducteurs, la reine pond 20% d'œufs mâles alors qu'elle n'en dépose que 10% dans celles qui élèvent des reproductrices. Cette différence de sex-ratio primaire modifie l'impact du comportement fratricide des ouvrières : une bonne partie des mâles atteignent le stade adulte dans le premier type de sociétés, alors qu'aucun ne survivra dans le second.

La sex-ratio primaire ne semble toutefois pas toujours impliquée dans l'issue du combat entre la reine et ses filles. La seconde espèce que nous avons étudiée, la fourmi *Pheidole pallidula*, commune dans tout le bassin méditerranéen, présente aussi des colonies spécialisées dans l'élevage de sexués mâles ou femelles, mais les proportions d'œufs haploïdes y sont identiques. En collaboration avec Laurent Keller, de l'université de Lausanne, nous avons montré que la sex-ratio primaire est de 40% lorsque la reine reprend son activité de ponte à la fin de l'hibernation, puis diminue rapidement pour se stabiliser autour de 10%. L'intervention des ouvrières est aussi musclée que dans l'exemple précédent : elles détruisent la totalité des œufs à devenir mâle dans les sociétés productrices de sexués femelles, et les éliminent, mais uniquement en dehors de la période d'élevage des sexués, dans les sociétés productrices de mâles⁽⁸⁾.

Il est possible d'invoquer une hypothèse génétique pour expliquer l'apparition de colonies spécialisées dans ce cas⁽⁹⁾. Les colonies qui élèvent des mâles pourraient être plus « tolérantes » parce que les individus dans ces sociétés seraient moins apparentés. Par exemple, la proximité génétique entre les ouvrières diminue rapidement avec le nombre d'accouplements de la reine. Lorsqu'une reine s'accouple avec plusieurs mâles⁽¹⁰⁾ — mais c'est aussi le cas quand il existe plusieurs reines⁽¹¹⁾ —, le degré de parenté des ouvrières avec les sexués femelles s'affaiblit. Elles trouvent alors plus d'intérêt à élever leurs frères et, par conséquent, en sacrifient moins. Des analyses génétiques en cours dans notre laboratoire devraient nous permettre de confirmer — ou d'infirmier — une telle hypothèse.

La troisième espèce étudiée, la fourmi d'Argentine *Linepithema humile*,

(1) B. Holldobler et E.O. Wilson, *The Ants*, Harvard University Press, Cambridge, 1990.
 (2) P. Jaisson, *La Fourmi et le sociobiologiste*, O. Jacob, Paris, 1993 ; J. Heinze et al., *Naturwissenschaften*, 81, 489, 1994.
 (3) S. Aron et al., *Anim. Behav.*, 49, 749, 1995.
 (4) W.D. Hamilton, *J. Theor. Biol.*, 7, 1, 1964 ; W. D. Hamilton, *Science*, 156, 477, 1967.
 (5) R.L. Trivers et H. Hare, *Science*, 191, 249, 1976.
 (6) J.M. Herbers, *Evolution*, 38, 631, 1984 ; J.J. Boomsma, *Am. Nat.*, 133, 517, 1989 ; U.G. Mueller, *Science*, 254, 442, 1991.
 (7) E. Hasegawa, *Evolution*, 48, 1121, 1994.
 (8) L. Keller et al., *Behav. Ecol.*, in press.
 (9) J.J. Boomsma et A. Grafen, *Evolution*, 44, 1026, 1990 ; J.J. Boomsma, *TREE*, 6, 92, 1991.
 (10) F.L.W. Ratnieks, *Am. Nat.*, 132, 217, 1988 ; L. Sundstrom, *Nature*, 367, 266, 1994.
 (11) P. Nonacs, *Quart. Rev. Biol.*, 61, 1, 1986 ; J.J. Boomsma et A. Grafen, *Evolution*, 44, 1026, 1990.
 (12) S. Aron et al., *J. Evol. Biol.*, 7, 403, 1994.
 (13) L. Passera et S. Aron, C.R. I.U.S.S.I., Bruxelles, 1995.
 (14) L. Passera et al., *Psyche*, 99, 59, 1988.

...

n'a pas de colonies spécialisées. Elle vit en abondance sur le littoral méditerranéen où elle constitue d'immenses sociétés de plusieurs millions d'individus et de nombreuses reines. Cette fois-ci, nous avons suivi la vie de la fourmilière tout au long de l'année, ce qui nous a permis de faire des découvertes intéressantes sur la manière dont les ouvrières « gèrent » les œufs⁽¹²⁾. Pondus au mois de mars dans la proportion de 50%, les mâles ne comptent plus que pour 34% des jeunes sexués atteignant le stade adulte à la fin mai. L'espèce est même particulièrement sévère puisque aucun mâle n'est épargné en été alors que la sex-ratio primaire ne tombe qu'à 30%.

Mais l'élimination ne se fait pas à l'aveugle. Les ouvrières, qui ne savent vraisemblablement pas identifier le sexe des œufs puisqu'elles les laissent tous éclore en larve⁽¹³⁾, tuent et dévorent 50% des mâles à la sortie de l'œuf. L'autre moitié est éliminée plus tard, en fin de vie larvaire, et toujours de façon violente. Les jeunes larves temporairement épargnés le sont sans doute par précaution. Imaginons qu'une société de fourmis d'Argentine perde ses reines et compromette ainsi l'avenir de la colonie — c'est là une éventualité tout à fait plausible car cette espèce voyage beaucoup, entre autres par le biais du commerce humain. Les ouvrières peuvent

alors s'occuper des rescapés mâles. Comme elles élèvent facilement des sexués femelles à partir du couvain diploïde, l'accouplement peut avoir lieu, assurant du même coup la pérennité de leur société⁽¹⁴⁾.

Au total, qui possède le pouvoir dans la fourmilière? S'il est clair que le nombre de mâles adultes dépend à la fois du contrôle établi à la ponte par les reines et de celui exercé pendant la croissance larvaire par les ouvrières, la base prend le plus souvent l'avantage. La reine apparaît alors plus comme un géniteur manipulé par ses filles que comme un monarque absolu.

S.A. et L.P. ■