

LA FLEXIBILITE DE LA CASTE CHEZ LES FEMELLES DE *POLISTES DOMINULUS* (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

Françoise MEAD & Danielle GABOURIAUT

CNRS-Ethologie, 31 Chemin Joseph-Aiguier, F-13402 Marseille Cédex 09

Résumé: Les premières descendantes de colonies, parmi lesquelles on trouve les ouvrières, furent séparées de la reine et du nid 20 ou 30 jours après la date de la première émergence. Nous avons analysé chez ces femelles leur capacité à initier une fondation : - dans les jours qui suivent la séparation d'avec la reine et le nid ; - 2 et 4 mois plus tard ; - l'année suivante, après hivernage. La flexibilité de la caste que nous mettons en évidence chez *Polistes dominulus* est discutée dans le cadre des données biologiques de cette espèce.

Mots-clés: *Polistes*, fondation, flexibilité de la caste.

Abstract: Caste flexibility in *Polistes dominulus* females (Hymenoptera, Vespidae).

The first colonies'female offsprings, which included workers, were separated from the queen and the nest 20 or 30 days after the date of the first emergence. We analysed the ability of these females to initiate a colony founding : - within the some days following the separation ; - 2 or 4 months later ; - the following year, after wintering. The caste flexibility observed in *Polistes dominulus* is discussed in the light of the biological data on this species.

Key words: *Polistes*, colony founding, caste flexibility.

INTRODUCTION

Chez les *Polistes*, comme chez la plupart des Guêpes sociales primitives (JEANNE, 1980) il n'y a pas de différences morphologiques entre les reines et les ouvrières. Seuls des critères biologiques et comportementaux permettent de distinguer les deux types de femelles. Les ouvrières qui, très majoritairement émergent en début de colonie, sont caractérisées par une durée de vie généralement courte, mourant soit en fin de saison, soit au cours de l'hiver. Les futures reines apparaissent pour la plupart d'entre elles en fin de colonie. Elles se distinguent des ouvrières en ce qu'elles ne participent pas, ou très peu, aux tâches sociales et ont une durée de vie beaucoup plus longue, puisqu'elles passent l'hiver et fondent au printemps suivant. Physiologiquement, ces femelles sont caractérisées par des ovaires en état de diapause (PRATTE *et al.*, 1982) et par l'abondance des corps gras (EICKWORT, 1969). Chez les espèces sociales qui ne présentent pas de castes morphologiquement distinctes, on a pu en fait constater une certaine flexibilité dans les fonctions - ouvrière ou reproductrice - présentées par les femelles. Dès 1948, PARDI indiquait que dans les fondations polygynes de *Polistes dominulus*, une seule femelle - la dominante - devenait la pondreuse principale et parfois même la seule pondreuse, les autres fondatrices se comportant comme des ouvrières en effectuant les activités de récolte. De même, sur des nids en phase de post-émergence, on a pu observer que la mort prématurée d'une fondatrice - ou son retrait expérimental - fait apparaître parmi les descendantes une reine de substitution, qui commence à pondre des oeufs dans les quelques jours qui suivent la disparition de la reine. Chez les guêpes *Polistines*, des *potential queens* ont ainsi été

observées chez *P. dominulus* (PARDI, 1948), *P. exclamans* (STRASSMANN, 1981), plusieurs espèces du genre *Ropalidia* (GADAGKAR, 1980 ; GADAGKAR et JOSHI, 1983, 1984 ; STRASSMANN et MEYER, 1883) ainsi que dans le genre *Mischocyttarus* (LITTE, 1979). Chez *P. exclamans* (STRASSMANN, 1981), et *Ropalidia fasciata* (ITO et YAMANE, 1985) on a pu montrer que les femelles de la première couvée qui fondent des nids satellites ont pu être fécondées par des mâles apparus précocement dans la colonie.

Chez *P. dominulus*, on connaît très peu de choses sur les capacités de fondation des premières descendantes des colonies. Dans les conditions naturelles de développement des colonies, nous avons pu observer qu'un certain nombre d'ouvrières quittent la colonie précocement, après un séjour sur le nid variant selon les individus entre 4 et 20 jours. Nous avons pu constater que la disparition d'une ouvrière ne correspond pas obligatoirement à une disparition par mortalité. Que deviennent donc ces femelles qui quittent la colonie précocement ? Le travail présenté ici propose d'étudier au laboratoire les capacités de fondation immédiates ou différées des premières descendantes de colonies, après une séparation de la reine et du nid qui est intervenue 20 à 30 jours après la date de première émergence.

