

UNIVERSITE DE MONS
FACULTE DES SCIENCES
LABORATOIRE DE ZOOLOGIE

Adaptations chimiques et comportementales des bourdons inquilines à l'exfiltration hors du nid hôte

Patrick Lhomme

Thèse en vue de l'obtention du titre de docteur en Sciences

Promoteur :

Prof. Pierre Rasmont (Université de Mons, Belgique)

Composition du jury :

Prof. Manfred Ayasse (Université d'Ulm, Allemagne)

Dr. Stéphanie Bankhead (Université d'Orléans, France)

Dr. Roland De Jonghe (Westerlo, Belgique)

Prof. Igor Eeckhaut (Université de Mons, Belgique)

Dr. Denis Michez (Université de Mons, Belgique)

Mons - Octobre 2012

Résumé

Lhomme Patrick. 2012. Adaptations chimiques et comportementales des bourdons inquilines à l'exfiltration hors du nid hôte. Thèse, Université de Mons, 264 pp.

L'objet principal de cette thèse a été d'étudier les mécanismes mis en place par les bourdons inquilines pour contrer les capacités discriminatoires de leurs hôtes et faire accepter leur progéniture par ceux-ci. Les études réalisées se sont basées sur les deux espèces de bourdons-coucous *Bombus (Psithyrus) vestalis* (espèce inquiline reine-intolérante) et *B. (Psithyrus) sylvestris* (espèce inquiline reine-tolérante) et leur hôte respectif *B. (Bombus) terrestris* et *B. (Pyrobombus) pratorum*.

Une méthode d'élevage des bourdons-coucous a d'abord été développée à partir d'une revue des connaissances actuelles de leur biologie (Article I et II). Cette méthode a permis de reproduire le cycle de vie complet des inquilines en laboratoire.

Une expérience a ensuite été mise au point pour étudier l'effet du parasitisme social sur les capacités discriminatoires des ouvrières ainsi que l'effet des sécrétions céphaliques produites par les jeunes mâles de *Psithyrus* sur le comportement des ouvrières hôtes. Des résultats préliminaires ont tout d'abord permis de montrer que les sécrétions céphaliques des mâles parasites sont spécifiques et produites en grande quantité dès l'émergence. Les ouvrières hôtes devraient donc être capables de les identifier comme individus étrangers au nid pour les rejeter. Des expériences comportementales ont permis de montrer que les sécrétions céphaliques des mâles de l'inquiline *B. vestalis* ont un effet répulsif sur les ouvrières de son hôte spécifique *B. terrestris*. Elles ont également permis de mettre en évidence une diminution de l'agressivité des colonies de *B. terrestris* parasitées par *B. vestalis*. En plus de produire une défense chimique pour se protéger des interactions agressives avec les ouvrières hôtes, les jeunes mâles parasites naissent dans un contexte social installé par le *Psithyrus* qui facilite leur survie (Article III).

Une étude des molécules perçues par les ouvrières de *B. terrestris* présentes dans les sécrétions céphaliques des mâles de *B. vestalis* a été réalisée. Des tests comportementaux ont ensuite été effectués afin de déterminer l'effet de ces molécules sur le comportement des ouvrières. Les résultats de ces tests indiquent que l'effet répulsif semble être en partie causé par le tétradecyl acétate, une molécule présente dans les sécrétions défensives de nombreux insectes dont particulièrement les hyménoptères sociaux (Article IV).

Enfin nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les inquilines reine-tolérants et reine-intolérants poursuivent avec leurs hôtes des courses aux armements évolutives différentes. Pour cela nous nous sommes intéressés à deux traits biologiques soumis à la coévolution hôte-parasite : l'utilisation de défenses chimiques et le mimétisme chimique. Nos résultats sont en accord avec cette hypothèse. L'interaction entre hôtes et inquilines reine-intolérants conduit à plus de virulence, les fortes pressions sélectives réciproques semblent sélectionner le parasite social en affinant affiner son mimétisme chimique et en produisant des défenses chimiques. A l'inverse, la stratégie reproductive des inquilines reine-tolérants engendre des pressions sélectives plus faibles sur ces deux traits biologiques et semble mener l'interaction vers plus de tolérance.

