

LA RECONNAISSANCE DE SON ŒUF PAR LA FEMELLE DE GUÊPE POLISTE EN SOCIÉTÉ POLYGYNE

Jacques GERVET et Michel PRATTE

*Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale, CNRS - UMR 5550,
Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse cedex 4, France*

Résumé : La société polygyne de Poliste est caractérisée par l'existence d'une oophagie différentielle, selon laquelle l'individu dominant détruit les œufs pondus par les autres femelles et ne respecte que les siens propres. Ce comportement implique une discrimination entre diverses catégories d'œufs selon leur origine génétique. Plusieurs mécanismes concourent à ce respect préférentiel : certains seraient liés à des traits olfactifs présents sur l'œuf frais. Mais on montre que des mécanismes plus indirects interviennent aussi, liés notamment au territoire de ponte : la guêpe tend à considérer comme référence la catégorie d'œuf qu'elle retrouve aussitôt après la ponte dans la cellule où elle vient de pondre.

Mots-clés : *Polistes dominulus*, polygynie, reconnaissance, oophagie

Summary : Recognition of their eggs by females of Polistes wasps in polygynous colonies

Polygynous societies in Polistes wasps are characterised by the differential oophagy, by which the dominant female eats the eggs laid by others females, and only spares its own eggs. This behaviour implies that the female can discriminate between various egg categories, according to their genetic origin. Several mechanisms are involved in this preferential egg eating. One of them is linked to olfactive characteristics of the newly laid eggs. But we showed that indirect mechanisms are also involved, more particularly linked to the laying area. The wasp tends to take as a reference the egg category that it can inspect just after the oviposition, in the cell where it laid.

Keys-words : *Polistes dominulus*, polygyny, recognition, oophagy

INTRODUCTION

La spécialisation de l'individu dominant comme seul reproducteur, dans la société polygyne de Poliste (Pardi, 1942), tient pour une part à une influence inhibitrice exercée sur les subordonnées (Deleurance, 1946) ; mais l'élément le plus décisif, et le plus rapidement apparu après la fixation des relations de dominance est l'exercice d'une oophagie différentielle (Deleurance, 1950) par laquelle l'individu dominant, et lui seul, détruit les œufs qu'il n'a pas pondus lui-même. Ce comportement implique une capacité à discerner entre catégories d'œufs selon leur origine et se rapproche en cela d'une préférence de parentèle. Il a été montré qu'un extrait de la glande de Dufour placé sur un œuf peut orienter le comportement oophagique (Downing, 1991). L'œuf serait marqué dans les voies génitales de la mère par le produit glandulaire déversé dans le vagin (Landolt & Akre, 1979).

Mais repérer un indice discriminant dans un comportement établi ne suffit pas pour expliquer comment apparaît la préférence correspondante. Ainsi, les guêpes Polistes

préfèrent s'associer avec des soeurs plutôt qu'avec des nièces. Ce choix a une base olfactive, la composition phéromonale variant au sein de l'espèce. La préférence pour les apparentés se fixe peu après l'émergence par imprégnation à l'odeur du nid (Gamboa, 1988, 1996; Gamboa et al., 1986a, 1986b), odeur pour une part due aux sécrétions de la glande de Dufour de la mère (Downing, 1991; Dani et al., 1996), mais aussi aux conditions d'environnement, et notamment à la nourriture utilisée par la colonie (Gamboa, 1996). La reconnaissance des compagnes de nid passe donc par une phase d'apprentissage.

