



**HAL**  
open science

# Étude biologique et comportementale de la guêpe Polistes (Megapolistes) olivaceus de Geer à l'île de la Réunion

Pascal Theodora

► **To cite this version:**

Pascal Theodora. Étude biologique et comportementale de la guêpe Polistes (Megapolistes) olivaceus de Geer à l'île de la Réunion. Zoologie des invertébrés. Université de la Réunion, 2001. Français. NNT : 2001LARE0018 . tel-02157983

**HAL Id: tel-02157983**

**<https://theses.hal.science/tel-02157983>**

Submitted on 17 Jun 2019

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

T

UNIVERSITE DE LA REUNION  
FACULTE DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES

**THESE**

Pour obtenir le grade de  
**DOCTEUR EN SCIENCES DE  
L'UNIVERSITE DE LA REUNION**

Discipline : **Biologie Animale**

présentée et soutenue publiquement par :

**Pascal THEODORA**

le 28 septembre 2001

**Titre :**

**ETUDE BIOLOGIQUE ET COMPORTEMENTALE DE LA GUEPE  
*POLISTES (MEGAPOLISTES) OLIVACEUS* DE GEER  
A L'ILE DE LA REUNION**

---

Directeur de thèse : Professeur Gilles MOREL

---

**JURY :**

SCD UNIVERSITE DE LA REUNION



2401830350

<b>J. GERVET</b>	Directeur de recherches, CNRS Toulouse (rapporteur)
<b>A. LENOIR</b>	Professeur, Université de Tour (rapporteur)
<b>F. CADET</b>	Professeur, Université de la Réunion
<b>B. KRAFFT</b>	Professeur émérite, Université de Nancy
<b>G. MOREL</b>	Professeur, Université de la Réunion

Uniel

TH  
118

UNIVERSITE DE LA REUNION  
FACULTE DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES

**THESE**

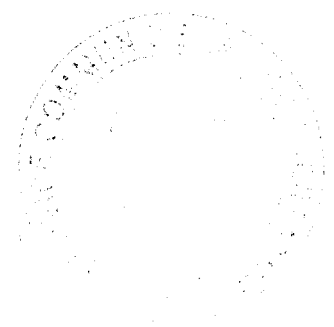
Pour obtenir le grade de  
**DOCTEUR EN SCIENCES DE  
L'UNIVERSITE DE LA REUNION**

Discipline : **Biologie Animale**

présentée et soutenue publiquement par :

**Pascal THEODORA**

le 28 septembre 2001



**Titre :**

**ETUDE BIOLOGIQUE ET COMPORTEMENTALE DE LA GUEPE  
*POLISTES (MEGAPOLISTES) OLIVACEUS* DE GEER  
A L'ILE DE LA REUNION**

---

Directeur de thèse : Professeur Gilles MOREL

---

JURY :

J. GERVET	Directeur de recherches, CNRS Toulouse (rapporteur)
A. LENOIR	Professeur, Université de Tour (rapporteur)
F. CADET	Professeur, Université de la Réunion
B. KRAFFT	Professeur émérite, Université de Nancy
G. MOREL	Professeur, Université de la Réunion

Avant d'entreprendre l'exposé de ce travail, je voudrais exprimer ma reconnaissance à tous ceux qui m'ont aidé d'une façon ou d'une autre à le conduire jusqu'à son terme.

En premier lieu, je tiens à exprimer ma gratitude au professeur Gilles Morel qui, sans être un spécialiste dans le domaine du comportement animal, m'a fait confiance en acceptant de diriger ce travail et auprès duquel j'ai toujours pu trouver une assistance aussi bien scientifique que technique.

Je tiens aussi à remercier le Professeur Bertrand Krafft pour avoir accepté de co-diriger cette étude et qui durant l'édification de ce travail a su répondre présent à chacune de mes sollicitations. Je le remercie aussi pour le soutien et la confiance qu'il a su m'accorder dès mon stage de DEA au sein de son laboratoire à Nancy.

De même, je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à Monsieur Jacques Gervet ainsi qu'à son équipe de recherche (Michel Pratte, Guy Theraulaz, Sophie Semenoff-Tian-Chanski) pour m'avoir initié au maniement des guêpes et pour avoir toujours été là en réponse à mes diverses interrogations face aux différentes problématiques existantes chez cet insecte.

Je remercie le Professeur Frédéric Cadet ainsi que le Professeur Alain Lenoir pour avoir accepté de juger mon travail en intégrant le jury de cette thèse.

Enfin, qu'il me soit permis de témoigner toute ma reconnaissance à ma famille ainsi qu'à l'ensemble de mes amis pour leur soutien perpétuel au cours de cette période.

Merci à Dédé pour ses conseils éclairés lors de la construction des cages ayant servies aux élevages de nos guêpes, à Jeff pour son aide constante lors de mes déboires informatiques, à Eddy et à Tipaul pour m'avoir aidé dans la recherche de guêpiers sur le campus et à Remy pour m'avoir chaque année rapporté les nids qu'il a pu collecter en milieu naturel.

Merci aussi à Mingo et à Niandy pour avoir toujours été présents tout au long de cette étude ainsi que pour les conseils qu'ils ont pu me donner lors des recherches entreprises sur la chimie cuticulaire de cet insecte.

	Pages
<b>Introduction.....</b>	<b>1 à 2</b>
<b>Première partie : Généralités.....</b>	<b>3 à 32</b>
- Chapitre I - Les Vespidae : de la préhistoire à nos jours	3
- Chapitre II - La guêpe <i>Polistes</i> : systématique et distribution	9
A) Hyménoptères et <i>Polistes</i> dans le règne Animal :	9
B) Distribution des guêpes <i>Polistes</i> dans le monde :	11
C) Description de l'espèce <i>Megapolistes olivaceus</i> de Geer :	12
1) Caractéristiques morphologiques des adultes :	13
2) Caractéristiques morphologiques des larves :	16
- Chapitre III - Les caractéristiques de la zone d'étude	23
A) Localisation et description :	23
B) Les éléments structurant du climat :	24
C) La végétation :	27
<b>Deuxième partie : Caractéristiques biologiques du <i>Megapolistes olivaceus</i> de Geer à l'île de la Réunion.....</b>	<b>33 à 202</b>
- Chapitre I - Caractérisation des nids de <i>M. olivaceus</i> de Geer à la Réunion	35
A) Rappel bibliographique :	35
1) fonction et importance du nid chez les polistes :	35
2) caractères généraux :	37
3) Eléments entrant dans la composition des nids :	40
4) Quelques règles favorisant la compréhension du mode de construction des nids :	42
B) Protocoles expérimentaux :	47
C) Résultats et discussion :	48
1) Taille des guêpiers :	48
2) Particularités architecturales :	51
3) Influence de l'environnement sur la construction des colonies :	57
D) Conclusion :	68

- Chapitre II - Cycle de développement des <i>Megapolistes olivaceus</i> de Geer à l'Île de la Réunion	77
<hr/>	
A) Rappel bibliographique :	77
B) Protocoles expérimentaux :	104
C) Résultats :	109
1) Caractéristiques des stades larvaires :	109
2) Cycle de développement des colonies :	112
D) Conclusion :	154
- Chapitre III - Caractéristiques comportementales des individus stationnant au nid	163
<hr/>	
A) Rappel bibliographique :	164
B) Protocoles expérimentaux :	174
C) Résultats :	176
<b>Troisième partie : Etude des caractéristiques sociobiologiques de l'espèce</b>	
<b>Megapolistes olivaceus de Geer à l'Île de la Réunion.....</b>	<b>203 à 264</b>
- chapitre I - Description du phénomène d'adoption chez les guêpes réunionnaises	205
<hr/>	
A) Protocoles expérimentaux	207
B) Résultats obtenus lors des adoptions	210
C) Etude du comportement des individus hôtes sur les nids adoptés	222
- Chapitre II - Etude des hydrocarbures cuticulaires chez <i>M. olivaceus</i> de Geer :	245
<hr/>	
A) Rappel bibliographique :	246
B) Protocoles expérimentaux :	251
C) Résultats de l'étude des hydrocarbures cuticulaires chez <i>Megapolistes olivaceus</i> de Geer	254
<b>Polistes et élevages.....</b>	<b>265 à 270</b>
<b>Conclusion.....</b>	<b>271 à 276</b>
<b>Référence bibliographique.....</b>	<b>277 à 300</b>
<b>Liste des tableaux et figures.....</b>	<b>301 à 310</b>
<b>Annexe.....</b>	<b>311 à 343</b>

# **INTRODUCTION**

Au sein des diverses spécificités alimentaires apparaissant à l'Île de la Réunion, il en existe certaines qui créent un véritable engouement auprès de la population. Ainsi, avec le bichique (alevin de *Sicyopterus lagocephalus* remontant les ravines à certaines périodes de l'année) et le tangué (petit mammifère insectivore appartenant au genre *centetes* originaire de Madagascar), le couvain de la guêpe réunionnaise suscite un vif intérêt au moment où les nids entrent en phase de reproduction. Les larves de ce *Polistes*, seul représentant des Vespidae sociaux à l'Île de la Réunion, sont généralement obtenues par le biais d'une recherche active des guêpiers en milieu naturel. Certains amateurs prélèvent les nids au moment de la phase ouvrière et les transfèrent sur des sites qu'ils peuvent surveiller jusqu'à ce que les larves puissent être consommées. Ces pratiques s'apparentent à une forme primitive d'élevage et ont quelquefois débouché sur des tentatives d'élevage à grande échelle par des particuliers.

Le but de notre étude n'est pas tant d'établir des protocoles viables pour l'élevage de cet insecte ou de déterminer l'influence que peut avoir la prédation humaine sur la survie de cette espèce, mais plutôt de caractériser la biologie et plus particulièrement la sociobiologie de ce *Polistes* à l'Île de la Réunion. Il est évident qu'une meilleure connaissance de la biologie de cet insecte peut déboucher ensuite sur une amélioration des techniques d'élevage déjà existantes à un niveau expérimental chez certains amateurs.

L'une des premières questions qui nous a intéressé concernait les différences de tailles pouvant être observées entre les nids rencontrés en milieu naturel. En effet, la majorité des colonies présente des structures mesurant moins de 20 cm de diamètre mais il est possible de trouver des nids dont le diamètre excède les 40 cm. Nous nous sommes alors interrogés sur les éléments intrinsèques ou extrinsèques aux colonies pouvant avoir une influence sur leur développement. Par la suite, nous avons cherché à déterminer les comportements favorables à la coexistence de plusieurs femelles potentiellement en état de se reproduire sur une même structure. Cette dernière partie de notre étude se place dans un contexte sociobiologique beaucoup plus général et a pour ambition de caractériser certains éléments favorables à la persistance des sociétés chez l'espèce réunionnaise.

Nous avons choisi de présenter les résultats de cette étude en exposant dans une première partie des généralités sur l'espèce étudiée et le milieu prospecté. La seconde partie présente quant à elle des caractéristiques sur l'architecture des constructions, le cycle de développement des guêpiers et le comportement des individus au nid. Dans la troisième partie, nous décrivons les éléments favorables à une meilleure compréhension du système de gestion des interactions sociales entre individus. Nous terminerons ce mémoire par une



discussion succincte quant à l'application de certaines caractéristiques biologiques et sociobiologiques de cette espèce aux quelques protocoles d'élevages déjà existants.

# **PREMIÈRE PARTIE**

## **GÉNÉRALITÉS**

- Chapitre I -

Les Vespidae : de la préhistoire à nos jours

Chez les guêpes, les premiers fossiles décrits datent de l'ère secondaire. En 1909, Cockerell décrit un fossile découvert dans un ambre baltique, et âgé entre 40 et 50 millions d'années. Ce fossile fut baptisé *Palaeovespa baltica*. Un autre fossile, découvert par le même auteur au Colorado (USA) a été daté entre 15 et 35 millions d'année et a été trouvé dans un schiste appartenant à la période du miocène. En 1941, Brown a décrit en Utah un nid fossile appartenant à une espèce baptisée *Celliforma favosites* qui est âgé d'environ 100 millions d'années et qui semble être le plus vieil hyménoptère social décrit à nos jours. Toutefois, le taxonomiste américain J. Bequaert, bien que classant la guêpe du Colorado et le nid de l'Utah dans la famille des Vespidae ainsi que la guêpe retrouvée dans l'ambre dans la sous-famille des Vespinae, nous dit qu'aucune indication ne prouve que ces insectes vivaient en colonie sociale comme ceux rencontrés aujourd'hui (Bequaert & Carpenter 1941, Burnham 1978).

Bien que la majorité des informations scientifiques disponibles sur les guêpes ne dépassent pas une centaine d'année, ces insectes ont attiré durant les siècles la curiosité des hommes dans la plupart des civilisations. Le texte qui suit s'attache à passer en revue les rapports ayant existé entre l'homme et la guêpe au cours du temps.

Les premières interactions visibles entre cet insecte et l'homme remonte à l'époque de l'Égypte ancienne. En 3100 avant J.C., le roi Menes, premier pharaon égyptien, instaure la guêpe *Vespa orientalis* en tant que symbole de la basse Égypte (Cloudsley-Thomson 1976). Dans ce pays, les tombes pharaoniques présentent des gravures de guêpes du genre *Polistes* ou de la famille des *Eumenidae* (Dow, R.P. 1916). Ces traces historiques prouvent qu'il existait à l'époque plusieurs espèces de guêpes sociales de la sous-famille des *Vespinae* et des guêpes solitaires de la famille des *Eumenidae*. Pourtant de nos jours en Égypte, il ne reste plus qu'une seule espèce présente, la *Vespa orientalis*.

Selon M. Matsuura et S. Yamane (1984a), chez les Japonais et les Chinois, les rapports entre l'homme et la guêpe remonte aux temps préhistoriques, et se transmettent aujourd'hui encore dans les traditions. Les preuves les plus éloquentes se retrouvent dans la médecine chinoise qui utilise les nids de guêpes à des fins médicales et dans les habitudes alimentaires des japonais qui sont friands de larves de guêpes.

C'est avec la civilisation grecque qu'apparaît la première forme de curiosité scientifique envers cet insecte. Selon König (1896a), Aristote (384-322) fut le seul grec à consacrer des écrits sur la biologie des guêpes et des frelons. Ses travaux peuvent être considérés comme étant beaucoup plus complets que ceux effectués plus tard dans les autres civilisations (König, 1896b) et la connaissance qu'il a de ces insectes est remarquable.

Il décrit le nid comme étant formé de cellules hexagonales ressemblant à celles construites par les abeilles. Toutefois, ces cellules ne sont pas faites en cire, mais plutôt en un matériau ressemblant à de l'écorce ou à un tissu.

Il nous dit que les guêpes peuvent construire des petits nids avec peu de cellules ou des nids plus importants constitués d'un grand nombre de cellules et de rayons. Ces rayons ont pour point d'origine une racine, et bien qu'il ne nous dise pas que les cellules sont construites horizontalement sous les rayons, il devait connaître ce fait.

Il différencie sur le nid deux types d'individus, les guêpes mères et les guêpes ouvrières. Ces dernières ont pour caractéristiques de disparaître à l'arrivée de l'hiver. Il a d'ailleurs décrit clairement le cycle de développement des guêpiers. Selon ses écrits, à l'approche de l'été, la guêpe mère sélectionne un site à son goût, et forme un petit nid contenant environ 4 cellules. De ce nid sort des ouvrières matures qui construiront de nouvelles cellules permettant d'élever d'autres guêpes. Il y a alors production et agrandissement de nouveaux rayons jusque vers la fin de l'automne, où les nids atteignent le maximum de leurs tailles. En fin de cycle, les guêpes mères ne produisent plus d'ouvrières mais uniquement de nouvelles guêpes mères. La guêpe mère est de constitution plus lourde et plus trapue que les guêpes ouvrières. Elle ne peut voler loin, et reste le plus souvent au nid.

Aristote n'était pas certain du fait que les reines portaient un aiguillon, mais par analogie aux abeilles il conclut qu'elles en portaient, mais ne l'utilisaient que très rarement. Il a trouvé des ouvrières sans aiguillons (probablement des mâles), mais ne s'est pas prononcé sur le fait que ce soit des mâles ou des femelles. Il connaissait pourtant l'existence des bourdons chez les abeilles, mais n'avait apparemment pas connaissance de leurs rôles sexuels. Il donne aussi des informations sur les différents stades de développement larvaire. Il dit que les œufs sont pondus sur le côté des cellules où ils sont enfoncés comme des gouttelettes. Les larves se nourrissent de ces œufs (ce qui est assez stupéfiant comme erreur par rapport à tous les faits corrects qu'il rapporte) puis se transforment quelque temps après en nymphes dans les cellules. A ce stade de développement, elles cessent de se nourrir, et éclosent par la suite en parfaits imagos.

En 422 av. J.C., un peu avant Aristote, un dramaturge grec, Aristophane a écrit une pièce où la guêpe prend la signification spécifique d'irascibilité et de malveillance. Aujourd'hui encore, cette signification persiste.

Après Aristote, il faudra attendre 300 ans pour que les romains rééditent des travaux sur les guêpes. Le premier romain à écrire sur les guêpes et les frelons fut Terantius Varro. Il avait une librairie publique et sur les 74 livres en 320 volumes qu'il a écrit, trois sont

consacrés à l'agriculture et contiennent des notes sur ces insectes. Plus tard, les poètes Virgilius Maro et Ovidius Naso parlent de guêpes, mais leurs écrits sont en grande partie tirés du travail de Pline Secundus Major qui vécut de l'an 23 à l'an 79. Comme Aristote, Pline a étudié un grand nombre de sujets. Il a écrit 37 volumes sur l'histoire naturelle (*Historia naturalis*) pour Titus en l'an 77. Il a fait parvenir des compléments à cet ouvrage jusqu'à sa mort. Pourtant, en dépit de ses travaux, les romains clament tous dans leurs écrits que les guêpes prennent naissance dans les chevaux morts, que les frelons sont originaires des chevaux de guerres, et que les abeilles ont pour origine les taureaux morts ou les bœufs couverts de terre (König, C. 1896b). Il est évident que Pline en savait plus sur le cycle de développement de ces insectes, car il dit que les guêpes se reproduisent et se propagent comme les abeilles. Chez ces dernières, le point de départ est un vers blanc qui est nourrit et élevé par les abeilles jusqu'à ce qu'il déchire la couverture qui l'emprisonne dans les cellules de cire. Il donne une durée de développement larvaire de 45 jours pour atteindre le stade imago, ce qui est inexact, car la larve se développe en seulement 24 jours. Toutefois, Pline montre des lacunes en zoologie par rapport à Aristote, car dans ses récits, il confond clairement les guêpes sociales avec d'autres espèces et plus particulièrement avec des espèces solitaires.

Après la civilisation romaine, c'est en Europe que l'on retrouve des écrits sur les guêpes et les frelons. Entre l'époque de Pline et le 16<sup>ème</sup> siècle, il y eut divers livres de la bible qui furent écrits. Les frelons sont d'abord mentionnés dans le livre de l'exode (xxiii.28) où on peut lire : « Dieu dit : J'enverrai des frelons au devant de toi, qui chasseront les Hivites, les Canaanites et les Hittites de ta route. ». C'est ensuite dans le Deutéronome (vii20) et le Joshua (xxiv. 12) qu'on lira que les frelons ont réellement conduit les ennemis en dehors de la terre du peuple élu.

En dehors de la religion, on trouve des références à la guêpe dans les essais littéraires qui commentent leurs natures coléreuses lorsqu'elles sont dérangées. Dans «the taming of the shrew» de Shakespeare (vers 1590), on retrouve la signification donnée au mot guêpe par Aristophane, c'est à dire vindicatif et malveillant. On trouve aussi des représentations illustrées de cet insecte dans le «book of hours» de Coccharelli (fin du 14<sup>ème</sup> siècle) et dans une peinture de Giorgone «the picnic» où on les voit importuner des personnes.

En ce qui concerne les écrits scientifiques, un des premiers manuels en zoologie est *Hortus Sanitatis* écrit par Cuba en 1491. Ce dernier combine les premières idées romaines (accompagné de dessin confus) avec quelques idées plus réalistes. Dans la section parlant des frelons, l'illustration montre un insecte ailé autour d'une carcasse à sabot, qui correspond à un

animal de grande taille portant des cornes bovines. Pourtant, le texte dit que les frelons se développent dans la chair de cheval. Un autre dessin montre des guêpes autour du creux d'un arbre (il s'agit vraisemblablement de *Vespa cabro*). En 1593, Harvey, dans «*Pierces supererogation*», est le premier à émettre un doute sur l'origine des guêpes en se demandant comment un animal aussi agile que l'abeille peut émerger d'un bœuf paresseux, ou qu'une guêpe aussi vive puisse avoir pour origine un cheval mort.

Entre le 17<sup>ème</sup> et le 19<sup>ème</sup> siècle, le nombre des écrits augmente, et plusieurs travaux réalisés à partir d'observations sont publiés. On trouvera dans la seconde partie du voyage de Gulliver (Jonathan Swift, 1727) une description des guêpes. En 1607, Edward Topsell écrit le premier livre anglais de zoologie : «*History of four-footed beast and serpent*». La seconde édition de 1658 a été rééditée dans les temps modernes.

En 1634, Thomas Mouffet a été le premier à écrire un livre uniquement consacré à l'entomologie, le «*Theater of insects*». Le matériel composant ce livre a été collecté par le docteur Thomas Penny qui a repris les notes de Gesner. Mouffet a simplement préparé le manuscrit. Aussi c'est sans surprise que dans la section guêpes et frelons on retrouve les mêmes informations que dans le livre de Topsell. Les dessins que l'on trouve dans le livre de Mouffet ont été faits par John White en 1550, et dans le manuscrit original, on peut voir une représentation colorée de la guêpe *Vespa cabro* ainsi que plusieurs dessin en noir et blanc de guêpes et de frelons. Au début des années 1700, on commence à rencontrer des travaux basés sur des observations, avec entre autres la description que fait le théologien anglais William Derham du comportement de collecte d'écorces pour la construction des nids. Plus tard il constate la présence de mâles, de reines et d'ouvrières dans la colonie.

A peu près à la même époque, le naturaliste français M. de Réaumur qui a étudié la vie de ces insectes édite son livre : «*Histoire des guêpes*». Ce livre est en 1719 la première publication majeure sur le sujet. Sans aucun doute, Derham et de Réaumur savaient que les guêpes et les abeilles n'avaient pas pour origines les chevaux ou les bœufs morts, mais ce mythe a continué à se perpétuer dans les écrits concernant l'histoire naturelle au 18<sup>ème</sup> et au 19<sup>ème</sup> siècle.

A partir de 1850, il apparaît de nombreuses publications liées principalement aux observations courtes du «*old naturalists*». A cette époque, les anatomistes dissèquent les guêpes et rapportent leurs trouvailles. On assiste aussi à la mise en place des fondements de la classification des guêpes par les taxonomistes. Parmi ces derniers, le plus remarquable a été le conservateur du British Muséum, Frederick Smith. Son «*Catalogue*» en 1858 donne une bonne description des espèces anglaises avec leurs distributions et leurs abondances relatives.

En 1868, Edward Ormerod sort le premier livre consacré uniquement aux guêpes Vespines d'Angleterre, où il passe en revue les divers aspects de la biologie de ces insectes et les diverses connaissances disponibles à cette époque.

Le 20<sup>ème</sup> siècle marquera un tournant décisif pour l'acquisition des connaissances chez les guêpes et les frelons. En 1904 et 1905, les 3 parties du travail de R. du Buysson «monographie des guêpes ou Vespa» recouvre la biologie des guêpes Vespines et donne des détails sur la distribution des frelons pour des lieux aussi éloignés que le Tibet ou l'Indonésie. Il y inclut des clés d'identification pour les espèces européennes, africaines et asiatiques. A la période de l'entre-deux guerres et après 1968, on voit fleurir un grand nombre de travaux sur les guêpes et frelons, motivés principalement par un contrôle de ces insectes aux Etats Unis. De plus, l'intérêt croissant des scientifiques pour les réactions allergiques aux venins des guêpes a favorisé cette étude. Comme simple exemple, les publications écrites entre 1973 et 1977 représentent à elles seules 12% de la totalité des travaux menés sur les guêpes durant les 300 années précédentes



- Chapitre II -  
La guêpe *Polistes* : systématique et distribution

Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, il a fallu attendre la fin du 19<sup>ème</sup> siècle pour qu'apparaissent les premiers ouvrages consacrés à la classification chez les guêpes. Selon Bina Pani Das et Virendra K. Gupta, De Saussure en 1853 a probablement été le premier auteur à fournir une classification complète de ces insectes. Cette classification a ensuite évolué grâce aux différents progrès scientifiques et on est arrivé à une systématique plus rationnelle, basée sur des critères de morphologie évolutive, de paléontologie et de physiologie qui se recoupent et concordent assez souvent de façon satisfaisante.

De nos jours, le terme de guêpe, bien que vulgairement utilisé pour désigner les hyménoptères aculéates autres que les abeilles et les fourmis, se réfère aux insectes appartenant à la superfamille des Vespoidea, autrefois nommé Diploptera.

Avant de donner la classification proposée par Carpenter en 1982, et de discuter de la distribution des *Polistes*, nous allons définir l'ordre des Hyménoptères, et donner leur position dans le monde animal.

## A) Hyménoptères et *Polistes* dans le règne Animal :

Les Hyménoptères sont des insectes appartenant au phylum des Arthropodes. Ces derniers sont littéralement des animaux à «pattes articulées». En réalité, chez les arthropodes, c'est le plus souvent tout l'ensemble du corps qui est articulé. Il n'existe pas chez eux de squelette interne et l'armature du corps est constituée d'une cuirasse externe semi-rigide. Leurs corps est métamérisé, c'est à dire divisé en segments, et ces divers segments s'articulent entre eux.

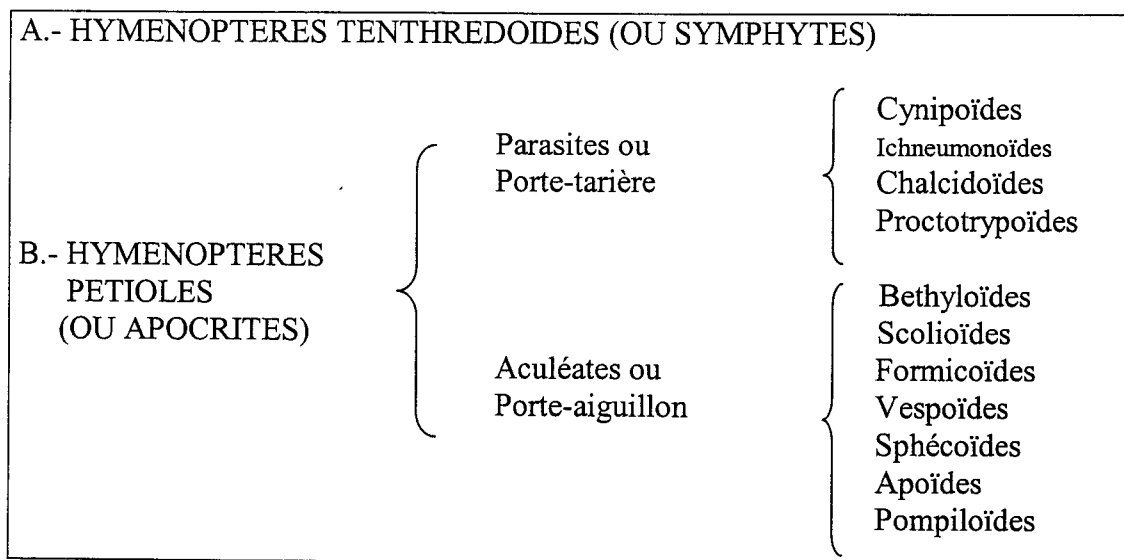
Les Arthropodes peuvent être divisés en 6 classes regroupées dans deux sous-embranchements (Chélicérates et Antennates). La classe des Insectes constitue la classe la plus importante du phylum des Arthropodes. L'ordre des hyménoptères apparaît alors de la façon suivante dans le monde animal : phylum des Arthropodes, sous-embanchement des Antennates, classe des Insectes, sous-classe des Ptérygotes, section des Oligonéoptères, super-ordre des Hyménoptéroïdes, ordre des Hyménoptères. Cet ordre peut être divisé en deux groupes d'importance inégale s'opposant par des caractères distincts, les Symphites et les Apocrites.

Les Symphites ou Sessiliventre se caractérisent par un abdomen non étranglé à sa base, faisant directement suite au thorax alors que chez les Apocrites, thorax et abdomen sont séparés par un étranglement plus ou moins prononcé, formant un pétiole, d'où le nom de

Pétiolata que l'on donne aussi à ce groupe. Les Apocrites sont eux même divisés en deux groupes, les Térébrants (parasites ou Porte-tarière) et les Aculéates (Porte-aiguillon). Le tableau 1 permet de visualiser l'ordre des Hyménoptères, et les 11 superfamilles qui le composent.

**Tableau 1**

Ordre des Hyménoptères (d'après Atlas des Hyménoptères de France, Tome I)



Ce même tableau montre que la superfamille des Vespoïdes (ou Vespoidea) est l'une des sept superfamilles que porte les Hyménoptères Aculéates. Cette superfamille était jusqu'au début des années 80 divisée en trois familles (Masaridae, Eumenidae et Vespidae). Carpenter en 1982, après avoir étudié les relations phylogénétiques entre les diverses sous-familles et les tribus, en utilisant la méthode des cladogrammes, arrive à la conclusion qu'il n'existe chez les Vespoidea qu'une seule famille : les Vespidae. Cette famille est divisée en 6 sous-familles, qui sont les Euparagiinae, les Masarinae, les Eumeninae, les Stenogastrinae, les Vespinae, et les Polistinae.

Les guêpes du genre *Polistes* appartiennent à la sous-famille des Polistinae et à la tribu des Polistini (une des trois tribus de la sous-famille des Polistinae, avec les Ropalidiini et les Polybiini). Cette tribu comporte deux genres, les *Polistes* (environ 200 espèces selon Akre) et les *Sulcopolistes* (4 espèces, qui sont tous des parasites sociaux). Le genre *Polistes* est lui-même divisé en 11 sous-genre, qui sont, Les *Polistes*, les *Gyrostoma*, les *Nygmopolistes*, les *Megapolistes*, les *Stenopolistes*, les *Polistella*, les *Onerarius*, les

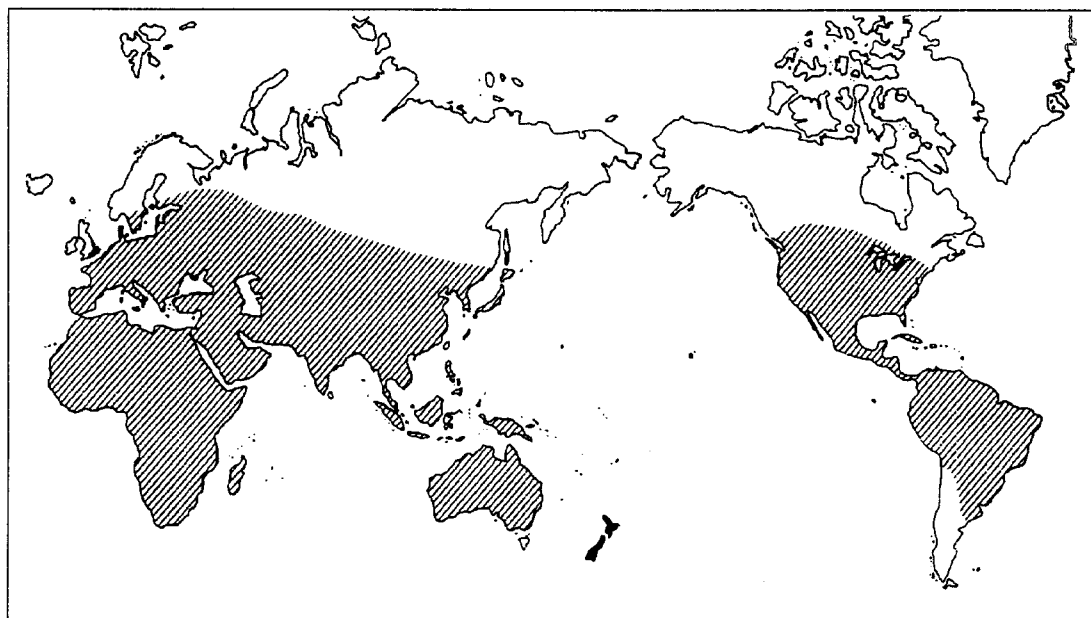
Aphanilopterus, les Fuscopolistes, les Palisotius, et les Epicnemius. Dans le cadre de notre étude, nous nous intéressons plus particulièrement à une guêpe appartenant au sous-genre Megapolistes.

## B) Distribution des guêpes *Polistes* dans le monde :

Les guêpes du genre *Polistes* sont distribuées partout dans le monde, et sur la base de leur haute diversité paléotropicale, beaucoup d'entomologistes avancent l'hypothèse d'une origine sud-est asiatique. Elles auraient par la suite envahi le nouveau monde, puis secondairement rayonné vers la zone néotropicale. La figure 1 donne la répartition des guêpes de ce genre dans le monde.

### Figure 1

Distribution des guêpes du genre *Polistes* (selon Vecht 1967, Richards 1971, et Akre 1982, issu de «the social biology of Wasps»).



Les zones colorées en noir correspondent aux populations introduites (Angleterre et Nouvelle Zélande).

Les guêpes du sous-genre Megapolistes montrent aussi une répartition large. On les retrouve dans les régions orientales, paléartiques, éthiopiennes, australiennes, et dans les îles océaniques. On trouvera des espèces de ce sous-genre en Amérique du sud, en Australie, au Cambodge, en Chine, en Egypte, en Ethiopie, en Inde, en Indonésie, en Iran, au Japon, en

Malaisie, au Népal, en Nouvelle Zélande, au Pakistan, à Sumatra, au Tibet, au Vietnam, à Zanzibar, dans les petites îles du Pacifique et dans l'archipel des Mascareignes. Cette liste de région a été établie à partir du travail de B.P. Das et de Gupta V.K. sur l'identification des guêpes présentes en Inde, et du travail de O.W. Richards sur l'identification des espèces américaines. Elle ne concerne que les régions les plus fréquentées par le sous-genre *Megapolistes*. Selon Richards, Roman en 1924 a enregistré la présence de *Megapolistes* sur l'île de Pâque, qui se trouve à environ 3000 Km de toute autre terre. Le fait de trouver ces espèces sur des sites aussi isolé montre que ces guêpes sont d'excellents voyageurs, et il est possible qu'on puisse les trouver dans d'autres régions que celles précédemment énumérées.

### C) Description de l'espèce *Polistes (Megapolistes) olivaceus* de Geer :

Rappel du positionnement systématique de cette espèce :

- Superfamille des Vespoidea
- Famille des Vespidae
- Sous-famille des Polistinae
- Tribu des Polistini
- Genre *Polistes*
- Sous-genre *Megapolistes*

D'après les éléments bibliographiques relatifs à la seule guêpe sociale présente à l'île de la Réunion, l'espèce réunionnaise est une *Polistes hebraeus* Fabricius. Toutefois les données relatives aux guêpes présentent dans l'archipel des Mascareignes ne font pas mention de la présence de cette espèce. En 1962, dans un travail ayant pour but de définir les modes de fondation chez diverses espèces de *Polistes*, Yoshikawa signale une synonymie entre l'espèce *Polistes hebraeus* Fabricius et l'espèce *Megapolistes olivaceus* de Geer. Cette dernière espèce est effectivement signalée comme étant présente dans l'archipel des Mascareignes.

La difficulté à trouver des éléments bibliographiques concernant les *Polistes hebraeus* Fabricius et la possible synonymie de cette espèce avec les *Megapolistes olivaceus* de Geer nous a conduit à comparer les caractéristiques morphologiques des guêpes réunionnaises à celles des *Megapolistes olivaceus* de Geer apparaissant dans l'ouvrage de Bina Pani Das & Virendra K. Gupta paru en 1989.

La comparaison de ces caractères morphologiques révèle effectivement une concordance entre les deux espèces.

En respect des conventions préétablies concernant une espèce, alors que la guêpe réunionnaise a été jusqu'ici signalée sous l'appellation de *Polistes hebraeus*, nous l'appellerons dans ce mémoire *Polistes (Megapolistes) olivaceus* de Geer. Dans le cadre d'une simplification liée à la rédaction, nous utiliserons la notification *Megapolistes olivaceus* de Geer pour nommer l'espèce. En effet, cette dernière description est antérieure (1773) à celle faite pour *Polistes hebraeus* Fabricius (1787) –O.W. Richards 1978–.

Pour information, nous décrivons dans les deux paragraphes qui suivent les caractéristiques morphologiques pour cette espèce, respectivement chez l'adulte et chez la larve.

## 1) Caractéristiques morphologiques des adultes :

### Caractères généraux

Cette espèce se caractérise par une carène occipitale incomplète; les apophyses de la plaque subgenitale du mâle sont aplaties et spatulées dans leur partie apicale. Ils sont brillants et dépourvus de pubescence, et leurs couleurs varient.

### Chez la femelle

- La tête (voir planche I)

Elle a la tête plus large que haute et 1.1 à 1.0 fois aussi large que la partie s'étendant du thorax à la tégule; Le clypeus est 1.1 fois plus large que long. Il est compact et délicatement pointillé, avec quelques points interposés plus grands qui s'éparpillent; les mandibules se trouvent être ponctuées par des points plus grands s'éparpillant.

En ce qui concerne la région supraclypeale, l'espace inter-antennaire et l'orbite intérieure comprenant le sinus oculaire, ils paraissent presque lisses; le front est quant à lui finement ponctué à son sommet.

La distance interoculaire est légèrement supérieure au niveau du clypeus par rapport au sommet de la tête. La distance des yeux aux ocelles est d'environ 3 fois la distance interoculaire. Cette dernière est également répartie entre les trois ocelles.

La tempe vue de profil est 1.1 à 1.3 fois aussi large que l'œil, avec quelques punctuations fines et éparses.

L'espace malaire est constitué de ponctuations modérément plus grandes et plus proches.

- **Le thorax** (*Voir planche II*)

Le thorax de la femelle porte une carène occipitale incomplète; son pronotum est peu délicatement pointillé et le mesoscutum y est collé, ne portant presque pas de pointillés; scutellum, postscutellum et méta-pleuron ne portent pas de ponctuation. Le mesopleuron situé derrière la carène epicnemiale et au-dessus de la suture sternopleurale porte de fines ponctuations éparses. Son bord ventral est arrondi. Le propodeum porte des striations distinctes qui n'atteignent pas la marge intérieure sur le côté. Il ne porte pas de bord latéral distinct et la rainure médiane y est rétrécie.

Au niveau de l'aile, le haut de la seconde cellule cubitale est environ aussi long que la distance séparant le premier intercubitus de la première nervure récurrente.

- **L'abdomen** (*voir planche II*)

Pour l'abdomen, le premier tergite gastral est plus large que long, le gastre ne porte presque pas de ponctuations. Il est couvert d'une pubescence veloutée courte, et les premiers sternites du gastre sont délicatement striés.

- **La coloration**

La femelle est jaune avec des marques variables de couleur noire et quelques marques rougeâtres. Il existe deux formes définies en fonction de l'étendue des marques noires : on parlera d'une forme sombre et d'une forme pâle.

La forme sombre: la coloration principale reste le jaune. Les colorations noires se retrouvent sur les parties suivantes :

- étroite marge basale et apicale du clypeus
- dents présentes sur les mandibules
- marge de la région supraclypeale
- une courte ligne entre les antennes (planche III, -b-)
- marque au-dessus de chaque cavité antennaire
- une bande au sommet de l'occiput
- une ligne sur le scape antennaire et sur le flagellum au-dessus (souvent uniquement dans la partie apicale du scape antennaire)
- au devant de la carène du pronotum
- une marque sur la partie ventrale du propleuron (souvent absente)

- sur le mesoscutum, exceptées deux longues lignes médianes jaunes et deux lignes latérales jaunes, plus courtes (planche III, -e-)
- presque toutes les sutures thoraciques
- ligne le long de la rainure médiane du propodeum (avec quelquefois deux marques sur les cotés)
- une bande étroite à la base du premier tergite gastral et une bande transversale un peu après son milieu (planche III, -h-)
- bande étroite à la base du second tergite gastral (quelquefois absente)
- une bande sinuée présente du deuxième au cinquième tergite gastral, ainsi que sur le sternite gastral (planche III, -g, h-)
- ligne au-dessous de la hanche
- ligne au-dessus du tibia postérieur (quelquefois courte)
- au-dessus de la moitié basale du métatarse postérieur.

La coloration rougeâtre se retrouve quant à elle au niveau du flagellum antennaire, sur les raies humérales, au niveau du scutellum (forme un disque), sur la partie dorsale du Pronotum et sur deux lignes courbées localisées sur les côtés du propodeum. Elle se trouve aussi à la base du premier et du second tergite gastral et sur une partie des pattes (fémur et tibia).

La forme pâle ne diffère de la forme sombre que par l'étendue de ses marques noires. Ces dernières se répartissent comme suit :

- une ligne étroite sur le sommet de la tête (planche III, -d-)
- une ligne médiane incomplète sur le mesoscutum (planche III, -f-) ainsi que deux lignes faiblement courbées sur les cotés
- des marques noires réduites au niveau des sutures thoraciques
- une étroite bande au premier et second segment gastral
- une bande transversale rougeâtre sur le premier tergite gastral

### **Chez le mâle (planche III)**

Le mâle ressemble à la femelle, mais le clypeus ne touche pas l'œil (planche III, -c-). La tempe est plus large et les dents proximales situées sur les mandibules sont courtes. Les segments apicaux antennaires sont approximativement 2 fois (13 : 7) aussi longs que larges à



leurs bases et pointent brusquement au niveau de leur apex (planche III, -a-). Le segment 3 est plus long que les segments 1 et 2 (ou 4 et 5) additionnés.

Au niveau apical du sternite gastral, il y a projection brusque de tubercules de chaque côté. Les apophyses sont longues, étroites, et aplaties comme des spatules au niveau de leur apex (planche III, -i-).

On constate une similitude avec les femelles par leur coloration : forme sombre et forme pâle. Ils porteront cependant des marques noires supplémentaires au niveau des trois derniers segments antennaires apicaux et du propodeum.

### La taille des individus

En ce qui concerne la taille des individus de cette espèce, on notera pour les femelles une longueur moyenne comprise entre 13 et 16 mm pour le corps et entre 14 et 18 mm pour les ailes antérieures. Les mâles, quant à eux, sont un peu plus grand avec un corps d'une longueur moyenne comprise entre 16 et 19 mm, et les ailes antérieures d'une longueur comprise entre 18 et 20 mm.

### La distribution de cette espèce

Cette espèce est assez largement distribuée. On la retrouve dans les pays suivants : Iran, Japon, Zanzibar, Seychelles, Madagascar, île Maurice, Australie, Nouvelle-Zélande, Inde, Tenasserim, Cambodge, Laos, Nord et Sud Vietnam, Sud de la Chine, îles Mariannes, Samoa, îles Marquises, Fiji, Tonga, Nouvelle Calédonie, Tahiti, îles Hawaii, île de Pâques.

Il est à noter que sur l'île de Pâques, Romain en 1924 avait décrit des mâles et des femelles comme appartenant à l'espèce *P. hebraeus* de Geer. Ces échantillons ont été réexaminés par Richards en 1978 et déterminés comme appartenant bien à l'espèce *Megapolistes olivaceus* Fabricius.

## 2) Caractéristiques morphologiques des larves :

Il a été démontré que les caractères larvaires sont des composants importants utilisés pour la classification des Vespidae au niveau supraspécifique et quelquefois au niveau de l'espèce (Reid, 1942 ; S.K. Yamane 1976). Richards en 1978b utilise certains caractères larvaires pour reconstruire les arbres phylogénétiques au sein de la sous famille des Polistinae. S. Yamane en 1981 a examiné les caractères larvaires de divers Vespidae aux îles Fiji, dont

ceux des larves de *Megapolistes olivaceus* De Geer. Ces caractères ont été décrits chez les larves matures.

Chez *Megapolistes olivaceus* De Geer, les larves ont le crâne brunâtre à l'exception du front et du clypeus. Ce crâne est profondément émarginé postérieurement, et porte des petites punctuations clairsemées associées à de minuscules poils raides. Il existe un faible sillon à la moitié du crâne qui reste tout de même clairement visible. Le front n'est pas séparé de l'épicrâne et du clypeus par des lignes distinctes. Les antennes y sont relativement grandes et portent 3 à 5 minuscules sensilles. La bande temporale est large mais pas très longue et un tiers externe est légèrement réticulé. La fente tentoriale antérieure est distincte, localisée sur le sillon epistomal et du côté ventral de l'antenne. Le sillon post-occipital est développé. Le sillon pleurostomal est quant lui faiblement représenté. Le sillon epistomal est développé, mais manque dans la portion supérieure.

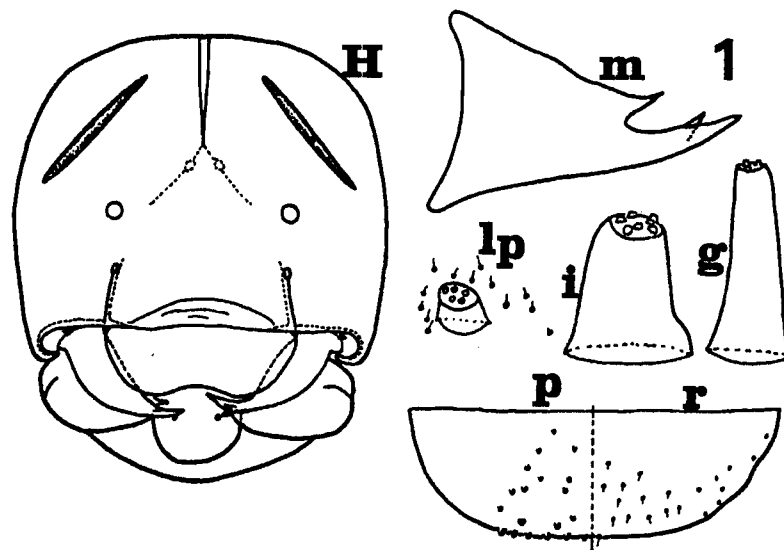
Le front et le clypeus sont de couleur pâle. Le labre est transversal, doucement émarginé du côté ventral, avec plusieurs poils courts. Le palais porte des sensilles coniques. Les mandibules sont larges à leur base, pointues du côté apical, et portent une dent subsidiaire près de l'apex ainsi qu'une autre dent plus fine en arrière de cet apex. Le lobe maxillaire est sphérique et bien développé, avec des poils clairsemés. La partie charnue de la palpe maxillaire porte 7 minuscules sensilles à son extrémité. La galea est plus mince que la palpe maxillaire et porte 3 sensilles. Le prelabium est un rectangle arrondi portant une paire de palpe qui possèdent 5 à 6 minuscules sensilles. Autour de chaque palpe labial, on compte plus d'une dizaine de poils durs. La partie restante du prelabium porte des poils clairsemés ou seulement des punctuations. Le postlabium porte lui aussi des poils clairsemés.

Le corps des larves est tégumenté, portant de nombreuses micro tubercules positionnées de façon transversales. On y trouve des punctuations éparses ainsi que de minuscules poils qui leurs sont associés. Les zones ovales paires des sternites thoraciques ainsi que les lobes pleuraux sont bien définis.

Selon les clés d'identification données par Richards en 1978a, la mandibule ne porte qu'une dent supplémentaire, et les zones ovales paires des lobes pleuraux meso- et meta-thoraciques sont absentes des échantillons provenant des Seychelles.

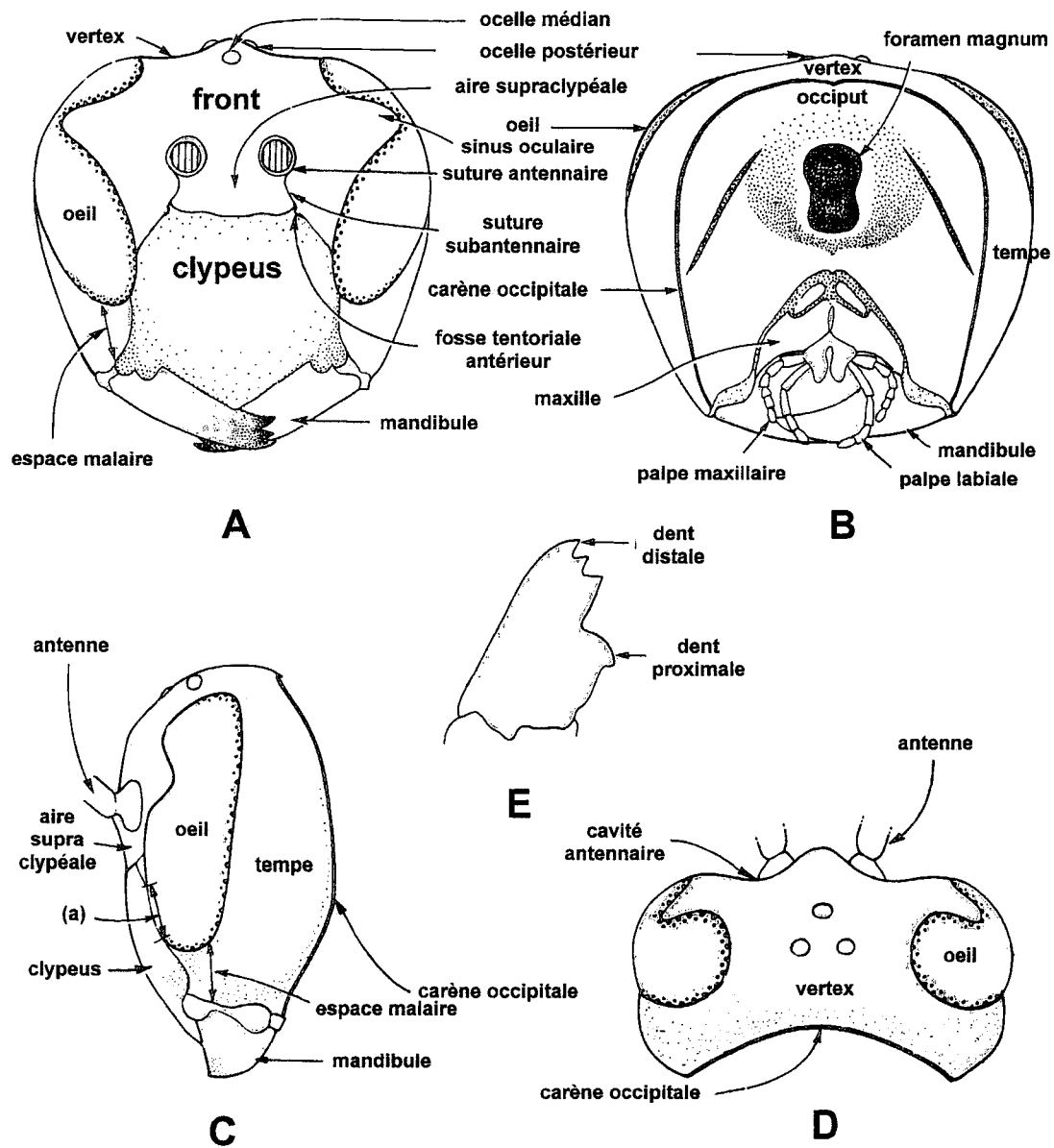
**Figure 2**

Tête des larves de *Megapolistes olivaceus* De Geer (repris de S. Yamane et T. Okazawa, 1981). H, Tête en vue frontale ; m, mandibule ; r, labre ; p, palais ; i, palpe maxillaire ; g, galea ; lp, palpe labial.



**Planche I :**  
Structure de la tête chez *Megapolistes olivaceus* de Geer

- A. Tête vue de face
- B. Vu postérieur de la tête
- C. Tête vue de coté – (a) représente la marge latérale du clypeus qui se trouve le long de la marge intérieure de l'œil.
- D. Vu dorsal de la tête
- E. Détail d'une mandibule



**Planche II :**  
 Structure du thorax, des ailes, de la patte et de la plaque subgénitale mâle  
 chez *Megapolistes olivaceus* de Geer

- A. Thorax vu de côté
- B. Propodeum vu de dos
- C. Aile antérieure
- D. Aile postérieure
- E. Patte
- F. Cinquième segment tarsien
- G. Plaque subgénitale mâle
- H. Premier sternite gastral en vue ventrale

**Description des veines alaires :**

**Pour l'aile antérieure :**

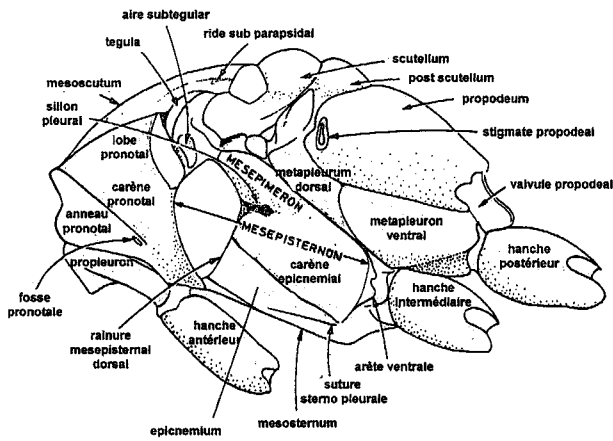
AB	= costa
CD	= subcosta
EFG	= metacarpus
WKHYXZ	= cubitus
MNTT'F	= radius
PQRW	= discoïdeus
RLO	= subdiscoïdeus
CS	= medius
UV	= submedius
VW	= brachius
BME	= stigma
SWD	= veine basale
KN	= premier intercubitus
XT	= second intercubitus
ZT	= troisième intercubitus
QH	= première veine récurrente
PV	= nervulus
QRW	= postnervulus
MN	= première abscisse du radius
NT	= seconde abscisse du radius
ab	= costa
cde	= subcosta
ef	= metacarpus

**Pour l'aile postérieure :**

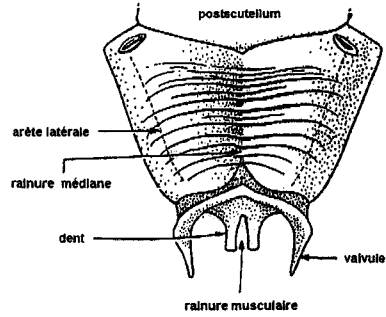
dgh	= radius
jkl	= cubitus
mn	= discoïdeus
pq	= brachius
ij	= medius
op	= submedius
kg	= intercubitus
jmp	= nervulus

**Planche II :**

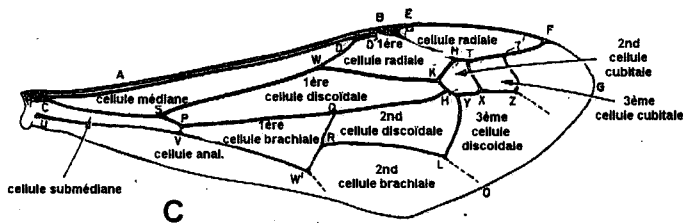
Structure du thorax, des ailes, de la patte et de la plaque subgénitale mâle  
chez *Megapolistes olivaceus* de Geer



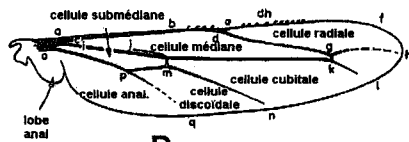
**A**



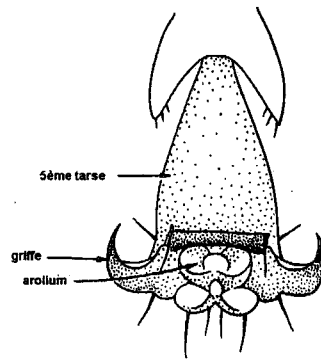
**B**



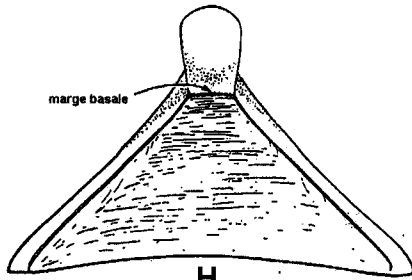
**C**



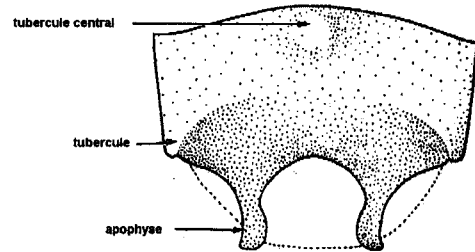
**D**



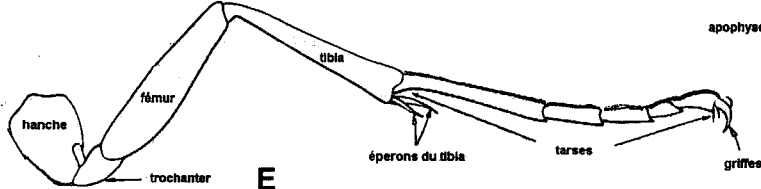
**F**



**H**



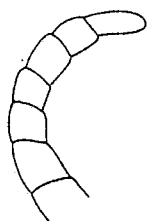
**G**



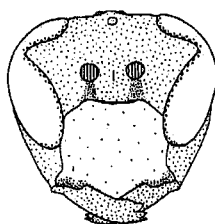
**E**

**Planche III :**  
**Coloration et différences morphologiques sexuelles**  
**chez *Megapolistes olivaceus* de Geer**

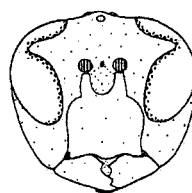
- a. Segments antennaires mâles
- b. Tête de la femelle vue de face
- c. Tête du mâle vue de face
- d. Tête du mâle en vu dorsale
- e. Mesoscutum vu de dos (forme sombre)
- f. Mesoscutum vu de dos (forme pâle)
- g. Coloration du gastre – vu de coté
- h. Coloration du gastre – vu de dos
- i. Plaque subgénitale mâle



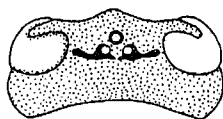
a



b



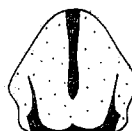
c



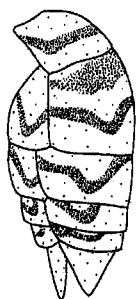
d



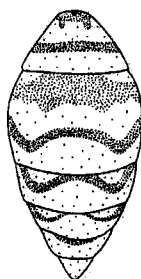
e



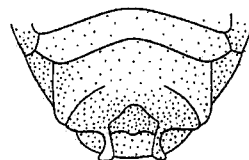
f



g



h



i

a,h  
1 mm

b  
1 mm

c,d  
2 mm

f  
1 mm

i  
1 mm

e,g  
1 mm

**- Chapitre III -**  
**Les caractéristiques de la zone d'étude**



## A) Localisation et description :

L'île de la Réunion est située dans le sud ouest de l'Océan Indien par 21°10' de latitude sud et 55°40' de longitude est, à 800 Kilomètres à l'est de Madagascar (figure 3). Elle fait partie avec l'île Maurice et l'île Rodrigues de l'archipel des Mascareignes.

**Figure 3**

Situation géographique de l'île de la Réunion

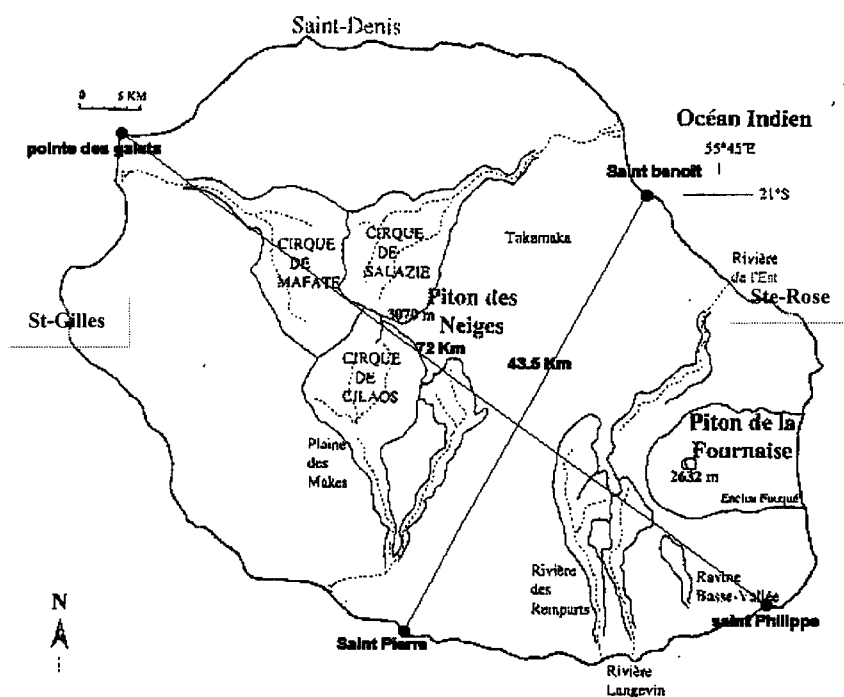


L'île a une superficie de 2512 km<sup>2</sup> et un périmètre de 208 km ; son grand axe mesure 72 km depuis la Pointe des Galets au nord-ouest jusqu'à Saint Philippe dans le sud-est, et son petit axe est long de 43,5 km de Saint Pierre dans le sud à Saint Benoît dans l'est (figure 4). Elle est formée de deux volcans, le Piton des Neiges (3070m) au nord-ouest et le Piton de la Fournaise (2632 m) au sud-est. La jeunesse de l'île et l'érosion intense sont à l'origine d'un relief très accidenté. Il y existe des contrastes climatiques très marqués entre la côte «au vent» recevant une très forte pluviométrie et la côte «sous le vent» d'une part, et entre les zones littorales et les zones de forte altitude d'autre part. Ces conditions extrêmes sont à l'origine d'écosystèmes riches et diversifiés marqués par un très fort taux d'endémisme.

La Réunion est constituée de deux massifs volcaniques ayant pour origine un point chaud. L'île a émergé il y a environ 3 millions d'années, se construisant depuis un fond de 4000 mètres pour former l'actuel Piton des neiges dont l'activité s'est interrompue il y a environ 12000 ans. Le massif du Piton de la Fournaise s'est édifié quant à lui sur le flanc sud-est du premier volcan, il y a plus de 535 000 ans. L'activité du Piton de la Fournaise reste aujourd'hui encore marquée par des phases explosives paroxysmales responsables de grands effondrements orientés vers l'est de l'île.

**Figure 4**

Carte générale de la Réunion



## B) Les éléments structurant du climat :

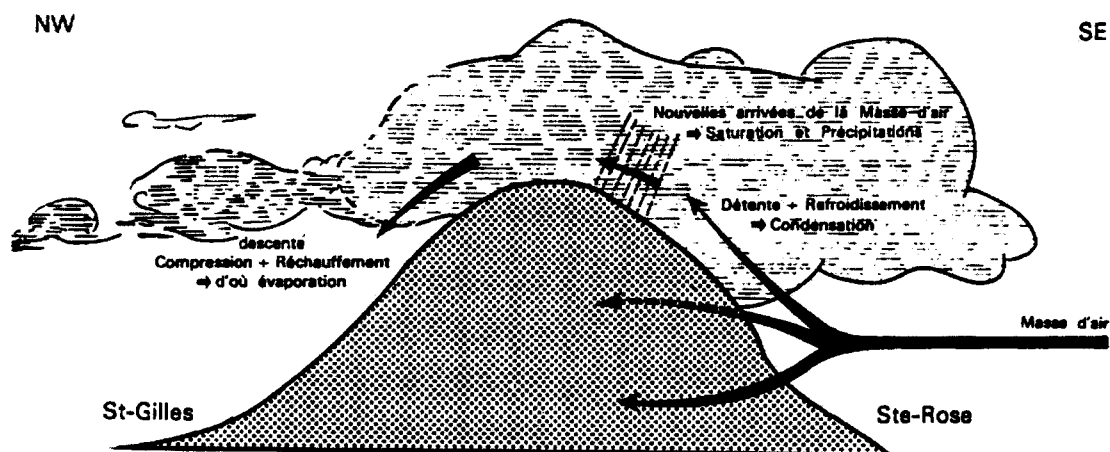
Localement, le climat de l'île est influencé par deux phénomènes, le phénomène côtier et le phénomène de relief. La forte capacité calorifique de l'eau introduit des phénomènes de brise de mer la journée et de brise de terre la nuit.

La journée, les masses d'air s'élèvent au niveau de la terre et sont remplacées par de l'air plus froid et plus humide venant de la mer. La nuit, le phénomène inverse s'établit étant donné que la mer est plus chaude que la terre. Ainsi, les nuages se forment au-dessus de l'île durant la journée et se trouveront au-dessus de la mer en début de soirée. Ajouté à ce phénomène, le relief de l'île introduit des modifications thermodynamiques qui influent sur la nébulosité et les précipitations. La barrière montagneuse située au vent est la zone où les nuages sont les plus fréquents (détente créée par le soulèvement). C'est là que les précipitations sont les plus importantes. Par contre, l'air qui descend le long de la face sous le vent est soumis à une compression et donc à un réchauffement qui entraîne un assèchement

(figure 5). De plus, l'air sera d'autant plus sec et chaud qu'il aura perdu une partie de son humidité lors des précipitations sur sa face au vent.

**Figure 5**

Effet de l'alizé sur la Réunion (effet de foehn)



Ainsi, durant la journée, les versants au vent seront essentiellement soumis aux effets de relief, alors que les versants sous le vent seront influencés par les brises de mer. La nuit, la brise de terre s'établit sur toute l'île.

A une plus grande échelle, en raison de sa position dans l'hémisphère sud, l'île a un climat de type intertropical caractérisé par la présence de masses d'air océaniques. Durant l'été (décembre à mars), elle sera soumise à de fortes pluies dues à la présence de la zone de convergence intertropicale ; c'est la saison humide. L'hiver (avril à novembre), cette zone remonte vers le Nord et le régime sera de type tropical dominé par une circulation anticyclonique avec un régime d'alizés (vents humides provenant de l'Est) intense.

La période de mars à mai (respectivement de septembre à novembre) correspond à l'intersaison où s'établit le régime d'hiver (respectivement d'été).

Durant, l'hiver, les alizés créent par leur présence un versant au vent et un versant sous le vent. La ligne de crête qui les sépare, orientée NNW-SSE passe par la montagne de St-Denis, la crête de la Roche-Ecrite, Salazie, la crête du Piton des Neiges et le Bory par le seuil de la Plaine des Cafres. L'alizé frappe de plein fouet le volcan et la région de Saint-Benoît,

puisqu'il prend en oblique les côtes de Saint-Benoît à St-Denis et de St-Philippe à St-Pierre. Au-delà à l'ouest, à l'abri de l'énorme massif du Grand-Bénard, s'étend la région sèche de St-Louis à la Possession. On voit donc que la présence de la montagne crée une région côtière de climat «sous le vent» sèche, et une région des hauts où règne le climat tropical d'altitude. C'est donc sur la côte «au vent» qu'on saisira dans son intégrité le phénomène des précipitations dans un climat tropical maritime. On trouvera des précipitations de plus de 10000 mm de moyenne annuelle dans les hauts de Sainte-Rose, et de moins de 600 mm sur le littoral ouest.

Durant l'été, l'humidité relative est très importante. Ainsi, sur les versants de la Fournaise, le taux d'humidité relative de l'air est constamment supérieur à 97 % durant cette saison.

La saison influe aussi sur les températures. Elles seront plus chaudes de janvier à mars et plus fraîches de juillet à octobre. Du fait de sa petite taille, les températures à altitude égales sont assez homogènes sur l'ensemble de l'île. La région «au vent» est plus fraîche d'un à deux degrés par rapport à la région «sous le vent» et on peut localement constater quelques anomalies thermiques liées à des effets d'ascendances, notamment dans les cirques, des effets de cuvette ou de fœhn.

La carte des températures maximales moyennes indique des températures littorales presque partout supérieures à 30°C (surtout au Nord et au Sud-Est), la bande soumise à cette moyenne étant plus large à l'Ouest qu'à l'Est.

L'altitude est à l'origine d'un gradient thermique variant de 0,6 à 0,7°C pour 100 mètres de dénivellation. Les températures sont donc rapidement fraîches et le seuil de 0° C est franchi à partir de 1500 mètres pour les minima absolus au sol. Au-dessus de 2000 mètres, les moyennes annuelles sont inférieures à 12°C, et la formation de givre est courante en altitude. Aussi, les « hauts » bénéficient de températures maximales assez modérées, puisque seules les plus hauts sommets ont des moyennes inférieures à 20°C.

L'ensoleillement présente une répartition essentiellement liée aux variations d'altitude et à l'exposition. La couverture nuageuse se développe principalement à mi-pente des reliefs sur la côte exposée aux alizés mais également sur la côte «sous le vent» par un phénomène de brise. Les régions les plus exposées se situent en bordure littorale avec plus de 2750 heures d'ensoleillement annuel à Saint-Pierre et plus de 2500 heures à Saint-Denis. Cette valeur décroît jusqu'à environ 1400-1600 mètres d'altitude qui correspond à la zone de développement principale des nuages. Le plafond nuageux est néanmoins limité en altitude par le développement de la couche d'inversion thermique, et, au-dessus de celle-ci,

l'ensoleillement augmente à nouveau jusque vers les sommets : plus de 2500 heures au-dessus de 2500 mètres.

### C) La végétation :

La pluviométrie, fonction de la zonation «au vent» et «sous le vent», et les variations d'altitude sont les facteurs directeurs de la répartition géographique de la végétation sur l'île.

La végétation indigène est principalement présente dans les zones montagneuses et a pratiquement disparue sur les zones côtières et les pentes de basses altitudes, du fait d'une pression anthropique importante.

En se basant sur les grands facteurs climatiques et la répartition des espèces, Cadet en 1977 distingue quatre grands types de forêts tropicales entre 0 et 2000 mètres d'altitude :

- La forêt semi-sèche (forêt mégatherme semi-xérophile ou forêt relativement sèche hétérogène de basse altitude)
- La forêt humide de basse altitude (forêt mégatherme hygrophile de basse altitude ou forêt humide hétérogène de basse altitude)
- La forêt pluviale de montagne (forêt mésotherme hygrophile ou forêt humide hétérogène de montagne)
- La forêt dominée par *Acacia heterophylla*

A l'intérieur de ces grands ensembles, d'autres formations végétales sont distinguées comme la forêt humide de moyenne altitude (forêt mégatherme hygrophile de moyenne altitude ou forêt humide hétérogène de moyenne altitude) –Rivals 1952, Dupouey & Cadet 1986-. Au-dessus de 2000 m d'altitude les montagnes sont colonisées par une végétation arbustive dominée par les Ericacées (Cadet 1974).

L'île découverte dès le 16<sup>ème</sup> siècle ne sera peuplée qu'à la moitié du 17<sup>ème</sup> siècle. Pendant le premier siècle de peuplement, la densité de population reste très faible (250 habitants en 1676). Seule la végétation côtière et une partie des forêts de basse altitude (nord-est et ouest) sont alors exploitées pour le bois. Vers 1715, il y a défrichement sur de grandes surfaces des forêts de basse altitude pour la culture de café. C'est à cette époque que disparaît la presque totalité de ce type de forêt. Cette culture est peu à peu remplacée par celle de la canne à sucre dans la première partie du 19<sup>ème</sup> siècle. Après 1850, de nouvelles terres sont

gagnées sur les surfaces de forêt pour la culture de la canne. C'est aussi à cette époque qu'on assistera à la colonisation et au défrichement des cirques. Vers 1880, il ne reste que quelques fragments de la végétation d'origine au-dessous de 1000 m d'altitude dans l'Ouest et au-dessous de 500 m dans l'Est. La végétation à plus haute altitude fera elle aussi l'objet de défrichements dans l'Ouest pour la production de géranium au début du 20<sup>ème</sup> siècle.

Actuellement, les zones littorales et les premières pentes comptent principalement une végétation de culture (canne à sucre, vanille, etc...). On rencontre encore quelques espèces indigènes sur le littoral ouest telles que deux espèces halophiles, *Scaveola sericea* Vahl. et *Ipomoea pes-capra* L. et sur le littoral est *S. taccada*, *Pandanus utilis* Bory ou encore l'espèce endémique *Gastonia custipongia* Lam.

Vient ensuite la forêt mégatherme semi-xérophile qui n'existe plus que sous forme de reliquats dans la région « sous le vent » (de la côte à 750 m d'altitude), et par endroits dans les cirques de Cilaos, de Mafate et à Grand Bassin jusqu'à une altitude d'environ 1200 mètres. Ces parcelles de forêts sont des lieux de compétitions entre végétation originelle et espèces envahissantes (Choca, liane papillon, Galabert, Avocat marron, Poivrier marron, etc...). Ce type de forêt reste tout de même assez diversifié en espèces indigènes (entre autres, *Olea europea africana* Miller, *Dodonea viscosa* L., *Dombeya acutangula* Cav., *Eugenia buxifolia* Lam., pour les plantes les plus communément rencontrées).

Au-dessus de ces zones et jusqu'à 1800 mètres d'altitude se rencontrent des forêts, généralement dégradées et envahies de pestes végétales à faible altitude, mais très bien conservées dans les «hauts». Les forêts originelles sont de type mégatherme hygrophile jusqu'à 800 mètres d'altitude. Il s'agit de forêts dont la strate arborée atteint 7 à 15 mètres ; En altitude, la hauteur moyenne décroît et les fougères arborescentes forment la strate haute.

La forêt mésotherme hygrophile se développe de 900 à 1800 mètres d'altitude, et trois grands ensembles de formations végétales la composent. On trouvera la forêt complexe à bois de couleur. La strate supérieure atteint ici 6 à 10 mètres, et une épaisse strate herbacée constituée de fougères et d'épiphytes déborde sur le sol. Les fourrés à *Pandanus montanus* viennent ensuite, très hygrophiles, se développant dans les endroits à forte pluviosité (plus de 4500mm) et à drainage ralenti. L'espèce dominante, d'une hauteur de 2 à 3 mètres, forme des fourrés difficiles à pénétrer. Enfin se rencontre la forêt à *Acacia heterophylla*, une espèce endémique pionnière pouvant atteindre 25 mètres de hauteur. Son sous bois est facile d'accès.

La végétation éricoïde débute autour de 1600 à 1800 mètres. Elle colonise les zones hautes du massif. Il s'agit le plus souvent d'un fourré à touffes ou arbustes d'une densité variable. Les coulées récentes de lave, noires et nues, telles celles observées dans l'enclos

Fouqué, sont colonisées en quelques années par des mousses, des lichens puis des fougères. En 150-200 ans, une strate arborée apparaît et le stade de forêt climacique est atteint en environ 300 ans.

Ces différents milieux sont par endroit fortement perturbés, suite à l'envahissement par des plantes introduites tels la Vigne maronne (*Rubus alceifolius* Poirét), le Goyavier de Chine (*Psidium cattleianum* Sabine), le Longose (*Hedychium gardnerianum* Roscae) ou le Bringelier marron (*Solanum auriculatum* AIT.)

Les figures 6 et 7 donnent respectivement la répartition actuelle des zones de végétation à l'Ile de la Réunion et leurs étagements.

**Figure 6**

Les zones de végétation à l'île de la Réunion (d'après Cadet 1977)

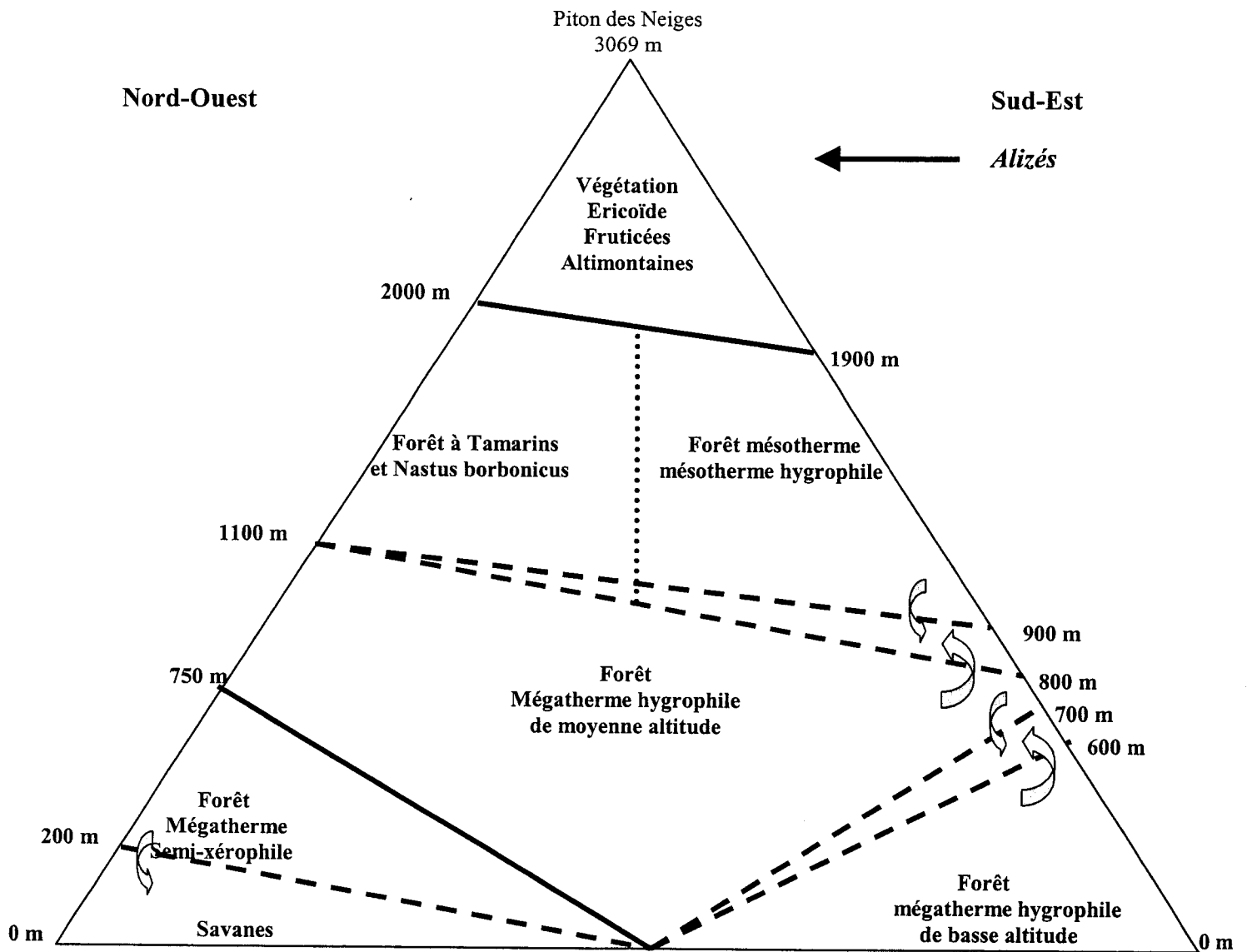


- |   |   |   |  |
|---|---|---|--|
| 1 | <ul style="list-style-type: none"> <li>□ Savanes</li> <li>▨ Forêt relativement sèche hétérogène de basse altitude.</li> <li>▤ Forêt humide hétérogène de basse altitude.</li> <li>▥ Forêt humide hétérogène de moyenne altitude.</li> </ul> | 3 | <ul style="list-style-type: none"> <li>■ Forêt humide hétérogène de montagne.</li> <li>▩ Forêt humide de montagne à <i>Acacia heterophylla</i>.</li> <li>▧ Fourrés hyperhumides à <i>Pentstemon montanus</i>.</li> <li>▦ Formations arbustives et prairies altimontaines.</li> </ul> |
| 2 |   | 4 |  |



**Figure 7**

Etagement des formations végétales à l'Île de la Réunion (issue du mémoire de doctorat de M. Attié, 1999)



**DEUXIÈME PARTIE**

**CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES  
DU  
*MEGAPOLISTES OLIVACEUS* DE GEER  
À  
L'ÎLE DE LA RÉUNION**

L'étude d'une espèce animale peut s'effectuer de différentes façons, mais il est un aspect qui se doit d'être abordé afin de recadrer l'ensemble des travaux dans un cadre plus général. Avant même de s'intéresser aux particularités que pourront exhiber les individus, il faut définir les paramètres inhérents à l'espèce étudiée :

- Où trouve t'on l'animal ?
- Quels sont les effets de son comportement sur son environnement ?
- A quel moment apparaît-il dans le milieu et comment y évolue t'il ?

Dans notre cas, le caractère social de la guêpe nous facilite partiellement l'obtention de réponse à ces questions. Ainsi, en étudiant les structures où naissent et se côtoient les individus, il nous est possible de répondre à ces trois questions. L'animal modifie son environnement en construisant son nid et c'est sur ce dernier qu'il passera la majeure partie de son temps. Sachant que cette structure reflète l'état de développement des individus qui l'utilise, il devient alors aisé de caractériser le cycle de développement de l'espèce à travers l'évolution de son nid.

Dans le cadre de notre étude, nous avons focalisé nos travaux sur les interactions sociales qui apparaissent entre les individus et qui seront généralement exhibées au niveau du nid.

Dans cette partie, nous présentons les résultats relatifs aux propriétés intrinsèques (dimension, forme, particularités etc.....) et extrinsèques (influence environnementale sur la construction) des nids du *M. olivaceus* de Geer à la Réunion. Suite à la présentation de ces diverses propriétés, nous donnons les différentes étapes du cycle de développement de ces colonies en nous appuyant sur la structure des nids. Enfin, nous présentons un répertoire des tâches effectuées par les individus sur le nid dans le but de définir la manière dont est distribué le travail au sein de la colonie.

Pour mener à bien le travail de caractérisation des structures, les guêpiers sont recherchés sur différents sites de l'île, nous permettant ainsi de déterminer les divers habitats favorables à leur développement et d'étudier les caractéristiques environnementales pouvant intervenir sur les constructions. En parallèle à ces études sur site, nous prélevons la majeure partie des nids rencontrés afin d'évaluer en laboratoire leurs propriétés intrinsèques.

Concernant le cycle de développement des colonies, il s'agira pour nous de suivre l'évolution de la structure des nids et des individus qui y siègent au cours du temps. Là aussi, nous diversifions les sites d'études afin d'appréhender l'intervention d'éléments environnementaux.

Enfin, nous dressons un répertoire des divers comportements qu'exhiberont les individus sur le nid par le biais d'observation en milieu naturel et sur site expérimental. Une fois la liste des comportements établis, nous recherchons la présence de profils comportementaux spécifiques à des groupes d'individus.

- Chapitre I -  
Caractérisation des nids de *M. olivaceus* de Geer  
à la Réunion

L'étude des caractéristiques biologiques du *Megapolistes olivaceus* De Geer se fait, comme pour toutes études d'insectes sociaux, à travers l'étude de son nid.

Les insectes sociaux s'épanouissent en général par le biais d'une structure commune où s'accomplit la presque totalité des interactions sociales. Pour la guêpe sociale, excepté l'apparition de comportement de recrutement chez des espèces dont la fondation se fait par essaimage (Jeanne 1981), le schéma «social au nid et solitaire en dehors» est respecté. En effet, il n'a jamais été mise en évidence la présence d'un comportement territorial lors des observations faites sur des récolteuses et le comportement de recrutement vers les sources alimentaires n'existe que pour un faible nombre d'espèces. De plus le nid représente un élément idéal pour l'étude de l'efficacité des comportements de construction et surtout de reproduction des individus.

Avant de donner les caractéristiques de ces nids à l'île de la Réunion ainsi que les influences possibles de l'environnement sur la construction des structures, nous allons présenter succinctement les éléments bibliographiques concernant la fonction et l'importance des nids ainsi que leurs caractéristiques architecturales chez les Polistes.

## A) Rappel bibliographique :

### 1) fonction et importance du nid chez les polistes :

La première et la plus importante fonction du nid des colonies de guêpes sociales est qu'il procure à l'animal des cellules individuelles pour l'élevage du couvain. Cette fonction peut être définie comme une fonction reproductive. Il existe toutefois quatre autres fonctions que le nid remplit durant la vie de la colonie :

- Il fournit aux différents membres de la colonie un refuge contre les prédateurs et les parasites
- Il permet le maintien de conditions physiques favorables à la survie de ses membres
- Il fournit un espace permettant l'expression d'interactions sociales entre les divers individus
- Certains éléments du nid servent à fournir une intégrité structurale pour le nid lui-même. Cette fonction n'est pas directement liée au

rôle reproductif du nid et peut être considérée comme une fonction secondaire. Nous en discuterons par la suite.

Certains auteurs voient dans le nid des insectes sociaux un élément déterminant pour le développement des comportements sociaux. En 1989, Hansell développe l'hypothèse selon laquelle l'évolution des matériaux de construction serait à l'origine d'un renforcement des comportements sociaux entre les individus d'une colonie. En 1974, Michener avait déjà suggéré que les contraintes physiques, liées à la taille du nid, ont pu introduire des limitations sociales chez certaines espèces. Cette hypothèse est confortée par le cas des guêpes de la sous-famille des *Stenogastrinae* qui présentent des colonies de petites tailles avec peu d'individus comparées aux colonies des deux autres sous-familles de *Vespidae*. Si l'on considère leur niveau d'organisation sociale, aucune des 50 espèces constituant la sous-famille des *Stenogastrinae* n'a pu atteindre le niveau d'organisation complexe rencontré chez les *Vespinae* et les *Polistinae*.

Pourtant, on rencontre chez certaines espèces de *Stenogastrinae* des comportements sociaux tout aussi développés que ceux rencontrés chez les guêpes ou les frelons, y compris la spécialisation des ouvrières dans des tâches bien précises. On peut penser alors à l'intervention d'une pression sélective liée à la prédation dans le milieu où se développent ces espèces. Toutefois, cette hypothèse ne peut être retenue, car on trouvera dans ces mêmes milieux plusieurs espèces de *Polistes* qui elles développeront des colonies de tailles moyennes. Une des explications avancées concerne la texture des matériaux de construction utilisés. En effet, chez les *Stenogastrinae*, les nids sont constitués de petits fragments de végétaux pourris collés l'un à l'autre par une faible quantité de liants salivaires. Par contre, que ce soit chez les *Polistes* ou chez les frelons, malgré la diversité des végétaux utilisés, les fragments sont mêlés à une grande quantité de liants salivaires et le papier formant les nids est beaucoup plus solide que celui des nids de *Stenogastrinae*. Cette solidité permet d'élever un couvain beaucoup plus important en quantité sans risque de voir la structure s'écrouler. C'est à ce type de propriétés intrinsèques au nid que se réfère la dernière fonction établie précédemment.

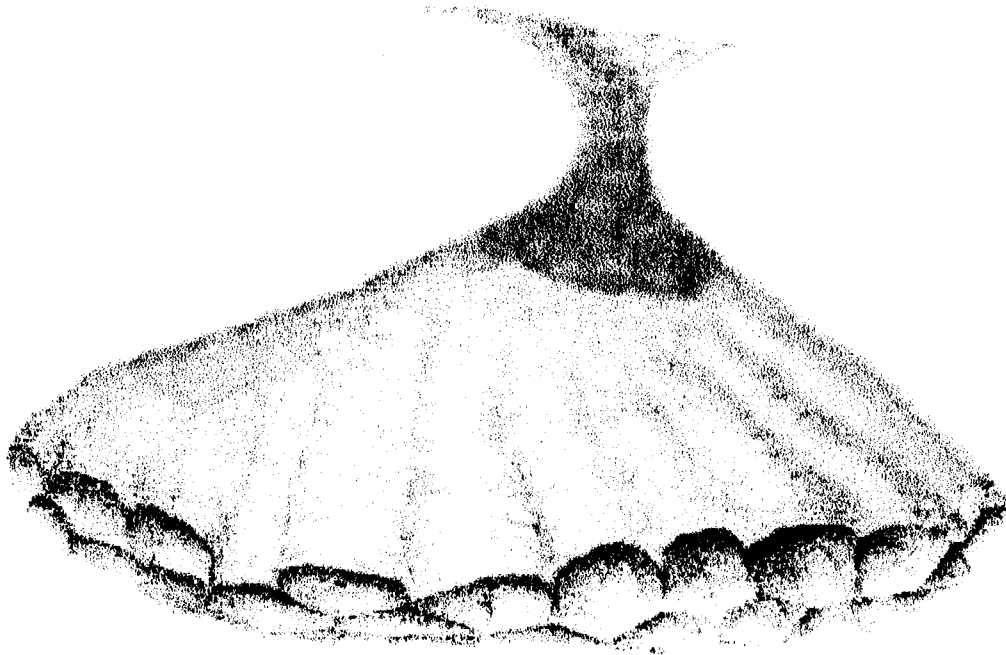
## 2) caractères généraux :

Selon la classification établie par De Saussure (1853-1858) et modifiée par Richards et Richards en 1951, les nids de *Polistes* appartiennent au type architectural *Stelocyttaire* (de Saussure), c'est à dire que le ou les rayons sont suspendus au substrat ou au rayon précédent par l'intermédiaire d'un ou de plusieurs pédoncules étroits appelés aussi pétioles. Ce type architectural comporte lui-même deux sous types selon que le nid possède ou non une enveloppe. Chez les *Polistes*, on parlera de nid *Gymnodome* (de Saussure) car les rayons ne sont pas enveloppés. On trouvera le même type architectural pour les *Mischocyttarus*, les *Belonogaster*, certaines espèces de *Ropalidia*, certaines espèces de *Stelopolybia* et les *Parapolybia*.

Lorsque le rayon est de taille importante, on note la présence de plusieurs pétioles pour le tenir fixé au support. La figure 8 présente une des deux formes généralement rencontrées pour les nids de *Polistes*. Pour la seconde forme, le pétiole est excentré (figure 9).

### Figure 8

Structure d'un nid de *Polistes*.

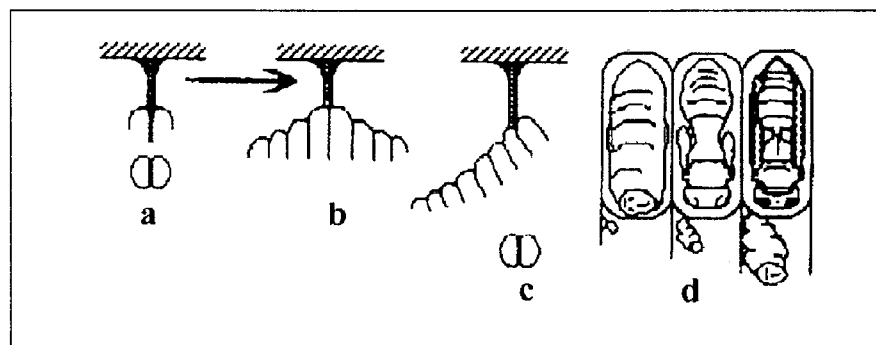




On peut trouver chez les *Polistes* des nids présentant des déviations structurales extrêmes. Par exemple, dans le sous-genre Indo Pacifique *Megapolistes*, chez *M. tepidus* (Yamane et Okazawa 1977) et *M. olivaceus* (Wenzel non publié), les nids qui sont construit relativement tôt présenteront par la suite des cellules allongées à un point tel que dans les nids âgés, on trouvera deux individus par alvéole, une larve et une puppe (figure 9). Chez l'espèce japonaise *Polistes riparius* (= *P. biglumis* selon Yamane et Yamane, 1987), il y a construction de cellules longues et vides sur la partie marginale du nid. Yamane et Kawamichi (1975) y voient là une adaptation structurale pour la thermorégulation du nid. Richards a trouvé en 1978 des nids de *Polistes goeldii* qui présentent de longs rayons ne faisant que deux cellules de large. En 1986 et 1987, Downing et Jeanne ont quantifié de façon détaillée les différences les plus subtiles pouvant apparaître chez diverses espèces de *Polistes*. Ils ont conclu à partir de ces données que vu la distribution cosmopolite du genre, son âge présumé, et son nombre d'espèces, les nids de *Polistes* ne montrent que des variations mineures dans leur architecture.

### Figure 9

Forme architecturale des nids de *Polistes*. **a** et **b** montre l'évolution du nid, avec l'emplacement du pétiole par rapport aux cellules. **c** montre un nid asymétrique dont le pétiole est excentré, et **d** montre l'évolution en tandem du couvain chez les *Polistes olivaceus* (selon J.W. Wenzel dans «The Social Biology of Wasps»).



Des colonies à plusieurs nids (appelés aussi dômes) peuvent apparaître chez les *Polistes*. Ces dômes ne sont pas soudés les uns aux autres comme c'est le cas chez les *Vespinae*. On parle généralement pour ces colonies de sociétés polydômes. Ce type de colonie apparaît de façon occasionnelle chez les espèces de zones tempérées (*P. metricus*, *P. exclamans*, *P. fuscatus*) et plus fréquemment chez les espèces tropicales (*P. canadensis*). R.L.

Jeanne et H.A. Downing, ayant travaillé sur ce type de sociétés (1979 et 1986), pensent que la construction de plusieurs dômes sert à lutter contre l'attaque des parasites.

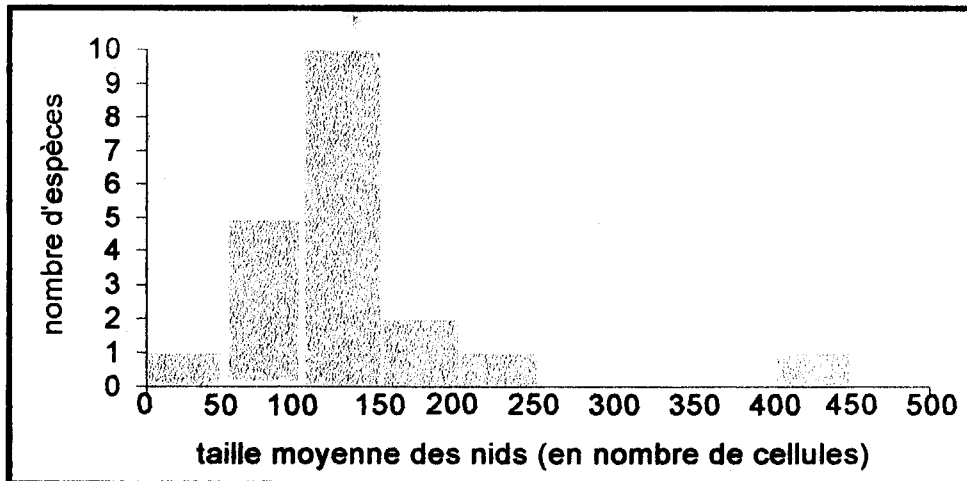
Selon M.J. West-Eberhard (1969), cette même pression parasitaire associée aux éléments pathogènes ainsi qu'à la détérioration physique des anciens nids régulerait la construction de colonies utilisant les nids des années précédentes. Notons toutefois que, chez les *Polistes annularis*, 7% des colonies sont construites sur la base de ces anciennes structures. Selon Queller et Strassmann (1988), ce phénomène est probablement lié à une limitation sévère des sites de nidification convenable.

Si on regarde la taille moyenne des nids matures, quantifiée par leur nombre de cellules, on note une variation d'un facteur huit selon les espèces. Cette taille est comprise entre 56 cellules chez *P. metricus* (Rabb, 1960) et 492 cellules chez *P. annularis* (Downing et Jeanne 1986), toutes deux étant des espèces rencontrées en Caroline du Nord. Toutefois, la taille moyenne des nids dans la majorité des espèces se situe aux alentours de 135 cellules (figure 10).

Le plus grand nid répertorié chez les *Polistes* comptait 1886 cellules, et a été rapporté chez *P. annularis* par Nelson en 1968. Bien qu'en milieu tropical et subtropical les périodes chaudes durent plus longtemps, il n'a pas été rencontré de corrélation significative entre la taille des nids et la latitude. La similitude des tailles des nids en zone tempérée et en zone tropicale reflète en fait la similarité des durées de cycle colonial. En effet, le cycle colonial d'une *Polistes* tropicale telle que *P. erythrocephalus* par exemple sera seulement un à deux mois plus long que celui des *Polistes* de zones tempérées (Evans et West-Eberhard, 1970). Il existe deux hypothèses quant à la longévité restreinte des colonies de *Polistes* tropicales. La première est que la disparition des colonies est fonction de l'apparition d'événements mortels. La seconde hypothèse est directement liée au phénomène de sélection naturelle, où «l'évolution» a programmé une dissolution des colonies à 6 ou 7 mois après la fondation comme un compromis entre la probabilité pour la colonie d'être victime de prédateurs catastrophiques avant la reproduction et un nombre optimum de reproducteurs produits si la colonie survie. Afin de tester ces deux hypothèses, Jeanne en 1982 préconise le besoin d'un plus grand nombre d'informations concernant la durée des cycles coloniaux, la pression de prédation et les rendez-vous de reproduction chez diverses espèces tropicales.

**Figure 10**

Histogramme des moyennes de tailles de nids matures chez différentes espèces de *Polistes*.  
(Selon H.K. Reeve, 1991 dans *The Social Biology of Wasps*).



### 3) Eléments entrant dans la composition des nids :

Les guêpes construisent leur nid en rassemblant entre eux divers matériaux tels que de la pulpe végétale ou de la boue. À ces matériaux, les guêpes ajoutent une sécrétion glandulaire. Le fait d'observer un changement dans la propriété cohésive des matériaux suite à l'ajout de cette sécrétion indique que cette sécrétion orale est utilisée pour cimenter les divers éléments entre eux. Schremmer et ses collaborateurs en 1985 ont montré que ce ciment était résistant à l'eau et qu'il contenait du N-Acetyl Glucosamine ainsi que divers acides aminés, ce qui rapproche sa composition de celle de la soie brute.

En plus de ces sécrétions salivaires, plusieurs espèces de Vespidae lèchent la surface située sur le rayon ainsi que le pétiole et caressent ces zones de leur abdomen (Rubbing). Ces deux zones apparaissent de couleur foncée avec un aspect verni, ce qui est vraisemblablement lié à des sécrétions glandulaires rajoutées lors de ces comportements (West-Eberhard 1969, Jeanne 1972, 1977, Litte 1981, Downing et Jeanne 1987). Ces sécrétions semblent avoir pour fonction, chez les *Polistinae* qui construisent des nids non protégés par une enveloppe, de les imperméabiliser (Hermann et Blum, 1981) et de les rendre résistants au développement des champignons (MacDonald, 1977).

