

Evolution de la socialité et reconnaissance intra et inter-coloniale chez l'abeille

L'aptitude des abeilles à reconnaître une ouvrière étrangère à la colonie est très développée chez Apis mellifera. Il suffit de se placer devant une ruche et d'observer les gardiennes inspecter sans cesse les abeilles qui entrent dans la colonie pour apprécier l'importance de ce comportement chez cette espèce. L'extraordinaire capacité des insectes sociaux à discriminer des odeurs et à reconnaître leurs congénères a permis l'élaboration d'une théorie qui vise à expliquer l'origine de la socialité chez ces insectes. Cette théorie, dite de la parentèle, a été imaginée par Hamilton en 1964.

Introduction

Il est maintenant bien admis que les abeilles reconnaissent, avant tout, l'odeur coloniale. Les jeunes ouvrières apprennent cette odeur très tôt, dès leur naissance, et la mémorisent. Elles sont alors capables de discriminer une abeille étrangère qui ne possède pas le même profil d'odeurs, car chaque colonie semble avoir un profil qui lui est propre. Les substances chimiques qui caractérisent l'odeur coloniale sont portées par la cuticule des abeilles. Elles forment un bouquet d'odeurs dont l'origine est génétique et environnementale. Les abeilles d'une même colonie produisent un mélange d'odeurs, des hydrocarbures cuticulaires, dans des proportions qui lui sont propres et qui dépendent de l'origine de la reine et des mâles. Mais les odeurs de la ruche, émises par les cires, les pollens et le nectar stockés par les ouvrières, etc., constituent également des éléments fondamentaux de l'odeur coloniale. Le mélange spécifique d'odeurs des abeilles et de l'environnement de la colonie détermine une référence apprise par les abeilles dès leur plus jeune âge et transmise à l'ensemble des individus grâce aux contacts étroits qu'ils peuvent avoir dans la colonie. Les indi-



vidus rencontrés sont donc classés comme apparentés ou étrangers en fonction du degré de ressemblance avec la référence apprise. Ce mécanisme suppose l'existence d'une variabilité importante, afin que chaque colonie possède une référence qui lui soit propre. Cette variabilité est effectivement importante et provient des différences génétiques entre les colonies et des différences dues à l'environnement.

La reine est aussi un élément important dans ce complexe d'odeurs coloniales, elle émet un bouquet phéromonal qui lui est propre et qui lui permet d'être reconnue pré-

cisément par les ouvrières comme unique génitrice. Les apiculteurs connaissent bien ce phénomène lorsqu'ils tentent d'introduire une nouvelle reine dans une colonie !

Théorie de la parentèle et évolution de la socialité chez les insectes

Ces différences dans le mode de transmission des gènes, entre mâle et femelle chez les insectes sociaux haplo-diploïdes (comme l'abeille domestique), sont la base de la théorie de la parentèle proposée par Hamilton en 1964 pour expliquer

l'apparition du comportement social chez les insectes. Cette théorie s'appuie sur la notion de **valeur adaptative** qui représente l'aptitude d'un individu à produire des descendants fertiles, ou encore la capacité d'un individu à transmettre ses propres gènes. Plus un individu transmettra des gènes identiques au sien aux générations suivantes, plus sa valeur adaptative est élevée.

Le degré de parenté entre deux individus est le lien génétique qui les caractérise et qui peut être estimé par la probabilité pour que le gène d'un individu soit présent chez l'autre. Il peut être encore formulé par le pourcentage de gènes qu'ils ont en commun.