L'oophagie différentielle recouvre une catégorisation opposant les œufs de la pondeuse à tous les autres. Comment l'assignation catégorielle des diverses variantes olfactives rencontrées est-elle réalisée? Assez souvent la femelle dominante détruit ses premiers œufs. Cette auto-oophagie initiale est très provisoire. Notre hypothèse générale était donc que la guêpe apprend l'odeur de son œuf lors de la palpation qu'elle effectue aussitôt après la ponte. Pour éprouver cette hypothèse, et repérer les conditions de cet apprentissage, on a modifié les conditions de cette palpation initiale et examiné les modalités consécutives de l'oophagie différentielle.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Toutes les expériences sont réalisées en laboratoire sur des sociétés digynes de *Polistes dominulus*. Pour éviter l'apparition d'une oophagie nutritionnelle qui masquerait l'oophagie différentielle, on détruit toutes les larves sitôt écloses. Chaque jour, l'observation dure huit heures et durant seize heures les guêpes sont à l'obscurité, le nid vide étant maintenu à 8° C. Lorsque une guêpe dominante pond, un nid différent est placé contre ses antennes. En sortant de l'alvéole, après la ponte, la guêpe grimpe sur cet autre nid, qui est remis à la place du nid où elle a pondu. L'œuf qui vient d'être pondu est alors enlevé avant que ne sèche la substance qui le fixe au nid. Il est ensuite remplacé dans un nid, selon diverses procédures, et fixé par une gouttelette de colle. Un contrôle préalable a montré que la colle ne déclenche pas d'oophagie. Par contre, les colles disponibles affectent la survie de l'œuf et l'on n'a guère pu examiner que la réaction envers des œufs de moins de trois jours. Cinq interventions différentes ont été réalisées, portant sur l'origine de l'œuf rencontré, les conditions de la rencontre et l'état de la femelle oophagique. Leur détail est indiqué en même temps que l'exposé des résultats obtenus.

RÉSULTATS

1. Effet de l'emplacement de l'œuf

L'hypothèse est que la guêpe reconnaîtrait la cellule où elle vient de pondre et non les caractéristiques olfactives propres de l'œuf qui y est déposé. S'il en est ainsi l'œuf de la guêpe doit être traité en œuf étranger lorsque il est changé de cellule. Pour éviter l'influence éventuelle d'une prise de connaissance préalable, l'essai est réalisé sur deux colonies digynes dont les dominantes n'ont jamais palpé leurs œufs avant la mise en expérience. Au cours de celle-ci, un œuf de la dominante sur trois est laissé en place et les deux autres sont enlevés sitôt pondus et recollés dans une cellule différente. Le nid est alors rendu à la colonie étudiée et l'on examine le comportement de la guêpe dominante. Le tableau 1 regroupe les résultats des deux colonies en un échantillon unique. Le résultat est clair : la guêpe a détruit un seul œuf laissé sur place mais détruit les œufs déplacés aussi intensément que des œufs pondus par la guêpe subordonnée. On note que le pourcentage de destruction d'œufs "déplacés" augmente de la phase 1 à la phase 2, mais même pour la phase 1 seule, la différence entre les destructions d'œufs "étrangers" et œufs "déplacés" n'est pas significative (χ^2 avec correction de Yates = 3,06; N.S.). L'emplacement de l'œuf intervient donc dans le réglage oophagique et la cellule qui vient d'être garnie jouit d'un statut particulier à cet égard.

Phase	Durée en jours	Œufs "étrangers"		Œufs "déplacés"		Œufs "laissés"	
		n	% Oo	n	% Oo	n	% Oo
1	10	19	68	31	39	30	3
2	10	22	59	35	57	9	0

Tableau 1. Effet d'un déplacement d'œufs sur l'oophagie (2 colonies digynes). n : nombre total d'œufs rencontrés; % Oo : pourcentage des œufs détruits par oophagie. L'expérience se poursuit durant deux périodes successives de dix jours. Les œufs "étrangers" sont des œufs pondus par la subordonnée; les œufs "déplacés" sont des œufs de la dominante, changés expérimentalement de cellule; les œufs "laissés" sont des œufs de la dominante qui servent de témoins (seule la palpation des œufs par la pondreuse est différée de quelques minutes)

Table 1. Effect of eggs displacement on oophagy by the dominant female (2 digynic colonies). n : total number of eggs encountered; % Oo : percentage of eaten eggs. The experiment was run for two successive 10-day periods. "Œufs étrangers" : eggs laid by the subordinate wasp. "Œufs déplacés" : eggs laid by the dominant and displaced to other cells. "Œufs laissés" : control eggs laid by the dominant and remained in the cell they were laid; the egg antennation was only delayed for a few minutes.