En 1975, R.L. Jeanne discute des relations existantes entre l'évolution architecturale des nids et les pressions de prédation. Cette architecture en elle-même constitue une première barrière physique pour la défense de la colonie. Chez les *Polistinae*, le comportement de rubbing permet l'addition au niveau du pétiole d'une sécrétion glandulaire dont l'origine se situerait au niveau du sixième sternite gastral. Cette substance semble pouvoir prévenir le franchissement du nid par les fourmis ou par d'autres petits prédateurs. Ce comportement de rubbing a été observé chez les *Mischocyttarus*, les *Polistes*, les *Ropalidia*, les *Parapolybia*, et les *Belonogaster*. Post et ses collaborateurs ont analysé cette allomone chez *Polistes fuscatus* en 1984, et ont pu mettre en évidence deux substances actives capables de repousser les fourmis. Une de ces substances a été identifiée comme étant du méthyle palmitate ( $C_{17}H_{34}O_2$ ).

Les adultes ne sont pas les seuls à ajouter des matériaux au nid. En effet, lors de leur passage au stade de pupes, les larves tissent à l'intérieur des alvéoles un cocon de soie. La soie est sécrétée par les glandes salivaires. Ces mêmes glandes produisent, durant le développement larvaire, un liquide nutritif très apprécié des adultes qui semble jouer un rôle important pour les rapports sociaux sur le nid. Lorsque la larve est à son dernier stade, ces glandes secrètent une substance glutineuse contenant une mixture de fibroïne et de séricine, qui est récupérée au niveau des mandibules sous forme d'un fil de soie. La larve commence toujours par fermer son alvéole et par recouvrir de soie la partie supérieure de la cellule, avant de se retourner et de terminer la partie inférieure. Elle se retourne ensuite pour reprendre sa position de départ, et excrète toutes les particules alimentaires non digérées au fond de sa cellule sous forme de méconium. Elle commence alors sa phase de développement nymphale.

On trouvera aussi au niveau du nid, en moindre quantité, d'autres substances appliquées par les adultes : ce sont généralement des phéromones. Ikan et ses collaborateurs, en 1969, ont ainsi mis en évidence chez les *Vespininae* une phéromone émise par la reine à la fin de la saison de nidification, qui semble intervenir pour la régulation de la construction des cellules de sexués. F.R. Dani en 1996 a mis en évidence la présence de substances chimiques, en l'occurrence des alcanes qui semblent être sécrétés par la glande de Dufour, et qui ont été retrouvés sur la cuticule des adultes et au niveau du nid. Ces substances semblent intervenir dans la reconnaissance entre membres d'une même colonie. En 1994, Espélie et ses collaborateurs ont mis en évidence l'intervention de trois substances chimiques pour la reconnaissance du nid chez *Polistes fuscatus*.

L'apport de ces divers matériaux lors de la construction du nid suppose pour l'animal un investissement énergétique important et suggère l'intervention d'une forme de régulation de ces matériaux en fonction des situations. Une étude récente a montré que la proportion de

matériaux protéiques du liant salivaire pouvait varier en fonction des conditions climatiques. Ainsi, les nids exposés aux intempéries porteront un pourcentage plus important de protéines que les nids protégés (K. Kudo, Sô. Yamane et H. Yamamoto, 1998).

Par exemple, la quantité de nitrogènes trouvée dans les sécrétions salivaires représente 10 à 20 % des ressources protéiques totales rapportées au nid durant la phase de fondation chez *Polistes chinensis*. Cette sécrétion correspond à un peu plus de 50% du poids sec total du nid. De même, le pétiole, qui sert à maintenir le nid au support représente à lui seul 10% de la masse total du nid chez *Polistes fuscatus* (R. L. Jeanne, 1975). Sur ce pétiole, le dépôt servant à prévenir de l'attaque des fourmis est lui tributaire de la pression de prédation potentielle des sites de nidification. Ainsi, Kojima a montré en 1993 qu'il existe un gradient latitudinal dans le dépôt de substance par «rubbing» corrélé avec le départ de la fondatrice pour le fourragement. De ce fait, plus on se rapproche de la zone tropicale, et plus la fréquence de ce comportement est élevée. Il a montré que, dans ces régions, la pression potentielle de prédation par les fourmis est plus importante qu'en région tempérée.

#### 4) Quelques règles favorisant la compréhension du mode de construction des nids :

Le comportement bâtisseur a été depuis longtemps un centre d'intérêt pour les scientifiques. Toutefois, malgré le grand nombre d'études entreprises chez diverses espèces animales, peu de traits communs ont été mis en évidence en ce qui concerne la régulation de ce comportement. Pour rester dans le cadre de notre étude, nous nous contenterons de donner les principales règles régissant ce type de comportement chez les *Polistes*.

En 1956, Deleurance s'est intéressé au comportement bâtisseur chez *Polistes gallicus* et a défini deux types d'activités. Il parle d'une activité bâisseuse d'origine interne, lorsque le comportement de construction apparaît spontanément sans que sa cause immédiate ne réside dans la présence d'un couvain actif. Cette activité peut être comparée à l'activité de chasse, et sa manifestation la plus évidente est la fondation du nid. Deleurance place dans cette activité d'origine interne le travail pédicellaire, l'amorçage des cellules et leurs élévations (les deux derniers travaux sont regroupés sous le terme de multiplication alvéolaire). Par contre, la surélévation alvéolaire est définie comme une activité d'origine externe car elle est régulée par la croissance des larves.

Le comportement bâtisseur chez les *Polistes* commence toujours par la mise en place du pédicelle. Deleurance a montré que le travail pédicellaire évolue dans le temps sous forme de cycle en suivant une loi exponentielle du type :

$$Y = \frac{c}{k^x}$$

dans laquelle Y représente la fréquence des façons (travaux) pédicellaires, c une valeur constante, k la raison et x l'ordre de la façon.

Il montre que tous les individus travaillent de manière identique, et donc que le déterminisme fondamental des travaux pédicellaires est spécifique. Il met en évidence que la diminution des façons pédicellaires est corrélée avec l'ordre des sous-cycles chaque jour, et que cette phase de construction s'éteindra d'autant plus vite que l'ordre de la série s'élèvera. Lorsqu'il s'intéresse aux autres comportements bâtisseurs, il montre que la façon pédicellaire n'existe pas lors des phases de surélévations alvéolaires (activité d'origine externe) et ne reprend qu'avec le retour de la phase de multiplication alvéolaire.

L'accroissement du nid chez les *Polistes* se caractérise par une succession de cycles composés de deux phases, l'une de multiplication alvéolaire et l'autre de surélévation cellulaire. Le nombre de cycles dépend essentiellement de la valeur reproductive de la fondatrice qui agit à la fois par sa fécondité et par la production d'ouvrières. La variabilité des combinaisons possibles de populations imaginales et de couvains se traduit par des différences sensibles dans l'architecture finale du nid à la mort de la société. En effet, si la capacité nutritive de la population l'emporte sur la fécondité de la fondatrice, le couvain sera intégralement nourri ce qui se traduira par un rayon (appelé aussi gâteau) d'une épaisseur uniforme se terminant de manière abrupte avec de hautes cellules en périphérie ; On ne trouvera que rarement dans ce cas là des amorces cellulaires sur les cotés marginaux du nid. Au contraire, si la capacité nutritive décline la première, le couvain périphérique sera abandonné, et le gâteau sera bordé de cellules basses.

Dans des conditions normales, le développement du nid se fait graduellement et très régulièrement ; Des cellules sont amorcées, d'autres sont surélevées et le pédicelle est périodiquement renforcé.

À la naissance des premières larves, on note une modification dans l'activité de construction. On assiste d'abord à une diminution de la multiplication alvéolaire et du renforcement pédicellaire, puis à un arrêt complet de ces deux activités. À ce moment-là, le travail de la guêpe ne concerne pratiquement plus que la surélévation alvéolaire. Le rayon cesse alors de croître en largeur pour se développer en épaisseur. À la fin de ce stade, lors des

premières operculations, on assiste à la reprise des comportements de multiplication alvéolaire et de renforcement pédicellaire. Le rayon reprend alors sa croissance en largeur et c'est à ce moment que coexistent les deux types (d'origine interne et externe) d'activités cartonnières. La reprise de la multiplication alvéolaire amorce un nouveau cycle comparable au premier avec pour différence toutefois la présence de larves âgées qui maintiennent une activité d'origine externe. À partir de ce stade de développement de la colonie, l'éclosion des nouvelles larves n'entraîne plus d'arrêt brutal dans le travail de construction.

L'observation montre que la multiplication alvéolaire est en relation avec la physiologie de la ponte. Placées dans des conditions similaires, les femelles qui construisent le plus de cellules sont aussi les femelles présentant une forte fécondité. En outre, il y a arrêt rapide de la multiplication alvéolaire chez les guêpes fécondées qui ne déposent qu'un œuf ou deux puis cessent de pondre. Quand cette stérilité précoce est définitive, tout travail cesse jusqu'à l'éclosion des larves, et le nid est souvent abandonné avant l'éclosion. Lorsqu'elle est passagère, la construction reprend avec la ponte et il est possible de constater que les guêpes pratiquement infécondes ne bâtissent presque pas de nouvelles cellules. On note que la distribution du travail au cours du cycle journalier d'activité cartonnière montre deux maximums qui présentent la même allure générale que le cycle de ponte quotidien.

Il existe chez les guêpes une règle qui paraît réguler la construction de nouvelles cellules. En effet, il semble que la présence ou l'absence de cellules libres, aptes à recevoir l'œuf de la guêpe, conditionne le travail du carton. C'est ce qui a été défini par Deleurance (1956) comme la règle des cellules libres. Elle signifie que, normalement, le cycle journalier de récolte cartonnière se déclenche uniquement si le nid ne possède plus de cellules libres. Ce phénomène est particulièrement net lorsqu'on observe l'état du nid le matin. Plusieurs cas se présentent alors :

- Aucune cellule n'est libre, et on assiste alors à un déclenchement rapide de l'activité cartonnière.
- Une à deux cellules reste libre. La fondatrice dote ces alvéoles d'un œuf avant de partir éventuellement en récolte. Le travail est alors plus tardif.
- Il y a plus de deux cellules libres, ou ce qui revient au même, la quantité de cellules libres dépasse la cadence de ponte journalière de la fondatrice. Il n'y aura pas de travail cartonnier.

Ces observations imposent alors deux constatations. En effet, s'il peut subsister le soir un reliquat de cellules libres, cela implique que la guêpe ne construit pas chaque jour en fonction de ses besoins immédiats et que l'ajustement quantitatif n'est pas rigoureux. À côté de cela, le travail de la guêpe sera parfois irrégulier et discontinu d'un jour à l'autre. En fait, la guêpe pourra construire quatre cellules un jour et ne pas en construire le lendemain.

Il existe toutefois quelques exceptions à cette règle des cellules libres. En effet, lorsque le gâteau est hétérogène (contenant une partie de couvain abortif), avec un couvain irrégulièrement distribué, il arrive que des cellules restent libres et que la femelle construise de nouvelles alvéoles avant d'avoir utilisé ces cellules. En fait, cette exception n'est qu'apparente car la zone du nid ayant contenu un couvain abortif est abandonnée et peut être considérée comme une zone morte du nid. Par contre, il est possible d'observer que sur la partie «vivante» du nid, les guêpes continuent à obéir à la règle des cellules libres.

Enfin, les ouvrières répondent aussi à la règle des cellules libres, et il semble que ce comportement ne diffère pas de celui exprimé par les cofondatrices lors d'associations polyginiques. En cas de destruction de nid, l'activité de récolte cartonnière n'apparaîtra que chez certaines femelles pondeuses, alors que les femelles stériles se cantonneront généralement à la surélévation de cellules (activité cartonnière d'origine externe).

La croissance du rayon sous forme de poussées successives n'est pas directement corrélée à la fécondité de la fondatrice. En fait, le cycle de multiplication alvéolaire semble lié à trois facteurs fondamentaux qui sont : la cadence de ponte, l'oophagie nutritive et la présence de couvain actif.

L'oophagie nutritive est un phénomène intervenant lorsque les premières larves éclosent. À ce moment-là, la guêpe commence à manger les œufs les plus récents, et les restitue sous forme de bouillie aux larves nouvellement nées. Cette forme d'alimentation perdurera quelque temps pour ces larves qui recevront ainsi une grande part de leur apport protéinique. Quand les larves deviennent plus âgées, elles seront nourries par des proies que les adultes ramènent au nid. Ce mode d'alimentation entraîne une évolution rythmique de la construction, et semble devoir donner la clé du problème. En effet, avec l'éclosion de la couvée, l'oophagie nutritive se déclenche et provoque la libération de cellules. La présence de cellules libres produit alors, comme nous l'avons vu précédemment, un ralentissement puis un arrêt de la multiplication alvéolaire. Tant que durera ce type d'alimentation, l'existence de cellules libres bloquera toute nouvelle construction. À sa cessation, le rayon recommencera à se remplir, et après un certain temps, les cellules seront de nouveau pourvues. Il y aura alors reprise des activités cartonnières.



L'action des trois facteurs fondamentaux intervenant sur le cycle de multiplication alvéolaire est la suivante :

- La cadence de ponte : elle varie avec la fécondité du sujet, et peut en première approximation être considérée comme constante pendant une durée limitée. La division du nombre d'œufs pondus pendant une période déterminée par le nombre de jours permet l'obtention d'une estimation moyenne de cette cadence appelée C. Supposons alors une fondatrice dont la cadence moyenne est C. Si les conditions d'élevages (température et éclairage notamment) restent constantes, l'activité de la guêpe sera régulière et la durée d'incubation la même pour tous les œufs. Soit j le temps (en jours) exigé pour le développement embryonnaire de l'œuf. Comme l'éclosion de la première larve déclenche l'oophagie nutritive avec ses conséquences, le nombre de cellules construites au cours du premier cycle de multiplication alvéolaire sera voisin de  $c = Cj$ . Si C reste constant et que j varie (en plaçant les œufs une nuit à température basse ou élevée), il devrait être possible de modifier c. L'expérience est facilement réalisable, et elle montre que si la durée d'incubation des œufs est multiplié par deux, avec  $j_2 = 2 j_1$ , alors  $c_2$  devient peu différent de  $2 c_1$ . Si inversement, j reste constant et que l'on fait varier C en plaçant la fondatrice la nuit en température basse (ou élevée), alors le rayon initial produit sera grand (ou petit).
- Le couvain actif : il joue un rôle par l'intermédiaire de l'oophagie nutritive. Par cet effet, le couvain apparaît comme le plus grand régulateur, non seulement pour les poussées périodiques de croissance du nid, mais aussi par voie de conséquence pour l'évolution rythmique du nid et de la société. Il détermine d'une manière automatique le fractionnement des couvées. En fait par le truchement de l'oophagie nutritive, le couvain transforme un phénomène continu, la ponte, en un autre discontinu, la couvée.
- L'oophagie nutritive : ce phénomène peut être considéré comme étant proportionnel au nombre de larves. Toutefois les conditions précises de son mécanisme ne sont pas connues.

Ainsi, la reprise de la multiplication alvéolaire s'effectue au bout d'une durée pratiquement constante et ne dépend pas d'un état particulier du nid (c'est-à-dire d'une situation stimulante caractéristique). L'évolution du nid chez les Polistes est un phénomène essentiellement réglé par la biologie de l'espèce. Bien que la ponte, la croissance alvéolaire et la couvée ne soient pas directement liées, il existe des constantes spécifiques qui harmonisent leurs rapports d'une manière fondamentale.

## B) Protocoles expérimentaux :

### Zones d'études

L'étude s'est déroulée sur une période de 5 années (1994-1998) durant laquelle les nids après avoir fait l'objet d'une description sur le site de nidification ont été collectés et amenés au laboratoire pour une caractérisation plus complète de leur architecture. Ces prélèvements de guêpiers ont eu lieu à partir du mois d'avril au moment du pic d'activité qui précède le déclin des colonies à l'île de la Réunion. Le choix de cette période de collecte tient compte du fait que l'activité de construction s'arrête avec la naissance des premiers sexués au mois d'avril.

Un total de 95 nids a pu être étudié. Ces nids ont été ramassés dans divers milieux de l'île afin de mesurer les relations possibles entre le type de construction et le milieu. Les sites ont été choisis pour disposer d'échantillons provenant des principales zones climatiques de l'île de la Réunion. Un second facteur, l'altitude, a été pris en compte lors de la zonation de l'île.

### Collecte des données

La majorité des nids ont été obtenus par une recherche active sur les différentes zones préétablies, généralement en suivant les ouvrières lors de leur retour au nid. D'autre part, les larves étant un mets apprécié des populations locales, nous avons pu obtenir un certain nombre de nids par le biais des consommateurs.

Chaque nid récolté a fait l'objet d'une étude concernant les éléments intrinsèques et extrinsèques qui lui étaient liés. Nous avons pour cela utilisé des fiches d'études préétablies afin que chaque nid subisse le même traitement. Un exemple de fiche se trouve en annexe -1-.

### Variables mesurées

Un total de 13 variables a été mesuré pour la caractérisation des guêpiers. Sur les sites de nidification, nous avons mesuré :

- la hauteur du nid par rapport au sol
- la présence d'éléments de l'environnement pouvant gêner le bon développement des structures
- l'orientation du nid par rapport à l'environnement lorsqu'il se trouve en position protégée (sous un toit, contre un mur, sur une falaise, dans un groupe de rochers, sur certaines plantes.....)
- le nombre d'adultes présents lors du prélèvement

Concernant ces deux dernières variables, il nous faut définir le cadre dans lequel nous employons certains termes. Ainsi par orientation, nous faisons référence aux directions nord, sud, est et ouest. De même, par l'expression : nombre d'adultes, il faut comprendre non pas dénombrement des individus sur le nid (qui est un facteur dépendant du moment où les nids seront rencontrés) mais l'estimation grossière de la population et son classement dans une des 4 catégories suivantes :

- aucun individu (nid abandonné)
- peu d'individus (estimé en fonction de la taille du nid)
- population normale (idem)
- grand nombre d'individus (qui correspond à un état du nid en fin de saison avec présence de sexués inactifs)

Lors des mesures effectuées en laboratoire, nous avons relevé :

- la forme des structures
- Les dimensions du nid (plus grande longueur, largeur et épaisseur)
- Le nombre d'alvéoles (sur le rang le plus long et au total)
- l'emplacement et le nombre de pédicelles
- le nombre de larves et les différents stades larvaires
- le nombre de méconiums dans une même cellule
- la productivité globale du nid, c'est-à-dire le nombre d'individus produits au cours de la vie de la colonie (nombre total de méconiums)
- le nombre de sexués produits par les colonies (par dénombrement des cellules de sexuées)

- la présence de parasites dans les nids

L'exploitation de ces diverses variables nous a permis d'obtenir les résultats qui suivent.

## C) Résultats et discussion :

### 1) Taille des guêpiers :

Par convention, la taille d'un nid est estimée par le nombre de ses alvéoles (Reeve, 1991). Pour l'espèce réunionnaise, le dénombrement des alvéoles sur les 95 nids récoltés a permis d'estimer une taille moyenne de :

$$257,35 \pm 55,26 \text{ alvéoles pour un intervalle de confiance à 95\%}$$

L'observation directe des nids rencontrés soulève un problème quant à la représentativité de cette moyenne par rapport à la population. Ajoutée à cela, une analyse statistique descriptive appliquée aux 95 colonies collectées en milieu naturel montre que la variable «taille des nids» ne se distribue pas de manière gaussienne (figure 11). Ainsi, l'application d'un test de normalité sur notre échantillon (test de Kolmogorov-Smirnov) montre que l'hypothèse d'une distribution normale de la taille de nos nids peut être rejetée pour un intervalle de confiance à 95% ( $P=0,000$ ).

En tenant compte aussi bien de la distribution en fréquence de la taille des nids de l'échantillon récolté en milieu naturel que de l'observation de la population, il semble exister au sein de l'espèce *Megapolistes olivaceus* de Geer deux types de guêpier. Le premier type correspond à des nids dont la taille est comprise dans les limites de la distribution normale théorique. Le second type de guêpiers (plus faiblement représenté), caractérisé par une taille moyenne d'environ 1000 alvéoles par nid, présente des fréquences de taille au-delà des limites théoriques de la distribution normale.

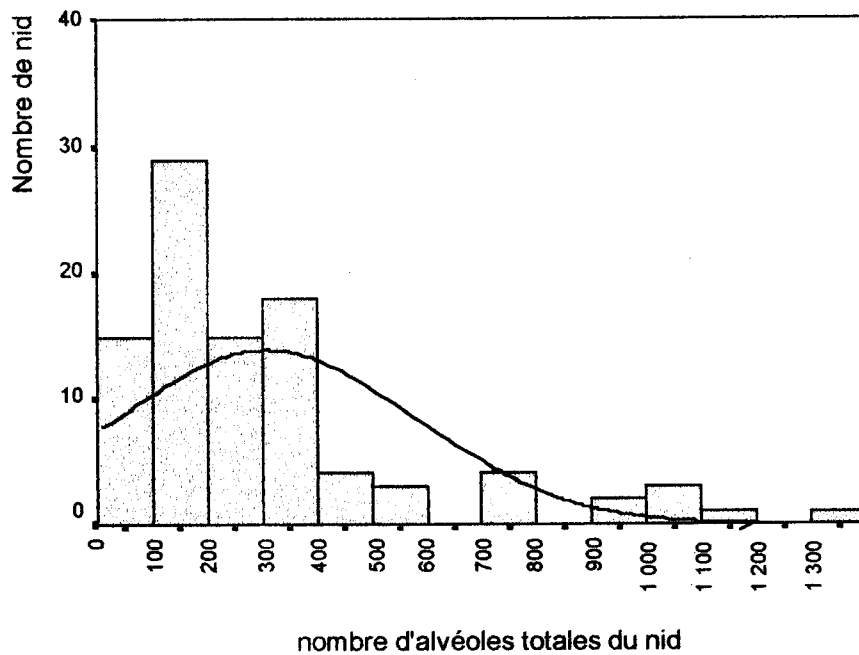
Si parallèlement à la taille des nids, il y a prise en compte des différents modes de fondation rencontrés chez cette espèce, l'hypothèse de deux sous populations devient alors plausible.

Comme nous le verrons dans le chapitre traitant du cycle de développement des colonies, il existe dans cette espèce deux formes de fondation. La première correspond à une fondation indépendante par une seule reine qui s'occupera du nid jusqu'à la phase ouvrière.

La seconde, plus rare, correspond à la fondation du nid par une seule reine qui verra sa population d'adultes au nid augmenter durant la phase de fondation par addition de fondatrices auxiliaires. Cette force de travail supplémentaire avant l'apparition des premières ouvrières pourra être à l'origine de structures cartonnières plus grandes.

**Figure 11**

Superposition de la courbe gaussienne théorique  
à la répartition en fréquence de la taille des nids.



S'il existe effectivement deux sous-populations, il devrait être possible, en leur appliquant un test de normalité, de mettre en évidence une répartition gaussienne pour chacune d'entre elles.

L'observation du graphe des fréquences pour l'échantillon récolté nous permet de fixer les limites des deux sous-populations au niveau de la coupure apparaissant aux environs de 600 alvéoles. Ainsi, la première sous-population testée correspond aux nids dont la taille se situe entre 8 et 600 alvéoles. Lorsque les nids portent plus de 600 alvéoles, ils sont considérés comme appartenant à la seconde population.

L'application du test de normalité aux deux sous-populations montre qu'il n'y a pas de différence significative entre les répartitions théoriques et les répartitions observées.

Nous obtenons effectivement deux sous-populations dont la première a une taille moyenne de  $172 \pm 27.17$  (intervalle de confiance à 95%) alvéoles et la seconde une taille moyenne de  $909.09 \pm 122.25$  alvéoles. Le tableau 2 donne un résumé statistique de ces deux sous-populations.

**Tableau 2**

Caractéristiques statistiques de la taille des deux sous-populations.

	N	Moyenne	Erreur standard	Ecart type	mini	maxi
Sous-population 1	84	172.00	13.66	125.22	8	548
Sous-population 2	11	909.09	54.86	181.97	690	1270

À partir de ce résultat, il est possible de présumer qu'un pourcentage d'au moins 11,46 % de colonies porte plusieurs fondatrices durant la phase de fondation. Comme nous le verrons par la suite, ce phénomène de fondation par association de fondatrices apparaît avec un pourcentage un peu plus élevé dans les populations de *Megapolistes olivaceus* de Geer.

La planche IV présente des photographies de nids de différentes tailles ayant atteint la phase de reproduction.

## 2) particularités architecturales :

En plus du nombre d'alvéoles, il existe d'autres éléments permettant de caractériser le nid chez cette espèce. Toutefois, ces éléments ne sont pas tous informatifs. Ainsi, par exemple, les dimensions du nid (longueur et largeur) n'apporteront que peu d'informations quant à la biologie de cette espèce du fait qu'elles peuvent résulter des caractéristiques du site de nidification ; l'exemple le plus simple correspond à des nids construits dans des sites restreints (interstice dans un mur, pot de fleur, entre deux planches etc.). Il est évident que, dans ce cas, l'architecture et la dimension du nid sont entièrement dépendantes à un moment donné des caractéristiques du site. Bien entendu, il y a toujours possibilité de travailler en

terme de surface de nid, mais il faut garder à l'esprit que l'intérêt porté à la structure, dans le cadre de notre étude, concerne principalement sa productivité.

C'est pourquoi un troisième paramètre de dimension peut s'avérer, lui, intéressant dans le sens où il fournit une information supplémentaire sur la biologie de cette espèce. Il s'agit de l'épaisseur des nids.

Chez les *Megapolistes olivaceus* comme chez les *Megapolistes tepidus*, il est possible de rencontrer, pour des nids construits relativement tôt, des cellules plus longues qui portent jusqu'à deux larves en tandem dont une déjà au stade de pupa (Wenzel, 1991 ; planche V).

Il est alors possible, en déterminant la profondeur moyenne d'une alvéole, de connaître l'épaisseur d'un nid ne portant qu'une larve par cellule, et bien entendu par la suite de caractériser les nids ayant porté plusieurs larves en tandem ou plusieurs générations de larves par cellule.

Des mesures effectuées sur 326 cellules nous permettent d'obtenir une profondeur moyenne pour les alvéoles de :

$$2.40 \pm 0.04 \text{ cm pour un intervalle de confiance à } 95 \%$$

Pour 86 nids collectés en milieu naturel, la mesure de leur épaisseur moyenne est de :

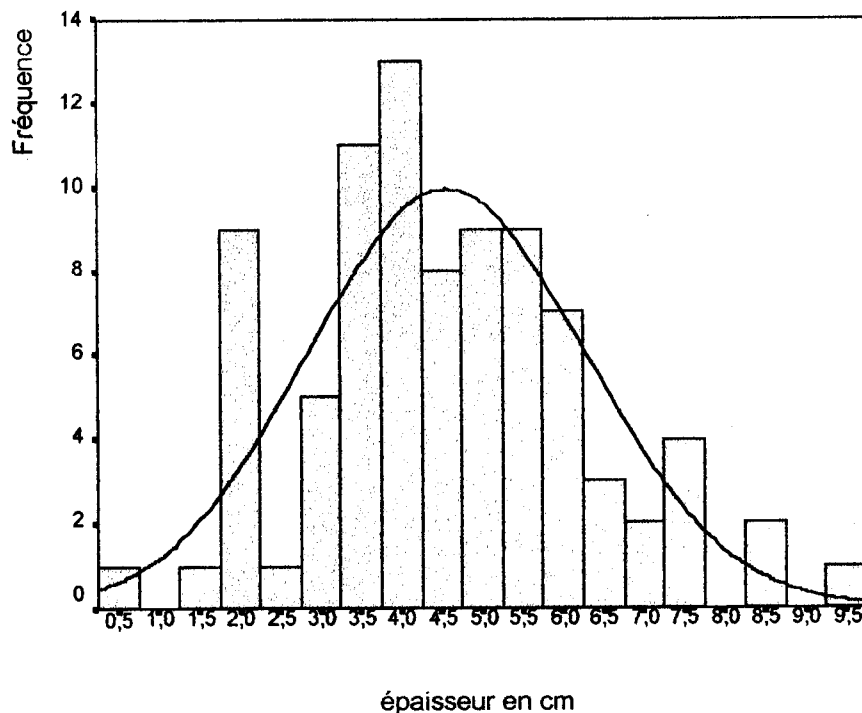
$$4.56 \pm 0.37 \text{ cm pour un intervalle de confiance à } 95 \%$$

Ces mesures se répartissent en ayant une distribution normale puisqu'un test de Kolmogorov-Smirnov appliqué à l'échantillon ne laisse pas apparaître de différences significatives ( $P > 0,05$ ). La figure 12 présente la distribution en fréquence de l'épaisseur des nids ainsi que la courbe gaussienne théorique qui lui est associée.

En estimant à environ 2,5 cm ( $2.40 \pm 0.04$  cm) l'épaisseur minimale d'un nid à un seul étage, on obtient alors pour l'échantillon collecté : 53 % des nids ne portant qu'un seul étage, 41.9 % des nids ayant développé deux étages, c'est-à-dire qui ont pu porter deux larves en tandem par cellule, et 8.2 % des nids avec plus de deux étages. Pour ce dernier type de nid, retrouver plus de deux étages ne signifie pas obligatoirement qu'il y a eu plus de deux larves élevées en tandem par cellule. L'utilisation d'une même cellule pour l'élevage de plusieurs générations est un phénomène commun chez les guêpes (règle de la cellule libre). Par contre cela peut signifier que, pour trois générations successives, il y a eu élevage en tandem de larve dans une même cellule.

**Figure 12**

Superposition de la courbe gaussienne théorique à la répartition en fréquence de l'épaisseur des nids.



L'observation du nid durant son développement montre que ce dernier cas de figure est possible. En effet, l'élevage en tandem de deux larves se fait lorsque la larve la plus âgée a formé un opercule. La reine pond alors dans la même cellule au-dessus de l'opercule, et cette seconde larve pourra atteindre le troisième stade larvaire avant l'émergence de la première larve sous forme d'imago. Jusqu'à ce que cette seconde larve puisse former un opercule, elle sera seule dans la cellule, mais suite à cette operculation, rien n'empêche la reine de pondre à nouveau dans cette alvéole qui comptera déjà deux étages, formant ainsi un étage supplémentaire.

Le faible pourcentage des nids portant plus de deux étages peut s'expliquer aisément par la règle des cellules libres. En effet, avant de pondre sur un opercule la reine pond en priorité dans les cellules nouvellement construites, puis dans les cellules qui ont été libérées de leur larve. La ponte d'œufs sur les opercules n'apparaîtra alors qu'en fin de saison au moment où la croissance en taille du guêpier diminue, et où de ce fait le nombre de cellules libres devient faible. Il est d'ailleurs souvent observé une augmentation de ces pontes sur



opercule au moment de la phase reproductive, alors que l'accroissement du nid en taille a cessé et que les ouvrières travaillent principalement à l'alimentation des sexués.

Ainsi, pour former un troisième étage, il faut que la reine survive à deux générations de femelle au moment où l'activité de la colonie décline ou encore qu'elle soit remplacée par une ouvrière pondreuse. De plus, il faut que l'activité de construction, du moins de surélévation alvéolaire soit maintenue durant encore une génération et qu'il reste quelques ouvrières pour mener à terme le couvain. Toutes ces conditions difficilement réunies en fin de cycle de développement du guêpier auront pour conséquences de diminuer le pourcentage de nids portant plus de deux étages.

Pour cette espèce de Polistes, il existe une autre forme d'information qui peut être collectée à partir de l'observation de la structure des nids et plus particulièrement par l'étude des spécialisations architecturales des cellules. En effet, un même nid peut présenter différents types d'opercules dont les caractéristiques varient d'une cellule à l'autre. L'observation des colonies durant leur cycle de développement montre qu'en fin de phase ouvrière (au moment où les larves qui deviendront des sexués ferment leurs alvéoles par un opercule) il y a trois catégories d'opercules différenciables sur le nid. En corrélant le nombre des trois catégories d'opercules à celui des différents types d'imagos (ouvrières, futures gynes et mâles) rencontrés sur le nid après l'éclosion des larves, nous pouvons dire que chaque catégorie d'opercules caractérise la larve qui sera portée par la cellule et de ce fait la cellule elle-même.

Ainsi chez les *M. olivaceus*, les cellules qui renferment les ouvrières se caractérisent par la présence d'un opercule peu convexe qui affleure leurs parois (photographie 8, planche VI). Concernant les cellules qui ont couvé les futures reines, l'opercule, qui dépasse légèrement des parois, est bombé, beaucoup plus épais et surtout plus blanc comparé à celui des cellules ouvrières (photographie 7a, planche VI). Enfin, pour la troisième catégorie qui correspond à celle des mâles, les cellules se caractérisent par des opercules qui dépassent d'environ 5 mm les parois (photographie 7b, planche VI).

Cette possibilité de caractériser les cellules permet d'envisager l'éventualité d'une spécialisation des alvéoles pour la production des sexués chez les *Megapolistes olivaceus* de Geer comme c'est le cas par exemple pour les abeilles.

Partant de cette hypothèse, nous nous sommes intéressés aux caractéristiques des alvéoles selon le type de larves qui s'y est développé. Ainsi, nous pouvons mettre en évidence qu'il existe effectivement des différences architecturales pour les dimensions des alvéoles selon qu'elles produiront des sexués ou des ouvrières.

Considérons en premier lieu la profondeur des cellules ayant développé des larves (ce qui correspond en fait à la profondeur des loges nymphales). La mesure, effectuée sur 13 nids, de 317 cellules dont 158 peuvent être définies comme étant des cellules sexuées et 159 classées parmi les cellules d'ouvrières, nous permet par l'utilisation d'un test T de Student Fisher de montrer que les cellules sexuées sont significativement plus profondes que les cellules ouvrières (avec  $P=0,000$ ). Le tableau 3 résume les caractéristiques statistiques de ces mesures.

**Tableau 3**

Caractéristiques statistiques de la profondeur en cm des deux types de cellules

	N	Moyenne	Erreur standard	Ecart type	mini	maxi
Cellules sexuées	158	2,5059	2,759E-02	,3473	1,62	4,47
Cellules non sexuées	159	2,3007	2,730E-02	,3443	1,34	3,36

Concernant le diamètre de ces alvéoles, l'exploration statistique de cette mesure (tableau 4) par le biais de test de Student Fisher met en évidence des différences significatives au sein des diverses cellules. Ainsi, les cellules ayant porté des larves mâles auront un diamètre plus important que les cellules ayant développé des larves de sexuées femelles ( $P=0,000$ ) ou des larves de femelles ouvrières ( $P=0,000$ ). De même, nous déterminons des différences significatives ( $P=0,01$ ) entre le diamètre des alvéoles ayant été à l'origine des futures fondatrices et celles qui ont porté les ouvrières. Le résultat de ces mesures est reporté dans le tableau 4 qui suit.

**Tableau 4**

Caractéristiques statistiques du diamètre des alvéoles en mm suivant la larve qui s'y est développée

	N	moyenne	Erreur standard	Ecart type	minimum	maximum
Alvéoles des mâles	98	7,95	0,06	0,60	6,38	9,34
Alvéoles des futures fondatrices	48	7,28	0,12	0,85	5,29	8,80
Alvéoles des ouvrières	54	6,92	0,06	0,48	5,77	8,21

Les différences observées dans le diamètre des alvéoles s'expliquent par la présence des opercules tissés par les larves (qu'elles soient mâles ou futures fondatrices) qui dépassent des cellules. La mesure de la structure cartonnaire seule ne laisse plus apparaître de différences significatives dans le diamètre des cellules.

En revenant à la profondeur des alvéoles, et en s'intéressant plus particulièrement à la façon dont les adultes les construisent, il devient évident que la structure de base de ces cellules est la même. En fait, l'augmentation observée dans la profondeur de ces cellules n'apparaît plus que comme une adaptation des structures à la taille des larves. Les larves de sexués, qu'elles soient mâles ou femelles bénéficient durant leur développement d'un meilleur apport alimentaire suite à l'augmentation du nombre d'ouvrières. Ce dernier fait aura pour conséquence l'augmentation de la taille des larves (Reeve, 1991) qui elle-même agira directement sur le comportement de surélévation alvéolaire exprimé par les adultes.

Ainsi, il apparaît que la spécialisation d'une cellule chez les *Megapolistes olivaceus* de Geer est une conséquence de la larve qui s'y développe et ne peut être attribué à un comportement spécialisé des adultes.

### 3) Influence de l'environnement sur la construction des colonies :

#### *Influence de l'altitude sur la taille et l'architecture des nids :*

Les nids de *Polistes* répertoriés lors de notre étude se rangent dans une ceinture d'altitude allant de 0 à 650 m. Toutefois, il a été rapporté la présence de guêpes jusqu'à 1100 à 1200 m dans le cirque de Cilaos, et la production d'un nid à une altitude 1050 m (plaine des palmistes) sur des planches ramenées de St-Benoît. Il semble que les guêpes s'épanouissent naturellement sur une ceinture allant de 0 à 700 voir 800 m d'altitude, et qu'au-delà de ces limites, leur présence ne soit que sporadique. Une enquête menée auprès de la population réunionnaise montre que dans les zones situées au-delà de 700 m d'altitude il n'y a plus à quelques exceptions près de guêpiers.

L'intérêt d'une étude de l'impact du facteur altitude sur la structure des guêpiers réside dans le fait que ce facteur peut être aisément corrélé aux variations de température. Cette corrélation se fait par le biais du gradient thermique existant au niveau des hauteurs. Ainsi, à chaque tranche de 100 m de dénivelés, il y aura une diminution de la température de l'ordre de 0.6 à 0.7 °C.

L'hypothèse qui sera donc testée en comparant la structure des nids en fonction de l'altitude où ils ont été collectés concerne plus particulièrement les effets de la température sur le développement des guêpiers. Si en altitude la température est moins élevée que sur la côte, il devrait être possible d'observer des différences quant aux dates des phases de fondation ou des phases reproductives et intermédiaires dans le cycle de développement des colonies. Ces décalages temporels, s'ils existent, devraient se répercuter sous forme de variations dans la structure des nids.

Nous avons donc comparé la taille des nids par bande de 100 mètres de dénivelés. Si nous considérons l'ensemble des colonies sans séparer les colonies pléometrotiques (fondation par association de reines) des colonies haplometrotiques (fondation par une seule reine), nous obtenons le résultat qui est résumé dans le tableau 5.

**Tableau 5**

Nombre moyen d'alvéoles par nid en fonction de l'altitude

	N	moyenne	Erreur standard
0 à 100 m	55	311,16	43,64
100 à 200 m	21	121,52	21,62
200 à 300 m	7	154,57	32,90
Supérieur à 300 m	12	308,33	52,82

N'ayant pas collecté plus de deux nids au-delà de 400 m d'altitude, nous nous sommes cantonnés à ces quatre bandes. L'évaluation statistique de ces données par le biais de tests T de Student Fisher sur échantillons indépendants met en évidence les différences significatives résumées dans le tableau 6. La différence est considérée comme significative lorsqu'elle est inférieure à 0,05.

**Tableau 6**

Valeurs de P obtenues lors des comparaisons statistiques de la taille moyenne des nids aux différentes bandes d'altitude.

Bande d'altitude	0 à 100 m	100 à 200 m	200 à 300 m	Supérieur à 300 m
0 à 100 m	***	***	***	***
100 à 200 m	0,000	***	***	***
200 à 300 m	0,007	0,439	***	***
Supérieur à 300 m	0,967	0,050	0,050	***

Le tableau 6 montre que les bandes d'altitudes 0-100 m et supérieur à 300 m présentent des tailles de nids significativement supérieures aux autres bandes d'altitude. Si maintenant nous séparons l'effectif en deux sous-populations (à partir de 600 alvéoles, selon le critère préétabli haplometrosis/pléometrosis), nous remarquons que certaines différences disparaissent. Le résultat obtenu pour les deux sous-populations est résumé dans le tableau 7.

Le tableau 8 quant à lui présente les différences significatives apparaissant entre les différentes bandes d'altitudes pour la taille moyenne des nids récoltés.

**Tableau 7**

Nombre moyen d'alvéoles par nid en fonction de l'altitude

Zone d'altitude	Type de nid	N	Moyenne	Erreur standard
0 à 100 m	haplometrosis	45	173,42	18,54
	pléometrosis	10	931	55,61
100 à 200 m	haplometrosis	21	121,52	21,62
200 à 300 m	haplometrosis	7	154,57	32,90
Plus de 300 m	haplometrosis	11	273,64	43,63
	pléometrosis	1	690	***

**Tableau 8**

Valeurs de P obtenues lors des comparaisons statistiques de la taille moyenne des nids aux différentes bandes d'altitude pour les deux sous-populations

Bande d'altitude	0 à 100 m		100 à 200 m		200 à 300 m		Supérieur à 300 m	
	Haplo	Pleo	Haplo	Pleo	Haplo	Pleo	Haplo	Pleo
0 à 100 m	***	***	***	***	***	***	***	***
100 à 200 m	0,098	***	***	***	***	***	***	***
200 à 300 m	0,702	***	0,439	***	***	***	***	***
Supérieur à 300 m	0,024	0,224	0,007	***	0,069	***	***	***

Les termes Haplo et Pleo correspondent respectivement aux sous-populations haplometrosis et pléometrosis

En séparant l'effectif en deux sous-populations les seules différences significatives restantes appartiennent à la sous-population haplometrotique rencontrée pour la bande d'altitude supérieur à 300 m. Les nids rencontrés à partir de 300 m d'altitude seront significativement plus grand que les nids haplometrotiques rencontrés aux bandes d'altitudes inférieures. Aucune différence significative n'apparaîtra dans la sous-population pléometrotique. En admettant que la température puisse avoir une influence sur les guêpiers, nous devrions rencontrer des nids plus grands pour les altitudes les plus faibles. Le résultat obtenu est inverse à nos prédictions.

En considérant maintenant l'épaisseur des guêpiers, il nous est possible de relever une seule différence significative pour la bande d'altitude supérieure à 300 m qui contient des nids dont l'épaisseur est significativement supérieure à la bande d'altitude 100-200 m. Les tableaux 9 et 10 présentent respectivement l'épaisseur moyenne de ces nids pour les différentes bandes d'altitudes ainsi que les valeurs de P obtenues en comparant statistiquement les épaisseurs moyennes obtenues aux différentes altitudes par le biais de tests T de Student Fisher pour échantillons indépendants.

**Tableau 9**

Épaisseurs moyennes des nids en cm aux différentes bandes d'altitudes

Bandes d'altitudes	N	Moyenne	Erreur Standard
0-100 m	47	4,70	0,28
100-200 m	21	3,83	0,32
200-300 m	7	4,56	0,59
Supérieur à 300 m	11	5,33	0,30

**Tableau 10**

Valeur de P pour la comparaison statistique  
des épaisseurs de nids aux différentes bandes d'altitudes

Bande d'altitude	0 à 100 m	100 à 200 m	200 à 300 m	Supérieur à 300 m
0 à 100 m	***	***	***	***
100 à 200 m	0,068	***	***	***
200 à 300 m	0,854	0,278	***	***
Supérieur à 300 m	0,133	0,006	0,216	***

Les nids Pléométriques n'apparaissant que pour la bande d'altitude 0-100 m, il n'y a pas de changement flagrant dans les comparaisons statistiques lorsque les sous-populations sont séparées. Les résultats obtenus pour les autres bandes d'altitudes ne changent pas. Ainsi nous obtenons les résultats résumés dans les tableaux 11 et 12.

**Tableau 11**

Caractéristiques statistiques de l'épaisseur des nids en cm pour la bande d'altitude 0-100 m

Sous-population	N	Moyenne	Erreur Standard
Haplometrotique	38	4,49	0,32
Pléometrotique	9	5,61	0,40

**Tableau 12**

Valeurs de P obtenues lors des comparaisons statistiques de l'épaisseur des nids haplometrotiques de la bande 0-100 m aux autres bandes d'altitudes

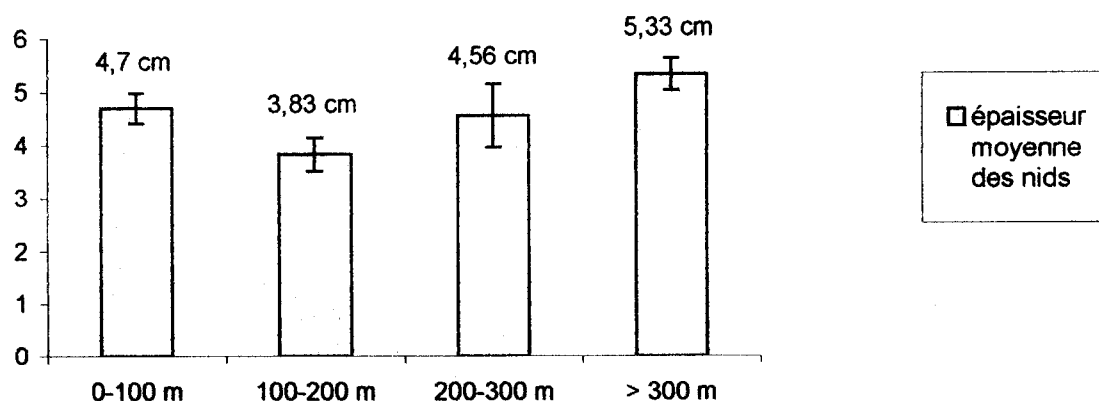
Bandes d'altitudes	0-100
0-100	***
100-200	0,193
200-300	0,923
> 300	0,181

La comparaison statistique de l'épaisseur des nids aux différentes bandes d'altitudes met en évidence une seule différence significative. Nous montrons en effet que seules les bandes 100-200 m et supérieur à 300 m présentent des différences dans l'épaisseur des nids. Toutefois, en observant les résultats résumés dans le tableau 9, nous remarquons que les moyennes respectives de ces deux bandes d'altitudes correspondent aussi aux deux valeurs extrêmes en ce qui concerne les mesures moyennes de l'épaisseur des nids. La figure 13 permet de visualiser l'évolution de ces résultats. Nous n'avons pas jugé utile de représenter les résultats en séparant les populations haplometrotiques des populations pléometrotiques, puisque ces dernières n'apparaissent que pour les nids récoltés à la bande d'altitude 0-100 m et ne changent en rien les différences apparaissant lorsque les sous-populations ne sont pas séparées.



**Figure 13**

Épaisseur moyenne des nids en fonction de l'altitude



Suite à cette évaluation statistique de l'épaisseur des guêpiers, nous nous retrouvons avec le même type de paradoxe rencontré lors de l'étude de la taille des nids en fonction de l'altitude. En effet, alors que nous pouvions nous attendre à des nids plus grands et plus épais au niveau des faibles altitudes, nous nous retrouvons avec le résultat inverse et ce sont les nids récoltés au-delà de 300 m qui présenteront ces caractéristiques.

Pour comprendre les facteurs pouvant intervenir dans la genèse de ces différences, il faut se focaliser sur le phénomène de pléometrosis. En effet, nous pouvons remarquer que la sous-population pléometrotique n'est pas inféodée à la seule bande d'altitude 0-100 m, puisque nous avons recensé au moins un nid pouvant être considéré comme pléometrotique à la bande d'altitude située au-delà de 300 m.

Une des hypothèses pouvant être formulée est liée au fait que nous définissons les nids pléometrotiques par rapport à leur taille et non au nombre d'individus qu'ils ont pu porter. Il n'est pas réducteur de penser qu'un certain nombre de colonies pléometrotiques a pu être comptabilisé au sein de la sous-population définie comme haplometrotique en raison de leur nombre d'alvéoles inférieur à 600. Toutefois, la taille de ces nids bien qu'inférieure à la limite que nous avons fixée reste tout de même suffisamment importante pour influencer la moyenne de l'échantillonnage entraînant par la même l'apparition de différences significatives pour la bande d'altitude la plus élevée. Un simple décompte des guêpiers

rencontrés au-delà de 300 m d'altitude montre que sur 12 colonies, il y en a 7 qui compteront plus de 300 cellules.

Ainsi, en supposant que nous avons pu considérer des colonies pléometrotiques comme étant des colonies haplometrotiques pour les bandes d'altitudes élevées, nous nous retrouvons effectivement avec des différences structurales imputables aux variations de température générées par l'altitude. En fait, nous verrons dans le chapitre suivant que la température intervient au niveau du cycle de développement des guêpiers en favorisant les fondations précoces pour les colonies basées à faible altitude. De ce fait, une colonie pléometrotique situé en zone littorale se développera beaucoup plus longtemps qu'une colonie pléometrotique fondée tardivement en altitude. Cette observation additionnée du fait qu'il existe diverses formes de pléometrosis chez cette espèce permet de comprendre qu'il puisse y avoir des nids d'altitudes pléometrotiques qui sont confondus à des colonies haplometrotiques. Nous aborderons à nouveau ces différents thèmes plus avant dans le mémoire.

### **Influence des alizés sur la taille et l'architecture des nids :**

Comme cela est expliqué dans la première partie de ce mémoire, les alizés par leur présence influencent la climatologie générale de l'île de la Réunion en générant une côte « sous le vent » et une côte « au vent ». Le facteur principal permettant de séparer ces deux régions est l'humidité. L'Ouest de l'île, correspondant à la côte « sous le vent », pourra être défini comme une région sèche, alors que l'est de l'île qui est « au vent » aura un climat maritime tropical accompagné de précipitations abondantes. La limite de ces régions ayant déjà été présentée lors de la description des éléments climatologiques de l'île, nous allons dans ce qui suit présenter l'influence du facteur humidité sur la construction des guêpiers.

L'analyse statistique des 95 nids ramassés sur différents sites de l'île montre que si ces derniers sont classés suivant le critère sec/humide, il y a apparition de différences significatives pour la taille des nids ( $P=0.032$  suivant un test T de Student Fisher). Les nids ramassés en zone humide seront significativement plus grands que les nids ramassés en zone sèche. Le tableau 13 donne la taille moyenne de ces nids (en nombre d'alvéoles) en fonction de la zone de collecte.

**Tableau 13**

Nombre moyen d'alvéoles pour les guêpiers en fonction des sites de collecte.

	N	Taille moyenne des nids	Erreur standard
Zone humide	43	322,65	43,60
Zone sèche	52	203,34	34,46

L'analyse de l'influence de la température sur la taille des nids avait montré que la séparation en deux sous-populations de l'effectif (suivant le critère haplometrosis/pléometrosis) se traduisait par une disparition des différences significatives. Pour le facteur humidité, l'application du test statistique T de Student Fisher sur les deux sous-populations montre que pour les nids pléometrotiques il n'y a pas de différences significatives. Par contre, pour la sous-population haplometrotique, les nids collectés en zone humide sont significativement plus grands que les nids collectés en zone sèche ( $P=0.001$ ). Le tableau 14 résume les caractéristiques statistiques de ces nids selon les zones pour les deux sous-populations.

**Tableau 14**

Nombre moyen d'alvéoles pour les guêpiers dans les deux sous-populations en fonction des sites de collecte

		N	Taille moyenne des guêpiers	Erreur Standard	
Haplometrotique	Zone humide	37	221,78	19,22	$P=0,001$
	Zone sèche	47	132,81	17,27	
Pléometrotique	Zone humide	6	944,67	89,86	$P=0,507$
	Zone sèche	5	866,40	60,07	

Les alizés, en générant une région sèche et une région humide, influent sur la taille des nids. Tout semble indiquer que la présence d'un taux d'humidité plus important encourage la production de structures plus grandes. Pourtant un travail de Kudô, Yamane et Yamamoto en 1998 montre que les nids de *Polistes chinensis* exposés aux régions pluvieuses au Japon avaient tendance à être plus petits que ceux construits dans des régions plus sèches. Selon ces auteurs, la présence de pluies importantes amène les guêpes à augmenter la quantité de protéines présentes dans le liant salivaire servant à la construction du nid. Ce comportement correspond à une réponse aux conditions environnementales et montre que les guêpes peuvent réguler leur quantité de sécrétions orales en fonction de l'environnement.

Le fait de rencontrer sur l'île des nids de plus grande taille en région humide nous indique que l'humidité n'a pas des effets directement visibles sur les constructions. Entendons par là que même si les structures sont renforcées en protéine, le coût entraîné par ce comportement en termes d'investissement énergétique n'a pas les conséquences observées chez la guêpe japonaise. Bien au contraire, le fait d'assister à une augmentation des tailles indique que le milieu fourni aux guêpiers les ressources nécessaires pour un meilleur développement.

À l'île de la Réunion, le facteur humidité semble générer pour les guêpes des milieux adéquats à un meilleur développement des colonies.

Ce qui est remarquable, c'est que, lors de la saison sèche, même si la disparition de la faune n'est pas comparable à celle observée en hiver dans les régions européennes, on notera tout de même une diminution des populations d'insectes. Dès le retour des pluies, ces populations redeviennent abondante. On peut alors penser que l'existence, selon les zones, d'un climat sec ou d'un climat humide se traduit par une différence en ce qui concerne l'abondance des proies.

Le fait de relever des tailles supérieures pour les nids en zone humide, alors que les pluies ont pour conséquence un investissement supérieur en protéine dans les constructions semble nous indiquer une occurrence en proies supérieure dans ces régions.

La question qui se pose alors concerne la réussite des nids en zone sèche. Le manque de pluie constitue t'il un facteur limitant de l'environnement pour la construction des guêpiers ?

Pour répondre à cette question, nous nous sommes intéressés plus en détail à la structure des nids. En effet, la dernière rangée d'alvéoles situées en périphérie du nid peut être révélatrice de l'état de satiété du couvain à la fin du cycle. Il existe deux types architecturaux que nous définirons comme ouvert et fermé. Le type ouvert correspond à une dernière rangée

alvéolaire non finie donnant au nid une finition en pointe. Le type fermé correspond à une dernière rangée alvéolaire finie. La photographie 9 de la planche VII présente ces deux types de nid.

Le rapport entre la finition du nid et son état de satiété peut être expliqué par les règles régissant la construction chez les guêpes. Si on admet que la surélévation alvéolaire est dépendante de la présence des larves de grande taille (J. Gervet, 1966), et que la construction est en corrélation avec la physiologie de ponte de la fondatrice, alors la sous-alimentation du couvain aura automatiquement une influence sur la construction. En effet, la sous-alimentation du couvain a généralement pour conséquence l'élimination d'un certain nombre de larves. Cette élimination permet de libérer des cellules où la reine pourra pondre. Il y a donc arrêt du comportement bâtisseur pour la production de nouvelles cellules. Le couvain étant limité pour cause de sous alimentation, les alvéoles périphériques ne seront plus l'objet du comportement de surélévation alvéolaire. Le nid présentera donc en fin de saison une forme que nous définirons comme étant ouverte.

Une analyse statistique basée sur la structure de ces nids en fonction des régions humides et des régions sèches ne laisse apparaître aucune différence significative. Les résultats de cette analyse statistique (test T de Student Fisher) sont présentés par le tableau 15 et la figure 14.

**Tableau 15**

Caractéristiques statistiques de la taille en nombre moyen d'alvéoles des nids ouverts/fermés suivant le critère sec/humide

	Secteur humide			Secteur sec		
	N	moyenne	Erreur Standard	N	Moyenne	Erreur standard
Nid Ouvert	19	354,16	58,45	17	226,06	62,67
Nid Fermé	16	273,69	73,30	28	179,89	47,74

**Figure 14**

Résultats de la comparaison des diverses situations (Sec versus Humide suivant le caractère Ouvert et Fermé ainsi qu'Ouvert versus Fermé suivant le critère Sec et Humide) par le biais de tests T de Student Fisher

	Humide	Sec
Ouvert	354,16	226,06
Fermé	273,69	179,89

P = 0,391 (comparaison Ouvert vs Fermé)  
 P = 0,144 (comparaison Humide vs Sec)  
 P = 0,559 (comparaison Humide vs Sec)  
 P = 0,270 (comparaison Humide vs Sec)

En admettant que le bord des nids révèle effectivement l'état de satiété dans lequel se trouvait la colonie au moment où elle a cessé sa croissance, nous montrons que les nids supposés être en état d'insuffisance nutritionnelle (nid à bord ouvert) ne présentent pas de différences de tailles significatives que ce soit en milieu humide ou en milieu sec. Nous montrons aussi que les nids à bord ouvert ne sont ni plus petits, ni plus grands que les nids à bord fermé.

Si le facteur humidité devait constituer un élément environnemental limitatif au développement des colonies, nous aurions dû révéler pour le moins des différences significatives entre nid ouvert et nid fermé en milieu sec.

De même, nous montrons par un test du khi-deux qu'il n'y a pas plus de nids à bord ouvert (n=36) que de nid à bord fermé (n=44) sur l'ensemble de la population (p=0,371). En séparant cette population suivant le critère humide/sec, nous obtenons le même type de résultats statistiques. En effet, il y a en milieu humide 16 nids à bord fermé contre 19 nids à bord ouvert. Un test du khi-deux appliqué à cette population ne montre pas de différences significatives (p=0,612). Concernant le milieu sec, nous observons 28 nids à bord fermé contre 17 nids à bords ouverts. Là aussi, un test du khi-deux ne met pas en évidence la présence de différences significatives dans l'effectif de ces populations (p= 0,101).

L'absence de différences mise en évidence par l'analyse statistique de l'état de satiété des nids en fonction des caractéristiques hydriques du milieu où se développent les colonies est favorable à l'hypothèse que nous avons émise auparavant, c'est à dire que le milieu humide (côte Est de l'île) encourage un meilleur développement des guêpiers. En plus

de cette hypothèse, nous pouvons maintenant rajouter que le taux d'humidité qui se rencontre en milieu sec ne sera pas un facteur limitant au développement des guêpiers.

Si nous nous intéressons maintenant à l'influence de l'humidité sur l'épaisseur des nids, nous pouvons mettre en évidence l'apparition de différences significatives entre secteur humide et secteur sec. Ces différences évoluent dans le même sens que celles relevées pour la taille des nids, c'est-à-dire que nous avons des nids significativement plus épais en zone humide par rapport aux zones sèches de l'île ( $P= 0,002$  suivant un test T de Student Fisher). Le tableau 16 présente les caractéristiques statistiques de l'épaisseur des nids en fonction des régions sèches et humides de l'île.

**Tableau 16**

Épaisseur moyenne en cm des nids en fonction des zones humide/sèche.

	N	épaisseur moyenne des nids	Erreur Standard
Zone humide	36	5,23	0,27
Zone sèche	50	4,07	0,23

Ce résultat indique que les nids forment plus souvent des étages en zone humide, ce qui signifie selon la bibliographie (se référer au chapitre caractéristique des nids de Polistes) qu'ils apparaissent plus tôt.

Le facteur humidité constitue donc à l'île de la Réunion à une cause favorisant un meilleur développement des nids, probablement en offrant une occurrence en proie supérieure dans les zones humides comparées aux zones sèches. Nous n'avons pas dans le cadre de ce travail exploré cette hypothèse, et il n'y a pas à notre connaissance de travaux portant sur la fluctuation des insectes en fonction des saisons et des régions à l'île de la Réunion.

## D) Conclusion :

L'étude des nids de l'espèce réunionnaise nous a permis de déterminer diverses caractéristiques concernant sa biologie. Ainsi, il nous a été possible de montrer que cette espèce pouvait se développer suivant deux modes de fondation. En effet, au regard de la taille des nids, il devient évident qu'au moins 11,46 % des nids portent plus de deux pondueuses

avec pour conséquence la production d'une structure cartonnée environ 5 fois plus importante en taille qu'un nid ayant porté une seule reine.

Outre cette caractéristique, il est possible de noter que 41.9 % des colonies construites à l'île de la Réunion porteront 2 étages, c'est-à-dire qu'à un moment du cycle de développement, ces nids avaient la possibilité d'élever 2 larves en tandem par cellule.

Enfin, la dernière particularité à souligner correspond à la différenciation des cellules selon qu'elles portent des larves de sexués ou des larves d'ouvrières. Ainsi, nous montrons que les cellules portant les futurs sexués sont plus profondes que les cellules portant les ouvrières. De même, les cellules portant les larves mâles ont un diamètre supérieur aux cellules portant les larves de femelles. Toutefois, au regard des comportements bâtisseurs exprimés par les adultes de *Polistes*, il devient évident que cette spécialisation alvéolaire apparaît comme une adaptation du comportement des adultes à la taille des larves de sexués durant leur développement.

Concernant l'impact des facteurs environnementaux sur la mise en place des structures, il apparaît que seul le facteur hydrométrique intervient en tant qu'élément favorable à la construction. Nous montrons en effet que dans les régions humides, les nids sont significativement plus grands que dans les régions sèches. Toutefois, le manque d'humidité relevé en secteur sec ne sera pas astreignant au développement des guêpiers. Concernant l'impact du facteur température, nous avons noté des différences qui semblent en fait être dépendante du moment où les nids sont fondés. Ce facteur génère en fait des différences de structures en intervenant directement sur le cycle de développement des guêpiers.

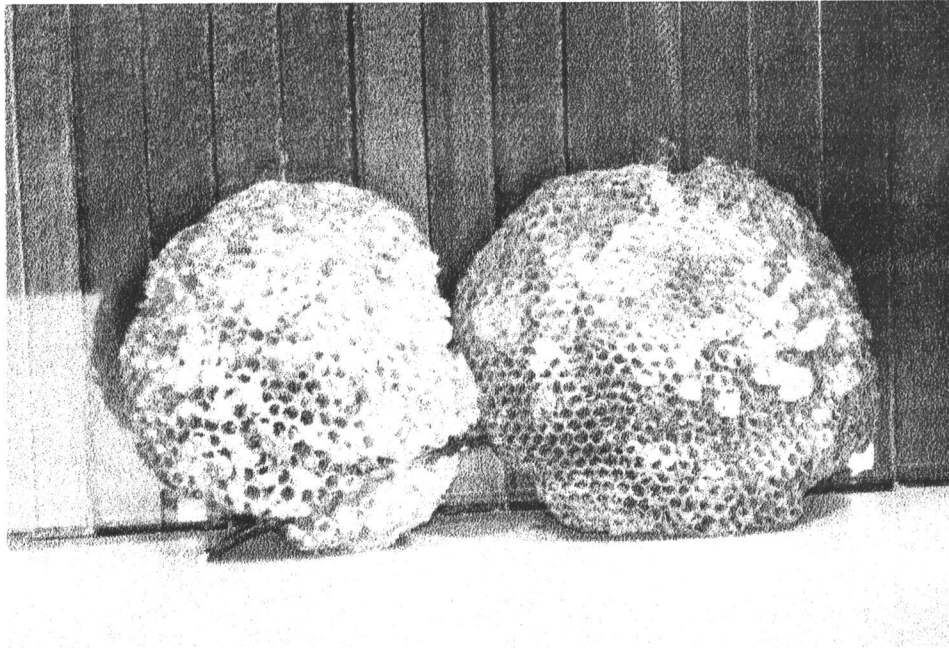
L'étude des caractéristiques du nid des *M. olivaceus* de Geer à l'île de la Réunion nous a donc permis de mettre en évidence certains traits de la biologie de cette espèce qui seront à vérifier lors de l'étude de son cycle de développement.



**Planche IV :**  
Les différentes tailles de nids rencontrées à l'Île de la Réunion

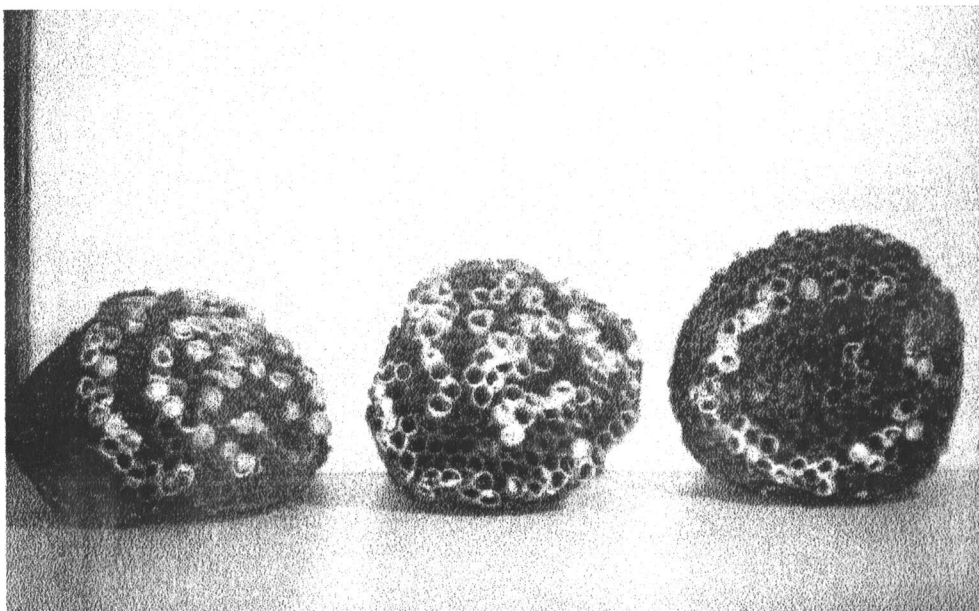
**Photographie 1**

Nids pléometrotiques de grandes tailles récoltés en fin de saison



**Photographie 2**

Nids haplometrotiques de tailles moyennes récoltés en fin de saison

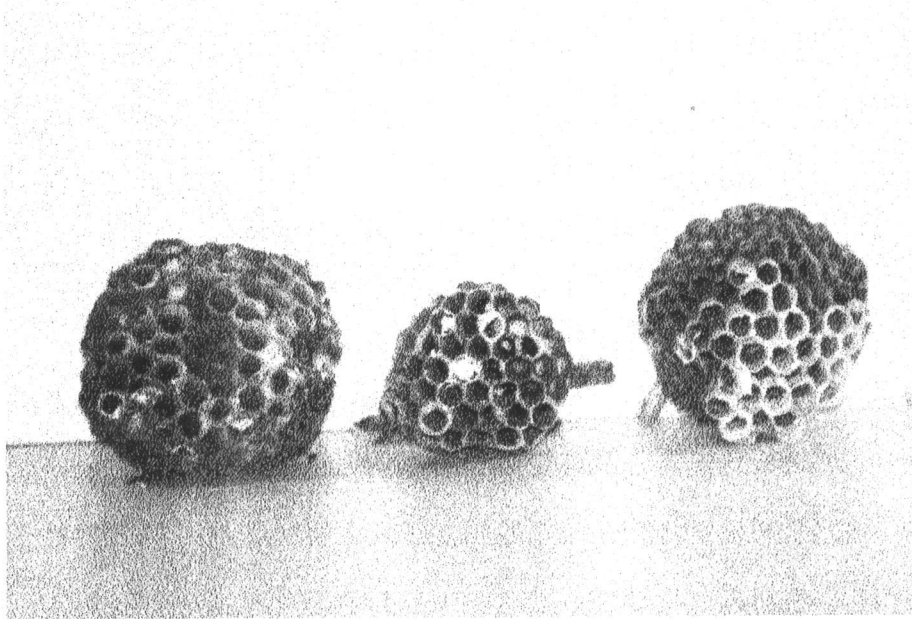


**Planche IV :**

Les différentes tailles de nids rencontrées à l'Île de la Réunion

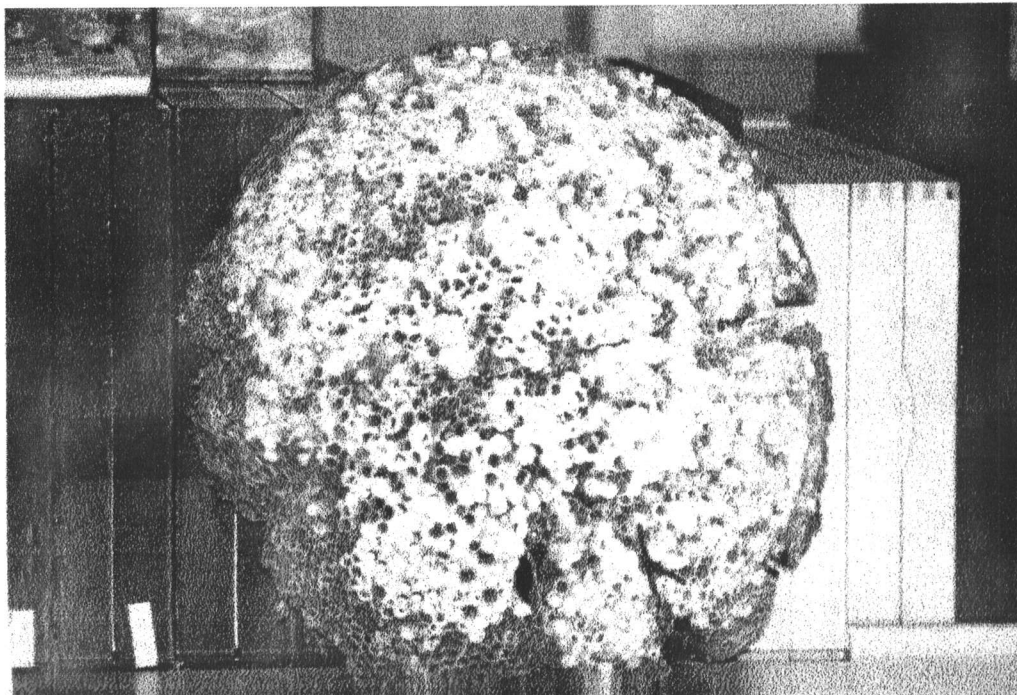
**Photographie 3**

Nids haplometrotiques de faibles tailles récoltés en fin de saison



**Photographie 4**

Nid de *M. olivaceus* pléometrotique originaire de Madagascar correspondant à la plus grande structure récoltée

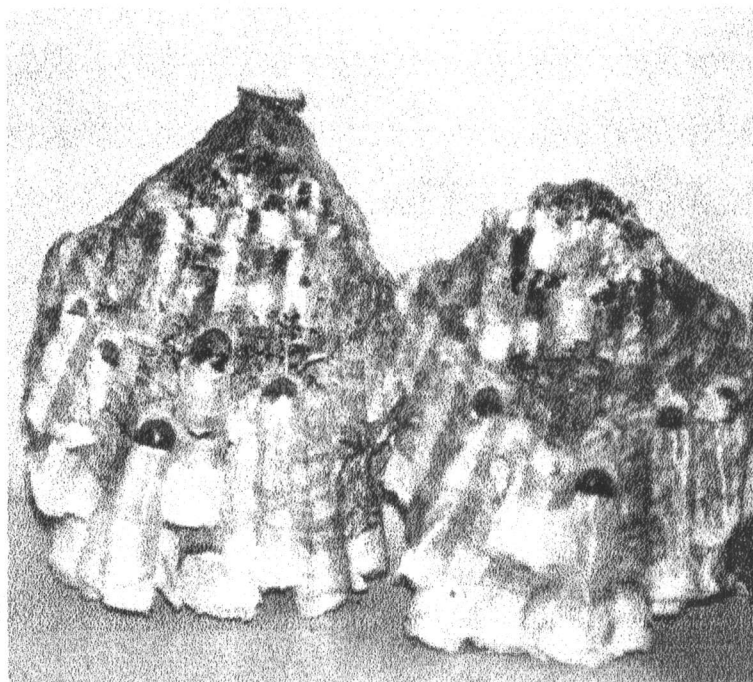


**Planche V :**

Visualisation des conséquences structurales générées par l'élevage de larves en tandem

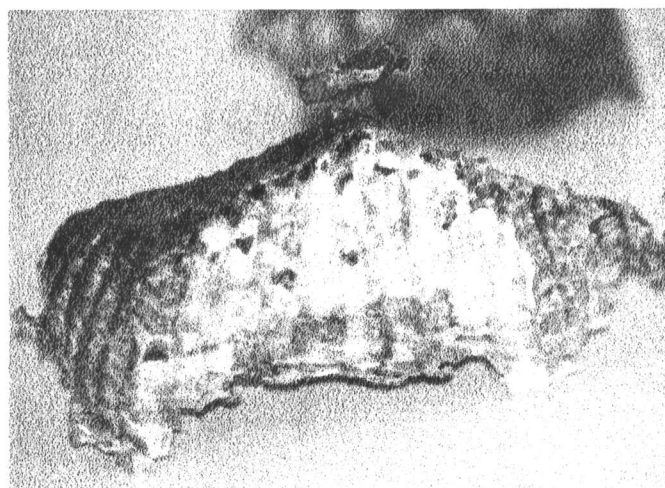
**Photographie 5**

Nid en coupe montrant des cellules où deux larves ont pu se développer en tandem



**Photographie 6**

Nid en coupe présentant des cellules n'ayant pas développées des larves en tandem même si plusieurs larves ont pu se développer dans une même cellule

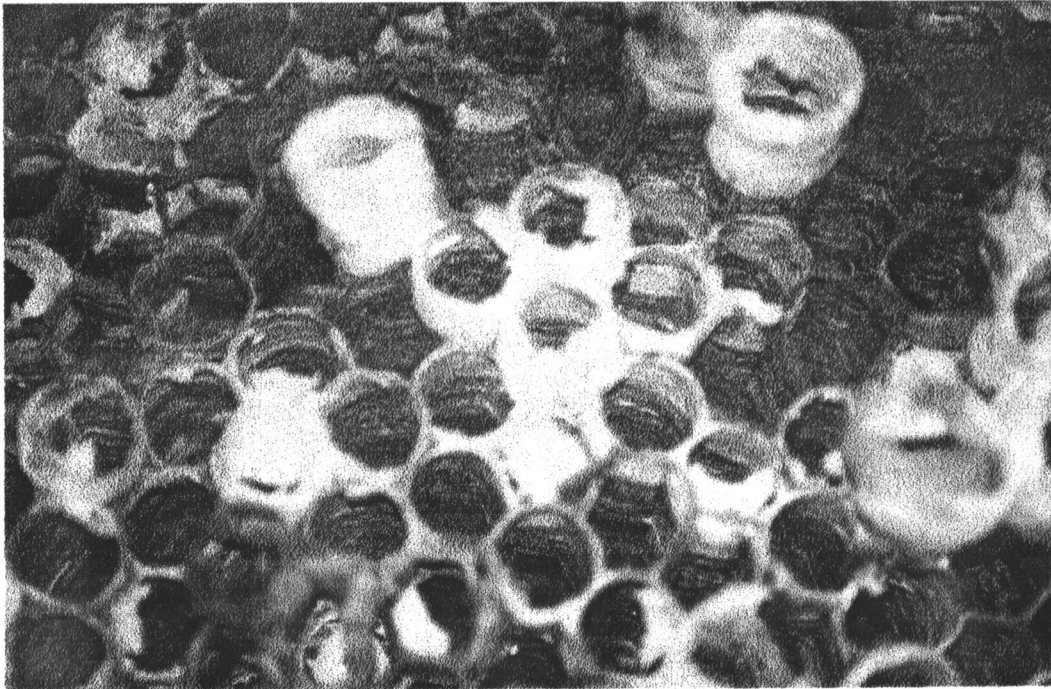


**Planche VI :**

Différences structurelles observées pour les opercules d'ouvrières, de futures gynes et de mâles

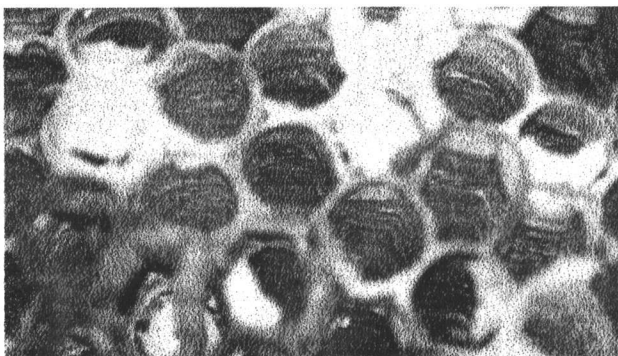
**Photographie 7**

Structure des opercules permettant de caractériser les cellules ayant portées des sexués



-a-

Détail des opercules fermant les cellules  
des futures reines



-b-

Détail des opercules fermant les cellules  
des mâles

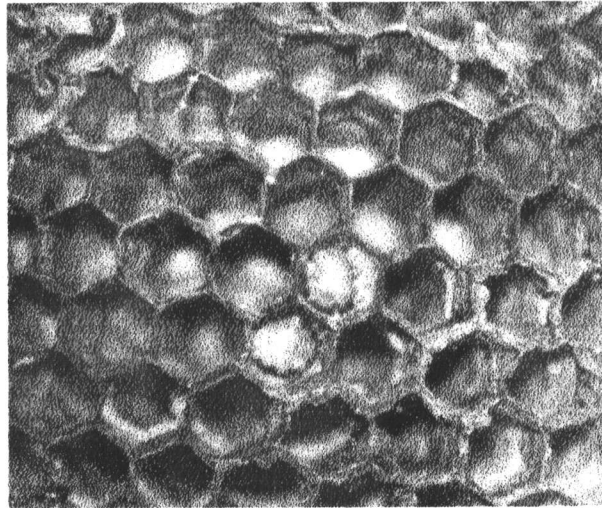


**Planche VI :**

Différences structurelles observées pour les opercules d'ouvrières, de futures gynes et de mâles

**Photographie 8**

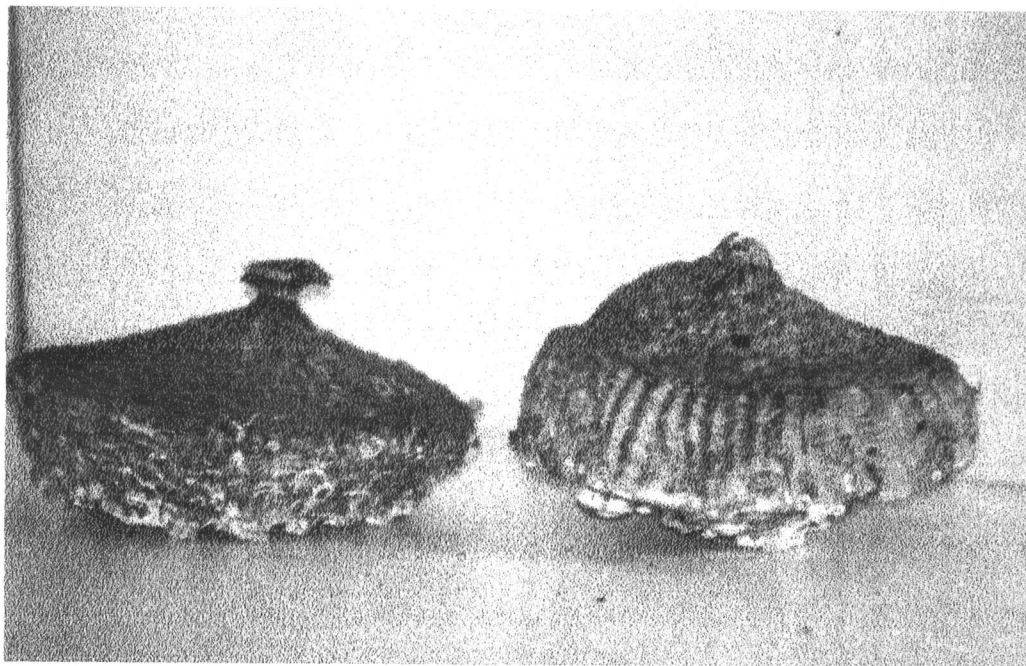
Structure des opercules permettant de caractériser les cellules ayant portées des ouvrières



**Planche VII :**  
Présentation des types architecturaux permettant de classer les nids suivant le critère ouvert/fermé

**Photographie 9**

Structure du bord des nids classés comme étant ouverts ou fermés



**-a-**

Détail du bord d'un nid défini comme  
ouvert



**-b-**

Détail du bord d'un nid défini comme  
fermé



- Chapitre II -  
Cycle de développement  
des *Megapolistes olivaceus* de Geer  
à l'Île de la Réunion

Nous avons dans le chapitre précédent caractérisé divers éléments relatifs à la construction des nids chez le *Megapolistes* réunionnais. Durant l'exploration de ces caractéristiques, nous avons pu nous rendre compte qu'il était nécessaire de connaître plus avant le cycle de développement de cette espèce afin d'appréhender plus clairement certaines particularités apparaissant dans la construction.

Pour mener à bien cette étude, nous avons entrepris l'évaluation des divers événements pouvant apparaître sur les structures au cours de leur extension. Cette évaluation concerne aussi bien l'évolution des structures que celle des individus qui y siègent. La réalisation de cette étude se fait par un suivi des colonies de leur fondation à leur disparition dans divers endroits de l'île. Nous nous intéressons aussi au devenir des individus lorsqu'ils ne sont plus au contact de ces structures durant la période d'hibernation.

Nous commençons ce chapitre par un rappel bibliographique permettant de définir les différentes phases du cycle de développement chez diverses espèces de guêpes, puis nous décrivons les protocoles qui ont été utilisés pour mener à bien cette étude.

La présentation des résultats commence par la description des stades immatures et se poursuit par la caractérisation des diverses phases du cycle de développement. Nous terminerons ce chapitre par la présentation de diverses particularités qu'il nous semble utile de souligner.

## A) Rappel bibliographique :

Par convention, le cycle de développement des guêpiers se divise en quatre phases : la phase de fondation, la phase ouvrière, la phase reproductive, et la phase intermédiaire.

Le nid est initié durant la phase de fondation (appelée aussi phase de pré-émergence) par une jeune reine sortant d'hibernation. La production d'une nouvelle colonie peut se faire selon deux schèmes particuliers. La première configuration rencontrée correspond à la fondation solitaire d'un nid par une reine. Il s'agit alors de la fondation monogyne désignée également par le terme d'haplometrosis. Le second type de fondation s'établit par le biais d'un groupe de femelles, formé d'une fondatrice principale accompagnée par une ou plusieurs reines qui deviendront ses auxiliaires. Il s'agit alors de fondation polygyne ou pléometrosis.

Dans les régions tempérées, la phase de fondation se situe au printemps, à la fin de la période de diapause hivernale des nouvelles reines. Pour les régions tropicales, cette phase



peut apparaître à n'importe quel moment de l'année et ce rapidement après le départ des jeunes reines du nid natal (West-Eberhard 1969, Yamane et Okazawa 1977, Young 1986).

L'apparition des premiers imagos sur le nid marque le début de la phase ouvrière qui constitue avec la phase reproductive ce qui est communément appelé la phase de post-emergence. Ces deux phases se différencient par la naissance d'imagos reproducteurs durant la phase reproductive. La phase ouvrière débutera à la fin du printemps pour finir en début ou en milieu de saison hivernale chez les espèces de régions tempérées. Cette phase prend fin à la naissance des premiers sexués. C'est avec eux que débute la phase reproductive et qu'apparaissent les premiers signes de déclin pour la colonie. Il faut tout de même souligner la présence de mâles durant la phase ouvrière. Ces derniers sont appelés mâles précoces et ne se reproduisent pas avec les futures fondatrices mais avec les ouvrières de colonies dont la reine a disparue et qui sont amenées à poursuivre le travail de ponte de cette dernière. Ces mâles apparaissent généralement en même temps que les premières ouvrières.

La phase reproductive se termine par la dissolution de la colonie qui marque le début de la phase intermédiaire. Cette dernière inclue le moment où les jeunes reines sont fécondées ainsi que leur diapause hivernale. Elle prend fin à la fondation des nouvelles colonies.

Les espèces de régions tropicales se caractériseront par l'apparition de ces différentes phases à n'importe quel moment de l'année avec une phase intermédiaire courte, et la fécondation des nouvelles reines à lieu au début de la phase de fondation (West-Eberhard, 1969).

Les diverses phases du cycle de développement des guêpiers ainsi que les rapports existant entre individus d'un même nid sont détaillés dans les paragraphes qui suivent pour différentes espèces de Vespidae.

### **La phase de fondation :**

La phase de fondation commence avec l'initiation des nids par les nouvelles reines sortant de leur diapause hivernale. Après avoir quitté le site d'hibernation, les jeunes reines erreront quelque temps à la recherche de nutriments avant d'initier les nouvelles structures.

Une des remarques pouvant être faite en ce qui concerne le choix du site de nidification est qu'il résulte chez un grand nombre d'espèces du caractère de philopatrie qu'exhibent les femelles envers leur lieu de naissance. En effet, les femelles ont tendance à retourner au voisinage de leur nid d'origine pour la fondation d'une nouvelle colonie. Ce

phénomène existe aussi bien chez les espèces de régions tempérées que chez celles se développant dans les régions tropicales (West-Eberhard, 1969 ; Klahn, 1979 ; Krispyn, 1979 ; Strassmann, 1979, 1981b, 1983 ; Metcalf 1980 ; Hirose & Yamasaki 1984a ; Young 1986 ; Makino et al. 1987 ; Gamboa, 1988 ; Willer et Hermann 1989). Cette règle connaît tout de même des exceptions puisque grâce à un marquage des futures reines sur leur nid d'origine, Makino et al. (1987) ont pu constater des fondations à plus de 300 m de ce dernier. La philopatrie semble refléter une forme de sélection naturelle pour un comportement favorisant le choix d'un site qui possède à priori les qualités requises pour le bon développement d'une colonie. Des travaux entrepris par Metcalf et Whitt (1977b) mettent d'ailleurs en évidence un taux d'échec plus important pour les nids fondés loin du site d'origine.

Concernant la sélection d'éléments proximaux dans le choix du site de nidification, J. P. Spradbery en énumère quelques-uns dans un travail s'intéressant à l'organisation des communautés de guêpes en 1965. Ainsi par exemple, en se basant sur les travaux de Kemper (1960), il parle d'un choix préférentiel dans l'orientation des faces du nid qui sont exposées sud-est chez les *Vespula* et les *Polistes chinensis antennalis*. Cette orientation des structures permet aux colonies de profiter du soleil dès son apparition le matin. En 1980, R. Edwards montre quant à lui qu'il arrive souvent que les nids de *Vespula* soient fondés à des emplacements inappropriés à la croissance future des structures qui sont en générales abandonnées après quelques semaines.

Kemper en 1960 a sélectionné cinq facteurs qu'il considère comme étant important dans le choix du site de nidification : l'humidité, la température, les éléments protégeant le nid par au-dessus (contre la pluie et l'exposition directe au rayon solaire), la présence de mur et de branche (servant de bouclier contre le vent), et l'intensité lumineuse durant la journée.

La sélection d'un site de nidification correct est d'autant plus importante que c'est durant cette période du cycle de développement que les guêpiers connaissent leur plus haut taux d'échec (Archer, 1980 ; Gadagkar, 1991a ; Green, 1991). La disparition des nids durant cette phase du cycle de développement est dépendante de plusieurs facteurs. Plusieurs auteurs ont mis en évidence qu'une des causes majeures d'échecs pour les colonies résulte de la disparition de tous ses individus adultes (probablement lié à la mortalité élevée constatée chez les individus à la recherche de nourriture –Strassmann, 1981b-). Corrélativement, il a pu être noté que les colonies portant un grand nombre de fondatrices présentaient un taux d'échec inférieur à celui des nids fondés par un seul individu (Metcalf & Whitt, 1977b ; Gibo, 1978 ; Noonan, 1981 ; Strassmann 1981b, 1981c ; Hughes & Strassmann, 1988a ; Queller & Strassmann 1988 ; Page et al. 1989 ; Strassmann & Queller, 1989). La fondatrice, lorsqu'elle

est aidée d'auxiliaires, passe la majorité de son temps sur le nid et voit ainsi ses chances de survie augmenter. D'autres facteurs tels que la prédation, la présence de parasite ou encore le choix d'un site de nidification inadéquat à la croissance de la structure pourront être responsables de l'abandon des nids. De plus, il a pu être noté que la compétition intraspécifique pouvait influencer sur la réussite des nids. La notion de compétition intraspécifique fait référence à divers événements comme par exemple la prédation du couvain d'un nid de la même espèce ou à l'usurpation de la colonie par une autre reine.

La fragilité des colonies à ce stade de développement a d'ailleurs été souvent citée en tant qu'élément favorable à une association de fondatrices à cette période du cycle. Selon les espèces, il existera diverses formes d'association entre fondatrices. En 1965, Spradbery propose une méthode de classification des organisations sociales chez les guêpes en fonction du mode de fondation.

Le mode de fondation se définira par la composition d'origine de l'unité fondée et par les comportements apparaissant avant la fondation. Cette classification a pour principale base le nombre d'individus présents lors de la fondation. On parle d'haplometrosis lorsque la colonie est fondée par un individu seul, et de pléometrosis lorsqu'il y a au moins deux fondatrices (Bequaert, 1930). Le phénomène de pléometrosis est considéré comme la condition la plus primitive de fondation et se trouve généralement confiné aux espèces tropicales. Ce type de fondation se définira suivant 4 formes.

**Pléometrosis permanente :** Dans ce cas, la fondation des colonies se fait par essaimage. Les essaimages sont généralement dépendants de facteurs internes à la colonie tels que la pression de population, mais peuvent faire suite à l'attaque de la colonie par un prédateur. Selon les espèces, les essaims peuvent être formés uniquement de jeunes reines ou encore de reines accompagnées par des ouvrières. En 1910, Duke rapporte la présence de mâles dans certains essaims de guêpes américaines. Ce type de fondation est caractéristique de la plupart des sociétés de Polybiinae (Richards et Richards, 1951), de quelques sociétés de *Belonogaster* (Roubaud, 1916), et de certaines sociétés de *Polistes* tropicales (Yoshikawa, 1962a, 1962b).

**Pléometrosis primaire :** Appelée également pléometrosis périodique (Yoshikawa, 1957). Dans ce type de fondation, il y a coopération d'un groupe de reines qui se dispersent à l'émergence des premières ouvrières pour ne laisser qu'une pondeuse sur le nid. La dispersion de ces auxiliaires s'explique par la compétition reproductive existant entre cofondatrices, où la plus dominante rejettera les autres reines hors du nid. Ces femelles s'associent juste après

l'hibernation ce qui augmentent la population initiale du nid durant la phase de pré-émergence. Spradbery en 1965 définit aussi ces associations par le terme d'essaims tardifs.

Pléometrosis secondaire : Les auxiliaires arrivent alors que la reine a déjà fondé le nid. Roubaud (1916) montre que chez certaines espèces de *Belonogaster*, les auxiliaires continuent à coopérer au développement de la colonie bien après l'émergence des ouvrières.

Pléometrosis temporaire : Décrite par Rau (1940) et Yoshikawa (1957) chez les *Polistes*. Il s'agit dans ce cas d'un nid fondé par une seule reine où il y a présence d'autres fondatrices qui vont y rester sans pour autant aider au développement de la colonie. Par la suite, ces fondatrices se dispersent pour fonder leur propre nid. Ce type d'association correspond probablement au stade final de migration faisant suite à l'hibernation, où le nid partagé est utilisé comme un refuge par les cofondatrices avant la fondation de leur propre colonie.

Concernant l'haplometrosis, 3 formes ont été définies.

Haplometrosis temporaire : Décrit les stades précoces de développement colonial chez *Belonogaster*, *Polistes* et probablement *Stenogaster*. Dans ce type de fondation, la reine initie seule sa colonie, puis est rejointe par des femelles issues d'autres colonies, formant alors une société pléometrotique.

Haplometrosis fonctionnelle : Elle s'établit quand une association initiale de femelles pouvant être définie comme pléometrotique subit un changement qui a pour résultat la formation d'une société haplometrotique avec le groupe de femelles d'origine dont une seule préside. Pardi (1940-1951), Deleurance (1946-1955) et Gervet (1956-1964) ont travaillé à l'explication de ce phénomène. Leurs résultats montrent que cette transition résulte de l'apparition de certaines différences chez les femelles (état des ovaires, âge des femelles, etc.), et de l'établissement d'une dominance hiérarchique où la femelle dominante assume la fonction d'unique pondreuse et où les autres femelles (les auxiliaires) se cantonnent au rôle d'ouvrières et s'organisent suivant un ordre hiérarchique basé sur une forme de dominance linéaire. Cette forme d'haplometrosis est souvent appelée monogynie fonctionnelle.

Haplometrosis permanente : Elle constitue la forme la plus commune des sociétés de guêpes se développant en zone tempérée (*Polistes*, *Vespula* etc.). Pour cette forme, la reine fonde seule et est ensuite aidée par une descendance stérile. Les autres reproducteurs du nid ne seront produits qu'en fin de cycle.

Le tableau 17 résume les différentes formes d'haplometrosis et de pléometrosis existantes pour diverses espèces de guêpes.

**Tableau 17**

Les différentes formes d'organisations sociales durant la phase de fondation chez les guêpes  
(d'après J.P. Spradbery, 1965)

**A. Pléometrosis**

1. Permanente (essaimage), chez les Polybiinae, les Belonogaster, et les Polistes tropicales
2. Primaire (association), chez les Polistes
3. Secondaire (association), chez les Polistes et les Belonogaster
4. Temporaire (association), chez les Polistes

**B. Haplometrosis**

1. Temporaire (association), chez les Belonogaster et les Stenogaster
2. Fonctionnelle (association), chez les Polistes
3. Permanente (indépendant ou par essaimage), chez les Vespinae, les Polybiinae et les Polistes

En parallèle à ses divers types d'organisation sociale, il est important de déterminer le nombre de femelles qui pondront au nid. En effet, la présence d'une multitude de reines à la fondation d'un nid ne correspond pas obligatoirement à la production de colonies portant plusieurs pondeuses. Ainsi selon les espèces, il y aura production de colonies polygynes ou de colonies monogynes.

Il y a polygynie lorsque au moins deux reines pondent sur un même nid. Lorsque les reines participent dès l'origine à la fondation de la colonie, on parle de polygynie primaire. Par contre, si les reines s'ajoutent à la colonie après sa fondation, il s'agit de polygynie secondaire.

Les espèces dont les colonies comprennent en permanence plusieurs reines sont référencées en tant qu'espèces hautement polygynes. Pour les espèces qui exhibent aussi bien des colonies monogynes que des colonies polygynes, la polygynie est définie comme étant facultative.

La colonie est dite monogyne lorsqu'elle ne porte qu'une seule pondeuse. Le terme de monogyne primaire sera utilisé lorsque la condition monogyne émerge suite à la fondation d'une colonie par une reine seule. Si par contre cette condition émerge suite à l'élimination des autres reines durant ou après la fondation de la colonie, il s'agira de monogyne secondaire. Il arrive aussi que les auxiliaires restent présentes sur le nid après sa fondation,

mais qu'elles ne participent pas à la ponte. Il s'agira alors de monogynie fonctionnelle aussi référencée sous le terme d'haplometrosis fonctionnelle.

Ces divers modes de fondation ainsi que les organisations sociales qui suivront ont été à l'origine de problématiques diversifiées visant à déterminer le bénéfice qu'obtiennent les guêpes à les exhiber.

Au simple regard de la théorie de sélection naturelle, chaque individu s'efforce de produire plusieurs descendants afin de transférer le plus grand nombre possible de copies de son génome à la nouvelle génération. Toutefois, chez les insectes eusociaux, ce principe reste restrictif car il y aura relativement peu de femelles qui auront la possibilité de pondre. De ce fait, les femelles non-pondeuses (ouvrières et auxiliaires) ne pourront contribuer qu'indirectement à la reproduction en aidant la reine à élever sa descendance. De plus, elles ne pourront «profiter» de ce comportement altruiste qu'à la condition de partager avec la reine un certain nombre de gènes communs par le biais de la filiation (Hamilton, 1964 ; West-Eberhard, 1975).

La stérilité des femelles non-pondeuses n'est toutefois pas un phénomène irréversible pour une majorité d'espèces eusociales. Certaines femelles restent potentiellement fertiles et dans certaines conditions, peuvent se mettre à pondre et ainsi entrer en compétition directe pour la reproduction.

Par voie de conséquence, il existera des conflits d'intérêt entre femelles appartenant à une même colonie. Ces conflits pourront exister entre la reine et ses filles ou entre les femelles appartenant à une même génération. Dans la majorité des espèces, ce conflit n'est pas évident car la pondeuse principale est capable d'inhiber la reproduction directe des autres femelles, et de pacifier la colonie. L'inhibition des conflits peut se faire soit par l'expression de comportements agressifs rituels, soit par l'utilisation d'un système phéromonal.

Ainsi, les ouvrières et les auxiliaires s'occuperont de toutes les tâches liées à l'entretien de la colonie, permettant à la reine d'investir la majorité de son temps à la production d'œufs. La dominance reproductive qui revient à la reine lui permettra d'utiliser pleinement sa capacité reproductive et de monopoliser la reproduction dans sa colonie (Fletcher et Ross, 1985).

En règle générale, la dominance reproductive est équivalente à la dominance sociale car une fondatrice qui a obtenu le statut de dominante deviendra aussi la pondeuse principale (Pardi, 1948). Une fondatrice subordonnée a alors plusieurs options :

- elle peut quitter la colonie et tenter de fonder son propre nid

- elle peut devenir une pondreuse dominante dans une autre association
- elle peut pondre clandestinement sur le nid lorsque la reine est absente

En restant sur le nid en tant que subordonnée, elle peut devenir une auxiliaire, et, dans ce cas, assumer la fonction d'ouvrière en aidant à élever la descendance de la fondatrice dominante. Dans cette option, la fondatrice subordonnée subit une régression ovarienne avec le temps, et sa seule possibilité de gain en terme d'inclusive fitness passe par l'élevage d'un couvain génétiquement proche. Il lui reste tout de même la possibilité de remplacer la pondreuse principale si cette dernière venait à disparaître, et d'assumer alors son rôle reproductif.

La compétition reproductive entre femelles d'une même espèce formant des sociétés monogynes se fait aussi par le biais d'usurpation de nid déjà établi. Ce phénomène d'usurpation apparaît pour la plupart des espèces de guêpes car lorsque le nid porte déjà un couvain, il devient fortement attractif pour des femelles à la recherche d'un site de nidification. L'usurpation de colonies est plus fréquente dans les régions tempérées car les cycles coloniaux sont synchronisés.

