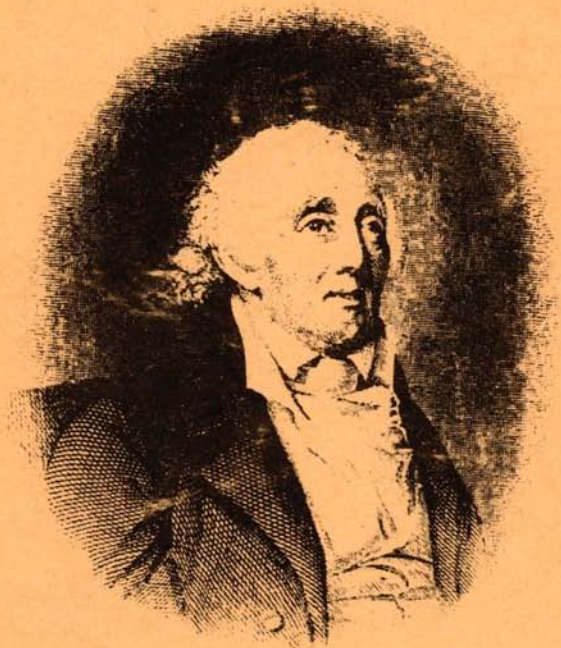


# ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux  
Section française

VOL.6 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,  
LE BRASSUS 19-23 Sept. 1989



(Photo Muséum d'Histoire Naturelle de Paris)

**REGULATION DES ACTIVITES DE RECOLTE  
ET DIFFERENCIATION DES PROFILS COMPORTEMENTAUX  
CHEZ LA GUEPE EUSOCIALE *Polistes dominulus* Christ.**

**Guy THERAULAZ, Jacques GERVET et Michel PRATTE**

CNRS - Equipe d'Ethologie - UPR 38, 31 Chemin Joseph Aiguier,  
13402 Marseille Cedex 09, France

**Résumé**

Cette étude réalisée en laboratoire chez la guêpe eusociale primitive *Polistes dominulus* a pour objectif l'examen des processus de réorganisation des profils comportementaux intervenant dans la société après l'enlèvement des récolteuses. L'âge ne constitue pas un facteur limitant de la modification du profil comportemental vers un profil de récolteuse. Le rang hiérarchique s'accompagne de différenciations concernant le mode d'intégration à la vie de la colonie. L'individu  $\alpha$  et les plus jeunes de rang hiérarchique faible ne modifient pas leur profil. Par contre nous montrons que le profil comportemental des individus au moment de l'enlèvement des récolteuses détermine directement l'évolution vers un profil de récolteuse. Seuls les individus étant au moment de la disparition de ces dernières en contact direct avec le couvain larvaire deviennent des récolteuses. Le couvain agit donc de manière privilégiée sur une classe particulière de profils comportementaux pour organiser la nouvelle structure sociale de la colonie.

**Mots Clés :** *Polistes dominulus*, régulation sociale, approvisionnement, couvain, hiérarchie sociale

**Summary :** Regulation of foraging activities and structuring of behavioral patterns in eusocial wasp *Polistes dominulus* Christ.

The aim of this laboratory study on the primitively eusocial wasp *Polistes dominulus* was to investigate behavioural reorganization processes occurring in the society when foragers are removed. We show that age is not a limiting factor for the change in behavioural profiles towards a foraging profile to occur. Individuals were differentially integrated into the colony life depending on their hierarchical rank. The  $\alpha$ -individual and the youngest ones with a low hierarchical rank showed no change in behaviour. On the other hand, we show that individual behavioural profiles at the time of forager removal constitutes the basis determining which individuals will become the new foragers. Only individuals in direct contact with the brood at the time of forager removal can become new foragers. The brood therefore acts preferentially upon a particular class

of behavioural profiles, resulting in the organization of a new social structure in the colony.