MATERIEL ET METHODES

Les colonies de *P. dominulus* utilisées pour notre expérimentation ont été fondées au laboratoire à partir de femelles récoltées dans la région marseillaise au cours de l'hiver. Dans cette région, les fondations débutent le plus généralement vers la mi-avril. Mais en condition de laboratoire, il est possible d'avancer de deux mois la date de fondation (PRATTE *et al.*, 1984).

Expérimentations. La capacité de fondation des premières descendantes de colonies développées en laboratoire fut étudiée de la façon suivante :

Capacité de fondation "immédiate", après une séparation d'avec la reine et le nid intervenue 21 à 24 jours après la première émergence. Le temps de présence des femelles au sein des colonies a varié selon les individus entre 1 et 24 jours.

Deux lots de colonies furent utilisés pour cette expérimentation :

- 11 colonies (lot I) fondées les 10-12 février (polygynes à la fondation, rendues monogynes dès le début de la phase de post-émergence) eurent leur première émergence entre le 11 et le 27 mars ; pour ces colonies, le retrait de la reine et du nid intervint entre le 1er et le 17 avril ;

- 5 colonies (lot II) fondées plus tardivement les 14-15 avril (4 colonies) et le 14 mai (1 colonie) eurent leur première émergence respectivement les 15-18 mai et le 13 juin ; pour ces colonies, le retrait de la reine et du nid intervint respectivement les 5-9 juin et le 6 juillet.

Au retrait des reines et des nids, les descendantes émergées au cours des deux premières décades de la phase de post-émergence furent placées dans des cages à fondation (24x18x16cm) à raison de 10 femelles environ par cage (les dix originaires de la même colonie). Dès qu'une femelle eut fondé un nid (2 cellules ou plus), elle fut retirée de la cage avec son nid. Quand deux femelles se sont associées pour fonder, elles ont été considérées comme fondatrices, dans la mesure où elles avaient toutes deux récolté du carton et initié le pédicelle. Au bout de 10 à 15 jours, les femelles furent placées dans des cagettes de 18x12x7cm, à l'extérieur sous abri et sans possibilité de construire.

Capacité de fondation "différée", l'année même de l'émergence : une première mise en fondation deux mois après le retrait du nid eut lieu pour les femelles des lots I et II (soit respectivement en juin et août) ; une deuxième mise en fondation eut lieu, pour le lot I seulement, 2 mois plus tard (en août), soit 4 mois après la séparation. Dans l'intervalle séparant les deux tests, les femelles furent à nouveau placées en cagette, à l'extérieur sous abri.

Capacité de fondation l'année suivante, après hivernage. Cinq autres colonies (lot III) fondées entre le 31 mai et le 3 juillet furent utilisées pour cette expérimentation. A l'issue du premier mois d'émergence, les descendantes furent séparées de la colonie et de la reine et placées dans 5 cagettes disposées à l'extérieur sous abri et ce, pendant tout le reste

de la saison et durant l'hiver. A l'issue de l'hivernage (avril-mai), les survivantes furent testées pour leur capacité à fonder un nid.

Observations comportementales. Pendant leur séjour au sein des colonies, les femelles furent observées presque tous les jours, deux heures durant, de façon à déterminer parmi celles-ci les ouvrières et les non ouvrières.

Conditions d'élevage. Les cages furent placées dans un local soumis aux conditions naturelles d'éclairage. Un éclairage supplémentaire par lampes a assuré, pendant 12 heures par jour, une température de 35-40°C. A l'extinction des lampes, la température est descendue à 20-25°C.

RESULTATS

Capacité de fondation "immédiate" des premières descendantes des colonies après la séparation de la reine et du nid.

Après leur séparation de la reine et du nid (intervenue au 21-24ème jour de la phase de post-émergence) toutes les femelles furent testées pour leur aptitude à fonder immédiatement un nid. Le tableau I donne les résultats obtenus avec les colonies précoces du lot I et avec les colonies tardives du lot II.