Après l'hibernation, les reines partent à la recherche de sites de nidification. À ce moment-là, elles peuvent usurper de jeunes nids appartenant soit à la même espèce (usurpation intraspécifique), soit à une espèce différente (usurpation interspécifique) (Taylor 1939, Akre et Reed 1984, Akre et MacDonald 1986, Greene 1991). L'issue de la confrontation semble lié au hasard, bien que dans certaines espèces (*Dolichovespula sylvestris*, *Vespula vulgaris*, Archer 1980) les résidents du nid sont systématiquement éliminés par les intrus, alors que pour d'autres espèces (*Vespula maculifrons*, Matthews et Matthews 1979, et *Vespa cabro flavofasciata*, Matsuura 1970), ce sont les intrus qui se font repousser. Les usurpations intra et interspécifiques peuvent concerner plusieurs fois un même nid (Matthews et Matthews 1979) et le couvain pondue par la reine d'origine n'est généralement pas détruit, continuant à être élevé par l'usurpatrice. Les ouvrières qui émergeront par la suite de ce couvain élèveront à leur tour le couvain de la nouvelle fondatrice.

Généralement, seules les fondatrices d'une même association de nidification entrent en compétition pour la reproduction. Toutefois, il existe aussi une forme de compétition entre des fondatrices occupant des nids différents. En 1986, à Sumatra, Yamane a observé une

fondatrice de *Ropalidia variegata* qui bien qu'ayant son propre nid pondait aussi sur un second nid qu'elle visitait de temps à autre. Aucune des deux fondatrices présentes sur ce second nid n'a été observée en position de ponte et elles semblaient toutes les deux travailler à l'élevage du couvain de la fondatrice étrangère. Il semble que ces deux colonies étaient issues d'une même association de fondatrices. Itô (1986) a montré que 70 % des colonies de *R. variegata* en Australie présentaient des sociétés à plusieurs dômes. Dans ce type de colonie, la femelle dominante tend à rester au centre du nid portant le plus de cellules larvaires, alors que les fondatrices de plus faible rang restaient en périphérie.

Les fondatrices de l'espèce indienne *Ropalidia cyathiformis* ont été observées fondant de nouvelles structures à proximité du nid d'origine. Il s'agit dans ce cas de la fondation de nids satellites. Chez cette espèce, la femelle dominante a été observée se déplaçant d'un nid à l'autre afin d'y performer un comportement de ponte. Toutefois, aucun élément ne permet de dire si la formation des nids satellite a pour origine la même association de fondatrice de départ ou s'il s'agit d'une fondation indépendante (Gadagkar et Joshi 1982b, 1984, 1985).

Chez certaines espèces de *Polistes*, les nids sont fondés à de faibles distances les uns des autres. De ce fait au début de la phase de pré-émergence, les groupes de fondatrices changent souvent de composition (*P. erythrocephalus*, West-Eberhard 1969, *P. exclamans*, Strassmann 1983, *P. fuscatus*, West-Eberhard 1969, Noonan 1981, *P. dominulus*, Pratte 1980) avec une association qui ne deviendra stable qu'après plusieurs jours. Ainsi, les changements de nids pourront facilement apparaître pour des fondatrices qui partagent plusieurs dômes. Chez *P. metricus*, cinq à six fondatrices ont été observées à partager trois nids. Chacun de ces nids portait une fondatrice spécifique (Gamboa, 1981), et il n'a pu être déterminé si cette répartition correspondait à des hiérarchies reproductives différentes. En 1984, Itô a décrit une association de *P. versicolor* à Panama consistant en plus de 10 fondatrices qui partageaient deux nids situés à 50 cm l'un de l'autre. Il a observé que seule une des fondatrices pondait sur les deux nids. Chez *P. dominulus*, en captivité, il arrive que la fondatrice subordonnée initie un second nid. Dans ce cas, la pondreuse principale pond sur les deux nids et élimine les œufs de l'auxiliaire (Röseler, 1991). Au contraire, pour d'autres espèces de *Polistes*, il existe une fidélité importante par rapport au nid d'origine même si un second nid est construit à côté. Par exemple, les fondatrices de *P. annularis* ne rejoindront un autre nid qu'en cas de destruction de leur propre nid, et dans cette situation, elles se cantonneront toujours au rôle de subordonnée sur le nouveau nid (Strassmann, 1983).



Notons que l'utilisation du mot dominance signifie aussi bien dominance sociale que dominance reproductive. Il est toutefois possible de séparer ces deux concepts. Röseler et ses collaborateurs (1985, 1989) ont montré qu'une femelle dominante pour la reproduction reste une dominante sur le plan social après ovariectomie. Par contre, le rôle de pondreuse est repris par la fondatrice  $\beta$  (la hiérarchie chez les guêpes se déroule de façon linéaire avec un individu  $\alpha$  considéré comme le dominant, puis les individus  $\beta$ ,  $\gamma$ , etc. ; L'individu  $\beta$  dominera l'individu  $\gamma$ ).

Chez les guêpes dont les nids sont formés solitairement, la compétition reproductive n'apparaît qu'au moment de la sélection du site de nidification. Par contre, dans les sociétés pléometrotique, la reproduction personnelle devient une source de conflit. Dans ce type de société, les fondatrices entrent en compétition directe pour l'expression du comportement reproductif. Cette compétition se traduit alors par l'exhibition de comportements agressifs qui peuvent aller jusqu'à l'élimination physique d'un des belligérants. Toutefois, la survie individuelle et la productivité de la colonie pouvant souffrir de tels conflits, les interactions agressives sont limitées à de courtes périodes et finissent toujours par disparaître.

Une des options permettant d'éviter ces interactions agressives est la tolérance d'un comportement de ponte chez les autres fondatrices. L'autre option est l'inhibition des efforts reproductifs des cofondatrices.

Pour les espèces n'utilisant pas la fondation par essaimage, il y a mise en place d'une dominance hiérarchique reproductive suite à l'expression de rapports agonistiques entre les cofondatrices, aboutissant à l'expression du comportement de ponte pour une seule d'entre elles. Ces interactions agressives disparaîtront rapidement après l'établissement du groupe pour ne réapparaître qu'au moment de la disparition de la femelle dominante.

Lorsque les fondations se font par essaimage, les interactions agressives n'apparaissent pas sur le nid nouvellement fondé, car la hiérarchie est déjà fixée au moment où les guêpes quittent le nid d'origine.

Il a été montré que dominance reproductive et dominance sociale sont connectées. En effet, le comportement de dominance est induit par le même élément qui permettra l'ovogenèse. Ainsi, la fondatrice qui possédera l'activité endocrinienne la plus importante exhibera aussi bien un comportement de dominance sociale qu'un comportement de dominance reproductive. La question qui se pose alors concerne les autres fondatrices du groupe. Pourquoi se cantonnent-elles dans un comportement d'auxiliaires subordonnées ?

Gervet (1964b) et West-Eberhard (1967) émettent l'hypothèse que ces fondatrices subordonnées ont un potentiel reproducteur plus faible et qu'elles seraient alors gagnantes en

élevant le couvain d'un individu génétiquement plus proche d'elles plutôt qu'en élevant leur propre couvain. Toutefois, des expérimentations ont montré que ces femelles étaient tout aussi capables que les fondatrices dominantes à produire une descendance, qui plus est non diminuée (Bendegem et col., 1981, Röseler 1985, Queller et Strassmann 1989). Selon Röseler (1991), la dominance reproductive ne résulterait pas d'un potentiel reproductif plus important, mais plutôt d'une activité endocrinienne supérieure de la fondatrice dominante au moment de l'association.

Le gain alors obtenu par les femelles subordonnées est en rapport avec le fait qu'elles s'associent à des dominantes qui leurs sont génétiquement proches. De telles associations sont favorisées par deux comportements qui sont la philopatrie et la capacité à reconnaître les compagnons de nids (Gamboa et col. 1986b, 1987).

Dans ce type d'association, le bénéfice revient surtout aux fondatrices dominantes qui sont généralement bien disposées à accepter des cofondatrices en tant que subordonnées. Le bénéfice obtenu en terme de survie pour le nid, au moment où il se trouve dans la phase la plus critique de son cycle de développement, est tel que la pondeuse principale peut accepter les comportements de ponte de ses subordonnés.

Pour éviter le risque qu'une subordonnée non apparentée puisse pondre dans de telles circonstances ou puisse succéder à la dominante, les fondatrices de certaines espèces les chassent du nid ou leur permettent de rester mais en leur donnant un rang hiérarchique très bas (*P. annularis*, Strassmann 1983). Dans d'autres espèces, les subordonnées sont chassées du nid au moment de l'apparition des premières ouvrières pour éviter la production d'œufs pouvant devenir des descendants reproducteurs (*P. fuscatus*, Pfennig et Klahn 1985, *P. dominulus*, Pardi 1948, Röseler 1985, *P. metricus*, Strassmann 1983).

La dissociation des groupes de fondatrices au moment de l'émergence des ouvrières semble refléter les conflits reproductifs intra-coloniaux. Pfennig et Klahn (1985) montrent que les fondatrices de *Polistes fuscatus* tendent à disparaître en fonction de leurs rangs hiérarchiques (les plus élevés avant), ce qui suggère que les individus qui représentent le plus de dangers pour la reine disparaissent en premier. Elles seront rejetées soit par la reine soit par les ouvrières au moment où leur présence devient moins critique pour la survie de la colonie. Toutefois, ce type de corrélation n'est pas généralisable à toutes les espèces. Chez les *Polistes annularis* par exemple, Hughes et Strassmann (1988a) ne notent pas d'augmentation dans le taux d'agressions entre les cofondatrices après la naissance des ouvrières et suggèrent que la disparition des auxiliaires est une conséquence du taux de mortalité accru par sénescence de ces dernières durant la phase ouvrière.

La variabilité des nids quant à la présence d'individus subordonnés peut résulter du coût ou du bénéfice qu'obtiendra la colonie à les retenir. Ainsi, Hughes et Strassmann (1988a) ont observé que les espèces qui connaissaient un faible taux de disparition de subordonnées, étaient aussi celles qui connaissaient un taux important d'échec colonial suite à la perte de la totalité de ses ouvrières. Ce fait suggère que l'éviction des cofondatrices est moins souhaitable si leur présence peut assurer une meilleure survie à la colonie.

### La phase ouvrière :

Cette phase débute avec l'émergence des premiers descendants sur le nid. Le développement des premières larves de *Polistes* dure entre 45 et 50 jours, avec des écarts allant de 39 à 70 jours selon l'espèce et selon les conditions environnementales (Strassmann et Orgren, 1983).

Suite à la première période de développement du couvain, les premières ouvrières adultes émergent et assument les tâches de ravitaillement, de maintenance du nid et d'élevage du couvain qui étaient auparavant accomplies par la fondatrice. Durant la phase ouvrière, la taille et la population des colonies augmentent avec l'éclosion de nouvelles générations d'adultes. Toutefois, la durée relativement courte de l'espérance de vie des ouvrières (entre 14 jours chez *P. exclamans* selon Strassmann en 1985b, et 38 jours chez *P. chinensis* selon Miyano en 1980) préserve les colonies d'une surpopulation excessive ; en général le nombre d'individus présents sur un même nid est inférieur à 100.

La mise en place d'une hiérarchie basée sur des rapports de dominance apparaît aussi parmi les ouvrières (Pardi 1948, Yoshikawa 1956, 1963, Marimoto 1961a, 1961b, Strassmann et Meyer 1983, Miyano 1986, Reeve et Gamboa 1987), même lorsque celles-ci appartiennent à des espèces où les associations de cofondatrices s'établissent suite à de faibles rapports hiérarchiques avec une opportunité de ponte équitable entre ces dernières (*P. chinensis*, Marimoto 1961a, 1961b ; *P. jadvigae*, Yoshikawa 1963).

Lorsque ouvrières et cofondatrices sont présentes simultanément sur le nid, ces dernières tendent à être plus nombreuses que les ouvrières au départ, possédant alors un avantage pour le remplacement de la reine si celle-ci venait à disparaître (Yoshikawa 1963, Klahn 1981, Hugues et al. 1987). Dans le même ordre d'idée, les ouvrières dominantes possèdent elles aussi ce type d'avantage face aux ouvrières subordonnées. Des études ont montré que les anciennes ouvrières tendent à être au sommet de la hiérarchie sociale (Pardi

1948, Yoshikawa 1956, Klahn 1981, Strassmann et Meyer 1983, Miyano, 1986) et à posséder des ovaires plus développés (Haggard et Gamboa 1980, Hughes et Strassmann 1988b, Strassmann et al. 1988). Ainsi, chez les guêpes, l'âge est plus fortement corrélé à la dominance par rapport à la taille qui n'aura que peu d'effet (Klahn 1981, Strassmann et Meyer 1983, Hughes et Strassmann 1988b). En effet, les premières ouvrières (donc les plus âgées) sont généralement plus petites que les ouvrières qui apparaissent par la suite, et il n'est pas inhabituel d'observer une de ces premières ouvrières dominer ses sœurs de taille plus importante qu'elle.

Cette corrélation entre l'âge et la dominance peut résulter soit d'une meilleure aptitude à combattre de la part des anciennes ouvrières (qui peuvent avoir gagné de l'expérience suite aux interactions sociales antérieures), soit d'une conséquence liée à la primauté dans l'ordre d'émergence qui sert d'éléments à l'établissement conventionnel d'un coût potentiel de contestation (Maynard Smith 1982, Hughes et Strassmann 1988b).

Hughes et Strassmann (1988b) suggèrent que la taille perd de son importance pour la détermination de la dominance entre les ouvrières, car le coût d'une escalade conflictuelle dans la phase ouvrière de la colonie, où les individus sont génétiquement proches et où un couvain nécessaire est présent, est supérieur au coût qui est observé dans un conflit entre cofondatrices dans la phase précoce de fondation des guêpiers.

Les ouvrières peuvent avoir l'opportunité de remplacer la reine à la tête de la colonie ; la fréquence de ces remplacements varie en fonction des espèces ( avec : 19%, pour *P. fuscatus* : Klahn 1981 ; 52-63%, pour *P. exclamans* : Strassmann 1981b ; et *P. metricus* : Metcalf and Whitt 1977b ; >10%, pour *P. snelleni* : Suzuki 1985 ; 25%, pour *P. chinensis* : Miyano 1986).

Ces fréquences de remplacement de la reine par les ouvrières tendent à être supérieures aux fréquences de remplacement relevées pour les subordonnées cherchant à remplacer la reine dans les colonies à plusieurs fondatrices. Ainsi, les fréquences de remplacement des reines par les ouvrières chez *P. fuscatus* et *P. metricus* sont respectivement six et sept fois supérieures aux fréquences de remplacement des reines par les fondatrices subordonnées dans les mêmes espèces.

Ces observations sont en accord avec les prédictions du modèle «extended optimal skew» proposé par Vehrencamp (1983a, 1983b) dans lequel la compétition pour la reproduction devient plus importante quand les colonies vieillissent. Puisqu'en fin de saison, la fondation en solitaire par les ouvrières a moins de chance de succès que le même type de comportement exprimé par les cofondatrices en début de saison, la reine évoluant en phase

ouvrière se doit de trouver un biais reproductif plus avantageux que celui qu'elle exprimait au moment de l'association des fondatrices.

Les observations montrent qu'effectivement le biais reproductif appliqué dans les colonies en phase ouvrière est supérieur à celui rencontré lors des associations de fondatrices. La notion de biais reproductif englobe les diverses stratégies employées par la reine afin de s'assurer d'une hégémonie pour l'expression du comportement reproducteur. L'exemple le plus intéressant correspond à la portion d'ouvrières qui exprimeront le comportement de ponte sur un nid portant encore sa fondatrice. Cette portion se révèle être très faible chez diverses espèces de *Polistes* (0%, *P. exclamans* : Strassmann et Meyer 1983 ; 0%, *P. fuscatus* : Metcalf 1980 ; 0,2%, *P. metricus* : Metcalf et Whitt 1977a). Toutefois, Miyano (1980) montre que 13 à 84 % des ouvrières ont la possibilité de pondre chez *Polistes chinensis*. Le fort taux de reproduction exprimé par les ouvrières dans cette espèce semble résulter d'un faible biais reproductif exprimé par la fondatrice en relation avec les faibles contraintes rencontrées lors de la fondation en solitaire (Kasuya, 1981a). Ces faibles contraintes ont probablement pour conséquence un développement moindre de la capacité de la reine à limiter la reproduction des ouvrières dans les grandes colonies rencontrées pour cette espèce (Suzuki, 1986).

Chez la plupart des espèces de *Polistes*, la ponte d'œufs ayant pour but de produire les futurs reproducteurs (les sexués) mâles et femelles se fait préférentiellement lors de la phase ouvrière (Miyano 1980, Pfennig et Klahn 1985) et c'est d'ailleurs durant cette phase ouvrière qu'augmente la compétition entre les pondeuses potentielles. Klahn en 1981 a montré que le maximum de remplacement se produit au moment de l'émergence des premières ouvrières qui correspond aussi au moment de la ponte des œufs à l'origine des futurs sexués.

Une modélisation du conflit apparaissant pour le remplacement des reines prévoit que le taux de remplacement de ces dernières devrait augmenter si le degré de relation génétique entre reine et ouvrières diminue. Supportant cette hypothèse, les travaux de Klahn (1988) montre qu'effectivement le taux de remplacement des reines augmente à la suite du phénomène d'usurpation de reine (où les ouvrières ne sont pas les descendantes de la reine présente) par rapport aux colonies qui portent encore leurs fondatrices d'origine.

Une des problématiques qui émerge concerne alors les raisons qui font que les ouvrières ne sont jamais en conflit avec la reine pour le droit reproductif, sachant que l'ouvrière sera en moyenne autant relié génétiquement à la descendance d'une seule reine fécondée qu'à sa propre descendance (dans le cas d'un ratio sexuel équivalent).

En fait, il existe quatre situations pouvant générer ce type de conflit, situations qui chacune sont présentes d'une manière plus ou moins importante chez les diverses espèces de *Polistes*.

La première d'entre elles correspond au fait qu'une reine a subi des fécondations multiples. Dans la seconde situation, l'ouvrière est la descendante d'une reine subordonnée. Dans ces deux situations, l'ouvrière partagera un plus grand nombre de gènes avec sa propre descendance par rapport à la descendance de la reine. Une autre voie pouvant conduire à l'apparition de conflit concerne le taux de fécondité de la reine qui est réduit par rapport à celui des ouvrières. Enfin, il existe aussi la possibilité d'un degré de parenté dégradé entre les ouvrières et la pondreuse principale suite à l'usurpation du nid par cette dernière.

Toutes ces situations peuvent être génératrices de conflits, et pourront être mesurées en examinant les corrélations existantes au sein d'une même population entre le taux de remplacement exprimé par les ouvrières et les fréquences de fécondation, de fondations associées ou d'usurpation qui sont exhibées par les fondatrices. Il est possible en plus de ces observations de mener des expérimentations visant à diminuer artificiellement le taux de fécondité des reines en provoquant des remplacements en milieu naturel.

La distribution des rôles reproductifs au sein des colonies ayant subi un remplacement de reine par les ouvrières apparaît être similaire, quoique légèrement plus équitable que la distribution de ces rôles dans les colonies portant encore leur reine.

Lors du remplacement de reine chez *P. metricus*, l'ouvrière dominante contribuera pour 95 % à la reproduction directe (Metcalf et Whitt 1977a) ce qui équivaut à la contribution mesurée pour une fondatrice dans la même espèce. Chez les *Polistes chinensis*, l'ouvrière dominante contribuera à seulement 24 % des pontes totales, travaillant en parallèle avec au moins 7 autres ouvrières pondreuses (Miyano, 1986). Ce faible taux reproductif sera le même que celui observé pour les ouvrières d'une colonie de la même espèce portant encore sa fondatrice (Miyano, 1980).

Les ouvrières qui remplaceront la reine ne seront généralement pas fécondées (Metcalf, 1980). Il existe toutefois certaines espèces qui produisent des mâles précoces (au même moment que les premières ouvrières) qui pourront se reproduire avec des ouvrières. Ces dernières seront alors capables de produire une descendance femelle (Klahn, 1981, Strassmann 1981b, Suzuki 1985).

La productivité moyenne des colonies ayant comme pondreuse principale une ouvrière a été estimée être la moitié de celle d'une colonie portant encore sa fondatrice d'origine chez *Polistes fuscatus* (Klahn, 1981). Cette productivité est estimée à trois quarts pour

les colonies de *P. chinensis* (Miyano, 1986). Cette réduction de productivité peut résulter d'un conflit plus important entre les ouvrières, avec pour conséquence une diminution dans l'efficacité ergonomique des colonies menées par ces ouvrières (Miyano, 1986). Des expérimentations visant à supprimer la reine montrent pour le moins une augmentation des rapports agonistiques entre les ouvrières ayant un rang élevé (*P. exclamans* : Strassmann et Meyer 1983 ; *P. fuscatus* : Reeve et Gamboa 1983).

Il existe en plus de la ponte sur le nid natal, d'autres opportunités pour les ouvrières à exercer une reproduction directe (Strassmann, 1981d ; Page & col 1989). Ainsi, chez les *Polistes exclamans* (plus particulièrement pour les grandes colonies) 16 à 39 % des guêpiers produiront à proximité du nid principale des colonies dites satellites. Selon Strassmann (1981d), ces colonies satellites correspondent à des adaptations anti-parasitaires face aux longs cycles coloniaux rencontrés dans cette espèce. Les colonies satellites sont en règle générale initiées par la reine d'origine, mais les ouvrières peuvent également en établir avec succès, spécialement quand cette reine d'origine est morte (Kasuya 1981b).

Ainsi, une ouvrière se retrouvera avec trois options pour sa reproduction personnelle. Premièrement, elle peut pondre directement sur son nid d'origine lorsque la fondatrice travail à l'initiation du nid satellite. Elle peut aussi pondre directement sur le nid satellite qu'elle aura initié à la mort de la reine, et enfin pondre sur le nid principal si la reine vient à disparaître.

Quand le nid principal est cassé, les ouvrières de ce nid joindront préférentiellement un nid satellite initié par la reine plutôt qu'un nid satellite initié par une ouvrière. Ainsi la décision des ouvrières non reproductives pour aider à la maintenance du nid et du couvain peut dépendre du degré de relation génétique qu'elles partagent avec la dominante du nid satellite.

Chez les *Polistes chinensis*, Kasuya (1981c) a observé que les ouvrières passaient souvent d'un nid à l'autre et en déduit que les ouvrières ont la possibilité de distribuer leur aide entre plusieurs colonies en fonction du degré de parenté partagé avec le couvain ou encore du besoin de ce dernier.

Toutefois, bien que les ouvrières soient capables de discriminer entre des colonies parentes et des colonies non-parentes ainsi qu'entre femelles compagnes de nid et non-compagnes de nid (Pfennig et al, 1983b) il n'existe actuellement aucune évidence favorisant l'hypothèse d'une discrimination pour la sélection d'un couvain ou de compagnons de nid génétiquement plus proche.

En 1988, Gamboa montre que les femelles de *P. metricus* traitaient des adultes parents non-compagnons de nids (tante, nièce) de la même façon que les adultes appartenant à

leur propre nid. La coexistence sur un même nid d'ouvrières partageant différents degrés de parenté n'est pas inhabituel pour des espèces où la femelle a été fécondée plusieurs fois (Metcalf et Whitt 1977a). Ce phénomène peut résulter aussi du remplacement de la reine par une ouvrière (Strassmann 1985a), ou encore de la ponte d'une partie du couvain par des cofondatrices sœurs (Noonan 1981, Strassmann 1981a).

Tout comme dans la majorité des associations de fondatrices, la phase ouvrière est caractérisée par une division du travail entre les femelles. Cette répartition des tâches est basée sur une dominance hiérarchique linéaire. Au sein de la colonie, les reines tendent à moins quitter le nid que les ouvrières (West-Eberhard 1969, Reeve et Gamboa 1983, Strassmann et Meyer 1983), sauf pour les espèces se développant en altitude avec un cycle de développement court. Chez ces dernières, la reine continuera à sortir pour le ravitaillement du nid bien après que les ouvrières aient émergé (Lorenzi et Turillazzi, 1986).

Dans certaines espèces (*P. erythrocephalus* : West-Eberhard 1969 ; *P. fuscatus* : Reeve et Gamboa 1987 ; *P. chinensis* : Miyano 1986), l'ouvrière la plus dominante est aussi celle qui restera le plus souvent au nid, participant significativement moins que les autres ouvrières au ravitaillement de la colonie. Toutefois ce fait n'est pas vérifié chez *P. exclamans* (Strassmann et Meyer 1983) et chez *P. instabilis* (Hughes et Strassmann 1988b).

Chez *P. metricus* (Dew et Michener 1981) et *P. fuscatus* (Post et al. 1988) les ouvrières d'âges intermédiaires passent plus de temps hors du nid (pour son ravitaillement) que les jeunes ou les anciennes ouvrières.

Les comportements de ravitaillement observés pour les ouvrières dominantes de *Polistes exclamans* constituent un paradoxe, car il y a toujours un risque à quitter le nid (Strassmann et al. 1984a). L'exhibition de tels comportements est peut être liée au fort taux de remplacement des reines observé chez cette espèce. En effet, en travaillant ainsi pour la colonie, les ouvrières dominantes peuvent être considérées comme investissant égoïstement dans une colonie dont elles ont de fortes chances d'hériter par la suite.

Comme dans la plupart des associations de fondatrices, l'ouvrière dominante se spécialise dans l'expression des comportements de wagging abdominaux, de vibrations latérales, de frottement du pédicelle et d'inspection des cellules (Kasuya 1983a, Strassmann et Meyer 1983, Reeve et Gamboa 1987, Hughes et Strassmann 1988b).

Chez *P. chinensis*, les ouvrières dominantes tenteront d'interférer physiquement lorsque d'autres ouvrières de haut rang expriment un comportement de ponte (Miyano 1986).

Des études récentes permettent de déterminer le chemin par lequel l'activité de la colonie est socialement régulée au moment de la phase ouvrière dans les colonies de *Polistes*.



La reine tend à être l'individu le plus actif du nid et apparaît être le régulateur central pour l'activité de la colonie (Dew 1983 ; Reeve et Gamboa 1983, 1987). Aussi bien l'observation que l'expérimentation suggère que la reine se trouve au centre d'un système de contrôle rétroactif social (voir Figure 14). Quand la récolteuse retourne au nid, la reine devient plus active (marche sur le nid et inspecte les cellules). L'activité de la reine stimule les ouvrières qui deviennent à leur tour plus active et de façon ultime quand la colonie en montre le besoin ces dernières quitteront le nid pour rechercher les éléments nécessaires à son ravitaillement. Lorsque ces ouvrières quittent la colonie, l'activité de la reine, ainsi que l'activité et le taux de départ des ouvrières diminue (Reeve et Gamboa 1987). Ces comportements exprimés par la reine semblent donc synchroniser et stimuler l'activité des ouvrières.

Le mécanisme de stimulation d'activité par la reine implique des signaux directs et indirects (Reeve et Gamboa 1983). Toutes les ouvrières paraissent répondre à l'augmentation d'activité de la reine communiquée par des signaux tels que les vibrations du nid ou encore les agressions directes perpétrées par la reine sur les ouvrières inactives, les forçant ainsi à devenir plus actives. Ces comportements provoquent aussi le départ des ouvrières dominantes, qui tendent toutefois à récolter moins que les ouvrières subordonnées.

Il reste beaucoup à apprendre concernant la régulation de l'activité et les déterminants proximaux de la spécialisation du travail dans les colonies de Polistes. Les stimulations sociales qui contrôlent la construction du nid, la régulation thermique (Evans et West-Eberhard 1970) ou les décisions de départ pour le ravitaillement du nid (proies, pulpe, nectar et eau) n'ont pas encore été rigoureusement étudiées.

Post et al. (1988) ont trouvé des différences quantitatives parmi les ouvrières de *P. fuscatus*, concernant la spécialisation des individus dans les différentes tâches. Ils suggèrent que les ouvrières se divisent en trois groupes, les récolteuses de proies et de pulpes, les manutentionnaires de proies sur le nid, et les non-récolteuses. Leurs données indiquent aussi un polyethisme grossier en fonction de l'âge dans les colonies de *P. fuscatus*.

Les ouvrières les plus jeunes (moins de 7 à 8 jours) restent inactives sur le nid ou se spécialisent dans les tâches de réception de pulpes et de proies ramenées au nid par les récolteuses. Elles s'occuperont de l'alimentation du couvain et de la construction du nid. Les ouvrières plus âgées (plus de 13 à 14 jours) se spécialisent dans les comportements de ravitaillement du nid. Celles qui ont plus de 40 jours diminueront leurs activités de récoltes.

La disponibilité en protéine (larves de lépidoptères ou plus rarement de diptères, Rabb 1960, Garcia 1974) semble être un facteur limitant au développement des colonies de Polistes. Klahn (1981) montre qu'un supplément de protéines, durant la phase de fondation,

avait pour conséquence d'augmenter d'un facteur 16 le nombre moyen de reproducteurs produits par la colonie.

Le temps passé à la recherche de proies est bien supérieur à celui consacré à la recherche de pulpe, d'eau ou de nectar (Gamboa et al. 1978, Kasuya 1980, Strassmann 1981a) et montre une probabilité de succès plus faible. Chez *P. chinensis*, Kasuya (1983b) estime que seulement 12.2 % des tentatives de collecte de proies se soldent par un succès. De plus, il y a possibilité de compétition pour les proies entre les colonies nidifiant sur un même site, car les zones de récolte peuvent se recouvrir largement (Kasuya, 1980). La faible abondance des sites en proies peut avoir pour conséquence chez certaines femelles des tentatives de vols de larves dans les colonies voisines (Kasuya, 1983b). L'expression de ces comportements de pillages aura pour conséquence de restreindre l'activité des fondatrices hors du nid.

La compétition pour les proies aura aussi pour conséquence l'apparition d'une séparation des ressources pour les diverses espèces exploitant un même site. Ainsi en 1960, Rabb montre que pour une même zone de chasse, les ouvrières de *P. annularis* tendent à récolter des chenilles de grande taille présentes dans la végétation boisée, alors que les ouvrières de *P. fuscatus* et de *P. exclamans* récolteront des chenilles plus petites et aussi plus jeunes dans la végétation herbacée ouverte. De même, Dew et Michener (1978) montrent que les ouvrières de *P. metricus* recherchent significativement plus souvent les proies au niveau des arbres par rapport aux *P. fuscatus* qui nidifient dans la même zone.

Pour plusieurs espèces de Polistes, la phase ouvrière se caractérise également par la production de mâles précoces qui sont en fait des mâles émergeant au même moment que les premières ouvrières (Yoshikawa 1963, Klahn 1981, Strassmann 1981b, Suzuki 1981b, Kasuya 1983a, Pratte et al. 1984, Page et al. 1989, Willer et Hermann 1989). Le pourcentage des colonies produisant de tels mâles varie selon les espèces : 2,3 à 4 % chez *P. jadvigae* (Yoshikawa 1963, Kasuya 1983a), 7 à 14 % chez *P. fuscatus* (Klahn 1981, Page et al. 1989), 4,2 à 16,7 % chez *P. chinensis* (Suzuki 1981b, Kasuya 1983a), 20 à 38 % chez *P. exclamans* (Strassmann 1981b). Bien qu'il existe peu de données concernant ce phénomène, tout porte à croire qu'il existe une association positive entre la fréquence de remplacement des reines dans les colonies et la fréquence de production des mâles précoces. Un des exemples pouvant conforter cette dernière hypothèse concerne la haute fréquence d'apparition des mâles précoces chez *P. exclamans* qui est aussi l'espèce exhibant la plus grande fréquence de remplacement des reines par les ouvrières. Dans ce cas, l'hypothèse est que la fondatrice, en produisant des mâles relativement tôt, aura comme avantage de produire une descendance qui

fécondera les ouvrières vierges ayant remplacé les reines dans les autres colonies (Strassmann 1981b, Kasuya 1983a, Page et al. 1989).

Toutefois, la production des mâles n'est pas sans désavantage, car l'attribution des ressources à destination de cette progéniture mâle réduira d'autant la quantité de ressources nécessaire à l'élevage des ouvrières (Strassmann 1981b, Page et al. 1989). En effet, la contribution des mâles à la productivité de la colonie est minimale comparée à celle des ouvrières. Ils pourront aider à éventer le nid, à nourrir des larves ou encore s'engager dans des étalages de menaces (West-Eberhard 1969, Yamane 1969, Hunt et Noonan 1979, Makino 1983, Cameron 1986, Starr 1990), mais ces comportements restent occasionnels en fonction des espèces. L'hypothèse d'un coût élevé à la production de mâles est confortée par le fait que cette production survient de façon peu fréquente dans les petites colonies qui sont aussi les plus vulnérables (Strassmann, 1981b).

De nombreux auteurs se sont intéressés aux caractéristiques physiques des adultes de *Polistes* émergents au cours de la saison de nidification. Une des caractéristiques commune à l'ensemble des espèces concerne la taille des ouvrières de première génération. En effet, ces dernières tendent à être significativement plus petites que les ouvrières émergeant par la suite (West-Eberhard 1969, Bohm 1972a, Haggard et Gamboa 1980, Turillazzi 1980, Klahn 1981, Turillazzi et Conte 1981, Miyano 1983, Strassmann et Orgren 1983). De plus leur temps de développement est significativement plus court (Klahn 1981, Miyano 1983, Strassmann et Orgren 1983). Ce temps de développement relativement court pourrait refléter une forme sélective pour l'émergence d'ouvrières précoces dans des colonies qui sont vulnérables avant l'arrivée de ces ouvrières.

La taille supérieure des femelles émergeant par la suite est probablement le résultat d'un temps de développement larvaire plus long conjugué à une augmentation du taux d'alimentation, ce dernier augmentant avec la l'accroissement du ratio adultes-larves (West-Eberhard 1969, Haggard et Gamboa 1980). Chez les *Polistes metricus*, les ouvrières qui émergent en milieu de phase ouvrière sont de la même taille que la reine (Haggard et Gamboa 1980).

Par contre, chez certaines espèces, les femelles qui émergeront plus tard seront plus petites que celle ayant émergé auparavant (Yamane 1969, Haggard et Gamboa 1980, Miyano 1983). Dans ce cas, il semble que la diminution en taille soit une conséquence de la diminution du ratio ouvrières-larves au moment où la colonie produit des gynes et des mâles (Bohm 1972a, Turillazzi et Conte 1981, Miyano 1983).

En accord avec le modèle des stratégies reproductives optimales annuelles proposé par Macevicz et Oster (1976), les mâles et les gynes appartenant aux espèces de zone tempérée émergent dans la dernière partie du cycle de développement de la colonie. En revanche, les informations relatives aux dates d'émergence de reproducteurs pour les espèces tropicales sont manquantes.

Les gynes se différencieront des ouvrières de fin de saison par la présence d'une réserve de graisse importante qui leur permettra de résister à la période d'hibernation (Eickwort 1969, Haggard et Gamboa 1980). Elles possèdent aussi une quantité importante de substances tel que le fructose dans leur hémolymphe qui les aidera à lutter contre le froid (Strassmann et al. 1984b).

Les éléments permettant la production de gynes par les colonies n'ont pas été définis clairement. Deleurance (1948) et West-Eberhard (1969) montrent qu'une augmentation de la nutrition larvaire ne sera pas suffisante chez les *Polistes* pour générer la différenciation des larves en gyne. En 1952, Deleurance propose l'hypothèse d'une intervention des températures nocturnes qui en augmentant influencent le comportement des ouvrières s'occupant du couvain avec pour conséquence un déclenchement de cette différenciation. Turillazzi et Conte (1981) n'ont pas réussi à confirmer cette hypothèse. Par contre, ils montrent qu'une température nocturne faible agit directement sur le couvain en augmentant la durée de développement larvaire. Cette augmentation du temps de développement larvaire a pour conséquence l'émergence d'adultes relativement grand qui seront inactifs sur le nid et qui porteront une quantité importante de graisse.

Turillazzi et Conte estiment que chaque femelle n'est pas obligatoirement destinée à devenir une fondatrice, mais leurs données indiquent que ces femelles sont trois fois plus avantagées à survivre à l'hibernation et à terminer une diapause ovarienne comparées à des femelles s'étant développées à des températures nocturnes élevées. Il semble possible qu'une température nocturne faible puisse être un stimulus suffisant pour générer la différenciation des larves en futures fondatrices.

Bohm (1972b) montre que la diapause ovarienne, qui est une caractéristique de la différenciation des gynes, peut être induite par une photopériode relativement courte et des températures basses.

Selon Strassmann (1989), il est possible que le fait d'expérimenter tôt le phénomène de remplacement de reine, en association à une faible abondance en proie (obligeant les ouvrières à arrêter relativement tôt l'élevage des larves), puisse influencer les femelles de fin de saison à devenir des gynes ou des ouvrières.

En fait, il apparaît une multitude de facteurs (température, photopériode, nutrition larvaire, environnement social) qui sont tous susceptibles d'affecter la production de futures fondatrices.

Le fait est que cette production de futures fondatrices marquera un tournant décisif dans l'évolution de la colonie qui cessera de se développer. Ces colonies entrent alors en phase reproductive.

### La phase reproductive :

L'émergence des premiers individus inactifs sur le nid marque le début de la phase reproductive qui elle-même se poursuivra jusqu'à la disparition de la dernière ouvrière. Dans la même période, la colonie connaît des bouleversements importants avec la disparition de la fondatrice. Celle-ci peut disparaître avant même l'arrivée des premiers reproducteurs. À sa mort, la colonie entre dans un état désorganisé et il n'est pas rare d'observer l'apparition de rapports agonistiques entre les ouvrières. Le développement du nid cessera mais certaines ouvrières continueront à s'occuper du couvain et à approvisionner la colonie. Après quelques jours, la colonie retrouve son activité perdue avec l'apparition d'une ouvrière pondreuse. Chez les *Polistes chinensis*, comme nous l'avons vu, plusieurs ouvrières pourront pondre sur le nid.

Les futures reines se distingueront des ouvrières par un comportement non-agressif. Elles ne sont pas dominées par la pondreuse principale et interviennent très peu si ce n'est pas du tout dans les diverses activités d'entretien du nid. Chez les Vespinae, Matsuura (1983a) a observé que les reproducteurs passent la plus grande partie de leur temps avec la tête et une partie de leur abdomen dans les alvéoles, ne devenant actifs qu'au moment des prises de nourriture auprès des ouvrières ou des larves. Comme pour les Vespinae, les reproducteurs chez les *Polistes* accapareront une grande partie de la nourriture ramenée au nid par les ouvrières. Il semble que ce comportement soit à l'origine de la disparition des larves qui deviennent rapidement sous-alimentés et finissent par disparaître.

Jeanne (1980) pense que les différences comportementales observées entre les futures fondatrices et les ouvrières s'expliquent par l'intervention du phénomène de diapause reproductif. Pour les espèces tropicales chez qui la diapause n'apparaît pas, West-Eberhard (1969) et Jeanne (1972) suggèrent que les gynes sont simplement des femelles qui ne sont pas suffisamment dominées par la reine pour connaître une régression ovarienne.

Suzuki (1981a) montre que les reproducteurs de *P. chinensis* restent sur le nid tant qu'il portera des ouvrières, des œufs, des larves et des nymphes. En revanche, si le nid connaît un dérangement quelconque, il sera abandonné. Il montre aussi que les futures fondatrices stockent une part importante de graisse avant l'hibernation, et que cette graisse est acquise après qu'elles aient émergé des alvéoles. Certains auteurs utilisent d'ailleurs cette différence physiologique pour distinguer les ouvrières des futures fondatrices (Eickwort, 1969 ; Strassmann, 1979). Spradbery (1973) montre que la proportion de graisse est la même chez les ouvrières et les nouvelles fondatrices de *Paravespula vulgaris*, au moment où ces dernières sortent des alvéoles. Dans cette espèce, les corps gras sont acquis après la naissance des futures reines et correspondront par la suite à 40 % de leur poids sec total au moment où elles quitteront le nid parental.

La phase reproductive, bien que marquant la fin du cycle de développement des guêpiers, correspond aussi à un moment critique pour les futures fondatrices qui emmagasinent alors le maximum de réserves afin de pouvoir survivre à la période d'hibernation. Chez les Vespinae, Matsuura (1983a) montre que les reproducteurs émergeant après la disparition des dernières ouvrières n'auront pas les réserves nécessaires pour survivre à l'hibernation. Ces derniers sont d'ailleurs souvent retrouvés morts aux environs du nid natal.

En 1979, Strassmann montre que les femelles de *Polistes annularis* stockent du miel à l'intérieur des alvéoles avant d'entrer en phase d'hibernation. Elles retourneront par la suite à leur nid durant les jours hivernal chauds afin de s'en nourrir. L'auteur montre aussi que ces femelles défendront l'accès à cette ressource alimentaire pour des guêpes qui ne leurs sont pas apparentées. Chez cette espèce, l'absence de cette ressource alimentaire entraînera une diminution du nombre de femelles qui survivent à l'hiver, et celles qui survivront construiront généralement de petits nids par la suite. Ces observations montrent que la phase reproductive correspond à la préparation des futures fondatrices à la période de diapause hivernale où se fera la maturation de leurs ovaires. Elle est d'ailleurs relativement courte pour les espèces se développant en milieu tropical, car la fondation d'une nouvelle colonie peut se faire n'importe quand et surtout, les nouvelles fondatrices n'auront pas de période hivernale à affronter. Chez ces espèces, la préparation des futures fondatrices pour une meilleure survie face à un environnement hostile n'est pas nécessaire.

Chez les insectes sociaux, la phase reproductive est révélatrice du conflit d'intérêt qui existe entre la reine et les ouvrières pour la production des futurs sexués. Ce conflit est visible à travers l'investissement de la colonie pour le ratio sexuel des reproducteurs. L'ordre d'apparition des sexués apportera également des informations sur la manière dont la

fondatrice gère ce conflit et garde un certain contrôle sur la production des ouvrières. Les diverses hypothèses proposées quant à ces conflits d'intérêt seront développées de façon plus approfondie lors de la présentation des résultats pour l'espèce étudiée à l'île de la Réunion.

### La phase intermédiaire :

La mort de la dernière ouvrière annoncera le début de la phase intermédiaire. Le nid servira alors uniquement de support pour des individus oisifs qui y sont nés. Il ne connaît plus d'activité de construction et ses alvéoles seront vides de tout couvain. Ce dernier aura disparu soit par manque de nourriture soit à la suite d'un cannibalisme larvaire perpétué par les adultes (West-Eberhard, 1969). Cette situation correspond à la période où les gynés et les mâles se dispersent de la colonie natale.

Parallèlement à cette dispersion, il sera possible d'observer des scènes de copulation entre mâles et futures fondatrices. Toutefois il existe selon les espèces des variations dans le rythme saisonnier de la reproduction. Ainsi pour certaines espèces, la période d'accouplement au même moment ou juste après la phase reproductive (*P. fuscatus* : West-Eberhard 1969 ; *P. metricus* : Bohm et Stockhammer 1977 ; *P. snelleni* et *P. mandarinus* : Kojima et Suzuki 1986). Pour d'autres espèces vivant en zone tempérée, l'accouplement se fera un peu plus tard durant l'automne (*P. chinensis* et *P. jadvigae* : Kojima et Suzuki 1986), voir même durant le printemps qui suit (*P. annularis* : Hermann et al. 1974, Krispyn 1979). Pour les espèces de zone tropicale (exemple : *P. erythrocephalus*), l'accouplement apparaîtra juste avant ou juste après l'initiation du nouveau nid (West-Eberhard, 1969).

Généralement, les mâles quitteront le nid parental juste après l'émergence des futures fondatrices, et cette dispersion sera quelquefois provoquée par des comportements agressifs exprimés par les femelles résidentes du nid (West-Eberhard 1969, Kasuya 1983a).

Les comportements liés à la reproduction apparaîtront plus tard après une période plus ou moins longue selon les espèces, et il sera alors possible d'observer diverses stratégies reproductives utilisées par les mâles, quelquefois à l'intérieur même d'une seule espèce.

Trois d'entre elles apparaissent souvent chez diverses espèces de Polistes. La première de ces stratégies, portant le terme générique de «resource-defense polygyny», correspond à l'utilisation et à la défense de territoires par les mâles à proximité des sites d'hibernation chez les espèces de zone tempérée (West-Eberhard 1969, Lin 1972, Noonan 1978, Kasuya 1981d, Post et Jeanne 1983a). Cette même stratégie se retrouve chez les

espèces tropicales, avec pour différence un territoire situé près des nids nouvellement fondés (West-Eberhard 1969). En agissant ainsi, les mâles maximisent leurs probabilités de rencontre avec des femelles réceptives (Emlen et Oring 1977, Thornhill et Alcock 1983). Dans ce cas bien précis, le terme de «polygyny» exprime pour un mâle, la possibilité de pouvoir s'accoupler avec différentes femelles.

Une autre stratégie correspond à la recherche de femelles sur les sites où elles recherchent de la nourriture (Post et Jeanne 1983a). Dans ce cas, il s'agira de «resource-defense polygyny» si les mâles défendent un territoire ou de «scramble competition polygyny» si le territoire n'existe pas.

Enfin, la dernière stratégie rencontrée chez les *Polistes* mâles correspond à des accouplements sur des sites qui ne sont pas des ressources, tel que les arbustes, les grands arbres ou les sites en hauteur (Alcock 1978, Turillazzi et Cervo 1982, Turillazzi et Beani 1985, Wenzel 1987, Beani et Turillazzi 1988a, b). Si ces sites peuvent être définis comme étant des territoires, on parlera de «Lek polygyny», sinon, il s'agira de «scramble competition polygyny». Cette dernière stratégie peut refléter les tentatives des mâles à intercepter des femelles sur des repères saillants pouvant être utilisés par ces dernières en tant qu'éléments d'orientations.

Selon certains auteurs (Emlen et Oring 1977, Thornhill et Alcock 1983), l'évolution a pu favoriser cette stratégie pour des mâles qui ne peuvent entrer en compétition avec ceux qui contrôlent des territoires basés sur les ressources ou encore lorsque la dispersion des ressources utilisées par les femelles ne permet pas l'optimisation des deux autres stratégies.

Ainsi il sera possible, au sein d'une même population, d'observer l'expression de plusieurs stratégies par différentes classes de mâles. Post et Jeanne (1983a) montrent par exemple que chez les *Polistes fuscatus*, les plus grands mâles défendent des territoires dans les environs immédiats des sites d'hibernation alors que les plus petits patrouilleront sur les zones utilisées par les femelles pour la recherche d'aliments.

Chez les *Polistes dominulus*, les plus grands mâles possèdent des territoires qui ne sont pas basés sur les ressources et se reproduisent plus souvent que les mâles passant d'un territoire à l'autre (Turillazzi et Beani, 1985 ; Beani et Turillazzi, 1988b). Ces derniers pourront toutefois évoluer et défendre par la suite leur propre territoire.

Les mâles de certaines espèces marquent chimiquement les territoires où ils se tiennent à l'affût. C'est le cas des *P. nimpha* (Turillazzi et Cervo 1982, Turillazzi et Beani 1985, Beani et Turillazzi 1988b) et des *P. fuscatus* (Post et Jeanne 1983a) qui frottent leurs gastres à différents endroits de leur territoire.



Dans d'autres espèces, il y aura émission de phéromones volatiles. Ainsi chez les *Polistes jadwigae*, les mâles lèveront leur gastre sur les zones où ils se perchent alors que chez les *Polistes major*, ces phéromones seront émises par le biais d'une glande mandibulaire non retrouvée chez d'autres espèces (Wenzel 1987).

La fonction de ces phéromones volatiles n'a pas été précisément déterminée, mais elle pourrait intervenir pour la compétition entre les mâles ou encore en tant que substances attractives pour augmenter la probabilité d'accouplement avec les femelles. Elle pourrait aussi avoir ces deux rôles (Wenzel 1987).

Lorsqu'un intrus pénètre le territoire d'accouplement d'un mâle, ce dernier le poursuit jusqu'à pouvoir l'agripper (Post et Jeanne 1984b). Si l'intrus est un mâle, il y a alors combat qui se solde généralement par la victoire du propriétaire du territoire (Kasuya 1981d, Post et Jeanne 1983a). Si l'intrus est une femelle, le propriétaire tentera de s'accoupler.

Chez les *Polistes fuscatus*, le comportement de poursuite sera stimulé par les rayures jaunes et noires que portent les adultes. Lors du contact, ce sont les phéromones cuticulaires associées aux bornes à venin qui serviront de médiateur de reconnaissance pour l'espèce et le sexe (Post et Jeanne 1984b). L'accouplement lui-même ne durera que 20 secondes (Wenzel, 1987).

En 1985, Post et Jeanne montrent que chez *P. fuscatus*, les mâles tentent de s'accoupler avec toutes les femelles de la même espèce qu'ils rencontreront. Ces tentatives d'accouplement se feront sans que les mâles ne tiennent compte de l'âge, de la caste ou de l'expérience que ces femelles ont pu avoir auparavant.

Chez les *Polistes metricus*, Metcalf et Whitt (1977a) montrent que les femelles s'accouplent pour le moins deux fois, et qu'elles utilisent par la suite les différents spermés obtenus selon un ratio inégal. La fréquence de copulation chez les autres espèces n'est pas connue, si ce n'est chez les *Polistes major* où les femelles élevées en laboratoire ne s'accouplent qu'une seule fois (Wenzel, 1987).

Plusieurs études suggèrent que la consanguinité n'apparaît que rarement. Toutefois en laboratoire, les reproducteurs de *P. fuscatus*, bien qu'ayant été précédemment exposés à des compagnons de colonies, échouent à discriminer entre les compagnons de nid et les non-compagnons de nid dans un contexte reproductif (Larch et Gamboa 1981, Post et Jeanne 1983b) alors qu'ils discriminent entre les sexes dans les mêmes conditions (Shellman et Gamboa 1982, Shellman-Reeve et Gamboa 1985). En 1986, Ryan et Gamboa montrent que les mâles s'accouplent préférentiellement avec des femelles non-compagnes de nid sauf si ces dernières ont été auparavant exposées à des mâles compagnons de nids.

Une étude des allozymes au sein d'une population de *P. metricus* ne montrent pas de consanguinité étendue (Metcalf et Whitt, 1977a ; Metcalf, 1980), alors que Davis et al. (1990) mettent en évidence ce phénomène de consanguinité pour plusieurs espèces dont les *P. metricus*.

L'asynchronisme apparaissant lors de l'initiation des colonies chez les polistes tropicales pourrait augmenter le taux de consanguinité (Hamilton 1964b) au sein de ces espèces, mais il existe peu d'études relatives à ce sujet.

Concernant le dimorphisme sexuel, il existe chez les Polistes divers degrés de variation (Richards et Richards 1951, West-Eberhard 1969, Evans et West-Eberhard 1970, Starr 1990). Les mâles de *P. fuscatus* tendent par exemple à être plus petit et à exhiber plus de coloration jaune que les femelles, alors que chez les *Polistes erythrocephalus* et les *Polistes annularis*, les sexes ne peuvent être distingués (West-Eberhard 1969, Krispyn 1979). Une des caractéristiques des mâles appartenant aux espèces exhibant un dimorphisme sexuel correspond à l'apparition d'une crosse au niveau des antennes. Cette adaptation anatomique sert à soulever et à tapoter les antennes de la femelle durant la parade nuptiale (West-Eberhard, 1969).

En 1969, West-Eberhard suggère que le dimorphisme sexuel permet aux femelles de reconnaître et de rejeter plus facilement les mâles hors du nid, les forçant ainsi à se disperser sur le site (c'est à dire vers les zones d'hibernation) où ils seront mieux disposés à rencontrer de futures fondatrices.

Toutefois, cette hypothèse suppose un conflit non spécifié entre les mâles et les femelles et exige que les mâles soit incapables de gagner ce conflit par développement d'une morphologie proche de celle des femelles.

Bien que l'hypothèse d'une différence entre mâles et femelles pour la tolérance à la consanguinité soit acceptée (Waser et al. 1986), il est difficile de concevoir les raisons du développement d'un phénotype différent en tant que résultat à ce conflit.

Par contre les variations morphologiques pouvant exister entre les mâles pourrait aider à prévenir les compétitions qui existent entre eux pour l'accessibilité aux femelles. Ces variations pourraient être une adaptation à la production synchrone de femelles en fin de saison dans les zones tempérées (Evans et West-Eberhard 1970). Ainsi il est possible de noter chez certaines espèces une variation dans la coloration des mâles qui peut induire une mauvaise identification de la part des concurrents à la reproduction, permettant ainsi l'évitement d'une confrontation qui prendra beaucoup de temps.

En ce qui concerne les futures fondatrices des espèces de zone tempérée, elles formeront des agrégats dans des cavités protégées (appelé aussi hibernacula). Ces formations peuvent se faire avant même la fécondation des femelles, et chez certaines espèces, il peut y avoir des agrégats mixtes. Le trait commun à toutes les espèces est que la formation de ces structures se fera avant l'arrivée de l'hiver (West-Eberhard 1969).

Ces agrégations seront généralement composées de compagnes de nids. D'ailleurs des expérimentations menées dans des arènes de choix (Allen et al. 1982, Shellman et Gamboa 1982) montrent qu'il y a effectivement sélection d'individus issus du même nid.

C'est durant cette période d'hibernation que les femelles subiront un développement ovarien, bien que ce dernier ne soit maximum qu'en début de printemps alors que commence la période de fondation (Turillazzi, 1980).

## B) Protocoles expérimentaux :

Nous abordons dans ce chapitre trois parties distinctes qui sont respectivement le développement des stades immatures chez le *Polistes* réunionnais, le cycle de développement des guêpiers ainsi que les déviations qui apparaissent lors de ce cycle. L'étude de ces différents points a nécessité l'application de méthodologies distinctes que nous présentons dans ce qui suit.

- *Etude des stades immatures*

### Zones d'études

L'ensemble des mesures obtenues provient de colonies se développant dans des cages en laboratoire à l'Université de la Réunion. Ces nids ont été collectés sur le campus même et dans ses alentours durant la phase de fondation. Ils ont été transplantés dans les cages avec leur fondatrice d'origine. Seules les colonies exhibant des signes d'activités ont été retenues pour cette étude. Nous entendons par signe d'activités les comportements de prédation et de constructions exprimés par la fondatrice et sa descendance lorsque cette dernière émerge de la structure.

### **Description du matériel utilisé**

Les cages utilisées ont une longueur de 50 cm pour une largeur et une hauteur de 40 cm (caractéristiques en annexe -3-). Le toit ainsi que les quatre parois de la cage sont amovibles permettant ainsi d'intervenir plus facilement sur les nids. Le nid est fixé sur une baguette traversant la cage dans toute sa longueur. Cette baguette possède la propriété d'être manœuvrable de l'extérieur de la cage, facilitant ainsi l'observation du nid sous ses diverses faces. Chacune des faces amovibles possède une ouverture mesurant 10 X 10 cm. Trois d'entre elles sont fermées par un fin grillage qui permet la circulation de l'air. La quatrième face, placée à l'arrière de la cage porte une ouverture de même dimension qui est fermée par une porte coulissante permettant d'ouvrir ou de fermer les cages sur le milieu extérieur. Dans le cadre de cette étude, cette porte sera toujours fermée et les nids se développeront uniquement en condition de captivité. La présence de parois en plexiglas transparent évite l'utilisation d'un éclairage artificiel ; les colonies se développent ainsi en suivant le cycle jour-nuit naturel.

La condition de captivité nous contraint à apporter nutriments et matériaux de constructions aux colonies. Chaque cage contient des pièces cartonnées où les guêpes peuvent prélever le matériel nécessaire à la construction des nids. Concernant l'alimentation, chaque cage contient un petit réservoir contenant de l'eau et une coupelle contenant du sucre en morceau ; l'apport de substances carnées se fait sous la forme de larves de lépidoptères (*Catopsilla* et *Spodoptera*) élevées en laboratoire. Une chenille est introduite dans les cages à chaque fois que la précédente a été entièrement consommée ce qui évite la sous-alimentation du couvain.

### **Collecte des données**

Un total de 10 colonies a ainsi pu être suivi durant une période de 4 mois. La détermination des différents stades larvaires se fait par mesure des capsules céphaliques en utilisant un pied à coulisse (ABS Digimatic Caliper). Cette manipulation permet de confirmer le nombre de stades larvaires différenciables par la simple observation de la taille et de la couleur des larves. La détermination de la durée des différents stades larvaires se fait par l'observation quotidienne des larves présentes au nid. Chaque nid est représenté schématiquement par le nombre et la disposition de ses alvéoles. Ainsi, chaque alvéole pouvant être individualisé, il devient possible de décrire quotidiennement les larves qui s'y développent et leur évolution. Nous donnons en annexe -2- la fiche servant de canevas à ce type de représentation ainsi qu'un exemple de description de nids.

### Variables mesurées

- Diamètre de la capsule céphalique larvaire
- Détermination quotidienne du stade larvaire présent à l'intérieur de chaque alvéole

- Etude du cycle de développement des guêpiers

### Zones d'études

Comme nous le précisons dans la partie bibliographique, le cycle de développement des guêpiers se déroule en suivant quatre phases distinctes : la phase de fondation, la phase ouvrière, la phase reproductive et la phase intermédiaire. Ces phases différenciables par les individus que porte la colonie demandent des traitements particuliers pour leur étude. Ainsi, phase de fondation et phase ouvrière pourront être étudiées par un suivi des colonies sur différents sites de l'île. Il devient par contre plus difficile d'appliquer le même type de méthodologie concernant les nids en phase reproductive car ils sont sujets, à cette période, à une intense prédation de la part de l'homme. De même, durant la phase intermédiaire, les guêpes se désolidarisent des nids pour se regrouper dans des hibernacula souvent inaccessibles au regard, ne nous permettant d'observer que ce qui se passe lorsqu'elles les quittent.

Ainsi, les guêpiers en phase de fondation et en phase ouvrière feront l'objet d'un suivi bihebdomadaire sur quatre sites distincts :

- Conservatoire de Mascarin (hauts de St-Leu -Ouest de l'île-) ; 19 colonies au total pour ces deux phases
- Université de la Réunion (Nord de l'île) ; 4 nids en phase de fondation, 27 nids en phase ouvrière sous forme d'élevage sous un toit d'amphithéâtre
- Hauts de Ste-Suzanne (Est de l'île) ; 6 nids en phase de fondation puis 5 en phase ouvrière
- St-François (Hauts de St-Denis -Nord de l'île-) ; 5 colonies en phase ouvrière

En plus de ces observations bihebdomadaires, nous entreprenons une fois par semaine des recherches de guêpiers sur différents sites de l'île que nous définissons en

fonction de leur altitude et de leur localisation (Est-Ouest). Ces recherches ont pour objectif de caractériser l'état des guêpiers aux diverses périodes où nous visitons les sites afin de déterminer les dates relatives aux différentes phases du cycle de développement. C'est d'ailleurs ce dernier type de méthode qui nous permettra de caractériser les nids en phase reproductrice. Il en sera de même pour la caractérisation de la phase intermédiaire si ce n'est qu'à la place des nids, nous recherchons les guêpes sur les différents sites.

### Collecte des données

La description des guêpiers que ce soit par l'une ou l'autre méthode décrite précédemment nécessite l'utilisation d'une fiche préétablie qui sera identique dans les deux cas. Cette fiche nous sert à décrire l'état du guêpier au moment où nous l'observons. Elle est similaire à la fiche présentée en annexe -1- qui nous sert à caractériser les nids, puisque nous nous intéressons au même type d'informations. La différence entre ces deux études (caractérisation des guêpiers et caractérisation du cycle de développement) concerne les variables qui seront retenues.

La caractérisation de la phase intermédiaire se fait par le biais de l'observation du comportement des individus qui se trouvent hors du nid. Chaque individu rencontré fera l'objet d'un suivi durant au moins 10 minutes avec enregistrement sur bande magnétique des comportements observés. La localisation des guêpiers, des rassemblements au moment des copulations ou des hibernacula se fait par filature des individus.

### Variables mesurées

- Période où apparaissent les premiers nids (phase de pré-émergence)
- Etat des guêpiers durant la phase de fondation (nombre d'alvéoles, état du couvain –œufs, stade larvaire, nombre d'opercule-, nombre de fondatrices au nid)
- Périodes d'apparition des premières ouvrières (début de phase ouvrière)
- Etat des guêpiers au moment où naissent les premières ouvrières (nombre d'alvéoles, état du couvain, nombre de fondatrices)
- Estimation de la population au nid aux diverses périodes de la phase ouvrière (peu, normal, nombreux) et description de l'état du couvain
- Période marquant la fin de la phase ouvrière (déterminé par la présence d'opercules de sexués et d'individus inactifs sur le nid)

- Etat des guêpiers durant la phase reproductive (estimation de la population d'individus sexués inactifs, état du couvain, estimation du nombre d'individus encore actifs)
- Périodes correspondantes à la fécondation des jeunes reines (déterminé suite à l'observation des actes de copulations entre mâles et femelles)
- Période d'apparition de nids abandonnés
- Périodes marquant l'état d'hibernation pour les femelles (recherche d'hibernacula et observation de l'activité des guêpes aux alentours de ces sites)
- Périodes marquant la fin de la phase intermédiaire (détecté par la rencontre de femelles qui ne possèdent pas encore de nid et qui sont à la recherche de nectar)

- *Etude des déviations apparaissant au cours du cycle de développement*

Cette étude correspond aux particularités qui pourront être observées lors de l'application du protocole précédent. Ces particularités concerneront deux points précis :

- Anachronisme relevé dans l'état d'une colonie en comparaison à l'état des colonies ailleurs. Entendons par là, nids fondés alors que la majorité de la population encore en phase intermédiaire ; Nid en phase de fondation alors que les colonies sont pour la majorité en phase ouvrière ; Nid en pleine activité alors que la majorité des colonies atteignent la fin de la phase reproductive ; Nid actif durant la phase intermédiaire.
- Particularités observées dans la structure des colonies, c'est à dire présence de plusieurs nids pour une même colonie.

### *Zones d'études*

Ce sont les mêmes que celles qui ont été visitées pour l'étude du cycle de développement.

### *Collecte des données*

Similaire à la méthode appliquée pour l'étude du cycle de développement. Dans le cadre des déviations dans la structure des colonies, il y a en plus observation du comportement des individus sur chacun des nids. Nous recherchons la présence d'individus passant d'un nid à l'autre afin de confirmer l'hypothèse d'un regroupement de nids au sein d'une même colonie.

### Variables mesurées

- Description de l'état des colonies aux diverses périodes (estimation de la population au nid, état du couvain, nombre d'alvéoles)
- Observation dans le cas des déviations structurales du flux des individus entre les différents nids d'une même colonie.

## C) Résultats :

### 1) Caractéristiques des stades larvaires :

Avant même de définir le cycle de développement des guêpiers, il est important de déterminer les diverses étapes du développement du couvain. En effet, ce dernier influencera non seulement le comportement bâtisseur des adultes mais sera aussi l'élément clé permettant de définir les différentes phases du cycle de développement des colonies. L'exemple le plus probant correspond à la transition entre la phase de fondation et la phase ouvrière, où l'émergence des premiers adultes constitue le point de départ de la phase ouvrière.

La connaissance de la durée des différents stades de développement larvaire permettra ainsi de déterminer la durée de la phase de pré-émergence (ou phase de fondation) et d'extrapoler sur le nombre possible de générations de femelles jusqu'à la phase de reproduction.

Nous avons pu mettre en évidence 5 stades larvaires avant operculation chez les *M. olivaceus* de Geer. Ces stades ont été déterminés à partir de la mesure des capsules céphaliques larvaires. Le résultat des mesures est rapporté dans le tableau 18. Toutefois il est possible de déterminer par simple observation le stade d'une larve. La larve est facilement différenciable par la couleur de sa capsule céphalique et par sa taille.

Nous avons pu par le suivi en laboratoire de 10 nids durant 4 mois, établir la durée des différents stades larvaires (tableau 18). Il faut en moyenne 34,16 jours pour obtenir un



adulte à partir du moment où l'œuf est pondu. La reine pondant ses premiers œufs deux à trois jours après avoir commencé la construction de son nid, la durée moyenne de la phase de fondation est de 36 jours. Nous verrons par la suite que cette dernière dure effectivement une quarantaine de jours lorsque aucun incident ne vient perturber le développement du nid.

**Tableau 18**

Caractéristiques des larves et durée de développement larvaire

	taille de la capsule céphalique en mm			durée de développement larvaire en jours		
	N	Moyenne	Erreur standard	N	moyenne	Erreur standard
oeuf **	7	0,87	$1,84 \cdot 10^{-2}$	387	3,73	$4,22 \cdot 10^{-2}$
larve stade 1	35	0,82	$0,92 \cdot 10^{-2}$	322	3,38	$6,75 \cdot 10^{-2}$
larve stade 2	46	1,18	$2,28 \cdot 10^{-2}$	266	2,97	$7,62 \cdot 10^{-2}$
larve stade 3	22	1,67	$2,31 \cdot 10^{-2}$	196	2,97	$10,28 \cdot 10^{-2}$
larve stade 4	20	2,19	$1,76 \cdot 10^{-2}$	150	2,43	$8,79 \cdot 10^{-2}$
larve stade 5	56	2,93	$2,15 \cdot 10^{-2}$	140	5,66	$12,73 \cdot 10^{-2}$
opercule				89	13,02	$9,45 \cdot 10^{-2}$

\*\* la taille mesurée pour l'œuf correspond à sa largeur

Concernant l'extrapolation du nombre de générations successives dans le nid, sachant qu'il se passe environ 6 mois entre le moment de la fondation du nid et l'apparition des premiers sexués, signe du déclin de la colonie, nous pouvons estimer qu'il y aura environ 5 générations de larves dont la dernière correspond à la génération de sexués. M. Fouillaud (1994) définit elle aussi une succession de 5 générations de larves chez les *Polistes* réunionnais, lors d'une étude de la chronologie du peuplement d'un nid.

La notion de génération devra toutefois être utilisée avec précaution, car si effectivement en phase de fondation, le nid connaît un arrêt de développement dans la construction de ces alvéoles, avec pour conséquence un arrêt des pontes, il en sera autrement après la sortie des premières ouvrières. Le phénomène de ponte d'abord cyclique lorsque la reine est seule devient ensuite continue, puisque les ouvrières, tout en surélevant les alvéoles contenant déjà des larves, construisent aussi de nouvelles cellules où la reine peut pondre. Ainsi, à un moment donné, plusieurs larves à différents stades sont voisines sur un même nid, et les adultes ne naissent pas par vague successive mais l'un après l'autre. Il est alors difficile dans ces conditions de parler d'une succession de générations sur un même nid.

En plus de ce phénomène de ponte en continu, l'observation des larves montre que 19,72 % d'entre elles n'arrivent pas à terme (soit 43 larves sur un total de 218 suivis depuis la

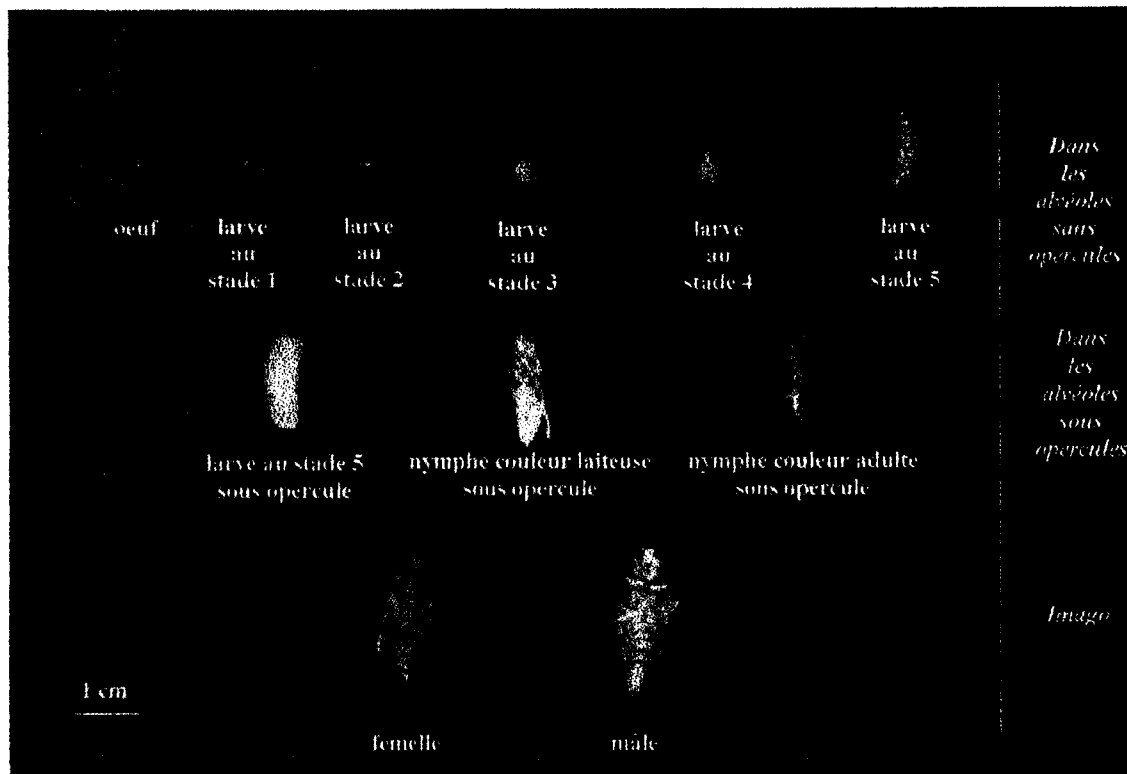
ponde jusqu'à la naissance sur 10 nids différents). Le tableau 19 donne le pourcentage d'échec pour les différents stades larvaires. Ainsi, il devient difficile de déterminer avec précision à quelle génération appartient une larve.

**Tableau 19**

Pourcentage d'échec pour les différents stades larvaires

	œuf	Larve stade 1	Larve stade 2	Larve stade 3	Larve stade 4	Larve stade 5	total
effectif	8	10	8	6	8	3	43
pourcentage d'échec	18,60%	23,25%	18,60%	13,95%	18,60%	6,97%	100%

Après avoir tissé, au moment de la nymphose, l'opercule qui ferme sa cellule, la larve passe par 3 états différents. Durant quelques jours, c'est une larve au stade 5 qui est observée sous la soie, puis il y a apparition des organes extérieurs retrouvés chez l'adulte (ébauche d'ailes, de pattes et d'antennes) sur une nymphe de couleur laiteuse qui va peu à peu se pigmenter et se rapprocher de la forme imago. La photographie 10 montre les différents stades larvaires depuis l'œuf jusqu'à l'imago.

**Photographie 10**De l'œuf à l'imago chez *Megapolistes olivaceus* de Geer**2) Cycle de développement des colonies :**

Il faut une année aux guêpes réunionnaises pour accomplir un cycle complet. Les nouvelles colonies sont généralement fondées entre le mois d'octobre et le mois de novembre par une seule reine, qui a été fécondée entre le mois de mai et le mois de juin précédent.

Nous allons dans ce chapitre présenter les diverses caractéristiques des quatre principales phases du cycle de développement des *M. olivaceus* de Geer.

- **La phase de fondation ou pré-émergence** (planche VIII) :

La réapparition des guêpiers à l'île de la Réunion coïncide avec le retour de la saison chaude et humide.

En fait, dès la mi-septembre, il est possible d'observer des vols de fondatrices qui passent de fleur en fleur, mais c'est aux environs de la mi-octobre que les premiers nids sont

visibles. Le comportement exprimé par les fondatrices entre le moment où elles quittent le groupe d'hibernation et le moment où elles fondent un nid, sera décrit plus largement dans la partie s'intéressant à la phase intermédiaire.

Nous allons dans cette partie étudier le choix du site de nidification, les comportements exprimés avant la fondation du nid proprement dit, et le développement de la colonie avant que n'apparaissent les premières ouvrières.

### **Choix du site de nidification**

Cette étude concerne une population de 95 nids décrits par les fiches servant à caractériser les guêpiers (document fourni en annexe -1-). Lorsque nous nous intéressons au type de support qui soutiendra la structure, cette population est ramenée à 91 guêpiers car nous n'avons pu caractériser le type de support utilisé pour 4 nids qui nous ont été rapportés par des chasseurs. Sur ces 91 guêpiers, il y en a 68 (soit 74,73%) qui ont été construits sur un végétal et 23 (soit 25,27%) qui ont été construits sur un support bâti par l'homme (toit, poutre, interstices de murs, etc...).

Lorsque nous nous intéressons à l'environnement immédiat de ces 95 nids, 32 (soit 34,41 %) proviennent d'un environnement que nous qualifierons de naturel contre 61 (soit 65,59 %) qui ont été construits dans un environnement humain. Nous considérerons les nids comme appartenant à un environnement naturel lorsqu'ils ont été collectés lors de recherches sur des sites non exploités par l'homme (friches, savane, forêt, etc...). A l'inverse, l'environnement sera qualifié d'humain lorsque les nids sont collectés sur des sites où l'homme est souvent présent (jardins, cours de bâtiments, vergers, etc...). Un test du khi-deux appliqué au type d'environnement où se trouvent les nids montrent qu'il y a significativement plus de guêpiers au niveau de l'environnement humain comparé à l'environnement naturel ( $p= 0,003$ ). Toutefois ce résultat reste discutable, car il nous a été beaucoup plus facile de récolter les colonies dans l'environnement humain, puisqu'une bonne partie de nos échantillons nous a été signalée.

Lorsque le support des nids est d'origine humaine, il s'agit en général d'un plafond. Toutefois, il est possible de trouver des nids à l'intérieur d'espaces clos où les guêpes n'accèdent que par des orifices. Ainsi, nous avons trouvé des nids à l'intérieur de pots de fleurs vides retournés, entre une fenêtre et son volet, dans les faux plafonds, à l'intérieur du tube central des bobines portant le câble pour les lignes téléphoniques et dans les interstices servant à l'évacuation de l'eau dans les murs.

Quand le support est d'origine végétale, le nid peut être construit aussi bien sur une feuille que sur une tige. Le tableau 20 présente les diverses espèces végétales où nous avons pu rencontrer des nids ainsi que la partie de la plante où ils se trouvaient attachés.

La multitude des espèces végétales servant de support aux guêpiers semble indiquer que les reines choisissent le support non pas en fonction de ses caractéristiques spécifiques, mais en fonction de ses caractéristiques physiques. Dans la majorité des cas, c'est une tige qui supportera le nid. Lorsqu'il s'agit d'une feuille, on remarque que les espèces végétales incriminées porte des tiges épaisses (exemple : cocotier, palmier, bananier, etc...), et les nids sont généralement attachés au niveau de la nervure centrale de la feuille.

Un des constats pouvant être fait suite à l'observation des nids à la fin du cycle de développement concerne la présence d'éléments inclus lors de la construction qui ont pu influencer sur la structure du nid. En effet, 24.2 % des guêpiers, dont 17.9 % comptant plus de 200 alvéoles, présentent une architecture dérivée de celle généralement rencontrée pour cette espèce. Cette dérive architecturale est principalement liée à la présence d'éléments extérieurs au nid, tel que des branches ou des feuilles que les ouvrières ont contournées ou directement inclus à l'intérieur de la structure cartonnaire (planche IX). De même, lors de nidification en espace clos, il arrive que le développement du nid soit restreint à la seule surface disponible. Il a pu être observé des nids ayant adopté une architecture totalement dictée par le site de nidification lui-même.

Un des exemples le plus communément rencontré concerne les nids construits entre les deux poutres d'un poteau, où le nid adopte une forme ovale voir rectangulaire avec une largeur restreinte à la distance séparant les deux poutres.

L'observation de ces déviations architecturales semble indiquer que durant la phase de nidification, la fondatrice ne prend pas en compte les éléments de son environnement immédiat pouvant perturber l'architecture future du guêpier.

**Tableau 20**

Espèces végétales hôtes des guêpiers

Nom vernaculaire	Nom de genres et d'espèces	Zone d'attache	Nombre de nids
Anthurium	<i>Anthurium andreanum</i> Linden	feuille	1
Avocat	<i>Persea americana</i> P. Miller	tige	1
Avocat marron	<i>Litsea glutinosa</i> Lour.	tige	4
Badamier	<i>Terminalia catappa</i> L.	tige et feuille	2
Bambou	<i>Dendrocalamus</i>	tige	2
Bois noir	<i>Albizia lebeck</i> (L.) Benth.	tige	4
Bougainvillier	<i>Bougainvillea glabra</i> Choisy	tige	4
Camphre	<i>Cinnamonum camphora</i> L.	tige	1
Cassis	<i>Leucaena leucocephala</i> Lam.	tige	5
Choca	<i>Furcraea foetida</i> (L.) Haw.	feuille	1
Cocotier	<i>Cocos nucifera</i> Linné	feuille	2
Corbeille d'or	<i>Lantana camara</i> Linné	tige	1
Croton	<i>Codiaeum variegatum</i> (L.) Blume	tige	1
Faux Poivrier	<i>Schinus terebenthifolius</i> Raddi	tige	6
Figue, Bananier	<i>Musa</i> sp.	feuille	3
Filaos	<i>Casuarina equisetifolia</i> Forst.	tige	2
Flamboyant	<i>Delonix regia</i> Bojer ex Hook.	tige	1
Fougère	<i>Dicranopteris linearis</i> Burm.	tige et feuille	2
Frangipanier	<i>Plumeria alba</i> Linné	tige et feuille	1
Fruit ou Arbre à pain	<i>Artocarpus altilis</i> Parkinson	feuille	1
Fruit délicieux	<i>Monstera deliciosa</i> Liebm.	feuille	1
Graminée	<i>Eleusine indica</i> L.	tige	1
Grenadier	<i>Punica granatum</i>	tige	1
Jacquier	<i>Artocarpus heterophyllus</i> Lam.	tige	1
Jamblon	<i>Syzygium cunini</i> L.	tige	2
Latanier de Chine	<i>Livistona chinensis</i> Jacq.	feuille	1
Letchi	<i>Litchi chinensis</i> sonnerat	tige	1
Manioc marron	<i>Scaevola sericea</i> Vahl.	feuille	1
Manguier	<i>Mangifera indica</i> L.	tige	8
Palmier royal	<i>Roystonea oleracea</i> Jacq.	feuilles	2
Palmiste bouteille	<i>Hyophorbe lagenicaulis</i> Bailey	feuille	1
Pinpin ou Vacoa	<i>Pandanus utilis</i> Bory	feuille	1
Poinsettia	<i>Euphorbia pulcherrima</i> Willd.	tige	1
Prosopi	<i>Prosopis juliflora</i> Schwartz	tige	4
Raisin marron	<i>Rubus alceifolius</i> Poir	tige	1
Raisin de mer	<i>Coccoloba uvifera</i> Linné	tige	1
Raquette	<i>Opuntia vulgaris</i> Miller	tronc	1
Rhus	<i>Rhus longipes</i> Engl.	tige	3
Tamarin de l'inde	<i>Pithecellobium dulce</i> Roxb.	tige	2
Tecoma	<i>Tabebuia rosea</i> Bertol.	tige	1
Veloutier	<i>Tournefortia argentea</i> L.	feuille	1
Ylang-Ylang	<i>Cananga odorata</i> Lam.	tige	2

Un autre élément permettant de renforcer cette hypothèse correspond à l'abandon des colonies lors de l'extension des guêpiers en phase ouvrière.

En effet, nous verrons par la suite que l'échec du nid durant la phase de fondation est assez fréquent, alors que si les ouvrières sont déjà présentes, même lorsque la fondatrice disparaît, il est toujours possible d'observer ce qu'il est communément appelé des nids orphelins. Ainsi, le nid devenant beaucoup plus attractif avec la présence du couvain (ce fait sera développé en détail dans la dernière partie du mémoire), il est rare que ce dernier soit abandonné. Pourtant, nous avons pu observer à deux reprises des nids, portant respectivement 5 et 8 ouvrières ainsi que leur fondatrice, qui ont périclité en pleine phase de développement. Ces nids avaient la particularité d'avoir été construit dans les interstices d'un mur, et tant que le seul lien avec le support était resté le pédicelle, la colonie avait continué à se développer. C'est après que certaines alvéoles eurent touché les parois de cette cavité que le nid a été abandonné. Suite à cet abandon, nous avons pu remarquer que la colonie avait en fait été l'objet d'attaques de la part des fourmis que les guêpes n'avaient pu contenir hors du nid.

Il paraît alors évident que la fondatrice d'un nid, lors de la sélection de son site de nidification, ne prend pas en compte les éléments de l'environnement qui pourront par la suite inhiber le développement de sa colonie. Cette remarque s'applique d'ailleurs à d'autres espèces. Ainsi, chez les *Vespinae*, R. Edwards (1980) fait une remarque concernant le choix de sites de nidification qui sont inadaptés au développement futur des colonies. Chez ces espèces, ce mauvais choix a aussi pour conséquence l'abandon des structures après plusieurs semaines de développement.

### **Comportements révélateurs de la fondation future d'une structure**

L'observation du comportement des fondatrices lors de la sélection du site de nidification montre deux phases. La première semble correspondre à une phase d'observation du site où la guêpe reste immobile sur la zone où sera déposé par la suite le carton, et la seconde correspond au démarrage du programme de construction proprement dit. Ce comportement de sélection est facilement différenciable du comportement d'un individu se tenant immobile sur un support. En effet, alors que dans le dernier cas, la guêpe n'exprime que deux types de comportement : immobilité totale ou toilettage, lors de la sélection d'un site, il apparaît deux comportements supplémentaires.

Premièrement, bien qu'immobile au niveau du futur site de nidification, la moindre perturbation de l'environnement, tel qu'une feuille en mouvement, un coup de vent ou le

passage d'une personne à proximité, déclenche un comportement d'alerte. Un tel comportement n'est jamais exprimé par une guêpe simplement immobile en milieu naturel où ce type de perturbation entraîne une réaction de fuite. En revanche, on le verra facilement apparaître au niveau du nid, lorsqu'on s'approche trop de ce dernier. La nuance entre la position d'alerte sur le futur site de nidification et sur le nid est que dans le premier cas, la guêpe finit par s'envoler puis par revenir au même endroit, alors que dans le second cas, le comportement suivant correspond généralement au comportement de défense du couvain avec attaque de l'élément non familier de l'environnement.

Le second comportement qui apparaît lors de la sélection du site de nidification correspond au léchage du futur support par la fondatrice. Ce comportement n'existe hors du nid que chez les récolteuses qui prélèvent des substances collées aux feuilles, et la différence est qu'on n'observera pas de phase d'immobilité de la part de ces récolteuses.

C'est l'expression de ces divers comportements que nous plaçons dans la phase d'observation. Sur 27 guêpes ayant exprimé cette série comportementale, 22 ont mis en place un pédicelle ; 17 ont commencé la construction le jour même et 5 l'ont commencé le lendemain.

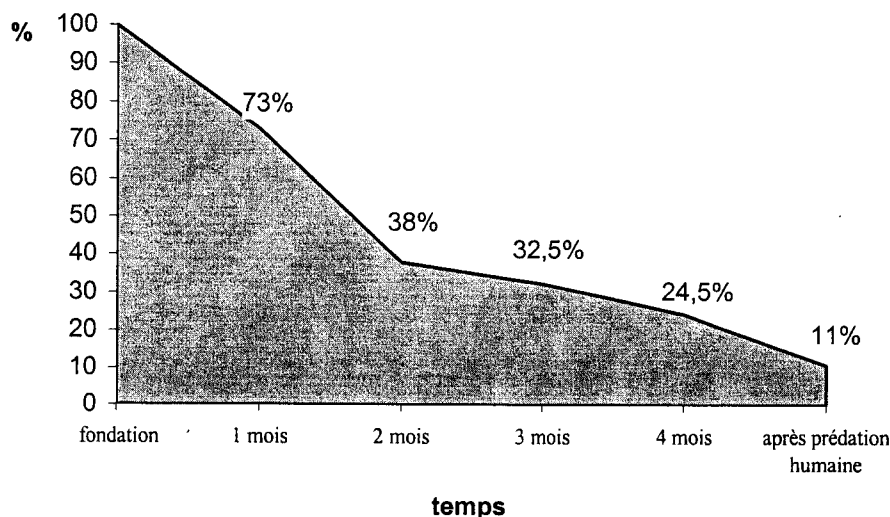
### **Développement et caractéristiques des nids durant la phase de fondation**

Le site de nidification peut être abandonné avant ou après la mise en place de structures cartonnées. Il est possible d'observer des sites ne portant que des dépôts pédicellaires. Nous avons durant une période de 3 mois suivi la mise en place de 37 guêpiers ainsi que leur évolution durant la phase de fondation. Cette étude montre que 10 nids (27 %) disparaissent ou sont abandonnés moins d'un mois après leur fondation. 13 d'entre eux (35 %) subissent le même sort avant leur second mois d'existence. Le pourcentage d'échec tombe ensuite à 5 et 8 % respectivement pour les périodes comprises entre deux et trois mois et au-delà des trois mois suivant la fondation des nids. La figure 15 présente le pourcentage des nids restant au cours du temps ainsi que les conséquences de la prédation humaine sur les guêpiers. Dans le cadre de nos observations, la prédation humaine a concerné 5 nids au-delà de 3 mois, soit 13 % de la population de départ.



**Figure 15**

Evolution au cours du temps du pourcentage de nids restant.



Le dénombrement des alvéoles des nids échouant à ces différentes périodes montre qu'au cours du premier mois, les colonies portent entre 4 et 8 cellules au maximum. Ils en portent une dizaine entre 1 et 2 mois et environ 17 entre 2 et 3 mois.

Des relevés effectués sur des nids atteignant la phase ouvrière montre que le nombre d'alvéoles est en moyenne de :

13.5 alvéoles (pour une erreur standard de 0,87 alvéoles).

La durée de la phase de fondation n'a pu être définie précisément. Pour le seul nid où nous avons assisté à la mise en place du pédicelle, il a fallu attendre 48 jours pour voir apparaître la première ouvrière. Le temps moyen du développement pré imaginaire étant de 34 jours, nous estimons donc la durée de la phase de fondation à une quarantaine de jours.

Cette évaluation de la durée de la phase de fondation nous permet de comparer statistiquement le nombre d'alvéoles entre nids échouant et nids atteignant la phase ouvrière. Nous pouvons en effet estimer que les nids âgés entre 1 et 2 mois correspondent aux nids transitant entre la phase de fondation et la phase ouvrière. La comparaison statistique, par le biais d'un test de U de Mann et Whitney, du nombre d'alvéoles des nids échouant à cette période (10,25 alvéoles  $\pm$  1,83) au nombre d'alvéoles des nids atteignant la phase ouvrière (13,5 alvéoles  $\pm$  0,87) ne laisse pas apparaître de différence significative ( $p=0,259$ ).

Nous avons aussi comparé la taille des nids échouant durant la période comprise entre 2 et 3 mois après la fondation de la structure aux nids atteignant normalement la phase ouvrière. Nous montrons que ces nids qui comptent en moyenne 10 alvéoles (pour une erreur standard de la moyenne égale à 2) ne sont statistiquement pas différents en taille ( $p=0,122$ ) des nids qui atteignent la phase ouvrière. Nous avons pu aussi observer sur ces nids connaissant l'échec à cette période que le couvain présent à l'intérieur des alvéoles y était à un stade précoce et que, pour la majorité de ces guêpiers, la colonie ne portait pour seul membre que la fondatrice.

Ces observations nous permettent de proposer quelques hypothèses concernant les causes possibles d'échecs des colonies en phase de fondation.

Lorsque le nid s'est développé normalement, du moins lorsqu'il ne présente pas de retard flagrant dans l'évolution de ses larves par rapport à la date de fondation, tout porte à croire que la fondatrice ou la colonie a été victime d'un accident. Ce fait a pu être vérifié dans certains cas. Nous avons ainsi pu constater la disparition de nids à la suite de fortes pluies, de la prédation par les fourmis ou encore de la collecte par l'homme pour la consommation des larves.

Par contre, il existe certaines colonies où les larves ne dépassent jamais le second stade. Dans ce cas, l'abandon du nid se fait après environ deux mois de développement. Aucune hypothèse ne peut être avancée quant au mauvais développement de ces nids, toutefois, nous remarquons que des structures portant environ 4 à 8 alvéoles après plus d'un mois avec des larves ne dépassant pas le second stade sont systématiquement abandonnées.

### **Une autre forme de fondation : l'association de fondatrices**

Alors que Yoshikawa (1962a) classe les *Polistes hebraeus* (synonyme de *Megapolistes olivaceus*) parmi les espèces monogynes, nous avons observé à l'île de la Réunion que 16% des nids (13 sur 81) comptaient plus d'un individu avant la phase ouvrière.

Ces colonies que nous pourrions définir comme étant pléometrotique se différencient des colonies à une seule fondatrice par leur taille. Le nombre de fondatrices varie de 2 à 5. Sur les 13 nids pléometrotiques rencontrés, deux portaient 5 reines, un 4 reines, et les autres 2 ou 3 reines.

Lorsque la taille des colonies pléometrotiques est comparée statistiquement par le biais du test non paramétrique U de Mann et Whitney à la taille des colonies haplometrotiques au moment de l'émergence des premières ouvrières (période de transition entre phase de

fondation et phase ouvrière), nous montrons que les colonies à plusieurs fondatrices sont statistiquement plus grandes ( $p=0.02$ ) que les colonies à une seule fondatrice, avec respectivement :

20.25 alvéoles pour les colonies pléometrotiques contre 13.5 alvéoles pour les colonies haplometrotiques
--

Toutefois, cet avantage acquis en nombre de reines et en nombre d'alvéoles ne semble pas influencer le nombre des premières ouvrières à la post-émergence. En effet, quel que soit le mode de fondation, on comptera en fin de phase de pré-émergence 4 à 5 opercules par nid. L'explication de cette constance dans le nombre d'opercules à la fin de la phase de fondation ne peut se faire qu'au regard de la mise en place du phénomène de pléometrosis lui-même.

En fait, tous les nids ne portent qu'une seule fondatrice au départ. La fondation, si ce n'est dans le cas d'un nid détruit alors qu'il portait déjà des ouvrières, est l'œuvre d'un seul individu. Dans la majorité des cas, la fondatrice est seule à élever le couvain et à construire le guêpier jusqu'à la naissance des ouvrières.

L'arrivée d'autres fondatrices sur le guêpier se produit 1 à 2 semaines après la fondation du nid lorsque celui-ci porte déjà un certain nombre d'alvéoles (au minimum 4) ainsi que des larves et des œufs. Le fait d'observer un nombre similaire d'opercules en fin de phase de fondation ainsi qu'un délai d'émergence des ouvrières similaires à celui observé pour les colonies haplometrotiques, signifie que les premières larves ne sont pas détruites par la ou les nouvelles arrivantes. Par contre, les conséquences de cette force de travail supplémentaire durant la phase de fondation deviennent visibles pour la seconde génération d'ouvrières, qui sera plus importante que celle apparaissant sur un nid haplometrotique.

L'observation du comportement des fondatrices au moment de l'association (faite sur une seule colonie en milieu naturel) ne laisse pas apparaître de relations agonistiques. Alors que la fondatrice avait été observée seule sur son nid le jour précédent, nous avons assisté à l'arrivée d'une seconde reine, qui s'est posée sur le mur à environ 30 cm du nid. Quand elle est passée en volant à proximité de ce dernier, la fondatrice d'origine a réagi en se dirigeant dans sa direction antennes et ailes écartées. Après avoir fait plusieurs fois le tour de son nid alors que la seconde fondatrice était immobile sur le mur, elle s'est immobilisée au nid.

La fondatrice d'origine a fini par quitter son nid pour le ravitailler, et c'est durant son absence que la seconde guêpe s'est posée sur le nid. À l'arrivée de la fondatrice d'origine, la seconde guêpe s'est dirigée vers elle, antenne et ailes écartées (comportement que l'on

retrouve chez les ouvrières lors de l'arrivée d'une récolteuse). Le contact entre les deux individus s'est fait par le biais des antennes, puis la fondatrice d'origine a fait plusieurs fois le tour du couvain en inspectant les alvéoles. Le lendemain, les deux guêpes étaient toujours sur le nid, et nous avons pu assister à des échanges trophallactiques.

Une inspection du couvain a montré que le nid qui portait alors 11 alvéoles, comptait 3 larves de stade 2, 1 larve de stade 1 et 7 œufs. Il n'y a pas eu destruction des larves. Par contre, il nous est impossible de dire si les œufs ont pour origine la première ou la seconde fondatrice. De même, nous ne saurons dire si ces œufs étaient déjà en place avant l'arrivée de la seconde guêpe ou s'ils ont remplacé des larves.

Nous savons qu'en 7 jours, la première fondatrice avait mis en place 5 alvéoles dont 4 contenaient des œufs. L'arrivée de la seconde fondatrice a eu lieu 6 jours plus tard, alors que le nid comptait déjà 11 alvéoles. Il faut environ 4 jours à un œuf pour éclore, et la fondatrice d'origine avait construit 6 alvéoles durant les 6 jours où elle était encore seule. L'origine de ces œufs reste donc indéterminée.

Comme nous l'avons rappelé précédemment, il est rare de rencontrer plusieurs pondeuses sur un même nid chez les polistes. La fondatrice régule généralement la ponte des cofondatrices par le phénomène d'oophagie différentielle. Chez les *Megapolistes olivaceus* de Geer, cette question reste en suspens. En effet, lorsque nous avons étudié les caractéristiques des colonies de cette espèce à l'île de la Réunion (cf. chapitre I de cette partie), nous avons pu constater que 11,46 % des nids, classés comme étant pléometrotiques, avaient une taille moyenne environ 5 fois supérieure à celle des colonies haplometrotiques.

Nous avons pu constater que l'arrivée des cofondatrices avait un effet positif sur la taille du nid à la fin de la phase de fondation, permettant ainsi d'augmenter le nombre d'ouvrières de seconde génération. Toutefois, cette augmentation en taille peut difficilement expliquer l'apparition d'un facteur 5 dans la taille des colonies.

Une remarque peut néanmoins être faite concernant le pourcentage de nids pléometrotiques observés lors de la phase de fondation et le pourcentage obtenu en mesurant la taille des nids. En effet, lors de la mesure des nids en fin de cycle, nous n'obtenons que 11,46 % de nids à plusieurs reines sur l'ensemble de l'échantillon mesuré, contre 16 % en phase de fondation. Deux hypothèses peuvent être formulées : soit la moitié des nids pléometrotiques disparaissent après la phase de fondation, soit leur taille est similaire à celle des nids haplometrotiques en fin de cycle.

Une des remarques qui peut être faite est que la formation des colonies pléometrotiques a lieu au cours de la phase de fondation, et nous avons pu observer de telles

associations au mois de janvier alors que de nombreux nids étaient déjà en phase de post-émergence. Il est alors possible que ce type d'association tardive ne permette pas un développement en taille supérieur pour ces guêpiers avant la fin du cycle de développement. Même si dans ce cas les fondatrices sont plusieurs à pondre sur le nid et que la force de travail au départ est supérieure à celle observée sur une colonie haplometrotique, le fait de commencer plus tard les colonies semble limiter l'apparition de nids de taille supérieure. Ce fait est facilement compréhensible si on admet que même si la fondation est retardée, la phase de reproduction aura toujours lieu à une période déterminée de l'année. Ces colonies commençant plus tard auront donc un nombre de générations d'ouvrières moins important.

Pour les 13 nids pléometrotiques que nous avons observé durant la phase de fondation, nous en avons rencontré 6 qui existaient dès le début de la période de fondation et 7 qui ont été générés dans les 3 mois qui ont suivi le début de cette période.

Nous avons ainsi observé la formation de 2 nids pléometrotiques 1 mois après les premières fondations, de 2 autres dans les deux mois qui suivent et des 3 derniers au cours du troisième mois.

La répartition sur la fin de la phase de fondation et le débordement sur la phase ouvrière des associations de fondatrices pourrait effectivement expliquer la différence observée entre le pourcentage de nids pléometrotiques mesurés en fin de cycle de développement et celui observé en phase de fondation.

Le parallèle entre le fort pourcentage d'échec et l'établissement tardif des associations de fondatrices pourrait mettre en évidence un biais reproductif intéressant pour les individus ayant échoué en fondant seuls. En effet, si chez cette espèce il existe effectivement plusieurs pondeuses sur un même nid, comme le laisse à penser la taille 5 fois supérieure des nids pléometrotiques, la fondatrice ayant échoué dans le développement de sa propre colonie a alors intérêt à joindre d'autres fondatrices pour pouvoir espérer obtenir une descendance. Cette stratégie reproductive est alors comparable aux stratégies d'usurpation de colonies rencontrées chez d'autres espèces de Polistes, où seule une reine pond sur le nid, mais où le fait de prendre le nid d'une autre fondatrice en fin de phase de fondation lui permet d'obtenir une force de travail supplémentaire suite à la naissance des premières ouvrières.

De même, au regard des autres colonies de Polistes exhibant des sociétés pléometrotiques, une des hypothèses avancées au gain obtenu par les cofondatrices est que si la fondatrice principale disparaît, la cofondatrice dominante devient alors l'unique pondeuse sur le nid. Toutefois, aucun auteur à notre connaissance ne rapporte un développement en

taille 5 fois supérieure des colonies polygynes comparées aux colonies monogynes chez les Polistes (planche X).

Selon Gadagkar et col. (1982a), un taux d'échec important des colonies durant les phases précoces du cycle développement pourrait favoriser les systèmes de fondations polygynes. Selon ces auteurs plus le nid augmentera en taille et moins une seule femelle pourra monopoliser la pontes, donnant ainsi aux autres fondatrices l'opportunité de se reproduire. Nous arrivons ainsi à deux hypothèses possibles concernant la reproduction des cofondatrices :

- Soit il y a plusieurs pondeuses sur le nid dès le début de l'association
- Soit le gain de taille obtenu dès la phase de fondation dans les colonies pléometrotiques entraîne la perte du monopole des pontes pour la reine dominante, fournissant ainsi des opportunités de pontes aux cofondatrices.

Ainsi, nous mettons en évidence chez *M. olivaceus* de Geer deux stratégies pour la fondation des colonies. La première qui est aussi la plus communément rencontrée correspond à la fondation haplometrotique permanente. La seconde, qui concerne environ 16 % de la population totale, correspond à la fondation pléometrotique secondaire faisant suite à une haplometrosis temporaire. Pour ce type de colonies, l'importante taille des structures suggère la présence de plusieurs pondeuses sur un même nid. Aussi, nous pouvons dire qu'il ne s'agit pas seulement de pléometrosis secondaire mais plutôt de polygynie secondaire. Remarquons tout de même qu'il existe peut être une autre forme de pléometrosis chez cette espèce. En effet, en début de la phase de fondation, nous avons observé que les nids fondés à proximité des hibernacula faisaient l'objet de visites fréquentes de la part des nouvelles reines. Par la suite, ces nids ne comptent plus qu'une seule reine. Il est probable que dans ce cas, nous assistions au phénomène de pléometrosis temporaire décrit par Rau (1940) et Yoshikawa (1957).

