

RECONNAISSANCE ET STRUCTURE SOCIALE CHEZ LES GUÊPES *POLISTES*

Michel PRATTE

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

Résumé : Chez la guêpe eusociale *Polistes dominulus*, plusieurs reines potentielles peuvent s'associer lors de la fondation du nid. Entre ces fondatrices associées se développent des relations de dominance qui déterminent une hiérarchie de type linéaire. Des travaux précédents suggèrent qu'une certaine forme de reconnaissance individuelle existe entre les fondatrices. Nous avons d'abord étudié comment la reconnaissance se met en place et quels sont ses liens avec la structure hiérarchique. Puis nous avons éprouvé l'hypothèse d'une reconnaissance par odeur commune. Les résultats montrent que 1) la familiarisation entre fondatrices se fait en l'absence de nid; son mécanisme est donc différent de celui proposé pour la reconnaissance de parentèle 2) ce sont probablement des caractères individuels qui sont mémorisés 3) cette mémorisation n'a lieu qu'au moment où les fondatrices établissent des relations de dominance entre elles. Ces résultats vont dans le sens de l'hypothèse d'une reconnaissance de sous-groupes, basée sur la discrimination de caractères individuels.

Mots-clés : *Polistes dominulus*, polygynie, reconnaissance sociale, reconnaissance individuelle, discrimination individuelle

Summary : Recognition and social structure in *Polistes* wasps

In *Polistes dominulus*, several potential queens are able of associating to found a new colony together. Dominance relationships among associated foundresses form a linear hierarchical structure. Previous studies suggest that a certain form of recognition exists among the foundresses. Firstly, we studied how the recognition is set up and how it is related to the hierarchy. Then we tested the hypothesis that recognition might be based on a group odour. We show that 1) familiarisation between foundresses was established without a nest; the mechanism is different from the one proposed to explain the kin recognition 2) the individual characteristics of each associated female are probably memorised 3) the memorisation took place only when females established dominance relationships. The results support the hypothesis of a recognition of sub-groups among conspecifics which is based on the discrimination of individual characteristics.

Key-words : *Polistes dominulus*, polygyny, social recognition, individual recognition, individual discrimination

INTRODUCTION

Lors de la fondation des nids, il se forme, chez certaines espèces de guêpes *Polistes*, des associations de reines potentielles dont le nombre dépasse rarement 5 en zone tempérée (Strassmann, 1981; Turillazzi et coll., 1982). Entre ces fondatrices se développe une hiérarchie de dominance de type linéaire.

Plusieurs faits suggèrent que la persistance de la hiérarchie implique une certaine reconnaissance entre les membres du groupe de fondation :

- Les positions sociales relatives sont stables : elles se maintiennent après des séparations allant de 24 heures à 7 jours, même si une seule scène de dominance a pu avoir lieu lors de la mise en place de la hiérarchie (Röseler et coll., 1986; Pratte et Gervet, 1992).

- On a pu instaurer entre des fondatrices une hiérarchie circulaire stable (Gervet et coll., 1993), où les relations de dominance ne sont donc plus transitives. La stabilité d'une telle hiérarchie circulaire suppose que les rangs ne sont pas entièrement déterminés par une caractéristique graduable simple telle que la taille, la force, la fécondité...

- Les individus reproducteurs sont capables de reconnaître leurs propres oeufs de ceux produits par leurs compagnes de nid, ce qui conduit à une oophagie différentielle (Pardi, 1948; Gervet, 1964).

- Les interactions agressives entre femelles deviennent rares quand la hiérarchie est bien établie. Les subordonnées adoptent une attitude de soumission dès qu'elles rencontrent une de leurs dominantes. Par contre, les guêpes dominantes conservent leur agressivité envers les individus inconnus, c'est-à-dire ne faisant pas déjà partie de l'association. Ainsi il est possible d'utiliser le degré d'agressivité ou de tolérance comme indice de reconnaissance des congénères.

Une première expérience étudie la relation entre la reconnaissance et le statut hiérarchique des fondatrices. Puis on recherche quelle forme de reconnaissance (sociale ou individuelle) peut être impliquée dans le comportement hiérarchique entre les fondatrices associées. Une reconnaissance sociale est connue chez les *Polistes*. Elle permet la reconnaissance entre individus appartenant à la même colonie et elle est basée sur l'apprentissage, par chaque individu et dans les quelques jours qui suivent l'émergence, d'une odeur coloniale portée par le papier constituant le nid (Gamboa et coll., 1986; Singer et Espelie, 1992). En effet, les hydrocarbures couvrant la surface du papier (l'odeur du nid) sont similaires au mélange des hydrocarbures cuticulaires des occupants du nid (Espelie et Hermann, 1990).

Mais la reconnaissance impliquée dans les relations entre fondatrices ne relève pas du même mécanisme, puisque l'association se met en place en l'absence de nid. En fait, des études récentes ont mis en évidence des échanges d'hydrocarbures entre congénères chez les fourmis (Meskali et coll., 1995; Soroker et coll., 1995; Vienne et coll., 1995). On peut donc admettre qu'une odeur de groupe puisse se développer dans l'association de fondatrices de *Polistes* même en l'absence de nid. On a éprouvé cette hypothèse en plaçant des fondatrices subordonnées en situation de recevoir une hypothétique odeur de groupe, mais sans rencontrer effectivement la dominante de leur groupe.