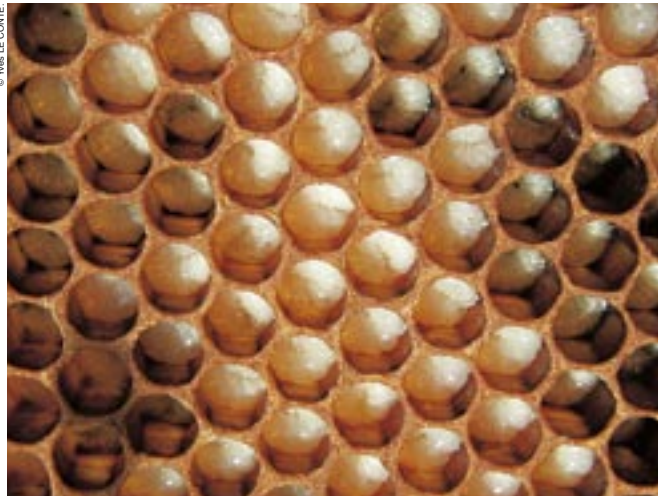
Chez les espèces diploïdes, comme l'homme, le degré de parenté entre un parent et un enfant est $1/2$ puisque, par exemple, je possède 50 % des gènes en commun avec ma mère et 50 % des gènes avec mon père, j'ai donc 50 % de chance d'avoir un gène commun avec l'un d'entre eux. Même chose entre frères et sœurs issus des mêmes parents, le lien génétique est de $1/2$.

Dans ce contexte, l'abeille domestique possède deux particularités fondamentales : d'une part le mâle est haploïde donc tous ses descendants possèdent les mêmes gènes, et d'autre part, il peut y avoir des ouvrières pleines sœurs (issues du même père) ou demi-sœur (le père est différent) dans la même colonie.

Prenons le cas de deux abeilles pleines sœurs : elles possèdent en commun les mêmes gènes de leur père (100 %) haploïde, et la moitié des gènes de leur mère qui est diploïde. Donc en moyenne, elles ont 75 % de gènes en commun.

Les demi-sœurs, par contre, n'ont pas le même père et ne partagent donc aucun gène paternel. Elles ont seulement la moitié des gènes maternels en commun, donc leur degré de parenté est de $1/4$, elles ont en moyenne 25 % de gènes en commun issus du père et de la mère.

Revenons à la théorie d'Hamilton ! Cette théorie génétique est basée sur



le comportement altruiste des individus de la colonie. Prenons l'exemple d'une espèce d'insectes sociaux dont la reine est fécondée par un seul mâle (c'est le cas de certaines espèces de fourmis !). Dans ce cas, les ouvrières ont un avantage à élever des larves pleines sœurs issues de la reine avec lesquelles elles ont un degré de parenté de $3/4$, par rapport à leurs propres larves avec lesquelles le lien génétique est de $1/2$. **Ce comportement « altruiste » correspond à une stratégie adaptative qui permettra à l'ouvrière de transmettre un plus grand nombre de gènes identiques aux siens à la génération suivante.**

Mais chez l'abeille domestique, la reine est fécondée par de nombreux mâles (10 à 20), et produit autant de fratries différentes d'ouvrières. Ces dernières peuvent être pleines sœurs ou demi-sœurs. Or, les abeilles demi-sœurs dont le degré de parenté est de $1/4$. Et pour optimiser le nombre de gènes qu'elles transmettent, plutôt que d'élever des larves demi-sœurs avec lesquelles elles ont un lien de parenté de $1/4$, ces ouvrières auraient « intérêt », soit à pondre leurs propres œufs (lien de parenté de $1/2$), soit à élever préférentiellement des larves pleines sœurs issues de la reine pour lesquelles le lien de parenté est de $3/4$. Ce n'est apparemment pas ce que font les ouvrières dans la colonie, ce qui pose un problème avec la théorie d'Hamilton.

Pour valider cette théorie, il faut donc résoudre les points suivants :

- Pourquoi les ouvrières ne privilégient pas leur propre ponte pour

délaisser l'élevage des larves demi-sœurs ?

- Les ouvrières favorisent-elles l'élevage de leurs pleines sœurs ?

Elevage des larves demi-sœurs versus ponte individuelle ?