	Caractéristiques des colonies au retrait du nid				Fondation "immédiate"		
	Colonies	Nb cellules	Nb femelles	Nb ouvrières	Nb non ouvrières	Parmi les ouvrières	Parmi les non ouvrières
Lot I (N=11)	1	73	20	2	18	-	-
	2	104	21	8	13	-	-
	4	55	17	4	13	-	-
	5	58	21	3	18	-	-
	6	96	10	6	4	-	-
	7	94	16	3	13	-	-
	8	62	14	6	8	-	-
	9	88	17	6	11	5	1
	10	45	13	-	13	-	-
	11	37	10	-	10	-	-
	12	95	19	2	17	-	-
	Lot II (N=5)	21	128	14	14	0	8
23		80	14	7	7	.*	-
25		119	24	18	6	2	-
26		128	24	16	8	16	2
28		186	19	15	4	12	2

* 3 ouvrières sont mortes accidentellement par défaut de sucre.

Tableau I. Capacité de fondation "immédiate", après la séparation des reines et des nids, chez les premières descendantes de colonies. Lot I : colonies fondées en février. Lot II : colonies plus tardives fondées en avril ou mai.

Table I. Ability of the colonies' first offspring to found a colony immediately after being separated from nests and queens. Set I : colonies founded in February. Set II : late colonies founded in April or May.

La comparaison des résultats obtenus fait apparaître une différence sensible entre les deux lots. Sur les 11 colonies du lot I mises en expérimentation, une seule (colonie 9) a permis d'obtenir des fondations avec les descendantes ; et dans cette colonie, sur les 6 fondations obtenues, 5 furent le fait d'ouvrières et 1 d'une femelle non ouvrière. Par contre dans le lot II, on observe que dans 4 colonies sur les 5 mises en expérimentation, des

femelles furent capables d'initier une fondation. Comme dans le cas précédent, il apparaît que les fondations sont initiées dans la très grande majorité des cas (38 sur 42) par des ouvrières. Cependant la proportion d'ouvrières capables d'initier un nid a varié largement d'une colonie à l'autre.

L'examen comparé dans les deux lots de quelques caractéristiques des colonies (nombre de cellules, nombre de femelles émergées, nombre d'ouvrières) fait apparaître deux points : la proportion d'ouvrières au sein des colonies fut en moyenne 3 fois plus faible dans les colonies du lot I (0,22) que dans celles du lot II (0,74) ; la taille des nids y fut aussi beaucoup plus faible, atteignant en moyenne 73 cellules dans le lot I contre 128 dans le lot II, l'accroissement après la 1ère émergence étant pratiquement nul dans le lot I, alors que dans le lot II, les nids se sont accrus de 20 à 30 cellules.

Les différences apparues entre les deux lots dans la capacité de fondation des femelles sont vraisemblablement liées aux caractéristiques des colonies qui, rappelons-le, se sont développées à deux périodes distinctes de l'année, les unes au début du printemps, les autres deux mois plus tard.

Capacité de fondation "différée" l'année même de l'émergence.

Nos résultats montrent qu'il est possible d'obtenir des fondations l'année même de l'émergence : un petit nombre de femelles ont été capables d'initier une fondation 2 mois ou 4 mois après la séparation du nid (tableau II). Contrairement au cas des fondations qui suivent immédiatement le retrait du nid, les fondations obtenues furent cette fois aussi bien le fait d'ouvrières que de non ouvrières.

Colonies	1ère fondation "différée"				2ème fondation "différée"		
	Nb femelles	Parmi les		Nb femelles	Parmi les		
		ouvrières	non ouvrières		ouvrières	non ouvrières	
Lot I (N=11)	1	17	1	-	16	-	-
	2	21	-	-	19	1	1
	4	17	-	-	15	-	-
	5	19	-	-	17	-	-
	6	10	-	-	9	-	-
	7	16	-	-	16	-	-
	8	14	1	-	14	-	-
	9	17	-	-	17	-	-
	10	13	-	1	13	-	-
	11	10	-	-	9	-	-
	12	19	-	2	17	-	1
Lot II (N=4)	21	11	-	-			
	23	10	-	-			
	25	20	-	-			
	26	17	1	-			

Tableau II. Capacité de fondation des premières descendantes de colonies (lots I et II) 2 mois (1ère fondation "différée") et 4 mois (2ème fondation "différée") après la séparation du nid.