MATERIEL ET METHODES

La reconnaissance est estimée par un indice de tolérance mis au point par Pfennig et coll. (1983) dans l'étude de la reconnaissance de la parentèle chez les guêpes *Polistes*. Cet indice est calculé à partir des fréquences de dix interactions comportementales rangées dans l'ordre croissant de la tolérance : 1) pourchasser, 2) combattre (avec essai de piqure), 3) s'agripper, 4) mordre, 5) menacer (avec ouverture mandibulaire), 6) éviter ou se détourner, 7) bref (< 2s) contact antennaire mutuel, 8) bref contact antennaire unilatéral, 9) long (> 2s) contact antennaire unilatéral, 10) long contact antennaire mutuel ou repos en contact direct. L'indice de tolérance varie de 1 à 10, le niveau 7 représentant une attitude indifférente entre les deux animaux.

1. Relation entre reconnaissance et hiérarchie

Pour étudier l'effet du statut social sur la reconnaissance entre fondatrices associées, on constitue, à la fin de la diapause hivernale, 15 associations de 10 fondatrices de *Polistes dominulus* venant du même site d'hivernage. On laisse s'établir une hiérarchie de dominance durant 6 jours. A ce stade, il n'y a pas de nid. Puis on fait se rencontrer la dominante d'une association avec successivement deux subordonnées d'un statut faible (oméga), provenant d'une association différente puis de sa propre association. On présente ensuite à l'alpha deux subordonnées de haut statut social (bêta),

provenant ou non de son groupe d'association. Ces rencontres se font sur un nid inconnu des femelles, qui ne sert qu'à augmenter les réactions agressives de l'alpha.

2. Test d'une reconnaissance de groupe

A la sortie de diapause, 14 groupes de 5 fondatrices sont constitués, tandis que deux femelles lambda 1 et lambda 2 sont isolées. Toutes ces guêpes proviennent du même site d'hivernage. Après 6 jours, les relations hiérarchiques sont établies dans le groupe. A partir de ce moment, les jours 1, 3 et 5, la guêpe lambda 1 est introduite dans le groupe durant 24 heures, alors que l'alpha y est laissée. Les jours 2, 4 et 6, l'alpha et lambda 1 sont retirées du groupe et isolées l'une de l'autre, alors que lambda 2 est introduite dans le groupe pour 24 heures. Les individus lambda 1 et lambda 2 ont tous le même temps de présence dans le groupe et sont donc tous en mesure de recevoir une hypothétique odeur de présence, mais les lambda 2 n'ont jamais rencontré la dominante.

RESULTATS

1. Relation entre reconnaissance et hiérarchie

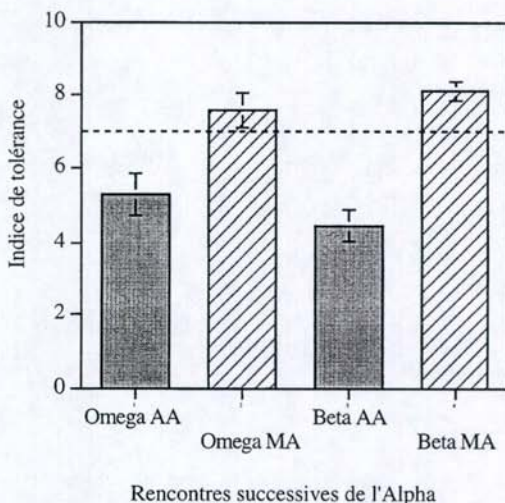


Figure 1 : Valeur (moyenne et erreur-type) de l'indice de tolérance de dominantes de *Polistes dominulus* face à des subordonnées de divers rangs provenant de la même association (MA), ou d'une association différente (AA). ($n = 15$)

Figure 1 : Tolerance index (mean \pm SEM) of dominant females (*Polistes dominulus*) toward subordinates from the same association (MA) or from a different association (AA) ($n = 15$)

Dans les conditions indiquées, on observe (Fig. 1) que les subordonnées avec lesquelles la dominante a eu des rapports de dominance (donc appartenant à la même association) sont significativement mieux tolérées que les subordonnées provenant d'une autre association (femelles de rang bêta : $F = 71.9$, $p < 0.001$; rang oméga : $F = 8.9$, $p = 0.001$; ANOVA à mesures répétées avec test post-hoc). Toutes les guêpes mises en

présence proviennent du même site d'hivernage; donc elles ont hiverné ensemble et sont probablement apparentées. La seule différence entre deux subordonnées de même rang successivement rencontrées par l'alpha est que l'une a déjà eu des rapports de dominance avec l'alpha, après la fin de la diapause. La mémorisation des individus s'effectue donc seulement lors de l'établissement de la hiérarchie. Ces résultats sont en accord avec ceux trouvés sur *Polistes gallicus* (Pratte, 1997), espèce monogyne chez laquelle des polygynies fonctionnelles peuvent être obtenues en laboratoire.