**Key words:** *Polistes dominulus*, social regulation, foraging, brood, social hierarchy.

## Introduction

Une des principales caractéristiques des sociétés d'insectes eusociaux est de présenter une division du travail parmi les membres de la colonie. La plupart des études réalisées jusqu'ici chez les guêpes *Polistes* ont consisté à décrire la forme que prenait cette division du travail, notamment entre reines et ouvrières dans les activités de récolte (DEW & MICHENER 1981, DEW 1983, chez *Polistes metricus*); les reines se spécialisant dans un rôle reproducteur, sont les individus les plus actifs de la colonie, initiant davantage d'actes de dominance et passant significativement plus de temps au nid que les ouvrières qui prennent en charge les activités de récolte et d'entretien de la colonie (DEW 1983).

Notre propos est d'étudier ici les processus par lesquels se met en place une telle division du travail. Nous préférons employer à cet égard, le terme d'assignation des tâches, qui fait référence aux mécanismes réglant le comportement individuel de chaque membre de la colonie (THERAULAZ & coll. 1989b). A travers les interactions survenant entre individus, mais aussi plus généralement à travers les conditions environnementales rencontrées par chaque individu localement, comme l'état du couvain, une organisation stable de la colonie émerge, la division du travail ne représentant qu'un état résultant de ces processus de différenciation.

Nous avons recherché dans cette étude, sur quelles bases s'effectuait la réorganisation des profils comportementaux individuels dans une colonie, lorsque l'on procède à l'enlèvement hebdomadaire répété des récolteuses.

## Matériel et Méthodes

L'étude est réalisée en parallèle sur deux colonies monogynes de *Polistes dominulus* Christ, en phase de post-émergence. De manière à disposer d'un couvain très abondant, on laisse les colonies se développer normalement durant 3 mois après la fondation. Tous les individus sont marqués à l'émergence. Cinq jours avant le début de l'expérience toutes les récolteuses ainsi que les individus non intégrés à la colonie sont enlevés. Seuls les 12 imagos filles les plus âgés intégrés à la colonie mais n'ayant jamais travaillé, sont laissés avec la reine. Au bout d'une semaine d'observation, les nouvelles récolteuses sont systématiquement enlevées de chaque colonie et remplacées par des guêpes nouvellement émergées de manière à maintenir un effectif constant de 13 individus sur chaque colonie. L'expérience dans son ensemble dure cinq semaines (4 enlèvements hebdomadaires de récolteuses); chaque colonie est observée à raison de 4 heures par jour représentant un total de 200 heures.

La récolte et l'enregistrement des données d'observation visuelle s'effectue au moyen d'un micro-ordinateur dont on a réaffecté les touches. Un logiciel permet la saisie chronométrée des activités préalablement codées, exécutées par l'ensemble des individus observés. Deux modes de codage sont employés permettant de déterminer d'une part l'allocation du budget-temps de chaque guêpe (mode d'observation en durée) et d'autre part l'ensemble de contacts sociaux et items brefs survenant entre les individus durant une période déterminée (mode d'observation en fréquence).

On a distingué dans le répertoire comportemental 31 items comportementaux, 14 dans le mode d'observation en durée et 17 dans le mode d'observation en fréquence.

Dans le mode d'observation en durée, on distingue :

1. les activités ayant lieu au nid : ALN : alimentation du couvain, BAN : activité batisseuse, NEN : toilette, IPL : plongeon dans les cellules avec inspection et palpation de leur contenu, MCN : marche, AG : position d'alerte les antennes dressées, OG : oisiveté au gâteau ou sur les flancs du nid, OD : oisiveté au dos du nid, PON : ponte.

2. les activités ayant lieu à l'extérieur du nid : ALE : récolte de proie, BAE : récolte de carton, MCE : marche et vol, EXT : inactivité et toilette, SUC : récolte de sucre.

Dans le mode d'observation en fréquence, on distingue :

1. les interactions survenant entre paires d'individus : DOM : acte de dominance, SUB : acte de subordination, DEC : donner dans un échange de proie, REC : recevoir dans un échange de proie, DTR : donner dans une trophallaxie, RTR : recevoir dans une trophallaxie, DAK : ouvrir une attaque vers une autre guêpe, RAK : recevoir une attaque, DOF : offre de proie, ROF : recevoir dans une offre.