Mots-clés : *Bombus*, *Psithyrus*, défense chimique, parasitisme social, coévolution

Abstract

Lhomme Patrick. 2012. Chemical and behavioral adaptations of inquiline bumblebees to host nest exfiltration. PhD thesis, University of Mons, 264 pp

The main purpose of this thesis was to study the mechanisms evolved by inquiline bumblebees to overcome the discriminatory abilities of their hosts and to force their offspring on the host nest. In this study, we used two bumblebee cuckoo-host systems: *Bombus (Psithyrus) vestalis* (a queen-intolerant inquiline) hosted by *B. (Bombus) terrestris* and *B. (Psithyrus) sylvestris* (a queen-tolerant inquiline) and host by *B. (Pyrobombus) pratorum*.

A method to rear cuckoo bumblebees was first developed from a literature review of their biology (Article I and II). This rearing method enabled to reproduce the full life cycle of cuckoo bumblebees in laboratory.

An experiment was then developed to study the effect of social parasitism on the discriminatory abilities of host workers and also to test the effect of the cephalic secretions produced by young *Psithyrus* males on the host behavior. Preliminary results have shown that these secretions are produced in high amounts from the emergence and are highly species-specific. Host workers should thus be able to identify the cuckoo males as foreigners. Behavioral experiments demonstrated that the cephalic secretions of males of *B. vestalis* have a repellent effect on *B. terrestris* workers. Our results also show that parasitized colonies are less aggressive against the cuckoo offspring compared to unparasitized ones (Article III).

A study of the molecules perceived by the host workers among the cephalic secretions of *B. vestalis* males was performed. Behavioral experiments were then made to determine the effect of the perceived compounds on host worker behavior. The results of these tests show that the worker repellent effect is partly due to tetradecyl acetate, a compound found in the defensive secretions of several insects, especially in social hymenopterans (Article IV).

We finally tested the hypothesis that queen-tolerant and queen-intolerant inquilines drive different evolutionary arms races with their host by comparing two biological traits submitted to host-parasite coevolution: chemical mimicry and chemical defenses. The results of our investigation are in accordance with this hypothesis. The interaction between host and queen-intolerant inquiline leads to more virulence with the social parasite evolving closer mimicry and chemical defences resulting from high reciprocal selective pressures. The interaction between host and queen-tolerant inquiline leads to more tolerance with the social parasite evolving weaker mimicry without chemical defences, resulting from lower reciprocal selective pressures.

Key words : *Bombus*, *Psithyrus*, chemical defense, social parasitism, coevolution

REMERCIEMENTS

Quand on pense que tout est terminé et qu'il ne reste plus que quelques petites corrections pour enfin boucler cette thèse, quelle angoisse de se retrouver à nouveau devant une page blanche... celle des remerciements!

Je tiens tout d'abord à remercier l'ensemble des membres du jury, Manfred Ayasse, Stéphanie Bankhead, Roland De Jonghe, Igor Eeckhaut, Denis Michez et Pierre Rasmont pour avoir accepté de juger ce travail, pour leurs remarques et leurs conseils constructifs.

Une thèse, avant d'être un manuscrit, c'est quatre ans de travail, d'expériences, de terrain, de réflexion, d'écriture, le tout passant par toutes les phases possibles en ce qui concerne le moral, l'enthousiasme et la détermination. Il me faut donc revenir sur ces années et sur les personnes qui m'ont aidé et accompagné dans ce travail.

Je tiens tout d'abord à remercier le Professeur Pierre Rasmont, initiateur de ce projet, pour m'avoir soutenu durant les quatre années passées dans le Laboratoire de Zoologie. Je lui suis particulièrement reconnaissant de m'avoir fait confiance et de m'avoir laissé l'indépendance nécessaire à mon épanouissement.