- **La phase ouvrière ou post-émergence** (planche XI) :

C'est à la fin du mois de novembre et au mois de décembre que les premières ouvrières apparaissent sur les nids.

Qu'elles soient polygynes ou monogyne, les colonies voient leur population s'additionner de 4 à 6 nouveaux individus en l'espace d'une dizaine de jours. Ces individus constituent ce qui est généralement appelé les ouvrières de première génération. Ce sont les seules femelles à présenter une différence morphologique remarquable par rapport aux autres individus de la colonie. Elles sont de plus petites tailles ( $17.42 \pm 0.34$  mm) comparées à la fondatrice ou aux femelles (ouvrières et futures gynes) qui naîtront par la suite ( $20.61 \pm 0.25$  mm).

Plusieurs études ont examiné les changements dans les caractéristiques physiques des adultes de *Polistes* au cours du cycle de développement des guêpiers. Un des traits communs mis en évidence chez les *Polistes* est la petite taille des premières ouvrières (West-Eberhard 1969, Bohm 1972a, Haggard and Gamboa 1980, Turillazzi 1980, Klahn 1981, Turillazzi and conte 1981, Miyano 1983, Strassmann and Orgren 1983). Par ailleurs, le temps de développement larvaire de ces ouvrières est plus court (Klahn 1981, Miyano 1983, Strassmann and Orgren 1983).

L'émergence ultérieure d'individus ayant une taille supérieure semble être le résultat d'un temps de développement larvaire plus long et d'une augmentation de la quantité de nourriture reçue par les larves en relation avec l'augmentation du ratio adultes/larves (West-Eberhard 1969, Haggard and Gamboa 1980). Une des hypothèses développée quant à l'apparition de ce phénomène serait que la durée plus courte du développement des premières ouvrières serait le reflet d'une sélection naturelle favorisant l'augmentation du nombre d'individus au nid à un moment où ce dernier est le plus vulnérable.

Le fait de retrouver un nombre similaire d'ouvrières pour les colonies monogynes et les colonies polygynes peut s'expliquer par le fait qu'à la fondation du nid, il y a toujours 1 seule reine. La différence apparaît par la suite avec, dans le cas des colonies polygynes, l'arrivée de cofondatrices. Les conséquences de cette addition d'individus en phase de fondation apparaîtront pour la seconde génération d'ouvrières. Cette dernière est pondue en fin de phase de fondation et c'est un peu plus d'un mois après l'émergence des premières ouvrières qu'elle viendra augmenter l'effectif de la colonie. Les différences relevées dans la taille des nids entre fondation monogyne et fondation polygyne laisse présager pour cette seconde génération d'ouvrières une dizaine d'individus supplémentaires dans le cas des colonies polygynes. Le suivi de la taille des nids montre qu'à l'émergence de la seconde génération d'ouvrière, les nids monogynes voient leur nombre d'alvéoles multiplié par 6. Dans le cas des nids polygynes, le nombre d'alvéoles a déjà doublé 8 jours après la sortie des premières ouvrières, et arrivé en fin de saison, au regard de la moyenne des tailles des nids,

ces derniers seront entre 30 et 50 fois plus grand qu'à la fin de la phase de fondation. Les nids monogynes ne verront eux leur taille s'accroître que de 13 à 25 fois.

C'est durant la phase ouvrière que le nid connaîtra sa plus forte phase d'accroissement alvéolaire, et ce jusqu'à l'apparition des premiers sexués qui marquent le début de la phase de reproduction et le déclin des activités au nid. C'est aussi à la fin de la phase ouvrière que le nid atteint sa taille maximale.

Il est alors possible de calculer la quantité d'ouvrières qu'une colonie peut produire en se basant sur le nombre de méconium présent à l'intérieur de ce dernier et sur le nombre d'opercules retrouvés. Les opercules, comme nous l'avons déjà vu, permettront de différencier les productions d'ouvrières de celles de sexués, et le nombre de méconium donnera le nombre total des individus produit par la colonie. Sur ces bases, nous avons disséqué entièrement 13 guêpiers dans le but de comptabiliser le nombre de méconiums qu'ils portaient. A partir du dénombrement de ces méconiums, nous avons pu obtenir les résultats qui sont résumés dans le tableau 21

**Tableau 21**

Evaluation quantitative des méconiums en fonction du nombre d'alvéoles dans les nids

	Nombre d'alvéoles	Nombre de méconiums	Pourcentage de méconiums par rapport au nombre d'alvéoles
Nid 1	476	144	30,25 %
Nid 2	359	499	139,00 %
Nid 3	346	53	15,32 %
Nid 4	291	359	123,37 %
Nid 5	419	361	86,16 %
Nid 6	458	134	29,26 %
Nid 7	264	114	43,18 %
Nid 8	265	122	46,04 %
Nid 9	224	170	75,89 %
Nid 10	73	23	31,51 %
Nid 11	168	148	88,10 %
Nid 12	63	66	104,76 %
Nid 13	108	150	138,89 %
Moyenne	270.31	180.23	73.21 %
Erreur standard de la moyenne	38.78	38.69	12.16 %
Minimum	63	23	15.32 %
Maximum	476	499	139 %



Nous pouvons donc estimer que la production d'une colonie sera en moyenne de 73 adultes pour 100 alvéoles construites. Ce rendement peut toutefois fluctuer et il arrive qu'un nid ait porté plus d'adultes que d'alvéoles (jusqu'à 39% d'adultes en plus). Ce fait est rendu possible par le phénomène de développement en tandem des larves à l'intérieur des alvéoles. A l'opposé, certains nids ne produiront que 15 % d'adultes.

Pour étudier la répartition des différents types d'individus sortant des nids, nous nous sommes intéressés au dénombrement des différents types d'opercules présents sur 63 nids ayant atteint la fin du cycle de développement. Le résultat de cette étude se trouve résumé dans le tableau 22 qui suit. Dans le but de simplifier la présentation des résultats, nous nous contentons de donner les moyennes ainsi que leurs erreurs standards obtenues lors de cette analyse.

**Tableau 22**

Evaluation quantitative des différents types d'individus sortant des nids

	Nombre d'alvéoles	Nombre d'opercules au total	Nombre d'opercule de type sexués	Nombre d'opercule de type mâle
moyenne	276,07	121,92	69,31	21,24
E.S.	22,35	16,96	9,62	2,87

E.S. désigne l'erreur standard à 95 % de la moyenne

Avant d'interpréter ce résultat, il nous faut préciser certains éléments nécessaires à la compréhension de notre raisonnement. Dans le premier chapitre de cette partie, nous avons mis en évidence l'apparition de différence dans la structure des opercules tissés par les larves durant leur développement. Partant de ces différences, nous avons comptabilisé les différents types d'opercules rencontrés de la façon suivante :

- Le nombre total d'opercules pouvant être rencontré sur un nid
- Le nombre d'opercules pouvant être rattaché aux larves sexuées (mâles et femelles)
- Le nombre d'opercules tissés par des larves mâles

Sur ces bases, nous pouvons dire qu'en fin de saison, un nid comptera 44 % d'alvéoles operculées. En comparant ce résultat à celui obtenu dans le cas du dénombrement des méconiums (73 % des alvéoles d'un nid ont porté une larve), nous constatons un déficit de 29 % d'individus lors du dénombrement des opercules. Cette différence peut être expliquée de deux manières différentes. Soit les opercules laissés par les premières générations d'ouvrières ont disparu lors du développement du nid, soit la réutilisation des alvéoles par plusieurs générations successives de larves a favorisé cette disparition.

Dans les deux cas toutefois, nous pouvons dire que les opercules restants sont aussi les plus récents. Sachant que les sexués sont les derniers à éclore et que lors de notre exploration des nids il n'est pas rare de distinguer un certain nombre d'opercule pouvant être associé au développement de larves ayant générés des ouvrières, nous pouvons alors estimer que les opercules comptabilisés comme étant des opercules de sexués correspondent à la totalité des sexués qui sont nés sur le nid. Suite à ce raisonnement, nous pouvons donc dire qu'un nid produira en moyenne 25 % de sexués avec parmi ces derniers 7 % de mâles.

En résumé, un nid qui porte 100 alvéoles donnera en moyenne naissance à 73 guêpes avec une répartition de 48 ouvrières et de 25 sexués (dont 7 mâles).

C'est au mois d'avril qu'apparaîtront les premiers opercules de sexués qui marquent aussi la fin du développement de la colonie. Nous avons pu voir que les dates relatives à la phase de fondation et à la phase ouvrière peuvent s'étaler sur deux voire trois mois selon les colonies. Concernant la phase de reproduction, il semble qu'il y ait une meilleure synchronisation en terme d'apparition du phénomène entre les diverses colonies.

- **La phase de reproduction :**

C'est au début du mois d'avril, pour Pâques, qu'apparaissent les opercules de sexués et que les colonies de *M. olivaceus* de Geer font l'objet du maximum de prédation de la part des consommateurs réunionnais. Entre la mi-avril et le début du mois de mai, les nids se remplissent peu à peu d'individus inactifs : les sexués (mâles et femelles). Les femelles qui naissent à ces périodes forment la population des futures reines qui après fécondation et diapause fonderont les nids à la saison nouvelle.

Une des remarques que nous pouvons faire concernant cette phase est qu'elle est synchrone pour l'ensemble des colonies. Ce fait est d'autant plus remarquable que nous avons pu observer que la phase de fondation et la phase ouvrière ne respectaient pas de dates précises.

Suzuki (1981c, 1982) ainsi que Turillazzi et Conte (1981) montrent que la période de production d'œufs à l'origine des futures reines et des mâles, est influencée par la température et la photopériode. Ce fait pourrait expliquer la synchronisation de l'apparition des sexués sur les différents nids.

Au vu des diverses caractéristiques des phases du cycle de développement, il devient alors possible d'expliquer la différence observée entre le pourcentage de colonies polygynes relevé au moment de la phase de fondation (16 %) et celui relevé à la fin du cycle de développement (11,46%).

Nous avons en effet remarqué que les associations de fondatrices avaient la particularité d'apparaître préférentiellement en fin de phase de fondation voire même de déborder sur la phase ouvrière. Ces fondations polygynes tardives ont probablement été comptabilisées comme étant des fondations monogynes à la fin du cycle de développement. Ainsi le retard pris à la fondation semble avoir eu pour conséquence le développement de nids ne se démarquant pas par leurs tailles. Sachant que la détermination des nids polygynes se fait par la mesure de la taille des nids à la fin du cycle de développement et que les nids cessent de se développer au moment où ils entrent en phase de reproduction (synchronisée pour l'ensemble des colonies), nous pouvons alors admettre que le retard pris n'a jamais été rattrapé.

Quel que soit le type de fondation, les colonies produites par les reines fécondées produisent en moyenne 30 % de mâles et 70 % de futures reines. Cette proportion permet d'obtenir pour les *M. olivaceus* de Geer un sexe ratio de 2,33:1 en faveur des femelles.

Selon Suzuki (1986), l'investissement sexuel en faveur des femelles chez les guêpes révèle une succession temporelle dans la production d'œufs à destinée femelle et d'œufs à destinée mâle. Lorsque le sexe ratio est différent de 1 femelle pour 1 mâle, il y a alors intervention des phénomènes de protandrie (les mâles apparaissent sur le nid avant les femelles) ou de protogynie (les femelles apparaissent sur le nid avant les mâles). Le tableau 23 montre la valeur des sexes ratio pour diverses espèces de Polistes en fonction de l'ordre d'apparition de leurs sexués.

**Tableau 23**

Investissement en sexe ratio et période de production de gynés et de mâles dans diverses espèces de *Polistes* (d'après H. K. Reeve dans «The Social Biology of Wasps», 1991)

Espèces	Sexe ratio (femelle : mâle)	Référence bibliographique
<b>Production simultanée</b>		
<i>P. fuscatus</i>	0.99:1	Noonan 1978
<i>P. jadvigae</i>	0.96:1	Suzuki 1986
<i>P. metricus</i>	0.99:1	Metcalf 1980
<b>Protandrie</b>		
<i>P. japonicus</i>	4.61:1	Suzuki 1986
<i>P. mandarinus</i>	1.89:1	Suzuki 1986
<i>P. riparius (=biglumis)</i>	4.55:1	Yamane 1980, cite par Suzuki 1986
<i>P. snelleni</i>	5.62:1	Suzuki 1986
<b>Protogynie</b>		
<i>P. chinensis</i>	1.57:1	Suzuki 1986
<i>P. exclamans</i>	1.94:1	Strassmann 1984

Le sexe ratio obtenu pour notre espèce révèle effectivement une succession dans le temps de la production des sexués. En effet, outre l'observation directe des colonies en milieu naturel, l'agencement des opercules au niveau des nids permet aussi de révéler ce phénomène.

Lorsque la phase reproductive évolue dans le temps, il est alors possible d'observer une concentration des opercules relatifs aux nymphes mâles au centre du nid, alors que ce dernier porte déjà des femelles identiques en taille aux ouvrières, mais totalement inactives, et souvent positionnées la tête la première dans les alvéoles, ne laissant dépasser que l'abdomen et les pattes arrières. Lors des ramassages de nids en fin de saison, il est alors possible de déterminer l'ordre d'apparition des adultes, sachant que les alvéoles du centre seront pourvues en dernier lieu. En effet, la colonie cessant son développement en taille à la fin de la phase ouvrière, et les alvéoles du centre se libérant peu à peu de leurs occupants, les nouvelles pontes (et aussi les dernières) se feront alors du centre vers la périphérie. Le fait d'observer

une proportion d'opercules mâles plus importante au centre confirme alors l'observation faite en milieu naturel quant au phénomène de protogynie.

En 1976, Trivers et Hare se sont intéressés au conflit pouvant opposer les reines aux ouvrières, concernant l'investissement relatif en mâles et en gynes. Cette étude a stimulé les recherches concernant l'investissement des colonies dans les ratios sexuels pour diverses espèces de *Polistes* (Noonan 1978, Metcalf 1980, Strassmann 1984, Strassmann et Hughes 1986, Suzuki 1986, Starr 1984, Cowan 1991, Matthews 1991)

En se basant sur le modèle de Bulmer élaboré en 1981 et 1983, Suzuki (1986) propose diverses interprétations aux différents sexes ratio observés chez les *Polistes*.

Pour les espèces dont la production de mâles et de gynes se fait simultanément, tout porte à croire que les reines contrôlent le sexe ratio du couvain afin de produire leur optimum, c'est à dire autant de mâles que de gynes, dans le cas où les ouvrières ne produiraient pas de mâles et qu'il n'existerait pas de compétitions locales pour la reproduction (Noonan, 1978).

L'association de la protandrie à un sexe ratio en faveur des femelles semble s'expliquer par le fait que la ponte antérieure des œufs mâles sur les œufs produisant des gynes par la reine, permet d'augmenter pour les ouvrières leur investissement par rapport au sexe ratio (Bulmer, 1981). Ces dernières étant génétiquement plus proche des femelles que des mâles auront alors tendance à biaiser leur investissement en sexe ratio global en faveur des femelles. Les autres hypothèses à la protandrie générée par la reine sont que cette dernière pourrait en produisant des mâles en premier, décourager la production de mâles par les ouvrières (Bulmer, 1981), ou encore qu'elle donnerait ainsi un avantage reproductif à sa descendance lorsque la reproduction apparaît peu de temps après l'émergence des gynes (Bulmer, 1983).

Concernant la protogynie, Suzuki (1986) suggère qu'elle pourrait résulter chez les *Polistes chinensis* à une réponse évolutive, correspondant à une ponte en excès d'œufs à destinés femelles, en réponse à la production tardive de mâles par un grand nombre d'ouvrières qui échappent en fin de saison au contrôle de la reine. Il estime que pour ces colonies, l'investissement en sexe ratio en faveur des femelles permet de compenser l'investissement en sexe ratio en faveur des mâles rencontré pour les colonies orphelines. L'étude de la protogynie chez les *P. exclamans* par Strassmann (1984) lui a permis de suggérer qu'une production en faveur des femelles semble refléter une forme de sélection face à un environnement variable. Lorsque la saison chaude est plus longue que ce qui est attendu, les premières gynes peuvent servir aussi bien en tant que futures fondatrices potentielles, qu'en tant qu'ouvrières qui élèveront les reproducteurs à venir. Par contre, si la saison chaude

est plus courte que prévue, les premières gynes pourront entrer directement en phase d'hibernation en tant que futures fondatrices.

Le fait de rencontrer chez cette espèce des nids satellites fondés par des ouvrières à la fin de la période de post-émergence ainsi que des colonies produisant 100 % de mâles (probablement orphelins) semble indiquer qu'un certain nombre d'ouvrières échappent au contrôle de la fondatrice. De même, si on admet que plusieurs fondatrices peuvent se mettre à pondre sur une même colonie dans le cadre des formations polygynes, il est alors possible que comme chez les *Polistes chinensis antennalis*, les ouvrières puissent pondre sur le nid (Miyano, 1980) alors que la fondatrice est encore présente. Toutefois, ces pontes d'ouvrières ne semblent possibles qu'en fin de cycle de développement, puisque les seules traces de mâles présents au début du cycle de développement (phase ouvrière) ne sont relevées que sur les nids orphelins. La Protogynie chez cette espèce pourrait donc effectivement refléter, comme le suggère Suzuki, une réponse adaptative à la possibilité de production massive de mâles par les ouvrières en fin de saison.

Durant la phase de reproduction, les ouvrières continuent à alimenter le couvain et à s'occuper de la maintenance du nid. Néanmoins, l'apparition des sexués sur le nid va perturber ce travail. En effet, lorsqu'une récolteuse arrive au nid, elle est immédiatement interceptée par les sexués qui quémangent alors les ressources alimentaires ramenées au nid.

Ainsi, une bonne partie des aliments récoltés par les ouvrières sert à nourrir les sexués. Toutefois, certaines femelles redistribueront la nourriture au couvain après en avoir prélevé une bonne partie pour leur consommation personnelle. Les mâles eux ne redistribueront jamais cette nourriture, et si d'autres individus ne viennent pas quémander auprès d'eux ce qui reste, la nourriture récupérée auprès des récolteuses sera tout bonnement jetée hors du nid.

Les mâles ne restent pas longtemps sur le nid, car une semaine environ après leur naissance, ils font l'objet d'agression de la part des femelles, aussi bien ouvrières que gynes, et sont rejetés hors du nid.

Peu à peu, l'activité au nid diminue, et il ne reste que quelques rares larves. Le nid est alors peuplé de femelles, pour la plupart cachées dans les alvéoles, ne laissant dépasser que leur abdomen. C'est à ce moment que commence la phase intermédiaire.

- **La phase intermédiaire :**

Cette phase s'étend du départ des guêpes du nid d'origine jusqu'au moment où les nouvelles reines fondent leurs propres colonies. Elle peut être divisée en trois parties :

- Fécondation des futures fondatrices
- Hibernation des reines
- Reprise d'activité pour les femelles

Dès le mois d'avril les températures commencent à chuter et à leur émergence, les futures fondatrices restent groupés sur les nids où elles sont alimentées par les ouvrières restantes. À la mort de ces dernières, les femelles quittent peu à peu le nid et se regroupent sur des supports en attendant de se retrouver dans des sites d'hibernation. Ces regroupements, qui constituent les groupes de pré-hibernation, sont généralement formés de femelles n'ayant pas encore été fécondées. Lorsque le temps est clément, elles se mettent à récolter du nectar sur les fleurs et c'est à ce moment qu'il est possible d'assister aux premiers accouplements. Ces derniers apparaissent à partir de la fin mai et durant les jours ensoleillés de juin.

À la fin du mois de mai, mis à part les nids orphelins qui ne portent que des mâles, les guêpiers ne portent plus que des femelles inactives non fécondées. Les mâles sont eux visibles seuls ou par groupes de trois à quatre individus sur divers supports : branche, mur, poteau etc... L'activité des individus, qu'ils soient mâles ou femelles, ne pourra alors s'observer qu'aux heures les plus chaudes des journées ensoleillés (entre 10h et 15h). Cette caractéristique est commune à plusieurs espèces de *Polistes* et a été décrite par divers auteurs comme étant un fait établi (Beani and col. 1992 ; Beani L. and Turillazzi S. 1989, 1988 ; Reed H.C. and Landolt P.J. 1991, 1990).

### **La fécondation des futures fondatrices**

Chez les *M. olivaceus* de Geer, nous avons pu assister à deux types de stratégies reproductives :

- les mâles poursuivent les femelles sur leurs zones de récoltes de nectar
- les mâles et les femelles se regroupent sur des zones en hauteur

Dans le genre *Polistes*, les mâles ont été souvent décrits comme ayant un comportement territorial lors de la recherche de femelles pour la reproduction. Toutefois chez certaines espèces, ils ne semblent pas particulièrement défendre un territoire ; c'est le cas pour les *Polistes gallicus* (Beani et Turillazzi 1989) et pour notre espèce. Excepté sur le nid où il existe une compétition sévère pour l'accès aux nutriments ramenés par les ouvrières, les mâles de l'espèce réunionnaise n'expriment pas de comportements agonistiques lors des périodes de copulation.

L'expression de la première stratégie reproductive, consistant à la recherche de femelles sur les zones de récoltes, ne laisse apparaître que de très rares interactions entre mâles. Nos observations montrent que lors de l'approche de la femelle, le mâle est seul. Cette stratégie reproductive est principalement observée au début de la phase intermédiaire.

Durant le mois de juin, il est de plus en plus rare de rencontrer des individus recherchant de la nourriture, par contre, lorsque la température et l'ensoleillement sont favorables, il est alors possible d'assister à des regroupements de sexués sur des zones en hauteur (prés du toit des maisons, au niveau des poteaux téléphoniques ou électriques), toujours bien exposées à l'ensoleillement. Lors de ces regroupements, nous avons pu mettre en évidence deux types de zones. Le premier type est en relation avec les futurs sites d'hibernation, c'est à dire que les femelles sont souvent déjà présentes à l'intérieur de ces sites, et lors d'une montée de la température, elles en sortent, s'y regroupent à proximité et il est alors possible d'assister à de nombreuses scènes de copulation entre mâles et femelles. Tout porte à croire qu'un certain nombre de mâles, entre deux périodes de copulation, séjournent avec les femelles dans les sites d'hibernation. Ces derniers sont ainsi immédiatement présents pour la reproduction lorsque la température le permet. L'exploration des sites d'hibernation en fin de phase intermédiaire permet de découvrir de nombreux cadavres de mâles, montrant ainsi qu'ils y étaient effectivement présents mais qu'ils n'ont pas survécu à cette période. En fait, ils n'y seront présents qu'au début de la période d'hibernation.

Le second type de zone semble indépendant des sites d'hibernations et ne se forme que durant quelques jours. Ainsi, alors que la température et l'ensoleillement permettent l'expression des comportements reproductifs à proximité des sites d'hibernation, ces zones de regroupement sont désertées.

Ce type de regroupement semble dépendant de la présence de substances chimiques attractives émises par l'un des deux sexués (mâle ou femelle) voir même par les deux à la fois. Cette hypothèse est confortée par deux observations particulières :



Les observations effectuées durant 3 ans sur le campus universitaire de St Clotilde montrent que les groupes se forment toujours au même endroit. Toutefois, il est possible que le choix des guêpes pour ces sites se fasse en fonction de leurs localisations particulières et non suite à la présence d'une substance attractive spécifique.

La seconde observation est par contre plus intéressante car elle ne peut être expliquée que par l'émission de substances attractives par l'un ou l'autre des sexués. En effet, un regroupement de plusieurs centaines de sexués a été observé sur le bord d'une route autour d'un poteau électrique. Des mâles observés à une centaine de mètre de ce poteau, qui n'était alors pas visible, semblaient tous attirés par ce dernier. Alors qu'en général, lorsque les mâles recherchent des femelles, il est possible de les voir voler d'un support à un autre, dans ce cas bien précis, les mâles adoptaient le même type de vol que celui des femelles rentrant au nid en possession d'aliments, c'est à dire un vol rapide en ligne droite. C'est d'ailleurs en suivant un des mâles qu'il nous a été possible de découvrir le site d'agrégation des sexués. Sur 17 mâles observés avant la découverte de ce site, tous exprimaient le même type de comportement et prenaient la même direction. Dans ce cas précis, sachant que le site n'était pas visible, la seule hypothèse est qu'il y a intervention d'une substance attractive sexuelle permettant le regroupement des individus. En revanche l'hypothèse d'une localisation particulière du site est difficilement concevable sachant que dans la même zone, il existait d'autres poteaux électriques tout aussi exposés à l'ensoleillement qui ne portaient pas de sexués (sauf pour celui situé le plus près du groupement, où quelques individus étaient visibles, mais ces derniers ont fini par le quitter pour se diriger vers le plus grand groupement). En 1990 et 1991, Reed et Landolt ont mis en évidence chez diverses espèces de *Polistes* la production de phéromones sexuelles aussi bien par les mâles que par les femelles servant probablement à augmenter la probabilité de rencontres entre sexués. Ils ont aussi observé l'influence de certaines structures d'origine humaine en tant que site de concentration pour les guêpes, indépendamment du fait que les femelles puissent par la suite y trouver un site d'hibernation.

Ainsi, comme nous venons de le voir, il existe chez les guêpes réunionnaises deux types de regroupement de sexués dont la différence principale correspond à l'existence ou non du site d'hibernation. Lorsque le site d'hibernation est présent, les guêpes exprimeront plusieurs fois les comportements reproductifs alors que pour le dernier type de groupement décrit, ces comportements ne s'exprimeront qu'une seule fois. Alors que les individus autour du site d'hibernation étaient en pleine activité, aucun nouveau groupement n'a été observé au niveau du poteau électrique où plusieurs centaines de guêpes avaient été aperçues quelques jours auparavant. Il existerait donc des groupements ponctuels principalement influencés par

l'émission de substances attractives et des groupements périodiques proche des zones de concentration d'hibernantes qui eux seraient principalement influencés par les conditions climatiques.

### L'hibernation des futures fondatrices

La formation des groupes d'hibernation par les femelles se fait graduellement. Au début de la phase intermédiaire, alors que les ouvrières ont disparu, les futures fondatrices quittent peu à peu le nid parental et il est possible de les retrouver à quelques mètres du nid, groupées sous une feuille. Peu à peu, ces groupes se dispersent. Durant quelques temps, en début de la phase intermédiaire (fin mai), les femelles volent de fleurs en fleurs afin probablement de renforcer leurs réserves pour la période d'hibernation. Par la suite, ces femelles, fécondées ou non, se réfugient dans des caches pour passer la saison fraîche. La première particularité de ces caches est qu'elles ont pu déjà servir précédemment de site d'hibernation. Dans ce cas aussi, nous suspectons l'intervention de traces chimiques résiduelles qui attireraient les femelles. D'ailleurs, en pleine phase de développement des guêpiers, nous avons pu apercevoir des ouvrières visitant ces sites d'hibernations, pouvant même y stationner un jour ou deux avant de disparaître.

L'hypothèse de traces chimiques est renforcée par le fait que les guêpes n'arrivent pas sous forme d'essaims sur ces sites d'hibernation, mais les unes après les autres. Par la suite, il est possible que le groupement d'un certain nombre de femelles soit suffisant pour attirer les mâles par l'émission de substances chimiques, qui eux même attireront d'autres femelles lors des périodes de copulation. Ensuite, plus le groupe est important, plus il y a amplification du signal attractif.

Cette idée d'amplification du signal est renforcée par l'observation de groupes d'hibernation composés de plusieurs milliers de femelles. Le plus grand groupe observé mesurait 11 mètres de long sur 50 cm à 1 m de large, avec par endroit un entassement de femelles dépassant 15 cm d'épaisseur. Dans de tels groupes (une dizaine ont été observée à différents endroits de l'île, et selon les propriétaires des lieux où se situent les sites, les hibernantes sont aussi nombreuses chaque année), les individus sont tellement nombreux qu'ils ne peuvent être originaires d'une seule colonie. Nous assistons donc durant la période d'hibernation chez les guêpes réunionnaises à la formation de groupe dont les individus ont des origines différentes. De plus, le fait de retrouver un grand nombre de cadavre de mâles en

fin d'hibernation renforce l'idée d'un regroupement par amplification d'un signal ayant une origine chimique.

Au début de la phase intermédiaire, comme nous l'avons décrit précédemment, il y aura durant les journées les plus chaudes l'expression de comportements reproductifs à proximité de ces sites. Peu à peu, le nombre de guêpes observé hors du site diminuera jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de sortie. Ces sorties se feront de la mi-juin jusqu'au début du mois de juillet. Une étude de Kojima et Suzuki (1986) montre que chez certaines espèces de *Polistes*, la fécondation des futures fondatrices s'effectue alors qu'elles sont déjà dans les sites d'hibernation.

Pour l'espèce réunionnaise, la fécondation des reines semble donc se faire après qu'elles aient quitté le nid. Ce fait pourrait expliquer la sélection du phénomène de protogynie par cette espèce. En effet, selon Strassmann et Hughes (1986), le fait de produire des mâles après les femelles pourrait être une réponse à la faible espérance de vie des mâles avant les périodes d'accouplement. S'ils sont produits plus tard, la période où ils sont vulnérable se raccourcit.

Les femelles restent à l'abri dans ces sites d'hibernation durant les mois de juillet et d'août. Toutefois, comme précédemment, lorsque le temps est clément, il est possible de noter des signes d'activités chez certains individus qui sont souvent observés sur les points d'eau. À ces périodes, elles ont un vol lourd, et se posent souvent avant de repartir vers le groupe d'hibernation. Au début du mois de septembre alors que les températures se radoucissent, il est possible d'observer de plus en plus de guêpes hors des sites d'hibernation. À ce moment, elles commencent la collecte de nectar et pour certaines la recherche de proies sur les végétaux.

Comme nous l'avons déjà fait remarquer, certains groupes d'hibernation portent un nombre d'individus très important. Cette population est largement supérieure dans certains cas à la production d'une seule colonie. En effet, si le nombre d'opercules visibles en fin de cycle de développement correspond au nombre d'individus présents sur le nid à la fin de la phase de reproduction, une moyenne calculée sur 48 nids nous permet d'estimer à environ 130 le nombre d'individus issus du nid, mâles et femelles confondus. Dans le cas du groupe d'hibernation mesurant 11 mètres de long, ce n'est pas une centaine mais quelques milliers d'individus qui étaient présents.

Afin de vérifier si les guêpes pouvaient former des groupes d'hibernations indifféremment de leurs colonies d'origine, nous avons capturé des guêpes issues de groupes

d'hibernation différents. Après leur marquage, en fonction de leur origine, elles ont toutes été placées dans une serre mesurant 8 mètres sur 4.

Au départ on constate la formation de plusieurs petits groupes d'individus d'origine diverse (il y en avait autant formé d'individus ayant la même origine que d'individus ayant une origine différente). Après 3 à 4 jours, les individus se sont tous regroupés dans un des coins de la serre. À aucun moment, nous n'avons observé des comportements agonistiques entre guêpes issues de groupes différents.

Ce test renforce l'hypothèse que certains groupes d'hibernation sont constitués par le regroupement de plusieurs colonies et montre que la formation des groupes d'hibernantes chez la guêpe réunionnaise est indépendante des liens familiaux pouvant exister entre les individus.

Il arrive que les futures fondatrices passent l'hiver sur le nid parental, et qu'elles ne se dispersent qu'au moment de la phase de fondation. Dans ce cas, nous pouvons supposer que les futures fondatrices sont des sœurs. Lorsque la température se radoucit, il est alors possible, comme pour les reines hibernant dans des sites particuliers, d'observer des femelles qui quittent le nid pour se ravitailler en eau. Lors de leur retour au nid, on peut noter des échanges trophallactiques avec les autres femelles. Il semble donc que les interactions sociales ne cessent pas durant la période d'hibernation.

Les premières fondatrices quittent le groupe d'hibernation au mois de septembre, cependant ce dernier peut continuer à exister jusqu'au mois de novembre.

À leur sortie du groupe d'hibernation, les femelles se nourrissent de nectar durant quelques temps, et mènent une vie solitaire. Par la suite, elles fonderont leur propre colonie, et le cycle recommencera.

- **Les dates relatives aux différentes phases :**

La figure 16 résume le calendrier des différentes phases du cycle de développement des guêpiers à l'île de la Réunion.

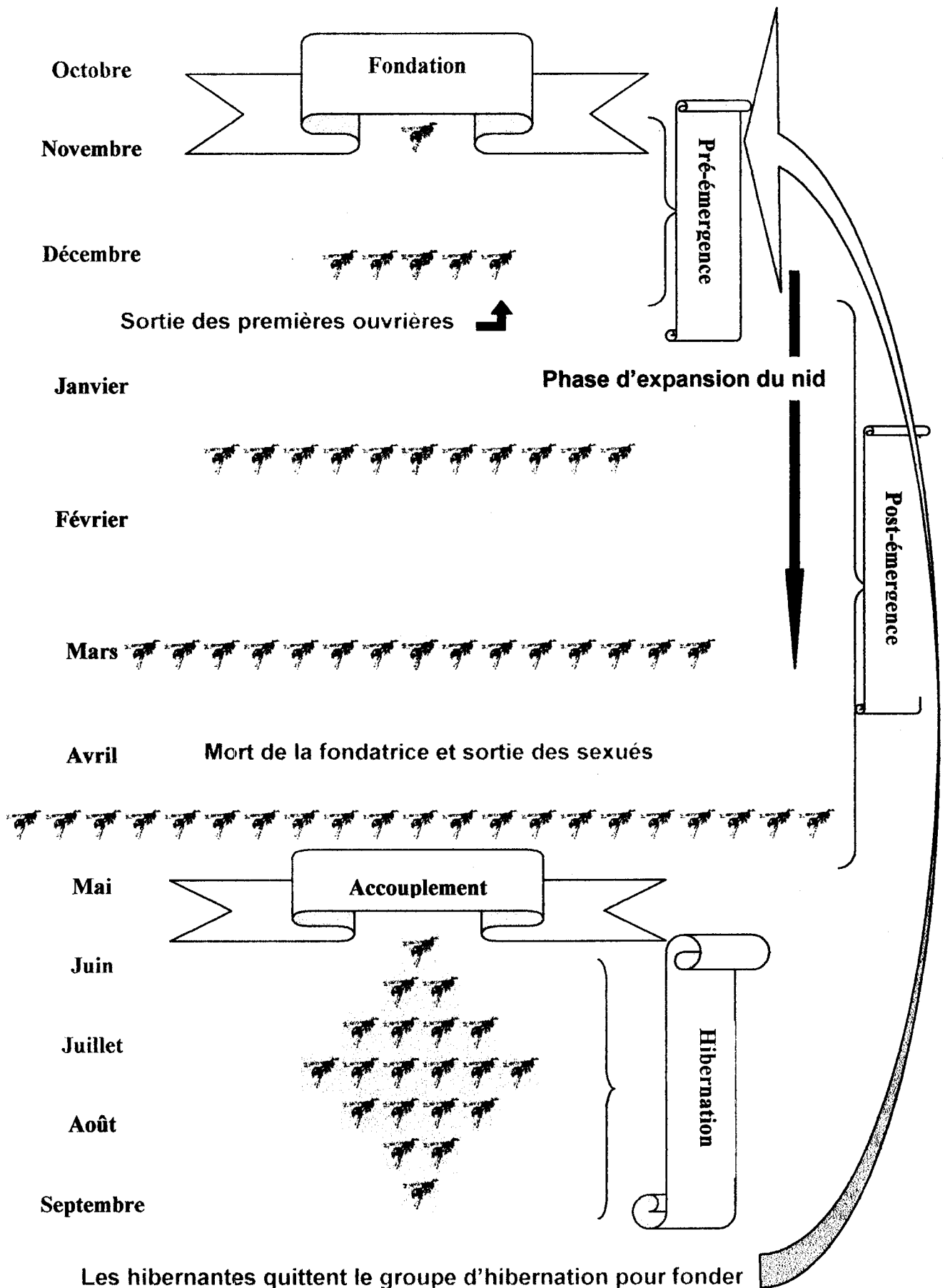
Comme nous l'avons vu, certaines phases durent plusieurs mois et empiètent sur d'autres phases selon les colonies. C'est le cas de la phase de fondation qui peut commencer au mois de septembre pour certaines colonies et au mois de décembre pour d'autres. De même, la phase intermédiaire peut se poursuivre jusqu'au mois de novembre pour certains

individus. Par contre, en ce qui concerne la période de production des sexués, elle reste la même pour l'ensemble des colonies.

Nous tenons tout de même à faire remarquer que ce calendrier ne fait qu'indiquer les dates possibles des différents événements auxquels nous avons pu assister. Par exemple, la date donnée pour la mort de la fondatrice correspond à la période où nous avons pu observer le plus de nids présentant un déséquilibre important dans leur organisation sociale. Il est évident que la fondatrice pourra encore être présente sur certaines colonies après la sortie des premiers sexués, tout comme elle aura pu disparaître durant la phase ouvrière (voir même avant dans certains cas).

**Figure 16**

Cycle de développement annuel des *Megapolistes olivaceus* de Geer à l'île de la Réunion



Les hibernantes quittent le groupe d'hibernation pour fonder

- *Les particularités observées durant le cycle de développement :*

En marge du cycle de développement décrit précédemment, *M. olivaceus* de Geer développe à l'Île de la Réunion des colonies où s'expriment une certaine plasticité reproductive de la part des individus.

Ces développements particuliers peuvent être classés en deux catégories. La première correspond à une forme de déviation dans la structure interne des colonies qui ne sont plus constituées d'un, mais de plusieurs nids. Dans cette catégorie se rencontrent les phénomènes de nid satellite et de polydomie. La seconde catégorie correspond à une déviation temporelle du cycle de développement, avec des colonies pouvant exister durant deux années consécutives ou encore la possibilité d'obtenir, par manipulation, des colonies en phase d'expansion alors que la majorité des guêpes hibernent déjà.

*déviations dans la structure des colonies* (planche XII) :

Avant de donner les caractéristiques relevées en milieu naturel à la Réunion, nous allons par le biais d'une bibliographie succincte définir les phénomènes de polydomie et de nids satellites chez les Vespidae.

- *Définition et description des phénomènes de morcellements coloniaux chez les Vespidae*

Selon Strassmann (1981a, 1981b) les nids satellites sont des colonies fondées par des femelles ayant quitté le nid parental avant la fin de la saison. Bien que ces structures soient construites à proximité de la colonie mère, elles ne restent pas longtemps des auxiliaires de cette dernière et deviennent rapidement indépendantes.

La polydomie concerne les espèces de *Polistes* et de *Ropalidia* qui présentent une forme de fondation indépendante avec pour caractéristique la construction d'une série de nids séparés. Toutefois la définition du terme de polydomie diffère de celle appliquée chez les termites ou les fourmis (Starr, 1991) car bien que les différents nids soient indépendants physiquement, ils ne le sont pas réellement dans leur répartition spatiale. En fait, ces nids sont groupés de façon fermée et montrent souvent des distances régulières aux proches voisins. La

plus importante différence par rapport au phénomène de polydomie rencontré chez d'autres espèces que les guêpes, concerne le fait qu'il n'existe aucune indication permettant d'affirmer que ce type d'agencement spatial des nids est socialement plus indépendant que celui rencontré chez les Vespinae. En fait, aucune partie du groupe de nids polydomes n'est suffisamment éloigné pour donner aux membres de la colonie l'occasion de devenir des étrangers l'un envers l'autre.

Alors que dans le cas des nids satellites, les colonies nouvellement formées durant le cycle de développement tendent à devenir rapidement indépendantes de la colonie d'origine, les nids formant un groupe polydome ne seront jamais réellement indépendants l'un de l'autre, car il existera toujours des passages d'individus entre les différents nids. L'autre différence réside dans le mode de fondation. En effet, le nid satellite est créé par une femelle ayant quitté le nid qui l'a vu naître. Par contre, les nids d'un groupe polydome sont mis en place lors de la phase de fondation par des femelles qui pourront partager des liens de parentés, mais qui sont nées à la saison précédente.

En 1989, Page et al. soulignent le lien existant entre nids satellites et colonies polydomes, en soutenant que ces deux phénomènes sont étroitement associés. Dans les deux cas, il semble que la fondatrice dominante voit se réduire son aptitude à maintenir sa dominance reproductive. Il apparaît alors pour certains individus de la colonie ce que l'on peut définir comme étant des comportements reproductifs alternatifs.

Toujours selon Page et al., les nids satellites semblent fonctionner comme des nids additionnés à une colonie polydome. Toutefois les individus cesseront de passer d'un nid à l'autre une fois l'émergence de la première couvée.

Des travaux de Strassmann (1981b) menés chez les *Polistes exclamans* indiquent que les individus ne passent pas d'un nid à l'autre si le nid satellite s'est créé sans l'intervention de la fondatrice dominante. Chez cette espèce, c'est en effet la fondatrice du premier nid qui généralement initiera le nid satellite et qui s'occupera des deux nids durant environ 1 mois. Elle restera ensuite définitivement sur le nid satellite et laissera son ancien nid à une de ces filles qui y deviendra la principale pondreuse. Cette dernière pourra avoir été fécondée. Page et al. n'ont quant à eux jamais observé de fondatrices sur les nids satellites fondés par les *Polistes fuscatus variatus*.

Diverses hypothèses ont été émises quant à l'émergence de ces structures. Ainsi, selon les travaux de Strassmann (1981b), la mise en place de structures polydomes et de nids satellites correspondrait à une stratégie visant à augmenter la survie de colonies face à une forte pression des prédateurs et des parasites. Toutefois, Page et al. (1989) ne mettent pas en



évidence une prédation excessive des populations de *Polistes fuscatus variatus* au Wisconsin, et considèrent que le taux de survie de ces colonies est élevé sur le site étudié. Pourtant, cette espèce exhibe aussi bien des colonies polydomes que des nids satellites. Ces auteurs montrent qu'en fait la polydomie chez les *P. fuscatus*, correspond à une forme de polygynie fonctionnelle. Divers travaux ont montré que pour les colonies polygynes monodomes, il pouvait y avoir jusqu'à 50 % des œufs qui étaient pondus par les cofondatrices subordonnées (Noonan, 1981). Le fait de mettre en place une structure polydome pour une colonie permet à ces cofondatrices d'augmenter leur «inclusif fitness», car la fondatrice dominante ne peut être sur tous les nids à la fois, et ces femelles subordonnées ont alors la possibilité de pondre et d'élever plus d'œufs qui sont génétiquement proches d'eux. Dans le même ordre d'idée, ils ont étudié les liens existant entre les colonies polydomes et les nids satellites. Ils montrent ainsi que, chez *P. fuscatus*, 26 % des nids satellites sont fondés par des femelles originaires de colonies polydomes. L'hypothèse qu'ils proposent quant à la fondation de ces structures satellites est qu'elles sont générées par des femelles qui voient leurs «inclusifs fitness» diminuer à l'intérieur des structures polygynes et plus particulièrement à l'intérieur des colonies polydomes. Le fait de mettre en évidence un lien entre colonies polygynes ou polydomes et production de structures satellites semble révéler une stratégie reproductive permettant à ces femelles, en quittant leur nid d'origine pour fonder leur propre colonie, d'augmenter le degré de relation génétique qu'elles partagent avec le couvain qu'elles élèveront.

La comparaison des études effectuées sur *Polistes exclamans* (Strassmann, 1981b) et *Polistes fuscatus variatus* (Page et al, 1989) montre que l'apparition de structures similaires (polydomie et nids satellites) ont pour origines des causes différentes pouvant même être considérées comme opposées. En effet, l'émergence de ces structures chez la première espèce semble être une stratégie adaptative afin d'augmenter la survie des colonies dans un environnement hostile. Pour la seconde espèce, il s'agit plutôt d'une réponse adaptative liée à la présence d'une multitude de pondeuses potentielles dans une même colonie. Nous assistons alors à la mise en place de nouvelles stratégies reproductives appliquées par des femelles qui augmentent ainsi leur «inclusif fitness».

- *Ce qui est observé chez M. olivaceus de Geer*

Nous avons pu observer à la Réunion l'existence des deux types de phénomènes. Dans les deux cas, les nids secondaires sont construits à faible distance (entre 2m50 et quelques cm) du nid principal. Il est cependant possible de différencier polydomie et nids satellites par leurs diverses caractéristiques. Ces points de discrimination sont les suivant :

- La taille des différents nids dans les regroupements. Si les nids sont de tailles à peu près équivalentes (signe que les divers nids ont été fondés à une même période), il s'agit alors d'une colonie polydome. Si par contre, il existe des nids de petites tailles aux alentours d'un nid plus important (pouvant être considéré comme une colonie mère), il s'agit alors de nids satellites.

- Le sexe des imagos sortis du nid. Nous rappelons qu'il est possible par l'intermédiaire des opercules de connaître le sexe de la larve qui s'est développée dans une alvéole. Sur ces bases, nous avons pu observer qu'un nid satellite donnait naissance à une descendance exclusivement mâle. Ce fait, qui diffère de ce qui a été décrit dans la littérature pour d'autres espèces, s'explique facilement pour l'espèce réunionnaise. En effet, la formation de structures satellites est l'œuvre d'ouvrières non fécondées. Ainsi, lorsqu'en fin de saison, nous rencontrons un groupe de nids dont un seul contient un mélange d'opercules mâles et d'opercules femelles, il nous est alors possible de dire qu'il s'agit d'une colonie mère entourée de nids satellites. A l'inverse, tous les nids appartenant à un groupe polydome seront porteurs d'opercules mâles et d'opercules femelles.

Ces points de différences ont pu être mis en évidence par l'observation de groupes de nids après leur période d'activité. Bien évidemment, le classement de ces nids dans les systèmes polydomes ou satellites s'est fait durant la période d'activité suivant les critères ayant permis de définir les deux types de phénomènes dans la littérature. Partant de ces définitions, nous avons pu par la suite établir nos propres critères de reconnaissances pour les nids ramassés après leurs périodes d'activités.

Sur ces bases, il nous a été possible de reprendre la totalité des nids étudiés depuis 1994 et de les classer suivant le critère : nid isolé, nid appartenant à un groupe polydome, nid satellite. En plus de ce classement, nous avons exploré les relations pouvant exister entre ces trois types de nids et les phénomènes de monogynie, de polygynie et de reconstruction de

nids. Avant de donner les résultats de cette étude, il nous faut définir le phénomène de reconstruction de nids ainsi que les éléments nous permettant de classer une structure en tant que nid reconstruit. Ce phénomène de reconstruction apparaît toujours suite à la destruction du nid d'origine. Lorsque ce dernier disparaît (soit par accident, soit par prédation), il arrive que les individus qui y sont nés construisent une nouvelle structure à l'emplacement même de l'ancienne. Ces nids reconstruits sont facilement identifiables, car ils présentent une surface totalement plane au niveau de l'emplacement du pédicelle. Cette architecture semble être une conséquence du travail simultané de plusieurs ouvrières lors de l'édification des alvéoles.

Nous avons exploré ces diverses relations afin d'étudier les causes possibles de la genèse des phénomènes de polydomie et de nids satellites.

Cette étude a porté sur un total de 373 nids qui ont été collectés entre 1994 et 1998. Les phénomènes de polydomie et de nids satellites ont été répertoriés lors de la collecte des structures en milieu naturel.

Sur ces 373 nids, il y a 30 nids qui ont été identifiés comme appartenant à des colonies polydomes et 14 nids qui ont été identifiés comme des structures satellites. Le tableau 24 qui suit résume les pourcentages de polydomie et de nids satellites obtenus dans cette espèce.

**Tableau 24**

Nombre et pourcentage de nids polydomes et de nids satellites  
chez les *M. olivaceus* de Geer

	Nids simples	Nids appartenant à un groupe polydome	Nids satellites	Total
nombre	329	30	14	373
pourcentage	88,20 %	8,04 %	3,75 %	100 %

Bien que polydomie et nids satellites soient des phénomènes distincts, nous avons pu observer 2 nids satellites (comptabilisé comme tel dans le tableau) associés à un groupe de nids polydomes.

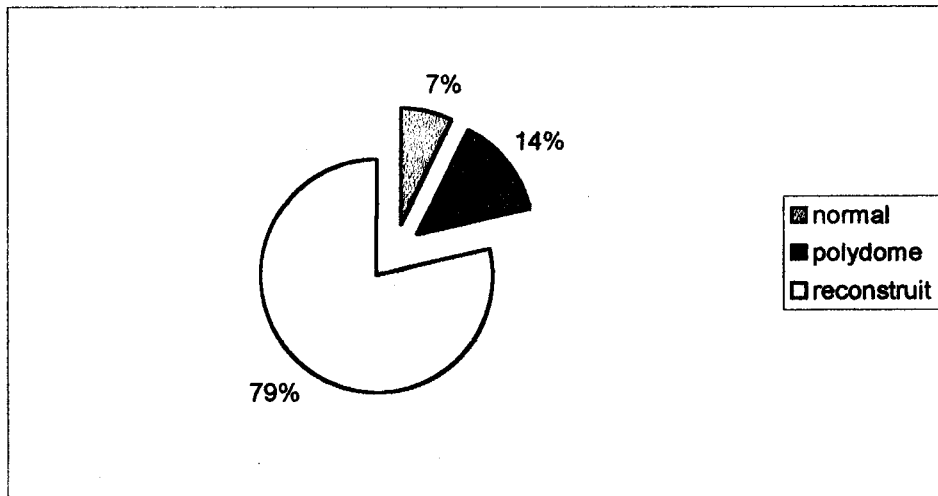
Concernant les 14 nids satellites, nous n'y avons jamais observé la présence de fondatrices fécondées ce qui est cohérent avec la présence du couvain exclusivement mâle qui y est rencontré.

La remarque concernant l'isolement de ces structures satellites par rapport à la colonie mère est vérifiable pour l'espèce réunionnaise. En effet, nous avons rarement observé plus de deux individus femelles s'occupant du couvain sur les nids satellites durant la période d'activité et ces dernières n'ont jamais été observées passant du nid satellite vers la colonie mère. Il n'existe toutefois pas d'isolement total des colonies satellites, car lors de la saison de prédation des larves de guêpes par l'homme, si une colonie mère est prélevée, tous les individus qu'elle portait se regroupent sur un des nids satellites. Ce dernier voit alors sa taille augmenter rapidement, et si la fondatrice de la colonie mère est encore vivante, le nid satellite ayant recueilli cette population développe un couvain mixte, dont les plus anciennes larves sont des mâles pondus par la femelle ayant fondé ce nid satellite. Ce dernier fait est évident, car ces mâles naissent bien avant les 34 jours nécessaires au développement larvaire. Le devenir de la femelle ayant fondé le nid satellite reste quant à lui indéterminé.

Un des faits les plus marquants pour les nids satellites correspond à la spécificité architecturale de la colonie mère à laquelle ils peuvent être associés. En effet, sur les 14 nids répertoriés, 11 peuvent être rapprochés à une colonie mère présentant les caractéristiques d'un nid reconstruit (présence d'une surface plane où s'accroche le pédicelle). Pour les 3 nids restants, 2 sont associés à un groupe de nids polydômes, et le dernier à une colonie que nous qualifierons de normale (monogyne et présentant les caractéristiques architecturales d'un nid construit en début de saison). La figure 17 résume graphiquement sous forme de pourcentage ce résultat.

**Figure 17**

Classement des nids satellites suivant les caractéristiques  
des colonies mères auxquels ils sont associés



Il nous faut tout de même faire une remarque concernant les nids satellites en relation avec les structures de reconstruction. En effet, nous avons observé que dans ces cas bien précis, il existait des passages d'individus allant de la colonie mère vers ces structures satellites pour y stationner. Par contre, la présence d'un couvain uniquement mâle sur ces nids reste révélatrice d'un isolement de la reine sur le nid reconstruit de plus grande taille qui porte un couvain mixte et qui compte le plus d'individus. En fait, ces groupes formés après destruction de la colonie de départ s'apparentent assez à un regroupement polydome si ce n'est le faible nombre d'adultes et le couvain exclusivement mâle sur les nids satellites.

Un des exemples qui peut être cité concerne un groupe de 9 nids qui ont été construits à la suite de la destruction au mois de mars d'une colonie déjà bien développée. Lors de la reconstruction, il y a eu fondation de ces 9 nids à l'emplacement du nid d'origine dans un cercle de 40 cm de diamètre. Sur ces 9 nids, 4 portaient des adultes au mois d'août. Les individus étaient plus nombreux sur le nid de plus grande taille (149 alvéoles) qui était le seul à avoir porté un couvain sexué mixte. Les trois autres nids portant des individus comptaient 42, 49 et 28 alvéoles avec respectivement 6, 4 et 2 ouvrières par nids. Les 5 autres nids ne portaient plus aucune femelle à la date de leur découverte. Par contre, tout comme les trois autres nids n'ayant pas porté la fondatrice, ils avaient donné naissance à un couvain exclusivement mâle.

En fait, lors de ce type de fondation de reconstruction, nous assistons à la mise en place d'une structure à mi-chemin entre colonie polydome et nid satellite. En effet, tout comme les nids satellites, à part la colonie principale, qui produit des sexués, les autres nids produisent seulement des mâles. La différence réside dans le fait que les individus continuent à passer d'un nid à l'autre après l'émergence de la première couvée et que les nids portent tous plus de deux femelles s'occupant du couvain. Ces deux derniers faits rappellent d'ailleurs l'organisation rencontrée pour les colonies polydomes si ce n'est que ces dernières sont généralement fondées par des femelles fécondées au début du cycle de développement des guêpiers.

Le fait de retrouver ce type de morcellement colonial suite à un phénomène de prédation renforce l'hypothèse émise par Strassmann (1981b) qui définit la polydomie ou les nids satellites comme des stratégies permettant d'augmenter la survie des colonies face à une forte pression des prédateurs et des parasites.

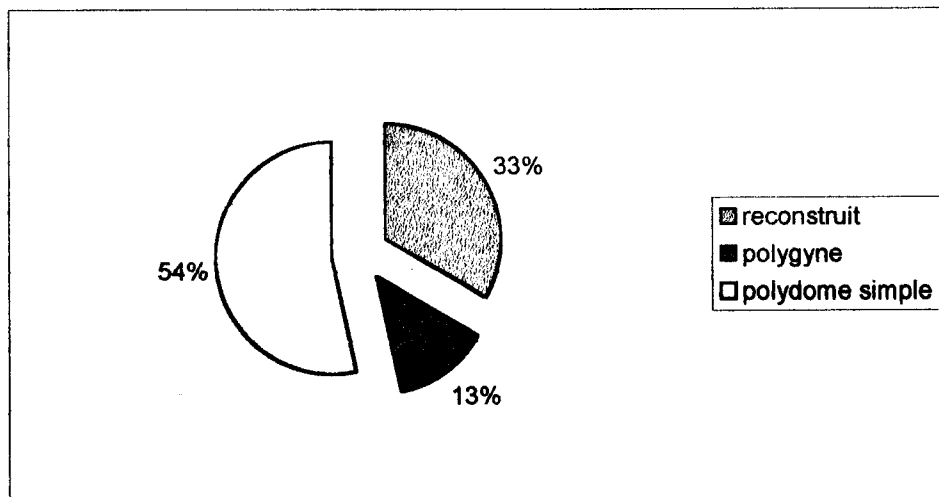
Chez l'espèce réunionnaise, sur les 44 colonies représentant la population des nids satellites et des colonies polydomes, 21 correspondent à des structures présumées reconstruites, ce qui représente 47,73 % des colonies morcelées.

L'importance du phénomène de reconstruction en tant qu'élément déclencheur dans le morcellement colonial chez les *Polistes* réunionnaises favorise l'hypothèse d'une stratégie adaptative face aux pressions de l'environnement. Toutefois, le pourcentage de colonies exhibant une structure architecturale multiple en dehors des cas de reconstruction correspond à un peu plus de la moitié de l'effectif des colonies à structure morcelée (52,3 %) et nous amène à nous interroger sur les autres raisons susceptibles de générer de tels groupes.

En nous intéressant plus particulièrement aux regroupements polydomes, nous avons observé environ 33 % de structures reconstruites pour les 30 nids répertoriés comme étant des structures polydomes. Parmi ces 30 nids, nous en avons répertorié 4 qui tout en appartenant à un groupe polydome, présentaient aussi les caractéristiques de la polygynie. La figure 18 résume les différentes caractéristiques des nids appartenant à des groupes polydomes. Notons que nous appellerons «polydome simple» tous les nids d'un groupement polydome qui présenteront une architecture pouvant être qualifiée de monogyne non reconstruite.

**Figure 18**

Caractéristiques des nids appartenant à des groupes polydomes



Bien que le nombre de nids polygyne associés à des groupes polydomes soit faible (4 nids), nous restons persuadés que la genèse de ces regroupements est dépendante d'intérêts reproductifs pour des reines fécondées en début de saison. En fait, tout porte à croire qu'il faille comparer le regroupement polydome à une forme de polygynie fonctionnelle où chaque reine, tout en possédant un territoire de ponte plus important (son propre nid), aura la possibilité de bénéficier de l'aide d'un plus grand nombre d'ouvrières (ses propres filles ainsi que les filles de sa voisine). Cette hypothèse est confortée par l'observation de structures qui après s'être développé indépendamment, ont fini par se souder l'une à l'autre. Ce type d'agencement correspond à 12 des 30 nids que nous avons qualifiés de polydomes (soit 40 % de la population polydome).

Ainsi, au vu des résultats obtenus, nous pouvons dire que les deux types de morcellement coloniaux observés chez les *M. olivaceus* ont des origines distinctes. Concernant le phénomène des nids satellites, nous avons pu observer qu'en dehors du cadre des reconstructions de colonies, ces derniers apparaissent rarement chez notre espèce. En effet, en éliminant les structures de reconstruction, ils ne représenteront que 0.8 % des nids échantillonnés (soit 3 nids pour une population totale de 373 nids) dont 0.54 % sont en relation directe avec des structures polydomes.

En considérant que les structures de reconstruction ayant une organisation similaire aux nids satellites sont des nids satellites, il paraît alors évident que ce phénomène émerge en

tant que structures adaptatives suite aux pressions de l'environnement. Sur ce point, les colonies de *M. olivaceus* se rapprochent des colonies de *P. exclamans* décrites par Strassmann (1981b).

Le phénomène de polydomie est quant à lui à rapprocher de ce qui est décrit pour *P. fuscatus* par Page et al. (1989). En effet, au moins 40 % des nids polydômes décrits apparaissent comme des structures mettant en relation plusieurs reines fécondées. Ces structures peuvent être comparées à des structures polygynes où chaque reine aura son propre nid. Ce phénomène apparaît alors comme une stratégie reproductive permettant aux femelles subordonnées de pondre autant de descendants que les reines dominantes, puisque chacune possède son propre territoire de ponte. Nous verrons par la suite que cette notion de territoire de ponte est fiable puisqu'une reine dans cette espèce ne pond que sur son nid.

Ainsi, alors que les phénomènes de morcellements coloniaux sont dépendants de facteurs différents chez *P. exclamans* (Strassmann, 1981b) et chez *P. fuscatus* (Page et al., 1989), nous montrons que pour notre espèce il est possible de dire que pression environnementale et compétition reproductive s'additionnent pour générer des nids satellites et des colonies polydômes.

#### **déviations dans le temps du cycle de développement :**

Le genre *Polistes* présente selon les espèces diverses formes d'organisations dans son cycle de développement. Outre le fait que les fondations se fassent par essaimage ou de manière indépendante, il existe également des variations dans le synchronisme des diverses phases du cycle de développement. Alors qu'en zone tempérée, les *Polistes* exhibent pour une même espèce des phases de développement synchronisées (phase de fondation, phase ouvrière, phase de reproduction et phase intermédiaire à des périodes bien déterminées de l'année), en zone tropicale, il existe des espèces qui exhibent ces diverses phases à n'importe quel moment de l'année (Reeve, 1991).

Chez *M. olivaceus*, l'organisation du cycle de développement est similaire à celle des espèces de zone tempérée et il est possible de définir des périodes correspondantes aux diverses phases du cycle de développement. Cependant nous avons noté quelques exceptions.

Nous avons ainsi sur le terrain observé deux types de déviations temporelles : la première, plus commune, correspond à un décalage de un à deux mois pour certaines phases



du cycle de développement ; la seconde, beaucoup plus rare, correspond à la disparition de la phase intermédiaire et à une forme de pérennisation de la colonie.

Le premier type de déviation a été uniquement observé pour des colonies localisées dans la région Ouest de l'île. Cette région bénéficie toute l'année de températures supérieures à celles du reste de l'île, et il est possible d'observer dès le mois d'août des reines qui fondent un nid, alors que cette phase ne débute dans les autres régions qu'au cours du mois d'octobre. Les nids fondés au mois d'août restent toutefois en phase de pré-émergence, et leur développement ne sera réellement remarquable que fin octobre voire début novembre, avec l'arrivée des ouvrières. Ainsi, il faudra un peu plus de deux mois pour voir émerger les premières ouvrières. Cette durée est supérieure à celle observée pour les nids qui sont fondés au cours du mois d'octobre (en moyenne une quarantaine de jours).

La stagnation de ces colonies en phase de pré-émergence pourrait trouver son explication dans la pauvreté du milieu en ressource alimentaire à cette période de l'année. En effet, bien que la température soit élevée, les premières pluies n'ont pas encore fait leur apparition, et l'état de la végétation est comparable à celle qui se rencontre en saison sèche : peu de fleurs, pas de nouvelles pousses et peu d'insectes.

Parallèlement à ces fondations précoces, il est possible de rencontrer dans cette même région des nids qui atteignent la phase reproductive au mois d'avril alors qu'ailleurs la majorité des guêpiers en sont encore à produire des ouvrières et à élever des larves qui deviendront les futurs sexués.

Si une fondation précoce peut être expliquée par le climat plus clément de la région Ouest, ce facteur ne peut plus expliquer l'entrée des colonies en phase reproductive.

Bien que les nids fondés en avance n'aient pas fait l'objet d'un suivi sur l'ensemble de leur cycle de développement et qu'aucun lien ne puisse être établi entre ces nids et ceux qui entreront en phase reproductive dès le mois d'avril, il est possible de remarquer que les deux mois de décalage observés à la fondation s'observent aussi pour l'entrée en phase reproductive.

L'étude menée sur la comparaison de la taille des nids en fonction du facteur humidité (voir le chapitre I de cette partie) a montré que les guêpiers se développant dans la région Est (zone humide) portent significativement plus d'alvéoles que les nids se développant en zone sèche (région Ouest). De même, il n'y avait significativement pas plus de pléometrosis en zone sèche qu'en zone humide.

Ainsi, bien que certains nids soient fondés précocement, il n'apparaît pas de différences significatives favorables à l'hypothèse d'un gain en terme de production pour les guêpiers de la région Ouest.

Ces observations confortent l'hypothèse émise par Reeve en 1991 selon laquelle il est possible que «l'évolution» ait programmé une dissolution des colonies à 6 ou 7 mois après la fondation comme un compromis entre la probabilité pour la colonie d'être victime de prédatons catastrophiques avant la reproduction, et un nombre optimum de reproducteurs produits si la colonie survie.

La seconde déviation temporelle relevée en milieu naturel concerne une forme de pérennisation des colonies. Ce fait n'a été observé que ponctuellement pour deux colonies dont une a fait l'objet d'un suivi durant quelques mois. Nous parlons de pérennisation des colonies car nous avons rencontré des nids portant des individus s'occupant de larves à une période où les guêpiers sont désertés et les guêpes en phase d'hibernation.

L'hypothèse de conditions climatologiques particulières favorables au développement de ces colonies ne peut être retenue, car dans les deux cas il s'agissait de colonies s'étant développées en altitude (120m et 650m) dans des zones qui ne sont pas particulièrement chaudes.

L'ontogenèse de ces colonies n'est connue que pour l'une d'entre elles. Il s'agit d'un nid qui a été détruit au mois d'avril pour la consommation de ses larves. Les adultes, suite à cette prédation, ont reconstruit une colonie d'où quelques sexués (aussi bien mâles que femelles) sont sortis. Ce fait révèle que les œufs ont été pondus par une femelle fécondée, probablement la reine fondatrice. Toutefois, le mois d'avril correspond à la période où généralement cette reine disparaît. Ainsi, le nid portant des larves est resté de faible taille, et les femelles qui y étaient présentes ont continué à élever le couvain. À la même période, les autres colonies produisent des sexués. Ce nid avait environ 1 mois de retard pour la production de ses propres sexués et à la différence des nids entrant en phase reproductive, il continuait d'exhiber un travail soutenu de la part des femelles qui alimentaient le couvain. La ponte, au contraire de celle des colonies en phase de déclin, ne présentait pas de caractère anarchique. Ce dernier fait suggère la présence d'une femelle régulant l'organisation sociale de la colonie. Cette dernière pouvait être soit la reine fondatrice qui a survécu jusqu'aux mois d'avril et de mai, soit une de ses filles qui a pu être fécondée par un mâle ayant émergé d'une colonie voisine.

Après émergence, les sexués ont rapidement quitté la colonie, et seules trois femelles ont continué à s'occuper du couvain.

Au mois de juin, il ne restait plus qu'une femelle sur le nid. Ce dernier portait encore des larves que la femelle continuait à alimenter malgré la faible température du site (altitude 650m avec des températures moyennes avoisinant les 10°C).

Durant toute la période d'hibernation, cette femelle a continué à élever des larves. Toutefois, aucune naissance d'adultes n'a été relevée entre le mois de juillet et le mois d'octobre. C'est au moment où les reines ont été aperçues fondant leurs colonies que des ouvrières ont émergé du nid. Ce dernier s'est alors développé rapidement, et avait une taille d'une quarantaine d'alvéoles avec une dizaine de femelles, alors que les autres nids ne comptaient qu'une dizaine d'alvéoles et se trouvaient encore en phase de pré-émergence. Au moment où les autres colonies ayant suivi le cycle de développement conventionnel exhibaient une dizaine de femelles, cette colonie, ayant continué à se développer durant l'hiver, a été détruite pour la consommation de ses larves.

On peut faire l'hypothèse que deux conditions ont pu être favorables à la pérennisation de cette colonie. La première est la présence d'au moins une femelle capable de pondre et de réguler l'organisation sociale de la colonie. La seconde est la présence de larves à l'intérieur des cellules.

La validité de cette hypothèse peut facilement être vérifiée par des expérimentations visant à faire adopter des nids portant encore des larves par des colonies en phase reproductive déjà sur le déclin. Ces expérimentations feront l'objet d'un exposé plus détaillé ultérieurement. Un des résultats concernant ce type d'expérimentation est que lors de l'adoption d'un nid portant des larves par une colonie en fin de phase reproductive (grand nombre d'individus inactifs et absence de larves dans les cellules), il y a reprise de l'activité d'élevage du couvain par certains individus, alors que la majorité des adultes qui y étaient inactifs quitte la colonie. Cette activité perdure aussi longtemps que le nid porte des larves. En revanche, à aucun moment il n'a été observé une femelle devenant la pondeuse principale sur ces nids adoptés. L'observation des cellules a montré que la ponte était totalement désorganisée, avec certaines alvéoles portant jusqu'à 5 œufs. Ainsi, la condition de régulation sociale par une femelle dominante n'a pas été respectée, et dans aucun cas d'adoption, il n'a pu être obtenu de pérennisation de la colonie. Le seul résultat obtenu a été une augmentation dans le temps du comportement d'élevage du couvain.

Le deuxième exemple de nid ayant continué à se développer durant la période d'hibernation concerne une colonie transportée au début de son cycle de développement sous une serre portant un grand nombre de plantes susceptibles de porter des larves de lépidoptère. Alors que tous les nids du site (Les Avirons) ne portaient plus aucun individu, celui se

trouvant sous la serre avait encore un grand nombre de larves ainsi que des femelles au mois de juin. Certaines de ces femelles après fécondation ont quitté le nid au début de la phase d'hibernation pour se regrouper dans un coin de la serre. D'autres y sont restées et ont continué à alimenter les larves. Rien n'indique que ces femelles aient pu être fécondées. Néanmoins, le fait d'observer des naissances de femelles durant les mois de juillet et août indique qu'au moins l'une d'entre elles a été fécondée, et il ne peut s'agir à priori de la reine fondatrice car elle disparaît généralement au mois d'avril.

Contrairement au premier cas décrit, cette colonie a fait l'objet de soin de la part de plusieurs femelles durant la période d'hibernation, et plusieurs naissances ont pu y être observées. Par contre, il nous est impossible de dire si ces femelles nées durant l'hiver ont eu un comportement de sexués ou d'ouvrières.

L'élément permettant de différencier cette colonie du premier exemple donné est la localisation du nid dans un milieu riche en proies. Le point commun est bien entendu la présence des larves à l'intérieur des alvéoles et la présence d'au moins une femelle pondreuse pouvant réguler l'organisation sociale de la colonie.

Ce dernier nid n'a malheureusement pas pu se développer au-delà du mois de septembre suite à la prédation de ses larves par le propriétaire de la serre.

Il existe dans la littérature quelques exemples de nids continuant à se développer durant la phase d'hibernation (P. Gambino, 1986 ; K. Leong et al. 1990), et l'hypothèse avancée correspond au fait que ces sites offrent un environnement adéquat pour une présence suffisante en proies ainsi que des conditions climatiques non astreignantes.

Pour l'espèce réunionnaise, l'environnement semble influencer sur les déviations temporelles du cycle de développement, mais il est probable que la seule présence des larves à l'intérieur des nids soit un élément suffisant pour cette pérennisation. Toutefois, si la colonie ne porte plus de pondreuse capable de réguler l'organisation sociale sur le nid, ce dernier périclité.

## D) Conclusion :

Le travail entrepris sur le cycle de développement des colonies de *M. olivaceus* de Geer à l'île de la Réunion a mis en évidence un certain nombre de traits importants de la biologie de cette espèce.

Ainsi, nous avons pu déterminer qu'il fallait en moyenne 34.16 jours à une larve pour passer du stade de l'œuf à celui d'imago. Ceci permet d'estimer la durée de la phase de pré-émergence à environ 36 jours. L'observation des nids en milieu naturel montre que cette phase dure de 40 à 50 jours.

Les nids sont fondés à la mi-octobre. Nous avons montré qu'à la fondation, la femelle ne prend pas en compte les éléments de son environnement immédiat qui pourrait dans le futur gêner le développement du nid. Ce fait a pu être mis en évidence par la présence d'inclusions dans les structures, tel que des branches ou encore certaines faces du nid qui épousent la surface du site de construction. Un autre élément favorable à cette hypothèse est l'abandon du nid dans les trois mois qui suivent sa fondation dans des situations inadéquates.

Nous montrons par ailleurs que la phase de fondation est une phase cruciale dans le cycle de développement des colonies puisque 75,5 % d'entre elles disparaissent au cours des trois premiers mois.

Parallèlement à ces observations, nous avons mis en évidence que 16 % des colonies portent au moins deux fondatrices durant cette période et que 58.33 % de ces colonies pléometrotiques apparaissent dans les trois mois qui suivent le début de la phase de fondation. Il semble que ce type de fondation correspond à une stratégie reproductive alternative pour des femelles n'ayant pu fonder seules. Le pourcentage de colonies pléometrotiques fondées tardivement pourrait expliquer les différences de proportions observées entre la détermination des colonies pléometrotiques en fin de saison (11,46 %) et la détermination de ce type de colonie durant la phase de fondation. En effet, le gain en taille obtenu par la fondation pléometrotique ne sera détectable que pour 41.66 % des nids qui eux ont été construits en début de phase de fondation.

L'avantage en taille obtenu par les colonies pléometrotiques est visible dès le début de la phase ouvrière avec des nids mesurant en moyenne 20.25 alvéoles contre 13.5 alvéoles pour les nids ne portant qu'une seule fondatrice, mais n'a un impact en terme de population qu'à partir de la seconde génération d'ouvrières.

En parallèle à ce phénomène de pléometrosis, nous suspectons la présence de plusieurs pondeuses sur une même colonie. Cette hypothèse est renforcée par la mesure de la

taille des guêpiers. En effet, une colonie pléometrotique sera environ 5 fois plus importante en taille qu'une colonie haplometrotique. Il est alors possible de parler pour cette espèce de fondation polygyne.

Concernant la productivité des colonies, l'étude des nids a montré qu'une structure portant 100 alvéoles donnera naissance à 73 adultes dont 48 ouvrières et 25 sexués. Parmi les sexués, il apparaît un sexe ratio de 2,33:1 en faveur des femelles qui émergent avant les mâles. De ce fait, l'espèce peut être définie comme étant protogyne.

En ce qui concerne la rencontre entre les sexués, nous avons pu observer que les mâles ne présentent pas de comportements territoriaux et qu'ils appliquent la stratégie portant le terme générique de «Scramble Competition Polygyny». Cette stratégie sera appliquée de diverses manières :

- Soit les mâles poursuivent les femelles sur les sites où elles recherchent de la nourriture.
- Soit les mâles se regroupent avec les femelles sur un site généralement situé en hauteur.
- Soit les mâles copulent avec les femelles à proximité des sites d'hibernation.

Ces trois stratégies reproductives se chevaucheront dans le temps au cours de la phase intermédiaire. Plusieurs faits indiquent que la reproduction chez cette espèce est dépendante de l'émission de phéromones sexuelles attractives.

Suite à ces accouplements, les futures reines entreront en phase d'hibernation jusqu'à la période des nouvelles fondations.

Durant cette étude, nous avons aussi mis en évidence chez cette espèce l'existence de conflits reproductifs entre cofondatrices et entre fondatrice et descendants par l'apparition de structures tel que les colonies polydomes et les nids satellites. Ces structures émergeront suivant deux modes particuliers. Ainsi, nous montrons que nids satellites et nids reconstruits sont fortement corrélés, alors que les colonies polydomes sont liées au phénomène de polygynie. Dans le premier cas, une ouvrière quitte une colonie qui a été détruite pour fonder sa propre colonie, alors que dans le second cas, la fondation des différents nids de la colonie polydome se fait au même moment avec par la suite échange d'individus d'une colonie à l'autre. Cette structure s'apparente plus à une structure polygyne avec des nids séparés, permettant aux diverses fondatrices de produire leur propre descendance.

Enfin, nous montrons que l'environnement pouvait influencer sur les dates relatives aux différentes phases du cycle de développement, sans pour autant modifier la durée de ce

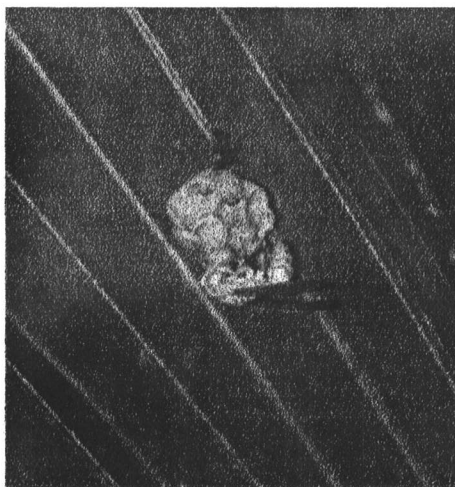
dernier. Par contre, sous certaines conditions, il est possible de voir un nid continuer à se développer alors que la majorité des femelles se trouvent en phase d'hibernation.

L'étude du cycle de développement de la guêpe réunionnaise montre ainsi divers aspects de sa biologie qui soulèvent des questions concernant les caractéristiques sociobiologiques de cette espèce. Ces caractéristiques seront étudiées dans la dernière partie de ce mémoire.

**Planche VIII :**  
Présentation des nids en phase de fondation

**Photographie 11**

Nid haplometrotique en début de phase de fondation



**Photographie 12**

Nid pléometrotique en fin de phase de fondation

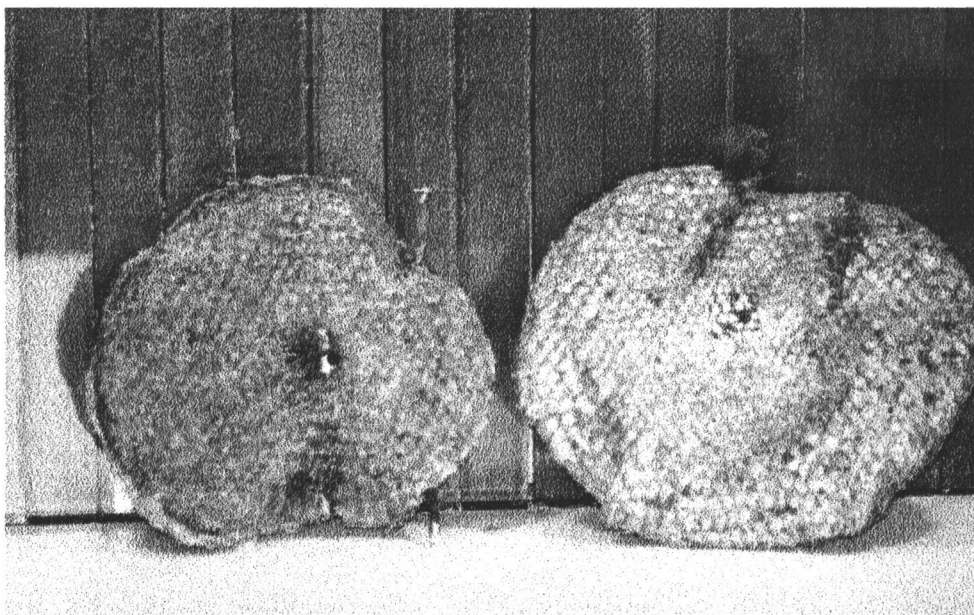




**Planche IX :**  
Présentation du phénomène d'inclusion d'éléments exogènes à l'intérieur des nids

**Photographie 13**

Eléments exogènes intégrés lors de la construction



-a-

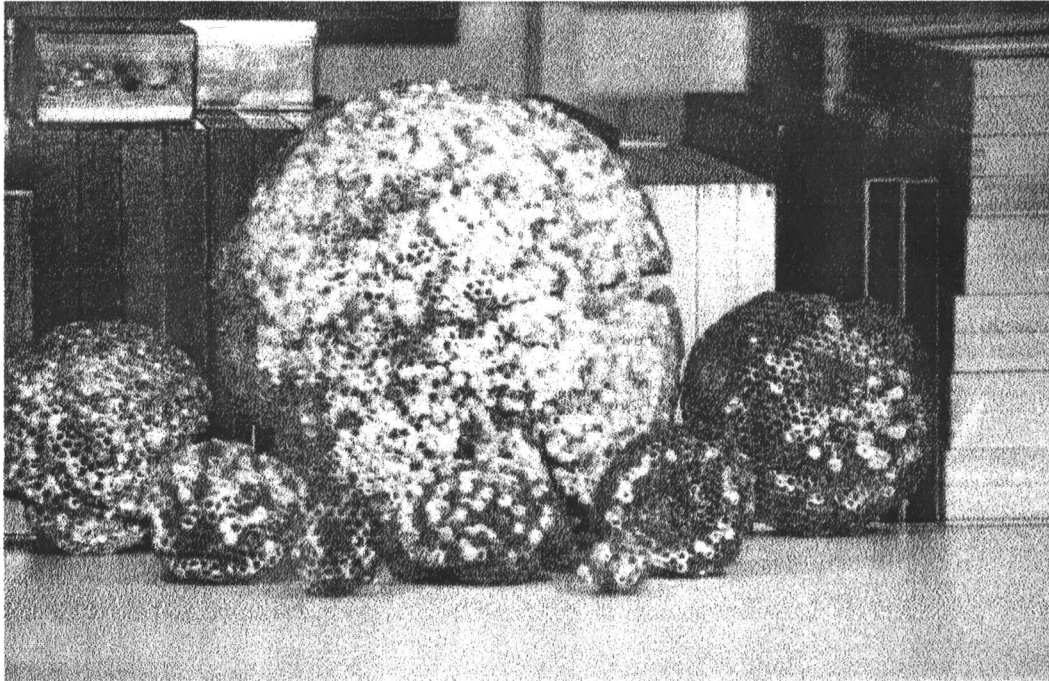
Détail de l'élément intégré



**Planche X :**  
Différences de tailles observées pour les nids de *M. olivaceus* de Geer

**Photographie 14**

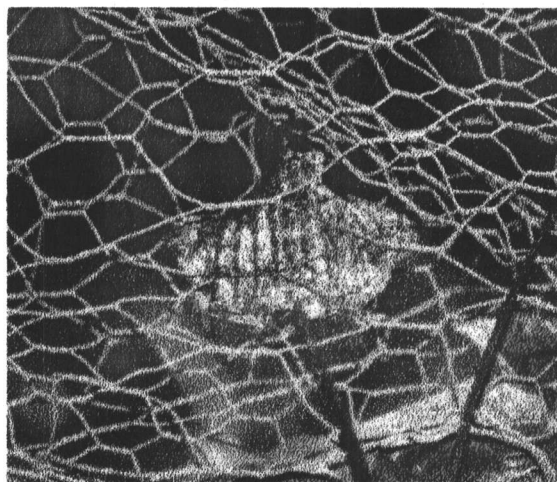
Présentations des différentes structures pouvant être rencontrées en fin de cycle de développement chez le *M. olivaceus* de Geer



**Planche XI :**  
Présentation d'un nid en phase ouvrière

**Photographie 15**

Nid haplometrotique en phase ouvrière



**Planche XII :**  
Nids satellites et nids reconstruits

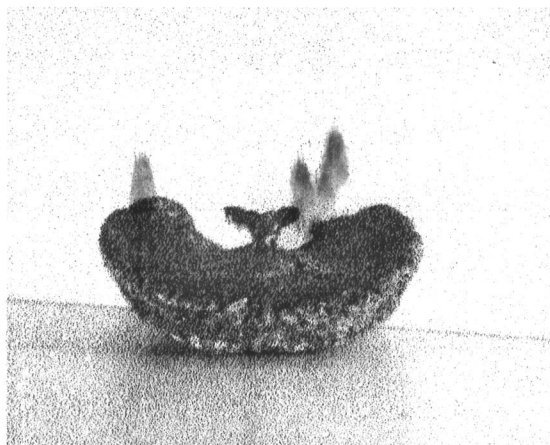
**Photographie 16**

Nids satellites n'ayant pas développés de larves



**Photographie 17**

Nid de reconstruction ayant produit une descendance



**- Chapitre III -**  
**Caractéristiques comportementales des individus**  
**stationnant au nid**

Les insectes sociaux (fourmis, abeilles, guêpes et termites) sont remarquables par le fait qu'ils exhibent des degrés extrêmes dans la forme d'organisation sociale ainsi que dans la division du travail entre les différents membres d'une même colonie ou d'un même groupe. Il est en effet possible pour diverses espèces de guêpes ou d'abeilles de mettre en évidence un large spectre d'organisation sociale allant du stade solitaire au stade eusocial. Dans les sociétés d'insectes, les castes se définissent par une série d'individus qui se distinguent aussi bien par leur morphologie que par leur comportement (Wilson, 1971). Suivant cette définition, le système de caste rencontré chez les guêpes sociales (Vespidae) n'apparaît pas aussi développé que celui rencontré chez les autres espèces d'insectes sociaux (West-Eberhard 1969 ; Jeanne 1972 ; Litta 1977). Chez les guêpes, la différenciation morphologique n'est pas commune et n'apparaîtra que sur des bases nutritionnelles simples (Wilson, 1971).

Toutefois, même dans le cas d'une absence complète de différenciation morphologique, il peut exister des différences comportementales entre les différents membres d'une même colonie. A un niveau très primitif de différenciations des tâches entre individus, il est probable que le répertoire comportemental de tous les individus soit similaire et que les différences qui apparaissent ne soient plus qualitatives mais quantitatives. De telles différences peuvent être détectées en étudiant comment chaque individu distribue son temps entre les différents items comportementaux possibles.

Nous allons dans ce chapitre caractériser les différents comportements que les individus exhibent au niveau du nid. Grâce à cette caractérisation, il sera possible d'étudier, par le biais d'analyses en composantes principales, la répartition des individus en fonction des comportements exhibés, ce qui permettra de les classer suivant un critère de castes comportementales.

Avant d'exposer les résultats obtenus pour notre espèce, nous allons présenter succinctement divers travaux ayant démontré l'existence d'au moins deux formes de division du travail chez plusieurs espèces de guêpes.

## A) Rappel bibliographique :

Une des observations pouvant être faite sur les colonies d'insectes sociaux concerne l'existence de différences comportementales extrêmes parmi leurs membres. Il existe non seulement une divergence fondamentale entre la caste des reproducteurs et la caste des ouvriers, mais également des spécialisations au sein de la caste ouvrière où les individus se caractériseront par leur âge ou leur morphologie. Dans le même ordre d'idées, il y a à l'intérieur de ces sous-castes des différences dans la manière qu'ont les individus à effectuer leurs tâches. Ainsi, deux individus appartenant à une même sous-caste pourront effectuer leurs tâches suivant une séquence, un taux voire même une fréquence totalement différente. Malgré cette variabilité, il convient de noter que la colonie continue à se développer d'une manière parfaitement coordonnée. En fait, le remarquable succès écologique des insectes sociaux a été largement attribué à la capacité qu'a la colonie à se nourrir, se défendre et se reproduire en coordonnant les diverses activités d'individus spécialisés (Oster et Wilson 1978, Wilson 1985). Notons qu'il existe tout de même un minimum d'ordre dans cette variabilité comportementale, et il est possible de parler de division du travail ou encore de polyethisme pour les différents membres de la colonie.

Le polyethisme, qui joue un rôle central dans l'organisation des colonies d'insectes, n'a pas manqué d'attirer l'attention de sociobiologistes s'intéressant aux arthropodes. La spécialisation en caste a été décrite pour de nombreuses espèces appartenant aux quatre grands groupes d'insectes eusociaux et la plupart des travaux se sont attachés à la détermination des mécanismes ontogénique pouvant intervenir dans ce type de spécialisation et ce particulièrement dans le cadre des castes morphologiques (Wilson, 1971 ; Schmidt 1974 ; Brian 1979, 1980, 1985 ; Wheeler, 1986). A côté de cela, une grande attention a été portée aux mécanismes permettant l'intégration des activités des différentes castes au sein de la colonie (Wilson, 1971) ainsi qu'à l'écologie et à l'évolution des diverses castes (Wilson, 1971 ; Oster et Wilson, 1978 ; West-Eberhard 1979, 1981). Il a été ainsi possible de déterminer comment le comportement d'un individu se trouvant au sein d'une colonie peut être influencé par différents facteurs (caractère génétique, histoire trophique, âge, expérience, environnement social, environnement externe).

Au regard des travaux entrepris chez les abeilles, les termites ou les fourmis, il apparaît un déséquilibre concernant l'information disponible pour les guêpes qui ont fait l'objet de relativement peu d'attentions.

Les espèces les plus étudiées dans ce dernier groupe sont principalement les polistes qui présentent la particularité d'être facilement observables. Les genres qui ont été peu étudiés sont généralement tropicaux ou présentent la particularité d'enfermer leurs nids dans une enveloppe qui rend l'observation des individus délicate. Il est particulièrement intéressant d'étendre ce type d'études à d'autres espèces de guêpes sociales qui exhibent, en conséquence à leur grande diversité, un large spectre de spécialisation polyethique. Entendons par-là qu'il devient possible d'étudier des espèces qui ne montreront pas ou peu de spécialisation alors que d'autres présenteront des sociétés exhibant des castes morphologiques ou un polyethisme basé sur l'âge des individus. En plus de cet avantage, de nombreuses espèces eusociales primitives permettront d'obtenir un aperçu concernant la manière dont le polyethisme a pu évoluer et le fait de retrouver un haut niveau de comportement social chez des guêpes ayant une origine phylogénétique différente ouvre un large champ à l'analyse comparative.

### **Les différents modèles de polyethisme :**

La forme fondamentale du polyethisme se traduit par une division reproductive du travail qui correspond à deux types d'individus :

- Ceux qui se spécialisent dans des tâches en relation directe avec la reproduction.
- Ceux dont l'activité ne concerne que des tâches non reproductives.

Cette division reproductive du travail constitue d'ailleurs l'un des trois critères permettant de définir l'eusocialité, les deux autres étant : la coopération dans le soin apporté au couvain et le recouvrement des diverses générations d'adultes (selon la définition de Wilson, 1971). Chez les guêpes, cette division reproductive du travail se range entre une séparation fonctionnelle incomplète au sein des femelles qui restent morphologiquement semblables et une division séparant fonction reproductive et fonction ouvrière suivant deux castes discrètes qui ont pu évoluer substantiellement en des spécialisations physiologiques et morphologiques (Jeanne 1980). Toutefois, les extrêmes observés chez les abeilles, les fourmis et les termites les plus évolués ne se rencontrent pas chez les guêpes.

En plus de cette division du travail reposant sur des critères reproductifs, il apparaît chez les insectes eusociaux une forme de polyethisme au sein des ouvrières qui se traduit par l'exhibition de tâches différentes suivant les individus. Dans ce cas aussi, le taux de



spécialisations variera selon les espèces. Ainsi, il pourra être observé des spécialisations peu discernables parmi les ouvrières, en passant par un polyethisme relié directement à l'âge des individus appelé aussi division temporelle du travail (où les ouvrières changent complètement de rôle en vieillissant), et en terminant par des degrés extrêmes de spécialisations corrélés à des sous-castes morphologiques spécialisées (certaines espèces de fourmis et la plupart des espèces de termites –Wilson, 1971-). Aucune sous-caste morphologique n'a pu être mise en évidence chez les guêpes ; par contre, la forme de polyethisme qui se base sur l'âge apparaît.

Nous allons passer en revue ce qui se rencontre communément chez les guêpes en traitant séparément division reproductive et polyethisme chez les ouvrières.

### *Division du travail sur des bases reproductives*

Cette forme de division apparaît dans deux contextes :

- Le premier correspond à un polyethisme observable au sein d'un groupe de cofondatrices femelles. Ces groupes d'associations de fondatrices apparaissent facultativement dans diverses populations de Stenogastrinae, de Polistinae à fondation indépendante, de quelques espèces de Vespinae tropicales ainsi que dans toutes les espèces de Polistinae à fondation par essaim (Richards et Richards 1951, Richards 1978, West-Eberhard 1978a, Matsuura 1983b, Turillazzi 1986, Spradbery 1991)
- Le second correspond à la division du travail qui apparaît entre la (ou les) fondatrice(s) et les ouvrières non reproductrices élevées au sein de la colonie.

Le point de distinction entre ces deux contextes concerne la génération qui caractérisera les différentes femelles. Dans le premier cas de figure, les cofondatrices appartiennent toutes à la même génération. Dans le second cas, il y a séparation entre la génération parentale (les fondatrices) et la génération des descendantes (les ouvrières).

Chez les Polistinae qui exhibent un système de fondation indépendant, les groupes de cofondatrices se caractérisent par des conflits visant à fixer le droit à la reproduction. Ces interactions agonistiques servent en fait à l'établissement d'une dominance hiérarchique où le rang des individus est corrélé positivement au succès reproductif direct (Pardi, 1946, 1948 ;

West-Eberhard 1969, 1986 ; Marino Piccioli et Pardi 1970 ; Jeanne, 1972 ; Litte, 1977, 1979, 1981 ; Pardi et Marino Piccioli 1981 ; Kojima 1984 ; Yamane 1985, 1986).

Ainsi, la femelle qui a le plus haut rang hiérarchique (définie comme étant la femelle alpha) est aussi la femelle qui a les ovaires les plus développés et qui pond le plus d'œufs. Vient ensuite la femelle beta, qui pond le plus d'œufs juste après alpha, et ainsi de suite jusque la femelle gamma qui ne pond pas. Lorsque la hiérarchie est bien établie, les divergences existantes entre la femelle alpha et ses subordonnées s'accroissent jusqu'à ce qu'éventuellement la femelle alpha devienne la seule pondreuse (Röseler, 1991). Dans certaines espèces de Polistinae à fondation indépendante, le premier descendant sera dominé aussi bien par la fondatrice alpha que par ses associés de haut rang et les seules tâches qu'il effectuera seront à vocation non reproductive (Pardi, 1946, 1948 ; Jeanne, 1972).

Nous avons vu que hiérarchie de dominance et hiérarchie reproductive sont étroitement liées. Ainsi, il est possible de constater que les individus les plus dominants d'une colonie cèdent les tâches les moins reliées à la reproduction aux individus les moins dominants. En résumé, il est possible d'agencer grossièrement les diverses tâches réalisées sur le nid en une séquence où les femelles les plus dominantes les effectuent ou les cèdent aux femelles les moins dominantes qui les assumeront. La première de ces tâches concerne bien entendu la position de ponte qui est le comportement le plus en relation à la fonction reproductive. Viennent ensuite les tâches qui seront de moins en moins reliées à cette fonction. Les séquences comportementales varieront suivant les divers taxons dans leurs distributions entre reines et ouvrières.

De même, lors de la naissance des ouvrières, il est possible d'observer une évolution dans l'exécution des tâches. Ce fait est d'autant plus remarquable chez les espèces où la reine fonde seule sa colonie (exemple : la plupart des espèces de Vespinae). Lorsque l'ouvrière apparaît, la reine commence à abandonner les fourrages servant à approvisionner le nid en proies et en nectar. Toutefois, le comportement consistant à nourrir les larves ne disparaît pas totalement chez les reines puisque dans certaines espèces de Polistes à fondation indépendante, les reines continuent à solliciter des nutriments auprès des fourrageuses. Ces nutriments seront malaxés puis distribués aux larves (Owen, 1962 ; West-Eberhard, 1969 ; Sugiura et al., 1983a ; Turillazzi, 1983 ; Yamane et al., 1983 ; Kojima, 1984 ; Yamane, 1986). En règle générale, les reines ne fourragent plus pour la collecte de nectar, si ce n'est dans de rares cas chez *Mischocyttarus drewseni* et *Polistes instabilis* (Jeanne, 1972).

Concernant les comportements en relation à la construction des structures, ces derniers disparaissent presque totalement chez les reines à la naissance des premières

ouvrières. En fait, seul le comportement d'initiation cellulaire persiste. D'après West-Eberhard (1969), « l'initiation de cellules et le fourragement de pulpe par les reines sont en relation directe avec la taille de leurs ovaires, tout comme la dominance mis en évidence par Pardi (1946, 1948) ». Dans certaines espèces, la reine continue à fourrager pour prélever la pulpe nécessaire à l'initiation des cellules alors que, dans d'autres espèces, elles ne font que récupérer cette pulpe auprès des fourrageuses qui entrent.

Dans certaines espèces de Polistinae à fondation indépendante, la reine continue à frotter, de son abdomen, le pédicelle qui soutient le nid de façon plus fréquente que ses subordonnées ou que les ouvrières. Ce comportement a été interprété comme servant à l'application de substances chimiques permettant de repousser les fourmis (Jeanne et al. 1983). Il est toutefois possible que ces sécrétions puissent jouer un rôle de communications entre les compagnons de nids, mais cette théorie a été peu étudiée (Downing, 1991)

Chez les Polistinae exhibant une forme de fondation par essaimage, les reines n'accomplissent jamais le travail des ouvrières. Ce fait génère une division reproductive du travail beaucoup plus complète que dans les autres groupes. Les ouvrières, qui accompagnent la reine au moment des fondations, accomplissent l'ensemble des tâches excepté la position de ponte (Naumann 1970, Simoes 1977, Forsyth 1978).

Chez les Vespinae, les reines sont seules lors de la fondation des colonies (excepté chez certaines espèces tropicales : Matsuura et Yamane 1984b, Matsuura 1985, 1991) et exécutent l'ensemble des tâches avant que n'éclosent les ouvrières. La reine ne domine pas physiquement sa descendance ouvrière et là encore, les ouvrières la relève pour les tâches qui ne sont pas en relation avec la fonction reproductive.

Les travaux de Matsuura (1984) montrent qu'aucune reine chez les *Vespa* n'initie de cellules après l'émergence des premières ouvrières. Chez *Vespa cabro flavofasciata*, les reines continuent à fourrager pour la collecte de pulpe durant environ 3 semaines après émergence de la première ouvrière. Toutefois, cette pulpe n'est pas utilisée pour l'initiation de nouvelles cellules (Matsuura, 1974). En fait, suite à l'émergence de la première ouvrière, la reine cesse progressivement dans l'ordre suivant les diverses activités en relation à la construction :

- initiation des cellules
- surélévation alvéolaire et agrandissement de l'enveloppe avec de la pulpe qu'elle aura elle-même collectée
- collecte de matériel à partir du nid lui-même pour le retravailler sans ajout de matière nouvelle

Chez les *Dolichovespula artica* qui sont des parasites sociaux, il y a prélèvement de matières sur l'enveloppe intérieure du nid pour la construction de nouvelles cellules (Greene et al. 1978), mais aucune corrélation n'a été établie entre ce comportement et le comportement de ponte.

En résumé, lorsque les reines bénéficient d'aides sous la forme de cofondatrices subordonnées ou de descendants ouvriers, elles cèdent les diverses tâches à effectuer dans l'ordre suivant :

- défense du nid contre les intrus
- recherche de nourriture
- recherche de pulpe
- apport de nourriture aux larves
- initiation de nouvelles cellules

En fait, les reines cèdent en priorité les tâches qui présentent un risque et/ou celles qui permettent d'obtenir de la nourriture. Elles ne retiennent que celles qui sont en relation directe avec leur reproduction personnelle et celles qui inhibent les compagnons de nids. En générale, plus les espèces exhibent une grande colonie et plus la reine cesse rapidement d'effectuer des tâches qui ne sont pas en relation avec sa propre reproduction (Matsuura 1984, 1991).