2. les comportements individuels : WAG : wagging, vibration latérale du corps, CHA : chasse, SOL : nourrissage en proies des larves, PC : récolte de carton, CCP : construction sur le nid, H2O : récolte d'eau, AQ : somme des arrivées et départs du nid. Chaque séance d'observation comporte systématiquement une heure d'observation dans le mode en durée et une heure dans le mode en fréquence.

## Résultats

### 1. Identification et caractérisation des types de profils comportementaux survenant dans la colonie.

#### Analyse en composantes principales.

L'analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur l'ensemble des données journalières des 2 colonies étudiées. La figure 1 présente l'organisation des items comportementaux dans l'espace constitué par les 3 premiers axes de l'ACP.

- Le premier axe de l'ACP qui rend compte de 15,6 % de la variance totale oppose l'inactivité à l'extérieur (EXT) à un ensemble de 7 items, qui traduisent fondamentalement la récolte de proie (CHA, DEC) et le nourrissage des larves (ALN, SOL, IPL); le nettoyage ainsi que le nombre de départs et arrivées au nid (NEN, AQ)

sont fortement corrélés au nourrissage et à la récolte de proies.

- Le second axe (14,6 %) est caractérisé par un certain nombre d'items traduisant l'expression de la dominance sociale (DOM, RTR) et un fort niveau d'activité générale non spécifique sur le nid (MCN, AG). Certains sont d'ailleurs plus spécifiques du rang  $\alpha$  (DAK, WAG).

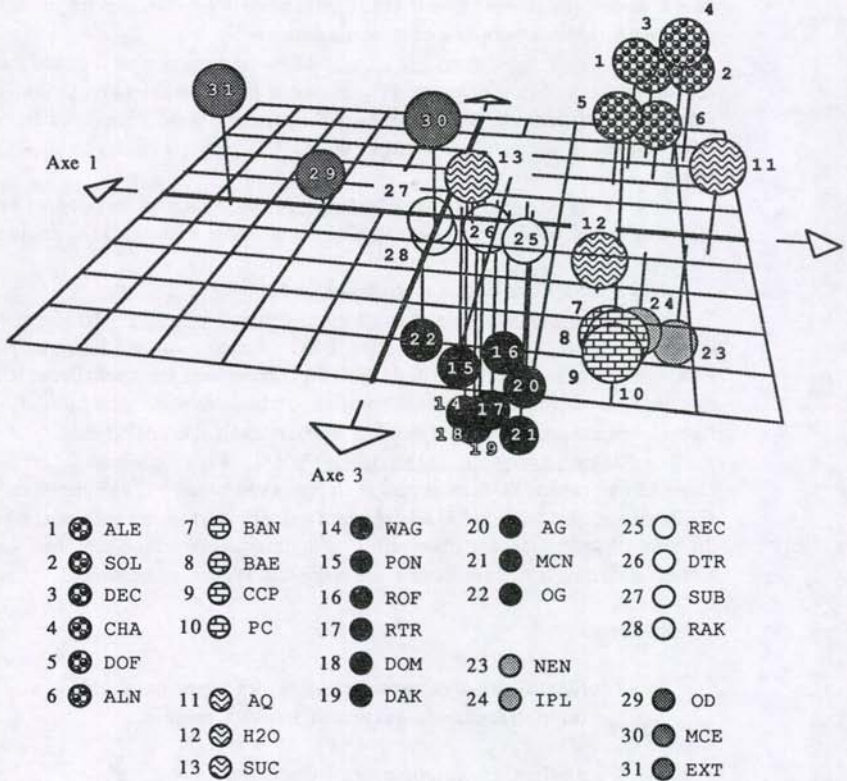


Fig. 1 : Analyse en composantes principales, projection des items comportementaux dans l'espace des axes 1-2 et 3 de l'ACP

Fig.1 : Principal component analysis, projection of behavioral items in space constituted by axes 1-2 and 3

- Le troisième axe (10,4 %) traduit fondamentalement l'activité bâtisseuse, récolte de carton (BAE, PC) et construction au nid (BAN, CCP), et l'oppose tendantiellement à l'activité alimentaire (CHA, SOL, DEC).