Je tiens également à remercier les autres membres du laboratoire, passés et présents :

Tout d'abord Denis Michez, pour avoir eu la bonne idée, avec Pierre Rasmont, de me proposer de faire une thèse alors que je postulais à un tout autre emploi au sein du laboratoire. Sans vous je n'aurais tout simplement pas fait de thèse.

Merci au Dr. Audrey Coppée, pour son aide en spectrométrie et pour les cours de tchèque.

Je remercie Maryse Vanderplanck pour son soutien régulier dès la première année quand je préparai le projet FRIA. Merci aussi de m'avoir fait découvrir les subtilités de la « langue belge », et bien entendu, pour tes conseils en statistique et toutes nos discussions scientifiques.

Merci à Laurent Crépin et Dimitri Evrard pour l'aide technique qu'ils m'ont apportée tout au long ma thèse. Je remercie aussi Nicolas Brasero, Mathias Gosselin et Romain Moerman pour leur soutien durant les derniers mois de ma thèse.

Je remercie bien sûr Thibaut De Meleumeester et Thomas Lecocq, mes collègues de bureau, mes camarades de lutte! Vous avez tous les deux été d'une aide précieuse durant ces quatre années de thèse, merci pour vos conseils et pour toutes les discussions scientifiques et non scientifiques que nous avons eu.

Merci également à Dorothee Roelandts et aux Drs. Stéphanie Iserbyt, Xavier Simon et Michael Terzo ainsi qu'aux nombreux étudiants qui sont passés dans le laboratoire, pour la bonne humeur qu'ils ont su entretenir d'un bout à l'autre du couloir.

Je tiens enfin à remercier les nombreux collaborateurs pour leur aide, que ce soit dans la récolte de matériel biologique (Gilles Mahé, St-Nazaire; Dr. Eric Dufrêne, Orsay; Jelle Devalez, Gent; Dr. Eckhart Stolle, Halle; Peter Stalleger,), dans les analyses chimiques (Prof. Irena Valterová, Dr. Klará Urbanová, Petr Žáček et Pavel Jiroš de l'IOCB de Prague), l'étude des *Psithyrus* (Prof. Manfred Ayasse, Dr. Kirsten Kreuter, Dr. Anna Lückmeyer de l'université d'Ulm) et l'élevage des bourdons

(Roland De Jonghe, Westerlo). Je tiens également à remercier l'entreprise Biobest pour m'avoir permis d'utiliser leurs colonies industrielles de bourdons.

Cette thèse c'est aussi quatre années de vie en Belgique, d'abord à Erbisoeul puis à Bruxelles. Je tiens donc également à revenir sur les personnes qui m'ont soutenue dans la « vraie vie », monde étrange où peu de gens semblent se soucier des interactions hôte-parasite chez les insectes sociaux.

Tout d'abord à Brigitte et Albert, vous m'avez nourri, logé, écouté, soutenu et accepté comme un membre de votre famille durant mes premiers mois en Belgique. Je vous remercierai jamais assez de m'avoir offert les conditions idéales pour rédiger mon projet de thèse et préparer mon oral.

Je tiens aussi à remercier toutes les personnes avec qui j'ai vécu durant ces quatre années à Bruxelles, par ordre chronologique : Isa, Antoine, Jo, Tom, Julie, Julien, Jean-Seb, Alix, Aurélia, Nico, Flo et Louise (je reviendrai sur ton cas plus tard).

Diam, on est arrivé en même temps à Bruxelles, les débuts dans cette ville n'ont pas été faciles mais maintenant on ne s'imagine plus ailleurs! Tu as été d'un soutien inimaginable! Merci beaucoup! J'en profite aussi pour remercier les premiers amis bruxellois, notamment Pierre et le crew du Verschuren.

Jean-Charles et Po, vous êtes aussi présents depuis le début! Jean-Charles merci beaucoup pour ton aide dans les illustrations des articles!