### **Division du travail en fonction de l'âge chez les ouvrières**

Cette forme de polyethisme existe de façon rudimentaire chez plusieurs espèces de Polistinae à fondation indépendante. Pardi en 1950 distingue 3 stades temporaires dans l'exécution des tâches chez *Polistes dominulus* (nommé *gallicus* par l'auteur). Ces trois différents stades sont :

- le stade juvénile : les ouvrières âgées de 1 à 5 jours, travaillent sur le nid
- le stade de construction : les ouvrières âgées de 6 à 20 jours expriment un fort pic d'activité dans le comportement de construction. C'est aussi à ce stade que commence le fourrage
- le stade sénile, à partir de 20 jours, où les ouvrières diminuent leurs activités de construction au profit du fourrage pour l'eau et le nectar

Post et al. (1988), qui ont étudié *Polistes fuscatus*, constatent que dans cette espèce, les jeunes ouvrières tendent à rester au nid et à récupérer la pulpe et les proies qui y arrivent. Entre 7 et 14 jours, elles commencent à fourrager pour la récolte de pulpe et de proies tout en continuant à nourrir les larves et à travailler à la construction du nid. Chez les *Polistes metricus*, les premières ouvrières à éclore commencent à fourrager rapidement dans les jours suivant leurs naissances. Ces ouvrières resteront généralement les plus actives de la colonie. En comparaison, dans cette même espèce, les ouvrières qui naissent plus tard sont lentes à démarrer le fourragement et présentent un taux de récolte plus faible (Dew et Michener, 1981). Il a pu être mis en évidence le même type de tendance chez les *Polistes jadwigae* (Yoshikawa, 1963) et chez les *Polistes fuscatus* (West-Eberhard, 1969).

L'observation d'une colonie de *Polistes fuscatus* à la fin du mois d'août montre que tous les actes de fourrages sont effectués par seulement 9 ouvrières qui ont toutes au moins 44 jours. Ces femelles sont plus actives mais aussi plus agressives que les jeunes ouvrières. A l'opposé, aucune spécialisation n'a été observée chez les *Belonogaster petiola*.

En ce qui concerne les Vespinae, le polyethisme basé sur l'âge est également variable suivant les espèces. En 1984, Matsuura, qui a étudié plusieurs espèces de *Vespa* japonaises, conclut que dans ce genre, le niveau de polyethisme ayant comme base l'âge est faible. Ainsi pour 5 espèces de *Vespa* japonaises, les ouvrières commencent à fourrager lorsqu'elles sont âgées de 2 à 4 jours ; en vieillissant, elles continuent à effectuer les tâches qui ont lieu sur le nid ainsi que les fourrages, alors qu'on aurait pu s'attendre à ce qu'elles les cèdent aux ouvrières nouvellement nées dans le cadre d'un modèle de polyethisme basé sur l'âge. Même si les ouvrières continuent à effectuer leurs tâches sur le nid, il est possible d'observer chez *Vespa simillina* et *Vespa analis* un pic dans l'accomplissement des comportements de fourragement lorsqu'elles sont âgées de 7 jours alors que le nombre de tâches effectuées au nid diminuent. Chez *Vespa orientalis*, cette forme de polyethisme est visible de façon plus claire. Les ouvrières commencent à quitter le nid lorsqu'elles sont âgées de 6 jours et les fourrageuses ramènent des proies aux ouvrières âgées de moins de 6 jours (Darchen, 1964). A. Greene (non publié, selon Jeanne, 1991) affirme qu'il existe une tendance à une collecte préférentielle de pulpe chez les ouvrières de *Vespa cabro* lorsque ces dernières commencent à fourrager.

Le polyethisme basé sur l'âge est aussi représenté faiblement chez les Dolichovespula. Gaul en 1948 trouve que les premières ouvrières appartenant à l'espèce *Dolichovespula arenaria* s'engagent dans les tâches de construction, de fourragement et d'élevage du couvain. Cette combinaison de tâches semble indiquer qu'il n'existe pas de

spécialisations entre ouvrières au nid et fourrageuses. Il précise toutefois que 2 semaines après l'émergence de la première femelle, il apparaît une forme de spécialisation au sein de la population d'ouvrières pour l'élevage du couvain. Gaul pense que les comportements de fourrage et d'élevage des larves sont effectués par des individus différents, ce qui suggère que des changements apparaissent au sein de la population d'ouvrières. Il y a peu ou pas du tout de division du travail apparaissant suivant l'âge des individus, mais par la suite, les besoins de la colonie deviennent tels que les nouvelles ouvrières exhibent un comportement de fourrage plus intense. Chez les *Dolichovespula sylvestris*, Brian et Brian (1952) montrent que les ouvrières commencent à fourrager dès qu'elles sont âgées de 1 ou 2 jours, et qu'elles passent graduellement de la collecte de pulpe à la collecte de proies en vieillissant. Par exemple, durant une seule journée, la collecte de pulpe représente 59 % de ce que ramène une jeune ouvrière au nid contre 15 % pour une ouvrière âgée. Ces dernières fourragent plus fréquemment pour la récolte de fluide (Brian et Brian, 1952).

Le polyethisme dans lequel les ouvrières commencent par s'occuper du couvain avant de fourrager, apparaît chez certaines espèces de *Vespula*. Ce type d'évolution comportementale chez les ouvrières a été rapporté pour *Vespula flaviceps* (Shida 1959, cité par Matsuura 1984), *Vespula vulgaris* (Potter, 1964), *Vespula atropilosa* et *Vespula pensylvanica* (Akre et al. 1976). Chez les *Vespula germanica*, les ouvrières aident à la construction du nid dans les premiers jours qui suivent leur naissance. Elles nourrissent ensuite les larves avant de rajouter le comportement de fourrage à leur répertoire (Montagner, 1966a). Shida en 1959 rapporte que le matériel servant à l'édification du nid est collecté par les ouvrières les plus âgées de *Vespula flaviceps*. Au contraire, chez *V. atropilosa* et de *V. pensylvanica* (Akre et al. 1976), les jeunes ouvrières commencent par récolter de la pulpe avant de récolter les proies et les fluides. En vieillissant, elles rapportent préférentiellement de proies, puis de la pulpe et enfin des fluides avant de devenir complètement inactives. Chez les *V. vulgaris*, Potter (1964) montre que les ouvrières passent leurs premières semaines en tant que nurses avant de fourrager pour une récolte presque exclusive de pulpe entrecoupée de quelques voyages pour des fluides. Après quelques jours, le taux de fourrage en relation avec les prélèvements de pulpes diminue au détriment des collectes de proies et de fluides. Le comportement de collecte de pulpe cesse généralement lorsque l'ouvrière est âgée de 18 jours, alors que la collecte de proies est plus importante chez les ouvrières âgées de 14 à 22 jours. Le taux de collecte de fluides est initialement faible et va en augmentant avec l'âge des ouvrières. Lorsqu'elles sont âgées de 24 jours, les collectes de proies et de pulpes cessent pour être remplacées par des collectes de fluides. Après 30 jours,

le taux de fourragement est faible et les ouvrières passent de plus en plus de temps au niveau de l'entrée du nid où elles ont un rôle de gardiennes.

Les conclusions de certains auteurs, estimant que généralement *Vespa* et *Dolichovespula* n'expriment pas de polyethisme suivant l'âge des individus, doivent être prises avec précaution. Que ce soit chez les *Polistes* ou chez les *Vespula*, il est facile de montrer que les premières ouvrières commencent à fourrager dans les premiers jours qui suivent leur naissance alors que lorsque la colonie est déjà bien développée, celles qui émergent alors ne commenceront à fourrager qu'au bout d'une semaine, voir plus (Potter 1964, Akre et al. 1976, Dew et Michener 1981, Strassmann et al. 1984a). Par voie de conséquence, si une étude se concentre sur la première cohorte d'ouvrières, la conclusion sera typiquement que ces dernières commencent à fourrager très tôt, alors que, s'il s'agit d'individus émergeant plus tard dans la saison, les auteurs concluront en une coupure nette d'activités entre le travail sur le nid et le fourragement qui apparaît plus tard.

Brian et Brian (1952), en étudiant les *Dolichovespula sylvestris* par exemple, semblent être dans ce cas de figure. Leurs données, collectées entre le 11 et le 22 juin, correspondent de façon évidente aux 15 premières ouvrières à émerger. De façon similaire, les espèces reportées comme exhibant une forte collecte de pulpe lorsque les ouvrières sont jeunes puis de proies lorsqu'elles vieillissent pourraient refléter tout simplement les changements qui apparaissent dans les besoins de la colonie. Il faut garder à l'esprit que ces colonies sont annuelles et qu'elles connaissent un pic de taille. Il est alors tout à fait logique de penser qu'avec le temps les besoins en pulpes vont diminuer au détriment du besoin en proies nécessaire à l'alimentation d'une population plus importante de larve qui grossit. Ainsi, les travaux ne s'intéressant qu'à une cohorte d'ouvrières peuvent être influencés par les besoins de la colonie. Toutefois les rapports fréquents concernant les séquences d'âges établies chez les ouvrières suggèrent l'existence de cette forme de division du travail.

Chez les *Polistinae* qui fondent par le biais d'essaims, le phénomène de polyethisme en relation avec l'âge est beaucoup plus évident par rapport aux autres espèces de *Vespidae*. Schwarz en 1931 rapporte l'existence d'une division du travail entre constructeurs, fourrageurs d'eau et fourrageurs de pulpes chez les *Polybia occidentalis*. En 1970, Naumann montre que les ouvrières de *Protopolybia acutiscutis* tendent à exécuter les tâches relatives à la construction durant leur première semaine avant de patrouiller à la surface du nid et dans ses environs pendant à peu près une semaine. Par la suite, elles volent hors du nid sans effectuer de fourragement au départ pour ensuite récolter dans l'ordre de l'eau, de la pulpe, puis du nectar et enfin des proies.

Chez *Protopolybia exigua* et *Agelaia pallipes* au sud du Brésil, Simoes en 1977 montre que ces deux espèces exhibent un polyethisme basé sur l'âge des ouvrières. Ces travaux suggèrent que les ouvrières en vieillissant transforment peu à peu leurs activités en des comportements qui seront de moins en moins en relation avec le couvain. Ainsi, de 6 à 10 jours, les ouvrières passent le plus clair de leur temps au niveau du gâteau. De 11 à 15 jours, elles se trouvent sur les murs et sur le sol formé par les cavités du nid. Au-delà de 15 jours, elles fourragent.

Chez les *Metapolybia*, les premiers jours de la vie des ouvrières sont caractérisés par une période d'inactivité durant laquelle elles sont occasionnellement attaquées et dominées physiquement par les reines. A l'âge de 6 à 10 jours, elles commencent les activités de construction du nid et d'apport alimentaire au couvain. Entre 10 et 15 jours, elles commencent à fourrager (Forsyth, 1978 ; West-Eberhard 1978b, 1981).

Chez *Polybia occidentalis*, des travaux montrent que cette forme de polyethisme existe (Forsyth 1978, Jeanne et al. 1988). Une étude montre qu'à l'âge moyen de 19,6 jours, les ouvrières passent du travail au nid à une activité de collecte de matériaux. Une seconde étude fixe cet âge de transition à 25,7 jours (Jeanne et al. 1988). Bien que cet âge de transition varie entre 6 et 40 jours, les auteurs ont noté que le changement se fait de façon brutale. Ainsi, il existe pour le moins deux castes en relation avec l'âge des individus chez *Polybia occidentalis*. La première caste concerne les ouvrières au nid qui sont engagées dans la construction, la maintenance du nid, la défense et l'alimentation du couvain. La seconde caste correspond aux fourrageuses qui collectent pulpe, proies, eau et nectar. Pour cette espèce, il semble exister une troisième caste qui possède comme caractéristique de compter des individus qui s'intéressent presque exclusivement au couvain, mais l'observation du comportement des individus au nid est rendue difficile par la présence d'une enveloppe protectrice, aussi l'existence de cette caste n'a jamais pu être prouvée. De même, la possibilité d'une spécialisation dans la collecte des matériaux pour les fourrageuses suivant leur âge n'a pas été étudiée.



## B) Protocoles expérimentaux :

Nous abordons dans ce chapitre deux parties complémentaires qui sont respectivement la caractérisation et le catalogue des items comportementaux qui apparaissent sur les nids de *Megapolistes olivaceus* de Geer, ainsi que l'étude du système de caste dans cette espèce. Ces deux points ont nécessité l'application des protocoles suivant.

- **Etude des items comportementaux apparaissant au nid**

### **Zones d'études**

Les mesures ont été effectuées sur des colonies localisées à l'Université de la Réunion. Ces colonies correspondent à des structures (nids et population) collectées au début du cycle de développement dans le milieu naturel et réimplantées au niveau de poutres sous le toit d'un amphithéâtre. Seules les colonies exhibant des signes d'activités (prédation, construction et émergence de nouveaux individus) ont été retenues pour cette étude.

### **Description du matériel utilisé**

Les colonies sont collectées au crépuscule afin de capturer un maximum d'individus avec le nid. Chaque individu capturé avec le nid est marqué à l'aide d'un vernis coloré au niveau du thorax. Les couleurs utilisées sont différentes suivant la colonie d'appartenance. Dans le but de vérifier si les activités de construction se poursuivent, les alvéoles sont elles aussi émarginées à l'aide d'un vernis coloré.

Les nids sont collés au niveau de leur pédicelle à une pièce cartonnée carré. Cette pièce cartonnée porte des autocollants double face qui permettent de fixer l'ensemble de la structure aux poutres de l'amphithéâtre. Les nids et leur population sont fixés de nuit pour éviter la fuite des imagos.

L'observation des colonies débute environs 1 mois après leurs mises en place et ce uniquement pour celles qui sont actives (signe d'activité et nouvelles naissances). Les individus nouveau-nés sont facilement différenciables des individus d'origines puisqu'ils ne sont pas marqués.

La collecte de données se fait par le biais d'un magnétophone (Sony, TCM-S63) couplé à un chronomètre ayant une fonction de compte à rebours.

### Collecte des données

Nous avons pu observer le comportement des individus sur 12 nids. Les colonies ont été observées durant la phase ouvrière à différents moments de la journée. Dans le but de caractériser les différents comportements qui apparaissent sur le nid, nous observons les différents nids par période de 10 minutes. Nous commençons par identifier les différents comportements qui peuvent apparaître sur un nid, puis une fois ces divers comportements recensés, nous mesurons le temps que les divers individus passent à l'exprimer. Ces mesures sont enregistrées sur des bandes magnétiques qui sont dépouillées par la suite.

### Variables mesurées

- Catalogue des différents comportements apparaissant sur les nids
- Durée des comportements

- Etude du système de castes

### Zones d'études

L'étude se fait sur les mêmes colonies utilisées lors de l'identification et la caractérisation des différents items comportementaux pouvant apparaître sur un nid.

### Collecte des données

Dans le cadre de cette étude, nous nous attachons à déterminer la manière dont se répartissent les diverses tâches parmi les individus. Dans ce cas bien précis, nous mesurons les divers comportements qu'un individu pourra exhiber durant une période de 5 minutes. Les individus n'étant pas identifiables par des marquages particuliers, nous choisissons d'observer 3 individus au hasard sur le nid. Sur ces trois individus, 2 seront choisis lorsqu'ils stationnent au nid et le troisième lorsqu'il entre au nid après avoir fourragé.

Les contraintes imposées par cette méthodologie nous ont obligées à ne garder que 28 individus stationnant au nid et 10 individus y entrant. En effet, les autres individus observés n'entraient pas dans le critère temps d'observation préétabli.

### Variables mesurées

- Items comportementaux exhibés par les individus
- Durée des items comportementaux pour chaque individu

## C) Résultats :

- Catalogue et caractérisation des comportements du *Megapolistes olivaceus* de Geer

### Lorsque les guêpes stationnent au nid

L'observation des items comportementaux exprimés par les guêpes lorsqu'elles stationnent au nid a permis de mettre en évidence 46 comportements que nous avons regroupés dans les 6 catégories suivantes :

- SM : Regroupement des divers comportements pouvant être définis comme une activité de marche pour l'individu.
- SI : Regroupement des diverses formes comportementales permettant de définir un individu comme étant immobile.
- IC : Comportements associés au couvain.
- IA : Comportements liés aux interactions entre adultes.
- TC : Diverses formes de toilettage qu'il est possible de retrouver chez un individu.
- MP : Regroupement des comportements qui correspondent à des mouvements particuliers tels que l'alimentation, les sorties et les entrées sur le nid (dans des conditions bien particulières car il s'agit d'individus stationnant au nid), les mouvements relatifs à une partie du corps, les mouvements brusques ou encore les mouvements de rotation sur le nid.

Nous allons dans ce qui suit caractériser les 46 comportements observés chez les guêpes réunionnaises selon les 6 catégories que nous venons de définir. Ces 6 catégories ont pu être définies grâce aux travaux de Gadagkar & Joshi (1983) et de Theraulaz et al (1990, 1991) respectivement chez les *Ropalidia marginata* Lep. et les *Polistes dominulus* Christ.

- Comportements rattachés à la catégorie SM :

L'observation des individus montre que 6 items comportementaux relevés durant notre étude pourront être intégrés à cette catégorie. Le premier de ces items que nous avons appelé MARCHE sert à désigner le déplacement d'un individu sur différents endroits du nid quand ces derniers n'ont pas été identifiés. Lorsque nous identifions la zone de déplacement de l'animal, il apparaît 3 nouveaux items comportementaux qui sont : MARCHE AU DOS DU NID, MARCHE SUR LE COTE DU NID et MARCHE AU NIVEAU DU GATEAU. En plus de ces zones de déplacement, nous avons observé deux autres comportements qui s'exécutent au niveau du gâteau et qui correspondent à des déplacements : PASSE SUR UN OPERCULE et PASSE SUR UNE LOGE.

Le tableau 25 décrit les caractéristiques statistiques de ces divers comportements. Il donne des informations concernant la nature du comportement, le nombre d'individus qui l'ont exhibé, le nombre de fois où ces comportements sont apparus, la fréquence moyenne à laquelle ils apparaîtront chez les divers individus et la durée moyenne (additionnée de son intervalle de confiance à 95 %) d'exhibition.

**Tableau 25**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie SM

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
MARCHE	10	28	2,80	6"64 ± 2"45
MARCHE AU DOS	7	12	1,71	10"98 ± 3"54
MARCHE SUR COTE	10	28	2,80	6"28 ± 2"10
MARCHE AU GATEAU	22	149	6,77	7"26 ± 1"67
PASSE SUR OPERCULE	3	10	3,33	8"98 ± 2"43
PASSE SUR LOGE	6	13	2,16	8"05 ± 0"65

- Comportements rattachés à la catégorie SI :

L'immobilité des individus pourra se traduire par 5 items comportementaux. Le premier d'entre eux sert à décrire un individu immobile lorsque sa position n'a pas été définie lors de l'observation. Les 4 autres décrivent l'immobilité des individus tout en précisant leurs positions sur le nid. Nous aurons ainsi : IMMOBILE, IMMOBILE AU DOS DU NID, IMMOBILE SUR

LE COTE DU NID, IMMOBILE AU GATEAU et IMMOBILE SUR UN OPERCULE. Le tableau 26 résume les caractéristiques statistiques de ces différents comportements.

**Tableau 26**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie SI

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
IMMOBILE	15	71	4,73	22"60 ± 12"71
IMMOBILE AU DOS	5	9	1,8	20"05 ± 11"86
IMMOBILE SUR COTE	4	16	4,00	41"42 ± 23"21
IMMOBILE AU GATEAU	9	47	5,22	20"81 ± 13"92
IMMOBILE SUR OPERCULE	3	9	3,00	56"64 ± 31"37

- Comportements rattachés à la catégorie IC :

5 items comportementaux pourront être directement rattachés aux interactions intervenant entre les individus et le couvain, que ce soit directement ou indirectement. Ces items sont les suivants :

- TOUCHE LOGE AVEC ANTENNE : les individus entrent rapidement les antennes à l'intérieur des cellules.
- VISITE LES ALVEOLES : les individus entrent à l'intérieur des cellules. Ils peuvent selon les cas nourrir les larves ou encore prélever des substances auprès de ces dernières. La discrimination entre ces deux activités nécessite la mise en place d'un parallèle entre l'activité des guêpes sur le nid et l'activité des guêpes qui y arrivent en étant chargées en nutriments. Nous tenterons par la suite de séparer et donc de caractériser ces deux activités.
- VISITE OPERCULE : les individus entrent à l'intérieur des cellules anciennement operculées, probablement pour visiter le nouveau couvain qu'elles portent. Toutefois, certaines de ces cellules étaient vides de toutes présences larvaires.
- PALPE OPERCULE : les individus s'attardent sur des cellules operculées et les palpent du bout des antennes.

- LECHE OPERCULE : les individus stationnent au niveau des cellules operculées et les lèchent.

Les caractéristiques relatives à l'ensemble de ces comportements sont rapportées dans le tableau 27.

**Tableau 27**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie IC

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
TOUCHE LOGE	10	28	2,80	3"44 ± 2"76
VISITE ALVEOLE	7	12	1,71	2"78 ± 0"93
VISITE OPERCULE	10	28	2,80	0"68 ± 0"19
PALPE OPERCULE	22	149	6,77	7"80 ± 3"09
LECHE OPERCULE	3	10	3,33	39"12 ± 1"45

- Comportements rattachés à la catégorie IA :

La description des interactions que peuvent entretenir les guêpes entre elles se fera par le biais des 6 items comportementaux suivants :

- TROPHALLAXIE : acte par lequel un individu régurgite le contenu de son jabot à un autre individu. Ce comportement est généralement assimilé à un échange alimentaire d'un individu donneur à un individu receveur.
- PARTAGE DE BOULETTE ALIMENTAIRE : ce comportement est généralement exprimé entre une guêpe arrivant au nid avec une proie réduite sous forme de boulette et une résidente. Cette boulette alimentaire sera par la suite redistribuée au couvain.
- RENCONTRE : cet item sera utilisé à chaque fois que des guêpes entrent en contact.
- RECEPTION : acte exhibé par un individu qui se dirige vers une guêpe entrant au nid.
- CONTACT ANTENNE : sert à décrire des individus qui se rencontrent et dont un au moins utilise ses antennes pour palper l'autre.

- MOUVEMENT LIE A UN COMPAGNON DE NID : Il s'agira ici de la description d'un mouvement exhibé par un individu, allant du sursaut à la marche, lorsqu'il est possible d'y inclure la présence d'un second individu en tant qu'élément déclencheur évident.

Le tableau 28 caractérise ces divers items comportementaux.

**Tableau 28**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie IA

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
TROPHALAXIE	8	13	1,62	5"08 ± 1"39
PARTAGE BOULETTE	6	9	1,50	3"84 ± 1"26
RENCONTRE	7	12	1,71	2"99 ± 0"98
RECEPTION	4	8	2,00	5"90 ± 2"28
CONTACT ANTENNE	6	6	1,00	1"87 ± 0"46
MOUVEMENT LIE A COMPAGNON DE NID	10	18	1,80	7"90 ± 5"80

- Comportements rattachés à la catégorie TC :

L'acte de toilette est un comportement fréquent pour une majorité d'insectes. Nous avons pu observer chez les guêpes réunionnaises 9 items comportementaux qui seront à placer dans cette catégorie. Ces items sont :

- TOILETTE : cet item sert à décrire l'ensemble des comportements de toilette chez l'animal, lorsque la partie concernée n'a pas été définie.
- TOILETTE PATTE ARRIERE : cet item décrit un animal qui se frotte les pattes arrières l'une contre l'autre tout en restant immobile au niveau du nid.
- TOILETTE PATTE AVANT : l'animal se nettoie les pattes avant à l'aide de ses mandibules.
- TOILETTE ABDOMEN : l'animal frotte ses pattes arrières le long de son abdomen.
- TOILETTE THORAX : l'animal se frotte les pattes avant sur le thorax.

- TOILETTE AILE : l'animal se sert de son abdomen en tant que support pour pouvoir s'y frotter les ailes à l'aide de ses pattes arrières.
- TOILETTE ANTENNE : les antennes seront frottées à l'aide des pattes avant dans un mouvement qui les plaquera sur la face avant de la tête de l'animal.
- TOILETTE MANDIBULE : la guêpe se sert de ses pattes avant pour se frotter les mandibules.
- TOILETTE TETE : l'animal se frotte la tête à l'aide de ses pattes avant.

Le tableau 29 donne les caractéristiques relatives à ces différents items comportementaux.

**Tableau 29**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie TC

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
TOILETTE	4	5	1,25	27"51 ± 17"59
TOILETTE PATTE ARRIERE	7	14	2,00	17"09 ± 9"15
TOILETTE PATTE AVANT	6	7	1,17	17"32 ± 1"34
TOILETTE ABDOMEN	4	5	1,25	30"64 ± 17"91
TOILETTE THORAX	2	2	1,00	23"43 ± 19"43
TOILETTE AILE	4	5	1,25	13"31 ± 8"50
TOILETTE ANTENNE	9	17	1,89	13"60 ± 7"75
TOILETTE MANDIBULE	2	2	1,00	7"20 ± 3"09
TOILETTE TETE	3	4	1,33	35"17 ± 19"57

- Comportements rattachés à la catégorie MP :

Cette catégorie compte 15 items comportementaux qui peuvent se regrouper en 6 sous-catégories. La notion de sous-catégorie, dans ce cadre bien précis, est utilisée pour désigner des comportements qui ont été rarement observés chez les individus. Nous aurons ainsi les sous-catégories suivantes :



- ALIMENTATION (ALIM) :

- MALAXE : l'animal tient en bouche une proie sous forme de boulette qu'il mâche en la tournant à l'aide de ses pattes avants.
- JETTE GOUTTE : Ce comportement apparaît souvent après une série de visites aux cellules. L'aspect fonctionnel de ce comportement reste d'ordre spéculatif. Il peut s'agir tout aussi bien d'un rejet du surplus de nutriments obtenu auprès des larves ou encore d'un rejet du surplus de nutriments restant après distribution des aliments aux larves. Il peut aussi s'agir d'un nettoyage des cellules.

- HORS NID (HN) :

- S'ENVOLE : décrit le départ de la guêpe hors du nid.
- SE POSE (a) : décrit l'arrivée d'une guêpe sur le nid, mais uniquement lorsqu'elle a quitté le nid peu de temps avant et qu'elle a volé dans les environs immédiats de la structure sans chercher à collecter du matériel.

- MOUVEMENT ROTATION (MVTROT) :

- TRAVAIL SUR LOGE : L'individu est plus ou moins immobile, tournant de temps en temps sur lui-même et semble travailler à la construction sur les cellules.
- TOURNE : là aussi l'individu semble être en contact direct avec la structure cartonnaire, vraisemblablement occupé à un travail de construction. Comme pour l'item précédent, l'individu tourne sur lui-même mais assez rapidement en faisant des quarts de tour. Ce comportement interviendra sur les différentes faces du nid.
- ROTATION LENTE : il s'agit ici d'un comportement continu exprimé par l'individu qui tourne tout doucement sur le nid. Nous n'en avons pas la signification.

- MOUVEMENT BRUSQUE (MVTBRUSQ) :

- SECOUE LES AILES : l'animal se déplace ou se tient immobile en ayant des mouvements brusques et saccadés des ailes.
- ALERTE : où l'animal se tient immobile au niveau du nid avec pour le moins les antennes tendues et pour le plus, les ailes écartées et les pattes tendues en association avec les antennes qui restent tendues.

Cette position est caractéristique d'une guêpe sur le point de s'envoler pour défendre la colonie, et est d'ailleurs toujours observée lorsque le nid est dérangé.

- MOUVEMENT APPENDICE (MVTAPP) :

- TAPOTE ANTENNE : L'individu en marchant sur le nid ou en y étant immobile pourra être observé tapotant la structure à l'aide de ses antennes.
- BOUGE PATTE : l'animal est généralement immobile et tapote le nid avec ses pattes.
- BOUGE ANTENNE : tout en se tenant immobile, l'animal présente des mouvements brusques au niveau de ses antennes.
- IMMOBILE AVEC UN MOUVEMENT DES AILES : ce comportement décrit un individu totalement immobile au nid qui monte et descend ses ailes rythmiquement. Ce mouvement de battement des ailes pris indépendamment du caractère immobile de l'animal durera en moyenne 0"46.
- IMMOBILE AVEC UN MOUVEMENT DE L'ABDOMEN : il s'agit là aussi d'un comportement décrivant un individu immobile au niveau du nid, avec pour seul mouvement des contractions rythmiques de son abdomen dont la durée caractéristique n'a pu être mesurée.

- MOUVEMENT :

- MOUVEMENT : cet item comportemental sert à décrire les mouvements qui n'ont pas été définis et que l'animal peut avoir alors qu'il est immobile.

Ces comportements sont caractérisés par le tableau 30.

**Tableau 30**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie MP

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
MALAXE	6	12	2,00	56"52 ± 10"81
JETTE GOUTTE	4	5	1,25	1"00 ± 0"40
SE POSE (a)	5	5	1,00	4"19 ± 0"13
S'ENVOLE	5	5	1,00	3"54 ± 0"11
TRAVAILLE SUR LOGE	6	6	1,00	16"82 ± 5"58
TOURNE	11	37	3,36	6"26 ± 2"82
ROTATION LENTE	6	8	1,33	38"61 ± 5"06
SECOUE AILE	2	2	1,00	3"48 ± 1"63
ALERTE	8	14	1,75	18"56 ± 9"84
TAPOTE ANTENNE	2	2	1,00	2"92 ± 1"12
BOUGE PATTE	6	6	1,00	2"27 ± 0"57
BOUGE ANTENNE	3	3	1,00	3"70 ± 1"49
IMMOBILE AVEC MOUVEMENT DES AILES	6	13	2,17	50"16 ± 11"78
IMMOBILE AVEC MOUVEMENT DE L'ABDOMEN	6	6	1,00	94"97 ± 14"41
MOUVEMENT	10	25	2,50	3"56 ± 1"36

**Lorsque les guêpes entrent au nid**

Nous nous intéressons ici à des individus qui retournent au nid être allés fourrager. Ces derniers sont facilement différenciables des individus décrit précédemment comme s'envolant puis se reposant sur le nid, car ils doivent tous pour revenir au nid, après fourragement, voler sur une dizaine de mètres sous l'amphithéâtre avant de pouvoir se poser.

Dans ce cas précis, il s'agira d'observer l'individu entrant le plus longtemps possible pour pouvoir enregistrer les divers comportements exhibés. En ne gardant que les individus qui ont pu être observés durant au moins 1 minute avec un temps maximum d'observation fixé à 10 minutes, 14 guêpes ont été retenues.

L'observation de ces guêpes montre que sur les 46 items comportementaux relevés précédemment, seul 28 d'entre eux subsistent. Nous allons donc pour chaque catégorie définie pour les individus stationnant au nid donner uniquement les tableaux permettant de caractériser ces items comportementaux car il n'y a pas apparition de nouveaux comportements.

- **Comportements rattachés à la catégorie SM :**

Les items comportementaux PASSE SUR UN OPERCULE et PASSE SUR UNE LOGE n'ont pas été relevés chez les guêpes qui entrent au nid. Cette catégorie ne compte plus que 4 items comportementaux dont les caractéristiques sont données par le tableau 31.

**Tableau 31**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie SM

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
MARCHE	7	33	4,71	8"59 ± 5"31
MARCHE AU DOS	5	12	2,40	5"75 ± 2"34
MARCHE SUR COTE	8	17	2,12	10"42 ± 6"04
MARCHE AU GATEAU	10	63	6,30	8"71 ± 4"88

- Comportements rattachés à la catégorie SI :

Le comportement IMMOBILE SUR UN OPERCULE disparaît de cette catégorie. Il ne reste donc plus que 4 items comportementaux dans cette catégorie dont les caractéristiques sont présentées dans le tableau 32.

**Tableau 32**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie SI

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
IMMOBILE	8	32	4,00	12"58 ± 4"08
IMMOBILE AU DOS	4	6	1,50	71"84 ± 42"90
IMMOBILE SUR COTE	7	17	2,43	26"97 ± 16"61
IMMOBILE AU GATEAU	2	3	1,50	3"33 ± 1"03

- Comportements rattachés à la catégorie IC :

Dans la catégorie concernant les interactions pouvant exister entre le couvain et les adultes, il ne reste que deux items comportementaux. Les comportements tel que VISITE OPERCULE, PALPE OPERCULE ou encore LECHE OPERCULE ont disparus. Le tableau 33 donne les caractéristiques des deux items comportementaux restants.

**Tableau 33**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie IC

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
TOUCHE LOGE	6	16	2,66	3"05 ± 1"77
VISITE ALVEOLE	14	93	6,64	4"44 ± 1"03

- Comportements rattachés à la catégorie IA :

Dans cette catégorie s'intéressant aux interactions existantes entre adultes, seul le comportement PARTAGE BOULETTE n'est pas apparu. Le tableau 34 donne les caractéristiques des 5 autres items comportementaux relevés.

**Tableau 34**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie IA

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
TROPHALAXIE	6	12	2,00	6"74 ± 2"94
rencontre	5	12	2,40	4"13 ± 2"74
RECEPTION	2	3	1,50	10"73 ± 5"14
CONTACT ANTENNE	2	2	1,00	2"20 ± 0"93
MOUVEMENT LIE A COMPAGNON DE NID	5	6	1,20	13"91 ± 8"53

- Comportements rattachés à la catégorie TC :

Concernant les comportements relatifs au toilettage de la guêpe, les items TOILETTE THORAX et TOILETTE TETE n'apparaissent pas durant les 10 minutes suivant l'arrivée des individus au nid. Le tableau 35 présente donc les caractéristiques des 7 items comportementaux restants.

**Tableau 35**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie TC

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
TOILETTE	8	10	1,25	3"36 ± 0"41
TOILETTE PATTE ARRIERE	7	14	2,00	21"02 ± 8"72
toilette patte avant	5	5	1,00	15"24 ± 6"24
TOILETTE ABDOMEN	2	2	1,00	3"68 ± 0"75
TOILETTE AILE	7	7	1,00	15"66 ± 7"76
TOILETTE ANTENNE	5	7	1,40	5"36 ± 3"24
TOILETTE MANDIBULE	2	2	1,00	29"91 ± 18"46

- Comportements rattachés à la catégorie MP :

Sur les 15 comportements répertoriés chez les individus stationnant au nid dans la catégorie MP, 9 disparaissent. Ainsi dans les 6 sous-catégories définies auparavant nous retrouverons les comportements MALAXE pour la sous-catégories ALIM, SE POSE pour la sous-catégorie HN, TOURNE pour la sous-catégorie MVTROT, ALERTE pour la sous-catégorie MVTBRUSQ, BOUGE ANTENNE pour la sous-catégorie MVTAPP et enfin MOUVEMENT pour la dernière sous-catégorie. Il nous faut remarquer que, dans ce cas, l'item comportemental SE POSE sert à décrire une guêpe qui entre au nid après fourragement.

Le tableau 36 donne les caractéristiques statistiques des 6 items comportementaux restant dans la catégorie MP.

**Tableau 36**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie MP

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
MALAXE	2	2	1,00	15"33 ± 8"99
SE POSE	12	12	1,00	4"22 ± 1"50
TOURNE	3	11	3,67	4"75 ± 2"68
ALERTE	2	2	1,00	1"86 ± 1"20
BOUGE ANTENNE	5	5	1,00	7"44 ± 4"53
MOUVEMENT	2	2	1,00	6"15 ± 3"96

- **Mise en évidence d'un système de caste comportementale chez les *M. olivaceus* de Geer**

De façon générale, les individus appartenant aux sociétés d'insectes présentent des différenciations entre eux qui reflètent la façon dont les tâches collectives sont organisées. Pour les espèces où ces différenciations sont les plus développées, il y a apparition de différences morphologiques permettant de regrouper facilement les individus suivant leurs castes. Ces différences morphologiques ont en général une valeur fonctionnelle. Le genre *Polistes* est caractérisé comme un genre comptant des espèces eusociales avec des sociétés relativement simples où il n'existe pas de différenciations morphologiques entre les femelles adultes. Dans ce genre, le rôle que peut jouer un individu particulier dans la société est relativement flexible. Cependant, cette capacité à exhiber un large spectre comportemental pour les individus formant le groupe social n'implique pas que tous les individus montrent le même comportement à un temps donné. Au contraire, l'analyse de sociétés de guêpes dites primitives montre l'existence d'une variété de profils comportementaux qui ont tendance à persister en l'absence de bouleversements sociaux majeurs (Gadagkar & Joshi, 1983).

La mise en évidence de ces profils comportementaux a pu se faire par l'utilisation de techniques d'analyses multidimensionnelles appliquées aux divers comportements qu'exhibent les individus.

Nous allons dans le cadre de notre étude appliquer une méthode déjà utilisée pour deux espèces de guêpes dites primitives (*Ropalidia marginata* Lep. ; Gadagkar & Joshi, 1983 et *Polistes dominulus* Christ ; Theraulaz et al, 1990, 1991) et qui a permis de différencier des groupes d'individus en fonction de leur profil comportemental.

Cette méthode nécessite 3 étapes après la mise en évidence des divers comportements qui sont exhibés par les individus. La première de ces étapes correspond à une analyse en composante principale appliquée à l'ensemble des individus qui seront caractérisés par le temps total qu'ils passent dans les diverses catégories comportementales que nous avons définies précédemment. Cette méthode statistique qui est essentiellement descriptive permet la création d'un nouvel ensemble de variables non corrélées qui pourront au mieux faire apparaître les différences qui existent entre les individus. Son objectif est de présenter, sous une forme graphique, le maximum de l'information contenu dans les données que nous avons recueillies en milieu naturel. Le principe de l'analyse en composante principale (ACP) est de représenter les individus dans «un espace à  $p$  dimensions» à partir d'une série de combinaisons linéaires des « $p$  variables» qui permettront de les définir. Cette méthode a été



développée par K. Pearson (1901) et H. Hotelling (1933) au début du siècle, mais n'a pu être vérifiée que depuis les années 1960 avec l'avènement des ordinateurs.

Une fois l'ACP exécutée, il est alors possible de passer à la seconde étape de notre méthode d'analyse qui consiste en une classification hiérarchique des individus à partir des nouvelles variables obtenues (appelées aussi facteurs ou composants) par la méthode précédente. Cette seconde méthode nous permet de visualiser sur un arbre hiérarchique les différents groupes présents au sein de notre échantillon.

A ce niveau de l'étude, il devient possible de caractériser les différents groupes obtenus en se basant sur les caractéristiques statistiques des variables comportementales appartenant aux différents individus et de déterminer ainsi les profils comportementaux correspondant à chacun de ces groupes.

Cette méthodologie est appliquée sur les 38 individus (aussi bien entrant qu'y stationnant) pris au hasard sur 12 nids différents qui ont pu être observés durant 300 secondes complètes. Les variables sélectionnées lors de cette étude correspondent aux 5 premières catégories définies précédemment, c'est à dire SI, SM, TC, IA et IC. Les sous-catégories, mis à part HN, appartenant à la catégorie MP sont utilisées en tant que variables supplémentaires pour l'établissement de l'ACP, c'est à dire qu'elles n'entrent pas en jeu pour la formation des nouvelles variables. Ce choix de variables se base sur le nombre d'individus qui sont rencontrés dans chacun des comportements observés. L'addition de la sous-catégorie HN à l'ensemble des variables principales qui serviront à la composition des facteurs est en relation avec le fait que cette sous-catégorie caractérise tous les individus qui entreront au nid.

### **Résultat de l'analyse en composantes principales :**

L'application d'une analyse en composantes principales à nos 38 individus montre que ces derniers se répartissent sur l'ensemble du plan principal (qui correspond au plan formé par les axes 1 et 2) qui est présenté par la figure 19.

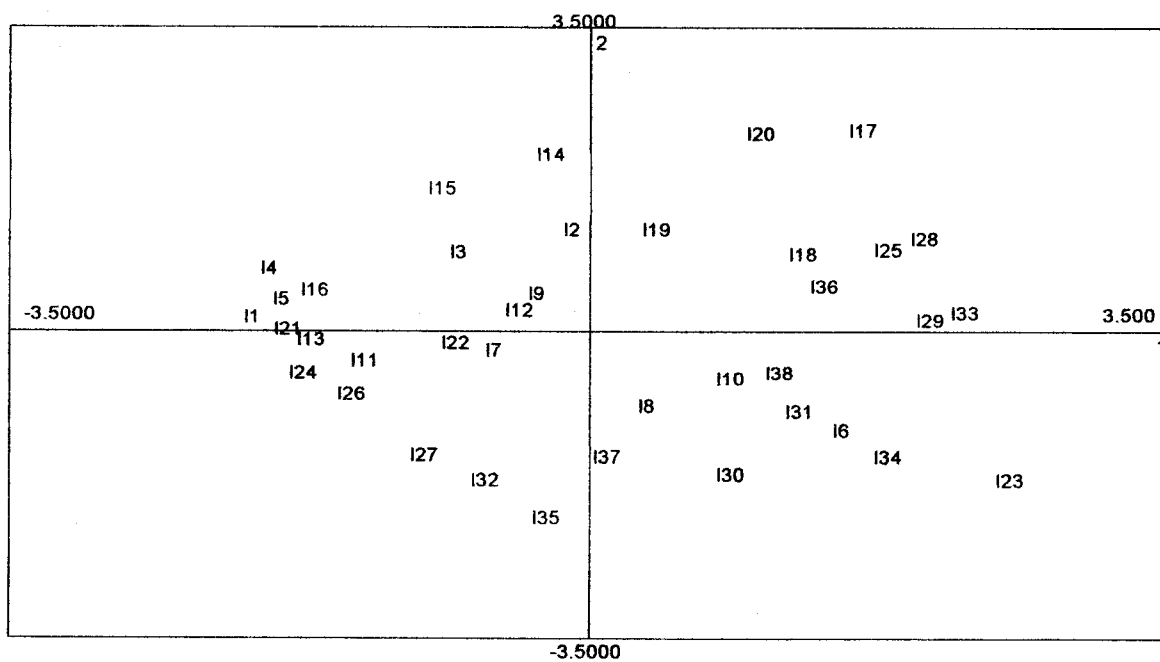
L'observation des valeurs propres montre que les 3 premiers facteurs expliquent près de 70% de la variance totale des individus, ce qui nous amène à admettre que ces 3 premiers axes permettront de traduire suffisamment les relations existantes entre les diverses variables. La figure 20 présente les résultats relatifs aux valeurs propres.

Le tableau 37 donne les contributions et les coordonnées des variables pour les 3 axes retenus et la figure 21 représente le cercle de corrélation avec le positionnement des variables dans le plan principal.

L'analyse de ces données montre que l'axe 1 permet de séparer les individus en fonction de leurs activités ou de leurs non-activités, alors que l'axe 2 s'attache à distinguer le type d'activités que pourront avoir les individus. Ainsi, il est possible de remarquer que l'axe 2 oppose les catégories toilettes corps (TC) et interactions adultes (IA) aux catégories somme marche (SM), interactions couvain (IC) et hors nid (HN). L'axe 3 que nous n'avons pas représenté séparera quant à lui les catégories HN, IC et SM des catégories TC et IA.

**Figure 19**

Répartition des individus dans le plan principal généré par l'ACP



**Figure 20**

Pourcentage d'inertie totale expliqué par les différents axes (#) générés par l'ACP

#	Valeur Propre	Pourcent	Cumul
1	1.8824	31.37	31.37
2	1.2913	21.52	52.90
3	0.8846	14.74	67.64
4	0.8158	13.60	81.24
5	0.7368	12.26	93.50
6	0.3900	6.50	100.00

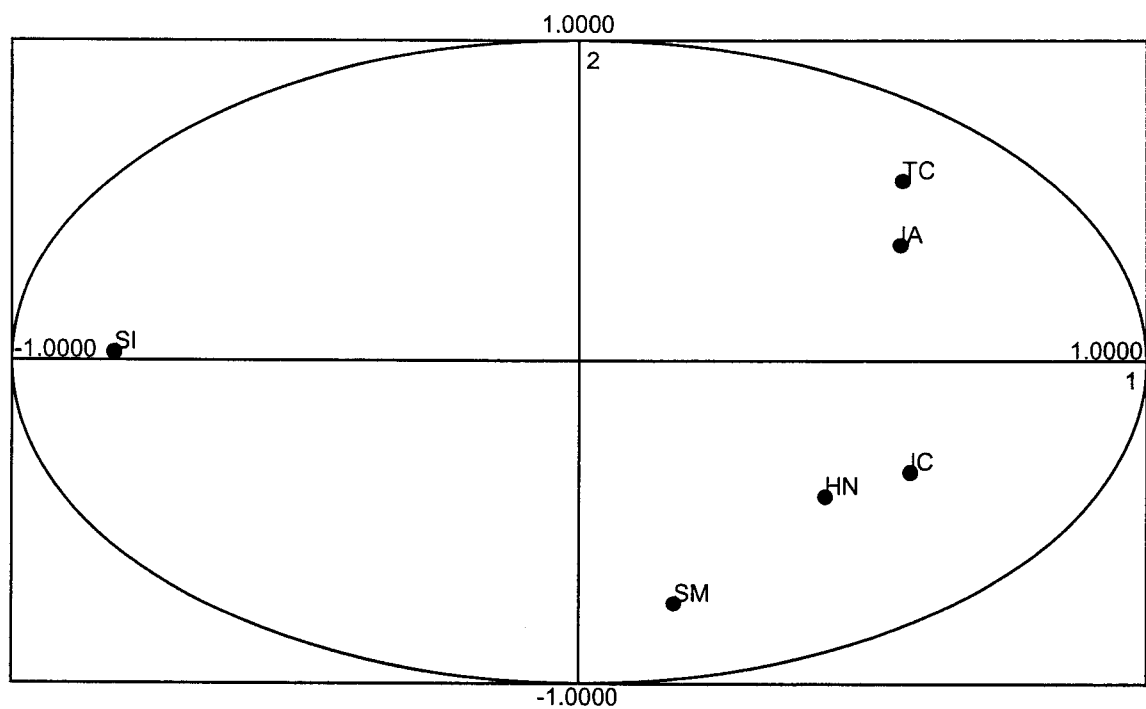
**Tableau 37**

Contributions et coordonnées des variables principales sur les 3 axes retenus

	Axe 1		Axe 2		Axe 3	
	coordonné	contribution	coordonné	contribution	coordonné	contribution
SM	0.16829	0.01504	-0.74413	0.42882	-0.53236	0.32036
SI	-0.81992	0.35713	0.02772	0.00060	0.27135	0.08323
IC	0.58552	0.18212	-0.34022	0.08964	0.25619	0.07419
IA	0.56759	0.17114	0.36398	0.10259	-0.26088	0.07693
TC	0.57095	0.17317	0.56308	0.24554	0.06561	0.00487
HN	0.43687	0.101139	-0.41413	0.13281	0.62418	0.44041

**Figure 21**

Projections des variables dans le cercle de corrélation du plan principal



A partir de cette analyse en composantes principales, il est possible d'obtenir les coordonnées de nos individus dans le nouvel espace créé par les trois axes et d'y appliquer une classification hiérarchique des individus en fonction de ces 3 nouveaux facteurs.

### **Classification hiérarchique des individus :**

Nous reprenons la méthode de classification hiérarchique utilisée par Gadagkar et Joshi en 1983. Il s'agit de la méthode d'agrégation : «single linkage algorithm» avec application de la mesure des corrélations de Pearson pour déterminer les similarités entre individus. Cette classification se fera en utilisant les nouvelles coordonnées obtenues pour les individus dans l'espace créé par les axes 1, 2 et 3 générés par l'analyse en composantes principales. La figure 22 donne le résultat de la classification hiérarchique.

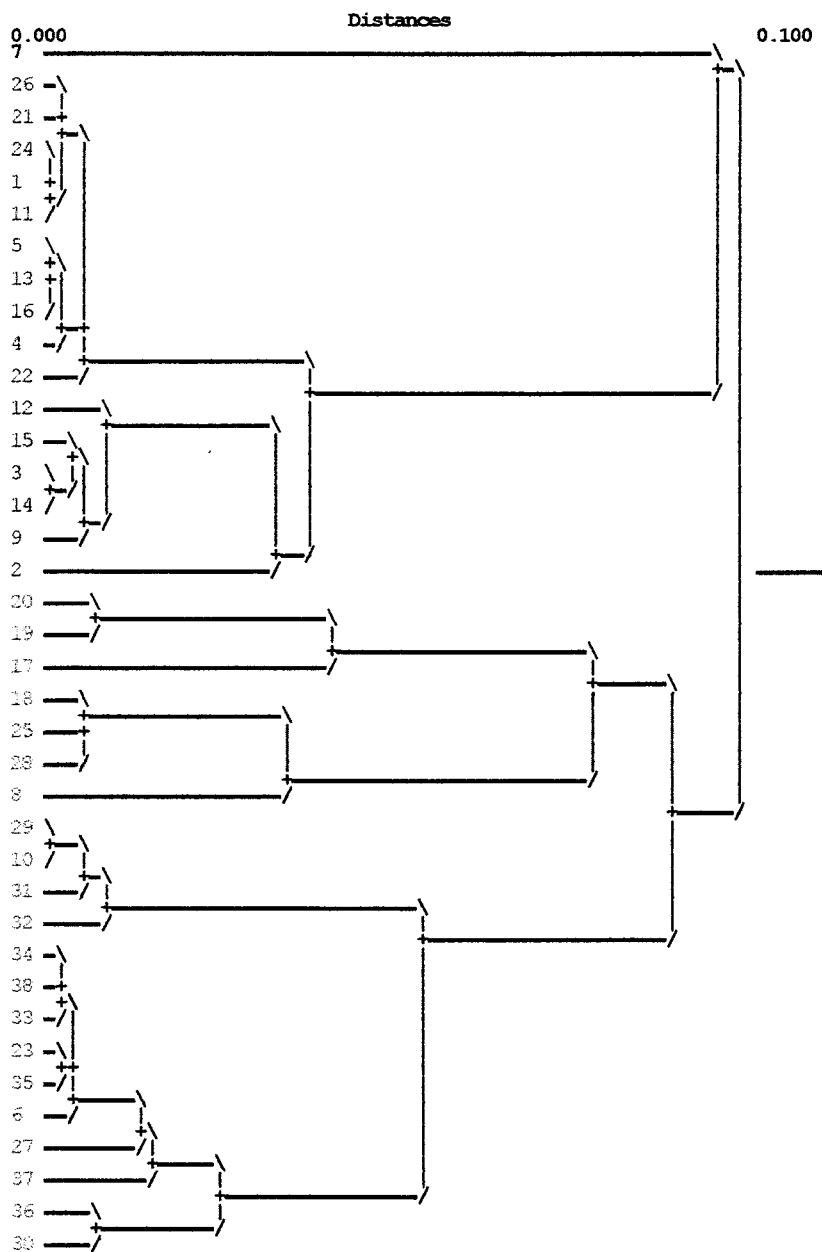
Cette méthode de classification met en évidence la présence de 3 groupes au sein de la population des 38 individus testés. La question concerne maintenant la répartition de ces individus dans le plan principal formé par l'analyse des composantes principales. En effet, en revenant à cette première analyse et en y faisant figurer les divers groupes d'individus existant, il devient possible de définir les profils comportementaux des différents groupes mis en évidence.

La figure 23 présente la répartition de ces différents groupes dans le plan principal généré par l'ACP. Nous y avons rajouté le cercle de corrélation, où se projettent les variables, qui nous permettra de visualiser plus facilement les profils comportementaux intrinsèques à ces 3 groupes.

Dans le but d'individualiser ces groupes, nous avons utilisé le même code coloré que celui rencontré au niveau de l'arbre hiérarchique, c'est à dire que les individus représentés en rouge appartiennent au groupe 1, les individus représentés en vert au groupe 2 et les individus représentés en bleu au groupe 3.

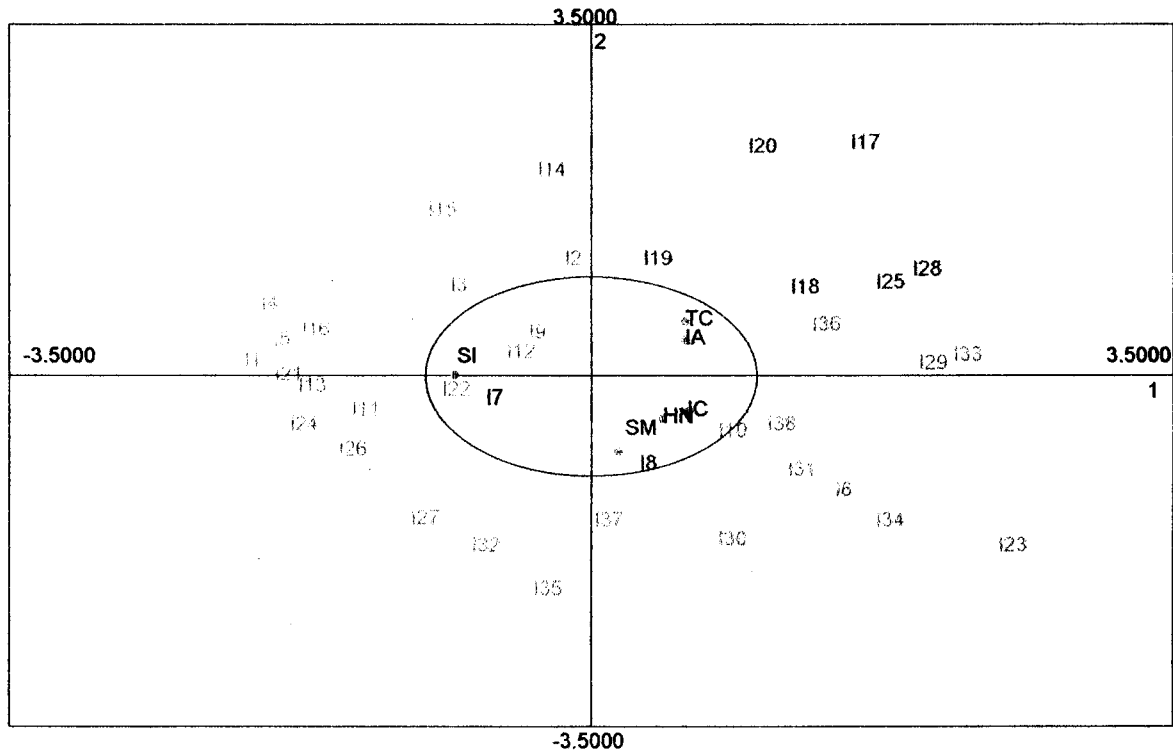
**Figure 22**

Arbre de classification hiérarchique avec mise en évidence des différents groupes



**Figure 23**

Visualisation des groupes d'individus dans le plan principal généré par l'analyse en composantes principales



Le couplage des résultats de l'analyse en composantes principales et de la classification hiérarchique montre que les individus appartenant au groupe 1 (individus représentés en rouge) peuvent se caractériser principalement par le temps considérable qu'ils passent à rester immobiles au niveau du nid. Le groupe 2 (individus représentés en vert) se caractérise quant à lui par des individus qui passeront du temps dans des interactions entre adultes et dans la toilette de leurs corps. Remarquons tout de même que l'individu 18 se détache un peu du groupe. Une analyse en détail de ses comportements montre que sa position est influencée par la variable SM. Le groupe 3 (individus représentés en bleu) est lui caractérisé par les comportements de marche, d'interactions avec le couvain et de sortie hors du nid. En effet, la variable HN caractérise les individus qui sont entrés au nid après avoir été fourragé.

Suite à la mise en évidence de ces groupes, il devient possible de déterminer les profils comportementaux intrinsèques aux individus qui les forment. Ce travail correspond à la troisième étape de notre méthodologie.

### **Particularité comportementale des individus mis en évidence par l'ACP**

Cette étude se déroule en deux parties. Il faut avant tout déterminer les comportements qui seront significativement différents entre les 3 groupes. Pour cela, nous comparons statistiquement les groupes par l'intermédiaire du test non paramétrique U de Mann et Whitney qui permet de confronter deux variables indépendantes. L'application de ce test à nos différents groupes d'individus permet de mettre en évidence des différences dans l'expression de certains items comportementaux. Le résultat de ce test est résumé dans le tableau 29. Le résultat est considéré comme significativement différent lorsque  $P < 0.05$ .

Dans le but de visualiser les profils comportementaux, nous avons représenté graphiquement les résultats exposés dans le tableau 38. Ainsi, la figure 24 montre les différences qui apparaissent au niveau des catégories comportementales qui ont été retenues pour l'exécution de l'analyse en composantes principales.

Il est alors possible de se rendre compte que le groupe 1 (individus représentés en rouge) se caractérise surtout par un temps important que les individus passent immobile. Ils ont peu d'interactions avec le couvain ou avec les adultes, ne quittent pas le nid et passent peu de temps à marcher sur le nid ou à se toiletter.

En ce qui concerne le groupe 2 (individus représentés en vert), les individus se caractérisent surtout par le temps qu'ils passent dans les interactions entre congénères et dans la toilette de leurs corps. Ils passent peu de temps immobile.

Le groupe 3 quant à lui se caractérise surtout par le temps que les individus passent à s'occuper du couvain. De plus, c'est le seul des trois groupes où il est possible d'observer des individus qui passent du temps hors du nid. Remarquons tout de même que ce dernier item comportemental traduit uniquement le fait que les individus de ce groupe passent du temps hors du nid. Par contre, il n'apporte aucune information sur le temps total qui sera passé à récolter des matériaux hors du nid pour la colonie.

Au vu de ces résultats, il apparaît évident que le groupe 3 correspond au groupe des récolteuses où les individus ont pour fonction de ravitailler la colonie aussi bien en nutriments qu'en matériaux de construction. Concernant le groupe 1, il est possible de le caractériser comme étant celui qui comptera les inactifs de la colonie. C'est d'ailleurs en son sein que se trouveront les sexués mâles. Le groupe 2 quant à lui semble caractériser un ensemble d'individus dont la fonction est de contrôler l'état du couvain et où les interactions entre adultes sont importantes.



**Tableau 38**

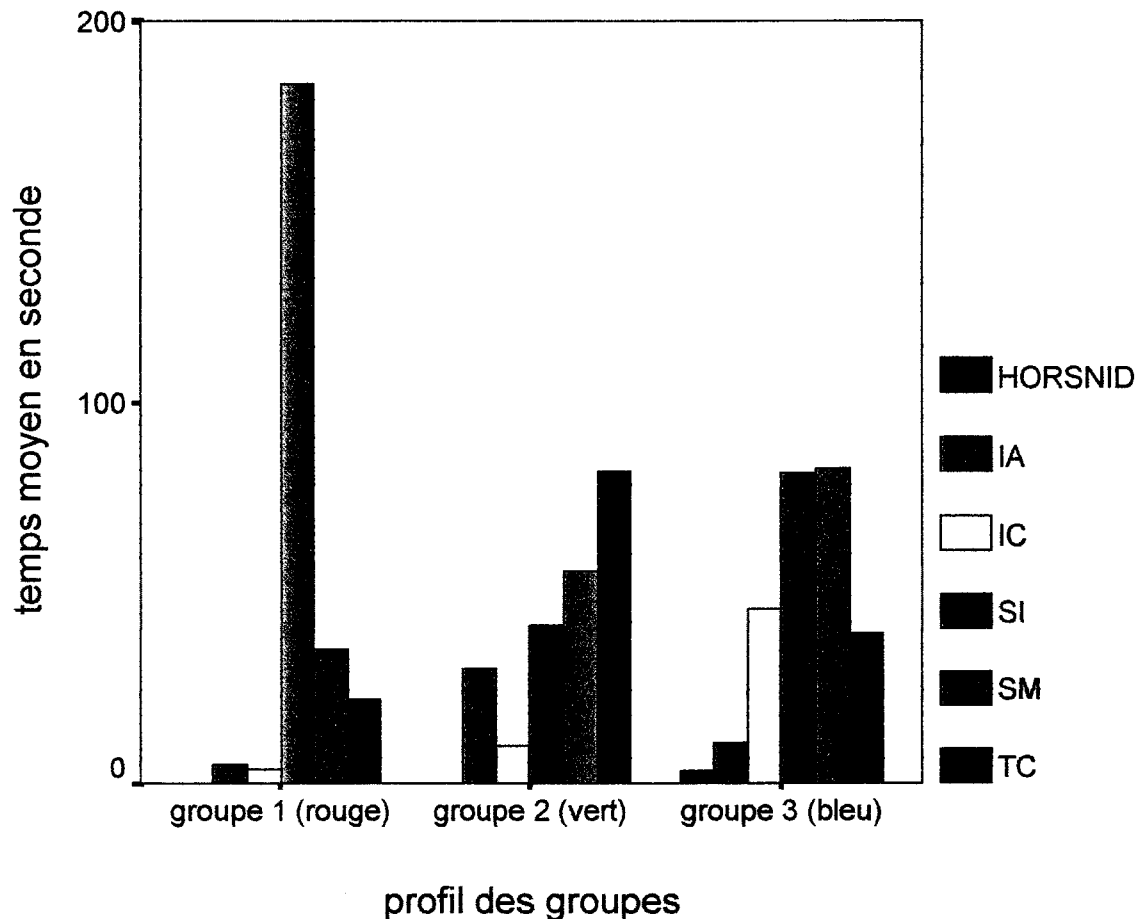
Moyenne et erreurs standard de la moyenne de la durée en seconde des items comportementaux présentant des différences significatives entre les 3 groupes générés par l'analyse en composantes principales.

Items comportementaux	Groupe 1 (individus représentés en rouge)	Groupe 2 (individus représentés en vert)	Groupe 3 (individus représentés en bleu)
SM	35.54 ± 6.39 ( <b>b</b> )	56.09 ± 16.92	83.17 ± 10.76 ( <b>b</b> )
Marche	5.06 ± 3.36 ( <b>a</b> )	14.45 ± 7.80 ( <b>a</b> )	21.96 ± 11.99
SI	183.67 ± 18.39 ( <b>a</b> )	42.20 ± 9.60 ( <b>a</b> )	81.92 ± 13.65
Immobile dos	0.00 ± 0.00 ( <b>a</b> )( <b>b</b> )	5.47 ± 4.78 ( <b>a</b> )	23.75 ± 12.35 ( <b>b</b> )
IC	3.84 ± 1.36 ( <b>b</b> )	10.01 ± 7.09 ( <b>c</b> )	46.30 ± 10.62 ( <b>b</b> )( <b>c</b> )
Touche loge	0.31 ± 0.31 ( <b>b</b> )	1.33 ± 1.02	4.87 ± 1.89 ( <b>b</b> )
Visite alvéoles	3.45 ± 1.35 ( <b>b</b> )	8.67 ± 7.13 ( <b>c</b> )	31.66 ± 6.91 ( <b>b</b> )( <b>c</b> )
IA	5.30 ± 2.37 ( <b>a</b> )	30.39 ± 7.41 ( <b>a</b> )( <b>c</b> )	10.87 ± 2.87 ( <b>c</b> )
Rencontre	0.25 ± 0.18 ( <b>a</b> )( <b>b</b> )	4.96 ± 2.01 ( <b>a</b> )	2.97 ± 1.15 ( <b>b</b> )
Mouvement congénère	2.10 ± 2.02 ( <b>a</b> )	13.40 ± 5.14 ( <b>a</b> )( <b>c</b> )	0.91 ± 0.63 ( <b>c</b> )
trophallaxie	1.68 ± 0.70 ( <b>a</b> )	5.97 ± 2.15 ( <b>a</b> )	4.79 ± 2.03
TC	22.41 ± 9.44 ( <b>b</b> )	82.27 ± 29.88	39.75 ± 7.99 ( <b>b</b> )
Toilette aile	0.98 ± 0.73 ( <b>b</b> )	10.30 ± 7.04	13.07 ± 5.14 ( <b>b</b> )
Toilette patte arrière	4.55 ± 2.80 ( <b>a</b> )	29.64 ± 10.93 ( <b>a</b> )( <b>c</b> )	15.00 ± 5.63 ( <b>c</b> )
Toilette tête	0.00 ± 0.00 ( <b>a</b> )	20.35 ± 12.90 ( <b>a</b> )	0.85 ± 0.85
Hors Nid (HN)	0.00 ± 0.00 ( <b>b</b> )	0.00 ± 0.00 ( <b>c</b> )	3.35 ± 0.94 ( <b>b</b> )( <b>c</b> )
Se pose	0.00 ± 0.00 ( <b>b</b> )	0.00 ± 0.00 ( <b>c</b> )	3.10 ± 0.88 ( <b>b</b> )( <b>c</b> )
Mouvement	5.24 ± 1.66 ( <b>b</b> )	0.39 ± 0.26	1.81 ± 1.11 ( <b>b</b> )
Alerte	0.28 ± 0.28 ( <b>a</b> )	8.26 ± 4.61 ( <b>a</b> )	10.44 ± 6.89
Secoue aile	0.17 ± 0.17	1.15 ± 0.74 ( <b>c</b> )	0.00 ± 0.00 ( <b>c</b> )
Alimentation	0.00 ± 0.00 ( <b>a</b> )	56.52 ± 40.07 ( <b>a</b> )	2.33 ± 1.61
Malaxe	0.00 ± 0.00 ( <b>a</b> )	56.52 ± 40.07 ( <b>a</b> )	2.19 ± 1.62

(**a**), (**b**) ou (**c**) sont les différences significatives respectivement entre groupe1-groupe2, groupe1-groupe3 et groupe2-groupe3

**Figure 24**

Profil comportemental moyen obtenu pour les 3 groupes générés par l'ACP  
 Les variables retenues correspondent aux catégories ayant servi de variables principales pour l'analyse en composantes principales.



Ainsi nous nous retrouvons avec 3 profils comportementaux exhibés par les individus que nous baptisons les inactifs pour le groupe 1, les contrôleurs pour le groupe 2 et les récolteuses pour le groupe 3. Bien que cette étude puisse être considérée comme ponctuelle, il est intéressant de noter que cette division en 3 groupes de la population n'est pas spécifique à notre seule espèce de *Polistes*. Ainsi, chez les *Ropalidia marginata*, Gadagkar et Joshi en 1983 divisent eux aussi leur population en 3 groupes qu'ils qualifient de castes comportementales. Il parlent eux de la caste des «sitters», des «fighters» et des «foragers». De même, en 1974, Brothers et Michener ont montré par le biais d'une analyse en composantes

principales que les abeilles primitives appartenant à l'espèce *Lasioglossum zephyrum* forment elles aussi 3 castes comportementales qu'ils ont appelé «queen», «guards» et «workers».

En s'intéressant aux travaux de Gadagkar et Joshi, il est possible de se rendre compte que le profil comportemental du groupe des «sitters» est à rapprocher de celui du groupe que nous avons baptisé nous les inactifs. C'est dans ce groupe que ces auteurs placent les reines, les auxiliaires et les ouvrières naïves qui deviendront plus tard des ouvrières actives. Dans le cadre de notre étude, le protocole utilisé pour décrire le comportement des individus ne nous a pas permis d'identifier les reines. Par contre, les jeunes ouvrières sont facilement identifiables par la pigmentation sombre de leurs yeux et nous avons pu effectivement les identifier comme appartenant à ce groupe. Nous y trouvons aussi tous les mâles.

Dans le groupe que nous avons appelé contrôleur, il est possible d'observer des individus qui souvent vont à la rencontre de leurs congénères avec quelques fois le départ de l'un d'eux hors du nid. À côté de cela, il est possible de noter que le rapport qu'ils entretiennent avec le couvain reste de courte durée. Il est tout à fait concevable que les rapports que ces individus entretiennent avec leurs congénères puissent influencer ces dernières à travailler. Cette dernière hypothèse se retrouve d'ailleurs pour le groupe des «fighters» chez *Ropalidia marginata*. Les travaux menés chez cette espèce montrent que les individus appartenant à ce groupe passent beaucoup de temps dans des rapports agonistiques entre congénères, qu'ils sont souvent à l'origine de départ d'individus qui reviendront par la suite chargés de matériaux pour le nid et enfin qu'ils passent beaucoup de temps à se toiletter par rapport aux autres groupes. Cette dernière caractéristique se retrouve aussi dans notre espèce. Ainsi notre groupe de contrôleur pourra s'apparenter au groupe des «fighters» mis en évidence par Gadagkar et Joshi. Selon ces auteurs, ce groupe d'individus a pour fonction de garder le nid contre les parasites ou les prédateurs, et c'est parmi eux que se retrouvent les futures remplaçantes à la succession de la reine. Dans le cas de notre espèce, il est possible de vérifier que les individus du groupe des contrôleurs passent significativement plus de temps en position d'alerte que les individus du groupe des inactifs. Cette différence se retrouve aussi dans le nombre de fois où l'acte est exprimé ( $p=0.03$ , selon un test de U de Mann et Whitney).

L'hypothèse concernant l'élaboration d'un système de dominance hiérarchique à l'intérieur du groupe des «fighters» n'a pu être testé chez nos *Polistes*. Nous ne pouvons que remarquer la similitude comportementale dans l'expression d'un nombre d'interactions important entre les adultes du groupe des contrôleurs. Ce dernier fait pourrait être révélateur des rapports agonistiques existant entre les femelles dans le cadre d'une compétition

reproductive, si effectivement les individus de ce groupe espèrent accéder au statut de reproducteur.

Concernant le groupe des récolteuses, le profil comportemental mis en évidence chez nos *Polistes* montre bien que les individus de ce groupe passent beaucoup de temps à s'occuper des larves. De même, ce sont les seuls qui quittent la colonie pour aller au ravitaillement. Ce groupe sera à rapprocher du groupe des «foragers» mis en évidence chez les *Ropalidia*.

Ainsi, par le biais de cette étude comportementale, nous avons pu mettre en évidence chez les *M. olivaceus* de Geer l'existence de 3 groupes, que nous pouvons considérer comme des castes comportementales, au sein de la population résidant sur le nid, avec qui plus est la possibilité de relier ces groupes d'individus à des groupes déjà mis en évidence chez d'autres espèces d'hyménoptères sociaux. Ce travail montre que même si les individus ne se distinguent pas morphologiquement en fonction du rôle qu'ils jouent dans la société, ils se spécialisent dans des activités données. La mise en évidence de ce fait soulève alors la question de la genèse de ces castes comportementales. Est-ce que les guêpes, comme c'est le cas chez les ouvrières d'abeilles, se spécialisent dans des activités particulières suivant leur âge ?

Cette hypothèse semble tout à fait possible car il a pu être montré que chez les *polistes* l'âge influe sur le rang social des individus. Ainsi les plus anciennes ouvrières vont dominer les nouvelles nées et ont par la suite la possibilité de remplacer la reine dans la fonction reproductive (Klahn, 1981 ; Strassmann et Meyer, 1983 ; Hughes et Strassmann, 1988b). En couplant ce fait aux résultats obtenus dans notre étude des castes comportementales, nous pouvons nous rendre compte que les plus jeunes femelles sont au départ inactives. Par contre, celles qui semblent dominer ou du moins celles qui exhibent le plus souvent des comportements agonistiques envers leurs congénères se trouvent dans le groupe des contrôleurs. Ces mêmes individus peuvent être à l'origine du départ d'un de leurs congénères en activité de récolte. Généralement, il est admis que les individus les plus dominants sont aussi les plus actifs socialement, avec une grande partie de leur temps passé dans des relations avec des congénères et peu de temps passé hors du nid (Theraulaz et al. 1991). Ainsi, il n'est pas rédhibitoire d'admettre que les individus appartenant au groupe des contrôleurs sont aussi les individus les plus hauts placés hiérarchiquement au sein de la colonie.

Au vu de ces éléments, sachant que l'âge de l'individu influe sur son rang social, nous pouvons imaginer que tout comme chez les abeilles, il existe un système de polyethisme

en corrélation avec l'âge de l'individu. Toutefois, cette hypothèse demande à être vérifiée par des protocoles d'études qui tiennent compte de l'ancienneté des individus.

# **TROISIÈME PARTIE**

**ETUDE DES CARACTÉRISTIQUES  
SOCIOBIOLOGIQUES DE L'ESPÈCE  
MEGAPOLISTES OLIVACEUS DE GEER  
À L'ILE DE LA RÉUNION**

L'existence d'individus dont le comportement contribue à augmenter la valeur reproductive de leurs congénères au détriment de leurs propres valeurs reproductives constitue aujourd'hui encore un centre d'intérêt pour la recherche en sociobiologie. L'apparition de tels comportements, appelés comportements altruistes, connaît son paroxysme chez les insectes eusociaux. Plusieurs modèles d'évolution sociale ont été proposés, et c'est celui de la sélection parentale qui semble expliquer au mieux la formation et le maintien des sociétés les plus évoluées chez les hyménoptères. Ce modèle est basé sur une caractéristique génétique des hyménoptères appelée haplodiploïdie. Cette caractéristique entraîne une asymétrie génétique entre les individus, qui favorise une plus grande transmission de gènes apparentés lorsqu'une femelle élève sa sœur (75 % de gènes communs) alors qu'elle ne partagera que la moitié de ses gènes avec sa descendance.

Toutefois, lorsque l'on considère les insectes eusociaux primitifs, on peut se rendre compte qu'ils présentent un degré de flexibilité reproductif important tout en gardant les caractères de stérilité et d'altruisme extrême, rencontrés dans les sociétés dites plus évoluées comme celles des abeilles. Face à l'exhibition de phénomènes tels que les copulations multiples pour la reine ou la fondation de sociétés polygynes par des femelles non apparentées (Gadagkar, 1985, 1990, 1991b), l'asymétrie génétique ne permet plus une augmentation suffisante du degré de parenté entre les individus d'une même colonie et ne permet donc plus d'expliquer le gain obtenu par le maintien des comportements altruistes.

Une des options possibles pour l'animal serait alors d'appliquer une stratégie reproductive indépendante partielle. Entendons par là que chaque ouvrière sur le nid élèverait préférentiellement la partie du couvain qui lui est génétiquement le plus proche. Une telle stratégie a été mise en évidence chez les abeilles, mais Queller et ses collaborateurs en 1990, ont montré que les guêpes appartenant à l'espèce *P. annularis* ne possédaient pas cette aptitude ou du moins qu'elles étaient incapables de l'utiliser efficacement. Cette option reproductive sous-entend pour les individus la possibilité de discriminer entre un couvain parent et un couvain non parent. Dans le courant des années 80, divers auteurs se sont intéressés à la capacité des guêpes à discerner entre des individus parents et des individus non parents (R.E. Ryan, 1986, G.J. Gamboa, 1988, W.H. Kirchner et R. Gadagkar, 1994, E.A. Bura et G.J. Gamboa, 1994, M. Pratte, 1997). Ils ont mis en évidence que ce type de discrimination était présent chez les guêpes sociales primitives. En 1994 et en 1996, K.E. Espélie et ses collaborateurs ont montré que ces discriminations entre supports parents et supports non parents se faisaient par l'intermédiaire de substances chimiques présentes aussi bien sur la cuticule des individus que sur les nids.

Suite à ces différents travaux et aux diverses observations faites lors de notre étude du cycle de développement des guêpiers réunionnais, il apparaît légitime de s'interroger sur l'importance que peuvent accorder les guêpes à l'aspect liens de parenté lors de l'exhibition de leurs différents comportements. En effet, nous avons pu mettre en évidence chez nos *Megapolistes* l'existence de phénomènes tels que la polygynie et la polydomie. Ces phénomènes, qui peuvent être considérés comme des biais reproductifs pour les fondatrices, suggèrent la cohabitation, au sein d'une même colonie, de descendants qui ne partageront qu'un faible pourcentage de gènes en commun. En d'autres mots, il n'est pas rédhibitoire d'imaginer qu'une ouvrière peut, au sein de telles colonies, aider à l'élevage de larves qui ne lui sont aucunement (ou très peu) apparentées.

Dans le but de mesurer l'importance des liens de parenté dans l'exhibition des comportements sociaux chez nos guêpes, nous avons confronté l'ensemble des individus adultes d'une colonie à des nids non apparentés. Pour ce faire, nous avons expérimenté diverses situations d'adoption de couvain. Ainsi, il a été proposé aux membres adultes d'une colonie un nid non parent en remplacement du nid d'origine. Par la suite, nous avons généré une situation de polydomie artificielle en ajoutant un nid non parent à proximité du nid d'origine. Ces manipulations ont pour objectif de tester l'aptitude des adultes à discriminer entre un couvain parent et un couvain non apparenté. En se plaçant dans le cadre du modèle de sélection parentale, nous devrions assister à un élevage préférentiel du couvain apparenté et à un rejet du couvain non parent.

Suite à ces expérimentations, nous avons recherché des hydrocarbures cuticulaires susceptibles de nous indiquer l'appartenance des individus à des groupes parentaux distincts. Cette recherche, inspirée des travaux de K. E. Espélie et de ses collaborateurs (1994, 1996) sur les *P. fuscatus*, a pour but de déterminer l'existence de signaux chimiques spécifiques aux diverses lignées parentales chez des individus adoptés suite aux manipulations d'adoption.

Les deux chapitres qui suivent décrivent les résultats obtenus lors de ces expérimentations.

Nous terminerons ce mémoire par un chapitre succinct visant à appliquer les paramètres biologiques et sociobiologiques mis en évidence dans ce travail à des techniques éventuelles d'élevage de guêpiers.



**- chapitre I -**  
**Description du phénomène d'adoption chez les guêpes**  
**réunionnaises**

Nous avons dans la partie précédente de ce mémoire caractérisé entre autres les aspects sociaux des colonies de *Megapolistes olivaceus* de Geer à l'île de la Réunion. Toutefois, il apparaît intéressant suite à ces diverses observations d'étudier plus en détail les mécanismes qui interviennent dans la formation ou la maintenance de ces colonies.

Nous avons pu montrer qu'il existe chez cette espèce des caractères sociaux particuliers tels que la polygynie, la polydomie ou la formation de nids satellites. Nous avons pu caractériser ces phénomènes en les liants à la biologie de l'espèce. Toutefois, la question qui reste en suspend concerne le comportement exhibé par les individus lorsqu'ils forment ces colonies. En effet, l'apparition de ces phénomènes sociaux suppose certains postulats qu'il nous semble intéressant de tester. Ainsi, dans le cas des colonies polydomes, un des postulats à tester concerne les liens de parentés existant entre les femelles des différents nids. Selon le modèle d'évolution proposé par Hamilton, l'apparition du comportement altruiste suppose des liens de parenté étroits entre les individus qui l'exhibent. Dans le cadre d'une société polydomes, nous avons vu que les femelles passaient facilement d'un nid à l'autre pour l'élevage du couvain. En d'autres termes, nous pourrions dire que les ouvrières expriment un comportement altruiste envers une colonie qui ne les a pas vu naître. Nous pouvons dans ce cas nous interroger sur les liens de parenté réels pouvant exister entre ces femelles et le couvain qu'elles élèvent. Existe-t-il réellement une reconnaissance parentale du couvain dans cette espèce ou assistons-nous dans le cadre de l'expression de ces comportements d'échanges à l'exhibition d'un comportement spontané consistant à élever une larve quel qu'en soit son origine.

Cette hypothèse d'un mécanisme de régulation social non basé sur les liens de parenté n'est pas née de la seule observation des colonies polydomes. En fait, c'est l'observation de l'usurpation d'un nid par une fondatrice dans des conditions d'élevage en laboratoire qui constitue le point d'origine à cette hypothèse. Nous avons pu observer qu'effectivement il était possible à une guêpe non apparentée au couvain d'élever ce dernier. Toutefois, le phénomène d'usurpation peut apparaître comme un cas particulier lorsqu'il faut tenir compte des avantages que pourra obtenir la fondatrice en accaparant le nid d'une autre reine. Divers auteurs ont montré que la reine en usurpant un nid et en élevant le couvain de l'ancienne fondatrice bénéficie par la suite de l'aide des ouvrières étrangères pour l'élevage de son propre couvain lorsque ces dernières émergeront. De même, ces ouvrières qui travaillent à l'élevage du couvain de l'usurpatrice pourront dans le cas d'une disparition de cette dernière se mettre à pondre leurs propres descendants. De ce fait, elles bénéficieront à leur tour de l'aide de femelles non-parentes produites par l'usurpatrice pour élever leurs

descendants (Klahn, 1988 ; Klahn & Gamboa, 1983, Cervo & Turillazzi, 1996 ; Lorenzi et al. 1996 ; Makino, 1989).

À côté de cet exemple particulier de la biologie des guêpes, il existe d'autres phénomènes tels que le «take-over» ou encore le «drifting» observé chez les ouvrières de *Polistes chinensis antennalis* (Kasuya, 1981c, 1982) que l'auteur explique par une absence de signaux de reconnaissance parentaux entre les membres appartenant à cette espèce. Cette particularité peut là encore expliquer l'apparition d'un comportement altruiste face à un couvain non apparenté. Le phénomène de «take-over» se réfère à une reine qui abandonne son nid, donc sa descendance pour élever un couvain étranger sur un nid généralement orphelin, mais où il a été montré que dans tous les cas, le couvain présentait la particularité d'être dans des stades plus avancés que le nid d'origine de cette reine. Concernant le «drifting», il s'agit d'ouvrières qui se trompent de nid et qui élèvent un couvain qui ne leurs est pas apparenté. L'auteur pense que, dans ce cas, les ouvrières sont incapables de différencier un nid parent d'un nid non-parent, ce qui favorise ce genre d'évènements.

Face à l'exhibition de ces comportements et à l'existence d'espèces qui iront jusqu'à élever des larves qui n'appartiennent même pas à leurs espèces (Bunn, 1989 ; Hunt & Gamboa, 1978), nous nous sommes interrogés sur l'importance réelle de la sélection de parentèle pour la persistance des comportements sociaux chez les guêpes et plus particulièrement chez nos *Polistes*.

En fait, nous nous sommes rendu compte qu'il était possible chez les *Megapolistes olivaceus* de Geer d'obtenir des adoptions de couvain totalement étranger par une partie ou par la totalité des membres d'une colonie. Ce fait nous a amenés à étudier les comportements nouveaux qui apparaissent lors de l'adoption de ce couvain et qui servent au maintien d'une société complètement artificielle.

L'idée de mettre des nids en adoption est née suite à l'observation de l'invasion d'un nid par des ouvrières qui n'y étaient pas nées. Cet événement a eu lieu alors que nous placions une nouvelle colonie (nid et population d'origine) en situation d'élevage dans des conditions de semi-liberté sous le toit de l'amphithéâtre de l'Université de la Réunion. Nous avons pu alors observer les ouvrières appartenant à la première colonie qui y avait été placée depuis environ 1 mois, investir la nouvelle colonie et y chasser la population d'origine. Par la suite, ces ouvrières passaient d'un nid à l'autre comme en situation de polydomie et exhibaient des signes d'activités aussi bien sur leur nid d'origine que sur le nid étranger.

Sachant que ces deux nids étaient originaires de deux sites différents, l'hypothèse d'une parenté possible entre ces derniers était peu probable.

Ainsi, il nous a été donné d'assister à l'élevage d'un couvain étranger par des ouvrières. Suite à cette première observation, nous avons testé différentes situations afin de vérifier si l'émergence de ce phénomène n'était pas tout simplement dépendant des conditions dans lesquelles nous avons placé les colonies. En parallèle, dans le cas où ce phénomène pouvait se répéter, nous avons mesuré les comportements qu'exhibaient les individus afin de vérifier s'il en apparaissait de nouveaux qui auraient pu expliquer l'adaptation des ouvrières au nouvel environnement. De même, nous avons cherché à tester la capacité des individus à discriminer entre un support parent et un support étranger. Le terme de support servira à notre sens pour décrire un nid, un couvain ou encore des individus.

## A) Protocoles expérimentaux

- **Préparation des nids pour les diverses étapes de l'études**

L'étude des caractéristiques sociobiologiques de la guêpe réunionnaise s'est faite sur des nids provenant du milieu naturel. En fonction des questions que nous nous posions, deux méthodes ont été utilisées.

La première méthode consistait à prélever les nids de leur milieu d'origine et à les réimplanter ailleurs avec ou sans les individus qui y siégeaient.

La seconde méthode, généralement ponctuelle, consistait à travailler directement sur le site d'origine des nids.

Dans le cas des cueillettes de colonies, ces dernières étaient soit placées dans une cage en plexiglas, soit placées sur les poutres facilement accessibles du toit d'un amphithéâtre de l'Université de l'Ile de la Réunion.

Les cages, dont les caractéristiques techniques sont données en annexe -3-, ont une longueur de 50 cm pour une hauteur et une largeur de 40 cm. Une des parois porte une ouverture de 10 x 10 cm. Les nids qui sont mis en développement dans ce système sont auparavant collés à une pièce de carton au niveau de leur pedicel, puis maintenu à l'aide d'une pince sur une baguette traversant la cage dans toute sa largeur. Selon l'étude qui est faite sur la colonie, le passage que porte une des parois est maintenu ouvert ou fermé.

En ce qui concerne les nids transportés sur les poutres de l'amphithéâtre, les individus peuvent circuler à leur guise sur l'ensemble du campus.

Lorsque l'ouverture que portent les cages reste fermée, nous parlons d'élevage en captivité. Dans le cas où ces ouvertures sont ouvertes ou encore lorsque les nids sont placés sous le toit de l'amphithéâtre, nous parlons d'élevage en semi-liberté.

Les nids cueillis sont décrits par les mêmes fiches déjà utilisées pour la caractérisation des colonies (voir exemple en annexe -1-). Avant de les placer en condition d'élevage (captivité ou semi-liberté), le bord des alvéoles est coloré par du verni à ongle dans le but de vérifier le bon déroulement du comportement de construction. De même, si les nids sont transplantés avec leur population d'origine, chaque individu porte une marque colorée au niveau du thorax. Ce marquage permet de reconnaître les membres d'une même colonie.

Le couvain est entièrement passé en revue afin de mesurer les actes de cannibalismes possibles. Dans certains cas, les alvéoles sont colorées différemment selon le stade larvaire qu'elles portent.

#### • *Protocoles pour les adoptions en captivité*

Avant de mettre un nid en adoption, la colonie qui est utilisée en tant qu'hôte devra résider dans la cage depuis au moins 15 jours et avoir montré durant cette période des signes d'activité (construction et élevage du couvain d'origine).

Cette activité est relevée suivant le protocole déjà établi dans la seconde partie du mémoire durant la période précédent l'adoption.

Après traitement du nid à adopter (voir préparation des nids), celui-ci est placé dans la cage suivant deux méthodes. Il est à noter que, dans tous les cas, le nid à adopter ne porte plus aucun individu d'origine, si ce n'est ceux qui sont nés durant la période séparant le moment où le nid a été cueilli et le moment où il est placé en adoption. Cette période dépasse rarement 24 heures.

La première méthode utilisée consiste en un remplacement du nid de la colonie hôte par le nid à adopter. Il s'agit alors simplement d'un échange de nid. La seconde méthode correspond quant à elle à la création d'une situation de polydomie artificielle, c'est à dire que le nid à adopter vient s'ajouter au nid d'origine de la colonie hôte. Ainsi, la cage où se fait l'expérimentation portera 2 voire 3 ou 4 nids dont un seul sera parent à la population hôte.

Ces manipulations permettent d'étudier trois points importants :

- L'aptitude des guêpes à adopter un couvain étranger
- La capacité des individus à différencier un support parent (aussi bien le nid que le couvain) d'un support étranger

- Les différences comportementales apparaissant lorsque les individus sont confrontés à de nouvelles situations

L'étude de ces trois points passe par un relevé de l'activité des individus sur le ou les nids après la mise en place des nouvelles structures. La méthode employée pour le relevé de l'activité des individus est décrite dans la seconde partie de ce mémoire.

- **Protocole pour les adoptions en condition de semi-liberté**

L'élevage en semi-liberté correspond au fait que les individus d'une colonie subviennent seuls aux besoins de cette dernière, sans qu'il y ait nécessité de notre part à apporter un supplément en proies et en carton nécessaire à la poursuite de l'activité de la colonie.

Le point commun avec l'élevage en captivité réside dans le fait que ces colonies ont été au départ cueillies en milieu naturel avec leur population d'origine. Elles sont par la suite placées soit dans des cages dont l'issue reste ouvert sur le milieu extérieur, soit sur les poutres du toit de l'amphithéâtre. Le choix de ce dernier site s'est fait dans un souci de sécurité pour les étudiants résidents sur le campus et dans l'espoir d'éviter la prédation humaine au moment où les larves sont le plus appréciées.

Les mesures effectuées dans cette situation en semi-liberté sont par la suite les mêmes que celles que nous effectuons en condition de captivité. Notons toutefois l'apport d'informations supplémentaires dans le cadre des élevages sous le toit de l'amphithéâtre car la distance séparant les nids utilisés lors des tests de polydomie artificielle, n'est plus sous contrainte des dimensions du site qui portera les colonies comme c'est le cas dans les cages.

- **Protocole pour les adoptions en milieu naturel**

Alors que dans les deux situations précédentes nous utilisons des nids cueillis en milieu naturel et transplantés sur la zone d'expérimentation, dans ce cas il n'y a que le nid à adopter qui fera l'objet de manipulations. Nous n'aurons de contact avec la colonie hôte qu'au moment du placement des nids à adopter. Là aussi, nous expérimentons le remplacement du nid d'origine par un nid étranger et l'addition d'un nid étranger à la colonie d'origine.

Avant de mettre les nids en adoption, nous relevons l'activité de la colonie hôte afin de pouvoir la comparer à l'activité qui y est mesurée après manipulation.

Comme dans le cas des adoptions faites en condition de captivité ou en condition de semi-liberté, le nid à adopter ne porte aucun individu adulte.

Les colonies hôtes sont sélectionnées sur des sites où le risque de prédation humaine est diminué.

Cette manipulation en milieu naturel complète les deux derniers protocoles. En effet, même si l'activité des colonies hôtes n'a pu être mesurée qu'un court laps de temps avant nos manipulations, il est évident que nous évitons les perturbations possibles liées à la cueillette et à la réimplantation des colonies sur nos sites expérimentaux (cage ou poutre de l'amphithéâtre).

## B) Résultats obtenus lors des adoptions

La première remarque qui peut être faite concernant le phénomène d'adoption est qu'il est dépendant de différents facteurs. Avant de discuter plus avant des conséquences de ce comportement, nous allons donner les conditions nécessaires à la réussite de ces adoptions. Chacune de ces conditions est présentée sous la forme d'un sous-paragraphe. Nous présentons séparément les résultats obtenus lors des expérimentations de remplacement de nids et lors des expérimentations de polydomie artificielle.

Avant de présenter ces résultats, nous pouvons préciser qu'il nous a été possible d'obtenir des adoptions dans les diverses situations testées (captivité, semi-liberté et milieu naturel). De plus, dans tous les cas d'adoption, nous utilisons des nids qui ne sont pas apparentés à la colonie hôtes.

- **Résultats obtenus lors des remplacements de nids**

Nous avons testé les remplacements de nid dans les trois situations expérimentales précitées (captivité, semi-liberté et milieu naturel). La première remarque que nous pouvons faire concerne les différences de contraintes existantes entre ces situations. En effet, dans les expérimentations en semi-liberté et en milieu naturel, les guêpes ont la possibilité de quitter le

site de nidification après que le nid ait été remplacé, ce qui n'est pas le cas pour la situation de captivité.

Ces manipulations ont permis de mettre en évidence l'influence de différents facteurs sur le phénomène d'adoption. Ces facteurs sont décrits dans les sous-paragraphes qui suivent, d'abord pour les nids à adopter puis pour les colonies qui adoptent.

### **Influence de l'état du couvain du nid à adopter sur le phénomène d'adoption**

Nous avons observé que l'adoption d'un nid se fait lorsque ce dernier porte un couvain actif. Le terme de couvain actif sert à notre sens à décrire un nid portant des larves ayant dépassée le stade 2 (nous rappelons qu'il y a 5 stades larvaires avant operculation –voir le chapitre cycle de développement dans la seconde partie de ce mémoire-). Dans le but de confirmer cette observation, nous avons mis à adopter 53 nids présentant des couvains à différents stades par des colonies se trouvant en phase ouvrière. Les manipulations ont été effectuées dans les trois situations expérimentales (captivité, semi-liberté et milieu naturel). Les résultats obtenus sont décrits par le tableau 39.

**Tableau 39**

Résultats obtenus lors des expérimentations d'adoption suivant l'état du couvain du nid à adopter

		Caractéristiques du nid à adopter				
		Type A	Type B	Type C	Type D	Type E
captivité	effectif	4	2	2	2	6
	résultat	Pas d'adoption	Pas d'adoption	Pas d'adoption	adoption	adoption
semi-liberté	effectif	4	4	3	4	3
	résultat	Pas d'adoption	Pas d'adoption	Pas d'adoption	adoption	adoption
milieu naturel	effectif	3	2	2	6	6
	résultat	Pas d'adoption	Pas d'adoption	Pas d'adoption	adoption	adoption
total		11	8	7	12	15

Le type A désigne les nids vides, le type B les nids ne portant que des œufs, le type C les nids portant des œufs et des larves jeunes (stade L1 et L2), le type D les nids portant œufs et larves âgées (Stades L1 à L5) et le type E les nids portant œufs, larves et pupes.



Quelle que soit la situation dans laquelle nous expérimentons le phénomène d'adoption, nous observons les mêmes résultats. Ainsi les nids ne sont adoptés que s'ils portent un couvain ayant dépassé le stade L2. Pour les nids de type A, B et C, les structures après avoir fait l'objet de quelques visites de la part des individus hôtes sont rapidement abandonnées. Bien que quelques individus aient été observés immobiles sur ces nids, nous n'avons jamais relevé d'activité de construction ou d'élevage des larves sur ces structures.

L'adoption des nids de remplacement ne se fait que pour les nids de type D et E. Sur ces structures, les individus hôtes exhibent l'ensemble des comportements qui existaient sur leur nid d'origine ainsi qu'un certain nombre de nouveaux. Ces comportements sont décrits dans le sous-chapitre « caractéristiques éthologiques des individus hôtes » qui suit. Pour ce type de structure, nous avons observé que tous les membres de la colonie hôte ont adopté. Nous rappelons que les colonies hôtes étaient toutes en phase ouvrière. Ce dernier point s'avère important, car il existe des différences qui apparaissent dans le processus d'adoption suivant la phase du cycle de développement dans laquelle se trouve la colonie hôte. Nous allons dans le paragraphe qui suit décrire ce qui se passe lors de l'adoption des nids aux différentes phases du cycle de développement de la colonie hôte.

#### **Influence de l'âge de la colonie hôte sur le phénomène d'adoption**

Nous avons pu observer que le nombre d'individus adoptant le nid de remplacement varié suivant la phase du cycle de développement dans laquelle se trouvait la colonie hôte. Nous avons alors expérimenté le processus d'adoption pour des nids portant un couvain attractif (nid de type D ou E décrit précédemment) à différentes périodes du cycle de développement des colonies hôtes. Avant de donner les résultats de cette étude, nous avons observé que les résultats obtenus en fonction de l'état du couvain restent les mêmes pour les diverses périodes du cycle de développement. Seuls les nids de type D ou E sont sujets à l'adoption. Nous avons là aussi expérimenté en captivité, en semi-liberté et en milieu naturel.

Concernant les colonies hôtes se trouvant en phase de fondation, c'est à dire pour des nids ne portant que la fondatrice, nous avons testé 17 nids. Les résultats obtenus sont décrits par le tableau 40.

**Tableau 40**

Résultats obtenus pour des colonies hôtes se trouvant en phase de fondation

	Nombre de nids mis à adoptés	Résultats obtenus	
		Nids adoptés	Nids non adoptés
captivité	7	3	4
Semi-liberté	4	4	0
Milieu naturel	6	5	1

Sur les 17 nids expérimentés, 5 n'ont pas fait l'objet d'adoption de la part de la fondatrice. Pour ces 5 nids, 4 étaient testés en situation de captivité. Une des remarques qui peut être faite concernant cette situation est que nous avons difficilement pu maintenir en élevage des reines seules et leur nid. Généralement, les structures sont abandonnées. Nous pensons que le nombre de nids échouant à l'adoption est une conséquence de cette situation. Concernant le cas recensé en milieu naturel, nous n'avons aucune information sur ce qu'est advenue la fondatrice. Toujours est-il que la phase de fondation correspond à une période critique dans le développement des guêpiers (disparition des fondatrices, prédation des nids etc..). Nous verrons par la suite que ces échecs à l'adoption n'apparaissent plus dans les autres phases du cycle de développement.

D'ailleurs, mis à part la situation de captivité qui nous a posé problème au cours des diverses études entreprises, il n'est pas rare en milieu naturel d'observer de telles situations d'adoptions par le biais d'usurpation de colonies ou de take-over à cette période du cycle de développement. Même si ces deux phénomènes ont été décrits chez d'autres espèces (Kasuya, 1982 ; Bunn, 1982 ; Lorenzi et al., 1996 ; Klahn, 1988 ; Makino, 1989), nous avons eu l'occasion par deux fois d'observer l'usurpation de nid chez l'espèce réunionnaise.

Concernant la phase ouvrière du cycle de développement, nous avons observé 100 % de réussites pour les adoptions, quelle que soit la situation testée. Le tableau 41 rapporte les résultats de cette manipulation. Nous rappelons que les nids mis à adopter correspondent à des nids du type D et E définis précédemment dans l'étude visant à mesurer l'influence de l'état du couvain sur le phénomène d'adoption.

**Tableau 41**

Résultats obtenus pour des colonies hôtes se trouvant en phase ouvrière

	Nombre de nids mis à adoptés	Résultats obtenus	
		Nids adoptés	Nids non adoptés
captivité	8	8	0
Semi-liberté	7	7	0
Milieu naturel	12	12	0

Pour chaque colonie hôte, nous avons dénombré les individus présents avant et après remplacement du nid. Dans tous les cas, ce nombre reste constant. Ce simple fait signifie que tous les individus de la colonie hôte adoptent le nid de remplacement.

Concernant les colonies se trouvant en phase de reproduction, nous observons là aussi l'adoption du nid de remplacement dans tous les cas. Par contre, ce nid n'est adopté que par un nombre restreint d'individus. La grosse majorité des individus de la colonie hôte quitte le site. Les résultats obtenus sont rapportés par le tableau 42.

**Tableau 42**

Résultats obtenus pour des colonies hôtes se trouvant en phase de reproduction

	Nombre de nids mis à adoptés	Résultats obtenus	
		Nids adoptés	Nids non adoptés
captivité	4	4	0
Semi-liberté	6	6	0
Milieu naturel	10	10	0

En dénombrant les individus avant et après le remplacement de la colonie, nous constatons que les individus qui quittent le nid correspondent aux individus auparavant immobiles sur le nid d'origine. Ce phénomène était d'autant plus visible en situation de captivité, car ces individus se sont tous regroupés dans un des coins de la cage d'élevage. En fait par cette situation de captivité, nous avons pu observer que seuls les individus encore

actifs (ravitaillement de la colonie d'origine en divers matériaux) adoptaient le nid de remplacement. Les individus qui ont quitté la structure étaient en fait ceux que nous avons déterminé comme étant les futurs reproducteurs (futurs gynes et mâles).