Les profils comportementaux individuels s'organisent donc selon 3 principaux axes de différenciation :

1. une intégration différentielle à la vie sociale active au sein de la colonie, essentiellement au travers des activités ayant trait à la récolte de proies et au nourrissage des larves,
2. une participation différenciée aux activités exprimant la dominance,
3. une spécialisation tendantielle vers l'une ou l'autre forme d'activité alimentaire ou bâtisseuse.

#### Classification ascendante hiérarchique.

En appliquant un algorithme de classification hiérarchique ascendante sur l'ensemble des profils individuels journaliers présentés par les individus de chaque colonie on a pu mettre en évidence 11 classes de profils comportementaux voisins. Ces 11 types de profils sont regroupés en 4 grandes formes principales d'appartenance. Nous avons représenté sur la figure 2, les 11 types de profils comportementaux mis en évidence dans l'espace constitué par les 3 premiers axes de l'ACP.

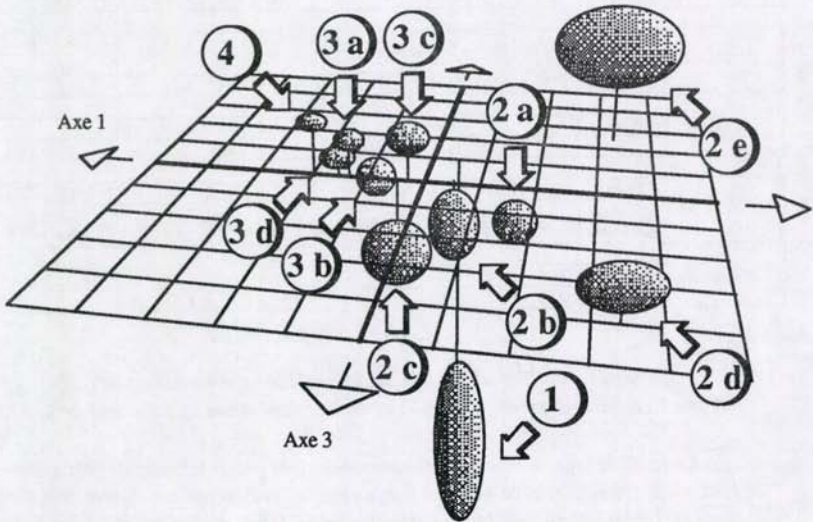


Fig. 2 : projection des grands types de profils comportementaux dans l'espace des individus constitué par les axes 1-2 et 3 de l'ACP

Fig. 2 : behavioural profiles in individual space of axes 1-2 and 3 of the PCA

Chaque type est matérialisé par un ellipsoïde d'inertie qui indique le degré de dispersion des profils individuels journaliers qui le constituent. Nous ne détaillerons pas ici chacun des profils (cf. THERAULAZ & coll. 1989c). Les récolteuses sont caractérisées par les profils 2e (chasse et alimentation), 2d (récolte de carton et construction) et 2a (récolte d'eau). L'individu  $\alpha$  est essentiellement caractérisé par le profil 1. Les individus non intégrés à la colonie étant quant à eux caractérisés par le profil 4.

## 2. Caractéristiques des futures récolteuses.

Nous avons recherché quelles étaient les caractéristiques des individus qui adopteront un des profils de récolteuse lorsque l'on procède à l'enlèvement des précédentes. Sur l'ensemble des 2 colonies étudiées 28 individus ont modifié leur profil en devenant récolteuses. Parmi ceux-ci 21 présentaient avant et / ou au moment de l'enlèvement des récolteuses un profil de type 2b, et 7 un profil de type 3c. Le tableau 1 présente la signification biologique de ces 2 types de profils.