2. Introduction d'œufs "pilotes"

S'il en est ainsi, l'introduction régulière d'un œuf étranger dans la cellule où la guêpe vient de pondre doit lui communiquer un rôle dans le pilotage du comportement oophagique. La seconde expérience consiste donc, aussitôt après la ponte, à enlever l'œuf et à le remplacer systématiquement par celui d'une autre femelle, dit œuf "pilote". On note les réactions oophagiques envers cet œuf "pilote" et les autres œufs dits "étrangers", c'est à dire les œufs d'une autre guêpe laissés dans la cellule où ils ont été pondus. Si l'emplacement de l'œuf représente l'élément décisif de la différenciation oophagique, un œuf "pilote" doit être systématiquement respecté.

Phase	Durée en jours	Œufs "étrangers"		Œufs "déplacés"		Œufs introduits		Œufs remis ou laissés	
		n	% Oo	n	% Oo	n	% Oo	n	% Oo
1	15	121	91			195	26		
2	10	166	78	95	32	29	3		
3	10	80	75					73	15
4	5	20	80					26	4

Tableau 2. Effet de l'introduction d'œufs "pilotes" sur l'oophagie (5 colonies digynes). Un œuf "pilote" est un œuf mis systématiquement à la place d'un œuf qui vient d'être pondu, avant même que celui-ci ait pu être palpé. Voir le texte pour la description des phases.

Table 2. Effect of the introduction of "pilot" eggs on the oophagy (5 digynic colonies). A "pilot" egg is an egg put systematically at the place of the egg which has been just laid. See text for description of stages.

L'expérience, réalisée sur cinq sociétés digynes, comporte quatre étapes :

- durant la phase 1 (15 jours) un œuf pondu sur une autre colonie sert d'œuf

"pilote", l'œuf de la guêpe oophagique étant détruit ;

- durant la phase 2 (10 jours) on garde le même œuf "pilote" et l'œuf de la guêpe oophagique est remplacé dans une cellule différente de celle où il a été pondu ;

- durant la phase 3 (10 jours) l'œuf de la guêpe oophagique sert d'œuf "pilote" : pour des raisons de symétrie avec la phase précédente il est enlevé après la ponte et aussitôt recollé à la même place ;

- durant la phase 4 (5 jours) l'œuf de la guêpe oophagique est laissé en place, et on se contente de différer la palpation antennaire de cinq minutes sans introduire d'œuf pilote étranger.

Le tableau 2 montre que tout œuf placé dans la cellule où la guêpe oophagique vient de pondre a tendance à être respecté ("œufs introduits"). Mais l'origine de l'œuf n'est pas pourtant totalement sans effet : l'oophagie est moins forte quand c'est l'œuf de la guêpe oophagique elle-même qui est utilisé en œuf "pilote" (phase 3). Cet œuf semble donc malgré tout posséder une qualité spécifique.

3. Utilisation simultanée de deux types d'œufs "pilotes"

Une variante, réalisée sur une seule société, visait à éprouver cette spécificité en utilisant deux œufs pilotes différents, remplacés en alternance dans la cellule où la guêpe oophagique vient de pondre : un œuf étranger et le sien propre. On pourrait s'attendre à ce que cette condition donne les meilleures conditions d'une différenciation des odeurs et assure le respect exclusif par la guêpe oophagique de son propre œuf.

L'expérience, portant sur une seule société digyne, comporte quatre étapes :

- phase 1 (20 jours) et phase 2 (20 jours) : les œufs utilisés comme "pilotes" sont de deux origines différentes : un œuf étranger et l'œuf de la guêpe en expérience. Pour des raisons techniques (arrêt de la ponte de la guêpe "étrangère") on a été conduit à utiliser successivement deux catégories d'œufs "pilotes étrangers", une seule étant utilisée à la fois.