Ces nids de remplacement ont continué à être actifs durant une période correspondant au développement des larves encore présentes au nid (entre 10 et 15 jours) alors que le nid d'origine de la colonie hôte était déjà en phase de déclin et ne montrait que peu de signes d'activité si ce n'est pour le ravitaillement des sexués immobiles sur les rayons.

De ce fait, nous remarquons que même si peu d'individus adoptent le nid de remplacement, il y a tout de même une reprise d'activité qui avait déjà disparu sur le nid d'origine.

### **Les constatations qui peuvent être faites suites à ces remplacements de nid**

La première constatation concerne l'aptitude des guêpes à l'adoption d'une structure qui ne leur est pas apparenté et ce pour l'ensemble des phases de leur cycle de développement. Nous montrons que ces adoptions se font aussi bien par la reine que par les ouvrières. Par contre, les futurs reproducteurs n'exhiberont pas ce type de comportement. Le fait est que, pour cette dernière catégorie, il n'y a pas non plus implication des individus dans le maintien des colonies durant la phase reproductive. Ils sont d'ailleurs les éléments déclencheurs de la phase de déclin des colonies en situation normale.

Nous constatons donc que seuls les individus impliqués dans la maintenance des colonies seront concernés par le phénomène d'adoption. Une étude plus approfondie des individus engagés dans le processus d'adoption est faite par la suite (étude de la caste comportementale des individus hôtes).

Par cette étude, nous montrons qu'un nid non apparenté peut être adopté par les individus actifs de la colonie avec pour seule condition, la présence d'un couvain présentant des larves ayant dépassé le stade L2. Le fait est que nous ne testons par cette étude que la capacité des guêpes à adopter un couvain étranger. Par contre nous n'avons aucune information concernant l'importance du facteur non-apparentement des structures sur le comportement des guêpes. Nous montrons uniquement que le processus d'adoption existe. De plus il est possible que le fait de supprimer le nid d'origine influence le comportement des membres de la colonie hôte qui n'ont d'autres solutions que d'adopter la structure étrangère. Pour tester l'importance des liens de parenté dans le phénomène d'adoption ainsi que l'hypothèse d'une contrainte générée par le protocole des remplacements de nids, nous avons

placé les guêpes dans une situation de choix entre leur nid d'origine et le nid non apparenté à adopter en générant une condition de polydomie artificielle. Les résultats de cette expérimentation sont décrits dans le paragraphe qui suit.

- **Résultats obtenus lors des créations de polydomies artificielles**

La mise en place des polydomies artificielles s'est faite dans les trois situations expérimentales (captivité, semi-liberté, milieu naturel). Dans le cadre de ces expérimentations, les individus hôtes, qui conservent leur nid d'origine, gardent la possibilité d'élever un couvain qui leur est génétiquement plus proche.

Nous allons dans ce qui suit décrire les facteurs favorables à l'adoption de structures non apparentées dans ces conditions particulières de polydomies artificielles.

#### **Influence de l'état du couvain du nid à adopter sur le phénomène d'adoption**

Les tests sont effectués sur des colonies hôtes se trouvant en phase ouvrière. Les nids non-apparentés sont placés dans un rayon de 30 cm autour du nid de la colonie hôte.

Les résultats obtenus lors de ces expérimentations sont similaires à ceux observés dans le cadre des remplacements de nid. Ainsi, seuls les nids de type D et E ont fait l'objet d'adoption par les membres de la colonie hôte. Le tableau 43 résume les résultats obtenus.

Les différences qui apparaissent entre les deux conditions expérimentales (remplacement de nid et polydomie) résident principalement dans le nombre d'individus de la colonie hôte qui adoptent le nid non-apparenté. En effet, alors que dans la condition expérimentale de remplacement de nids nous assistons à l'adoption de la structure non-apparentée par l'ensemble des membres de la colonie hôte, dans le cas de la genèse de colonie polydome artificielle nous assistons à l'adoption de la structure par un nombre limité d'individus. Nous aborderons ce point plus en détail dans le sous-chapitre traitant de la caste comportementale à laquelle appartiennent les individus hôtes.

Une seconde remarque peut être faite en ce qui concerne la répartition des individus entre les deux nids formant la colonie polydome. En effet, lorsque le nid à adopter est plus attractif que le nid d'origine, il nous a été donné d'observer la migration d'une forte proportion des membres de la colonie hôte vers le nid mis à adopter. Dans ces cas, tout porte à croire que la migration de ces individus est en relation avec le passage de la reine du nid d'origine vers le nid à adopter. Pour confirmer cette observation, nous avons expérimenté l'addition de nids considérés comme plus attractifs ou moins attractifs par rapport au nid

d'origine. L'attractivité est estimée en fonction du type de nid utilisé. Ainsi, pour une colonie monogyne, nous estimons qu'un nid de type E est plus attractif qu'un nid de type D car il possède un nombre plus élevé de larves âgées. La proportion d'individus résidant sur les nids est estimée par leur dénombrement puis rapporté sous forme qualitative (plus – moins). Le nid qui portera la reine est repéré par le sexe des imagos qui naîtront 40 jours après la mise en adoption (lorsque la reine est présente, il y a principalement une production de femelles ; Si le nid n'est fréquenté que par des ouvrières, il y a uniquement production de mâles). Le tableau 44 rapporte les résultats obtenus lors de ces tests.

Les deux expérimentations menées dans le but de déterminer l'influence de l'état des larves sur le phénomène d'adoption en condition de polydomie artificielle mettent en évidence deux faits importants :

- L'adoption n'est possible que si le nid à adopter porte un couvain actif (résultat similaire à ce qui a été vu lors des remplacements de nids)
- Lorsque le nid à adopter est plus attractif que le nid d'origine, dans tous les tests effectués, la reine et la majorité de ses descendantes émigrent vers le nid à adopter (nous rappelons que ce dernier n'est pas apparenté à la colonie adoptante)

L'utilisation de ces tests de polydomie artificielle montre en plus que le phénomène d'adoption des nids non apparentés n'est pas une stratégie alternative à la perte du nid d'origine comme cela aurait pu être déduit lors des tests de remplacement de nid. Nous mettons en évidence que les guêpes appartenant à l'espèce *Megapolistes olivaceus* de Geer ont la possibilité de s'occuper de plusieurs nids à la fois et ce sans que le facteur lien de parenté puisse intervenir en tant qu'élément de restriction lors du processus d'adoption.

Ainsi, non seulement les guêpes adoptent un nid non apparenté, mais en plus l'attractivité qu'exercent les larves sur les adultes est telle que le nid à adopter peut devenir le nid principal du système polydome artificiel. Remarquons tout de même que dans les systèmes polydomes naturels qu'il nous a été donné d'observer, chaque nid porte au moins une fondatrice, ce qui n'est pas le cas lors de nos expérimentations car les nids sont mis à adopter sans leur population d'origine. Néanmoins, le fait d'observer des guêpes travaillant sur l'un ou l'autre nid de la colonie nous incite à comparer ces situations à de la polydomie plutôt qu'à des nids satellites (voir la seconde partie du mémoire).

Comme lors des remplacements de nid, l'âge de la colonie adoptante a son importance lors du processus d'adoption. C'est ce que nous allons aborder dans le sous-paragraphe qui suit.

**Tableau 43**

Résultats obtenus lors des expérimentations d'adoption suivant l'état du couvain du nid à adopter

		Caractéristiques du nid à adopter				
		Type A	Type B	Type C	Type D	Type E
captivité	effectif	2	2	4	8	6
	résultat	Pas d'adoption	Pas d'adoption	Pas d'adoption	adoption	Adoption
semi-liberté	effectif	4	3	2	7	5
	résultat	Pas d'adoption	Pas d'adoption	Pas d'adoption	adoption	adoption
milieu naturel	effectif	7	3	3	6	8
	résultat	Pas d'adoption	Pas d'adoption	Pas d'adoption	adoption	adoption
total		13	8	9	21	19

Le type A désigne les nids vides, le type B les nids ne portant que des œufs, le type C les nids portant des œufs et des larves jeunes (stade L1 et L2), le type D les nids portant œufs et larves âgées (Stades L1 à L5) et le type E les nids portant œufs, larves et pupes.

**Tableau 44**

Résultats obtenus suivant l'attractivité du couvain

		Nid d'origine	
		Nid de type D (n=20)	Nid de type E (n=20)
Nid à adopter	Nid de type D (n=21)	La majorité de la population et la reine sur le nid d'origine (Test sur 10 colonies)	La majorité de la population et la reine sur le nid d'origine (Test sur 11 colonies)
	Nid de type E (n=19)	La majorité de la population et la reine sur le nid à adopter (Test sur 10 colonies)	La majorité de la population et la reine sur le nid d'origine (Test sur 9 colonies)

**Influence de l'âge de la colonie hôte sur le phénomène d'adoption**

Pour tester l'influence de l'âge de la colonie hôte sur le phénomène d'adoption, nous utilisons des nids de type D et E en tant que structures à adopter. Comme pour les diverses expériences qui précèdent, les nids à adopter ne sont pas apparentés aux colonies hôtes.

Nous avons testé les expériences de polydomie artificielle pour des colonies hôtes se trouvant en phase de fondation, en phase ouvrière et en phase reproductrice. Nous décrivons respectivement les résultats obtenus pour ces différentes phases. Ces études ont été menées dans les 3 conditions expérimentales (captivité, semi-liberté et milieu naturel).

Lorsque la colonie hôte se trouve en phase de fondation, le phénomène d'adoption ne concerne que la fondatrice puisque c'est le seul individu présent au nid à cette période du cycle de développement pour les colonies monogynes. Les résultats obtenus sont décrits par le tableau 45.

**Tableau 45**

Résultats obtenus pour des colonies hôtes se trouvant en phase de fondation

	Nombre de nids mis à adoptés	Résultats obtenus	
		Nids adoptés	Nids non adoptés
captivité	4	3	1
Semi-liberté	3	1	2
Milieu naturel	9	5	4

Concernant ces résultats, nous remarquons que les nids adoptés par la fondatrice avaient tous la particularité d'être plus attractifs que le nid d'origine (qui est d'ailleurs abandonné).

La reine ne s'occupe que du nid sur lequel elle réside. Dans cette phase du cycle de développement, il n'y a pas genèse de colonie polydome puisqu'un des deux nids est abandonné. Là encore, le fait de partager des liens de parenté avec le nid d'origine semble correspondre à un facteur subsidiaire face à l'attractivité du nid à adopter.

Concernant les colonies hôtes ayant déjà atteint la phase ouvrière, les résultats obtenus ont déjà été présentés dans le sous-paragraphe précédent. Là aussi, le nombre d'individus adoptant est dépendant de l'attractivité des nids à adopter comme nous l'avons vu



auparavant (voir tableau 44). Le tableau 46 rapporte les résultats obtenus lors de ces expérimentations.

**Tableau 46**

Résultats obtenus pour des colonies hôtes se trouvant en phase ouvrière

	Nombre de nids mis à adoptés	Résultats obtenus	
		Nids adoptés	Nids non adoptés
captivité	14	14	0
Semi-liberté	12	12	0
Milieu naturel	14	14	0

Pour les colonies se trouvant en phase de reproduction, nous obtenons là aussi l'adoption de la totalité des 32 nids de type E pour les 3 conditions expérimentales testées (la date ne nous permet plus de tester des nids de type D). Dans cette phase du cycle de développement, la colonie hôte ne porte plus que quelques ouvrières encore actives ainsi qu'un nombre important de reproducteurs inactifs.

Comme dans le cadre des remplacements de nids, seules les ouvrières encore actives adoptent la structure. Ainsi, la majorité de la population continue à résider sur le nid d'origine en y restant inactive. Les ouvrières adoptantes gardent quant à elle la possibilité de passer d'un nid à l'autre. Lorsque le nid d'origine de la colonie hôte est en fin de phase reproductive, les ouvrières encore actives résident principalement sur le nid mis à adopter et c'est sur ce dernier que sont observés les comportements inhérents à la maintenance des nids (approvisionnement divers en nutriments). Ces comportements disparaissent avec la naissance des futurs reproducteurs sur les nids mis à adopter.

### **Les constatations qui peuvent être faites suites aux créations de colonies polydomes**

L'ensemble des résultats obtenus lors des diverses expérimentations liées aux créations de polydomies artificielles est en accord avec les constatations qui ont été faites lors des remplacements de nids.

Par le biais de cette méthode, nous montrons que les guêpes réunionnaises sont capables d'adopter un nid non apparenté tout en conservant leur nid d'origine. Ainsi l'hypothèse d'une adoption contrainte conséquente au protocole des remplacements de nid ne peut être retenue puisque dans le cadre des expérimentations de polydomie artificielle, les membres de la colonie hôte gardent la possibilité de n'élever que le couvain du nid qui leur est apparenté.

En plus des éléments mis en évidence au cours des remplacements de nids (besoin d'un couvain actif et adoption des structures par la reine et ses ouvrières), nous montrons que les individus placés en situation de polydomie artificielle choisissent préférentiellement un couvain plus actif et ce au détriment des liens de parenté.

Cette constatation est d'autant plus importante qu'elle va à l'encontre des prédictions formulées par le modèle de sélection parentale (Hamilton, 1964ab) proposé pour les hyménoptères sociaux. Nous rappelons que, dans ce modèle, Hamilton prédit que les comportements altruistes sont dépendants des liens de parenté que partagent les individus entre eux. Ainsi, chez les hyménoptères, face à la dissymétrie apparaissant dans les liens de parenté suite au phénomène d'haplodiploïdie, un individu a plus d'intérêt à favoriser la descendance de sa mère par rapport à sa propre descendance.

Dans le cadre de nos expérimentations, nous mettons en évidence une forme de sélection qui se base sur l'état du couvain et plus particulièrement sur son attractivité. Même les reines qui sont à l'origine des divers membres de la colonie sélectionnent le nid le plus attractif et ce au détriment de sa propre descendance.

Dans le but de déterminer les éléments comportementaux qui favorisent l'adoption de nid non apparenté, nous avons entrepris l'étude des caractéristiques éthologiques des membres de la colonie hôte au moment où les structures sont adoptées. Les résultats de cette étude sont décrits dans le sous-chapitre qui suit.

## C) Etude du comportement des individus hôtes sur les nids adoptés

La caractérisation et le catalogue des items comportementaux exhibés par les individus hôtes lorsqu'ils adoptent un nid non apparenté se fait suivant les protocoles déjà utilisés lors de l'étude du comportement des guêpes au nid dans la seconde partie de ce mémoire.

Cette étude porte sur 30 individus répartis sur 8 nids adoptés qui ont été étudiés en condition de semi-liberté (3 nids en cage et 5 nids sous l'amphithéâtre).

Nous avons, par le biais de cette étude, tenté de répondre aux trois questions suivantes :

- Il y a t'il apparition de comportements nouveaux susceptibles de favoriser l'adoption de structures non-apparentées ?
  - Existe t'il parmi ces comportements des éléments que nous pourrions interpréter comme révélateur d'une forme de reconnaissance du caractère inconnu du nid mis à adopter ?
  - Les individus adoptants appartiennent t'ils tous à une caste comportementale particulière ?
- **Catalogue et caractérisation des comportements des individus hôtes lorsqu'ils adoptent un nid non apparenté**

Cette étude montre que les individus qui adoptent le couvain non apparenté exhibent 38 comportements sur le nouveau nid alors qu'ils en exhibaient 46 sur leur nid d'origine avant nos manipulations liées à l'adoption (résultats décrits dans la seconde partie de ce mémoire). Ces comportements sont regroupés dans les 6 catégories déjà définies dans le chapitre concernant l'étude du comportement des guêpes au nid. Nous rappelons que ces 6 catégories sont :

- SM : Regroupement des divers comportements pouvant être définis comme une activité de marche pour l'individu.
- SI : Regroupement des diverses formes comportementales permettant de définir un individu comme étant immobile.
- IC : Comportements pouvant être associés à la présence du couvain.

- IA : Comportements pouvant être liés à des interactions entre adultes.
- TC : Diverses formes de toilettage qu'il est possible de retrouver chez un individu.
- MP : Regroupement des comportements qui correspondent à des mouvements particuliers tels que l'alimentation, les sorties et les entrées sur le nid (dans des conditions bien particulières car il s'agit d'individus stationnant au nid), les mouvements relatifs à une partie du corps, les mouvements brusques ou encore les mouvements de rotation sur le nid.

Les résultats obtenus au cours de cette étude sont décrits pour chacune de ces 6 catégories.

- Comportement appartenant à la catégorie SM :

Cette catégorie compte 8 comportements dont 4 nouveaux qui n'apparaissent pas lorsque l'individu se trouve sur le nid d'origine. Ces 4 nouveaux comportements correspondent à une marche rapide des individus sur les différentes parties du nid. Nous avons ainsi MARCHE RAPIDEMENT, MARCHE RAPIDEMENT SUR LE GATEAU, MARCHE RAPIDEMENT AU DOS du nid et MARCHE RAPIDEMENT SUR LE COTE du nid. Les items comportementaux PASSE SUR OPERCULE et PASSE SUR LOGE n'apparaissent pas sur le nid adopté.

Le tableau 47 résume les caractéristiques statistiques de ces 8 items comportementaux.

**Tableau 47**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie SM

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
MARCHE	4	8	2	7"11 ± 3"40
MARCHE AU DOS	8	28	3.5	4"77 ± 1"05
MARCHE SUR COTE	9	30	3.33	6"32 ± 3"29
MARCHE AU GATEAU	10	130	13	6"32 ± 2"16
MARCHE RAPIDEMENT	5	10	2	4"31 ± 2"14
MARCHE RAPIDEMENT SUR LE GATEAU	4	20	5	0"95 ± 0"47
MARCHE RAPIDEMENT SUR LE COTE	6	18	3	7"18 ± 3"61
MARCHE RAPIDEMENT AU DOS	7	7	1	1"36 ± 0"65

- Comportement appartenant à la catégorie SI :

Cette catégorie compte 5 items comportementaux. L'item comportemental IMMOBILE SUR L'OPERCULE disparaît alors que le comportement IMMOBILE DANS UNE ALVEOLE qui sera souvent observé pour les colonies en fin de phase reproductive apparaît. Les caractéristiques statistiques de ces 5 items comportementaux sont résumées dans le tableau 48.

**Tableau 48**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie SI

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
IMMOBILE	7	36	5.14	9"20 ± 5"58
IMMOBILE AU DOS	7	19	2.71	19"20 ± 9"01
IMMOBILE SUR COTE	8	44	5.5	15"07 ± 4"70
IMMOBILE AU GATEAU	7	18	2.57	3"98 ± 2"16
IMMOBILE DANS UNE ALVEOLE	3	3	1	12"68 ± 5"53

## - Comportement appartenant à la catégorie IC :

Les items comportementaux VISITE OPERCULE et LECHE OPERCULE n'ont pas été observés sur les nids adoptés. Cette catégorie ne porte plus que 4 items comportementaux. Sur ces 4 items, il est possible d'en observer un nouveau. Il s'agit de TOUCHE LARVE AU STADE L5. Le tableau 49 présente les caractéristiques statistiques de ces 4 items comportementaux.

**Tableau 49**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie IC

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
TOUCHE LOGE	6	9	1.5	0"94 ± 0"29
VISITE ALVEOLE	10	92	9.2	4"06 ± 2"12
PALPE OPERCULE	3	6	2	3"62 ± 1"58
TOUCHE LARVE AU STADE L5	5	5	1	4"19 ± 1"86

## - Comportement appartenant à la catégorie IA :

Cette catégorie ne porte que l'item comportemental RENCONTRE dont les caractéristiques statistiques sont résumées dans le tableau 50. les comportements TROPHALAXIE, PARTAGE BOULETTE, RECEPTION, CONTACT ANTENNE ET MOUVEMENT LIE A COMPAGNON DE NID n'ont pas été observés.

**Tableau 50**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie IA

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
rencontre	8	12	1.50	4"35 ± 1"07

## - Comportement appartenant à la catégorie TC :

Cette catégorie porte 6 items comportementaux qui apparaissent tous lorsque l'individu se trouve sur le nid d'origine. Par contre, les comportements TOILETTE, TOILETTE ABDOMEN et TOILETTE THORAX n'ont pas été relevés sur les nids adoptés. Les caractéristiques statistiques de ces items sont résumées dans le tableau 51.

**Tableau 51**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie TC

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
TOILETTE PATTE ARRIERE	9	12	1.33	16"62 ± 6"38
TOILETTE PATTE AVANT	6	6	1	8"09 ± 1"37
TOILETTE AILE	3	4	1.33	8"83 ± 1"72
TOILETTE ANTENNE	4	4	1	3"32 ± 0"98
TOILETTE MANDIBULE	4	5	1.25	13"51 ± 11"07
TOILETTE TETE	4	7	1.75	12"65 ± 8"26

## - Comportement appartenant à la catégorie MP :

Cette catégorie qui nous le rappelons était constituée de 6 sous-catégories compte une sous-catégorie de plus que nous avons baptisé MARQUAGE. Cette nouvelle sous-catégorie compte les 4 nouveaux items comportementaux suivant : FROTTE LOGE, où la guêpe en marchant au niveau des alvéoles, frotte son abdomen sur les cellules ; FROTTE OPERCULE qui est un comportement similaire à celui décrit précédemment à la différence qu'il apparaît cette fois au niveau des alvéoles operculées ; MARCHE EN TAPOTANT ABDOMEN, avec un individu qui cette fois ne fait que poser puis relever son abdomen sur le dos du nid tout en marchant et enfin LECHE DOS.

Les sous-catégories HORS-NID (SE POSE (a) et S'ENVOLE) et ALIM (MALAXE et JETTE GOUTTE) n'ont pas été relevées chez les individus adoptant la structure étrangère. De même, les items comportementaux TRAVAILLE SUR LOGE, ROTATION LENTE, SECOUE AILE, TAPOTE ANTENNE et BOUGE ANTENNE n'ont pas été observés.

La sous-catégorie MOUVEMENT APPENDICE se verra augmenter de deux nouveaux items comportementaux qui sont BOUGE TETE et BOUGE MANDIBULE. Dans les deux cas, l'animal reste immobile en ne bougeant que la tête ou que les mandibules.

Les caractéristiques statistiques des différents comportements appartenant à la catégorie MP sont résumées dans le tableau 52.

**Tableau 52**

Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie MP

Item comportemental	Nombre d'individus	Fréquence des observations	Fréquence moyenne d'émission	Durée moyenne
TOURNE	5	36	7.20	2"53 ± 1"45
ALERTE	9	12	1.33	6"50 ± 2"08
BOUGE PATTE	3	3	1	0"77 ± 0"27
IMMOBILE AVEC MOUVEMENT DES AILES	2	4	2	9"93 ± 4"20
IMMOBILE AVEC MOUVEMENT DE L'ABDOMEN	3	3	1	5"12 ± 2"15
MOUVEMENT	3	6	2	2"10 ± 0"37
BOUGE TETE	3	3	1	1"47 ± 0"51
BOUGE MANDIBULE	4	4	1	23"34 ± 16"20
FROTTE LOGE	4	9	2.25	2"34 ± 1"11
FROTTE OPERCULE	5	5	1	2"26 ± 0"95
MARCHE EN TAPOTANT ABDOMEN	6	9	1.50	6"36 ± 3"99
LECHE DOS	4	4	1	28"58 ± 6"47

Suite à cette caractérisation comportementale, il devient possible de comparer ces comportements à ceux exprimés par les guêpes sur le nid d'origine lorsque la colonie n'a pas été perturbée.



• **Etude comparative des comportements**

Cette étude intègre le comportement de 52 individus qui ont pu être observés durant au moins 5 minutes. Ces individus se répartissent de la façon suivante :

- 14 individus adoptant un nid non apparenté
- 38 individus observés sur leur nid d'origine (il s'agit des 28 individus observés au nid ainsi que des 10 individus entrant de la seconde partie de ce mémoire)

Notre objectif est de déterminer les différences qui apparaissent pour les 25 items comportementaux que partagent ces différents groupes d'individus. Nous rappelons que nous avons observé 38 items comportementaux pour les guêpes adoptant un nid non apparenté et 46 items chez les individus observés sur leur nid d'origine.

Les comparaisons effectuées portent sur la durée et sur la fréquence moyenne de ces 25 items comportementaux. Le faible nombre d'individus observés pour les différents groupes à exprimer certains comportements nous a orientés dans le choix du test statistique non paramétrique U de Mann et Whitney. Le résultat des comparaisons statistiques est considéré comme significativement différent lorsque la valeur de P obtenue est inférieure ou égale à 0,05.

**Comparaisons effectuées pour la durée moyenne des 25 items comportementaux**

La comparaison statistique de la durée moyenne de ces différents items comportementaux met en évidence une seule différence significative qui concerne le comportement TOUCHE LOGE.

Ainsi, le test U de Mann et Whitney montre que ce comportement dure en moyenne plus longtemps pour les guêpes se trouvant sur leur nid d'origine en comparaison aux guêpes se trouvant sur un nid adopté ( $P=0.039$ ). Les caractéristiques statistiques de cet item comportemental sont résumées dans le tableau 53 qui suit :

**Tableau 53**

Caractéristiques statistiques du comportement TOUCHE LOGE pour les deux groupes d'individus comparés

situation	Nombre d'individus	Moyenne et erreur standard à 95% de la moyenne
Sur nid adopté	6	$0,94 \pm 0,23$
Sur nid d'origine	16	$2,60 \pm 0,57$

**Comparaisons effectuées pour la fréquence moyenne des 25 items comportementaux**

Dans le cadre des comparaisons de fréquence moyenne, le test statistique U de Mann et Whitney met en évidence des différences statistiques pour l'item comportemental INSPECTION DES LOGES et pour la catégorie SI (somme des items comportementaux liés à l'immobilité des individus sur le nid). Les valeurs de p obtenues par le biais de ce test sont respectivement :  $p=0,028$  pour INSPECTION DES LOGES et  $p=0,033$  pour SI.

Les caractéristiques statistiques de ces comportements sont données par le tableau 54.

**Tableau 54**

Caractéristiques statistiques de la fréquence moyenne des comportements présentant des différences significatives au test statique U de Mann et Whitney

Situation	INSPECTION DES LOGES		SI	
	N	Moyenne et erreur standard	N	Moyenne et erreur standard
Sur les nids adoptés	10	9,2 ± 2,28	14	8,5 ± 1,72
Sur les nids d'origine	27	4,74 ± 1,05	36	5,11 ± 0,48

Cette étude statistique montre donc que les individus inspectent plus souvent les loges et sont rencontrés plus souvent immobiles sur le nid adopté.

**Constatations pouvant être faites suite à ces comparaisons statistiques**

Outre l'intensification observée dans la fréquence des actes en relation avec l'immobilité des individus sur les guêpiers, le fait d'observer des individus qui passent plus de temps en moyenne à toucher les loges et qui inspectent plus souvent les alvéoles semblent indiquer un intérêt plus important de ces guêpes vis-à-vis du couvain non apparenté présent dans le nid adopté.

En plus de ces différences, il apparaît sur le nid adopté 12 comportements nouveaux dont 4 peuvent être considéré comme des comportements de marquage (FROTTE LOGE, FROTTE OPERCULE, MARCHE EN TAPOTANT ABDOMEN et LECHE DOS), 4 comme des comportements révélateurs d'un état d'alerte pour les guêpes (MARCHE RAPIDEMENT, MARCHE RAPIDEMENT GATEAU, MARCHE RAPIDEMENT DOS et MARCHE RAPIDEMENT COTE) et 2 comme des comportements en relation avec le couvain (TOUCHE LARVE AU STADE L5 et IMMOBILE DANS UNE ALVEOLE). Les 2 derniers comportements nouveaux qui ont pu être observés (BOUGE TETE et BOUGE MANDIBULE) apportent peu d'informations dans le cadre de notre étude.

Ainsi, une étude du comportement des guêpes sur le nid adopté révèle l'apparition d'un certain nombre de différences susceptibles de confirmer la capacité des individus de cette espèce à différencier une structure connue (le nid d'origine) d'une structure inconnue (le nid à adopter).

Si cette hypothèse est vraie, nous serions en droit d'attendre des individus l'expression de deux types de réactions possibles :

- Soit les individus suivent les règles sous-entendues par le modèle d'Hamilton et se comportent de façon à éliminer la structure qui leur est étrangère.
- Soit les individus rencontrent un quelconque intérêt à exploiter la structure étrangère et se comportent de façon à diminuer les différences apparaissant entre le milieu connu et le milieu étranger.

L'observation des nouveaux comportements apparaissant sur le nid étranger indique que les individus suivent la seconde option. En effet, ces comportements définis comme des comportements de marquages et des comportements révélateurs d'un état d'alerte plus important sur le nid adopté semblent indiquer qu'en plus de la reconnaissance de la structure en tant qu'élément inconnu, il y a expression de comportements visant à faire disparaître les différences pouvant exister entre ce qui est connu (nid d'origine) et ce qui ne l'est pas (nid adopté).

En milieu naturel, nous avons pu observer des guêpes qui se déplacent rapidement sur le nid dans des conditions bien particulières. Ces comportements sont généralement exprimés lorsque le nid est attaqué ou a été attaqué par les fourmis. De même, si une guêpe appartenant à une autre colonie s'approche du nid, les résidents de ce nid, après avoir repoussé l'intrus, adopteront eux aussi ce type de déplacement rapide. Tout porte à croire que ce type de comportement est généré suite à la rencontre des individus face à un élément inconnu.

Concernant les comportements définis comme servant au marquage des nids, ils ne sont pas spécifiques à l'espèce *Megapolistes olivaceus* de Geer. Cervo et Turillazzi en 1989 avaient mis en évidence l'émergence de tels comportements chez *Polistes gallicus* lors d'expérimentations visant à étudier le potentiel discriminatoire des adultes face à un nid étranger. De même, une étude faite en collaboration avec le CNRS de Toulouse sur la capacité de deux espèces de *Polistes* européennes à adopter des nids étrangers, a permis de mettre en évidence ce type de comportements. Les résultats de cette étude sont présentés au niveau de

l'annexe -4- de ce mémoire sous la forme d'un article qui a été soumis à publication dans la revue *Ethology Ecology & Evolution*. Nous avons jugé utile de l'inclure à ce mémoire pour information sur les mécanismes adaptatifs mis en œuvre chez d'autres espèces de *Polistes* lors de l'adoption de structures étrangère.

La mise en évidence de comportements compensatoires visant à diminuer les différences pouvant exister entre le nid étranger et le nid parent ne signifie pas pour autant qu'il existe ou qu'il n'existe pas un système de reconnaissance parentale du couvain chez les *Megapolistes olivaceus* de Geer ou chez les espèces européennes étudiées à Toulouse. Par contre, l'ensemble des résultats obtenus nous incite à nous interroger face au modèle de sélection parentale proposé par Hamilton en 1964 (a et b). Ce fait est objet à discussion dans le sous-chapitre suivant.

- **Discussion autour du modèle de sélection parentale**

Suite à ces diverses expérimentations, nous avons pu mettre en évidence trois points importants consécutifs aux adoptions. Premièrement, nous avons montré que les individus privilégient le caractère attractif d'un couvain plutôt que le caractère lien de parenté. Deuxièmement, il apparaît clairement, suite à l'étude de leurs comportements, que les guêpes ont la capacité de discriminer entre un élément connu (à priori leur nid d'origine) et un élément inconnu (le nid adopté). Enfin, dernier point, nous mettons en évidence le fait que ces comportements discriminatifs sont accompagnés de comportements pouvant être qualifiés d'intégratifs puisqu'ils semblent intervenir dans un processus visant à diminuer les différences existantes entre ce qui est connu et ce qui est inconnu.

Suivant les postulats du modèle de sélection parentale proposé par Hamilton, nous devrions assister au rejet de la structure inconnue qui est non apparentée. Pourtant, c'est une solution inverse qui est adoptée par les guêpes puisque ces dernières adoptent la structure et vont même jusqu'à la privilégier si le couvain que porte le nid est plus attractif que celui du nid d'origine. Dans ce cas, il est légitime de s'interroger sur les éléments qui permettront aux individus de considérer une structure comme étant parente. En considérant les résultats obtenus lors de nos expérimentations liées à l'adoption, tout semble indiquer que la reconnaissance de la structure connue (donc parente) transite par la présence d'éléments qui se trouvent au niveau du carton du nid et non au niveau du couvain lui-même. Cette hypothèse

semble se vérifier puisque les comportements de marquage qui apparaissent suite à l'adoption suffisent pour que le nid passe du statut de structure inconnu au statut de structure connu.

Ainsi, tout porte à croire que le couvain lui-même ne porte pas d'éléments spécifiques permettant aux adultes de le reconnaître en tant que couvain apparenté. Cette absence de signaux d'appartenance propre au couvain n'est pas une spécificité de l'espèce réunionnaise. En effet, Queller et Hughes en 1990 ont montré que les guêpes appartenant à l'espèce *Polistes annularis* étaient incapables de discerner un couvain parent d'un couvain étranger. De même, les ouvrières appartenant à l'espèce *Polistes chinensis antennalis*, en étant incapable de discerner un nid parent d'un nid étranger et surtout en élevant le couvain étranger, semblent elles aussi ne pas pouvoir distinguer entre les deux types de couvain.

Face à ces résultats, tout semble indiquer que la reconnaissance d'une structure apparentée (donc la sélection parentale) transite par la présence d'éléments probablement chimiques que la guêpe est capable de déposer sur le carton composant son nid. Cette hypothèse est en accord avec divers travaux effectués chez les *Polistes*. Ainsi, en 1994, Espélie et ses collaborateurs montrent que le système de reconnaissance parentale transite par l'intermédiaire de substances chimiques qui sont présentes aussi bien sur la cuticule des adultes que sur le nid. Dans le même ordre d'idée, en 1996, Gamboa et al. ont pu déterminer, chez les *Polistes fuscatus*, les nids qui allaient être rejetés ou acceptés par les membres de la colonie, sur les bases d'une analyse chimique. Ces substances chimiques, qui sont impliquées dans le processus de reconnaissance parentale et qui sont retrouvées sur les nids ou sur la cuticule des adultes, sont des hydrocarbures cuticulaires. Dani en 1996 a montré que la glande de Dufour, qui est présente au niveau de l'abdomen des adultes, sécrétait les mêmes substances chimiques qui étaient retrouvées à la surface de leur cuticule.

Si la reconnaissance parentale passe effectivement par le seul biais de ces hydrocarbures, nous montrons donc par notre étude que ces signaux ne sont pas permanents et qu'ils peuvent être remplacés. Deux questions se posent alors :

- Est-ce que les individus appartenant aux différentes colonies peuvent être différenciables par le biais de leur signature cuticulaire ?
- Quel sera la signature cuticulaire des individus non apparentés qui naissent sur le nid ?

Toutefois, avant de nous atteler à l'étude de la chimie cuticulaire des guêpes réunionnaises, nous nous sommes interrogés sur la caste des individus qui permettront au nid

d'acquérir le statut de structure connue. Les résultats de cette étude sont décrits dans le sous-chapitre qui suit.

- **Etude de la caste comportementale des individus adoptant :**

Cette étude se fera suivant la méthode déjà appliquée pour l'étude des castes en situation normale dans cette espèce. Cette méthode consiste en une analyse en composante principale couplée à une classification hiérarchique de nos individus.

Nous allons tenter de répondre à deux questions :

- Quel est la caste (parmi les 3 définis dans la seconde partie du mémoire) qui s'occupe du nid étranger ?
- Qui sont les individus qui marquent le nid ?

La seule analyse des individus qui adoptent le nid étranger pourrait apporter une réponse à la première question, mais il est beaucoup plus intéressant de porter cette étude sur l'ensemble des individus observés. En effet, l'étude des castes comportementales que nous avons effectuée sur les individus en situation normale nous a permis de classer ces derniers en trois castes distinctes. Le fait de les intégrer à notre analyse en composantes principales devrait nous permettre de reconnaître directement la caste comportementale de nos individus hôtes en effectuant une classification hiérarchique sur l'ensemble de notre population.

En agissant ainsi, 3 formes d'études s'offrent à nous. En effet, l'ACP présente la particularité d'intégrer de nouveaux individus sous deux formes différentes. La première forme consiste à effectuer le calcul en utilisant la totalité des individus en tant qu'individus principaux. Dans ce cas, la population entière sert à l'élaboration des nouvelles variables. La seconde forme consiste à effectuer le calcul avec une seule partie de la population, puis d'intégrer l'autre partie sous la dénomination d'individus supplémentaires. En agissant ainsi, seuls les individus principaux serviront à générer les variables principales, et il sera alors possible d'obtenir les coordonnées des individus supplémentaires sur ces axes.

Dans notre cas nous aurons donc 3 possibilités :

- Soit l'ACP est généré par l'ensemble des individus
- Soit l'ACP est généré par les individus en situation normale en tant qu'individus principaux et les individus adoptant en tant qu'individus supplémentaires

- Soit l'ACP est générée par les individus adoptant en tant qu'individus principaux et les individus en situation normale en tant qu'individus supplémentaires.

En effectuant les trois types de calcul, nous avons pu vérifier que seuls deux d'entre eux permettent de donner des résultats facilement interprétables. Ainsi, l'analyse en composantes principales intégrant les individus adoptant en tant qu'individus principaux donnera des résultats se prêtant peu à l'interprétation.

L'observation des deux autres ACP par contre permet de répondre aux deux questions que nous avons posées. Nous allons présenter ces deux analyses en y ajoutant à leurs suites leurs classifications hiérarchiques respectives. L'interprétation de ces deux calculs sera faite par la suite.

### **ACP et classification hiérarchique en utilisant l'ensemble de la population en tant qu'individus principaux**

La sélection des variables à retenir pour l'ACP constitue une étape importante de l'étude. Ces variables devront être représentatives aussi bien pour les individus en situation normale que pour les individus adoptant. Lors de la comparaison des caractéristiques comportementales des deux groupes, nous avons pu voir qu'ils partageaient un certain nombre de comportements. De même, chacune des populations exhibe des comportements particuliers. Les comportements communs se retrouveront dans les catégories SM, SI, TC, et IC. Les comportements présentant des différences se retrouveront dans les catégories IA, HN et MARQUE. De ce fait, ces 7 catégories seront sélectionnées pour servir de variables principales.

Cette analyse en composantes principales montre que les 52 individus se répartissent sur l'ensemble du plan principal (nous rappelons que ce plan est formé par les axes 1 et 2) qui est représenté par la figure 25.

Les trois premiers facteurs expliquent plus de 60% de la variance totale des individus nous amenant ainsi à admettre que les 3 premiers axes permettront de traduire suffisamment les relations existantes entre les diverses variables utilisées. La figure 29 présente les résultats relatifs à ces valeurs propres.

Le tableau 55 donne les contributions et les coordonnées des variables pour les 3 axes retenus et la figure 27 représente le cercle de corrélation avec le positionnement des variables dans le plan principal.

Bien que cette ACP soit utilisée dans le cadre d'une identification des castes comportementales des individus adoptant, nous pouvons tout de même remarquer que l'axe 1 sépare les catégories SI et MARQUE des catégories IA, TC, HN et IC alors que l'axe 2 séparera IA, TC et SI des catégories HN, IC, SM et MARQUE.

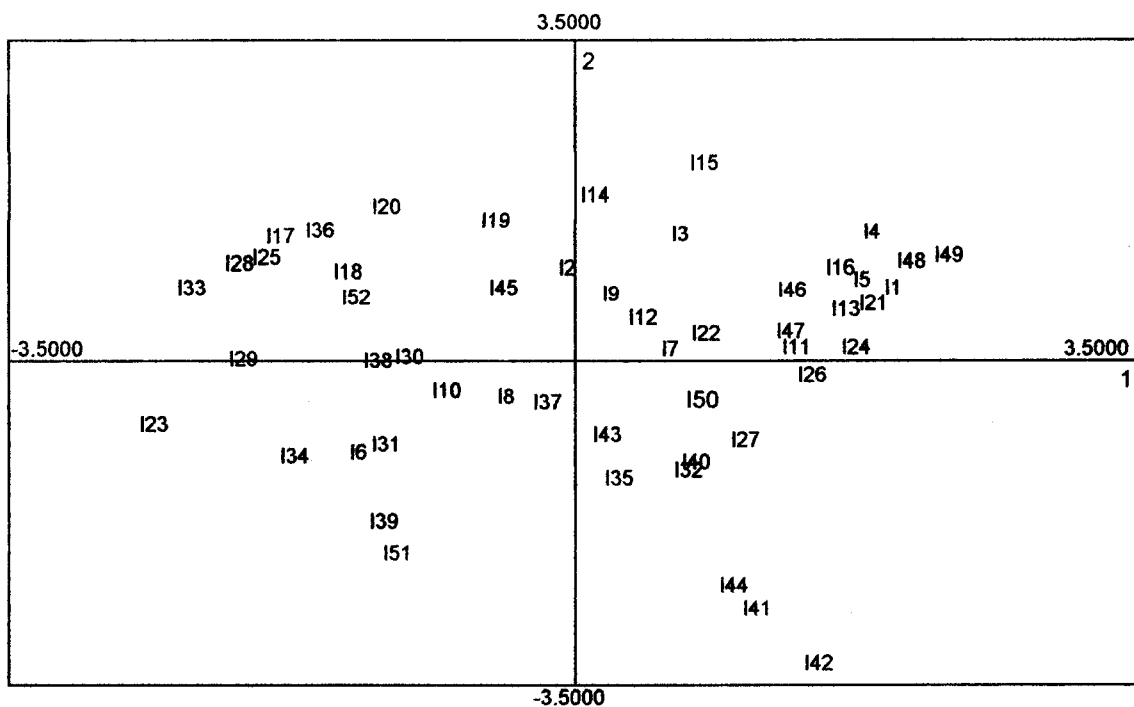
Ainsi, l'axe 1 n'est plus un indicateur d'activité comme c'était le cas lors de l'ACP effectuée sur les individus en situation normale. Par contre, l'axe 2 semble indiquer que les comportements de marquage peuvent se rapprocher des catégories comportementales permettant de caractériser la caste des récolteuses.

Toutefois, ce type de calcul devrait nous permettre suite au classement hiérarchique de nos individus de rapprocher les individus adoptants des individus se trouvant en situation normale. Le fait d'avoir mélangé les résultats obtenus pour les deux groupes de guêpes aura néanmoins une influence importante sur le regroupement des différents individus observés en situation normale, puisque les individus adoptants contribuent à la formation des axes.



**Figure 25**

Répartition des individus dans le plan principal généré par l'ACP



**Figure 26**

Pourcentage d'inertie totale expliqué par les différents axes (#) générés par l'ACP

#	Valeur	Pourcent	Cumul	
1	1.8789	26.84	26.84	1.8789
2	1.4302	20.43	47.27	
3	1.0639	15.20	62.47	
4	0.8295	11.85	74.32	
5	0.7474	10.68	85.00	
6	0.7039	10.06	95.06	
7	0.3461	4.94	100.00	

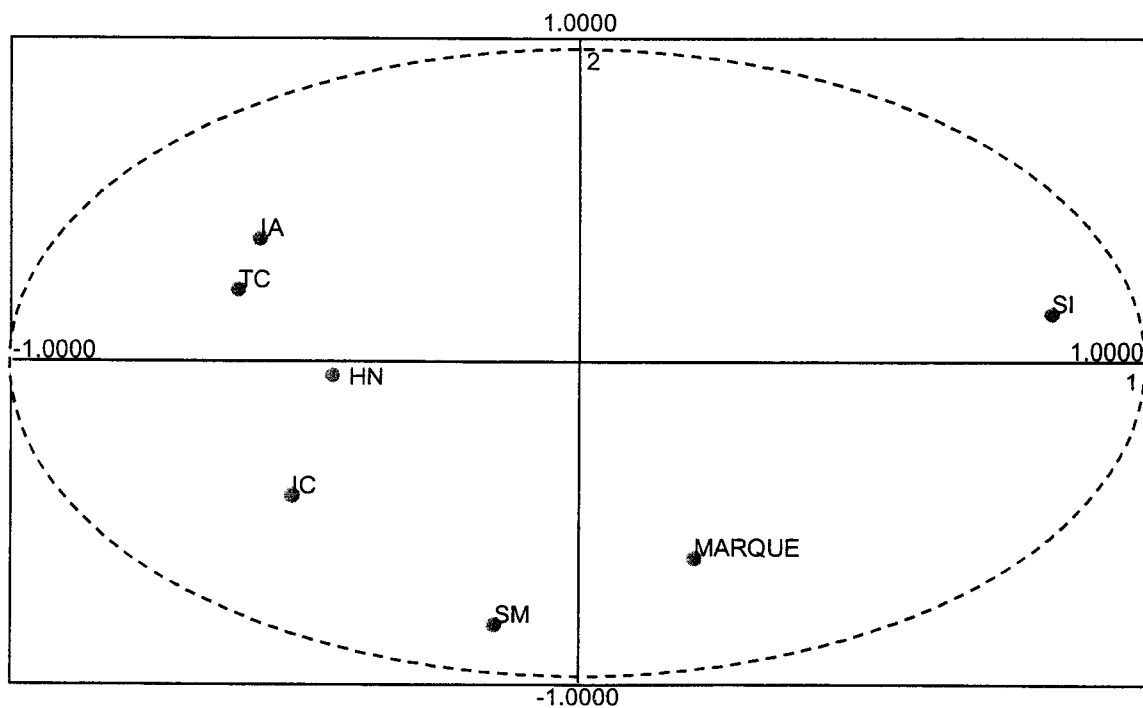
**Tableau 55**

Contributions et coordonnées des variables principales sur les 3 axes retenus

	axe 1		Axe 2		Axe 3	
	coordonné	contribution	coordonné	contribution	coordonné	contribution
SM	-0.14866	0.01176	-0.81499	0.46441	-0.00971	0.00009
SI	0.83329	0.36956	0.15654	0.01713	-0.19162	0.03451
IC	-0.50529	0.13589	-0.41429	0.12001	-0.37254	0.13045
IA	-0.55981	0.16680	0.38757	0.10503	0.01562	0.00023
TC	-0.60032	0.19180	0.22546	0.03554	0.59782	0.33591
HN	-0.43683	0.10156	-0.03746	0.00098	-0.54431	0.27847
MARQUE	0.20620	0.02263	-0.60615	0.25690	0.48419	0.22035

**Figure 27**

Projections des variables dans le cercle de corrélation du plan principal



La classification hiérarchique de ces 52 individus suivant la méthode d'agrégation : «single linkage algorithm» avec application de la mesure des corrélations de Pearson pour la détermination des similarités entre individus permet de regrouper les individus en 3 groupes. Ces groupes sont présentés par le tableau 56. Afin de faciliter la visualisation des résultats, nous mettrons un «n» auprès des individus observés en situation normale et un «a» auprès des individus observés lors de l'adoption des nids. De même, les individus en situation normale ont déjà fait l'objet d'une classification en caste, aussi nous servirons nous des lettres «i», «c» et «r» pour reconnaître respectivement les individus appartenant à la caste des inactifs, des contrôleurs et des récolteurs.

**Tableau 56**

Répartition des 52 individus selon la classification hiérarchique (méthode « single linkage algorithm » avec détermination des similarités suivant les corrélations de Pearson)

Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3	Hors groupe
I52a	I4ni	I27nr	I8nc
I17nc	I46a	I35nr	I31nr
I10nr	I16ni	I50a	
I34nr	I37nr	I32nr	
I2ni	I7	I43a	
I45a	I49a	I40a	
I20nc	I48a	I42a	
I29nr	I1ni	I44a	
I18nc	I5ni	I41a	
I25nc	I21ni	I39a	
I38nr	I13ni	I51a	
I28nc	I22ni		
I14ni	I47a		
I23nr	I24ni		
I33nr	I11ni		
I19nc	I26ni		
I36nr			
I9ni			
I15ni			
I6nr			
I3ni			
I30nr			
I12ni			

L'analyse de ce tableau montre que le groupe 1 porte 6 individus appartenant à la caste des contrôleurs, 9 individus de la caste des récolteurs, 6 individus de la caste des inactifs et 2 individus adoptant. Le groupe 2 est plus homogène, avec 10 individus de la caste des inactifs, 1 individu de la caste des récolteurs et 4 individus adoptant. Enfin, le troisième groupe est constitué de 8 individus adoptant et de 3 individus de la caste des récolteurs.

Une visualisation de ces groupes dans le plan principal (figure 28) indique que le groupe 1 se caractérise principalement par les catégories IA, TC, HN et IC. Le regroupement de ces variables comportementales peut alors expliquer la non homogénéité par rapport aux castes qui y sont présentes. En effet, si nous revenons aux caractéristiques des différentes castes définies dans le chapitre s'intéressant au comportement des guêpes au nid (voir figure 24), nous pouvons remarquer que la variable TC caractérisera un certain nombre d'individus de la caste des inactifs, mais aussi des individus de la caste des contrôleurs qui d'ailleurs se trouveront tous dans le groupe 1 de par la présence de la variable IA. De même les variables HN et IC expliquent la présence d'un certain nombre d'individus appartenant à la caste des récolteurs.

Le groupe 2 quant à lui se caractérise surtout par la variable SI, ce qui explique la majorité d'individus appartenant à la caste des inactifs.

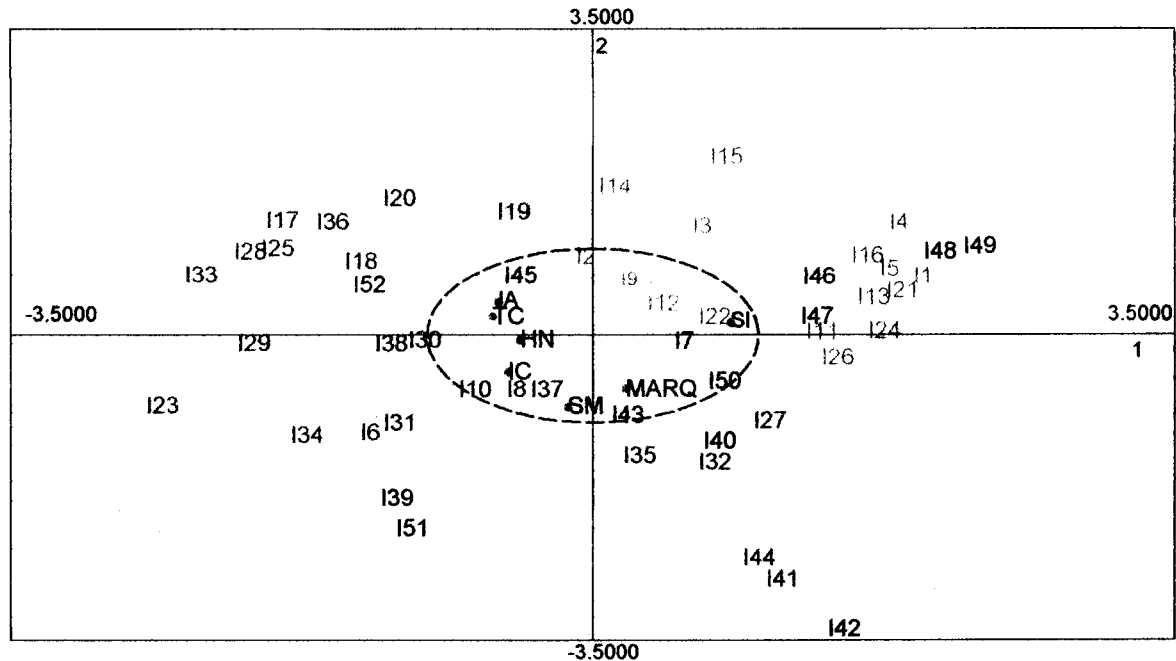
Enfin, le groupe 3 se définira par la variable MARQUE qui est caractéristique des individus adoptant. Ce groupe porte aussi 3 individus de la caste des récolteurs.

Cette première analyse en composantes principales nous apporte une première information concernant les guêpes adoptantes. Toutes ne marquent pas le nid, mais celles qui exhibent ce comportement semblent avoir des affinités avec les individus appartenant à la caste des récolteuses. La seconde information obtenue par cette analyse est en relation avec la répartition des individus adoptants dans les 3 différentes castes définies sur le guêpier. Cette première approche semble indiquer que les individus adoptants appartiennent à ces 3 castes comportementales.

Pour confirmer ces différentes hypothèses, il nous faut effectuer une seconde analyse en composantes principales, en utilisant cette fois les individus adoptant en tant qu'individus supplémentaires dans une analyse générée à partir des individus en situation normale. En fait, le but est d'intégrer les individus adoptants dans la première analyse en composantes principales effectuée dans le cadre de l'étude du comportement des guêpes au nid.

**Figure 28**

Visualisation des groupes générés par la classification hiérarchique dans le plan principal avec en bleu les récolteurs, en vert les contrôleurs, en rouge les inactifs et en noir les individus adoptant.



**ACP et classification hiérarchique en utilisant les individus en situation normale en tant qu'individus principaux et les individus adoptant en tant qu'individus supplémentaires**

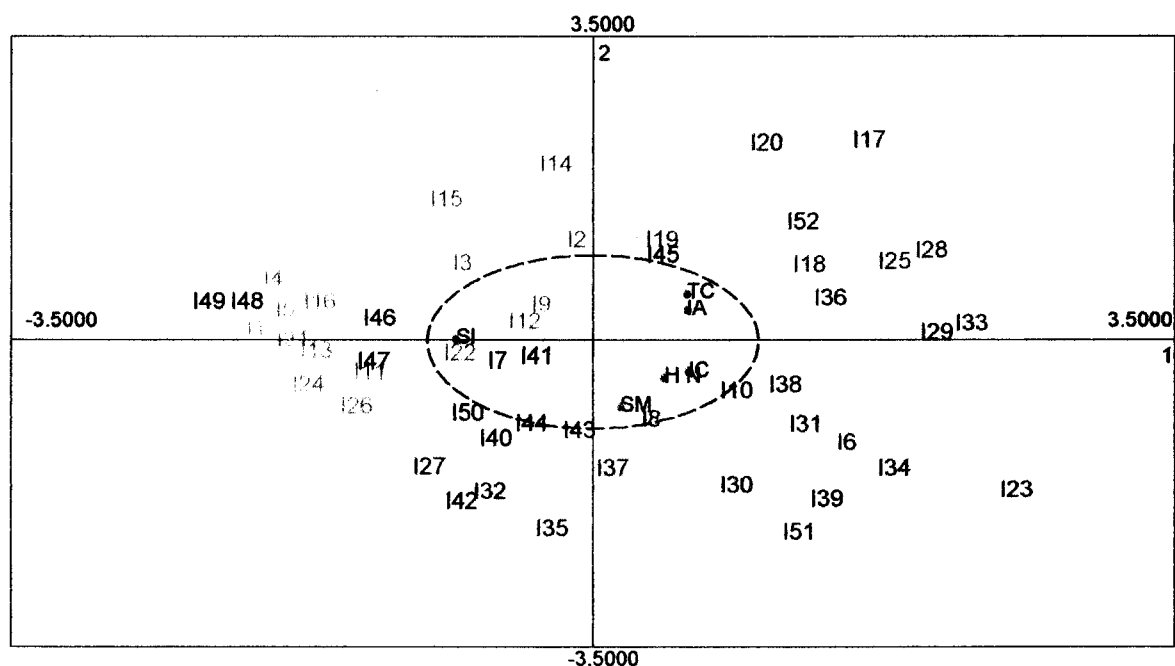
Cette analyse a pour objectif de vérifier les hypothèses émises lors de l'analyse précédente. La méthodologie appliquée consistant à intégrer les nouveaux individus en tant qu'individus supplémentaires permet de les localiser au niveau des groupes prédéterminés lors de l'étude du comportement des guêpes au nid. Ainsi, nous obtiendrons les coordonnées des individus adoptant dans le plan principal de cette première ACP, sans pour autant que ces individus n'interviennent dans la formation des nouvelles variables. La simple visualisation des résultats devrait nous permettre de déterminer précisément la caste comportementale de ces individus adoptants. Toutefois, le classement hiérarchique effectué sur l'ensemble de la population nous permettra de rapprocher statistiquement ces individus des différents groupes. Il nous faudra tout de même garder à l'esprit que cette dernière méthode tiendra compte des coordonnées des individus adoptants pour la genèse de l'arbre hiérarchique, ce qui aura pour

effet de modifier quelques peu les 3 groupes préétablis lors de l'étude menée sur les individus en situation normale.

La figure 29 présente les résultats de cette ACP ou nous avons gardé les colorations correspondant aux castes des individus en situation normale. Nous rappelons que les individus représentés en rouge appartiennent à la caste des inactifs, en bleu à la caste des récolteurs et en vert à la caste des contrôleurs. Les individus adoptants seront représentés en noir.

**Figure 29**

Analyse en composante principale générée par les individus en situation normale avec intégration des individus adoptant en tant qu'individus supplémentaires.



Les informations concernant le pourcentage d'inertie totale expliqué par les différents axes ainsi que les contributions et les coordonnées relatives des diverses variables dans la formation des 3 axes principaux retenus ont déjà été données dans le chapitre concernant le comportement des guêpes au nid.

L'analyse de cette ACP confirme la distribution des individus adoptant dans les trois différentes castes mises en évidence chez les guêpes.

Le classement hiérarchique dans cette nouvelle population nous permet d'obtenir deux groupes qui sont présentés par le tableau 57. Nous utiliserons dans ce tableau le même

code d'écriture mis en place dans l'étude précédente, c'est à dire «*n*» pour les individus en situation normale, «*a*» pour les individus adoptants, «*i*» pour définir la caste des inactifs, «*c*» pour les contrôleurs et «*r*» pour les récolteurs.

### **Tableau 57**

Répartition des 52 individus selon la classification hiérarchique (méthode « single linkage algorithm » avec détermination des similarités suivant les corrélations de Pearson)

Groupe 1	Groupe 2
I30nr	I8nc
I36nr	I28nc
I42a	I25nc
I37nr	I18nc
I27nr	I50a
I6nr	I52a
I43a	I17nc
I35nr	I41a
I44a	I19nc
I23nr	I20nc
I33nr	I45a
I38nr	I2ni
I39a	I9ni
I34nr	I14ni
I32nr	I3ni
I51a	I15ni
I31nr	I12ni
I40a	I22ni
I10nr	I4ni
I29nr	I16ni
	I13ni
	I47a
	I5ni
	I48a
	I49a
	I11ni
	I1ni
	I24ni
	I21ni
	I26ni
	I46ni

Cette méthode de classification hiérarchique met donc en évidence deux groupes distincts dont l'un se caractérise par l'ensemble des individus appartenant à la caste des

récolteurs additionnés de 6 individus adoptants. Le second groupe correspond au regroupement des castes de contrôleurs et d'inactifs ainsi que des 7 individus adoptants restants.

De ce fait il nous est possible de confirmer statistiquement la répartition des individus adoptant dans les 3 castes comportementales mises en évidence dans cette espèce.

En conclusion, nous pouvons dire que la première analyse en composante principale nous a permis de placer les individus adoptant qui expriment un comportement de marquage dans la caste des récolteurs et la seconde ACP montre que tous les individus d'une colonie pourront adopter un nid étranger.

Suite à la détermination des mécanismes comportementaux qui permettront aux guêpes d'adopter une colonie étrangère, il devient primordial de s'intéresser plus précisément aux éléments chimiques qui rendront possible la discrimination entre un support connu et un support étranger. Ces éléments chimiques semblent en effet être déclencheur des comportements de marquage et d'alerte exhibés sur le nid étranger. Cette étude fait l'objet du chapitre qui suit.



- Chapitre II -  
Etude des hydrocarbures cuticulaires  
chez *M. olivaceus* de Geer :

Que ce soit chez les abeilles, les fourmis ou les guêpes, Les hydrocarbures cuticulaires semblent faire l'unanimité en tant qu'éléments servants à la reconnaissance des compagnons de nids. Il est probable que ces substances chimiques ne sont pas les seules à réguler ce type de reconnaissance chez les *Polistes*, mais l'observation des adoptions de couvain accompagnées d'une augmentation des comportements de marquage sur le nid favorise l'hypothèse d'éléments de reconnaissances portés par les individus.

Dans le but d'étudier la régulation du système de reconnaissance parentale mis en place chez les *Megapolistes olivaceus* de Geer lors de l'adoption de couvain étranger, nous avons cherché à distinguer les hydrocarbures cuticulaires permettant de discriminer des guêpes appartenant à des colonies différentes. Il nous faut toutefois faire remarquer que notre objectif ne concerne pas l'identification précise de ces substances, mais plutôt la manière dont elles évoluent lorsqu'il y a adoption de nid. Nous avons pour cela analysé les profils cuticulaires d'individus appartenant à quatre colonies différentes. Notre démarche expérimentale consistait à considérer chaque individu comme possédant une série d'hydrocarbures cuticulaires se retrouvant à la même concentration pour l'ensemble des compagnons d'une même colonie. En se basant sur cette hypothèse de profil cuticulaire partagé par les guêpes d'un même nid, il devient alors possible après analyse chimique de la cuticule des individus de déterminer les substances qui permettront de séparer au mieux les différents groupes. L'outil statistique d'Analyse de Fonctions Discriminantes permettra de mettre en évidence les variables qui influenceront au mieux la répartition des individus au sein des différents groupes, a priori dans notre cas les substances chimiques qui formeront le profil cuticulaire de nos guêpes. À côté de cela, cet outil statistique permettra aussi de visualiser la répartition des différents groupes dans le nouvel espace formé par les fonctions calculées.

Suite à un rappel bibliographique visant à exposer les théories existantes quant aux hydrocarbures cuticulaires et à retracer les travaux effectués à ce jour chez les guêpes *Polistes*, nous présenterons la démarche expérimentale suivie pour mener à bien notre étude ainsi que les résultats qui ont été obtenus.

## A) Rappel bibliographique :

Face à un individu entrant dans la colonie, l'insecte social se retrouve face à un choix : laisser entrer le résident ou rejeter l'intrus. Ce type de comportement sous-entend l'existence d'éléments permettant à l'insecte de discriminer entre les membres de sa colonie et les individus étrangers. Ces éléments ont probablement été sélectionnés lors de l'évolution pour limiter l'exploitation de la colonie par des parasites ou des individus de la même espèce pouvant menacer l'intégrité et le succès de cette structure.

Outre ces comportements visant à contrôler les individus susceptibles d'entrer dans la colonie, l'insecte social se doit aussi d'adapter son comportement suivant le rang social des différents individus partageant sa colonie. Là aussi, il doit exister des éléments permettant à chaque individu de reconnaître la caste de ses vis à vis.

À côté de cela, Hamilton en 1964 émet une théorie apte à expliquer les comportements altruistes chez les hyménoptères sociaux. Il s'agit de la théorie de la sélection parentale. Selon ses hypothèses, ces insectes devraient interagir préférentiellement avec les individus génétiquement les plus proches.

Pour que l'ensemble de ces processus de discrimination opère, il faut que tous les individus soient capables de détecter des éléments spécifiques apportant des informations sur les insectes avec qui ils interagissent. Ces éléments ont été nommés discriminateurs, phéromones de reconnaissances (Hölldobler et Michener, 1980) ou encore phéromones de discrimination (Henderson et al., 1990 ; Downing, 1991). Des études approfondies montrent que la plupart de ces éléments se révèlent être d'origine chimique, comme l'avait suggéré Wilson en 1971.

Les travaux entrepris dans le but d'identifier les éléments chimiques impliqués dans les processus de reconnaissance concernent principalement les composants non-volatils. Il existe tout de même certains composés volatils qui ont été trouvés chez les fourmis (Jaffé, 1983) et qui semblent intervenir dans ce type de mécanisme.

A la fin des années 1970, Howard et ses collaborateurs (1978) ainsi que Blomquist et al. (1979) montrent que les composés non-volatils, se trouvant au niveau de la cuticule des termites, permettent de discriminer entre les diverses espèces ainsi que les castes. A partir de ces travaux, de plus en plus d'éléments ont été collectés sur la possibilité qu'ont les composants cuticulaires à jouer un rôle prépondérant en tant que facteurs de reconnaissances dans diverses espèces d'insectes sociaux. Dans le même temps, la composition et la fonction de ces composés cuticulaires ont fait l'objet d'études.

L'une des fonctions cruciales mise en évidence concernant ces composants correspond à la formation d'une couche protectrice au niveau de la cuticule de l'insecte qui le protège de la dessiccation mais aussi des micro-organismes et des toxines susceptibles de pénétrer dans son organisme. Il a aussi été montré que ces composants sont impliqués dans les phénomènes de communications chimiques. Ainsi, chez les insectes sociaux, ces composants peuvent jouer un rôle essentiel dans les relations inter et intraspécifiques (Blomquist et Dillwith, 1985).

Les composés cuticulaires rencontrés chez les insectes sont normalement constitués d'une mixture complexe de lipides contenant une large quantité d'hydrocarbures. La composition chimique de ces composés a été décrite en détail par Lockey en 1988. Elle correspond principalement à un mélange de n-alcane, de méthyl-alcane ramifiés et d'alcènes (plus particulièrement mono et diènes) possédant de longues chaînes ramifiées dont la taille se situe entre 20 et 40 atomes de carbone. On y trouve aussi, en plus faible quantité, des esters, de l'alcool et des acides gras. Les composés à branches méthylés peuvent être des monométhyles, des diméthyles ou des triméthylalcanes.

La complexité du mélange d'hydrocarbures cuticulaires se traduit par une grande variété de composés mixés en des combinaisons quantitativement et qualitativement différentes. Cette variété dans la composition peut par conséquent laisser supposer un transport d'informations complexe par ces éléments.

Les hydrocarbures cuticulaires se caractérisent par des poids moléculaires relativement élevés et correspondent par conséquent à des composés non-volatils. De ce fait, l'insecte ne pourra percevoir l'information contenue par le substrat qu'en ayant un contact direct avec l'individu en interaction (par exemple par le biais des antennes).

De par leurs caractéristiques, les composés cuticulaires constituent potentiellement un substrat chimique que pourra utiliser l'insecte pour discriminer parmi ses compagnons de nids, entre ces derniers et les non-compagnons de nids ou encore pour détecter si un reproducteur potentiel appartient à la même espèce. Les variations observées dans la composition et dans la proportion relative des différents composés présents dans le mélange d'hydrocarbures cuticulaires peuvent être facilement détectées par le biais d'instruments d'analyses. De ce fait, l'examen des mélanges d'hydrocarbures peut servir à rechercher les éléments principaux impliqués dans la discrimination entre différents groupes. Néanmoins, la complexité rencontrée dans ces mélanges d'hydrocarbures nécessite l'utilisation de tests statistiques multivariés qui permettent de comparer les divers échantillons.

La vérification du rôle des hydrocarbures cuticulaires en tant qu'éléments discriminants par le biais de tests comportementaux confirme les hypothèses émises. Toutefois, le nombre de ces expérimentations reste faible comparé à la multitude d'analyses chimiques déjà existante. Par conséquent, bien que des recherches aient montré la possibilité de discriminer 2 espèces, 2 populations ou deux colonies par le biais de la chimie, il existe peu d'éléments confortant l'hypothèse que les insectes utilisent réellement ces substances lors de leurs interactions.

Il est actuellement connu que les mélanges d'hydrocarbures peuvent varier en qualité (différences observables au niveau de la composition chimique) et en quantité (la composition chimique reste la même, mais chaque composant est présent à des quantités différentes). Des recherches entreprises sur diverses espèces montrent que chaque espèce se caractérise normalement par un mélange particulier. Il apparaît alors entre ces espèces des différences d'ordre qualitatif. Par contre au sein d'une même espèce, les différences observées entre deux populations localisées sur des sites géographiques différents ou encore les différences observées entre diverses colonies voir même quelquefois entre différentes castes, se traduisent par des compositions chimiques identiques qui ne varient que par la quantité relative des différents composants.

Manifestement, l'importance des variations observables entre les membres d'une même colonie ou entre des individus ayant un même statut physiologique est plus faible que ce qui est mesuré entre des individus appartenant à des colonies différentes. Il existe toutefois des exceptions à cette règle. En effet des travaux entrepris par Bagnères et Clément (non publié) chez les termites *Reticulotermes* montrent que les différences observées entre deux castes sont supérieures à celles observées entre deux colonies.

L'intervention des hydrocarbures cuticulaires dans les processus de reconnaissance a pu souvent être mise en évidence chez les fourmis et les termites. En contraste à l'abondance d'articles existants pour ces groupes d'insectes sociaux, le sujet n'a eu que récemment des répercussions pour l'étude des guêpes sociales, aussi les travaux mettant en évidence le rôle de reconnaissance attribuable à ces substances dans ce dernier groupe reste peu abondant.

En 1991, Butts et ses collaborateurs montrent que les mélanges d'hydrocarbures présents chez 4 espèces de *Vespinae* (*Vespula crabro*, *Dolichovespula maculata*, *Vespula squamosa* et *Vespula maculifrons*) sont spécifiques à chacune d'elle. De même, ils montrent qu'il existe des similitudes dans le profil des hydrocarbures mesurés sur la cuticule des ouvrières de *V. maculifrons* et dans celui de son parasite social : *V. squamosa*. Pour chaque

espèce, les castes sont chimiquement distinctes, c'est-à-dire que les extraits provenant des ouvrières et des reines sont quantitativement différents en proportions d'hydrocarbures.

En 1993, Butts et al. montrent qu'il existe, chez les *Dolichovespula maculata*, des différences quantitatives dans le profil cuticulaire relevé pour différentes colonies. Le même type de différences est mis en évidence entre les colonies de *Vespula germanica* (Brown et al. 1991).

La guêpe *Polistes*, tout comme les autres espèces d'insectes sociaux, est hautement efficace en ce qui concerne la régulation des entrées au nid. Seuls les résidents sont admis. Tout insecte qui a la taille d'une guêpe et qui vole aux alentours du nid est repoussé de façon agressive (West-Eberhard, 1969). Gamboa et ses collaborateurs (1986b, 1996) ont largement contribué à la documentation des aptitudes qu'ont les guêpes de ce genre à distinguer entre les compagnons de nids et les individus parents des guêpes étrangères. En 1988, Gamboa montre que les odeurs, déterminées aussi bien par des composantes génétiques que par des composantes environnementales, sont impliquées dans le processus de reconnaissance. Par contre, alors que les expérimentations visant à étudier l'aptitude des guêpes à discriminer compagnons de nid et individus parents, ainsi que celles étudiant la biologie et le comportement des guêpes *Polistes* abondent, les recherches concernant la nature des marqueurs utilisés dans le processus de discrimination ont débuté récemment.

Les premiers indices indiquant l'implication des composés cuticulaires dans le processus de reconnaissance des espèces chez les guêpes *Polistes* ont été trouvés par Post et Jeanne en 1984a. Ces auteurs ont étudié les interactions intervenant entre les mâles et les femelles durant l'accouplement. Ils parlent de phéromones de surfaces présentes sur la cuticule des femelles (au moins au niveau du gastre et du thorax) qui seront prises en compte par les mâles en tant que discriminateurs d'espèces. Pour l'instant, toutefois, la composition de cette phéromone de surface n'a pas été étudiée et la pertinence des hydrocarbures cuticulaires dans ce processus de reconnaissance chez les *Polistes* reste encore inconnue.

Les premiers résultats concernant les recherches sur les hydrocarbures des guêpes *Polistes* ont été publiés en 1990 par Espélie et Hermann. Ces auteurs décrivent le mélange des hydrocarbures cuticulaires chez les femelles, les mâles et les larves de *Polistes annularis*. Ils montrent que la composition en hydrocarbure est similaire pour les trois types d'individus. De même, ils ont trouvé que la mixture d'hydrocarbure couvrant la surface du nid est elle aussi similaire aux hydrocarbures cuticulaires. La similarité observée entre le mélange d'hydrocarbure couvrant le carton du nid et celui couvrant la cuticule des adultes suggère que les guêpes puissent être responsables de l'odeur du nid. En effet, une femelle peut appliquer

ses composants cuticulaires au niveau de la surface du nid lorsqu'elle frotte son abdomen sur le nid (ce comportement de « stroking » pouvant servir à l'application de substances sur le nid –Dani et al. 1992-).

Espélie et Hermann (1990) pensent que le carton du nid peut jouer un rôle dans les phénomènes de reconnaissances. Des tests comportementaux effectués chez les *Polistes metricus* ont démontré que, dans cette espèce, les femelles reconnaissent leur nid par l'intermédiaire du mélange d'hydrocarbures recouvrant la surface. Des analyses chimiques ont démontré que la proportion des différents hydrocarbures varie entre les nids comme entre les adultes et ce quelquefois de façon similaire, en accord à l'identité de la colonie (Espélie et al. 1990). En fait, au sein des colonies de cette espèce, toutes les guêpes partagent un modèle similaire d'hydrocarbures cuticulaire (Layton et al. 1994). En accord avec ce fait, des essais biologiques montrent que les femelles de *Polistes metricus* ont besoin d'acquérir une expérience précoce au moment de leur émergence avec les hydrocarbures présents sur le carton du nid afin de pouvoir par la suite reconnaître correctement leurs compagnons de nid (Singer et al. 1992a).

Chez les *Polistes* exclamans, une analyse statistique multivariée montre que les individus adultes appartenant à différentes colonies ont des profils cuticulaires différents. Ces profils sont similaires au sein d'une même colonie, mais par contre, la proportion d'hydrocarbure couvrant le nid diffère de celle rencontrée sur les cuticules des individus de ce nid (Singer et al. 1992a). Ces auteurs pensent que seuls un certain nombre d'hydrocarbures du mélange jouent un rôle dans le processus de reconnaissance (et, dans ce cas la variation des autres composants ne sera pas révélatrice de ce processus). Il est aussi possible que, dans cette espèce, le nid ne soit pas directement impliqué dans le phénomène d'apprentissage des éléments de reconnaissance par les jeunes guêpes émergentes. Dans tous les cas, il est peu probable qu'une femelle puisse appliquer sur le nid un mélange d'hydrocarbure différent de celui qu'elle porte sur sa cuticule et de ce fait, l'origine du mélange d'hydrocarbures trouvé sur le nid reste inconnue. Ces substances chimiques pourraient être produites par les glandes exocrines présentes chez les adultes ou encore provenir du couvain immature élevé dans les cellules du nid.

Dans une espèce de *Vespula*, par exemple, après que le couvain ait complété son développement à l'intérieur des cellules du nid, il a été montré que le profil des hydrocarbures présents au niveau du carton est typique de ce qui se rencontre chez les pupes et est différent du profil cuticulaire des adultes (Brown et al. 1991).

En 1991, Bonavita-Cougourdan et ses collaborateurs ont analysé les hydrocarbures cuticulaires présents chez les *Polistes dominulus*. Ils trouvent peu de preuves indiquant que ces hydrocarbures peuvent agir dans le processus de reconnaissance des compagnons de nid. Par contre, ils démontrent que comme dans d'autres espèces, les femelles dominantes présentent un profil cuticulaire différent de celui des ouvrières stériles. Ces différences restent tout de même minimales comparées à ce qui se rencontre pour les analyses de castes chez les fourmis. Ils montrent aussi que les femelles accomplissant des tâches différentes au sein de la colonie ne présentent pas de profils cuticulaires distincts. Ainsi, mis à part les femelles présentant des conditions ovariennes différentes, il n'est pas possible de distinguer chimiquement les sous-groupes d'une même colonie. Layton et al. en 1994 montrent eux aussi qu'il existe des différences entre les castes « sexué-nonsexué » chez les *Polistes metricus*.

En 1994, chez *Polistes fuscatus*, Espélie et ses collaborateurs montrent qu'il existe des profils d'hydrocarbures spécifiques aux diverses colonies. Ils mettent en évidence 3 alcanes méthylés qui permettent de déterminer l'identité des colonies et qui peuvent donc de ce fait jouer un rôle en tant que phéromones de reconnaissance dans cette espèce.

## B) Protocoles expérimentaux :

L'étude des hydrocarbures présents sur la cuticule des *Megapolistes olivaceus* de Geer à deux objectifs dans le cadre de notre travail :

- Rechercher la présence d'éléments chimiques susceptibles de classer les individus suivant leurs colonies d'origines. Ces éléments forment ce que nous appelons la signature ou le profil cuticulaire.
- Déterminer l'évolution de la signature cuticulaire des individus nés sur une colonie adoptée

### Zones d'études

Pour étudier ces deux points, nous avons collecté les individus suivant un ordre bien précis. Premièrement, nous avons repéré 3 colonies situées sur 3 zones géographiques distinctes. Ainsi, une colonie a été choisie à Fleurimont (région Ouest de l'île), la seconde à St-Anne (région Est de l'île) et la troisième à l'Université de la Réunion (région Nord de l'île). Ces colonies ont respectivement été baptisées F, SA et UN. Le fait de choisir trois zones



géographiques distinctes nous permet d'estimer un très faible partage des liens de parenté entre les colonies.

### **Collecte des données**

Une fois les nids choisis, nous collectons respectivement 13 individus pour le nid originaire de Fleurimont, 7 individus pour celui de St-Anne et 7 individus pour celui de l'Université. Dans les trois cas, les individus sont stockés dans des éprouvettes individualisées qui sont placées le plus rapidement possible à  $-20^{\circ}\text{C}$ .

Une fois les individus capturés, nous prélevons les nids de Fleurimont et de St-Anne. Le nid présent à l'Université de la Réunion est laissé en place et continu à se développer grâce à la présence des adultes que nous n'avons pas capturés.

Suite à ces manipulations, nous mettons le nid originaire de St-Anne (structure cartonnée sans les adultes d'origine) en situation d'adoption par la colonie présente à l'Université de la Réunion. Pour cela, nous remplaçons le nid UN (structure cartonnée et couvain) par le nid SA. La nouvelle colonie ainsi constituée (structure cartonnée SA dont le couvain est élevé par les adultes originaires de la colonie UN) est baptisée CA. Notons que les membres de la colonie UN ont été identifiés par le biais d'un verni au niveau du thorax.

Un mois après la mise en adoption, nous capturons 12 individus qui correspondent aux membres de la colonie CA. Le marquage préalable des individus originaires de la colonie UN nous permet d'être assurés que les individus capturés sont bien nés sur la structure CA (puisque non marqués).

Les individus capturés sont alors stockés dans des éprouvettes individualisées à  $-20^{\circ}\text{C}$ .

Une fois notre échantillon complété, nous lançons l'analyse chimique. Cette analyse est donc effectuée sur :

- 7 individus originaires de la colonie SA
- 7 individus originaires de la colonie UN
- 13 individus originaires de la colonie F
- 12 individus originaires de la colonie CA

### **Variables mesurées**

Nous mesurons les différents hydrocarbures présents au niveau de la cuticule des adultes capturés sur les 4 colonies.

L'extraction de ces hydrocarbures cuticulaires se fait par immersion des individus durant 10 minutes dans du pentane à température ambiante. L'individu doit être entièrement recouvert.

Le liquide est ensuite transvasé dans une fiole puis séché sous un flux de nitrogène.

L'extrait ainsi obtenu est stocké au froid (- 20° C) en attendant l'analyse, après avoir été resuspendu dans 50 µl de pentane.

L'analyse se fait sur un prélèvement de 2 µl de cet extrait qui est injecté dans un chromatographe Hewlett Packard 5890 series II équipé d'une colonne capillaire et couplé à un spectromètre de masse Hewlett Packard 5871 series (Laboratoire de Chimie des Substances Naturelles et Sciences des Aliments).

La colonne capillaire est de type HP-5 (Phase de 5% de phénylméthylsilicone) dont les caractéristiques sont les suivantes :

- Longueur : 30 m
- Diamètre : 0.25 mm
- Epaisseur : 0.25 µm
- Gaz vecteur : Hélium N55
- Pression : 0.8 bar
- Vitesse du gaz vecteur : 42 cm/s
- Débit du gaz vecteur : 1ml/min
- Débit de la fuite : 126 ml/min
- Température de l'injecteur : 250°C
- Température de la source ionique : 280°C
- Courant ionique : 70 eV

La programmation en température du four utilisé pour l'analyse des hydrocarbures est la suivante : Injection de 2 µl d'extrait à une température initiale de 130°C. Cette température augmente alors de 3°C par minute jusqu'à atteindre 300°C. Une fois les 300° C atteint, le four reste à cette température durant 15 minutes. La durée de cette analyse est de 71,67 minutes.

Durant l'analyse, le spectromètre de masse génère des fichiers textes contenant les spectres de masse des différentes substances trouvées dans l'extrait. Les chromatogrammes pourront eux aussi être récupérés.

## C) Résultats de l'étude des hydrocarbures cuticulaires chez *Megapolistes olivaceus* de Geer

Nous présentons dans un premier temps les résultats obtenus lors de l'analyse chimique des cuticules de nos guêpes par chromatographie en phase gazeuse couplée à un spectrophotomètre de masse. Cette analyse nous permettra d'obtenir les aspects qualitatifs et quantitatifs des substances chimiques portées par nos individus. Suite à cette caractérisation cuticulaire, nous présenterons les résultats de l'Analyse de Fonction Discriminante qui nous permettra de distinguer les substances chimiques séparant au mieux les différents groupes et de visualiser la répartition de ces groupes dans le nouvel espace mathématique. La description de nos individus par utilisation de cette méthode statistique devrait nous permettre d'appréhender la façon dont se déroule l'évolution des profils cuticulaires chez les guêpes qui ont été adoptées.

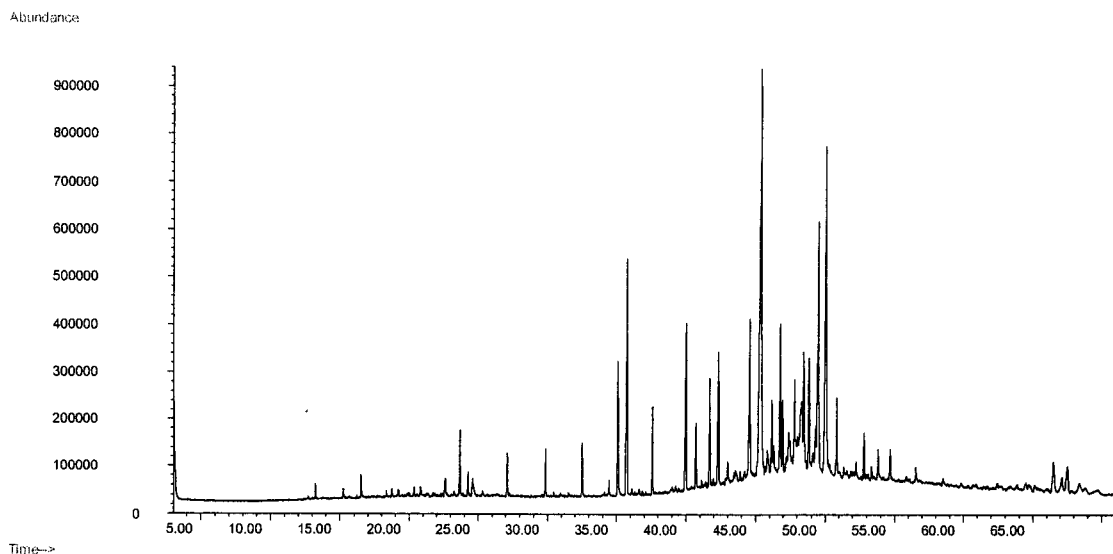
### Résultats de l'analyse chimique

L'analyse chimique en CPG/SM des cuticules de 39 individus appartenant à l'espèce *Megapolistes olivaceus* de Geer met en évidence la présence d'hydrocarbures dont les poids moléculaires se situent entre 11 et 58 carbones. La CPG/SM piloté par le logiciel G1701AA (Version A.01.00, Hewlett-Packard, 1986-1996) nous a permis de mettre en évidence chez certains individus plus de 110 composés pour une même sensibilité de détection. La figure 30 présente un exemple de profil cuticulaire obtenu chez nos guêpes.

Dans le cadre de notre étude, nous avons retenu les substances qui présentaient un «pourcentage d'aire» supérieur à 1. Il est évident que cette méthode réduit l'information obtenue par le biais de l'analyse chimique. Toutefois, cette perte d'information ne correspond qu'à 14 % du «pourcentage d'aire» total et ne s'oppose aucunement à la question de départ qui est de distinguer les composés qui sépareront au mieux les différentes colonies, sachant que nombre d'entre eux n'existeront à forte concentration que chez certains individus.

**Figure 30**

Chromatogramme CPG/SM de la cuticule des *Megapolistes olivaceus* de Geer sur colonne capillaire HP-5.



En agissant ainsi, nous ne retenons plus que 34 composés chimiques dont le nombre de carbones varie entre 30 à 56. Le tableau 58 présente l'indice de rétention de chacun des composés retenus ainsi que la famille chimique à laquelle ils appartiennent. Cet indice de rétention peut permettre de reconnaître un composé chimique lorsque ce dernier a déjà été identifié dans la bibliographie. Toutefois, cette identification ne sera effective qu'après comparaison des spectres de masse de molécules déjà connues aux spectres de masse des molécules rencontrées lors de l'analyse. Cette dernière étape n'apparaît pas dans ce mémoire par déficience d'une banque de données complète.

Par contre nous avons pu, par comparaison des spectres de masse de nos composés à la base de donnée présente lors de l'analyse, donner les familles chimiques auxquelles ils appartiennent. Nous obtenons ainsi 26 alcanes, 1 alcène, et 7 hydrocarbures aromatiques. La majorité de composés appartenant à la famille chimique des alcanes est en accord avec la bibliographie existante sur les analyses d'hydrocarbures cuticulaires faites chez les *Polistes*.

Nous devons remarquer toutefois que les hydrocarbures cuticulaires reconnus en tant qu'éléments régulateurs de la reconnaissance chez les *Polistes* et diverses autres espèces d'hyménoptères (B.H. Smith & M. D. Breed, 1995) sont des composés chimiques dont le nombre de carbone reste inférieur à 33, ce qui n'est pas le cas de notre espèce où les hydrocarbures cuticulaires compteront entre 30 et 56 carbones.

Suite à cette identification chimique des composés présents au niveau de la cuticule de nos guêpes, il devient alors possible de passer à la seconde étape de notre travail qui consiste à identifier les hydrocarbures qui sépareront au mieux les quatre colonies analysées.

**Tableau 58**

Composés chimiques retenus lors de l'analyse cuticulaire  
du *Megapolistes olivaceus* de Geer

Pic	Indice de Rétention sur HP-5	Famille chimique du composé
C30	2990	Alcane
C32	3179	Alcane
C325	3228	Hydrocarbure aromatique
C335	3360	Alcane
C355	3546	Alcane
C36	3601	Alcane
C365	3670	Alcane
C37	3714	Alcane
C375	3768	Alcane
C385	3843	Alcène
C3875	3879	Alcane
C39	3926	Alcane
C395	3946	Hydrocarbure aromatique
C397	3975	Alcane
C399	3988	Alcane
C40	3997	Alcane
C405	4038	Alcane
C407	4076	Alcane
C41	4119	Hydrocarbure aromatique
C415	4151	Hydrocarbure aromatique
C417	4189	Alcane
C42	4218	Hydrocarbure aromatique
C425	4236	Alcane
C427	4269	Alcane
C429	4278	Alcane
C43	4299	Alcane
C435	4339	Alcane
C439	4393	Hydrocarbure aromatique
C447	4480	Alcane
C452	4544	Alcane
C455	4560	Alcane
C457	4574	Alcane
C46	4621	Alcane
C557	5575	Hydrocarbure aromatique

### Résultats de l'analyse statistique des profils cuticulaires

La méthode statistique utilisée, correspond à une Analyse de Fonctions Discriminantes (ou AFD). Elle a déjà été utilisée par divers auteurs pour répondre à des questions en liaison à l'identification d'hydrocarbures cuticulaires supposés intervenir dans la régulation du système de reconnaissance entre compagnons de nid (Espelie et al., 1994 ; Gamboa et al., 1996).

L'hypothèse de départ pour ces études, comme pour la notre, correspond au fait que les individus d'un même nid partagent un même profil cuticulaire. Entendons par-là que ces individus portent sur eux un certain nombre d'hydrocarbures présents à la même concentration ou du moins suivant une même proportion. Ces hydrocarbures constituent alors une signature spécifique du groupe d'appartenance de l'individu.

Partant de cette hypothèse, il devient alors possible par le biais de l'AFD de déterminer les hydrocarbures cuticulaires qui sont responsables de la distribution des individus à l'intérieur de chaque groupe. Nous devons toutefois garder à l'esprit que cette signature ne correspond qu'à une trace perceptible par notre « Umwelt » et non à la totalité de l'information échangée dans le système de reconnaissance de l'insecte.

Néanmoins, les études antérieures ont montré la possibilité d'un classement à 100% correct des individus à l'intérieur des groupes en se basant sur ce type de méthode (Gamboa et al., 1996) qui semble donc bien refléter ce qui se passe au niveau de l'insecte.

L'Analyse de Fonctions discriminantes tel qu'elle est présentée par le logiciel Statistique SPSS propose plusieurs méthodes d'analyse suivant la question de départ. Dans notre cas, il s'agit d'étudier les hydrocarbures cuticulaires qui permettent de séparer au mieux les différentes colonies étudiées. Pour cela, il nous faut utiliser l'analyse discriminante qui introduira les variables une à une. Il s'agit de la méthode d'analyse dite du « pas à pas » qui s'opposera à la méthode d'introduction des variables en simultanée. Pour ce type d'analyse discriminante au « pas à pas », il existe diverses méthodes mathématiques applicables dont la plus commune que nous avons utilisé est la méthode du « Lambda de Wilks » avec pour critère de sélection une probabilité de F comprise entre 0,05 pour l'acceptation des variables et 0,1 pour leurs rejets. Dans cette méthode, à chaque pas de l'analyse, la variable qui minimise le lambda de Wilks est introduite dans l'analyse. F est défini comme étant le rapport de deux moyennes de carrés. Quand sa valeur est importante et que le niveau de significativité du test est petit (inférieur à 0,10, 0,05 ou 0,01), l'hypothèse nulle pourra être rejetée. Dans le

cas de l'analyse de fonctions discriminantes au «pas à pas», l'hypothèse nulle à tester correspond au rejet de la variable.

Les résultats obtenus dans le cadre de notre étude sont les suivants :

- 97,4 % des observations originales sont classées correctement.
- 84,6 % des observations validées croisées sont classées correctement.
- L'AFD a permis de retenir 9 hydrocarbures cuticulaires qui permettent de discriminer au mieux notre échantillon.
- Les fonctions discriminantes 1 et 2 obtenues par le calcul expliquent à elles seules 97,1 % de la variance.
- La comparaison des fonctions de 1 à 3 donne un lambda de Wilks de 0,008 pour un degré de significativité égal à 0,000.

Une analyse univariée (Anova) de l'ensemble des hydrocarbures cuticulaires met en évidence 14 hydrocarbures cuticulaires qui exhibent des différences significatives en terme de «pourcentage d'aire» parmi les 4 colonies. Sur ces 14 hydrocarbures, 6 sont retenus en tant qu'éléments déterminants pour la discrimination des différents individus. Les 3 autres ne présentent pas de différences significatives dans l'analyse univariée mais sont retenus lors de l'AFD. Le tableau 59 présente les 9 variables retenues par l'AFD ainsi que leurs caractéristiques statistiques. Les résultats de l'AFD en terme de classification sont quant à eux résumés dans le tableau 60.

En plus de son rôle discriminant, l'AFD offre la possibilité de visualiser l'agencement spatial des individus dans le nouvel espace mathématique créé par les fonctions. La figure 31 présente cette distribution spatiale. Rappelons que nous avons analysé les profils cuticulaires d'individus appartenant à quatre colonies différentes. Parmi ces quatre colonies, trois proviennent directement du milieu naturel (F, UN et SA) et la dernière (CA) correspond au nid de la colonie SA qui a été mis à adopter par les résidents de la colonie UN. Nous avons ainsi les profils cuticulaires d'individus appartenant à la colonie SA avant adoption par les résidents de UN ainsi que les profils cuticulaires de ces mêmes résidents avant interversion des colonies. Cette manipulation a pour but d'examiner l'évolution des profils cuticulaires des individus qui naîtront sur le nid CA (anciennement SA). L'identification des individus nés sur CA est possible grâce au marquage préalable de tous les individus appartenant à la colonie UN. L'évolution de ce profil cuticulaire se révèle par l'observation de la distribution des individus dans le nouvel espace mathématique engendré par l'AFD (figure 31).

**Tableau 59**

Caractéristiques statistiques des hydrocarbures cuticulaires permettant de discriminer au mieux les 4 colonies testées sur les critères d'une AFD suivant la méthode du «pas à pas» (les variables sont présentées dans leur ordre d'introduction suivant le test).

Pic	Moyenne et intervalle de confiance à 95 % de la moyenne des «pourcentages d'aires» des hydrocarbures cuticulaires pour chaque colonie			
	F	SA	UN	CA
C385*	0,00 ± 0,00	9,15 ± 2,24	0,00 ± 0,00	0,23 ± 0,15
C355*	5,46 ± 0,57	1,46 ± 0,56	1,85 ± 0,18	2,71 ± 0,38
C439	0,09 ± 0,08	0,71 ± 0,54	0,33 ± 0,22	0,12 ± 0,11
C325*	1,91 ± 0,55	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,20 ± 0,13
C375*	0,41 ± 0,18	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
C397*	0,25 ± 0,17	0,60 ± 0,30	2,42 ± 0,93	1,19 ± 0,46
C37*	2,42 ± 0,31	0,57 ± 0,27	0,39 ± 0,27	1,79 ± 0,31
C415	2,19 ± 0,77	2,06 ± 0,95	0,23 ± 0,15	1,15 ± 0,80
C41	1,12 ± 0,37	0,70 ± 0,46	1,06 ± 0,20	0,93 ± 0,42

Les astérisques représentent les hydrocarbures cuticulaires montrant une différence significative selon l'analyse univariée (Anova).

**Tableau 60**

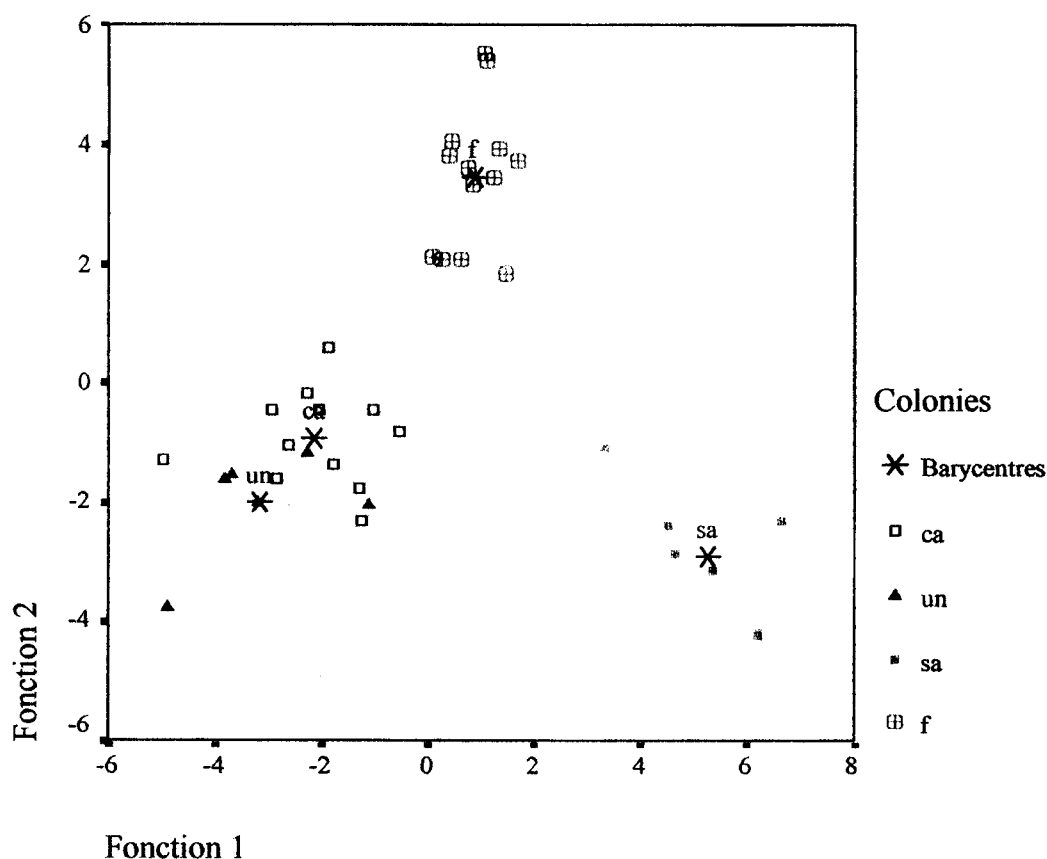
Résultats du classement par utilisation de l'AFD

		Classes d'affectations prévues (en pourcentage de population)			
		F	SA	UN	CA
Original	F	100 %	0 %	0 %	0 %
	SA	0 %	100 %	0 %	0 %
	UN	0 %	0 %	100 %	0 %
	CA	0 %	0 %	8,3 %	91,7 %
Validé-croisé	F	100 %	0 %	0 %	0 %
	SA	0 %	85,7 %	0 %	14,3 %
	UN	0 %	0 %	71,4 %	28,6 %
	CA	0 %	0 %	25 %	75 %



**Figure 31**

Distribution des individus dans le nouvel espace mathématique généré par l'AFD



L'observation de la figure 31 montre que les individus appartenant aux colonies F et SA sont bien distincts dans le nouvel espace mathématique généré par l'AFD. Nous rappelons que les fonctions 1 et 2 de cet espace représentent au mieux l'aspect discriminant des variables, et à priori dans notre cas, l'aspect discriminant des hydrocarbures cuticulaires.

Par contre, concernant les colonies UN et CA, nous pouvons remarquer que leurs barycentres sont rapprochés. D'ailleurs, les résultats de l'AFD (tableau 60) classent 8,3% des individus de la colonie CA (observations originales) parmi les individus de la colonie UN. Si nous tenons compte maintenant des observations validées-croisées (la validation croisée n'est effectuée que pour les observations de l'analyse et chaque observation est classée par les fonctions dérivées de toutes les autres observations), 28,6 % des individus appartenant à la colonie UN peuvent être considérés comme des individus de la colonie CA, et 25 % des

individus de la colonie CA peuvent être considérés comme des individus appartenant à la colonie UN.