PROFIL 3c	ITEMS	WAG	PON	ROF	DAK	DOM	RTR	AG	MCN	OG	NEN	IPL	REC
	Moyenne	0,18	0	0,14	0,21	0,62	0,73	2,45	2,23	1,41	2,46	7,61	0,25
	Ecart-type	1,08	0	0,39	0,5	1,27	1,06	2,56	2,04	2,26	1,69	5,7	0,6
PROFIL 2b	Moyenne	0,53	0,16	0,64	0,56	1,27	1,56	7,86	5,21	3,17	5,36	18,8	0,87
	Ecart-type	1,59	0,52	1,26	1,44	2,09	3,28	6,39	4,37	3,87	3,13	9,8	1,31
PROFIL 3c	ITEMS	AQ	CCP	PC	BAN	BAE		ALN	ALE	SOL	CHA	DEC	
	Moyenne	4,55	0,14	0,14	0,08	0,08		1,48	3,48	0,96	1,08	0,28	
	Ecart-type	3,31	0,56	0,61	0,37	0,37		1,84	4,51	1,16	1,35	0,56	
PROFIL 2b	Moyenne	3,45	0,06	0,06	0,22	0,11		2,98	0,96	1,19	0,38	0,23	
	Ecart-type	3,69	0,39	0,37	0,76	0,45		3,44	2,17	1,59	0,78	0,58	
PROFIL 3c	ITEMS	DTR	RAK	DOF	SUB		OD		SUC	H2O	MCE		EXT
	Moyenne	1,01	0,62	0,24	0,99		3,15		3,24	0,28	20,2		11,8
	Ecart-type	1,7	1,21	0,57	1,42		3,77		4,86	0,72	8,92		8,51
PROFIL 2b	Moyenne	2,05	1,98	0,45	1,82		2,97		4,29	0,23	4,15		3,36
	Ecart-type	2,55	3,45	1,25	2,56		3,89		8,53	0,62	4,43		5,85

Tableau 1 : signification biologique des profils comportementaux 3c et 2b

Table 1 : behavioral profiles 3c and 2b in terms of their means and standard deviation

Le profil de type 2b est caractérisé essentiellement par un fort taux de contacts avec le couvain larvaire (plus de 40 % du temps passé au nid), significativement plus élevé que celui présenté par l'ensemble des autres types, à l'exception des récolteuses. Les individus qui présentent ce profil ont aussi un niveau d'activité générale au nid élevé et participent à l'alimentation des larves en réceptionnant les proies apportées par les récolteuses.

Le profil de type 3c caractérise des individus moins présents sur le nid, mais possédant de la même façon un fort taux de contacts avec le couvain larvaire (significativement plus que les types 3b, 3d, 3a et 4). Par contre ces individus passent les 2/3 de leur activité hors du nid, essentiellement en volant et marchant. Ils présentent en outre un début d'activité de récolte et de nourrissage des larves au nid.

Ainsi les individus qui présentent l'un de ces 2 types de profils sont-ils plus aptes à réagir et à modifier leur comportement, lorsque les récolteuses sont enlevées. Nous avons recherché en outre si le statut hiérarchique ou l'âge pouvait intervenir comme facteur dans l'évolution vers un profil de récolteuse.

### 3. Caractéristiques des individus lors de l'adoption d'un profil de récolteuse (type 2a, 2d ou 2e).

L'âge n'est pas un facteur limitant de l'évolution du comportement vers un profil de récolteuse. En effet, l'expérience montre que la distribution des âges varie de 5 à 75 jours au moment où les individus adoptent l'un des 3 profils 2a, 2d et 2e. La durée de vie moyenne des individus que l'on considère comme ouvrières étant de 100 jours, des individus relativement âgés peuvent donc assumer un rôle de récolteuse lorsque la situation l'exige. D'autre part le rang hiérarchique qu'ont les individus au moment où ils deviennent récolteurs s'étage lui aussi, essentiellement du rang 2 au rang 11, avec un maximum pour les rangs 4 et 6. L'individu  $\alpha$  et les individus situés en bas de la hiérarchie, essentiellement des nouveaux nés, ne participent pas à la réorganisation de la colonie.