- phase 3 (10 jours) : tous les œufs "pilotes" sont étrangers

- phase 4 (13 jours) : retour à la situation témoin ; les œufs sont laissés sur place.

Aucun œuf pilote étranger n'est rencontré.

Phase	Durée en jours	Œufs étrangers		Œufs laissés		"Pilotes" étrangers		"Pilotes" remis	
		n	% Oo	n	% Oo	n	% Oo	n	% Oo
1	20	8	75	12	83	17	24	14	36
2	20	56	100	9	56	29	100	51	88
3	10	4	100	4	0	19	79		
4	13	16	31	27	19				

Tableau 3. Utilisation simultanée de différents œufs "pilotes" (1 colonie digyne)

Table 3. Simultaneous use of different "pilots" eggs (1 digynic colony)

Le tableau 3 montre que l'intervention entraîne une destruction forte et persistante de toutes les catégories d'œufs, y compris ceux de la guêpe en expérience. Cette hétérogénéité du couvain de référence ne permet pas une stabilisation différentielle de la réaction oophagique. Par contre lorsque dans une phase ultérieure les œufs de la guêpe

oophagique laissés sur place, fonctionnent comme seuls œufs "pilotes", ils sont respectés après un nombre faible d'oophagies de l'ordre de celui des auto-oophagies initiales notées dans un cas témoin. Ainsi, la guêpe oophagique ne peut "apprendre" à respecter qu'une seule catégorie d'œufs à la fois.

4. Effet de l'enlèvement temporaire de l'œuf

Le territoire de ponte joue un rôle dans le réglage du comportement oophagique. Mais quelle condition donne un statut particulier à l'œuf rencontré dans la cellule qui vient d'être garnie? On a supposé qu'une mémorisation temporaire de l'emplacement de ponte jouerait le rôle principal. Pour éprouver cette hypothèse, l'œuf est prélevé avant d'avoir été palpé et est replacé dans la même cellule après que la guêpe ait palpé profondément l'intérieur de celle-ci. Quelques œufs sont laissés en place à titre de témoins. Dans une phase ultérieure, on laisse la guêpe oophagique palper son œuf ; puis celui-ci est enlevé et n'est replacé que lorsque la guêpe a fait un nouvel essai de ponte dans la cellule ainsi libérée, montrant ainsi qu'elle la "considère" comme inoculée.

L'expérience, réalisée sur deux sociétés digynes, comporte quatre étapes :

- Phases 1 et 2 (10 jours chacune) : les œufs sont enlevés avant d'être palpés, et remplacés après palpation de la cellule ainsi vidée.

- Phases 3 (10 jours) et 4 (15 jours) : les œufs sont enlevés après avoir été palpés et ne sont remplacés qu'après que la femelle ait palpé l'intérieur de la cellule ainsi vidée.

Phase	Durée en jours	Enlevé avant Ipaω		Enlevé après Ipaω		Œufs étrangers		Œufs laissés	
		n	% Oo	n	% Oo	n	% Oo	n	% Oo
1	10	22	68			25	60	3	0
2	10	17	35			34	29	3	33
3	10	19	37	9	44	18	100	9	0
4	15			26	58	3	100	19	0

Tableau 4. Effet d'un enlèvement temporaire de l'œuf sur l'oophagie (2 colonies digynes). Ipaω = "Inspection par Palpation de l'œuf" : palpation antennaire de l'œuf aussitôt après la ponte.

Table 4. Effect of temporary egg withdrawal on oophagy (2 digynic colonies). Ipaω : egg antennation just after laying.