Table II. Ability of the first colonies' offspring (Set I and II) to found a colony 2 months (1st "delayed foundation") and 4 months (2nd "delayed foundation") after being separated from the nest.

Capacité de fondation l'année suivante, après hivernage.

La capacité des premières descendantes de colonies à survivre à l'hivernage puis à fonder (lot III) fut analysée en fonction du temps que les femelles avaient passé au sein des colonies (1-10 jours, 10-20 jours, 20-30 jours) et en fonction de la catégorie sociale -

ouvrière ou non ouvrière - à laquelle elles ont appartenu (tableau III).

	Femelles		Ouvrières			Non ouvrières		
	Nb	Temps passé dans colonies	Nb	survie	fondations	Nb	survie	fondations
Lot III	24	1-10 jours	11	9	(9)	13	13	(13)
	21	10-20 jours	12	9	(7)	9	7	(6)
	32	20-30 jours	20	6	(5)	12	10	(7)

Tableau III. *Survie à l'hivernage et fondation chez les descendantes du premier mois d'émergence, en fonction du temps passé au sein des colonies.*

Table III. *Survival from wintering and colony founding among the offspring which emerged during the 1st month, in terms of time spent in the colonies.*

Les résultats montrent que, dans la mesure où les femelles ont survécu à l'hivernage, l'aptitude à fonder n'a pas différencié entre les femelles quel que soit le temps passé dans la colonie ou la catégorie sociale (dans les conditions d'hivernage du lot étudié, le taux de fondations parmi les survivantes fut en moyenne de 83%). C'est seulement dans la survie à l'hivernage que des différences peuvent apparaître entre femelles, la survie pouvant dépendre, selon la catégorie sociale, du temps passé au sein de la colonie : chez les ouvrières une baisse significative de la survie est apparue lorsque le séjour au sein des colonies a dépassé 20 jours ($P < .02$; test du χ^2).

DISCUSSION

Les expérimentations présentées ici montrent que chez *Polistes dominulus*, des femelles qui furent ouvrières au cours des 20 ou 30 premiers jours de la phase de post-émergence purent, après leur séparation du nid et de la reine, développer une fonction reproductrice et initier un nid, soit dans les quelques jours qui ont suivi le retrait du nid, soit 2 ou 4 mois plus tard, soit encore l'année suivante après l'hivernage.

On connaît depuis longtemps les capacités reproductrices des ouvrières, lorsque les colonies deviennent orphelines ou, en fin de saison, lorsque les femelles ne sont plus soumises à l'action inhibitrice de la reine et pondent alors dans le nid natal des oeufs non fécondés qui donneront des mâles. Plusieurs auteurs dont KHALIFA (1953) pour *P. dominulus* et MAKINO (1989) pour *P. riparius* ont fait état par ailleurs de la capacité des ouvrières à reconstruire un nouveau nid lorsque celui-ci a été détruit. Notre expérimentation de mise en fondation immédiate des premières descendantes de colonies après retrait de la reine et du nid a permis de tester chez toutes les femelles leur capacité à fonder et de préciser les conditions de telles fondations. Nous avons montré que seules les ouvrières furent capables d'initier une fondation dans les quelques jours qui ont suivi le retrait des nids. La capacité de fondation des ouvrières s'est montrée cependant variable d'une colonie à l'autre : d'une part une différence est apparue entre les ouvrières issues de colonies fondées précocement et les ouvrières de colonies fondées plus tardivement ; d'autre part des différences sont apparues entre ouvrières au sein d'un même lot. La capacité de fondation des ouvrières a pu dépendre non seulement des conditions d'éclaircissement et de température auxquelles les nids ont été soumis mais aussi de la quantité de travail qu'elles ont effectué ou encore des relations de dominance-subordination qu'elles ont pu développer avec la reine ou entre elles. L'absence de fondation immédiate chez la plupart des femelles non ouvrières est en accord avec les résultats d'une étude physiologique effectuée par PRATTE *et al.* (1982) qui ont montré que ces femelles entraient en diapause ovarienne.