A partir de l'analyse des résultats statistiques, nous pouvons répondre aux deux questions que nous nous posons au début de cette étude. À la première question qui était de déterminer s'il était possible de discriminer les membres de différentes colonies par le biais de leurs caractéristiques chimiques, nous pouvons répondre que oui. En effet, la figure 31 nous montre que les colonies F, UN et SA se distinguent clairement dans le nouvel espace mathématique créé par l'analyse statistique.

Concernant l'analyse de l'évolution du profil cuticulaire des individus adoptés, nous montrons, toujours par le biais de l'analyse discriminante, que les individus qui naissent sur le nid adopté ont un profil cuticulaire pouvant être considéré comme similaire à celui des membres de la colonie adoptante (UN). Ce résultat nous permet de dire que le phénomène d'adoption s'accompagne d'un changement de la signature cuticulaire des individus adoptés. Ces derniers exhibent en effet un profil cuticulaire qui évolue dans le sens du profil cuticulaire des membres de la colonie hôte.

En plus de ces constatations, nous remarquons que les éléments formant le profil cuticulaire des individus ne laissent pas apparaître de composantes génétiques. En effet, les individus nés au sein de la colonie CA sont apparentés aux individus appartenant à la colonie SA, hors nous constatons que les profils cuticulaires des membres de la colonie SA sont distincts de ceux des membres de la colonie CA dans le nouvel espace mathématique créé par l'analyse statistique.

Au regard des résultats obtenus, nous pouvons tout de même nous interroger sur les éléments que met en évidence notre étude. En effet, bien que les résultats obtenus soient en partie en accord avec les différents travaux visant à analyser les processus de reconnaissance chez les insectes sociaux, nous n'obtenons aucun élément nous permettant de supposer que les hydrocarbures mis en évidence au cours de notre étude correspondent aux composés utilisés par les guêpes pour discriminer entre compagnons de nid et individus étrangers. Bien que nous obtenions des profils cuticulaires distincts, il est possible que ces éléments ne soient que les reflets de l'influence de l'environnement sur la composition chimique des cuticules. En d'autres mots, il est possible que nous distinguions uniquement les caractéristiques spécifiques aux sites géographiques où se développent les colonies. Dans ce cas précis, l'analyse d'individus dont les colonies se développent sur un même site géographique ne devrait pas nous permettre de distinguer entre ces colonies.

En 1988, Gamboa montre que les odeurs impliquées dans le processus de reconnaissance chez les guêpes *Polistes* sont déterminées par des composantes génétiques associées à des composantes environnementales. Dans notre cas, tout laisse supposer que nous ne mesurons que la partie environnementale qui caractérise la cuticule des individus. L'absence de colonies témoins sur le site d'adoption ne nous permet pas d'infirmer ou de confirmer s'il est possible de distinguer des colonies appartenant à un même site géographique.

Toutefois, même en ne retrouvant que les hydrocarbures cuticulaires caractéristiques du site géographique où s'est développée la colonie, nous pouvons tout de même dire que la composition chimique de la cuticule des guêpes varie suivant l'environnement où se développent les colonies. De ce fait, nous montrons que, lors des expérimentations d'adoption, il y a changement du profil cuticulaire des individus adoptés qui vont intégrer les caractéristiques environnementales de la colonie hôte. Les études comportementales effectuées lors de ces adoptions ont montré que les individus nés sur le nid adopté restent au sein de la colonie hôte et sont traités comme des compagnons de nids.

Ces faits suggèrent qu'il y a minimisation des caractéristiques génétiques dans les phénomènes de reconnaissances de compagnons de nid chez les *Megapolistes olivaceus* de Geer. Les résultats que nous obtenons semblent indiquer que les individus n'utilisent pas d'éléments pouvant permettre de favoriser une forme de reconnaissance parentale au sein d'une colonie. Tout porte à croire que nous assistons à une forme de sélection de groupe basée sur la reconnaissance d'éléments partagés par tous les membres d'une même colonie.

La non-intervention des systèmes de discrimination parentale dans les processus de reconnaissance des compagnons de nid pose problème face aux prédictions émises dans le cadre du modèle proposé par Hamilton (1964). Toutefois, notre étude n'est pas la seule à mettre en évidence des éléments susceptibles d'être sujets à discussion face à ce modèle. En 1985 par exemple, Gadagkar met en évidence la présence de reines ayant été fécondées par plusieurs mâles dans la sous-famille des *Polistinae*. Ce simple fait remet en question l'importance des liens de parenté pour l'exhibition de comportements altruistes entre les membres d'une même colonie.

Au regard des résultats obtenus chez les *Megapolistes olivaceus* de Geer, il est légitime de s'interroger sur l'état des liens de parenté au sein de cette espèce. En effet, la minimisation du caractère génétique dans le processus de reconnaissance des compagnons de nids pourrait s'expliquer suivant deux hypothèses complètement opposées.

La première de ces hypothèses est que les individus sont tous génétiquement proches. En effet, le fait d'étudier une population insulaire influence peut-être les résultats de l'expérimentation en ne laissant apparaître que la composante environnementale dans le processus de reconnaissance. Il n'est pas réducteur de penser que cette situation insulaire a pu favoriser le développement de population génétiquement proche. De ce fait, les systèmes de reconnaissances se retrouvent biaisés et ne laissent plus apparaître que les éléments de l'environnement qui permettent de discriminer entre membres des différentes colonies.

Dans le cadre de la seconde hypothèse, il s'agirait d'individus qui partagent peu de liens génétiques au sein d'une même colonie. Ce simple fait suffit à expliquer la minimisation du caractère génétique dans les processus de reconnaissance puisque les individus ne partagent plus les mêmes spécificités si ce n'est concernant les composants environnementaux.

Seule une étude des caractéristiques génétiques dans cette espèce peut nous permettre de vérifier la viabilité d'une de ces deux hypothèses. Nous avons tenté de mesurer les degrés de parenté existants au sein d'un même nid et entre deux colonies par le biais d'une étude des microsatellites présents dans le génome de cette espèce. Les résultats obtenus lors de cette étude ne nous ont pas permis de discuter de ces hypothèses (voir la description de cette étude en annexe -5-).

Toutefois, l'existence de phénomènes tels que la polygynie et la polydomie ou encore tels que les usurpations de colonies sont favorables à la seconde hypothèse. En effet, dans de telles situations, il est évident que les degrés de parentés que partagent les individus diminuent fortement du fait de la présence de plusieurs pondeuses pour une même colonie. Uniquement pour ces cas particuliers, il est évident que les éléments impliqués dans le processus de reconnaissance ne peuvent se baser sur des caractéristiques génétiques communes. Sachant que ces phénomènes existent aussi bien à l'île de la Réunion que pour les autres zones géographiques où se développe cette espèce (Madagascar, d'où nous avons récupéré un nid polygyne ; l'Inde, où il existe des colonies polydomes –communication personnelle de Gadagkar-), l'hypothèse d'une influence de la situation insulaire de l'espèce peut être rejetée.

L'existence de situations aptes à diminuer les liens de parenté au sein d'une même colonie est favorable à l'hypothèse d'une sélection d'un processus de reconnaissance principalement basé sur des composants environnementaux. En admettant que les hydrocarbures cuticulaires sont effectivement au centre du processus de reconnaissance chez

les *Megapolistes olivaceus* de Geer, c'est bien le résultat que nous mettons en évidence au cours de cette étude.

# **POLISTES ET ÉLEVAGES**

Suite à la détermination des diverses caractéristiques des sociétés de *Polistes* à l'île de la Réunion, il nous est maintenant possible de proposer quelques solutions quant à l'amélioration des méthodes d'élevages qui existent déjà localement.

En fait, il faut savoir que, dans la majorité des cas, l'élevage des colonies de *Polistes* se base sur un simple transfert des nids et de leurs populations du milieu naturel vers un site choisi. Nous n'avons connaissance que de deux tentatives d'élevage réel à grande échelle pour cette espèce à l'île de la Réunion. Dans les deux cas, ces tentatives n'ont bénéficié qu'aux éleveurs en termes d'une quantité de larves plus importante à consommer, sans jamais déboucher sur la possibilité d'une nouvelle forme de commerce.

Ainsi, la façon la plus commune d'obtenir des larves pour consommation à la Réunion reste encore l'achat de guêpiers sur les bords de route ou dans les marchés forains auprès de personnes qui ont été les prélever directement en milieu naturel à partir du mois de mars. L'autre méthode, utilisée par les amateurs, consiste à se munir d'une baguette dont l'extrémité est recouverte d'un bout de tissu qui une fois enflammé servira à enfumer les guêpiers trouvés lors de recherche en milieu naturel.

En s'intéressant de plus près aux deux tentatives d'élevage à grande échelle, nous avons remarqué que ces méthodes partageaient une certaine similarité dans l'obtention des guêpiers et dans les problèmes rencontrés. Ces méthodes mises au point respectivement par monsieur Claude Rivière à l'Entre Deux et par monsieur Axel Payet à la Possession sont décrites dans les paragraphes suivants.

En 1991, Claude Rivière s'est lancé dans une expérience d'élevage de guêpiers en tentant de maîtriser la phase de fondation des colonies. Pour cela, il a, durant la période hivernale, déplacé et mis en cage environ 6000 futures fondatrices dans le but de les aider à traverser cette période d'hibernation en toute sécurité. Avant même que ne commence la période de fondation, ces sexués ont été décimés par les lézards et les fourmis qui ont utilisé ces abris en tant que garde manger. Il a durant deux années encore tenté d'améliorer ces hibernacula artificiels avant d'abandonner ses projets. Par la suite, il s'est contenté de récolter les nids fondés en milieu naturel pour les déplacer de nuit et les ramener dans son verger. Ainsi, en 1993, il a pu placer une trentaine de colonies sur le terrain jouxtant son habitat et profiter de ce fait d'une forte abondance en larve pour sa consommation personnelle. Il pense toutefois essayer de maîtriser un élevage en condition de semi-liberté sous serre en y concentrant les colonies.

Cette tentative d'élevage sous serre a été expérimentée par monsieur Axel Payet et fait l'objet d'un dépôt de brevet depuis le 5 septembre 1995. Ce brevet peut être consulté sur le site Internet de l'Institut National de la Propriété Industrielle (<http://www.inpi.fr>).

Là aussi, nous pouvons remarquer que l'obtention des colonies qui servent lors de l'élevage se fait par une recherche en milieu naturel. Au départ, les guêpiers seront collectés sur divers sites, puis, après une année, certaines colonies qui n'ont pas été cassées pour la consommation de leurs larves produiront les futures reines à l'origine des colonies de la saison prochaine. Le système de serre utilisé par monsieur Axel Payet permet aux futures fondatrices de générer des colonies hors de la zone d'élevage, mais il peut tout de même récupérer ainsi un certain nombre de jeunes colonies aux alentours de cette zone compte tenu du caractère philopatric de cette espèce. Cette méthode d'élevage est bien plus complète que la précédente et nous pouvons remarquer qu'il y a une recherche de contrôle du cycle biologique de cette espèce. Nous ne possédons par contre aucune information concernant le rendement obtenu par ce type d'élevage.

Une des remarques pouvant être faite concernant ces deux méthodes est liée au fait que, dans les deux cas, les éleveurs sont tributaires du lieu de fondation originel des guêpiers. A aucun moment, la phase de fondation des colonies n'a pu être réellement contrôlée. Ce problème qui n'est pas rencontré chez les espèces européennes est récurrent pour les *M. olivaceus* de Geer. En effet, l'idéal serait d'obtenir des fondations de colonies en condition de captivité en fournissant au départ un apport de nutriments et de matériaux de constructions jusqu'à obtenir des colonies viables. Par la suite, il suffirait d'ouvrir ces colonies sur le milieu extérieur afin que les ouvrières subviennent seules à leurs besoins. Nous avons à plusieurs reprises tenté d'obtenir de telles fondations en captivité sans jamais aboutir à l'obtention d'une colonie viable. La seule façon pour nous d'obtenir des colonies en cage a été de transférer directement un nid et sa population dans nos installations. A aucun moment nous n'avons observé une reine fonder une colonie dans les cages alors que ce fait est courant dans les laboratoires s'occupant de l'étude du comportement des *Polistes* européens.

En utilisant le caractère philopatric de cette espèce, monsieur Axel Payet réussi à contourner ce problème puisque les nids seront formés dans les environs immédiats de sa zone d'élevage. Il utilise ainsi une caractéristique biologique de cette espèce pour optimiser son élevage.

Toutefois, dans les deux cas, les diverses potentialités biologiques du *M. olivaceus* ne sont pas utilisées, car nous assistons uniquement à l'élevage de colonies monogynes séparées comme c'est le cas en apiculture.



En reprenant le concept d'un élevage sous serre ou même carrément de transfert de guêpiers sur une zone contrôlée, il est tout à fait possible de concentrer un plus grand nombre de colonies en utilisant la potentialité polydomes qui existe chez cette espèce. La construction d'abris individuels pour les colonies, comme le préconise monsieur Payet, devient alors obsolète. En effet, nous avons pu mettre en évidence au cours de notre étude que cette espèce était capable d'exhiber des comportements permettant l'adoption de colonies qui ne leurs sont pas apparentés. Les seules conditions de départ sont que les colonies à adopter ne doivent pas porter d'individus adultes au moment de leur adoption. L'avantage obtenu par de telles adoptions concerne la force de travail supplémentaire qu'acquiert la colonie hôte au moment où naissent les ouvrières adoptées. En effet, ces dernières auront la possibilité de travailler sur le nid hôte permettant ainsi la production d'un nombre plus important de descendants. Bien que n'ayant pas mesuré cette production supplémentaire, nous avons pu observer lors de nos expérimentations sur l'adoption que la colonie hôte était toujours en fin de cycle d'une taille importante.

Cette aptitude à former des structures polydomes pourrait donc être utilisée dans le cadre des élevages de guêpiers. Pour cela, comme dans les diverses autres méthodes proposées, il faut lors de la première année transférer des colonies du milieu naturel vers le site choisi. La différence réside dans le transfert des populations. Alors que dans les autres cas, il s'agit du transfert de la colonie au complet, nous n'aurons besoins nous que de quelques colonies qui serviront d'hôtes. Par la suite, les nids adoptés pourront venir s'ajouter à ces colonies, augmentant ainsi le nombre des guêpiers. Au moment où les structures commencent à devenir intéressantes pour la collecte des larves, seuls les nids ne portant pas de reines fécondées feront l'objet de prélèvement. Nous avons vu au cours de notre étude que ces nids pouvaient être facilement différenciables par l'observation des opercules formés par les larves au moment de leur nymphose.

En agissant ainsi, nous gardons les nids qui produiront les futures reines à l'origine de nos colonies à la prochaine saison et les nids collectés fourniront des larves essentiellement mâles puisque les seules femelles à y pondre étaient des ouvrières non fécondées.

Ces nids pourront être remis en place suivant le moment du cycle de développement après collecte des larves à consommer. Il faudra toutefois dans ce cas éviter de prélever les larves les plus jeunes qui favoriseront la réussite de cette nouvelle adoption. Ce fait est d'ailleurs signalé par monsieur Payet et s'explique par l'attraction que génère un couvain actif sur les adultes. Comme nous l'avons fait remarquer au cours de notre étude, cette attraction

pour le couvain est telle qu'une reine pourra laisser son nid d'origine pour élever des larves non apparentées.

Au moment de la phase intermédiaire, il y a possibilité de placer les jeunes reines dans des hibernacula artificiels afin de les protéger contre d'éventuels prédateurs. L'autre solution est de les laisser sélectionner elles mêmes leur site d'hibernation. Dans les deux cas, à la nouvelle saison de fondation, le caractère philopatric de cette espèce permettra de récolter de nouvelles colonies dans les environs immédiats de l'ancienne zone d'élevage. Il suffira par la suite de remettre en place une série de structures polydômes pour la récolte des larves.

Cette méthode que nous décrivons a fait l'objet de test pour un faible nombre de colonies et nous a permis d'obtenir des larves pour consommation. Elle ne peut toutefois être adéquate pour une forme d'exploitation à but commerciale. En effet, un guêpier peut faire l'objet d'une voire deux récoltes par an et il faut trois à quatre nids de bonne taille pour obtenir 1 kg de larves. La disparité existante entre l'investissement en terme de temps et le résultat obtenu dans la production des guêpiers ne laisse présager qu'une forme individuelle d'exploitation pour cette espèce animale.

Il faut considérer l'élevage de *Polistes* comme une façon d'obtenir un nombre plus important de larves sans avoir à entreprendre des recherches en milieu naturel pouvant se révéler dangereuses au moment où les nids peuvent être collectés. De même, un amateur de larves pourra chaque année goûter à ce met sans avoir à dépenser les 800 francs nécessaires à l'obtention des 6 à 10 nids de tailles moyennes formant les grappes vendues en bordure des routes.

Pour mettre en place de tels élevages, il n'est pas nécessaire de posséder un grand espace. L'arrière-cour d'une maison voire même un balcon seront suffisants pour entreposer les nids durant leur développement. Les problèmes pouvant être rencontrés par la suite concernent une surexploitation des proies par les guêpes avec pour conséquence la destruction partielle du couvain. Pour empêcher l'apparition de ces comportements, il faut penser à planter un certain nombre d'espèces végétales susceptibles de procurer des proies aux guêpes. L'observation du comportement de fourragement des *Polistes* réunionnaises, que nous n'avons pas décrit dans ce mémoire, montre que ces guêpes présentent une préférence pour les larves de lépidoptères. Ainsi, la culture de végétaux souvent défoliés par des chenilles aidera grandement à pallier les déficiences en proies pouvant apparaître suite à la surexploitation des zones de fourragement.

Les résultats que nous avons obtenus lors de nos élevages personnels ne nous permettent pas d'offrir un protocole d'élevage bien défini. Toutefois, la méthode brevetée par monsieur Axel Payet donne un protocole suffisant pour les personnes intéressées par ce type d'expériences. Si en plus de sa méthode, les amateurs de larves s'appliquent à former des colonies polydomes, ils pourront, quand arrive la période, récolter un peu plus de nids dans un espace moindre.

# CONCLUSION

Les résultats exposés dans ce mémoire apportent un certain nombre d'éléments permettant d'éclairer divers aspects de la biologie du *Polistes* réunionnais. A la question que nous nous posons concernant l'apparition de différences de tailles dans les constructions au sein de la population du *M. olivaceus* de Geer à l'Île de la Réunion, nous avons mis en évidence un lien de causalité entre le mode de fondation exhibé par les nouvelles reines en début de saison et la taille de leur colonie. Nous avons vu aussi que l'environnement avait une influence sur la taille des nids haplométriques qui sont significativement plus grand dans la région Est de l'île qui est aussi la région la plus humide. Toutefois, ces différences relevées entre les divers milieux sont minimales comparées à celles observées entre nids polygynes et nids monogynes. Dans ce cas de figure, nous avons montré que les fondations pléométriques avaient pour conséquence le développement de structures ayant une taille 5 fois supérieure à celle des nids fondés par une seule femelle. Ces nids de fortes tailles représentent environ 9% de la totalité des structures que nous avons collectées en milieu naturel.

En essayant de déterminer l'impact de l'environnement sur le développement des guêpiers, nous avons montré que le facteur humidité, qui correspond au facteur le plus discriminant entre la région Est et la région Ouest de l'île, ne constituait pas un élément limitant à la construction des nids. Par contre, il est fortement probable que la région Est fournisse aux guêpes une occurrence en proies beaucoup plus importante que la région Ouest (plus sèche), permettant ainsi aux colonies de produire plus de descendants. Toutefois, cette hypothèse demande à être vérifiée par une étude plus complète concernant la fluctuation des populations d'arthropodes dans ces deux régions.

En étudiant plus précisément les modes de fondation exhibés dans cette espèce nous montrons que 16% des colonies portent au moins deux femelles fécondées au début du cycle de développement des guêpiers. Nous observons aussi que 58 % de ces structures apparaissent dans les trois mois qui suivent le début de la phase de fondation. Ces fondations pléométriques tardives suggèrent l'existence d'une stratégie reproductive intermédiaire en réponse aux pressions environnementales. Cette hypothèse de biais reproductif pour les fondatrices se trouve confortée par un taux d'échec important des guêpiers en début de leur cycle de développement (75% des nids disparaissent dans les 3 mois qui suivent le début de la phase de pré-émergence).

L'utilisation des termes stratégie reproductive ou encore biais reproductif se justifie d'autant plus chez les *M. olivaceus* de Geer par rapport à d'autres espèces, car il y a apparition de structures dont les tailles sont 5 fois supérieures à celles des colonies monogynes. De telles

constructions ne peuvent être une conséquence de la reproduction d'une seule femelle, sachant que la taille du nid sera en relation directe avec les potentialités de ponte de la reine. De ce fait, alors que chez d'autres espèces de Polistes, le bénéfice supposé à de telles associations correspond à la possibilité pour une fondatrice auxiliaire à remplacer la pondreuse principale, chez nos Megapolistes, nous montrons que les reines auxiliaires auront la possibilité d'exprimer leur propre reproduction sur le même nid que la fondatrice principale et ce malgré sa présence.

Nous assistons donc dans cette espèce à deux modes de fondation pour les colonies qui sont respectivement une haplometrosis permanente (pour la majorité des nids) et une pléometrosis secondaire (qui fait suite à une haplometrosis temporaire) se transformant par la suite en une polygynie secondaire.

Le bénéfice en taille imputable à la fondation pléometrotique est visible dès la fin de la phase de pré-émergence. En effet, en comparant les nids à cette période, nous montrons que les colonies monogynes comptent en moyenne 13.5 alvéoles au moment où naissent les premières ouvrières contre 20,25 alvéoles pour les colonies polygynes à cette même période. Par la suite, les colonies polygynes verront leurs tailles se multiplier de 30 à 50 fois jusqu'en fin de phase de post-émergence contre 13 à 25 fois pour les colonies monogynes.

Eut égard à ces constatations, nous avons mis en évidence une 3<sup>ème</sup> stratégie reproductive apparaissant en début de cycle pour cette espèce. Nous avons en effet constaté qu'il existe dans cette espèce 8% des structures qui peuvent être considérées comme des colonies polydomes. Dans ce cas, il s'agit de plusieurs nids construits à faible distance l'un de l'autre pouvant être monogyne ou polygyne et ayant la caractéristique de partager un certain nombre d'ouvrières. Le fait de lier 13 % de ces colonies à des structures polygynes nous apparaît comme un fait révélateur d'une stratégie reproductive supplémentaire. Nous montrons que 33% des structures polydomes ont été générés après l'accident probable d'une colonie et correspondent à des structures de reconstruction. Par contre, dans 54 % des cas, nous n'avons pu lier ces groupes de colonies à des structures de reconstruction ou des colonies polygyne. Aussi, il est probable qu'en générant de tels regroupements, les fondatrices peuvent bénéficier d'une reproduction personnelle sur leur nid et d'une force de travail supplémentaire par le biais des ouvrières qui travaillent sur les différents nids. Ces structures peuvent être comparées à des extensions de colonies polygynes où le nid n'est plus partagé entre plusieurs ponduses.

Parallèlement à ce phénomène de morcellement colonial, nous montrons que les ouvrières ont aussi la possibilité d'exprimer leur propre reproduction par la création de nids

satellites. Ces structures sont dans 79% des cas générées suite à un accident survenu à la colonie mère durant son développement et dans 14 % des cas en association à des structures polydomes. La production de ces nids dans 7% des cas semble se faire de façon indépendante. Pour de telles structures, nous avons observé que l'ouvrière fondatrice est souvent seule à s'occuper du couvain qui ne produira que des mâles. Toutefois, si un accident se produit sur la colonie ayant donné naissance à cette ouvrière, nous avons remarqué que tous les individus se regroupent sur la structure satellite qui pourra par la suite produire un couvain mixte.

Le fait d'avoir mis en évidence les origines de ces deux phénomènes de morcellements coloniaux permet la comparaison à d'autres études s'étant intéressées à ce même type d'événements chez d'autres espèces de Polistes. Nous montrons ainsi que contrairement aux conclusions qu'en avaient tiré les auteurs, l'apparition de telles structures peut être imputable aussi bien aux pressions de l'environnement qu'à l'application d'une stratégie reproductive permettant l'augmentation de l'inclusive fitness des fondatrices auxiliaires.

La caractérisation de ces aspects particuliers de la biologie du *M. olivaceus* de Geer nous a amenés à étudier l'importance des liens de parenté au sein de cette espèce. En effet, pour rester en accord avec les théories énoncées par Hamilton, il devrait être possible de mettre en évidence dans cette espèce des mécanismes comportementaux favorables à la sélection de parentèle.

Partant de cette hypothèse, nous avons mené deux études complémentaires s'attachant pour la première à rechercher les différents comportements révélateurs de ce type de sélection et pour la seconde à distinguer les éléments de reconnaissances intrinsèques à l'insecte nous permettant de les placer dans des groupes familiaux distincts.

En opposition aux résultats escomptés, nous avons mis en évidence le fait que l'animal ne donne pas priorité à la sélection d'éléments favorisant une augmentation des liens de parenté dans un groupe.

L'étude qui s'intéresse aux comportements exhibés par cet insecte montre que si les individus sont confrontés à un support étranger (nid et couvain actif appartenant à une autre colonie), ils agissent de façon à intégrer cette nouvelle structure en exprimant principalement des comportements de marquage sur le nid étranger. Lors d'expérimentations visant à faire adopter une telle structure, nous montrons que les guêpes acceptent dans 100 % des cas le couvain étranger. De même, si nous offrons aux individus l'opportunité de choisir entre ce couvain et le couvain qui leur est génétiquement le plus proche (car appartenant à la colonie qui les a vu naître) par le biais d'une polydomie artificielle, nous observons que les guêpes

seront plus nombreuses sur le nid portant le plus de larves âgées, même si ces dernières ne sont pas génétiquement plus proches. Ce fait se vérifie aussi bien pour les ouvrières que pour la pondreuse principale. D'ailleurs, en analysant le comportement des individus qui adoptent, nous avons mis en évidence la présence sur le nid étranger de guêpes appartenant aux trois castes comportementales existantes dans cette espèce.

L'étude complémentaire à ces situations d'adoption consistant à déterminer les profils cuticulaires caractérisant chaque colonie nous montre que lors de l'adoption d'un couvain, il y a évolution de la signature cuticulaire des individus qui naîtront sur ce nid. Ces derniers présentent alors un profil cuticulaire proche de celui des individus hôtes. Cet examen des profils cuticulaires est d'autant plus intéressant qu'il met en évidence une absence d'éléments de reconnaissance permettant de rattacher les individus à leur groupe familial d'origine.

Ainsi, au terme de notre étude, nous constatons que les guêpes réunionnaises préféreront favoriser la sélection d'un groupe au profit d'une sélection de parentèle. Il nous faut tout de même temporiser ce résultat car 76 % des colonies rencontrées sur l'île seront du type monogyne. Dans le cas des colonies polygynes ou des colonies polydomes (respectivement 16% et 8% de la population totale des nids récoltés), nous n'avons aucune information concernant l'origine des cofondatrices. Le fait de mettre en évidence l'absence d'éléments pouvant favoriser la sélection de parentèle d'une façon proximale ne signifie pas pour autant qu'elle n'existe pas de manière générale.

Nous savons par exemple que cette espèce présente un caractère philopatric, c'est à dire que les nouvelles fondatrices construisent leur nid à proximité du site qui les a vu naître. Ce simple fait pourrait être suffisant pour favoriser l'association de femelles qui sont génétiquement proche. De même, bien que nous ayons observé des hibernacula correspondant à un rassemblement de plusieurs colonies, nous n'avons aucune information concernant le comportement de ces reines lorsqu'elles quittent ces groupes. Le fait d'observer une seconde forme de pléometrosis dans cette espèce (pléometrosis temporaire : fondatrices stationnant sur un nid qu'elles n'ont pas fondé sans pour autant aider à son développement et qu'elles quitteront par la suite) semble indiquer l'intervention de mécanismes particuliers favorables à la création des associations polygynes.

Nous savons que les *M. olivaceus* de Geer ont la possibilité de discriminer entre un compagnon et un non-compagnon de nid. Il n'est pas réhibitoire de penser que ce mécanisme pourrait aussi intervenir dans les phénomènes d'association de fondatrices malgré le fait qu'il



il y a une diminution des comportements agonistiques entre les individus durant la période d'hibernation.

Pour savoir si l'exhibition d'un système de sélection de groupe peut permettre de façon distale l'expression d'une sélection parentale, il nous faudrait reprendre nos mesures de distance génétique à l'intérieur des colonies. Nous avons vu que cette partie de notre étude n'a pas apporté les informations attendues. En fait, l'idéal serait de caractériser directement les divers microsatellites présents au sein de l'ADN de notre espèce afin de pouvoir étudier par la suite leurs variations pour l'ensemble de notre population. En agissant ainsi, il sera alors possible de déterminer les différents degrés de relation génétique que partagent les individus sur une même colonie et entre les différentes colonies. Ces informations pourront être par la suite confrontées aux diverses prédictions du modèle d'Hamilton, nous permettant de vérifier s'il y a effectivement sélection de parentèle d'une manière distale chez cette espèce et par la suite de rechercher les comportements favorisant une telle sélection.

**RÉFÉRENCES**  
**BIBLIOGRAPHIQUES**

- Akre, R. D., and H. C. Reed. 1984. Vespine defense. Pp. 59-94 in H. R. Hermann (ed.), *Defensive Mechanisms in Social Insects*. Praeger, New York.
- Akre, R. D., and J. F. MacDonald. 1986. Biology, economic importance and control of yellow jackets. Pp. 353-412 in S. B. Vinson (ed.), *Economic Impact and control of Social Insects*. Praeger, New York.
- Akre, R. D., W. B. Garnett, J. F. MacDonald, A. Greene, and P. Landolt. 1976. Behavior and colony development of *Vespula pensylvanica* and *V. atropilosa* (Hymenoptera: Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 49: 63-84.
- Akre, R.D. 1982. Social wasps. Pp.1-105 in H.R. Hermann (ed.), *Social Insects*, vol. 4. Academic Press, New York.
- Alcock, J. 1978. Notes on male mate-locating behavior in some bees and wasps of Arizona. *Pan-Pac. Entomol.* 54 : 215-225.
- Alexander, R. D., and P. W. Sherman. 1977. Local mate competition and parental investment in social insects. *Science* 196 : 494-500.
- Alexander, R. D., J. L. Hoogland, R. D. Howard, K. M. Noonan, and P. W. Sherman. 1979. Sexual dimorphism and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates and humans. Pp. 402-435 in N. A. Chagnon and W. Irons (eds.), *Evolutionary Biology and Human Social Behavior : An Anthropological Perspective*. Wadsworth, Belmont, CA.
- Allen, J. L., K. Schulze-Kellman, and G. J. Gamboa. 1982. Clumping patterns during overwintering in the paper wasp, *Polistes exclamans* : effects of relatedness. *J. Kansas Entomol. Soc.* 55 : 97-100.
- Archer, M. E. 1980. Population dynamics. Pp. 172-207 in R. Edwards, *Social Wasps : their Biology and Control*. Rentokil, East Grinstead, W. Sussex, England.
- Attié, M. 1999. Étude sur l'entomofaune associée à la flore de l'île de la Réunion. Mémoire de Doctorat, Université de la Réunion.
- Beani L. and S. Turillazzi 1989. Male swarms at landmarks and scramble competition polygyny in *Polistes gallicus* (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of insect Behavior*, Vol. 3, N° 4: 545-555.
- Beani L., R. Cervo, C. M. Lorenzi, and S. Turillazzi 1992. Landmark-based mating systems in four *Polistes* Species (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 65(3), pp. 211-217.
- Beani, L., and S. Turillazzi. 1988a. An experiment on the relationship between spatial behaviour and mating success in the male *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae). *Monit. Zool. Ital. (N. S.)* 22 : 323-330.
- Beani, L., and S. Turillazzi. 1988b. Alternative mating tactics in males of *Polistes dominulus* (Hymenoptera, Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22 : 257-264.

- Bendegem, J. P. Van, D. L. Gibo, and T. M. Alloway. 1981. Effects of colony division on foundress associations in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera : Vespidae). *Can. Entomol.* 113 : 551-556.
- Bequaert, J. & Carpenter, F.M. 1941. The antiquity of social insects. *Psyche*, Camb. 48 : 50-55.
- Bequaert, J. 1930. On the generic and subgeneric divisions of the *Vespinae* (Hymenoptera). *Bull. Brooklyn ent. Soc.* 25 : 59-70.
- Berland L., 1976 Atlas des Hyménoptères de France. Tome I et II. Société nouvelle des éditions Boubée.
- Bina Pani Das et Virendra K. Gupta, 1989 The Social Wasps of India and the Adjacent Countries (Hymenoptera : Vespidae). Edité par : The Association for the Study of Oriental Insects, P.O. Box 13148, Gainesville, Florida 32604-1148, USA.
- Blomquist, J. G. and Dillwith, J. W. 1985. Cuticular lipids. In *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*, Vol. 3 (ed. G. A. Kerkut and L. I. Gilbert) pp. 117-154. Pergamon Press, Oxford.
- Blomquist, J. G., Howard, R. W., and McDaniel, C. A. 1979. Structure of the cuticular hydrocarbons of the termite *Zootermopsis angusticollis* (Hagen). *Insect Biochemistry*, 9, 365-370.
- Bohm, M. F. K. 1972a. Reproduction in *Polistes metricus*. Ph. D. dissertation, University of Kansas, Lawrence.
- Bohm, M. F. K. 1972b. Effects of environment and juvenile hormone on ovaries of the wasp *Polistes metricus*. *J. Insect Physiol.* 18 : 1875-1883
- Bohm, M. F. K., and K. A. Stockhammer. 1977. The nesting cycle of a paper wasp, *Polistes metricus*. *J. Kansas Entomol. Soc.* 50 : 275-286.
- Bonavita-Cougourdan A., G. Theraulaz, A.G. Bagnères, M. Roux, M. Pratte, E. Provost and J. L. Clément, 1991. Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a polistine wasp : *Polistes dominulus* Christ. *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 100B, No. 4, pp. 667-680.
- Boomsma, J. J. 1989. Sex-investment ratios in ants : has female bias been systematically overestimated ? *Amer. Nat.* 133 : 517-532.
- Bornais, K. M., C. M. Larch, G. J. Gamboa, and R. B. Daily. 1983. Nestmate discrimination among laboratory overwintered foundresses of the paper wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera : Vespidae). *Can. Entomol.* 115 : 655-658.
- Bradley, J.C. 1922. The taxonomy of the Masarid wasps, including a monograph of North American species. *Univ. Calif. Publ. Tech. Bull. Ent.*, 1 : 369-464.
- Brian, M. V. 1979. Caste differentiation and division of labor. Pp. 121-222 in H. R. Hermann (ed.), *Social Insects*, Vol. 1. Academic Press, New York.

- Brian, M. V. 1980. Social control over sex and caste in bees, wasps and ants. *Biol. Rev. (Cambridge)* 55: 379-415.
- Brian, M. V. 1985. Comparative aspects of caste differentiation in social insects. Pp 385-398 in J. A. Watson, B. M. Okot-Kotber, and C. Noirot (eds.), *Caste Differentiation in Social Insects*. Pergamon, New York.
- Brian, M. V., and A. D. Brian, 1952. The wasp, *Vespula sylvestris* Scopoli: feeding, foraging and colony development. *Trans. R. Entomol. Soc. London* 103: 1-26.
- Brockmann, J. 1980. the control of nest depth in a digger wasp (*Sphex ichneumon*es L.). *Anim. Behav.*, 28 : 426-445
- Brothers, D. J. and Michener, C. D. 1974. Interactions in colonies of primitively social bees III. Ethometry of division of labour in *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Halictidae). *J. Comp. Physiol.*, 90, 129-168.
- Brown, R.W. 1941. The comb of a wasp nest from the Upper Cretaceous of Utah. *Am. J. Sci.* 239 : 54-56.
- Brown, W. V., Spradbery, J. P. and Lacey, M. J. 1991. Changes in the cuticular hydrocarbon composition during development of the social wasp, *Vespula germanica* (F.) (Hymenoptera:Vespidae). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 99b, 553-562.
- Bulmer, M. G. 1981. Worker-queen conflict in annual social Hymenoptera. *J. Theor. Biol.* 93 : 239-251.
- Bulmer, M. G. 1983. The significance of protandry in social Hymenoptera. *Amer. Nat.* 121 : 540-551.
- Bunn, D.S., 1982, Usurpation in wasps (Hym., Vespidae). *Entomologist's monthly magazine*, Vol. 118, pp. 171-172.
- Bunn, D.S., 1989, Inter and intraspecific usurpation in *Dolichovespula* (Hym., Vespidae). *Entomologist's monthly magazine*, Vol. 125, pp. 133-134.
- Bura, E.A., Gamboa, G.J., 1994, Kin recognition by social wasps, Assymetric tolerance between aunts and nieces. *Anim. Behav.*, 47, pp. 977-979.
- Burnham, L. 1978. Survey of social insects in the fossil record. *Psyche, Camb.* 85 : 85-133.
- Butts, D. P., Camann, M. A. and Espelie, K. E. 1993. Discriminant analysis of cuticular hydrocarbons of the badfaced hornet, *Dolichovespula maculata* (Hymenoptera:Vespidae). *Sociobiology*, 21, 193-201.
- Butts, D. P., Espelie, K. E., and Hermann, H. R. 1991. Cuticular hydrocarbons of four species of social wasps in the subfamily Vespinae: *Vespa crabro* (L.), *Dolichovespula maculata* (L.), *Vespula squamosa* (Drury) and *Vespula maculifrons* (Buysson). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 99b, 87-91.
- Buysson, R. du. 1904. Monographie des guêpes ou *Vespa*. *Annls Soc. Ent. Fr.* 72 (1903) : 260-288.

- Buysson, R. du. 1905. Monographie des guêpes ou Vespa. *Annls Soc. Ent. Fr.* 73 (1904) : 485-556, 565-634.
- Cadet, T. 1974. Étude sur la végétation des hautes altitudes de l'île de la Réunion (Océan Indien). *Vegetatio* 29(2) : 121-130.
- Cadet, T. 1977. La végétation de l'île de la Réunion, étude phytoécologique et phytosociologique. Thèse Université Aix Marseille III, 362 p.
- Cameron, S. A. 1986. Brood care by males of *Polistes major* (Hymenoptera : Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 59 : 183-185.
- Carpenter, J.M. 1982. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). *Syst. Ent.*, 7 : 11-38.
- Cervo, R and Turillazzi, S., 1989 Nest exchange experiments in *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera Vespidae). *Ethology Ecology & Evolution* 1, pp. 185-193.
- Cervo, R., Turillazzy, S., 1996, Host nest preference and nest choice in the cuckoo paper wasp *Polistes sulcifer* (Hymenoptera, Vespidae). *Journal of Insect Behavior*, Vol. 9, n°2, pp. 297-306.
- Chauvin, R. 1972. La méthode éthologique confrontée aux programmes des ordinateurs. *Journal Psychol. Path. Fr.* 69, n°3 : 261-287.
- Cloudsley-Thomson, J.L. 1976. *Insects and history*. Weidenfeld & Nicolson, London.
- Cockerell, T.D.A. 1906. Fossil Hymenoptera from Florissant, Colorado. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* 50 : 31-58.
- Cockerell, T.D.A. 1909. Descriptions of Hymenoptera from Baltic amber. *Schr. Phys.-ökon. Ges Königsb.* 50 : 1-20.
- Collias, N.E. & Collias, E.C. 1962. An experimental study of the mechanisms of nest building in a weaver bird. *Auk*, 79, 568-595.
- Collias, N.E. & Collias, E.C. 1984. *Nest Building and Bird Behavior*. Princeton, New Jersey : Princeton University Press.
- Cowan, D. P. 1991. The Solitary and Presocial Vespidae. Pp 33-73 in K.G. Ross and R.W. Matthews (ed.), *The Social Biology of Wasps*. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Crook, J.H. 1964. Field experiments on the nest construction and repair behaviour of certain weaver birds. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 142 : 217-255.
- Cuba, J. de. 1491. *Hortus Sanitatus*. Mainz. (Old English version by Andrewe, 1521, in a facsimile by N. Hudson, 1954, entitled *The Noble Lyfe*. Quaritch, London.)
- Dani, F. R., Cervo, R. and Turillazzi, S. 1992. Abdomen stroking behaviour and its possible functions in *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera:Vespidae). *Behavioural Processes*, 28, 51-58.

- Dani, F.R., 1996, The role of Dufour's gland in *Polistes* wasps : old and new hypotheses (Hymenoptera, Vespidae). *Ins. Soc. Life* 1, pp. 91-94.
- Darchen, R. 1964. Biologie de *Vespa orientalis*. Les premiers stades de développement. *Insectes Soc.* 11 : 141-157.
- Davis, S. K., J. E. Strassmann, C. Hughes, L. S. Pletscher, A. R. Templeton. 1990. Population structure and kinship in *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae) : an analysis using ribosomal DNA and protein electrophoresis. *Evolution* 44 : 1242-1253.
- Deleurance, E.-P. 1946. Une régulation sociale à base sensorielle périphérique : l'inhibition de la ponte des ouvrières par la présence de la fondatrice chez les *Polistes* (Hyménoptères : Vespides). *C. R. Acad. Sci., Paris* 223 : 871-872.
- Deleurance, E.-P. 1948. Sur le cycle biologique de *Polistes* (Hyménoptères : Vespides). *C. R. Acad. Sci. Paris* 226 : 601-603.
- Deleurance, E.-P. 1952. Le polymorphisme social et son déterminisme chez les guêpes. *Struct. Physiol. Soc. Anim., Colloq. Cent. Natl. Rech. Sci.* 34 : 141-155.
- Deleurance, E.-P. 1955a. Contribution à l'étude biologique des *Polistes* (Hyménoptères : Vespides). II. L cycle évolutif du couvain. *Insect. Soc.* 2 : 285-302.
- Deleurance, E.-P. 1955b. L'influence des ovaires sur l'activité de construction chez les *Polistes* (Hyménoptères : Vespides). *C. R. Acad. Sci., Paris* 241 : 1073-1075.
- Deleurance, ed. P. 1956. Analyse du comportement bâtisseur chez *Polistes* (hyménoptères vespides). L'activité bâtitrice d'origine interne. Dans l'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme. Masson, Paris.
- Derham, W. 1716. *Physico-Theology : or a demonstration of the being and attributes of God, from His works of creation.* 4<sup>th</sup> Edn. Innys, London.
- Derham, W. 1724. Observations about wasps and the difference of their sexes. *Phil. Trans. R. Soc.* 33 : 53-59.
- Dew, H. E. 1983. Division of labor and queen influence in laboratory colonies of *Polistes metricus* (Hymenoptera : Vespidae). *Z. Tierpsychol.* 61 : 127-140.
- Dew, H. E., and C. D. Michener. 1978. Foraging flights of two species of *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 51 : 380-385.
- Dew, H. E., and C. D. Michener. 1981. Division of labor among workers of *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae) : laboratory foraging activities. *Insectes Soc.* 28 : 87-101.
- Dow, R.P. 1916. The testimony of the tombs. *Bull. Brooklyn ent. Soc.* 11 : 25-33.
- Downing, H. A. 1991. The Function and Evolution of Exocrine Glands. Pp 540-569 in K.G. Ross and R.W. Matthews (ed.), *The Social Biology of Wasps.* Cornell University Press, Ithaca and London.

- Downing, H.A. and R.L. Jeanne. 1986. Intra- and interspecific variation in nest architecture in the paper wasp *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae). *Insectes Soc.* 33 : 422-443.
- Downing, H.A. and R.L. Jeanne. 1987. A comparison of nest construction behaviour in two species of *Polistes* paper wasps (Insecta, Hymenoptera : Vespidae). *J. Ethol.* 5 : 53-66.
- Downing, H.A. and R.L. Jeanne. 1988. Nest construction by the Paper wasp *Polistes* : a test of stigmergy theorie. *Anim. Behav.* 36 : 1729-1739.
- Downing, H.A. and R.L. Jeanne. 1990. The regulation of complex building behavior in the paper wasp, *Polistes fuscatus* (Insecta, Hymenoptera, Vespidae). *Anim. Behav.* 39 : 105-124.
- Ducke, A. 1910 ; Révision des guêpes sociales polygames d'Amérique. *Ann. Mus. Nat. Hungarici* 8 : 449-544.
- Dupouey, J. L. et T. Cadet, 1986. Subdivision de la forêt de bois de couleur à l'île de la Réunion. *Annales des Sciences Forestières* 43(1) : 105-115.
- Eberhard, W. 1988. Memory of distances and directions moved as cues during temporary spiral construction in the spider *Leucauge mariana* (Araneae : Araneidae). *J. Insect. Behav.*, 1, 51-66.
- Edwards, R. 1980. *Social Wasps : Their biology and control*. Rentokil, East Grinstead, W. Sussex, England.
- Eickwort, G.C. 1975. Nest-building behavior of mason bee *Hoplitis anthocopoides* (Hymenoptera : Megachilidae). *Z. Tierspsychol.*, 37 : 237-254.
- Eickwort, K. 1969. Separation of the castes of *Polistes exclamans* and notes on its biology (Hym. : Vespidae). *Insectes Soc.* 16 : 67-72.
- Emlen, S. T., and L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197 : 215-223.
- Espélie, K. E. and Hermann, H. R. 1990. Surface lipids of the social wasps *Polistes annularis* (L.) and its nest and nest pedicel. *Journal of Chemical Ecology*, 16, 1841-1852.
- Espélie, K. E., G. J. Gamboa, T. A. Grudzien & E. A. Bura, 1994. Cuticular hydrocarbons of paper wasp, *Polistes fuscatus*: a search for recognition pheromones. *Journal of Chemical Ecology*, vol. 20, No. 7, 1677-1687.
- Espélie, K. E., Wenzel, J. W. and Chang, G. 1990. Surface lipids of social wasps *Polistes metricus* Say and its nest and nest pedicel and their relation to nestmate recognition. *Journal of Chemical Ecology*, 16, 2229-2241.
- Evans, H.E., and M.J. West-Eberhard. 1970. *The Wasps*. University of Michigan Press, Ann Arbor.
- Fletcher, D. J. C., and K. G. Ross. 1985. Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 30 : 319-343.



- Forsyth, A. B. 1978. Studies on Behavioral Ecology of Polygynous Social Wasps. Ph. D. dissertation, Harvard University, Cambridge, MA.
- Fouillaud M., 1994. Micro-organismes et virus associés au nid de la guêpe *Polistes hebraeus* F. (Hymenoptera : Vespidae) à l'île de la Réunion. Mémoire de Doctorat, Académie Aix Marseille.
- Gadagkar R. & Joshi N. V. 1983. Quantitative Ethology of social wasps: Time-activity budgets and caste differentiation in *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera: Vespidae). *Anim. Behav.*, 31, pp. 26-31.
- Gadagkar R. 1991a. Belonogaster, Mischocyttarus, Parapolybia and independent founding *Ropalidia*. In *The social biology of wasps*, (ed. K. G. Ross and R. W. Matthews), pp. 149-190. Comstock, Ithaca, N.Y.
- Gadagkar R. 1991b. On testing the role of genetic asymmetries created by haplodiploidy in the evolution of eusociality in the Hymenoptera. *J. Genet.* Vol. 70, No. 1, April 1991, pp. 1-31.
- Gadagkar R., 1990 Origin and evolution of eusociality : a perspective from studying primitively eusocial wasps. *J. Genet.* Vol. 69, n°2, pp 113-125.
- Gadagkar R., M. Gadgil, N.V. Joshi, and A.S. Mahabal, 1982a. Observation on the natural history and population ecology of the social wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) from Peninsular India (Hymenoptera: Vespidae). *Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)*, Vol. 91, Number 6, November 1982, pp. 539-552.
- Gadagkar, R. 1985. Evolution of insect sociality: A review of some attempts to test modern theories. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences (Animal Sciences)*, 94, 309-324.
- Gadagkar, R., and N. V. Joshi. 1982b. Behaviour of the Indian social wasp *Ropalidia cyathiformis* on a nest of separate combs (Hymenoptera : Vespidae). *J. Zool., London* 198 : 27-37.
- Gadagkar, R., and N. V. Joshi. 1984. Social organisation in the Indian wasp *Ropalidia cyathiformis* (Fab.) (Hymenoptera : Vespidae). *Z. Tierpsychol.* 64 : 15-32.
- Gadagkar, R., and N. V. Joshi. 1985. Colony fission in a social wasp. *Curr. Sci.* 54 : 57-62.
- Gambino, P. 1986. Winter prey collection at a perennial colony of *Paravespula vulgaris* (L.) (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche*, Vol. 93, Nos. 3-4, pp.331-340.
- Gamboa G. J. 1988. Sister, aunt-niece and cousin recognition by social wasps. *Behavior Genetics*, 18, 409-423.
- Gamboa G. J. 1996. Kin recognition in social wasps. In *Natural History and Evolution of Paper-Wasps* (ed. S. Turillazzi and M. J. West-Eberhard), pp 161-177. Oxford Science Publications.
- Gamboa, G. J. 1981. Nest sharing and maintenance of multiple nests by the paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera : Vespidae). *J ; Kansas Entomol. Soc.* 54 : 153-155.

- Gamboa, G. J., and J. A. Dropkin. 1979. Comparisons of behaviors in early vs. Late foundress associations of the paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera : Vespidae). *Can. Entomol.* 11 : 919-926.
- Gamboa, G. J., B. D. Heacock, and S. L. Wiltjer. 1978. Division of labor and subordinate longevity in foundress associations of the paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera : Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 51 : 343-352.
- Gamboa, G. J., H. K. Reeve, and D. W. Pfennig. 1986b. The evolution and ontogeny of nestmate recognition in social wasps. *Annu. Rev. Entomol.* 31 : 431-454.
- Gamboa, G. J., H. K. Reeve, I. D. Ferguson, and T. L. Wacker. 1986a. Nestmate recognition in social wasps : the origin and acquisition of recognition odours. *Anim. Behav.* 34 : 685-695.
- Gamboa, G. J., J. E. Klahn, A. O. Parman, and R. E. Ryan. 1987. Discrimination between nestmate and non-nestmate kin by social wasps (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera : Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21 : 125-128.
- Gamboa, G. J., T. A. Grudzien, K. Espélie & E. A. Bura, 1996. Kin recognition pheromones in social wasps : combining chemical and behavioural evidence. *Anim. Behav.*, 51, 625-629.
- Garcia A., R. J. 1974. Observaciones sobre «*Polistes peruvianus*» Bequaert (Hym., Vespidae) en los alrededores de Lima. *Biota (Lima)* 10 : 11-27.
- Gaul, A. T. 1948. Additions to vespine biology- V : the distribution of labor in the colonies of hornets and yellowjackets. *Bull. Brooklyn Entomol. Soc.* 43: 73-79.
- Gervet, J. 1956. L'action des températures différentielles sur la monogynie fonctionnelle chez les *Polistes* (hyménoptères Vespides) *Insect. Soc.* 8 : 159-176.
- Gervet, J. 1964a. Essai d'analyse élémentaire du comportement de ponte chez les guêpes *P. gallicus* L. (Hymén. Vesp.). *Insect. Soc.* 11 : 21-40.
- Gervet, J. 1964b. La ponte et sa régulation dans la société polygyne de *Polistes gallicus* L. (Hym. Vesp.). *Ann. Sci. Nat. Biol. Anim. (Sér. 12)* 6 : 601-778.
- Gervet, j. 1966. Eléments pour l'étude d'un acte instinctif: la surélévation des alvéoles en présence de larves chez la guêpe *Polistes* (Hymn. Vesp.). *Z. Tierpsychol.*, 23, 769-798.
- Gibo, D. L. 1978. The selective advantage of foundress associations in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera : Vespidae) : a field study of the effects of predation on productivity. *Can. Entomol.* 110 : 519-540.
- Grassé, P. 1959. La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La théorie de la stigmergie : essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs. *Insectes soc.* 6 : 41-81.
- Grassé, P. 1963. les phénomènes sociaux chez les animaux. *Cah. Inst.Sci. écon. App.* 5 (6) : 7-23.

- Greene, A. 1991. *Dolichovespula and Vespula*. Pp 263-304 in K.G. Ross and R.W. Matthews (ed.), *The Social Biology of Wasps*. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Greene, A., R. D. Akre, and P. J. Landolt. 1978. Behavior of the yellowjacket social parasite, *Dolichovespula artica* (Rohwer) (Hymenoptera: Vespidae). *Melandria* 29: 1-28.
- Haggard, C. M., and G. J. Gamboa. 1980. Seasonal variation in body size and reproductive condition of a paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera : Vespidae). *Can. Entomol.* 112 : 239-248.
- 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.
- Hansell, M.H. 1984. *Animal Architecture and Building Behavior*. New York : Longman.
- Hansell, M.H. 1989. Les nids des insectes sociaux. *La Recherche* 20 : 14-22.
- Harvey, G. 1593. Pierces supererogation, or a new prayse of the old asse.
- Henderson, G., Andersen, J. F., Phillips, J. K., and Jeanne, R. L. 1990. Internest aggression and identification of possible nestmate discrimination pheromones in polygynous ant *Formica montana*. *Journal of Chemical Ecology*, 16, 2217-2227.
- Hermann, H. R., and T. F. Dirks. 1975. Biology of *Polistes annularis* (Hymenoptera : Vespidae). I. Spring behavior. *Psyche* 82 : 97-108.
- Hermann, H. R., D. Gerling, and T. F. Dirks. 1974. The cohibernation and mating activity of five polistine wasp species (Hymenoptera : Vespidae : Polistinae). *J. Georgia Entomol. Soc.* 9 : 203-204.
- Hermann, H.R., and M.S. Blum. 1981. Defensive mechanisms in the social Hymenoptera. Pp. 77-197 in H.R. Hermann (ed.), *Social Insects*, vol. 2. Academic Press, New York.
- Hirose, Y., and M. Yamasaki. 1984a. Dispersal of females for colony founding in *Polistes jadwigae* Dalla Torre (Hymenoptera, Vespidae). *Kontyû* 52 : 65-71.
- Hirose, Y., and M. Yamasaki. 1984b. Foundress association in *Polistes jadwigae* Dalla Torre (Hymenoptera, Vespidae) : relatedness among co-foundresses and colony productivity. *Kontyû* 52 : 172-174.
- Hölldobler, B. and Michener, C. D. 1980. Mechanism of identification and discrimination in social Hymenoptera. In *Evolution of social behaviour: hypotheses and empirical tests* (ed. H. Markl), pp. 35-58. Dahlem Konferenzen 1980, Verlag Chemie, Weinheim.
- Hoshikawa, T. 1979. Observations on the polygynous nests of *Polistes chinensis antennalis* Pérez (Hymenoptera : Vespidae) in Japan. *Kontyû* 47 : 239-243.
- Hotelling, H. 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal of Educational Psychology* , 24, 417-441 , 498-520..

- Howard, R. W., McDaniel, C. A., and Blomquist, G. J. 1978. Cuticular hydrocarbons of the eastern subterranean termite, *Reticulotermes flavipes* (Kollar) (Isoptera:Rhinotermitidae). *Journal of Chemical Ecology*, 4, 233-245.
- Hughes, C. R., and J. E. Strassmann. 1988a. Foundress mortality after worker emergence in social wasps (*Polistes*). *Ethology* 79 : 265-280.
- Hughes, C. R., and J. E. Strassmann. 1988b. Age is more important than size in determining dominance among workers in the primitively eusocial wasp, *Polistes instabilis*. *Behaviour* 107: 1-15.
- Hughes, C. R., M. O. Beck, and J. E. Strassmann. 1987. Queen succession in the social wasp, *Polistes annularis*. *Ethology* 76 : 124-132.
- Hunt J.H., Gamboa G.J. 1978, Joint nest use by two paper wasp species. *Insectes sociaux*, Vol. 25, n°4, pp. 373-374.
- Hunt, J. H., and K. C. Noonan. 1979. Larval feeding by male *Polistes fuscatus* and *Polistes metricus* (Hymenoptera : Vespidae). *Insectes Soc.* 26 : 247-251.
- Ikan, R., R. Gottlieb, E.D. Bergmann, and J. Ishay. 1969. The pheromone of the queen of the Oriental hornet, *Vespa orientalis*. *J. Insect Physiol.* 15 : 1709-1712.
- Itô, Y. 1984. Shifts of females between adjacent nests of *Polistes versicolor* (Hymenoptera : Vespidae) in Panama. *Insectes Soc.* 31 : 103-111.
- Itô, Y. 1986. Observations on the social behaviour of three polistine wasps (Hymenoptera : Vespidae). *J. Aust. Entomol. Soc.* 25 : 309-314.
- Jaffé, K. 1983. Chemical communication systems in the ant *Atta cephalotes*. In *Social insects in the tropics*, Vol. 2 (ed P. Jaisson), pp. 165-180. Université Paris Nord.
- Jeanne, R. L. 1972. Social biology of the Neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ.* 144: 63-150.
- Jeanne, R. L. 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. *Ann. Rev. Entomol.* 25: 371-396.
- Jeanne, R. L. 1991. Polyethism. Pp 389-425 in K.G. Ross and R.W. Matthews (ed.), *The Social Biology of Wasps*. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Jeanne, R. L., H. A. Downing, and D. C. Post. 1983. Morphology and function of sternal glands in polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Zoomorphology* 103: 149-164.
- Jeanne, R. L., H. A. Downing, and D. C. Post. 1988. Age polyethism and individual variation in *Polybia occidentalis*, an advanced eusocial wasp. Pp. 323-357 in R. L. Jeanne (ed.), *Interindividual Behavioral Variability in Social Insects*. Westview, Boulder, CO.
- Jeanne, R.L. 1975. The adaptiveness of social wasp nest architecture. *Quart. Rev. Biol.* 50 : 267-287.

- Jeanne, R.L. 1977. A specialisation in nest petiole construction by queens of *Vespula* spp. (Hymenoptera : Vespidae). J. New York Entomol. Soc. 85 : 127-129.
- Jeanne, R.L. 1979. Construction and utilization of multiple combs in *Polistes canadensis* in relation to the biology of a predaceous moth. Behav. Ecol. Sociobiol. 4 : 293-310.
- Jeanne, R.L. 1981. Chemical communication during swarm emigration in the social wasp *Polybia sericea* (Olivier). Anim. Behav. 29 : 102-113.
- Jeanne, R.L. 1982. Predation, defense, and colony size and cycle in the social wasps. Pp. 280-284 in M.D. Bredd, C.D. Michener, and H.E. Evans (Eds.), The Biology of Social Insects, Westview, Boulder, CO.
- Kasuya, E. 1980. Behavioral ecology of Japanese paper wasps, *Polistes* spp. (Hymenoptera : Vespidae). I. Extranidal activities of *Polistes chinensis antennalis*. Res. Popul. Ecol. 22: 242-254.
- Kasuya, E. 1981a. Polygyny in the Japanese paper wasp, *Polistes jadwigae* Dalla Torre (Hymenoptera, Vespidae). Kontyû 49 : 306-313.
- Kasuya, E. 1981b. Nest foundation by a single worker of the Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera : Vespidae). Insectes Soc. 28 : 341-342.
- Kasuya, E. 1981c. Internidal drifting of workers in the Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Vespidae : Hymenoptera). Insectes Soc. 28 : 343-346.
- Kasuya, E. 1981d. Male mating territory in a Japanese paper wasp, *Polistes jadwigae* Dalla Torre (Hymenoptera, Vespidae). Kontyû 49 : 607-614.
- Kasuya, E. 1983a. Social behavior of early emerging males of the Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera : Vespidae). Res. Popul. Ecol. 25 : 143-149.
- Kasuya, E. 1983b. Behavioral ecology of Japanese paper wasps, *Polistes* spp. (Hymenoptera : Vespidae). II. Ethogram and internidal relationship in *Polistes chinensis antennalis* in the founding stage. Z. Tierpsychol. 63: 303-317.
- Kasuya, E., 1982, Take over of nest in a Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera : Vespidae). Appl. Ent. Zool. 17(4) : pp. 427-431.
- Kemper, H. 1960. Über die Nestplatzauswahl bei den sozialen Faltenwespen Deutschlands. Z. angew. Zool. 47: 457-483.
- Kirchner, W.H., Gadagkar, R., 1994, Discrimination of nestmate workers and drones in honeybees. Ins. Soc. 41, pp. 335-338.
- Klahn, J. E. 1981. Alternate reproductive tactics of single foundresses of a social wasp, *Polistes fuscatus*. Ph. D. dissertation, University of Iowa, Iowa city.
- Klahn, J. E. 1988. Intraspecific comb usurpation in the social wasp *Polistes fuscatus*. Behav. Ecol. Sociobiol. 23: 1-8.

- Klahn, J.E. 1979. Philopatric and nonphilopatric foundress associations in the social wasp *Polistes fuscatus*. Behav. Ecol. Sociobiol. 5 : 417-424.
- Klahn, J.E. and Gamboa, G.J., 1983, Social Wasps : discrimination between kin and nonkin brood. Science, Vol. 221, pp. 482-484.
- Kojima, J. 1984. Division of labor and dominance interaction among co-foundresses on pre-emergence colonies of *Ropalidia fasciata* (Hymenoptera, Vespidae). Biol. Mag. Okinawa 22: 27-35.
- Kojima, J., and T. Suzuki. 1986. Timing of mating in five Japanese polistine wasps (Hymenoptera : Vespidae) : anatomy of fall females. J. Kansas Entomol. Soc. 59 : 401-404.
- Kojima, Jun-ichi, 1993. A latitudinal gradient in intensity of applying ant-repellent substance to the nest petiole in paper wasps (Hymenoptera : Vespidae). Ins. Soc. 40 : 403-421.
- König, C. 1896a. Die Schiftsteller des Klassischen Altertums, Welche über die Wespen und Hornissen berichten. Illte Wschr. Ent. 1 : 184-189.
- König, C. 1896b. Was wussten die alten Griechen und Römer von den Wespen und Hornissen ? Illte Wschr. Ent. 1 : 261-266.
- Krispyn, J. W. 1979. Colony productivity and survivorship of the paper wasp *Polistes annularis*. Ph. D. dissertation, University of Georgia, Athens.
- Kudo, K., Sô. Yamane and H. Yamamoto, 1998. Physiological ecology of nest construction and protein flow in pre-emergence colonies of *Polistes chinensis* (Hymenoptera Vespidae) : effects of rainfall and microclimates. Ethology Ecology & Evolution 10 : 171-183.
- Larch, C. M., and G. J. Gamboa. 1981. Investigation of mating preference for nestmates in the paper wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera : Vespidae). J. Kansas Entomol. Soc. 54 : 811-814.
- Layton, J. M., Camann, M. A. and Espélie, K. E. 1994. Cuticular lipid profiles of queens, woerkers and males of social wasp *Polistes metricus* Say are colony-specific. Journal of Chemical Ecology, 20, 2307-2321.
- Leong, K., D. Frey and C. Nagano, 1990. Wasp predation on Overwintering monarch butterflies (Lepidoptera: Danaidae) in central California. Pan-Pacific Entomologist. 66(4): 326-328.
- Lin, N. 1972. Territorial behavior among males of the social wasp *Polistes exclamans* Viereck (Hymenoptera : Vespidae). Proc. Entomol. Soc. Washington 74 : 148-155.
- Litte, M. 1977. Behavioural ecology of the social wasp *Mischocyttarus mexicanus*. Behav. Ecol. Sociobiol., 2, 229-246.
- Litte, M. 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: social and nesting biology of a polistine wasp. Z. Tierpsychol. 50: 282-312.

- Litte, M. 1981. Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus* : survival in a Colombian rain forest. *Smithsonian Contr. Zool.* 327: 1-27.
- Lockey, K. H. 1988. Lipids of the insect cuticle: origin, composition and function. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 89b, 595-645.
- Lorenzi, M. C. and S. Turillazzi. 1986. Behavioural and ecological adaptations to the high mountain environment of *Polistes biglumis bimaculatis*. *Ecol. Entomol.* 11 : 199-204.
- Lorenzi, M.C., Cornetto, I., Marchisio, G., 1996, Usurpation and colony recognition in *Polistes biglumis bimaculatus* (Hymenoptera, Vespidae) : Laboratory experiments. *Ins. Soc. Life* 1 :pp. 109-112.
- MacCormack, A. T. 1982. Foundress associations and early colony failure in *Polistes exclamans*. Ph.D. dissertation, University of North Carolina, Chapel Hill.
- MacDonald, J.F. 1977. Comparative and adaptive aspects of vespine nest construction. *Proc. 8<sup>th</sup> Int. Cong. Int. Union Study Soc. Insects*, pp. 169-172.
- Macevicz, S., and G. F. Oster. 1976. Modeling social insect populations. II : optimal reproductive strategies in annual eusocial insect colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1 : 265-282.
- Makino, S. 1983. Larval feeding by *Polistes biglumis* males. *Kontyû* 51 : 487.
- Makino, S., 1989, Usurpation and nest rebuilding in *Polistes riparius* : two ways to reproduce after the loss of the original nest (Hymenoptera : Vespidae). *Insecte Sociaux*, Vol.36, n°2, pp.116-128.
- Makino, S., Sk. Yamane, T. Sunose, S. Aoki. 1987. Dispersion distance of queens from natal sites in the two haplometrotic paper wasps *Polistes riparius* and *P. snelleni* (Hymenoptera : Vespidae). *Res. Popul. Ecol.* 29 : 111-117.
- Marino Piccioli, M. T., and L. Pardi. 1970. Studi sulla biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). I. Sull'etogramma di *Belonogaster griseus* (Fab.) [sic]. *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* 3: 197-225 (suppl.).
- Matsuura M. and S. Yamane 1984a. *Biology of the Vespine Wasps*. Foreword by S.F. Sakagami, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1990.
- Matsuura, M. 1970. Intraspecific invasion behavior of *Vespa crabro flavofasciata* Cameron in the early stage of nesting. *Life Study (Fukui)* 14 : 21-26 (in Japanese).
- Matsuura, M. 1974. Intracolony polyethism in *Vespa*. I. Behaviour and its change of the foundress of *Vespa crabro flavofasciata* in early nesting stage in relation to worker emergence. *Kontyû* 42: 333-350.
- Matsuura, M. 1983a. Comparative biology of the five Japanese species of the genus *Vespa* (Hymenoptera, Vespidae). Reprinted from the *Bulletin of the Faculty of Agriculture, Mie University*, N° 69, pp. 1-131.

- Matsuura, M. 1983b. Preliminary report on the polygynous colonies of *Vespa affinis indosinensis* (Hymenoptera, Vespidae) in Sumatra. *Kontyû* 51: 80-82.
- Matsuura, M. 1984. Comparative biology of the five Japanese species of the genus *Vespa* (Hymenoptera, Vespidae). *Bull. Fac. Agric. Mie Univ.* 69 : 1-131.
- Matsuura, M. 1985. Life history of the nocturnal vespine, *Provespa anomalla* [sic]. *Evolutionary Ecology of insects in Humid Tropics, Especially in Central Sumatra. Sumatra Nature Study (Entomoly), Kanazawa University*, pp. 27-36.
- Matsuura, M. 1991. *Vespa* and *Provespa*. Pp 232-262 in K.G. Ross and R.W. Matthews (ed.), *The Social Biology of Wasps*. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Matsuura, M., and Sk. Yamane, 1984b. *Comparative Ethology of the Vespine Wasps*. Hokkaido University Press, Sapporo (in Japanese).
- Matthews, R. W. 1991. Evolution of Social Behavior in Sphecid Wasps. Pp 570-602 in K.G. Ross and R.W. Matthews (ed.), *The Social Biology of Wasps*. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Matthews, R. W., and J. R. Matthews. 1979. War of the yellowjacket queens. *Nat. Hist.* 88(8) : 56-65.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Metcalf, R. A., and G. S. Whitt. 1977a. Intra-nest relatedness in the social wasp *Polistes metricus*. A genetic analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2 : 339-351.
- Metcalf, R. A., and J.C. Whitt 1977b. Relative inclusive fitness in the social wasp *Polistes metricus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2 : 353-360.
- Metcalf, R.A. 1980. Sex ratios, parent-offspring conflict, and local competition for mates in the social wasps *Polistes metricus* and *Polistes variatus*. *Amer. Nat.* 116 : 642-654.
- Michener, C.D. 1964. Evolution of the nests of bees. *Am. Zool.*, 4 : 227-239.
- Michener, C.D. 1974. *The Social Behavior of the Bees : A comparative Study*. Harvard University press, Cambridge, MA.
- Miyano, S. 1980. Life tables of colonies and workers in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera: Vespidae). *Res. Popul. Ecol.* 22 : 69-88.
- Miyano, S. 1983. Number of offspring and seasonal changes of their body weight in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* Pérez (Hymenoptera : Vespidae), with reference to male production by workers. *Res. Popul. Ecol.* 25 : 198-209.
- Miyano, S. 1986. Colony development, worker behavior and male production in orphan colonies of a Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* Pérez (Hymenoptera : Vespidae). *Res. Popul. Ecol.* 28 : 347-361.



- Montagner, H. 1966a. Le mécanisme et les conséquences des comportements trophallactiques chez les guêpes du genre *Vespa*. Bull. Biol. France Belg. 100: 187-323.
- Morimoto, R. 1961a. On the dominance order in *Polistes* wasps. I. (Studies on social Hymenoptera of Japan, XII). Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ. 18 : 339-351 (in Japanese).
- Morimoto, R. 1961b. On the dominance order in *Polistes* wasps. II. (Studies on the social Hymenoptera of Japan, XIII). Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ. 19: 1-17 (in Japanese).
- Mouffet, T. 1658. Theater of insects. London. (First edition in Latin, published in 1634 under the name Thos. Moffeti. Facsimile of English edition, Frank Cass, London, 1967.)
- Naumann, M. G. 1970. The nesting behavior of *Protopolybia pumila* in Panama (Hymenoptera: Vespidae). Ph. D. dissertation, University of Kansas, Lawrence.
- Nelson, J.M. 1968. Parasites and symbionts of nest of *Polistes* wasps. Ann. Entomol. Soc. Amer. 61 : 1528-1539.
- Noonan, K. M. 1978. Sex ratio of parental investment in colonies of the social wasp *Polistes fuscatus*. Science 199 : 1354-1356.
- Noonan, K.M. 1981. Individual strategies of inclusive-fitness-maximizing in *Polistes fuscatus* foundresses. Pp. 18-44 in R. D. Alexander and D. W. Tinkle (eds.), Natural Selection and Social Behavior : Recent Research and New Theory. Chiron, New York.
- Ormerod, E.L. 1868. British social wasps. Longmans, Green, Reader, and Dyer, London.
- Oster, G. F., and E. O. Wilson. 1978. Caste and Ecology in the Social Insects. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Owen, J. 1962. The behavior of a social wasp *Polistes fuscatus* (Vespidae) at the nest, with special reference to differences between individuals. Ph. D. dissertation, University of Michigan, Ann Arbor.
- Page, R. E., D. C. Post, and R. A. Metcalf. 1989. Satellite nests, early males, and plasticity of reproductive behavior in a paper wasp. Amer. Nat. 134 : 731-748.
- Pardi, L. 1940. Ricerche sui Polistini. I. Poliginia vera ed apparente in *Polistes gallicus* (L.). P. V. Soc. Tosc. Sci. Nat. 49 : 3-9.
- Pardi, L. 1946. Ricerche sui Polistini. VII. La dominazione e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* (L.). Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna 15 : 25-84.
- Pardi, L. 1948. Dominance order in *Polistes* wasps. Physiol. Zool. 21 : 1-13.
- Pardi, L. 1950. Recenti ricerche sulla divisione di lavoro negli imenotteri sociali. Boll. Zool. 17: 17-66 (suppl.).

- Pardi, L. 1951. Studio della attività e della divisione di lavoro in una società di *Polistes gallicus* (L.) dopo la comparsa delle operaie. (Ricerche sui Polistini. XII.) Arch. Zool. (Ital.) 86 : 363-431.
- Pardi, L., and M. T. Marino Piccioli. 1981. Studies on the biology of *Belonogaster* (Hymenoptera Vespidae). 4. On caste differences in *Belonogaster griseus* (Fab.) [sic] and the position of this genus among social wasps. Monit. Zool. Ital. (N.S.) 14: 131-146 (Suppl.).
- Pearson, K. 1901. On lines and planes of closest fit to systems of points in space. Philosophical Magazine, 2, 559-572.
- Pfennig, D. W., and J. E. Klahn. 1985. Dominance as a predictor of cofoundress disappearance order in social wasps (*Polistes fuscatus*). Z. Tierpsychol. 67 : 198-203.
- Pfennig, D. W., G. J. Gamboa, H. K. Reeve, J. Shellman-Reeve, and I. D. Ferguson. 1983a. The mechanism of nestmate discrimination in social wasps (*Polistes*, Hymenoptera : Vespidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 13 : 299-305.
- Pfennig, D. W., H. K. Reeve, and J. S. Shellman. 1983b. Learned component of nestmate discrimination in workers of a social wasp, *Polistes fuscatus* (Hymenoptera : Vespidae). Anim. Behav. 31 : 412-416.
- Post, D. C. and Jeanne, R. L. 1984a. Venom as an interspecific sex pheromone and species recognition by a cuticular pheromone in paper wasps (*Polistes*, Hymenoptera:Vespidae). Physiological Entomology, 9, 65-75.
- Post, D. C., and R. L. Jeanne. 1983a. Male reproductive behavior of the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera : Vespidae). Z. Tierpsychol. 62 : 157-171.
- Post, D. C., and R. L. Jeanne. 1983b. Relatedness and mate selection in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera : Vespidae). Anim. Behav. 31 : 1260-1261.
- Post, D. C., and R. L. Jeanne. 1984b. Recognition of conspecifics and sex by territorial males of the social wasp *Polistes fuscatus*. Behaviour 91 : 78-92.
- Post, D. C., and R. L. Jeanne. 1985. Sex pheromone in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera : Vespidae) : effect of age, caste and mating. Insectes Soc. 32 : 70-77.
- Post, D. C., and R. L. Jeanne. 1982. Recognition of former nestmates during colony founding by the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera : Vespidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 11 : 283-285.
- Post, D. C., R. L. Jeanne, and E. H. Erickson. 1988. Variation in behavior among workers of the primitively social wasps *Polistes fuscatus variatus*. Pp. 283-321 in R. L. Jeanne (ed.), Interindividual Behavioral Variability in Social Insects. Westview, Boulder, CO.
- Post, D.C., M.A. Mohamed, H.C. Coppel, and R.L. Jeanne. 1984. Identification of ant repellent allomone produced by social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera : Vespidae). J. Chem. Ecol. 10 : 1799-1807.

- Potter, N. B. 1964. A study of the biology of the common wasp, *Vespula vulgaris* L., with special reference to the foraging behaviour. Ph. D. dissertation, University of Bristol, Bristol, England.
- Pratte, M. 1980. Mobilité des fondatrices de *Polistes gallicus*. Pp. 133-140 in D. Cherix (ed.), *Ecologie des insectes sociaux*. Musée Zoologique, Lausanne.
- Pratte, M., 1997, Recognition and social dominance in *Polistes* wasps. *J. Ethol.* 15, pp. 55-59
- Pratte, M., J. Gervet, and S. Semenov. 1984. L'évolution de la production de descendance dans le guêpier de Poliste (*Polistes gallicus* L.). *Insectes Soc.* 31 : 34-50.
- Queller, D. C. 1989. The evolution of eusociality : reproductive head starts of workers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86 : 3224-3226.
- Queller, D. C., and J. E. Strassmann. 1988. Reproductive success and group nesting in the paper wasp, *Polistes annularis*. Pp. 76-96 in T. H. Clutton-Brock (ed.), *Reproductive Success : Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. University of Chicago Press, Chicago.
- Queller, D. C., and J. E. Strassmann. 1989. Measuring inclusive fitness in social wasps. Pp. 103-122 in M. D. Breed and R. E. Page (eds.), *The Genetics of Social Evolution*. Westview, Boulder, Co.
- Queller, D. C., Hughes C. R. and Strassmann J. E. 1990. Wasps fail to make distinctions. *Nature*, Vol. 344, No. 6265, p. 388..
- Rabb, R. L. 1960. Biological studies of *Polistes* in North Carolina (Hymenoptera : Vespidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 53 : 111-121.
- Rau, P. 1940. Cooperative nest founding by the wasp, *Polistes annularis* Linn. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 83 : 617-620.
- Réaumur, R.A.F. de. 1719. Histoire des Guêpes. *Mém. Acad. R. Sci. Paris* 19 (1721) : 302-364.
- Reed H. C. and P. J. Landolt 1990. Sex attraction in paper wasp, *Polistes exclamans* Viereck (Hymenoptera: Vespidae), in a wind tunnel. *Journal of Chemical Ecology*, Vol. 16, N° 4, pp. 1272-1287.
- Reed H. C. and P. J. Landolt 1991. Swarming of paper wasp (Hymenoptera: Vespidae) sexuals at towers in Florida. *Annals of the Entomological Society of America*, Vol. 84, N°6, pp. 628-635.
- Reeve, H. K. 1989. The evolution of conspecific acceptance thresholds. *Amer. Nat.* 133 : 407-435.
- Reeve, H. K. 1991. *Polistes*. Pp 99-148 in K.G. Ross and R.W. Matthews (ed.), *The Social Biology of Wasps*. Cornell University Press, Ithaca and London.

- Reeve, H. K., and G. J. Gamboa. 1983. Colony activity integration in primitively eusocial wasps : the role of the queen (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera : Vespidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 13 : 63-74.
- Reeve, H. K., and G. J. Gamboa. 1987. Queen regulation of worker foraging in paper wasps : a social feedback control system (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera : Vespidae). Behaviour 102 : 147-167.
- Richards, O. W. 1978. The Social Wasps of the Americas, Excluding the Vespinae. British Museum (Natural History), London, 580 pages..
- Richards, O. W. and Richards, M. J. 1951. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). Trans. R. ent. Soc. Lond. 102 : 1-170.
- Richards, O.W. 1962. A revisional study of Masarid wasps. British Museum (Natural History), London. 294 pages.
- Richards, O.W. 1971. The biology of the social wasps (Hymenoptera : Vespidae). Biol. Rev., 46 : 483-528.
- Rivals, P. 1952. Étude sur la végétation naturelle de l'île de la Réunion. Thèse, Université de Toulouse, France.
- Röseler, P. F. 1985. Endocrine basis of dominance and reproduction in polistine paper wasps. Pp. 259-272 in B. Hölldobler and M. Lindauer (eds.), Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology. Sinauer, Sunderland, MA.
- Röseler, P. F. 1991. Reproductive Competition during Colony Establishment. Pp 309-335 in K.G. Ross and R.W. Matthews (ed.), The Social Biology of Wasps. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Röseler, P. F., and I. Röseler. 1989. Dominance of ovariectomized foundresses of the paper wasp *Polistes gallicus*. Insectes Soc. 36 : 219-234.
- Röseler, P. F., I. Röseler, and A. Strambi. 1985. Role of ovaries and ecdysteroids in dominance hierarchy establishment among foundresses of the primitively social wasp, *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 18 : 9-13.
- Ross, N. M., and G. J. Gamboa. 1981. Nestmate discrimination in social wasps (*Polistes metricus*, Hymenoptera : Vespidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 9 : 163-165.
- Roubaud, E. (1916). Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et sociales d'Afrique. La genèse de la vie sociale et l'évolution de l'instinct maternel chez les Vespides. Ann. Sci. Nat. (10) 1 : 1-160.
- Ryan, R.E., Gamboa, G.J., 1986, Nestmate recognition between males and gynes of the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera : Vespidae). Annals of the Entomological Society of America, 79,pp.572-575.
- Saussure, H. de. 1853-1958. Etudes sur la famille des vespides. 2. Monographie des guêpes sociales, ou de la tribu des vespiciens. Masson, Paris.

- Schmidt, G. H. (ed.). 1974. Sozialpolymorphismus bei Insekten. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart.
- Schremmer, F., L. März, and P. Simonsberger. 1985. Chitin im Speichel der Papier-Wespen (soziale Faltenwespen, Vespidae) : Biologie, Chemismus, Feinstruktur. *Mikroskopie* 42 : 52-56.
- Schwarz, H. F. 1931. The nest habits of the diplopterous wasp *Polybia occidentalis* variety *scutellaris* (White) as observed at Barro Colorado, Canal Zone. *Amer. Mus. Novit.* 471: 1-27.
- Shellman, J. S., and G. J. Gamboa. 1982. Nestmate discrimination in social wasps : the rôle of exposure to nest and nestmates (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera : Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11 : 51-53.
- Shellman-Reeve, J. S., and G. J. Gamboa. 1985. Male social wasps (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera : Vespidae) recognize their male nestmates. *Anim. Behav.* 33 : 331-332.
- Sherman, P. W., and W. G. Holmes. 1985. Kin recognition : issues and evidence. Pp. 437-460 in B. Hölldobler and M. Lindauer (eds.), *Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Shida, T. 1959. *Vespula lewisii* in Musashino. *Nippon-Kontyuki* 1: 77-145 (in Japanese).
- Simoes, D. 1977. Etologia e diferenciação de casta em algumas vespa sociais (Hymenoptera, Vespidae). Ph. D. dissertation, Universidade de Sao Paulo, Ribeirao Preto.
- Singer, T. L., Camann, M. A. and Espélie, K. E. 1992a. Discriminant analysis of cuticular hydrocarbons of social wasp *Polistes exclamans* Viereck and surface hydrocarbons of its nest paper and pedicel. *Journal of Chemical Ecology*, 18, 785-797.
- Smith, A.P. 1978. An investigation of the mechanisms underlying nest construction in the mudwasp *Paralastor sp.* (Hymenoptera : Eumenidae). *Anim. Behav.*, 26 : 232-240.
- Smith, B. H. and M. D. Breed, 1995. The chemical basis for nestmate recognition and mate discrimination in social insects. In *Chemical Ecology of insects*, Vol. II (eds by R. Cardé & W. J. Bell). New York: Chapman & Hall
- Smith, F. 1858. Catalogue of British fossorial Hymenoptera, Formicidae, and Vespidae, in the collection of British Museum. B.M. (Net. Hist.), London.
- Spradbery, J. P. 1965. The social organization of wasp communities. *Symp. Zool. Soc. London* 14 : 61-96.
- Spradbery, J. P. 1973. Wasps. An account of the biology and natural history of social and solitary wasps. Sidgwick & Jackson, London, xvi + 408pp.
- Spradbery, J. P. 1991. Evolution of Queen Number and Queen Control. Pp 336-388 in K.G. Ross and R.W. Matthews (ed.), *The Social Biology of Wasps*. Cornell University Press, Ithaca and London.

- Starr, C. K. 1984. Sperm competition, kinship, and sociality in the aculeate Hymenoptera. Pp. 427-464 in R. L. Smith (ed.), *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. Academic Press, New York.
- Starr, C. K. 1990. Holding the fort : colony defense in some primitively social wasps. Pp. 421-463 in D. L. Evans and J. O. Schmidt (eds.), *Insect Defenses, Adaptive Mechanisms and Strategies of Prey and Predators*. State University of New York Press, Stony Brook.
- Starr, C. K. 1991. The nest as the locus of social life. Pp 520-539 in K.G. Ross and R.W. Matthews (ed.), *The Social Biology of Wasps*. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Starr, C.K. 1978. Nest reutilization in North American *Polistes* (Hymenoptera : Vespidae) : two possible selective factors. *J. Kansas Entomol. Soc.* 51 : 394-397.
- Strassmann, J. E. 1979. Honey caches help female paper wasps (*Polistes annularis*) survive Texas winters. *Science* 204 : 207-209.
- Strassmann, J. E. 1981a. Wasp reproduction and kin selection : reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses. *Florida Entomol.* 64 : 74-88.
- Strassmann, J. E. 1981b. Evolutionary implications of early male and satellite nest production in *Polistes exclamans* colony cycles. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8 : 55-64.
- Strassmann, J. E. 1981c. Parasitoids, predators and group size in the paper wasp, *Polistes exclamans*. *Ecology* 62 : 1225-1233.
- Strassmann, J. E. 1981d. Kin selection and satellite nests in *Polistes exclamans*. Pp. 45-58 in R. D. Alexander and D. W. Tinkle (eds.), *Natural Selection and Social Behavior : Recent Research and New Theory*. Chiron, New York.
- Strassmann, J. E. 1983. Nest fidelity and group size among foundresses of *Polistes annularis* (Hymenoptera : Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 56 : 621-634.
- Strassmann, J. E. 1984. Female-biased sex ratios in social insects lacking morphological castes. *Evolution* 38: 256-266.
- Strassmann, J. E. 1985a. Relatedness of workers to brood in the social wasp, *Polistes exclamans* (Hymenoptera : Vespidae). *Z. Tierpsychol.* 69 : 141-148.
- Strassmann, J. E. 1985b. Worker mortality and the evolution of castes in the social wasp, *Polistes exclamans*. *Insectes Soc.* 32 : 275-285.
- Strassmann, J. E. 1989. Early termination of brood rearing in the social wasp *Polistes annularis* (Hymenoptera : Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 62 : 353-362.
- Strassmann, J. E., and C. R. Hughes. 1986. Latitudinal variation in protandry and protogyny in polistine wasps. *Monit. Zool. Ital. (N. S.)* 20 : 87-100.

- Strassmann, J. E., and D. C. Meyer. 1983. Gerontocracy in the social wasp, *Polistes exclamans*. *Anim. Behav.* 31 : 431-438.
- Strassmann, J. E., and D. C. Queller. 1989. Ecological determinants of social evolution. Pp. 81-101 in M. D. Breed and R. E. Page (eds.), *The Genetics of Social Evolution*. Westview, Boulder, CO.
- Strassmann, J. E., and M. C. F. Orgren. 1983. Nest architecture and brood development times in the paper wasp *Polistes exclamans* (Hymenoptera : Vespidae). *Psyche* 90 : 237-248.
- Strassmann, J. E., D. C. Meyer, and R. L. Matlock. 1984a. Behavioral castes in the social wasp, *Polistes exclamans*. *Sociobiology* 8 : 211-224.
- Strassmann, J. E., D. C. Queller, and C. R. Hughes. 1988. Predation and the evolution of sociality in the paper wasp *Polistes bellicosus*. *Ecology* 69: 1497-1505.
- Strassmann, J. E., R. E. Lee, R. R. Rojas, and J. G. Baust. 1984b. Caste and sex differences in cold-hardiness in the social wasps *Polistes annularis* and *P. exclamans* (Hymenoptera : Vespidae). *Insectes Soc.* 31 : 291-301.
- Sugiura, M., M. Sekijima, and M. Matsuura. 1983a. Intracolony polyethism in *Parapolybia indica* (Hymenoptera, Vespidae) I. Behaviour and its changes in the foundress and worker wasps in relation to colony development. *Bull. Fac. Agric. Mie Univ.* 66: 27-43 (in Japanese).
- Suzuki, T. 1980. Flesh intake and production of offspring in colonies of *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera, Vespidae) I. Flesh intake and worker production by solitary foundresses. *Kontyû* 48 : 149-159.
- Suzuki, T. 1981a. Flesh intake and production of offspring in colonies of *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera, Vespidae) II. Flesh intake and production of reproductive. *Kontyû* 49 : 283-301.
- Suzuki, T. 1981b. Male production by foundresses of *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera, Vespidae) in the founding stage. *Kontyû* 49 : 519-520.
- Suzuki, T. 1981c. Effect of photoperiod on male egg production by foundresses of *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera, Vespidae). *Jpn. J. Ecol.* 31 : 347-351.
- Suzuki, T. 1982. Cessation and resumption of laying of female-producing eggs by foundresses of a polistine wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera, Vespidae) under experimental conditions. *Kontyû* 50 : 652-655.
- Suzuki, T. 1983. Resting posture at night in the lone foundress of *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera, Vespidae). *Kontyû* 51 : 488-489.
- Suzuki, T. 1985. Mating and laying of female-producing eggs by orphaned workers of a paper wasp, *Polistes snelleni* (Hymenoptera : Vespidae). *Anni Entomol. Soc. Amer.* 78 : 736-739.
- Suzuki, T. 1986. Production schedules of males and reproductive females, investment sex ratios, and worker-queen conflict in paper wasps. *Amer. Nat.* 128 : 366-378.

- Taylor, L. H. 1939. Observation on social parasitism in the genus *Vespula* Thomson. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 32 : 304-315.
- Theraulaz G., Gervet J. and Semenov Tian-Chanski S. 1991. Social regulation of foraging activities in *Polistes dominulus* Christ: a systemic approach to behavioural organisation. *Behaviour* 116 (3-4), pp. 292-320.
- Theraulaz G., Pratte M. and Gervet J. 1990. Behavioural profiles in *Polistes dominulus* (Christ) Wasp societies: a quantitative study. *Behaviour* 113 (3-4), pp. 223-250.
- Thornhill, R., and J. Alcock. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press, Cambridge, MA
- Topsell, E. 1658. *The history of four-footed beast and serpents and insects*. London. (Facsimile, 1967, Vols. 1 & 2. Franck Cass, London.) First edition published in 1607.
- Trivers, R. L., and H. Hare. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191 : 249-263.
- Turillazzi, S. 1980. Seasonal variation in the size and anatomy of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera : Vespidae). *Monit. Zool. Ital. (N. S.)* 14 : 63-75.
- Turillazzi, S. 1983. Extranidal behaviour of *Parischnogaster nigricans serrei* (Du Buysson) (Hymenoptera, Stenogastrinae). *Z. Tierpsychol.* 63: 27-36.
- Turillazzi, S. 1986. Colony composition and social behaviour of *Parischnogaster alternata* Sakagami (Hymenoptera: Stenogastrinae). *Monit. Zool. Ital. (N. S.)* 20: 333-347.
- Turillazzi, S., and A. Conte. 1981. Temperature and caste differentiation in laboratory colonies of *Polistes foederatus* (Kohl) (Hymenoptera : Vespidae). *Monit. Zool. Ital. (N. S.)* 15 : 275-297.
- Turillazzi, S., and L. Beani. 1985. Mating behaviour in the paper wasp *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Polistinae). *Monit. Zool. Ital. (N. S.)* 19 : 169-170.
- Turillazzi, S., and R. Cervo. 1982. Territorial behaviour in males *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae). *Z. Tierpsychol.* 58 : 174-180.
- Vecht, J. Van Der. 1967. *Bouwproblemen van sociale wespen*. K. Nederland. Akad. Wetens, Amsterdam, 76 : 59-68
- Vehrencamp, S. L. 1983a. A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Anim. Behav.* 31 : 667-682.
- Vehrencamp, S. L. 1983b. Optimal degree of skew in cooperative societies. *Amer. Zool.* 23 : 327-335.
- Von Frisch, K. 1974. *Animal Architecture*. New York : Harcourt Brace Jovanovich.
- Waser, P. M., S. M. Austad, and B. Keane. 1986. When should animals tolerate inbreeding ? *Amer. Nat.* 128 : 529-537.



- Wenzel, J. W. 1987. Male reproductive behavior and mandibular glands in *Polistes major* (Hymenoptera : Vespidae). *Insectes Soc.* 34 : 44-57.
- Wenzel, J.W. 1991. Evolution of nest architecture. Pp 480-519 in K.G. Ross and R.W. Matthews (ed.), *The Social Biology of Wasps*. Cornell University Press, Ithaca and London.
- West-Eberhard, M. J. 1967. Foundress associations in polistine wasps : dominance hierarchies and the evolution of social behavior. *Science* 157 : 1584-1585.
- West-Eberhard, M. J. 1969. The social biology of polistine wasps. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* 140 : 1-101.
- West-Eberhard, M. J. 1975. The evolution of social behavior by kin selection. *Quart. Rev. Biol.* 50 : 1-33.
- West-Eberhard, M. J. 1978a. Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. *J. Kansas Entomol. Soc.* 51: 832-856.
- West-Eberhard, M. J. 1978b. Temporary queens in *Metapolybia* wasps: nonreproductive helpers without altruism? *Science* 200: 441-443.
- West-Eberhard, M. J. 1979. Sexual selection, social competition, and evolution. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 123: 222-234.
- West-Eberhard, M. J. 1981. Intragroup selection and the evolution of insect societies. Pp. 3-17 in R. D. Alexander and D. W. Tinkle (eds.), *Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory*. Chiron, New York.
- West-Eberhard, M. J. 1986. Dominance relations in *Polistes canadensis* (L.), a tropical social wasp. *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* 20: 263-281.
- Wheeler, D. E. 1986. Developmental and physiological determinants of caste in social Hymenoptera: evolutionary implications. *Amer. Nat.* 128: 13-34.
- Willer, D. E., and H. R. Hermann. 1989. Multiple foundress associations and nest switching among females of *Polistes exclamans* (Hymenoptera : Vespidae). *Sociobiology* 16 : 197-216.
- Wilson, E. O. 1971. *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge.
- Wilson, E. O. 1985. The sociogenesis of insect colonies. *Science* 228: 1489-1495.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology*. Cambridge, Massachusetts : The Belknap Press of Harvard University Press.
- Yamane, S. and Okazawa, T. 1981. Mature larvae of some polistine wasps from Papua New Guinea and Fiji, with notes on larval characters of the old word and oceanian Polistinae (Hymenoptera: Vespidae). *Rep. Fac. Sci., Kagoshima Univ. (Earth Sci., Biol.)* N° 14, p. 65-75.

- Yamane, Sk., and Sô. Yamane. 1987. A new species and new synonymy in the subgenus *Polistes* of eastern Asia (Hymenoptera, Vespidae). *Kontyû* 55 : 215-219.
- Yamane, Sô. 1969. Preliminary observations on the life history of two polistine wasps, *Polistes snelleni* and *P. biglumis* in Sapporo, northern Japan. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* (Ser. 6) 17 : 78-105.
- Yamane, Sô. 1980. Social biology of the *Parapolybia* wasps in Taiwan. Ph.D. dissertation, Hokkaido University, Sapporo.
- Yamane, sô. 1985. Social relations among females in pre- and postemergence colonies of a subtropical paper wasp, *Parapolybia varia* (Hymenoptera: Vespidae). *J. Ethol.* 3: 27-38.
- Yamane, Sô. 1986. The colony cycle of the Sumatran paper wasp *Ropalidia (Icariola) variegata jacobsoni* (Buysson), with reference to the possible occurrence of serial polygyny (Hymenoptera Vespidae). *Monit. Zool. Ital. (N. S.)* 20 : 135-161.
- Yamane, Sô., and T. Kawamichi. 1975. Bionomic comparison of *Polistes biglumis* (Hymenoptera : Vespidae) at two different localities in Hokkaido, northern Japan, with reference to its probable adaptation to cold climate. *Kontyû* 43 : 214-232.
- Yamane, Sô., and T. Okazawa. 1977. Some biological observations on a paper wasp, *Polistes (Megapolistes) tepidus malayanus* Cameron (Hymenoptera, Vespidae) in New Guinea. *Kontyû* 45 : 283-299.
- Yamane, sô., S. F. Sakagami, R. Ohgushi, N. D. Abbas, and M. Matsuura. 1983. Life history and social organization in *Parischnogaster mellyi*. *Ecological Study on social Insects in Central Sumatra with Special reference to Wasps and Bees. Sumatra Nature Study (Entomology)*, Kanazawa University, pp. 18-24.
- Yoshikawa, K. (1957). A brief note on the temporary polygyny in *Polistes fadwigae* Dalla Torre. The first discovery in Japan. *Ecological studies of Polistes wasps. III.* *Mushi* 80 : 37-39.
- Yoshikawa, K. (1962a). Introductory studies on the life economy of Polistine wasps. I. Scope of problems and considerations on the solitary stage. *Bull. Osaka M.us. Nat. Hist.* 15 : 3-27.
- Yoshikawa, K. (1962b). II. Superindividual stage. I. Incipient behaviours. *Japan. J. Ecol.* 12 : 187-190.
- Yoshikawa, K. 1956. Compound nest experiments in *Polistes fadwigae* Dalla Torre [sic]. *Ecological studies of Polistes wasps. IV.* *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. (D)* 7 : 229-243.
- Yoshikawa, K. 1963. Introductory studies on the life economy of polistine wasps. II. Superindividual stage. 2. Division of labor among workers. *Jpn. J. Ecol.* 13 : 53-57.
- Young, A. M. 1986. Natural history notes on the social paper wasp *Polistes erythrocephalus* Laetrelle (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) in Costa Rica. *J. Kansas Entomol. Soc.* 59 : 712-722.