L'oophagie envers l'œuf enlevé puis remis est notable (proche de 50 % sur un échantillon total d'une centaine d'œufs), et très largement supérieure à une valeur courante de l'auto-oophagie initiale, alors que l'œuf laissé en place est d'emblée respecté (tableau 4). Ce résultat suggère que, juste après la ponte, la guêpe se trouve dans une phase sensible qui la prédispose à reconnaître comme sien l'œuf rencontré dans la cellule qu'elle vient de pourvoir. Cette phase prend fin lorsque la cellule a été constatée vide. Réciproquement, d'ailleurs, la rencontre d'un œuf dans une cellule qui ne vient pas d'être garnie tend à déclencher son oophagie.

5. Effet d'une section de la chaîne nerveuse ventrale

Si la ponte déclenche l'apparition d'une phase sensible, on doit pouvoir supprimer celle-ci en empêchant la guêpe de "se rendre compte" qu'elle vient de pondre. Dans ce

but, on sectionne la chaîne nerveuse ventrale en avant du ganglion pré-génital bloquant ainsi les informations ascendantes venant de la partie postérieure du corps. Toutes les innervations liées au ganglion génital - et elles sont nombreuses - sont alors déconnectées des corps pédonculés, principaux centres d'intégration. Cette section ne met pas fin à la ponte mais désorganise le comportement de ponte en disjoignant l'inspection des cellules et l'oviposition (Gervet, 1964), l'œuf étant expulsé indépendamment de ce comportement par l'action autonome du ganglion génital. L'œuf est placé dans la cellule où la guêpe a exécuté les essais de ponte et on note son comportement oophagique.

Phase	Durée en jours	Œufs "étrangers"		Œufs "déplacés"	
		n	% Oo	n	% Oo
1	10	74	97	58	88
2	10	49	80	40	92
3	10	51	88	15	100

Tableau 5. Effet d'une section de la chaîne nerveuse ventrale (2 colonies digynes)

Table 5. Effect of cutting the ventral nervous chord (2 digynic colonies)

L'opération déclenche une forte oophagie, tant envers les œufs étrangers qu'envers les œufs de la guêpe oophagique remis dans la cellule qu'elle a inspectée (tableau 5). A titre d'hypothèse on pose que la cause est la disparition d'une phase sensible liée à la ponte. En toute rigueur, on ne peut non plus exclure la possibilité que l'intervention ait retenti sur le fonctionnement de la glande de Dufour et empêché le marquage de l'œuf dans les voies génitales.

DISCUSSION

Les résultats montrent que le traitement différentiel de son œuf propre par la femelle oophagique recouvre au moins deux phénomènes:

- la prise de connaissance immédiate d'une odeur de référence, caractérisant les œufs qui échapperont à l'oophagie ; elle est liée à une palpation faite en un lieu et un moment précis, sorte de phase sensible au cours du comportement de ponte. La connaissance qui est prise ne s'étend généralement pas aux œufs rencontrés dans des cellules différentes. L'œuf qu'une guêpe trouve dans la cellule où elle vient de pondre acquiert, après inspection, un statut particulier qui incite à le respecter. La section de la chaîne nerveuse ventrale supprime toute possibilité de bloquer le comportement d'oophagie, qui représenterait la réaction de base d'une guêpe qui rencontre un œuf.
- un trait idiosyncrasique qui fait que, dans des conditions équivalentes, l'œuf pondu par la guêpe n'est pas traité comme un œuf quelconque. La sécrétion responsable de l'odeur de l'œuf pourrait s'identifier à celle des produits cuticulaires marquant le nid. En effet, Gamboa (1988, 1996) a montré que le "template" utilisé pour la "nesmate preference" ne s'acquiert pas par la propre odeur de l'animal. L'apprentissage de l'œuf à respecter passe aussi peut-être par l'exposition à l'odeur du nid en construction, lui même imprégné de celle de la femelle pondreuse. Par contre, il a été récemment montré que, chez la fourmi sans reine *Dinoponera quadriceps*, les produits cuticulaires caractéristiques de la pondreuse principale se retrouvent sur ses œufs (Monnin & Peeters, 1997), sans doute par diffusion passive au moment de la ponte.