Concernant les capacités de fondation des femelles 2 ou 4 mois après leur séparation de la reine et du nid, quelques femelles se sont montrées aptes à initier une fondation. Ces fondations "différées" ont pu être obtenues tant parmi les ouvrières que parmi les non ouvrières. Dans nos régions tempérées la période de reproduction des *Polistes* qui est relativement courte (avril-septembre), ne permet pas le développement de fondations

tardives ; il en est différemment dans les régions situées plus au sud où la période de reproduction s'étale davantage (février à novembre) offrant aux premières descendantes, qui quitteraient précocement la colonie, la possibilité de fonder leur propre nid. En outre la récolte par KHALIFA (1953) au Caire de femelles tout à fait matures en juin-juillet renforce la possibilité d'une deuxième reproduction par les descendantes de l'année.

Enfin notre expérimentation montre que les premières descendantes de colonies ont la possibilité de survivre et de fonder l'année suivante, dans la mesure où elles n'ont pas été ouvrières ou, si elles l'ont été, ne sont pas restées trop longtemps sur le nid. Ces résultats sont intéressants à analyser dans le cadre des observations en conditions naturelles dans la région de Marseille : les femelles - ouvrières ou non ouvrières - qui quittent la colonie après un séjour sur le nid inférieur à 20 jours auraient la possibilité de se reproduire l'année suivante.

L'ensemble de ces résultats témoigne d'une flexibilité de la caste chez *Polistes dominulus*. La production par les colonies d'individus qui ne sont pas définitivement liés à une caste constitue une stratégie avantageuse permettant à la colonie de répondre à de multiples aléas survenant dans l'environnement. Ainsi dans le cas d'une fin précoce des colonies, ou encore d'une destruction du couvain, des ouvrières auront encore la possibilité de devenir fondatrices, conservant ainsi le potentiel reproducteur des colonies.

REFERENCES

- EICKWORT, K., 1969. Separation of the castes of *Polistes exclamans* and notes on its biology (Hymenoptera : Vespidae). *Ins. Soc.* 16 : 67-72.
- GADAGKAR, R., 1980. Dominance hierarchy and division of labour in the social wasp, *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera : Vespidae). *Curr. Sci.* 49 : 772-775.
- GADAGKAR, R., et N.V. JOSHI, 1983. Quantitative ethology of social wasps : time-activity budgets and caste differentiation in *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera : Vespidae). *Anim. Behav.* 31 : 26-31.
- GADAGKAR, R., et N.V. JOSHI, 1984. Social organization in the Indian wasp *Ropalidia cyathiformis* (Fab.) (Hymenoptera : Vespidae). *Z. Tierpsychol.* 64 : 15-32.
- ITO, Y., et SK. YAMANE, 1985. Early male production in a subtropical paper wasp *Ropalidia fasciata* (Hymenoptera : Vespidae). *Ins. Soc.* 32 : 403-410.
- JEANNE, R.L., 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. *Ann. Rev. Entomol.* 25 : 371-396.
- KHALIFA, A., 1953. Biological observations on *Polistes gallicus* L. and *Polistes foederata* Koch, with special reference to stylopization. *Bull. Soc. Fouad. 1er Entom.* 37 : 371-404.
- LITTE, M., 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona : Social and nesting biology of a Polistine wasp. *Z. Tierpsychol.* 50 : 282-312.
- MAKINO, S., 1989. Usurpation and nest rebuilding in *Polistes riparius* : two ways to reproduce after the loss of the original nest (Hymenoptera : Vespidae). *Ins. Soc.* 36 : 116-128.
- PARDI, L., 1948. Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiol. Zool.* 21 : 1-13.
- PRATTE, M., C. STRAMBI, J. GERVET, et A. STRAMBI, 1982. Paramètres physiologiques et éthologiques dans un guêpier de *Polistes gallicus* L. *Ins. Soc.* 29 : 383-401.
- PRATTE, M., J. GERVET, et S. SEMENOFF T.C., 1984. L'évolution de la production de descendance dans le guêpier de Poliste (*Polistes gallicus* L.). *Ins. Soc.* 31 : 34-50.
- STRASSMANN, J.E., 1981. Evolutionary implications of early males and satellite nest production in *Polistes exclamans* colony cycles. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8 : 55-64.
- STRASSMANN, J.E., et D.C. MEYER, 1983. Gerontocracy in the social wasp, *Polistes exclamans*. *Anim. Behav.* 31 : 431-438.