Et un merci particulier à Louise (*Club 47 represent!*), tu as vécu cette fin de thèse aussi intensément que moi, tu y a d'ailleurs participé, merci pour les illustrations! Tu as été aux petits soins pour moi. Tu m'as toujours poussé quand il fallait que je m'y mette et tu as en même temps su me faire arrêter de travailler quand j'en avais besoin. Je te dois beaucoup.

Merci aussi à tous les amis de Bruxelles, de Paris et du Mans. Et bien sûr les rennais que j'ai quittés, presque du jour au lendemain, pour m'expatrier en Belgique.

Enfin je remercie ma famille, mes (beaux-) frères et (belle-) sœurs Hélène, Claire, Daniel, Maggy, Baptiste et Morgan. En 2008 j'ai obtenu ma bourse FRIA mais je suis surtout devenu deux fois tonton, Mickaëla et Paul je vous embrasse. Et bien sûr mes parents, Barbara et Pierre, à qui je dédie cette thèse. Vous m'avez toujours soutenu dans mes choix, merci pour tout.

Liste des publications

1. Lhomme P (2009) L'inquilinisme chez les bourdons. *Osmia* 3: 17-22.
2. Lhomme P, Sramkova A, Valterová I, Kreuter K, Rasmont P & Ayasse M. A method for year-round rearing of cuckoo bumblebees (*Psithyrus*). Soumis dans *Les Annales de la Société Entomologique de France*.
3. Lhomme P, Ayasse M, Valterová I & Rasmont P. Born in an alien nest : How do social parasite male offspring escape from host aggression? Accepté dans *PLoS ONE*.
4. Lhomme P, Ayasse M, Valterová I & Rasmont P. Chemical ecology of the male offspring of the socially parasitic bumblebee *Bombus vestalis*. Soumis dans *Chemoecology*.
5. Lhomme P, Ayasse M, Valterová I & Rasmont P. Different coevolutionary routes in two bumblebee cuckoo-host systems. En préparation pour soumission dans *Journal of Evolutionary Biology*

Annexe

6. Lecocq T, Lhomme P, Michez D, Dellicour S, Valterová I & Rasmont P (2011) Molecular and chemical characters to evaluate species status of two cuckoo bumblebees: *Bombus barbutellus* and *Bombus maxillosus* (Hymenoptera, Apidae, Bombini). *Systematic Entomology*, 36, 453-469.

Table des matières

Résumé.....	iii
Abstract.....	v
Remerciements.....	vii
Liste des publications	viii
Chapitre I. Introduction générale.....	3
1. Le parasitisme social chez les abeilles (Apoidea : Anthophila).....	7
2. Origine et évolution du parasitisme social chez les bourdons (Apidae : <i>Bombus</i>).....	9
2.1. Les stades de développement.....	9
2.2. Conflits entre reines.....	13
2.3. Inquilinisme facultatif.....	14
2.4. Evolution vers l'inquilinisme obligatoire.....	16
2.4.1. <i>Le mutualisme comme origine du parasitisme social?</i>	20
2.4.2. <i>La prédation comme origine du parasitisme social?</i>	21
2.5. Inquilinisme obligatoire (non <i>Psithyrus</i>).....	22
3. Les <i>Psithyrus</i>	24
3.1. Relations phylogénétiques et distribution géographique.....	25
3.2. Spécialisations physiologiques et morphologiques.....	27
3.3. Adaptations phénologiques.....	29
3.4. Degrés de spécialisation d'hôte.....	30
3.5. Spécialisations chimiques et comportementales.....	32
3.5.1. <i>Localisation et sélection du nid hôte</i>	33
3.5.2. <i>Infiltration du nid hôte</i>	35
3.5.3. <i>Intégration dans la colonie</i>	37
3.5.4. <i>Dominance et contrôle parental</i>	38
3.5.5. <i>Adaptations de la progéniture à la vie parasite</i>	41
4. Objectifs de la thèse.....	43
5. Bibliographie.....	45
Article 1. L'inquilinisme chez les bourdons.....	63
Chapitre II. Présentation des systèmes hôte-Inquiline.....	73
1. Généralités.....	73
2. <i>B. terrestris</i> - <i>B. vestalis</i>	73
2.1. L'hôte : <i>Bombus (Bombus) terrestris</i> (L. 1758).....	73
2.2. L'inquiline : <i>Bombus (Ashtonipsithyrus) vestalis</i> (Fourcroy, 1785).....	75
2.3. Relation hôte-inquiline.....	76
3. <i>B. pratorum</i> - <i>B. sylvestris</i>	78
3.1. L'hôte : <i>Bombus (Pyrobombus) pratorum</i> (L., 1761).....	78
3.2. L'inquiline : <i>Bombus (Fernaldaepsithyrus) sylvestris</i> (Lepelletier, 1832).....	80
3.3. Relation hôte-inquiline.....	81
4. Bibliographie.....	83
Chapitre III. A method for year-round rearing of cuckoo bumblebees (<i>Psithyrus</i>)	
(Article 2).....	89
Abstract.....	89
Introduction.....	90
Description of the procedure.....	91
Results and Discussion.....	95
References.....	105