Pour résoudre cette énigme, il faut savoir que des ouvrières pondent spontanément dans une colonie, même en présence de la reine. Un faible pourcentage d'entre elles le font (Cf. numéro précédent). Mais les œufs

de ces abeilles sont reconnus par les nourrices et cannibalisés.

En fait, dans la même logique, on peut penser que les ouvrières nourrices n'ont pas intérêt à élever des immatures issues de leurs demi-sœurs avec lesquelles elles n'ont que $1/4$ de gènes en commun, en comparaison avec les œufs de la reine avec lesquels elles partagent au moins 50 % des gènes. Ce qui peut expliquer le comportement de cannibalisme.

Mais en fait, puisque les œufs des abeilles pondeuses sont cannibalisés par les nourrices, la valeur adaptative des abeilles pondeuses devient donc nulle. On peut donc comprendre que cette stratégie ne soit pas sélectionnée dans les colonies.

Et plaçons-nous à un niveau supérieur ! La reine émet des phéromones puissantes qui inhibent le développement des ovaires des ouvrières, optimisant ainsi le nombre de gènes qu'elle transmet. Les larves produisent également des phéromones qui empêchent la ponte des ouvrières. Ainsi, les ouvrières, au lieu d'investir sur leur propre descendance, seront physiologiquement aptes à assurer nourriture et soins aux larves. Ces dernières optimisent ainsi leurs chances de survie et donc leur valeur adaptative.

Donc, la théorie de la parentèle est sauve pour cet aspect !

Elevage sélectif des pleines sœurs par les ouvrières

La théorie prédit que les ouvrières ont un avantage à élever des larves pleines sœurs issues de la reine

avec lesquelles elles ont un degré de parenté de 3/4, par rapport à leurs propres larves avec lesquelles le lien génétique est de 1/2. C'est bien ce qui se passe puisqu'une majorité d'ouvrières ne pondent pas en présence d'une reine.

De plus, elles sont capables de discriminer entre les œufs de la reine ceux des ouvrières.

Mais cette théorie implique aussi qu'une ouvrière oriente ses comportements de soins vers les individus, adultes ou immatures, les plus proches génétiquement. Pour cela, il faudrait qu'elles soient capables de reconnaître les demi-sœurs des pleines sœurs.

Reconnaissance entre adultes

Les ouvrières ont la capacité de reconnaître l'odeur coloniale dont l'origine est génétique et environnementale. Les abeilles d'une même colonie produisent un mélange d'hydrocarbures cuticulaires qui lui est propre.

Les chercheurs ont bien montré une composante génétique de ce mélange d'odeurs, c'est-à-dire que chaque fratrie semble avoir une signature chimique qui lui est propre. Mais on ne sait encore pas si ces différences sont déterminantes dans le mécanisme de reconnaissance par rapport aux composantes odorantes de l'environnement. A voir !

Reconnaissance des immatures par les ouvrières : pour valider la théorie de la parentèle, les ouvrières devraient être capables de reconnaître les immatures de façon à orienter sélectivement leurs soins vers ceux qui leur sont les plus proches génétiquement. En particulier, si une ouvrière pouvait faire en sorte de privilégier le développement de larves pleines sœurs en reine, elle augmenterait considérablement sa valeur adaptative.

Puisque les ouvrières ont une capacité olfactive qui leur permet de discriminer des odeurs inter-coloniales, on peut penser qu'elles sont capables de discriminer les immatures qui leur sont les plus proches génétiquement.

De nombreux chercheurs ont essayé de montrer l'existence d'un tel phénomène, mais l'ensemble de leurs travaux ne fait pas ressortir cette tendance ; les ouvrières ne semblent pas

privilégier l'élevage des immatures qui leur sont les plus apparentées.

Un travail remarquable a été réalisé par A. Mohammadi sur ce thème. Dans le cadre d'un élevage de reine, il a proposé des larves de trois races différentes à des abeilles de ces mêmes races, et n'a pas pu montrer de différence dans l'acceptation ou le choix des abeilles pour les larves de leur propre race.