**LISTE DES TABLEAUX,  
FIGURES, PLANCHES ET  
PHOTOGRAPHIES**

	<b>Page</b>
<b>Tableau 1</b> Ordre des Hyménoptères (d'après Atlas des Hyménoptères de France, Tome I)	10
<b>Tableau 2</b> Caractéristiques statistiques de la taille des deux sous-populations.	51
<b>Tableau 3</b> Caractéristiques statistiques de la profondeur en cm des deux types de cellules	55
<b>Tableau 4</b> Caractéristiques statistiques du diamètre des alvéoles en cm suivant la larve qui s'y est développée	56
<b>Tableau 5</b> Nombre moyen d'alvéoles par nid en fonction de l'altitude	58
<b>Tableau 6</b> Valeurs de P obtenues lors des comparaisons statistiques de la taille moyenne des nids aux différentes bandes d'altitude	58
<b>Tableau 7</b> Nombre moyen d'alvéoles par nid en fonction de l'altitude	59
<b>Tableau 8</b> Valeurs de P obtenues lors des comparaisons statistiques de la taille moyenne des nids aux différentes bandes d'altitude pour les deux sous-populations	59
<b>Tableau 9</b> Épaisseurs moyennes des nids en cm aux différentes bandes d'altitudes	60
<b>Tableau 10</b> Valeur de P pour la comparaison statistique des épaisseurs de nids aux différentes bandes d'altitudes	60
<b>Tableau 11</b> Caractéristiques statistiques de l'épaisseur des nids en cm pour la bande d'altitude 0-100 m	61
<b>Tableau 12</b> Valeurs de P obtenues lors des comparaisons statistiques de l'épaisseur des nids haplométriques de la bande 0-100 m aux autres bandes d'altitudes	61
<b>Tableau 13</b> Nombre moyen d'alvéoles pour les guêpiers en fonction des sites de collecte	64
<b>Tableau 14</b> Nombre moyen d'alvéoles pour les guêpiers dans les deux sous-populations en fonction des sites de collecte	64

<b>Tableau 15</b>	<b>66</b>
Caractéristiques statistiques de la taille en nombre moyen d'alvéoles des nids ouverts/fermés suivant le critère sec/humide	
<b>Tableau 16</b>	<b>68</b>
Epaisseur moyenne en cm des nids en fonction des zones humide/sèche	
<b>Tableau 17</b>	<b>82</b>
Les différentes formes d'organisations sociales durant la phase de fondation chez les guêpes (d'après J.P. Spradbery, 1965)	
<b>Tableau 18</b>	<b>110</b>
Caractéristiques des larves et durée de développement larvaire	
<b>Tableau 19</b>	<b>111</b>
Pourcentage d'échec pour les différents stades larvaires	
<b>Tableau 20</b>	<b>115</b>
Espèces végétales hôtes des guêpiers	
<b>Tableau 21</b>	<b>125</b>
Evaluation quantitative des méconiums en fonction du nombre d'alvéoles dans les nids	
<b>Tableau 22</b>	<b>126</b>
Evaluation quantitative des différents types d'individus sortant des nids	
<b>Tableau 23</b>	<b>129</b>
Investissement en sexe ratio et période de production de gynés et de mâles dans diverses espèces de <i>Polistes</i> (d'après H.K. Reeve dans «The Social Biology of Wasps», 1991)	
<b>Tableau 24</b>	<b>144</b>
Nombre et pourcentage de nids polydômes et de nids satellites chez les <i>M. olivaceus</i> de Geer	
<b>Tableau 25</b>	<b>177</b>
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie SM	
<b>Tableau 26</b>	<b>178</b>
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie SI	
<b>Tableau 27</b>	<b>179</b>
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie IC	
<b>Tableau 28</b>	<b>180</b>
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie IA	
<b>Tableau 29</b>	<b>181</b>
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie TC	
<b>Tableau 30</b>	<b>184</b>
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie MP	

<b>Tableau 31</b>	185
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie SM	
<b>Tableau 32</b>	186
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie SI	
<b>Tableau 33</b>	186
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie IC	
<b>Tableau 34</b>	187
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie IA	
<b>Tableau 35</b>	187
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie TC	
<b>Tableau 36</b>	188
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie MP	
<b>Tableau 37</b>	193
Contributions et coordonnées des variables principales sur les 3 axes retenus	
<b>Tableau 38</b>	198
Moyenne et erreurs standard de la moyenne de la durée en seconde des items comportementaux présentant des différences significatives entre les 3 groupes générés par l'analyse en composantes principales.	
<b>Tableau 39</b>	211
Résultats obtenus lors des expérimentations d'adoption suivant l'état du couvain du nid à adopter	
<b>Tableau 40</b>	213
Résultats obtenus pour des colonies hôtes se trouvant en phase de fondation	
<b>Tableau 41</b>	214
Résultats obtenus pour des colonies hôtes se trouvant en phase ouvrière	
<b>Tableau 42</b>	214
Résultats obtenus pour des colonies hôtes se trouvant en phase de reproduction	
<b>Tableau 43</b>	218
Résultats obtenus lors des expérimentations d'adoption suivant l'état du couvain du nid à adopter	
<b>Tableau 44</b>	218
Résultats obtenus suivant l'attractivité du couvain	
<b>Tableau 45</b>	219
Résultats obtenus pour des colonies hôtes se trouvant en phase de fondation	

<b>Tableau 46</b>	<b>220</b>
Résultats obtenus pour des colonies hôtes se trouvant en phase ouvrière	
<b>Tableau 47</b>	<b>224</b>
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie SM	
<b>Tableau 48</b>	<b>224</b>
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie SI	
<b>Tableau 49</b>	<b>225</b>
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie IC	
<b>Tableau 50</b>	<b>225</b>
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie IA	
<b>Tableau 51</b>	<b>226</b>
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie TC	
<b>Tableau 52</b>	<b>227</b>
Caractéristiques des items comportementaux appartenant à la catégorie MP	
<b>Tableau 53</b>	<b>228</b>
Caractéristiques statistiques du comportement TOUCHE LOGE pour les deux groupes d'individus comparés	
<b>Tableau 54</b>	<b>229</b>
Caractéristiques statistiques de la fréquence moyenne des comportements présentant des différences significatives au test statistique U de Mann et Whitney	
<b>Tableau 55</b>	<b>237</b>
Contributions et coordonnées des variables principales sur les 3 axes retenus	
<b>Tableau 56</b>	<b>238</b>
Répartition des 52 individus selon la classification hiérarchique (méthode « single linkage algorithm » avec détermination des similarités suivant les corrélations de Pearson)	
<b>Tableau 57</b>	<b>242</b>
Répartition des 52 individus selon la classification hiérarchique (méthode « single linkage algorithm » avec détermination des similarités suivant les corrélations de Pearson)	
<b>Tableau 58</b>	<b>256</b>
Composés chimiques retenus lors de l'analyse cuticulaire du <i>Megapolistes olivaceus</i> de Geer	
<b>Tableau 59</b>	<b>259</b>
Caractéristiques statistiques des hydrocarbures cuticulaires permettant de discriminer au mieux les 4 colonies testées sur les critères d'une AFD suivant la méthode du « pas à pas » (les variables sont présentées dans leur ordre d'introduction suivant le test).	
<b>Tableau 60</b>	<b>259</b>
Résultats du classement par utilisation de l'AFD	

<b>Figure 1</b>	<b>11</b>
Distribution des guêpes du genre <i>Polistes</i> (selon Vecht 1967, Richards 1971, et Akre 1982, issu de «the social biology of Wasps»).	
<b>Figure 2</b>	<b>18</b>
Tête des larves de <i>Megapolistes olivaceus</i> De Geer (repris de S. Yamane et T. Okazawa, 1981). H, Tête en vue frontale ; m, mandibule ; r, labre ; p, palais ; i, palpe maxillaire ; g, galea ; lp, palpe labial.	
<b>Figure 3</b>	<b>23</b>
Situation géographique de l'île de la Réunion	
<b>Figure 4</b>	<b>24</b>
Carte générale de la Réunion	
<b>Figure 5</b>	<b>25</b>
Effet de l'alizé sur la Réunion (effet de fœhn)	
<b>Figure 6</b>	<b>30</b>
Les zones de végétation à l'île de la Réunion (d'après Cadet 1977)	
<b>Figure 7</b>	<b>31</b>
Etagement des formations végétales à l'île de la Réunion (issue du mémoire de doctorat de M. Attié, 1999)	
<b>Figure 8</b>	<b>37</b>
Structure d'un nid de <i>Polistes</i> .	
<b>Figure 9</b>	<b>38</b>
Forme architecturale des nids de <i>Polistes</i> . a et b montre l'évolution du nid, avec l'emplacement du pétiole par rapport aux cellules. c montre un nid asymétrique dont le pétiole est excentré, et d montre l'évolution en tandem du couvain chez les <i>Polistes olivaceus</i> (selon J.W. Wenzel dans «The Social Biology of Wasps»).	
<b>Figure 10</b>	<b>40</b>
Histogramme des moyennes de tailles de nids matures chez différentes espèces de <i>Polistes</i> . (Selon H.K. Reeve, 1991 dans The Social Biology of Wasps).	
<b>Figure 11</b>	<b>50</b>
Superposition de la courbe gaussienne théorique à la répartition en fréquence de la taille des nids.	
<b>Figure 12</b>	<b>53</b>
Superposition de la courbe gaussienne théorique à la répartition en fréquence de l'épaisseur des nids.	
<b>Figure 13</b>	<b>62</b>
Épaisseur moyenne des nids en fonction de l'altitude.	



<b>Figure 14</b>	<b>67</b>
Résultats de la comparaison des diverses situations (Sec versus Humide suivant le caractère Ouvert et Fermé ainsi qu’Ouvert versus Fermé suivant le critère Sec et Humide) par le biais de test T de Student Fisher	
<b>Figure 15</b>	<b>118</b>
Evolution au cours du temps du pourcentage de nids restant.	
<b>Figure 16</b>	<b>139</b>
Cycle de développement annuel des Megapolistes olivaceus de Geer à l’île de la Réunion	
<b>Figure 17</b>	<b>146</b>
Classement des nids satellites suivant les caractéristiques des colonies mères auxquels ils sont associés	
<b>Figure 18</b>	<b>148</b>
Caractéristiques des nids appartenant à des groupes polydomes	
<b>Figure 19</b>	<b>192</b>
Répartition des individus dans le plan principal généré par l’ACP	
<b>Figure 20</b>	<b>192</b>
Pourcentage d’inertie totale expliqué par les différents axes (#) générés par l’ACP	
<b>Figure 21</b>	<b>193</b>
Projections des variables dans le cercle de corrélation du plan principal	
<b>Figure 22</b>	<b>195</b>
Arbre de classification hiérarchique avec mise en évidence des différents groupes	
<b>Figure 23</b>	<b>196</b>
Visualisation des groupes d’individus dans le plan principal généré par l’analyse en composantes principales	
<b>Figure 24</b>	<b>199</b>
Profil comportemental moyen obtenu pour les 3 groupes générés par l’ACP. Les variables retenues correspondent aux catégories ayant servi de variables principales pour l’analyse en composantes principales.	
<b>Figure 25</b>	<b>236</b>
Répartition des individus dans le plan principal généré par l’ACP	
<b>Figure 26</b>	<b>236</b>
Pourcentage d’inertie totale expliqué par les différents axes (#) générés par l’ACP	
<b>Figure 27</b>	<b>237</b>
Projections des variables dans le cercle de corrélation du plan principal	

- Figure 28** 240  
Visualisation des groupes générés par la classification hiérarchique dans le plan principal avec en bleu les récolteurs, en vert les contrôleurs, en rouge les inactifs et en noir les individus adoptant.
- Figure 29** 241  
Analyse en composante principale générée par les individus en situation normale avec intégration des individus adoptant en tant qu'individus supplémentaires.
- Figure 30** 255  
Chromatogramme CPG/SM de la cuticule des *Megapolistes olivaceus* de Geer sur colonne capillaire HP-5.
- Figure 31** 260  
Distribution des individus dans le nouvel espace mathématique généré par l'AFD

<b>Planche I</b>	<b>19</b>
Structure de la tête chez <i>Megapolistes olivaceus</i> de Geer	
<b>Planche II</b>	<b>20</b>
Structure du thorax, des ailes, de la patte et de la plaque subgénitale mâle chez <i>Megapolistes olivaceus</i> de Geer	
<b>Planche III</b>	<b>22</b>
Coloration et différences morphologiques sexuelles chez <i>Megapolistes olivaceus</i> de Geer	
<b>Planche IV</b>	<b>71</b>
Les différentes tailles de nids rencontrées à l'Île de la Réunion	
<b>Planche V</b>	<b>73</b>
Visualisation des conséquences structurales générées par l'élevage de larves en tandem	
<b>Planche VI</b>	<b>74</b>
Différences structurelles observées pour les opercules d'ouvrières, de futures gynes et de mâles	
<b>Planche VII</b>	<b>76</b>
Présentation des types architecturaux permettant de classer les nids suivant le critère ouvert/fermé	
<b>Planche VIII</b>	<b>157</b>
Présentation des nids en phases de fondation	
<b>Planche IX</b>	<b>158</b>
Présentation du phénomène d'inclusion d'éléments exogènes à l'intérieur des nids	
<b>Planche X</b>	<b>159</b>
Différences de tailles observées pour les nids de <i>M. olivaceus</i> de Geer	
<b>Planche XI</b>	<b>160</b>
Présentation d'un nid en phase ouvrière	
<b>Planche XII</b>	<b>161</b>
Nids satellites et nids reconstruits	

<b>Photographie 1</b>	71
Nids pléometrotiques de grandes tailles récoltés en fin de saison	
<b>Photographie 2</b>	71
Nids haplometrotiques de tailles moyennes récoltés en fin de saison	
<b>Photographie 3</b>	72
Nids haplometrotiques de faibles tailles récoltés en fin de saison	
<b>Photographie 4</b>	72
Nid de <i>M. olivaceus</i> pléometrotique originaire de Madagascar correspondant à la plus grande structure récoltée	
<b>Photographie 5</b>	73
Nid en coupe montrant des cellules où deux larves ont pu se développer en tandem	
<b>Photographie 6</b>	73
Nid en coupe présentant des cellules n'ayant pas développées des larves en tandem même si plusieurs larves ont pu se développer dans une même cellule	
<b>Photographie 7</b>	74
Structure des opercules permettant de caractériser les cellules ayant portées des sexués	
<b>Photographie 7 -a-</b>	74
Détail des opercules fermant les cellules des futures reines	
<b>Photographie 7 -b-</b>	74
Détail des opercules fermant les cellules des mâles	
<b>Photographie 8</b>	75
Structure des opercules permettant de caractériser les cellules ayant portées des ouvrières	
<b>Photographie 9</b>	76
Structure du bord des nids classés comme étant ouverts ou fermés	
<b>Photographie 9 -a-</b>	76
Détail du bord d'un nid défini comme ouvert	
<b>Photographie 9 -b-</b>	76
Détail du bord d'un nid défini comme fermé	
<b>Photographie 10</b>	112
De l'œuf à l'imago chez <i>Megapolistes olivaceus</i> de Geer	
<b>Photographie 11</b>	157
Nid haplometrotiques en début de phase de fondation	
<b>Photographie 12</b>	157
Nid pléometrotique en fin de phase de fondation	

<b>Photographie 13</b> Eléments exogènes intégrés lors de la construction	158
<b>Photographie 13 -a-</b> Détail de l'élément intégré	158
<b>Photographie 14</b> Présentations des différentes structures pouvant être rencontrées en fin de cycle de développement chez le <i>M. olivaceus</i> de Geer	159
<b>Photographie 15</b> Nid haplometrotique en phase ouvrière	160
<b>Photographie 16</b> Nids satellites n'ayant pas développés de larves	161
<b>Photographie 17</b> Nid de reconstruction ayant produit une descendance	161

**ANNEXE**

Date :

Lieu :

Nombre de nids :

Formes des nids :

Nombre d'alvéoles sur le rang le plus long :

Lieu de prospection :

- (1) Bord de mer
- (2) Côte
- (3) Montagne ; altitude =        m
- (4) N
- (5) S        Intermédiaire (NE ; NW ; SE ; SW)
- (6) E
- (7) W

Ville la plus proche :

Nombre de zones prospectées :

Dimension des zones prospectées :

Site de construction :

- (1) Arbre
- (2) Construction humaine
- (3) Autres :

Estimation de la densité d'individus par rapport à la taille des nids :

- (1) Nombreux
- (2) Normal
- (3) Peu nombreux

Hauteur des nids par rapport au sol :

- (1) < ou = à 50 cm
- (2) entre 50 cm et 1 m
- (3) entre 1m et 1m50
- (4) entre 1m50 et 2m
- (5) autres :

Type de site prospecté :

- (1) forêt
- (2) culture
- (3) maison
- (4) autres :

Remarques (opercules présents, œufs majoritaires, larve stade 1 à 5 majoritaires ; dénombrement si possible) :

Date de prélèvement :

Forme du nid :

Emplacement du pédicelle :

*(Schéma du nid)*

Taille du nid :

Longueur maximum :

Longueur minimum :

Épaisseur :

Nombre d'alvéoles :

Sur le rang le plus long (N) :

Théorique  $((N/2*3+1)*N/2)$  :

Réel :

Différence :

Nombre de larves :

Œufs-L3 :

L3-L5 :

L5-imago :

Adulte (P/A) :

Orientation du nid :

*(Schéma du site)*

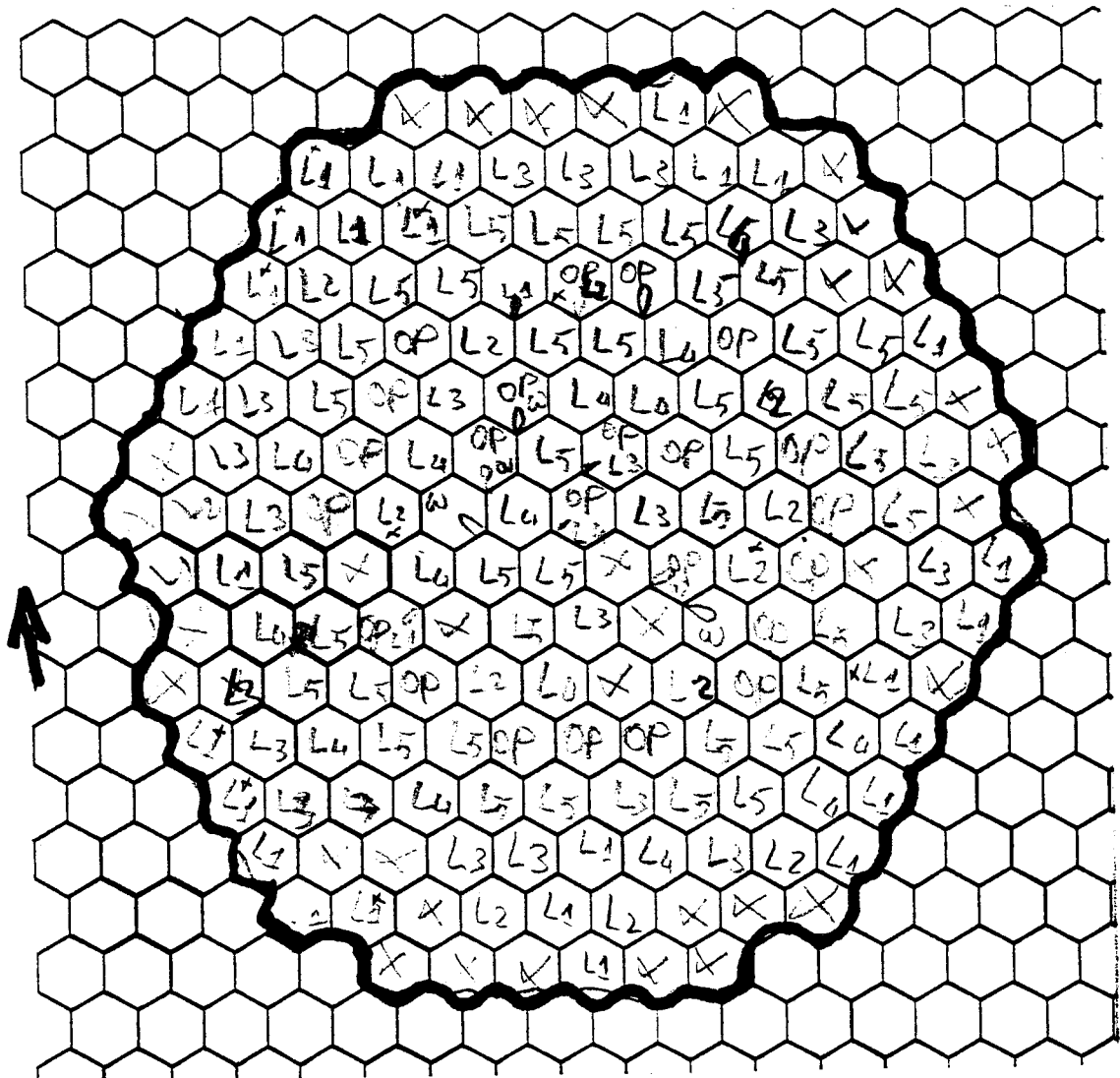
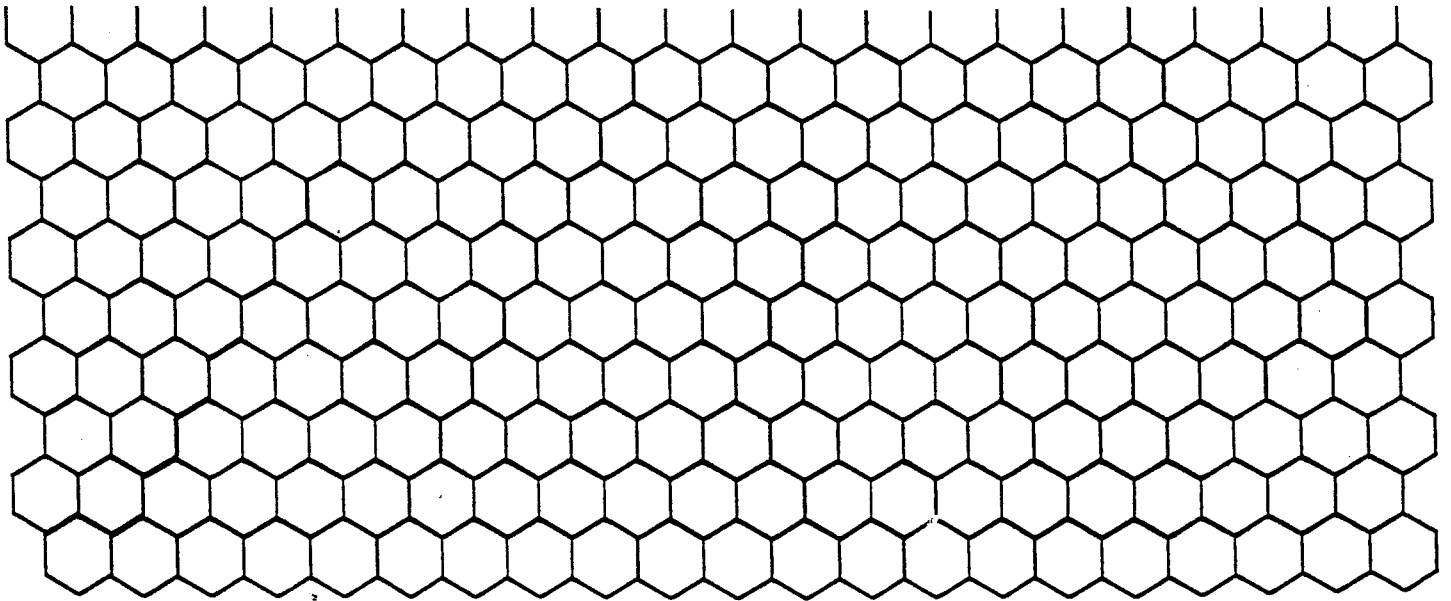
Éléments proches du nid

Pouvant intervenir sur son architecture

Eclairage (en plein soleil, ombragé, etc.....) :

Remarques :

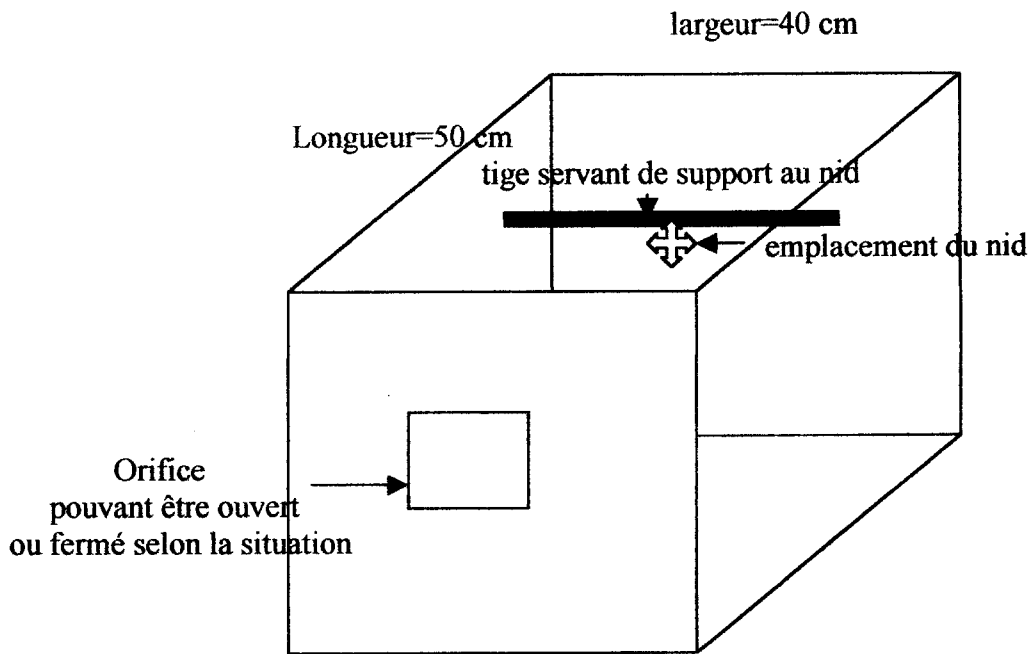




**Annexe 3 :**

**Caractéristiques des cages d'élevages**

Schéma de la cage d'élevage



Photographie de la cage d'élevage



# Importance of kin selection for the rearing of foreign brood.

PASCAL THEODORA <sup>1</sup>, MICHEL PRATTE <sup>2</sup> and JACQUES GERVET <sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Laboratoire de Biochimie et de Génétique Moléculaire, section Pathologie des Invertébrés, Université de la Réunion, 15 avenue Cassin, 97400 St Clotildes (Ile de La Réunion –France-)*  
(E-mail: theodora@univ-reunion.fr)

<sup>2</sup> *Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale, CNRS – UMR 5550, Bt 4R3, Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, F- 31062 Toulouse Cedex 4 France* (E-mail: pratte@cict.fr)

**Abstract.** In this study, we will look at behavioral variations appearing whenever a wasp meets an alien nest. We will show that wasps belonging to two European *Polistes* species (*P. gallicus* and *P. dominulus*) are able to recognize and adopt a foreign nest. This adoption is made by means of adaptive behavioral patterns which correspond to an increase in marking behaviors, a partial destruction of eggs, and an increase in cell inspection and communication between adults and larvae.

In order to determine the importance of the kin selection phenomenon at the time of foreign brood adoption, wasps were given a possibility of choice through creation of artificial polydomy situation simultaneously between kin and nonkin brood. Both species exhibited the capacity to rear two nests at the same time in laboratory. Moreover, even in position of choice, foreign nests were adopted.

We will discuss the preponderance of the larvae role for the maintaining of eusociality as compared to parental selection.

*Key words: kin selection, Polistes, foreign brood adoption, larvae role.*

---

## Introduction

## Material and methods

### *Phase A: Adoption method*

### *Phase B: Polydomy method*

## General statistical methods

## Results

### *Phase A: Colonies behavior during adoption of foreign nest.*

### *Phase B: Study of the choice between related and foreign brood.*

## Discussion

## Acknowledgements

## References

## Introduction

It has been observed that individuals have behavioral patterns that increase the reproductive values of congeners rather than their own. This fact constitutes an important field of research in socio-biology. This type of behavior, called altruistic behavior, is the basis of insect societies. Among models of social evolution, kin selection appears to be the most appropriate to explain how the most advanced society of Hymenoptera are formed and maintained. This model is based on a genetic characteristic of Hymenoptera: haplodiploidy. This characteristic involves a genetic asymmetry in the progeny, encouraging the rearing of sisters rather than of descendants. Among primitively eusocial insects, an important degree of reproductive flexibility can be observed. However, workers display behavioral patterns of sterility and extreme altruism similar to those we can observe in advanced societies such those of bees.

Facing phenomena such as multiple mates for the queen or the foundation of polygynous societies by unrelated females (Gadagkar, 1985, 1991), haplodiploidy does not allow a significant increase in the degree of relationship between individuals of the same colony. In such a case, maintaining of altruistic behavioral patterns can no longer be explained by this characteristic.

Within these species, individuals can present a partially independent strategy. It means that each worker of a colony will rear the part of the brood genetically closer to it. Such a strategy has been observed for bees. As far as the genus *Polistes* is concerned, Queller & Hughes (1990) showed that *P. annularis* did not have this ability, or at least that they were unable to use it efficiently. For individuals, this reproductive option means that they can distinguish between a related brood and an unrelated one. Since the early 80's, several authors have worked on the wasps' ability to discern between related and unrelated individuals (Ryan & Gamboa, 1986; Gamboa, 1988; Kirchner & Gadagkar, 1994; Bura & Gamboa, 1994; Pratte, 1997). They showed that this behavioral pattern was present among primitive social wasps. This recognition is based on chemical cues present in individuals and nests (Espélie et al, 1994; Gamboa et al. 1996).

If the wasp can recognize its own nest, the kin selection theory would predict the preferential rearing of kin broods. We tested this hypothesis by studying the ability of two European *Polistes* (*P. gallicus* and *P. dominulus*) to recognize a related nest from a foreign one, and their faculty to adopt a nonkin brood. The wasps were then confronted to two artificial situations. The first one consisted in replacing the natal nest by a foreign one, and the second one consisted in giving individuals the possibility to choose between a kin and a nonkin brood (artificial polydomy).

## Material and methods

Experiments were run on two European *Polistes* species, *Polistes dominulus* Christ and *Polistes gallicus* L. in the "Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale (CNRS – UMR 5550)", Toulouse (France). The experimental protocol involved two phases. First (Phase A), we assessed changes in behavioral patterns for individuals when a foreign nest replaced the original one. Then (Phase B), we created a choice for wasps between a related nest and a foreign one.

Overwintering foundresses were collected near Marseilles (France) in December and January, and kept in a cold room at 12°C. Females were transferred to founding conditions by groups of four individuals in mid-April. The rearing cages consisted in seven liter boxes made of clear plastic, illuminated and warmed by an incandescent lamp (60 watts), containing food (cricket larvae, candy sugar), water and building paper (blotting paper). The experiments were performed at the end of May 1997 while colonies were already in worker phase. Colonies at the same state of development had been collected in natural habitat near Toulouse, in order to avoid possible influence of either relationships or environmental homogeneity for the foreign nest. All the nests contained eggs, larvae and pupae. The population in the cages amounted to a number of 8 to 12 individuals, depending on the colonies.

### Phase A: Adoption method

In order to verify the influence of a foreign nest on the wasps' behavioral patterns, we swapped nests. For each species, 14 colonies were deprived of their nests during 12 hours. In 7 cages, we reintroduced the original nest and in 7 other cages we introduced a foreign nest which carried a brood of the same size. During the separation stage, the larval population of each nest was inspected; eggs were marked by means of Indian ink (a neutral stain according to J. Gervet).

Every cage was observed six times a day during ten minutes. The reference behavioral patterns were selected through preliminary observations of the colonies and we chose to study four categories of behaviors:

- Foraging (studied by departure and return to the nest)
- Control of the state of the nest (cells inspection)
- Marking of nest (rubbing behaviors on cells and pedicel)
- Individuals' interactions (trophallaxis, wagging)

We also noted the number of adults present on the nest during the experiment. In order to evaluate the number of egg laying, oophagy and larval cannibalism, the brood was checked out at the end of the experiment. The total duration of the experimental phase was four days per colony, including one day for the preliminary observation.

### Phase B: Polydomy method

In order to verify if the wasps use their faculty to recognize a related nest for the preferential rearing of brood genetically closer to them, we created a situation of artificial polydomy in cages.

In 7 cages we separated the nest in two parts (comb cut with a razor), and placed them at a distance of 20cm. In 7 other cages, we coupled half a natal nest with half a foreign one. A distance of 20cm separated both half combs. The nest separation in two parts compels wasps to fly from one comb to another for the rearing of brood and could be compared to a polydomy phenomenon.

In order to respect experimental homogeneity, both combs contained an even distribution of brood.

Each cage was observed during one minute every 15 minutes. We recorded twelve observations periods per day. The reference behavioral patterns were noticed by preliminary observation of colonies. We selected five items in order to study the individuals' distribution among the two combs and their levels of activity:

- Number of inactive individuals out of nests
- Number of active individuals out of nests
- Number of stationary individuals at the back of nests
- Number of stationary individuals on cells aperture
- Number of active individuals in nests

The total duration of the experimental phase was of four days per colony, including one day for the preliminary observation.

## General statistical methods

Statistical comparisons of behaviors between preliminary observation (reference) and experimental situations were made by means of nonparametric tests (Wilcoxon matched pairs signed ranks) applied to two non-independent samples. Comparisons between foreign nests and the related one were made through the use of statistical nonparametric tests (Mann-Whitney U test) applied to two independent samples. All tests were performed through the use of the statistical software SPSS version 7.5.2. We regarded a difference as being significant for  $p < 0.05$ . We noted <sup>(w)</sup> and <sup>(u)</sup> the significant differences respectively for Wilcoxon tests and Mann-Whitney U tests.

## Results

### Phase A: Colonies behavior during adoption of foreign nest.

#### **Acceptance of nest:**

We observed 100% of acceptance for both species. Previous studies of nest exchange in natural habitat showed 100 % of nests adoption only for *Belonogaster juncea juncea* (Francescato et al. 1994). In *Polistes gallicus* (Cervo & Turillazzi, 1989) and *Polistes fuscatus* (Klahn & Gamboa, 1983) the authors obtained respectively 82.5 % and 65 % of nest adoption in natural habitat.

In *P. gallicus*, the observed differences could be explained by the confinement of wasps in their cages, removing all the other alternatives. If the same type of study had been performed for *P. dominulus* in a natural habitat, we could probably have observed a percentage of adoption lower than the one we obtained in laboratory.

#### **Changes in brood composition:**

In our experiments, the wasps' capacity to recognize a natal nest meant a possible recognition between kin and nonkin brood. In order to study the evolution of the adopted brood, we assessed the number of eggs, larva and pupa destroyed per day. This assessment was performed during the period corresponding to the preliminary observation (control) and after the replacement of the original nest by a foreign nest (foreign) or by itself (natal). We also evaluated the daily number of eggs laid by the foundress. The results are summarized in tables 1 and 2. A constant frequency of egg laying in all nests of *Polistes dominulus* was observed. On the one hand, we noted an increase in oophagy when the natal nest or the foreign nest replaced the original one. The difference observed between the reference and the foreign nest may result from the differential oophagy (Gervet, 1964). Indeed, nutritional oophagy can be estimated by the control situation (1.6 eggs eaten per day). On the other hand, the similar frequency of oophagy observed for foreign and natal nests suggests an experimental protocol influence. We can make the hypothesis that the brood loses its "significance" (Grasse 1952; J. Gervet 1964) overnight (separation stage) for the adults; this fact could explain the similar rate of oophagy.

In *P. gallicus*, the differential oophagy only appeared on the foreign nests. Oophagy also increased in natal nests, but the rate was not significantly different from those of reference nests.

Larval and pupal cannibalism did not appear in our experiment. On the other hand, studies made on recognition broods in *P. fuscatus* (Klahn & Gamboa, 1983) showed the possibility of nonkin brood adoption. However this adoption goes together with the destruction of part of young larvae and eggs in the foreign nests. Cervo & Turillazzi (1989) showed a massive destruction of the immature broods in *P. gallicus*. In natural habitat, they observed 23% of egg destruction in tested colony compared to 8.6% in the control one. The percentage of larval destruction is similar for both situations (respectively 8.6% and 9.5%). The same remark can be made for pupal destruction (1.2% and 1%). The same type of experiments made in laboratory showed a destruction of 20.6% for the eggs, 14.6% for larvae and 4% for pupa. For both studies, larval and pupal destruction appears in addition to

oophagy. Moreover, larval and pupal cannibalism appeared both for foreign and natal nests. This fact suggests a possible influence of Cervo & Turillazzi protocol on the cannibalism behavior of *P. gallicus*.

The age of the brood can constitute another hypothesis. As our experiment was carried out at the beginning of the worker phase, the larvae did not have a reproductive status and could be used as a source of extra labour by the colony at the time of adults' emergence. According to Klahn (1988) and Klahn & Gamboa (1983), during nest usurpation (that we compare to foreign nest adoption), the foundress is interested in keeping the oldest larvae. These larvae will become workers able to rear the progeny of the foundress.

### **Individuals' activities on the nest:**

Studies of the wasp's ability to recognize related nest or nestmate predominate over studies of adaptive behaviors when the wasp appropriates an alien structure (take over, usurpation). In our study, we investigated the behaviors permitting foreign nest adoptions.

For the previously defined categories of behaviors, the following results were obtained.

#### **Polistes gallicus:**

The number of departures and arrivals on the nest was used to quantify the re-stocking level of the nest. For this category of behaviors, we did not observe significant differences among the three nest situations. The frequency of entrance and departure remained constant. As a result, nest construction and larval feeding behavior were similar for both natal and foreign nest.

Control of nests state, quantified by the frequency of cells inspection, showed significant differences. We noted a frequency rate, two to five times higher in the case of foreign nests (100 visits per hour) compared to natal nests (45 visits per hour) or control nests (20 visits per hour). However, the daily changes of this behavior category showed that wasps performed 100 visits per hour for natal nest on the first day of the experiment. This frequency decreased on the second day to become similar to that of the reference nest.

In the case of foreign nests, we noted a frequency of 40 visits per hour on the first day. It increased the following days to reach 100 cell visits per hour.

Nest markings were quantified by the frequency of individuals' abdomen rubbings on the nest. Individuals rub their abdomens on different areas: only on cells (CM), only on pedicel (PM) and from cells to pedicel (CPM). Table 3 summarizes the results.

Significant differences for CM and CPM were noted only when the replacing nest was a foreign one. These results are in agreement with those obtained by Cervo & Turillazzi (1989) which showed an increase in stroking and rubbing behaviors after nest exchange experiments. The authors concluded that both behaviors are needed to spread abdominal secretions on the nest.

Communication behaviors were studied by means of wagging and trophallaxis frequencies. Savoyard et al (1998) showed that wagging behavior (consisting in horizontal abdomen oscillations) corresponds to a type of communication between adults and larvae. In our experiments, we observed significant differences in wagging frequency on foreign nests (12 times per hour) compared to natal nests (7 times per hour) or to reference nests (6 times per hour). Trophallaxis frequency remained constant in the three situations.

Therefore, the introduction of a foreign nest induced the following perturbations in *P. gallicus*:

- Intensification of marking behaviors.
- Increasing adults-larvae communication
- Increasing cells inspection
- Partial destruction of the eggs

#### **Polistes dominulus:**

The change in behavioral patterns in *P. dominulus* was the same as in *P. gallicus*. Besides, a statistical comparison between the two species (Mann-Whitney U test) resulted in only one significant difference in the marking behavioral patterns (rubbing cells then pedicel) which is absent for *P. dominulus* colonies. For this species, we obtained the following results:

No significant difference appeared among the three situations concerning the behaviors of nest re-stocking. Frequency of cells inspections in the foreign nests was significantly greater (75 times per hour) than in the reference nests (39 times per hour). However, for the natal nest, this frequency (52 times per hour) did not appear significantly different from the one measured on foreign nest or on reference nest. The daily change in

this behavior is similar to what was observed in *P. gallicus*. Indeed, we noted a significant difference between the natal nest and the reference one only on the first day. This difference disappeared the following days. When the replaced nest was a foreign one, the difference remained constant during the experiment.

If we consider marking behavioral patterns, differences only appeared for abdomen rubbing on cells (table 4). The contact with the foreign nest involved a marking frequency rate greater than for the natal nest, but did not significantly differ from the reference nest. After two days, frequency of marking behaviors was the same for the natal nest and the foreign one.

As far as communication behavioral patterns are concerned, the frequency of trophallaxis between adults remained constant. As in *P. gallicus*, wagging in foreign nests (40 times per hour) significantly increased compared to what happened in natal nests (4 times per hour) or reference nests (8 times per hour). Thus, the same type of perturbation was observed in both species.

Our experiments show that if the wasps are able to differentiate related and foreign nests, they are also able to adapt to this new environment and to try to replace it in a familiar context (intensification of marking behaviors and substitution of part of brood). It seems that wasps behave so as to erase the differences between the new and the original nest.

## **Phase B: Study of the choice between related and foreign brood.**

Observed change in behaviors when colonies are in contact with foreign nest seems to indicate that wasps can distinguish between the related nest and the foreign one. To know if wasps use this faculty to rear preferably a genetically closer brood, we created an artificial polydomy in cage, which gave individuals a choice between two broods. Indeed, if wasps choose a kin brood in polydomy situation, this could constitute a genetic advantage for the adults for increasing their inclusive fitness.

### ***Acceptance of the second nest:***

Although the phenomenon of polydomy has never been reported for these *Polistes* in natural habitat, wasps distributed evenly on foreign and related nests in laboratory (100% of acceptance).

### ***Distribution of individuals' activity on both nests:***

Although the acceptance of a second nest is possible, whether this new structure is totally integrated by the colony, especially if wasps use it as a nest or only as a support, remains to be determined. Then we observed individuals distribution between the nests and their activities on and out of the nest.

For readability, the term "control" will be used to designate colonies before experiment, the term "parent" for colonies made of two half natal nests, and the term "foreign" for colonies composed of a half natal nest and a half foreign one. We recall that <sup>(u)</sup> designates significant differences with the statistical test of Mann-Whitney U for comparisons between the parent and the foreign situation, and that <sup>(w)</sup> designates significant differences with the statistical Wilcoxon test for comparisons between the control and both situations (parent, foreign) after manipulations.

### ***Polistes gallicus:***

The number of active individuals (involved in foraging, building or feeding) remained constant in the three situations. The number of inactive individuals in the parent situation was greater than the one observed in the control situation. During the first couple of days, there were respectively 1.8 and 1.5 times more inactive individuals out of nest. This significant difference disappeared on and after the third day. In the foreign situation, we noted a daily decrease of inactive individuals out of the nest, compared to the control colony. However, this difference was not significant on the first day (table 5). The same differences occurred between the parent and the foreign colonies.

Concerning individuals' behaviors on the parent nests, significant differences only appeared for inactive wasps at the back of the nests, compared to the control nest (table 5). In the foreign situation, we noted a significant



difference for the number of inactive individuals at the cells surface, compared to the control nest. This difference appeared from the second day of experiments onwards (table 5).

In parent colonies, there were no significant differences in the distribution of wasps between both nests. On the other hand, on the first day and in foreign colonies, we noted 2.2 times more inactive individuals located on the cells of the natal nest compared to the foreign part. This difference disappeared on the following days.

First, our data showed that wasps actually reared the broods in both nests. The second comb was not considered as a support but as a nest, in both parent and foreign situation. So, the polydomy is potentially possible in *P. gallicus*. Secondly, even though the wasps recognize a related comb from a foreign one, they are able to adopt and to rear a brood which is not genetically close to them.

## **Polistes dominulus:**

In parent colonies of *P. dominulus*, the number of inactive or active individuals out of nests remained constant. On the other hand and in foreign colonies, the number of inactive individuals out of nest decreased (1.65 times less) whereas the number of active individuals was constant (table 6).

We noted a significant difference concerning the individuals' behaviors on the nest on the first day in parent colonies. Indeed, there was a decrease of inactive individuals (2.5 times less) at the back of the nests, compared to the control colonies (table 6). This difference disappeared the following days. The number of inactive individuals on cells or active individuals on the nests remained constant.

In the case of foreign colonies, there was only a significant difference in the number of inactive individuals on cells (table 6), compared to the control colonies (2.5 times more) or the parent colonies (2 times more).

Individuals distributed evenly between both nests in the parent situation. In foreign colonies, there were more inactive individuals on cells of the natal comb (2.5 times more) than on the foreign comb on the first day. The differences disappeared the following days.

As in *P. gallicus*, *P. dominulus* wasps were able to adopt a foreign nest even though they had the choice between this nest and a related one. Their ability to recognize a related support does not seem to be used to rear a kin brood exclusively.

## **Discussion**

The emergence of eusociality for Hymenoptera seems to be related to their genetic peculiarity. Hamilton (1964) introduced the theory of kin selection. The apparent sacrifice of an individual is viewed as a means of efficiently passing the copy of its genes on to the following generation while helping with the rearing of individuals genetically closer to it.

This theory entails many hypotheses such as parental recognition, the control of sex ratio or the selfish behavior of the males. It also requires that some conditions are satisfied. The most important requirement is a 50 to 75 % common genetic heritage for individuals belonging to the same colony.

The authors trying to prove the accuracy of this theory were naturally interested in finding the presence of these conditions and in proving the existence of consequences given by the model.

In our experiments, we tried to know if brood discrimination, a consequence of parental selection phenomenon, is decisive for the rearing of a genetically closer brood which allows the individuals of a colony to increase their inclusive fitness according to the model. It is well known that the wasps are able to recognize their nestmates and to differentiate a related nest from a foreign one. This recognition seems to be performed through the use of chemical cues which imbue the nests or the individuals' cuticle. Cuticular hydrocarbons analyses have reinforced the idea of related support recognition via chemical cues. For example, Espélie et al. (1994) showed that three hydrocarbons may have abilities as hormones of recognition for *Polistes fuscatus*. The same authors connected experiments on parental recognition in a natural habitat to chemical analyses (Gamboa et al. 1996). By the exclusive use of chemical analysis they evidenced a 100 % discrimination accuracy rate for the neglect or the acceptance of nests by wasps.

Now, the problem to be solved is the ability of wasps to distinguish between a related nest and an unrelated one, and especially their faculty to use this ability for the rearing of broods which are genetically closer to them. Our experiments showed that the wasps behave differently when they meet a related nest or a foreign one. The contact with an alien structure resulted in an increase in marking behaviors, a destruction of some eggs, an increase in communications between larvae and adults and an increase in the frequencies of cell inspections made by the adults. However, the nonkin brood was adopted rather than neglected. The second part of our results

showed that even if wasps can distinguish between a natal nest and a foreign one, they do not use this faculty to preferentially rear broods genetically closer to them.

According to this data, two hypotheses can be formulated:

- Either the wasps are unable to recognize the relationship they have with brood which have passed the eggs status,

- Or the wasps derive more benefit from rearing larvae, even foreign ones, than from selecting only the related larvae, in terms of inclusive fitness.

Queller & Hughes (1990) have shown that *Polistes annularis* adults did not have the ability to discern a kin brood from a foreign one, or at least did not use this ability to rear a related brood.

In our experiments, this recognition only appears for some eggs. The Dufour's gland, present in the adult abdomen, has an essential role for the marking of eggs and probably for the parental recognition (Dani, 1996). Indeed, the same chemical substance was found on the eggs and on the cuticle of nestmates.

Gervet (1964) showed that by differential oophagy, foundresses could control the composition of the brood by eliminating the eggs laid by other foundresses or by workers.

We actually observed that wasps recognize the support and some eggs as being foreign ones, but instead of rejecting these structures, they replace them in a familiar setting by intensifying the marking of the nests. As part of our experiments, only the eggs were subject to parental selection.

The apparition of adoption and more specifically the expression of an increasing attraction of the adults for the larvae (increase in alveolar inspections and communications toward larvae) indicates the essential role of the brood for the formation and the maintaining of colonies compared to the genetic links.

Since we collected foreign colonies in natural habitat, the hypothesis of similar odors through the use of similar food or nest material among foreign and natal nest can be rejected.

Nevertheless, we cannot reject the hypothesis of the possible influence of our experimental protocol on the larvae adoption. Indeed, our experiments were run at the outset of the post emergence phase, where the brood becomes principally adult workers. Thus, these larvae will very soon constitute strength of extra work for the colony and this fact can favour their adoption. So, if we make experiments on colonies at a later state of development, we will perhaps observe a more important rate of larvae dismissal for the colonies that products reproductives.

Foreign nest adoption also occurs in a natural habitat. One of the well-known examples concerns the usurpation of nests. This phenomenon has been described in *Dolichovespula sylvestris* (Bunn, 1982), in *Polistes biglumis bimaculatus* (Lorenzi et al. 1996), in *Polistes fuscatus* (Klahn, 1988) and in *Polistes riparius* (Makino, 1989). Usurpation usually follows the loss of usurper original nest at the time of the pre-emergence phase. The usurper steals a foreign nest, eliminates the young brood and rears the more advanced larvae and pupa. Foreign workers newly born will rear the progeny of the usurper. However, it has been shown that the reproductive success of the usurper and its survival rate remain weaker than the ones of an isolated foundress. *Polistes biglumis bimaculatus* in laboratory conditions express an increase of marking behaviors during half an hour after usurpation (Lorenzi et al, 1996).

Another example of foreign brood adoption is the "take over" phenomenon (a foundress taking over an abandoned nest of conspecifics including immatures), described by Kasuya (1982) in *Polistes chinensis antennalis*. According to the author, individuals of this species are unable to make a distinction between nestmate and non-nestmate (Kasuya, 1981) and workers commonly oviposit eggs in queen-right colonies. Five instances of take-over were described. All taken over nests had eggs, larvae and pupae but no adult workers. In two of the five cases, the original nests of foundresses which took over other nests had eggs and larvae but neither pupae nor adult workers. The new foundresses killed few, if any, immatures laid by the former foundresses.

Thus, take-over may be beneficial for both the foundresses and the workers. Indeed, for the new foundress, the benefit of take-over may be to move to a nest in more advanced stage than the original one, and thus produce much more reproductives of offspring before autumn. For orphans of the nest which is taken over, the development of the colony proceeds and there is possibility that workers raise more offspring than in an orphan nest.

Finally, we can mention a last example of foreign brood adoption, which can be explained by a form of social parasitism. Queens of *Polistes sulcifer*, a real social parasite, choose the more developed nest and this choice maximizes their reproductive success (Cervo & Turillazzi, 1996). Bunn (1989) described the usurpation of *Dolichovespula sylvestris* nest by a *Dolichovespula norwegica* queen. In this nest and during the worker phase, he notes workers cohabitation for both species. Finally, Hunt & Gamboa (1978) have described the common use of the same nest simultaneously by two species of *Polistes* (*P. metricus* and *P. fuscatus*) which corresponds to the adoption of a foreign species brood. These examples reinforce the hypothesis of an immediate profit obtained by the wasps when they rear larvae.

Ishay & Ikan (1968) have shown that colonies of *Vespa orientalis* cannot exist without the presence of larvae. The adults do not have the necessary enzymes for assimilating proteins, while these enzymes are present in the

salivary secretions of larvae. So, the larvae become the unique source of raw material for the nitrogen metabolism. Hunt (1991) has investigated the link between nutrition and social evolution of Vespidae. At least for 7 species of *Polistes* and *Mischocyttarus*, whereas a part of the hemolymph is assimilated by the adult during the preparation of the larval provision, the secretions of larval saliva were 50 times more concentrated in amino acid than a rich floral nectar. According to the author, this salivary secretion is used to avoid adult cannibalism and would have a soothing role.

Our results and examples of foreign brood adoption show that other factors than kinship can be determining for group cohesion in social wasps. In Reunion Island, *Megapolistes olivaceus* de Geer foundresses can abandon their original nest, even though it contains workers, and adopt a completely foreign nest if this one contains more larvae (Theodora, personal observations). The foundress will remain on this nest while the workers will go from one nest to the other. For this species, discriminations exist between natal and foreign nest, and between nestmate and non-nestmate (unpublished results).

The hypothesis of dismissal for brood that products reproductives cannot be retained for *Megapolistes olivaceus* de Geer because adoptions of nests at the end of the post emergence phase have been successfully made. In Isoptera, which do not present the genetic characteristics of Hymenoptera, it seems that it is the need individuals have from each other that encouraged the emergence of eusociality. The need adults have for the larvae may be the same one that permits the maintaining of eusociality for the Hymenoptera. It would be interesting to make further research on the importance of larvae in Hymenoptera societies.

## Acknowledgements

We would like to thank S. Semenov-Tian-Chanski for his technical assistance and the "Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale" of Toulouse for receiving the first author. This study receive a financially support of the "Conseil Regional" of La Reunion Island. We also want to thanks T. Braconnier for his helpful linguistic revision and the anonymous referees for improving this manuscript.

The experiments comply with the current laws of the country in which they were performed.

## References

- Bunn D.S. 1982. Usurpation in wasps (Hym., Vespidae). *Entomologist's monthly magazine*, Vol. 118, pp. 171-172.
- Bunn D.S. 1989. Inter and intraspecific usurpation in *Dolichovespula* (Hym., Vespidae). *Entomologist's monthly magazine*, Vol. 125, pp. 133-134.
- Bura E.A. & Gamboa G.J. 1994. Kin recognition by social wasps, Asymmetric tolerance between aunts and nieces. *Anim. Behav.*, 47, pp. 977-979.
- Cervo R & Turillazzi S. 1989. Nest exchange experiments in *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera Vespidae). *Ethology Ecology & Evolution* 1, pp. 185-193.
- Cervo R. & Turillazzi S. 1996. Host nest preference and nest choice in the cuckoo paper wasp *Polistes sulcifer* (Hymenoptera, Vespidae). *Journal of Insect Behavior*, Vol. 9, n°2, pp. 297-306.
- Dani F.R. 1996. The role of Dufour's gland in *Polistes* wasps: old and new hypotheses (Hymenoptera, Vespidae). *Ins. Soc. Life* 1, pp. 91-94.
- Espélie K.E., Gamboa G.J., Grudzien T.A. & Bura E.A. 1994. Cuticular hydrocarbons of the paper wasp, *Polistes fuscatus* : a search for recognition pheromones. *Journal of Chemical Ecology*, Vol. 20, n°7, pp. 1677-1687.

- Francescato E., Tindo M., Turillazzi S. & Dejean A. 1994. Nest and brood recognition in *Belonogaster juncea juncea* (Hymenoptera : Vespidae). *Ethology, Ecology and Evolution, Special Issue 3* : pp. 53-56.
- Gadagkar R. 1985. Evolution of insect sociality – A review of some attempts to test modern theories. *Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)*, Vol. 94, No. 3, pp. 309-324.
- Gadagkar R. 1991. On testing the role of genetic asymmetries created by haplodiploidy in the evolution of eusociality in the Hymenoptera. *J. Genet.* Vol. 70, No. 1, April 1991, pp. 1-31.
- Gamboa G.J. 1988. Sister, aunt-niece, and cousin recognition by social wasps. *Behavior genetics*, Vol. 18, n°14, p. 409-423.
- Gamboa G.J., Grudzien T.A., Espélie K.E. & Bura E.A.. 1996. Kin pheromones in social wasps : Combining chemical and behavioural evidence. *Anim. Behaviour*, Vol. 51, pp. 625-629.
- Gervet J. 1964. Le comportement d'oophagie différentielle chez *Polistes gallicus* L. (Hymen. Vesp.). *Insectes Sociaux*, Vol. XI, n°4, pp. 343-382.
- Grassé P.P. 1952. La régulation sociale chez les Isoptères et les Hyménoptères. *Structure et Physiologie des sociétés animales*. Coll. Int. C.N.R.S., 34, p. 323-331.
- Hamilton W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. *J. Theoret. Biol.*, Vol. 7, pp. 1-52.
- Hunt J.H. 1991. Nourishment and the evolution of the social Vespidae. In *The Social Biology of Wasps*, Edited by K.G. Ross and R.W. Matthews, Cornell University press, pp. 426-450.
- Hunt J.H. & Gamboa G.J. 1978. Joint nest use by two paper wasp species. *Insectes Sociaux*, Vol. 25, n°4, pp. 373-374.
- Ishay J. & Ikan R. 1968. Food exchange between adults and larvae in *Vespa orientalis* F. *Anim. Behaviour*, Vol. 16, pp. 298-303.
- Kasuya E. 1981. Internidal drifting of workers in the Japanese paper wasp *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera : Vespidae). *Insectes Sociaux*, Vol. 28, n°4, pp. 343-346.
- Kasuya E. 1982. Take over of nest in a Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera : Vespidae). *Appl. Ent. Zool.* 17(4) : pp. 427-431.
- Kirchner W.H. & Gadagkar R. 1994. Discrimination of nestmate workers and drones in honeybees. *Ins. Soc.* 41, pp. 335-338.
- Klahn J. 1988. Intraspecific comb usurpation in the social wasp *Polistes fuscatus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23, pp. 1-8.
- Klahn J.E. & Gamboa G.J. 1983. Social Wasps: discrimination between kin and nonkin brood. *Science*, Vol. 221, pp. 482-484.
- Lorenzi M.C., Cornetto I. & Marchisio G. 1996. Usurpation and colony recognition in *Polistes biglumis bimaculatus* (Hymenoptera, Vespidae): Laboratory experiments. *Ins. Soc. Life* 1: pp. 109-112.
- Makino S. 1989. Usurpation and nest rebuilding in *Polistes riparius*: two ways to reproduce after the lost of the original nest (Hymenoptera: Vespidae). *Insectes Sociaux*, Vol. 36, n°2, pp. 116-128.
- Pratte M. 1997. Recognition and social dominance in *Polistes* wasps. *J. Ethol.* 15, pp. 55-59.
- Queller D.C. & Hughes C.R. 1990. Wasp fails to make distinctions. *Nature*, Vol. 344, No. 6265, p. 388.
- Ryan R.E. & Gamboa G.J. 1986. Nestmate recognition between males and gynes of the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 79, pp. 572-575.
- Savoyard J.L., Gamboa G.J., Cummings D.L.D., & Foster R. L. 1998. The communicative meaning of body oscillations in the social wasp, *Polistes fuscatus* (Hymenoptera, Vespidae). *Insectes Soc.* 45, pp. 215-230.

**Table 1**Oophagy, cannibalism and egg laying in *Polistes dominulus* nests.

<i>P. dominulus</i>	Control	Natal	Foreign
Number of eggs laid per day	3.2	3.2	3.6
Number of eggs eaten per day	1.6 <sup>(w)</sup>	3.7 <sup>(w)</sup>	3.9 <sup>(w)</sup>
Number of larvae eaten per day	0	0	0
Number of pupae eaten per day	0	0	0

**Table 2**Oophagy, cannibalism and egg laying in *Polistes gallicus* nests.

<i>P. gallicus</i>	Control	Natal	Foreign
Number of eggs laid per day	1.5 <sup>(w)</sup>	1.5 <sup>(u)</sup>	2.6 <sup>(w)(u)</sup>
Number of eggs eaten per day	0.8 <sup>(w)</sup>	1.5	2.4 <sup>(w)</sup>
Number of larvae eaten per day	0	0	0
Number of pupae eaten per day	0	0	0

**Table 3**Frequencies of marking behaviors on control, foreign and natal nests for *P. gallicus*.

Zone of marking	Control	Natal	Foreign
cells (ML)	1.6 time per hour	1.2 time per hour <sup>(u)</sup>	2.2 time per hour <sup>(u)</sup>
Pedicel (MP)	0.3 time per hour	0.1 time per hour	0.1 time per hour
Cells and Pedicel (MLP)	1 time per hour <sup>(w)</sup>	0.8 time per hour	1.8 time per hour <sup>(w)</sup>

**Table 4**Frequencies of marking behaviors on control, foreign and natal nests for *P. dominulus*.

Zone of marking	Control	Natal	Foreign
Cells (ML)	1.55 time per hour	0.86 time per hour <sup>(u)</sup>	2.03 time per hour <sup>(u)</sup>
Pedicel (MP)	0.075 time per hour	0 time per hour	0.075 time per hour

**Table 5**Percentage of individuals on and out nests for *P. gallicus*.

J1, J2 and J3 represent the three days of the test.

		Inactive individuals out nests (%)	Active individuals out nests (%)	Inactive individuals to the back of nests (%)	Inactive individuals to cells of nests (%)	Active individuals to nests (%)
<b>Control</b>		<b>51</b>	<b>4</b>	<b>13</b>	<b>17</b>	<b>15</b>
	J1	49 <sup>(u)</sup>	3	14 <sup>(u)</sup>	18	16
<b>Foreign</b>	J2	32 <sup>(u)(w)</sup>	4	11 <sup>(u)</sup>	36 <sup>(w)(u)</sup>	17
	J3	34 <sup>(w)</sup>	5	12 <sup>(u)</sup>	35 <sup>(w)(u)</sup>	14
	J1	69 <sup>(w)(u)</sup>	1	3 <sup>(w)(u)</sup>	14	13
<b>Parent</b>	J2	61 <sup>(w)(u)</sup>	4	3 <sup>(w)(u)</sup>	15 <sup>(u)</sup>	17
	J3	54	6	4 <sup>(w)(u)</sup>	19 <sup>(u)</sup>	17

**Table 6**

Percentage of individuals on and out nests for *P. dominulus*.

J1, J2 and J3 represent the three days of the test.

		Inactive individuals out nest (%)	Active individuals out nest (%)	Inactive individuals to the back of nests (%)	Inactive individuals to cells of nests (%)	Active individuals to nest (%)
<b>Control</b>		<b>42</b>	<b>1</b>	<b>21</b>	<b>20</b>	<b>16</b>
Foreign	J1	22 <sup>(w)(u)</sup>	1	17 <sup>(u)</sup>	46 <sup>(w)(u)</sup>	14
	J2	19 <sup>(w)(u)</sup>	2	19	44 <sup>(w)(u)</sup>	16
	J3	16 <sup>(w)(u)</sup>	1	17	50 <sup>(w)(u)</sup>	16
Parent	J1	48 <sup>(u)</sup>	1	11 <sup>(w)(u)</sup>	25 <sup>(u)</sup>	15
	J2	43 <sup>(u)</sup>	2	19	19 <sup>(u)</sup>	17
	J3	41 <sup>(u)</sup>	2	20	20 <sup>(u)</sup>	17

## **Annexe 5 : Etude des microsatellites chez *M. olivaceus* de Geer à la Réunion**

Dans le cadre d'une étude s'attachant à déterminer l'importance des liens de parenté chez les *Polistes* réunionnais, nous avons entrepris un travail visant à évaluer la proximité génétique d'individus appartenant ou non à une même colonie.

L'apparition de phénomènes tels que la polygynie, la polydomie ou encore la création de la situation artificielle d'adoption nous incite à suspecter une diminution des liens de parenté pour des individus se côtoyant dans une même colonie. De même, la non-apparition de comportements ou de signaux révélateurs d'une sélection basée sur le phénomène d'apparentement entre individus peut signifier une réponse adaptative de l'espèce face à cette diminution de proximité génétique sur un même nid.

Dans le but de vérifier cette hypothèse, nous avons entrepris une recherche basée sur l'utilisation de marqueurs moléculaires susceptibles d'être révélateurs de l'état de proximité génétique rencontré pour des guêpes partageant ou non une même colonie.

Suite à la présentation de diverses méthodes applicables pour une telle prospection, nous présentons les résultats que nous avons obtenus. Ces résultats peuvent être considérés comme préliminaire à une étude plus vaste visant à identifier les caractéristiques génétiques de nos guêpes.

### **A) Techniques disponibles pour l'étude des caractéristiques génétiques chez les Hyménoptères**

L'étude des liens de parenté chez les Hyménoptères se réfère à la théorie de sélection parentale ainsi qu'au concept d'« inclusive fitness » qui ont tous deux joué un rôle prééminent dans les discussions s'articulant autour de l'évolution du comportement social chez les insectes depuis les années soixante. Ces deux modèles ont largement bénéficié de la disponibilité de marqueurs moléculaires capable de révéler les degrés de parenté ainsi que diverses autres relations génétiques entre des individus donnés. De tels marqueurs sont d'autant plus importants qu'il est difficile par le simple biais de l'observation morphologique de déterminer les degrés d'apparentement entre les différents individus. De même l'observation directe de ces individus lors de l'exhibition du comportement reproducteur reste hasardeuse, puisqu'une femelle pourra avoir été fécondée par plusieurs mâles ou encore avoir eu des activités copulatives de façons dissimulées. Chez les insectes sociaux, le problème est



particulièrement ardu puisque la pondreuse principale peut très bien ne pas avoir été identifiée et que l'acte reproductif lui-même se fait généralement hors de la colonie. Ainsi, même si la pondreuse principale a pu être identifiée, son passé reproductif reste indéterminé.

En addition à cette problématique d'identification d'individus apparentés, il peut être intéressant de connaître les degrés de relations génétiques que partagent certains individus afin de faciliter la compréhension de conflits pouvant être observés au sein d'une même colonie. Certaines études ont montré que des individus apparentés retireront plus de bénéfices dans une situation donnée en terme de fitness par rapport à des individus qui ne le sont pas.

La résolution de ces problèmes d'apparentement a connu diverses méthodes. La plus ancienne, consistant à établir une filiation, est basée sur la déduction des origines par le biais d'observations comportementales. Cette technique peut être utile dans certains cas, mais elle ne permet pas la détection d'actes de copulations dissimulés ou l'identification des mères dans des groupes où plusieurs femelles sont susceptibles de pondre. L'utilisation des marqueurs génétiques a permis de mettre en évidence que les actes de copulations dissimulés sont plus communs que ce qui avait été estimé auparavant (Birkhead and Moeller 1992 ; Westneat, 1987). L'une des méthodes les plus utilisées correspond à l'emploi des allozymes (ou isoenzymes) en tant que révélateurs du génome pour les études de lien de parenté (Gadagkar, 1985 ; Queller et al., 1993 ; Strassmann et al., 1989). Ces allozymes ont été beaucoup employés pour l'établissement du degré d'apparentement parmi les classes d'individus appartenant à différentes colonies. Toutefois, la faible variabilité génétique chez certaines espèces alliée à la pauvreté en locus disponibles rend cette technique peu efficace dans l'affectation des apparentements ou dans la détermination des degrés de parentés entre groupes.

La méthode dite « DNA fingerprinting » a prouvé être une technique fiable lors de la recherche d'apparenté au sein de groupes familiaux. Toutefois, elle se révèle inadéquate dans l'examen de grands groupes ou entre les groupes de par la grande variabilité des loci de mini-satellite et la difficulté qui y est associée lors de la comparaison des gels d'électrophorèse. De plus, cette technique requiert une grosse quantité d'ADN de haute qualité.

Pour l'affectation des apparentements et la détermination des degrés de parenté, il existe d'autres techniques tels que la RAPD ou la SSCP, mais l'étude des microsatellites apparaît comme étant la plus fiable. En effet, ces problématiques d'apparentement demandent la présence d'un marqueur moléculaire qui se doit d'être mendélien, co-dominant, avec une sélectivité neutre et un polymorphisme élevé. Ces critères pourront se retrouver chez les

microsatellites présents au sein de l'ADN (Litt and Luty, 1989 ; Smeets et al., 1989 ; Tautz, 1989 ; Weber and May, 1989 ; Strassmann et al., 1996).

Dans ce chapitre, nous présentons deux méthodes d'études du génome par le biais de marqueurs moléculaires. Nous avons ainsi tenté de déterminer les degrés de parenté pouvant exister au sein d'une même colonie et entre deux colonies distinctes par le biais des techniques de RAPD et d'étude des microsatellites. Avant de donner les résultats relatifs à notre étude, nous présentons succinctement les caractéristiques relatives à ces deux techniques.

### *Les marqueurs RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA)*

La technique RAPD basée sur la PCR (Polymerase Chain Reaction) diffère du protocole standard de PCR par le fait qu'une seule amorce oligonucléotide aléatoire est employée, et ce sans connaissance préalable du génome étudié. Si les amorces sont petites (10 paires de bases), il y existe une forte probabilité pour que le génome étudié contienne plusieurs sites correspondants à l'amorce choisie (Hadrys et al. 1992). Cette technique révèle le génome selon ces petites amorces et l'amplifie en fragments de différentes tailles correspondant à des zones transcrites entre deux amorces. Le polymorphisme est de type dominant (présence ou absence des marqueurs) et hérité selon les lois Mendéliennes.

Le principe de la PCR est le suivant. L'ADN est dénaturé à 94°C. Les oligonucléotides (de 10 paires de bases) sont hybridés sur l'ADN. L'extension entre deux amorces d'un brin d'ADN complémentaire s'effectue en présence d'une enzyme (la Taq polymérase) et 4 désoxyribonucléase Triphosphate (dNTPs). Les cycles successifs de dénaturation, hybridation des amorces avec leurs séquences complémentaires et l'extension des amorces hybrides avec une ADN polymérase provoquent une amplification des segments définis par l'extrémité 5' des amorces. La thermo-résistance de l'enzyme permet la réalisation de cycles successifs: dénaturation à 94°C, hybridation matrice/amorce à 36°C et élongation à 72°C. Plusieurs paramètres peuvent optimiser le résultat d'une PCR. Ainsi, la concentration en enzyme, en nucléotides ou en chlorure de magnésium peut influencer le bon déroulement de la réaction.

La visualisation des produits d'amplification se fait sur gel d'agarose après migration et coloration au bromure d'éthidium. Des mutations ponctuelles ou des réarrangements structuraux modifient la répartition des sites de fixation des amorces le long

du génome. Les RAPD se comportent généralement comme des marqueurs dominants et le polymorphisme révélé est majoritairement du type présence/absence.

Variantes à la technique RAPD :

- DAF : DNA Amplification Fingerprinting. Cette technique est basée sur l'utilisation d'amorces de petites tailles (5 à 8 bp) permettant un plus grand nombre d'amplification et produisant ainsi des profils d'ADN plus complexes et plus détaillés. La révélation se fait sur gel de polyacrylamide. (Caetano-Aholles, Bassam & Gresshof 1991)
- AP-PCR: Arbitrary Primer Polymorphic Chain Reaction. Cette technique est basée sur l'utilisation d'amorces longues (Telle M13). Elle requière une infime quantité d'ADN (de 10 à 25 ng par réaction) et peut donc être utilisée quand la quantité d'ADN est limitée. Le marquage d'ADN est radioactif et l'électrophorèse a lieu sur gel de polyacrylamide (Wlesh et al. 1991).

Les marqueurs RAPD pourront être utilisés pour la détermination de l'identité taxonomique d'une espèce, pour la détermination de la paternité ou encore pour la détermination des relations phylogénétiques.

Cette technique présente toutefois des limites. Ainsi, la taille des amorces détermine le degré de spécificité du génome. Si les amorces sont trop petites, trop de séquences seront amplifiées et inversement. Une taille moyenne de 10 paires de base semble donner des résultats assez probants et reproductibles (Hadrys et al. 1992).

Les conditions de réaction de la PCR sont très importantes du fait de la sensibilité de la réaction. Des facteurs tels les variations des températures, le type et la concentration de polymérase utilisée ou la concentration en ions Magnésium (Innis & Gelfand 1990) pourront influencer le résultat obtenu.

### Technique d'étude du génome par le biais des microsatellites

Le moyen le plus simple pour l'identification des microsatellites se fait par l'utilisation de séquences du génome déjà connues. Des informations partielles concernant ces séquences sont disponibles par le biais des banques de gènes ou dans la littérature (Stallings et al., 1991). Ce fait est particulièrement vérifiable pour des espèces qui sont régulièrement étudiées par les généticiens, tel que les Drosophiles, les souris, les humains ou encore les espèces importantes du milieu agricole tel que les bovins ou les poulets (Cornall et al., 1991 ; Beckmann and Weber, 1992 ; Edwards et al., 1992). Pour des raisons qui seront abordées par la suite, il existe un désavantage dans cette approche de par le fait que les microsatellites déjà identifiés correspondent à des répétitions de dinucléotides.

Il est toujours possible d'utiliser des loci de microsatellites qui ont pu être identifiés pour d'autres espèces. Les paires d'amorces de microsatellites amplifient fréquemment des séquences communes à la plupart des espèces phylogénétiquement proches et il a pu être montré que ces amorces peuvent parfois fonctionner à l'intérieur d'une même famille. Couramment, le succès pour lequel un microsatellite spécifique à un locus peut fonctionner dans une autre espèce se révèle être lié à une détermination empirique basée sur des tests au cas par cas. Une étude a montré que les relations entre la longueur d'une répétition et son aspect hétérozygote au sein de l'espèce d'origine peut très bien ne pas tenir dans une nouvelle espèce (Moore et al., 1991). Ce fait suggère que tous les microsatellites possibles se doivent d'être explorés dans les nouvelles espèces, et pas seulement celles qui présenteront le plus de polymorphismes dans l'espèce d'origine. Pour exemple, sur 48 amorces révélant des séquences polymorphiques et spécifiques chez les bovins, 20 seront variables chez les moutons et 3 seront amplifiées chez les chevaux, mais y présenteront un aspect monomorphique (Moore et al., 1991).

Chez les guêpes *Polistes*, Strassmann et ses collaborateurs (1996) ont pu identifier une quarantaine d'amorces qui amplifieront des séquences de microsatellites trinuécléotidiques dans trois espèces différentes. Ils ont tenté d'évaluer un échantillon de ces amorces pour un grand nombre de genres chez les Vespidae et ont pu montrer qu'au moins deux des 40 amorces de microsatellites testées avaient pour résultat une amplification du fragment d'ADN à une même taille dans tous les genres étudiés. De ce fait, le grand nombre d'amorces mis en évidence chez des espèces données pourra être disponible pour l'étude d'autres Taxons.

La technique d'étude des microsatellites repose sur le même principe que la technique d'étude par RAPD. En effet, si ce n'est pour les températures d'amplification des

brins d'ADN par PCR qui seront spécifiques à chaque amorce relative aux différentes séquences de microsatellites étudiés, le protocole expérimental ne varie pas.

Un des grands avantages de la technique d'analyse des microsatellites est que l'ADN nécessaire à l'analyse n'a pas besoin d'être en grande quantité, et qu'un ADN partiellement dégradé pourra être utilisé avec succès.

Dans le cadre de notre étude, nous utiliserons des amorces qui ont été mises en évidence chez d'autres espèces du genre *Polistes*.

## B) Protocoles expérimentaux

Dans le but de mesurer les degrés de parentés existant au sein d'une même colonie et les degrés de parentés entre deux colonies supposées non-parentes, nous avons expérimenté deux techniques d'analyse du génome des guêpes qui sont :

- L'étude des microsatellites présents au sein du génome des guêpes
- L'étude du génome par le biais de la technique RAPD

Ces analyses ont été faites sur une vingtaine d'individus appartenant à deux colonies supposées non-parentes. Pour respecter ce postulat, nous avons choisi deux colonies basées sur des sites éloignés de l'île (une série de 9 individus appartenant à la même colonie collectés à St Gilles et une série de 10 individus, là aussi appartenant à une même colonie, collectés dans les hauts de Ste Marie).

Après capture, ces individus sont placés à  $-20^{\circ}\text{C}$  en attendant les manipulations nécessaires à l'extraction de leur ADN.

### **Préparation des insectes pour l'extraction de leur ADN**

Dans le but d'éviter les inhibitions possibles liées aux composées cuticulaires, les individus seront disséqués et nous ne récupérerons que les chairs. De même, afin de ne pas contaminer l'ADN à extraire avec le contenu des intestins, les animaux seront éviscérés.

L'ensemble des chairs extraites des individus sera placé dans des tubes ependorfs individualisés de 1.5 ml contenant du tampon de broyage.

La surface utilisée pour la dissection des animaux sera remplacée à chaque manipulation afin d'éviter la contamination par l'ADN de l'individu précédent.

Le protocole d'extraction que nous utilisons est modifié de M. Antolin, originellement basé sur un protocole de Bender et al. 1983. Il nous a été transmis par J.E. Strassmann.

### **Broyage des tissus**

Cette manipulation se fait dans du tampon de broyage dont la composition est la suivante :

- 0,1M de NaCl
- 0,2M de sucrose (=saccharose)
- 0,1M de TrisHcl, pH 9,1
- 0,05M d'EDTA
- 0,05% de SDS (sodium dodecyl Sulfate)

L'homogénéisation des tissus (qui constitue l'étape 1 de l'extraction) se fera par l'utilisation de mini-pilons. Plusieurs jeux de tubes ependorfs marqués de 1.5 ml seront préparés à l'avance.

Les tissus sont placés au départ dans 150µl de tampon de broyage.

Ils sont écrasés à la main à l'aide des mini-pilons jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de gros morceaux de chair visibles.

À ce moment, le mini-pilon est rincé à l'intérieur du tube avec 300 µl de tampon de broyage.

Le tube est alors fermé, et secoué afin de bien mélanger l'ensemble. Ne pas hésiter à tapoter le fond du tube.

### **Technique d'extraction de l'ADN à partir des tissus Homogénéisés**

- 2)** Incuber les tissus homogénéisés dans le tampon de broyage pendant 30 min à 65°C
- 3)** Pendant que le tube est encore chaud, ajouter 86 µl d'acétate de potassium à 8 M (si la masse des tissus est inférieure à 10 mg, n'ajouter que 70 µl) et bien mélanger en retournant les tubes. Une fois mélangé, tapoter le fond afin d'y ramener le contenant.
- 4)** Incuber à 4°C pendant 30 minutes afin de précipiter les sels et le SDS.
- 5)** Centrifuger à 10000 rpm pendant 5 min.
- 6)** Transférer approximativement 200 µl (ou plus si possible sans prélever de tissus) dans un nouveau jeu de tubes ependorfs marqués de 1,5 ml.

- 7)** Mettre 4  $\mu$ l de Rnase (10 mg/ml) dans les tubes et laisser incuber 30 minutes à température ambiante. Aller directement à l'étape 9 sauf si les tissus sont gras.
- 8)** Cette étape est optionnelle pour les tissus contenant un grand nombre de lipides. Ajouter un volume égale, c'est à dire environ 200  $\mu$ l de chloroforme isoamyl alcohol 24 : 1 et mélanger doucement durant 10 min. centrifuger à 10000 rpm durant 5 min et transférer la phase supérieure dans un nouveau jeu de tube de 1,5 ml.
- 9)** Ajouter 500  $\mu$ l d'éthanol 100% froid (stocké à  $-20^{\circ}\text{C}$ ), bien mélanger et incuber à  $-20^{\circ}\text{C}$  durant la nuit. L'ADN peut se précipiter dans un temps court, quelquefois, 15 minutes dans la glace sont suffisantes.
- 10)** Centrifuger à 10000 rpm pendant 5 min. Centrifuger plus longtemps est possible si la centrifugeuse est réfrigérée. Si ce n'est pas le cas, trop centrifuger risque de chauffer excessivement l'ADN.
- 11)** Aspirer l'éthanol en faisant attention à ne pas toucher à l'ADN qui quelquefois ressemble à une tache au fond du tube.
- 12)** Lavage optionnel à l'alcool pour enlever les sels résiduels. Avec attention, ajouter 750  $\mu$ l d'éthanol à 70% froid, sans déranger l'ADN. Centrifuger à 10000 rpm durant 5 min. Aspirer l'éthanol du tube.
- 13)** Sécher l'ADN à l'air.
- 14)** Resuspendre l'ADN dans 50  $\mu$ l d'eau stérile ultra-pure. Ne pas resuspendre dans le TE puisque l'EDTA peut interférer avec la PCR, à moins que l'ADN ne se soit substantiellement diluée à l'eau après cette étape.

**Contrôle de la qualité et de la quantité d'ADN :**

- 15)** Ajouter 2  $\mu$ l de colorant de dépiutage (0,25% de bleu de bromophénol, 0,25 % de Xylène cyanol FF, 30 % de glycérol, Sambrook 6.12) pour 2  $\mu$ l d'échantillon. On met un point de colorant sur un morceau de para-film et on y ajoute l'échantillon d'ADN. On les charge ensuite dans le même ordre sur un gel. Si l'ADN est extrait d'œufs ou de petits tissus, on saute l'étape du gel car l'ADN sera en quantité insuffisante pour être révélé tout en restant en quantité suffisante pour la PCR.
- 16)** Passer l'échantillon sur un gel d'agarose de 0,7 % à 1 % en utilisant le tampon TBE (0,089 M de tris, 0,089 M d'acide boric, 0,002 M d'EDTA). La migration se fait à 70 volts durant 1 heure. Passer parallèlement 0,1 et 0,2  $\mu$ g de lambda standard non coupé et de lambda/hind III digéré de taille standard.

- 17)** Visualiser les acides nucléiques en baignant le gel 20 min dans 100 ml d'eau où on aura ajouté 2  $\mu$ l d'ethidium bromide à 10 mg/ml. Stopper l'ethidium bromide dans le noir à 4°C en faisant attention de porter des gants car cette substance est mutagène.
- 18)** Porter des lunettes protectrices, et regarder le gel sous UV afin d'en faire une photo Polaroid (107 cb/W film). L'ADN doit apparaître avec une bande à haut poids moléculaire ou comme une tache de la taille de lambda non coupé (environ 48 kb). La tache est bonne pour faire l'étude de la PCR, mais il faudra un ADN à haut poids moléculaire pour pouvoir entreprendre une librairie du génome.
- 19)** Diluer un aliquote dans de l'eau ultra-pure stérile afin de faire la PCR. En général, une dilution au 1/10 voire au 1/100 est nécessaire pour l'amplification des microsatellites. L'ADN extrait de petits tissus ou d'œufs peut être utilisé directement sans dilution. 1 nano-gramme d'ADN est généralement suffisant pour entreprendre une PCR de 10  $\mu$ l. l'utilisation de trop d'ADN risque d'entraîner la production de bandes multiples.

### **Mode opératoire utilisé pour la PCR**

Le fait d'utiliser deux méthodes d'analyse (Microsatellite et RAPD) nous impose l'utilisation de plusieurs programmes pour l'amplification des différentes séquences de notre ADN de guêpe.

Dans le cadre de l'étude des microsatellites, nous avons testé 4 amorces qui nous ont été envoyées par le laboratoire de J.E. Strassmann et qui correspondent à des amorces spécifiques de microsatellites mis en évidence sur de l'ADN de *Polistes bellicosus*. Ces amorces réagissent avec l'ADN de notre espèce pour des températures d'amplifications précises :

- Pour Pbe 128 : chez *P. bellicosus*, 55°C; chez *M. olivaceus*, 50°C
- Pour pbe 216 : chez *P. bellicosus*, 55°C; chez *M. olivaceus*, 55°C
- Pour pbe 269b : chez *P. bellicosus*, 60°C; chez *M. olivaceus*, 60°C
- Pour pbe 411 : chez *P. bellicosus*, 50°C; chez *M. olivaceus*, 45°C

Ces amorces qui nous ont été transmises ont la particularité de réagir chez d'autres espèces que les *Polistes bellicosus* (communication personnel de J.E. Strassmann).

La PCR se fera dans des micro-tubes ependorfs individualisés de 0.5ml. ces micro-tubes devront contenir 10 $\mu$ l de solution final dont 2 $\mu$ l d'ADN et 2  $\mu$ l d'amorce (25  $\mu$ M). Le



mélange PCR pour chacun des tubes contiendra : 4.23  $\mu$ l de H<sub>2</sub>O, 0,05  $\mu$ l de taq polymerase (5 unités/ $\mu$ l), 0,1  $\mu$ l de dNTP, 0,62  $\mu$ l de MgCl<sub>2</sub> à 25 mM, 1  $\mu$ l de tampon 10X.

Les micro-tubes sont ensuite placés dans un thermocycleur PCR Amplitron II - Thermolyne dont le programme est le suivant :

35 cycles d'amplification correspondant à :

1 min à 92°C

1 min entre 45 et 60°C selon l'amorce utilisée

45 sec à 72°C

À la fin de ces 35 cycles, l'appareil restera durant 5 minutes à 72°C avant de diminuer sa température à 4°C qui correspond à une température permettant de stopper la PCR.

Pour l'analyse suivant la méthode RAPD, la température ne varie pas lorsque l'on change d'amorce. Les conditions expérimentales sont les suivantes :

Les réactions se font dans des micro-tubes ependorfs de 0,5 ml et la PCR se fera dans le même thermocycleur utilisé pour les microsatellites.

Préparation du milieu réactionnel (25  $\mu$ l par tube):

- H <sub>2</sub> O	13,1 $\mu$ l
- PCR buffer (10X)	2,5 $\mu$ l
- dNTP mix (2,5 mM)	2 $\mu$ l
- Amorce	1 $\mu$ l
- Taq polymerase	0,4 $\mu$ l
- MgCl <sub>2</sub> (25 mM)	2 $\mu$ l

Répartir 21  $\mu$ l du milieu réactionnel dans chaque micro-tube

Distribuer les extraits d'ADN à raison de 4  $\mu$ l par tube

Placer les tubes dans le thermocycleur dont le programme est le suivant :

- Cycle de pré-dénaturation 1 min à 95°C

- 40 cycles d'amplification 1 min à 94°C

1 min à 36°C

2 min à 72°C

- température d'attente après les 40 cycles : 4°C

La Taq polymerase, le tampon de réaction et le MgCl<sub>2</sub> proviennent de la société Sigma. Les kits d'amorces sont de la marque Operon Technologies.

### Vérification des amplifications

Ajout de 2,5 µl de bleu-stop dans chaque tube. Pour chaque individu, selon la méthode utilisée, 11 µl (microsatellite) ou 17 µl (RAPD) de milieu réactionnel sont déposés dans un gel d'agarose normal à 2% - TBE ou sur un gel d'agarose high resolution fourni par la société Sigma à 3 %-TBE qui a les mêmes propriétés discriminante qu'un gel en polyacrylamide à 6 %. La migration se fait à 80 V (4 V / cm) pendant 6 heures (Générateur Fisher ST 608 TR). Le gel est incubé 15 minutes dans une solution de Bromure d'Ethidium à 1 mg/ml, rincé à l'eau et observé sous lumière UV pour photographie. Le marqueur de poids moléculaire utilisé porte 23 fragments. C'est le «DNA Molecular Weight Marker X» fourni par la société Boehringer Mannheim.

<u>Bleu Stop</u>		<u>Tampon TBE</u>	
Glycérol	50%	Tris Base	108 g
EDTA	0.1 M	Acide Borique	55 g
SDS	0.1 %	EDTA pH 8	0.5 M
Bleu Bromophénol	0.1 %	H <sub>2</sub> O qsp	1000 ml
H <sub>2</sub> O qsp	10 ml		

## C) Etude des caractéristiques génétiques des guêpes réunionnaises

L'étude des liens de parenté que peuvent partager les individus d'une même colonie ou encore les individus de deux colonies différentes nous a paru nécessaire pour une meilleure compréhension du phénomène d'adoption que nous avons mis en évidence chez l'espèce réunionnaise. En effet, dans le chapitre précédent, nous avons pu déterminer que les hydrocarbures cuticulaires pouvant jouer un rôle dans le phénomène de reconnaissance parentale chez les *Megapolistes olivaceus* de Geer ne comportaient pas de composantes génétiques.

Aussi, nous avons jugé utile d'étudier les degrés de parenté entre individus d'une même colonie, sachant que même si les situations d'adoption correspondent à des

phénomènes artificiels, il existe dans cette espèce diverses autres situations tels que la polygynie, la polydomie ou encore l'usurpation de colonie qui pourraient influencer cette distance génétique entre individus.

Notre but est, dans le cadre de cette étude, de vérifier si les guêpes réunionnaises respectent les prédictions du modèle proposé par Hamilton (1964), à savoir un degré de parenté compris entre 50 et 75 % de gènes en commun pour les individus d'un même nid.

Pour vérifier cette prédiction, nous avons utilisé deux techniques basées sur l'étude du génome à l'aide de marqueurs moléculaires. Les résultats obtenus par ces deux méthodes (RAPD et microsatellites) sont les suivants :

### *Etude du génome par le biais des microsatellites*

Cette méthode est la première à avoir été utilisée sur les conseils du Professeur J. E. Strassmann. Les quatre amorces que nous avons testées ainsi que l'ADN témoin d'une guêpe *Polistes* américaine (*P. bellicosus*) nous ont été transmises par son laboratoire (Department of Ecology and Evolutionary Biology, Rice University).

Ces quatre amorces ont la propriété d'amplifier les microsatellites appartenant à deux espèces du sous-genre *Megapolistes* (*P. rothneyi* et *P. jadvigae*). Ainsi, de par les propriétés de reproductibilité mises en évidence dans l'amplification de microsatellites appartenant à des espèces différentes, il était logique de penser que ces amorces avaient une forte probabilité d'amplifier l'ADN de nos guêpes.

Les résultats obtenus pour ces quatre amorces ne nous permettent pas l'obtention de réponses concernant les degrés de parentés existant au sein de l'espèce réunionnaise. En effet, l'étude des gels montre que les amplifications des séquences d'ADN obtenus sont monomorphiques, c'est à dire qu'elles ne présentent pas de variabilité. Ainsi, tel que nous le supposions, les amorces détectées comme étant adéquates chez deux espèces appartenant au sous-genre *Megapolistes* auront aussi la possibilité d'amplifier des séquences d'ADN chez l'espèce réunionnaise. Toutefois, elles amplifient des loci monomorphiques dont les allèles sont fixés et ne nous fournissent pas d'informations pertinentes au sujet de la diversité génétique de notre population.

Au vu de ces résultats et ne disposant pas de nouvelles amorces pouvant révéler les microsatellites présents au sein du génome de nos guêpes, nous avons tenté une nouvelle approche par l'intermédiaire de la technique RAPD.

### Etude du génome par le biais de la technique RAPD

Le choix pour cette nouvelle technique a été influencé par le fait qu'elle était déjà largement utilisée à l'Université de la Réunion dans le cadre d'une étude du génome de diverses plantes endémiques. À côté de cela, cette technique bien que moins fiable que celle des microsatellites, se révèle être la plus intéressante pour l'étude d'un génome par le biais de marqueurs moléculaires.

La disponibilité de cette technique au sein de notre université nous a permis de tester 19 amorces appartenant à deux kits différents.

L'utilisation de ces amorces chez nos guêpes, alors qu'elles servent à étudier généralement les caractéristiques génétiques des végétaux, n'est pas rédhibitoire. En effet, la technique RAPD est basée sur l'utilisation de marqueurs moléculaires constitués de séquences d'ADN polymorphiques choisis au hasard et qui permettent souvent d'amplifier différentes régions d'un génome.

Ainsi, sur les 19 amorces testées, seules 3 d'entre-elles ont donné un résultat. Toutefois, comme dans le cas des microsatellites, les loci trouvés correspondaient à des allèles fixés ne présentant pas de polymorphismes.

### Discussion sur l'étude des liens de parenté chez les *Polistes réunionnais*

Le manque de variabilité au niveau des loci rencontrés chez les *Megapolistes olivaceus* de Geer ne nous a pas permis de mener à bien l'étude des caractéristiques génétiques dans cette espèce. Toutefois, il semble que le choix des microsatellites s'avère judicieux en sachant que nous n'avons testé qu'une infime partie des amorces susceptibles de donner des résultats chez les guêpes. J. E. Strassmann et ses collaborateurs (1996) en ont recensé une quarantaine et proposent une technique permettant de les fabriquer pour les autres espèces.

Dans le cadre de notre étude, il serait intéressant par la suite de se lancer dans une telle approche, qui nous permettrait alors, après création de nos propres amorces de pouvoir enfin répondre aux questions que nous nous posons quant à la proximité génétique des individus sur un même nid.

Toutefois, le travail entrepris sur l'amplification de séquences par le biais d'amorces fournies par le Laboratoire de J.E Strassmann n'est pas inintéressant puisqu'il complète une

de leurs études concernant la présence et la caractérisation (monomorphe, polymorphe) des microsatellites chez des espèces de Vespidae différentes de celles dont ils sont originaires.

Nous avons ainsi pu montrer que chez les *Megapolistes olivaceus* de Geer, les amorces Pbe128, Pbe216, Pbe269 et Pbe411, mises en évidence chez *Polistes bellicosus*, amplifiaient des séquences d'ADN monomorphiques.

## Références bibliographiques :

- BECKMANN J. and J. WEBER, 1992. Survey of human and rat microsatellites. *Genomics* 12: 627-631.
- BIRKHEAD T. and A. P. MOELLER, 1992. Sperm competition in birds. London: Academic Press.
- CAETANO-ANOLLÉS G., B. J. BASSAM and P. M. GRESSHOFF, 1991. DNA amplification fingerprinting using very short arbitrary oligonucleotide primers. *Biotechnology* 9: 553-557.
- CORNALL R., T. AITMAN, C. HEARNE and J. TODD, 1991. The generation of a library of PCR-analyzed microsatellite variants for genetic mapping of the mouse genome. *Genomics* 10: 874-881.
- EDWARDS A., H. HAMMOND, L. JIN, C. CASKEY and R. CHAKRABORTY, 1992. Genetic variation at five trimetric and tetrametric tandem repeat loci in four human population groups. *Genomics* 12: 241-253.
- GADAGKAR R. 1985. Evolution of insect sociality. A review of some attempts to test modern theories. *Proc. Indian Acad. Sci.* 94: 309-324.
- HADRY S H., M. BALICK and B. SCHIERWATER, 1992. Applications of random amplified polymorphic DNA (RAPD) in molecular ecology. *Molecular Ecology*, 1: 55-63.
- HAMILTON W.D. 1964 The genetical theory of social behaviour, I, II. *Journal of Theoretical Biology*, 7 (1) : 1-52
- INNIS M. A. and D. H. GELFAND, 1990. Optimization of PCR. *PCR Protocols: a guide to methods and applications*. Academic Press. pp. 3-12.
- LITT M. and J. LUTY, 1989. A hypervariable microsatellite revealed by in vitro amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. *Am. J. Hum. Genet.* 44: 397-401.
- MOORE S., L. SARGEANT, T. KING, J. MATTICK, M. GEORGES and D. HETZEL, 1991. the conservation of dinucleotide microsatellites among mammalian genomes allows the use of heterologous PCR primer pairs in closely related species. *Genomics* 10: 654-660.
- QUELLER D.C., J. E. STRASSMANN and C.R. HUGHES, 1993. Microsatellites and kinship. *Trends Ecol. Evol.* 8: 285-288.
- SMEETS H. B., H. ROPERS and B. WIERINGA, 1989. Use of variable simple sequence motifs as genetic markers: application to the study of myotomic dystrophy. *Hum. Genet.* 83: 245-251.

- STALLINGS R., A. FORD, D. NELSON, D. TORNEY, C. HILDEBRAND and R. MOYZIS, 1991. Evolution and distribution of (GT)<sub>n</sub> repetitive sequences in mammalian genomes. *Genomics* 10:807-815.
- STRASSMANN J. E., C. R. HUGHES, D. C. QUELLER, S. TURILLAZZI, R. CERVO, S. K. DAVIS and K. F. GOODNIGHT, 1989. Genetic relatedness in primitively eusocial wasps. *Nature* 342: 268-270.
- STRASSMANN J. E., C. R. SOLIS, J. M. PETERS and D. C. QUELLER, 1996. Strategies for Finding and Using Highly Polymorphic DNA Microsatellite Loci for Studies of Genetic Relatedness and Pedigrees," in: J. Ferraris (ed.), *Molecular Methods in Zoology and Evolution*, Wiley, 163-180, 528-549, with D. C. Queller, C. R. Solís, and J. M. Peters.
- TAUTZ D. 1989. Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nucleic Acids res.* 17: 6463-6471.
- WEBER J. and P. MAY, 1989. Abundant class of human DNA polymorphisms which can be typed using the polymerase chain reaction. *Am. J. Hum. Genet.* 44: 388-396.
- WELSH J., R. J. HONEYCUTT, M. MCCLELLAND. AND B. W. S. SOBRAL, 1991. Parental determination in maize hybrids using the arbitrarily primed polymerase chain reaction (AP-PCR). *Theor Appl Genet* 82: 473-476.
- WESTNEAT D. F. 1987. Extra-pair fertilizations in a predominantly monogamous bird: genetic evidence. *Anim. Behav.* 35:877-886.

## ETUDE BIOLOGIQUE ET COMPORTEMENTALE DE LA GUEPE *MEGAPOLISTES OLIVACEUS* DE GEER A L'ILE DE LA REUNION

---

### RESUME :

La guêpe réunionnaise, *Megapolistes olivaceus* de Geer, est un insecte bien intégré dans la vie des habitants de l'île. En effet, ses larves, une fois grillées, constituent un met très apprécié de la population locale. Toutefois, malgré cet intérêt culinaire, les moeurs de cet insecte restent méconnues des consommateurs.

Dans le cadre de notre étude, nous nous sommes attachés à déterminer les divers événements biologiques qui marquent le développement des guêpiers au cours de leur cycle. En parallèle à cette exploration, nous montrons que la taille des nids est corrélée au mode de fondation des colonies. Ainsi, les nids pléometrotiques (plusieurs fondatrices) sont 5 fois plus grand que les nids haplometrotiques (une seule fondatrice). De même, l'environnement et plus particulièrement le facteur humidité, a une influence positive sur la taille des guêpiers. Ainsi, dans la région la plus humide de l'île (secteur Est) les nids haplométrotiques sont plus grand.

En nous intéressant aux différentes stratégies reproductives qui apparaissent dans cette espèce, nous mettons en évidence 3 types de fonctionnement :

- Fondation haplometrotique
- Fondation pléometrotique débouchant sur une société polygyne
- Formation de colonies polydomes et de nids satellites

Concernant la troisième forme de stratégie reproductive, nous montrons qu'elle est le reflet de conflits reproductifs existant entre les différents membres de la colonie.

Concernant les comportements individuels, nous mettons en évidence la présence de 3 castes comportementales : les inactifs, les contrôleurs et les récolteurs.

Au vu des diverses stratégies reproductives exhibées dans cette espèce et suite à des expérimentations d'adoptions de couvain associées à des analyses chimiques de la signature cuticulaire des individus, nous mettons en évidence la présence d'une sélection de groupe au détriment d'une sélection parentale qui selon le modèle d'Hamilton devrait prévaloir chez les Hyménoptères sociaux.

MOTS CLES : Hyménoptères, Vespidae, nidification, reproduction, castes, sélection de parentèle.

## BIOLOGICAL AND BEHAVIOURAL STUDY OF THE WASP *MEGAPOLISTES OLIVACEUS* DE GEER AT REUNION ISLAND

---

### SUMMARY:

Reunion Island Wasp, *Megapolistes olivaceus* de Geer, is an insect that has integrated in the life of the island inhabitants. Indeed, its larvae, once grilled, constitute a very appreciated food for the local population. However, in spite of this culinary interest, habits of this insect remain unrecognized of consumers.

In our study, we determined the various biological events that mark the development cycle of this species. We also showed that the nests size is correlated to the foundation mode of the colony. Thus, pleometrotic nests (multiple-foundress associations) are five times as big as haplometrotic nests (founded by a single queen). In the same way, the environment and more especially the humidity, has a positive influence on the nests size. Thus, in the most humid region of the island (eastern regions) haplometrotic nests are bigger.

While interesting us to the reproductive strategies that appears in this species, we distinguished three foundation forms:

- Haplometrotic foundation
- Pleometrotic foundation resulting in a polygynous society
- Formation of polydomy and satellite combs

Concerning the third reproductive strategy, we showed that it is a consequence of a reproductive **conflict existing** between the different members of the colony.

As for the individual behaviors, we showed the existence of three behavioural castes: inactive, **controllers and** foragers.

On looking at the various reproductive strategies exhibited in this species and the results of **brood adoption** experimentations associated to the chemical analysis of individual cuticular hydrocarbons, we showed the **existence of a** group selection to the detriment of a parental selection that should prevail in the social Hymenoptera **according to the** Hamilton model.

KEY WORDS: Hymenoptera, Vespidae, nest founding, reproduction, caste, kin selection.