### Discussion

Nous avons montré lors de précédentes études (THERAULAZ & coll. 1989a, 1989c), que le rang hiérarchique détermine en grande partie l'intégration différentielle à la colonie et singularise l'individu  $\alpha$  dans un rôle reproducteur. Le caractère différenciateur de la hiérarchie n'agit cependant de manière très nette que par paliers successifs de rangs. Parmi les individus intégrés à la colonie, les individus situés vers le haut de la hiérarchie (rangs 2 à 7) restent sur le gâteau cellulaire, en contact fréquent avec le couvain larvaire. C'est parmi eux qu'apparaissent les sujets assurant la plus grande partie du travail social. Nous montrons ici, que l'évolution du profil comportemental individuel vers les activités de récolte dépend essentiellement du type de profil que présentent les individus au moment où disparaissent les récolteuses. Le profil comportemental individuel fluctuant dans le temps, seuls les individus ayant un accès privilégié au couvain larvaire s'orientent vers la récolte lorsque l'apport en proies fait défaut. Ce faisant ils participent à la régulation de l'état de satiété du couvain larvaire qui, moins stimulant, stoppe alors la réorganisation des profils comportementaux d'autres individus vers les activités de récolte, selon un mécanisme de rétroaction négative qui a été décrit par ailleurs chez *Polistes metricus* (DEW & MICHENER 1981). Cela explique



que seuls quelques individus, généralement 2 ou 3 suffisent dans les conditions de laboratoire où l'abondance des proies n'est pas un facteur limitant, à assurer l'approvisionnement de la colonie. L'aspect singulier du comportement de la reine a conduit certains auteurs à considérer celle-ci comme le coordinateur central de l'activité de la colonie (REEVE & GAMBOA 1987). La reine exercerait un contrôle direct de l'activité de récolte des ouvrières à travers des changements de son propre niveau d'activité (REEVE & GAMBOA 1983). Nous montrons ici que la structuration des activités individuelles dans une colonie s'effectue plutôt de manière distribuée, et résulte de l'intégration de plusieurs facteurs (âge, interactions hiérarchiques, degré de satiété du couvain) qui concourent à singulariser chacune des trajectoires individuelles. Le maintien de l'organisation interne d'une colonie est donc basée sur l'interaction dynamique des différents individus entre eux et sur leur interaction différentielle avec l'espace local.

### Références

- DEW H.E. 1983. - Division of labour and queen influence in laboratory colonies of *Polistes metricus* (Hymenoptera : Vespidae). *Z. Tierpsych.*, 61 , 127-140.
- DEW H.E. and MICHENER C.D. 1981. - Division of labor among workers of *Polistes metricus* (Hymenoptera : Vespidae) : Laboratory foraging activities. *Ins. Soc.*, 28 , 87-101.
- REEVE H.K. and GAMBOA G.J. 1983. - Colony activity integration in primitively eusocial wasps : the rôle of the queen (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera : Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 13 , 63-74.
- REEVE H.K. and GAMBOA G.J. 1987. - Queen regulation of worker foraging in paper wasps : a social feed-back control system. *Behaviour*, 102 , 147-167.
- THERAULAZ G., PRATTE M. and GERVET J. 1989a. - Effects of removal of  $\alpha$ -individuals from a *Polistes dominulus* Christ wasp society : changes in behavioral patterns resulting from hierarchical changes. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 5 , 169-179.
- THERAULAZ G., PRATTE M. and GERVET J. 1989b. - Behavioural profiles in *Polistes dominulus* (Christ) wasp societies : a quantitative study. *Behaviour* (in press).
- THERAULAZ G., PRATTE M., THON B., SEMENOFF S. and GERVET J. 1989c. - Dynamic of social organization in the primitively eusocial wasp *Polistes dominulus* (Christ). (soumis à *Ethology*).