Bien que ces derniers résultats n'aillent pas dans le sens de la théorie de la parentèle, on ne peut exclure qu'elle soit caduque. En effet, il existe plus de 10 fratries différentes dans la colonie d'abeilles, et on peut difficilement imaginer que chacune de ces fratries développe beaucoup d'énergie à essayer de reconnaître et sélectionner les immatures qui leur sont les plus proches pour les favoriser par rapport aux autres.

Si de nouveau on se place au niveau supérieur de la colonie et non pas de l'individu, on peut penser que l'intérêt premier de la colonie est le développement optimal de tous les immatures. Pour cela, les conflits visant à privilégier les immatures les plus apparentés sont une perte d'énergie évidente. On peut aussi faire l'hypothèse que les larves ont peut-être développé une stratégie pour limiter ce phénomène de reconnaissance parentale, afin d'être soignées par toutes les nourrices et optimiser leur survie.

Enfin, il faut intégrer l'effet de la reine qui est fondamental dans ce processus et dont l'intérêt est de faire en sorte que tous ses descendants se développent afin d'optimiser, elle aussi, sa valeur adaptative. La clé du mystère se trouve peut-être bien chez la reine, et pas forcément chez les ouvrières, qui elle plus que les autres doit assurer la descendance de la colonie. Que dire du fait que les phéromones royales baissent l'agressivité des ouvrières et réduisent les conflits dans la colonie, c'est là un caractère évolutif très pertinent.

Pour conclure, on constate que la théorie de la parentèle est applicable à l'abeille pour expliquer la socialité, et les différents obstacles à son application ont été discutés. Et, bien que cette théorie puisse expliquer l'apparition de la socialité chez les insectes, on doit aussi constater que

la capacité des ouvrières d'une colonie à discriminer des abeilles étrangères à la colonie est un caractère spécialement adaptatif. Une déficience dans ce mécanisme amène au pillage de la colonie et à sa perte. L'intérêt d'une colonie est donc plus à développer des mécanismes de reconnaissance inter-coloniale pour éviter le pillage et survivre, qu'à investir dans des mécanismes de reconnaissance intra-coloniale qui génèrent des conflits entre ouvrières de la même colonie et donc une perte de valeur adaptative de la colonie tout entière. ■

Yves LE CONTE

INRA/UAPV UMR 406 Ecologie des Invertébrés
Laboratoire Biologie et Protection de l'abeille
Site Agroparc
Domaine Saint-Paul - 84914 AVIGNON Cedex

Référence : MOHAMMEDI (A). – Thèse de doctorat, université de Nantes, soutenue le 6 juin 1997, « Contribution à l'étude des phéromones de couvain chez l'abeille ».

Evolution de la socialité : exemple des polistes

Les guêpes polistes constituent une espèce sub-sociale particulièrement intéressante pour expliquer l'apparition de la socialité chez les insectes.

Les reines passent l'hiver seules dans un endroit à l'abri des intempéries. Au printemps, la reine fécondée construit un nid et s'occupe seule du développement de quelques ouvrières. Puis la reine, relayée par les ouvrières pour les tâches d'extérieur reste au nid. A l'automne, la colonie produit reines et mâles en quantité. Les reines fécondées quittent alors le nid pour trouver un endroit où passer l'hiver. Et la boucle est bouclée !

Des chercheurs ont trouvé que souvent au printemps, deux reines pouvaient s'associer pour développer un nid et partager ainsi la même structure. Cette coopération a pour effet de produire beaucoup plus de reines filles à l'automne. Ils expliquent ainsi comment les « gènes de coopération » envahissent la population au détriment des gènes de « colonies solitaires » dont la valeur adaptative est moins bonne. L'histoire n'est pas finie ! Car les reines ont d'autant plus tendance à partager le même nid qu'elles sont apparentées. Et là, la théorie de la parentèle est vérifiée.