Un tel mécanisme liant apprentissage d'un lieu et d'une odeur n'est pas

généralisable à tous les Hyménoptères sociaux, et en particulier aux Fourmis dont les œufs sont groupés en tas. Par l'utilisation de deux indices différents, il représente une redondance, améliorant peut-être l'efficacité d'un système de reconnaissance encore peu performant. Le caractère approximatif de la régulation opérée est pourtant montré par le fait que l'on observe aussi des sociétés polygynes sans aucune oophagie, la guêpe dominante respectant donc des œufs (apparentés aux siens?) rencontrés dans une cellule où elle n'a pas pondu.

Enfin, sur un plan plus directement cognitif, le point qui nous semble le plus notable concerne le mode d'apparition du respect différentiel d'une catégorie d'œuf. Il paraît important de souligner que la formation d'une catégorie n'implique pas seulement des conditions liées aux traits stimulants mais aussi à la phase dans laquelle se trouve l'animal au moment où le trait stimulant est perçu. Plus qu'un stimulus simple, le percept pertinent est représenté par une forme regroupant plusieurs paramètres ayant chacun sa pertinence dans la biologie de l'espèce. Sans doute ce point constitue-t'il une caractéristique notable du comportement de l'Insecte et la réaction à un stimulus simple n'apparaît souvent telle qu'à cause du dispositif expérimental utilisé. Une analyse plus complète de la situation montre un certain nombre d'influences contextuelles qui encadrent la réaction au stimulus simple et limitent l'apparition de réponses qui seraient écologiquement par trop inappropriées.

RÉFÉRENCES

- Dani, F. R., E. D. Morgan & S. Turillazzi, 1996. Dufour gland secretion of *Polistes* wasp : chemical composition and possible involvement in nestmate recognition (Hymenoptera, Vespidae). *J. Insect Physiol.* 42 : 541- 548.
- Deleurance, Ed.-Ph., 1946. Une régulation sociale à base sensorielle périphérique : l'inhibition de la ponte des ouvrières par la présence de la fondatrice chez les *Polistes* (Hymen. Vesp.). *C. R. Acad. Sc.*, 223 : 871-872.
- Deleurance Ed.-Ph., 1950. Sur le mécanisme de la monogynie fonctionnelle chez les *Polistes* (Hymen. Vesp.). *C. R. Acad. Sc.*, 230 : 782-784.
- Downing, H. A., 1991. A role of the Dufour's gland in the dominance interactions of the paper wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera, Vespidae). *J. Ins. Behav.* 4 : 557-565
- Gamboa, G. J., 1988. Sister, aunt-niece, and cousin recognition by social wasps. *Behav. Genet.* 18 : 409-423.
- Gamboa, G.J., 1996. *Kin recognition in social wasps*. In *Natural History and Evolution of Paper-wasps* (S. Turillazzi and M.-J. West-Eberhard, Eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 161-177.
- Gamboa, G. J., H. K. Reeve & D. W. Pfennig, 1986a. The evolution and ontogeny of nestmate recognition in social wasps. *Ann. Rev. Entomol.* 31: 431-454.
- Gamboa, G. J., H. K. Reeve, I. D. Ferguson, & T. L. Wacker, 1986b. Nestmate recognition in social wasps: the origin and acquisition of recognition odours. *Anim. Behav.* 34 : 685-695.
- Gervet, J., 1964. Essai d'analyse élémentaire du comportement de ponte chez la guêpe *Poliste* (*P. gallicus* L.). *Insectes. Soc.* 11 : 21-40
- Landolt, P. J. & R. D. Akre, 1979. Occurrence and location of exocrine glands in some social Vespidae (Hymenoptera). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 72 : 141-148.
- Monnin, T. & C. Peeters, 1997. Cannibalism of subordinates' eggs in the monogynous queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Naturwissenschaften* 84 : 499-502.
- Pardi, L., 1942. Ricerche sui *Polistini*. V. La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* L. *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna* 14 : 1-106.