Chapitre IV. Born in an alien nest : How do social parasite male offspring escape from host aggression? (Article 3)	111
Abstract.....	111
Introduction.....	112
Material and methods.....	116
Results.....	120
Discussion.....	126
References.....	133
Chapitre V. Chemical ecology of the male offspring of the social parasitic bumblebee <i>Bombus vestalis</i>. (Article 4)	145
Abstract.....	145
Introduction.....	146
Material and methods.....	148
Results.....	151
Discussion.....	153
References.....	158
Chapitre VI. Different coevolutionary routes in two bumblebee cuckoo-host systems. (Article 5)	165
Abstract.....	165
Introduction.....	166
Material and methods.....	169
Results.....	173
Discussion.....	182
References.....	185
Chapitre VII. Discussion générale	193
1. Les évidences de la coévolution entre hôtes et parasites sociaux.....	193
1.1. Pénétration à travers la première ligne de défense.....	193
1.1.1. <i>Stratégie de protection physique</i>	194
1.1.2. <i>Stratégie de protection chimique</i>	195
1.2. Détournement du système de reconnaissance de l'hôte.....	197
1.2.1. <i>Stratégie de mimétisme chimique inné (cas des espèces spécialistes)</i>	198
1.2.2. <i>Stratégie de mimétisme chimique acquis (cas des espèces généralistes)</i>	199
1.2.3. <i>Stratégie de cryptisme chimique</i>	202
2. Les résultats de la coévolution.....	204
2.1. Résistance de l'hôte.....	205
2.2. Acceptation du parasite.....	207
2.2.1. <i>Hypothèse du décalage évolutif</i>	208
2.2.2. <i>Hypothèse d'équilibre évolutif</i>	208
2.2.3. <i>Hypothèse de la manipulation des capacités discriminatoires de l'hôte</i>	209
2.3. Tolérance du parasite.....	210
2.3.1. <i>Parasitisme ou mutualisme?</i>	212
2.3.2. <i>Stratégie mafia chez les bourdons coucou?</i>	214
2.4. De la virulence à la prudence chez le parasite.....	215
3. Conclusion.....	219
4. Perspectives.....	220
5. Bibliographie.....	223
Annexe 1. Interactions Hôte-<i>Psithyrus</i>	235
Annexe 2. Lecocq et al. 2011	243
Annexe 3. <i>Curriculum vitae</i>	263

« Allons! Pauvre abeille, laisse donc là le travail qui t'éreinte, suis les conseils du transformisme, et deviens parasite puisque tu en as les moyens! »

Jean-Henri Fabre 1886
Extrait de *Souvenirs Entomologiques*