Par contre, la tolérance de l'alpha est équivalente envers les subordonnées de rangs différents qui proviennent de la même association. Puisque les réponses aux deux subordonnées "connues" ne sont pas différenciées selon leur rang, on peut supposer qu'il s'agit d'une reconnaissance de type social, et non de type individuel.

2. Test d'une reconnaissance de groupe

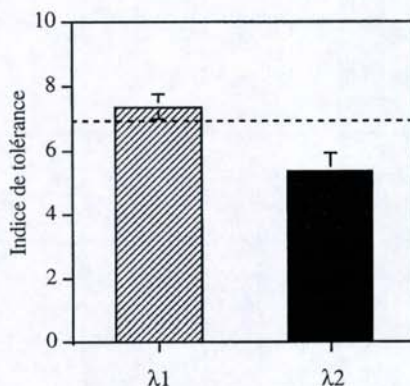


Figure 2 : Valeur (moyenne et erreur-type) de l'indice de tolérance de l'alpha face à des subordonnées du même 'groupe', physiquement rencontrées ($\lambda 1$) ou non rencontrées ($\lambda 2$). ($n = 14$)

Figure 2 : Tolerance index (mean \pm SEM) of Alpha females toward subordinates from the same group, previously met ($\lambda 1$) or not met ($\lambda 2$) ($n = 14$).

Dans ces conditions, la dominante est significativement plus tolérante envers les femelles lambda 1 qu'envers les lambda 2 (Fig. 2; test de Wilcoxon, $p < 0.05$). Ce résultat ne confirme pas l'hypothèse d'une reconnaissance passant par l'établissement d'une odeur de groupe parmi les fondatrices. Il est plutôt en faveur d'une reconnaissance de type individuel.

DISCUSSION

Les expériences décrites révèlent trois caractéristiques de la reconnaissance impliquée dans les relations sociales entre fondatrices associées :

- sa mise en place se fait en l'absence de nid; le mécanisme est donc différent de celui invoqué par Gamboa (1996) dans la reconnaissance de parentèle
- il est vraisemblable que ce sont des caractéristiques individuelles qui sont discriminées et mémorisées

- cette mémorisation n'a lieu qu'au moment où les fondatrices établissent des relations de dominance entre elles — principalement à la sortie de diapause —

Ces divers résultats indiquent donc une mémorisation par les fondatrices de *Polistes* des différences des caractéristiques idiosyncrasiques. Le fait que les subordonnées de divers rangs ne font pas l'objet d'une réponse différenciée de la part de la dominante est en accord avec l'hypothèse d'une "reconnaissance sociale individualisée" (Pratte, 1997). Ce terme exprime l'idée que l'identité d'un individu déjà rencontré serait mémorisée sous la forme de caractéristiques idiosyncrasiques (vraisemblablement olfactives). La rencontre ultérieure de ces caractéristiques entraînerait l'inclusion de l'individu qui les porte dans une catégorie fonctionnelle, celle de familier, qui par nature est largement non individualisée. D'un point de vue fonctionnel, il s'agit donc d'une reconnaissance sociale, au sens d'une discrimination entre congénères dont certains seulement sont familiers, mais cette discrimination reposerait sur la fixation mnésique de caractéristiques différant d'un individu à l'autre. La véritable reconnaissance individuelle implique la possibilité de donner des réponses différentes en face d'individus également familiers et comparables sur le plan des rapports hiérarchiques, ce qui n'est pas montré par ces résultats.

La capacité de discrimination individuelle a été rarement signalée chez les invertébrés. Des études sur des Halictes (Barrows, 1975) et des crevettes (Johnson, 1977), ont démontré la reconnaissance d'une classe d'individus "familiers", donc individuellement discriminés. Une véritable reconnaissance individuelle semble exister chez des crustacés, dans le cadre de la reconnaissance du compagnon dans des couples stables (Seibt, 1973; Caldwell, 1985), ou dans les réactions agressives (Caldwell, 1992). La démonstration fait appel à la capacité d'un animal de répondre à une caractéristique isolée (ou un ensemble de caractéristiques) de la même façon qu'à l'individu connu entier.

En ce qui concerne les insectes sociaux, Crozier et Dix (1979) ont proposé deux modèles de reconnaissance au niveau de la colonie. Le modèle "Gestalt" suppose la création d'une odeur de colonie par le transfert des signaux individuels à travers les échanges trophallactiques et les léchages. Le modèle "individualiste" suppose que chaque membre de la colonie garde ses caractéristiques individuelles et mémorise les odeurs individuelles des ses congénères. Certains auteurs ont supposé l'existence d'un apprentissage d'odeurs individuelles chez quelques espèces de fourmis ou d'abeilles (Buckle et Greenberg, 1981; Mintzer, 1982; Breed et coll. 1985; Mintzer et Vinson, 1985). Le principal reproche fait à ce modèle concerne les limites — supposées — de la capacité de mémorisation, dans le cas de grands groupes. De même, la reconnaissance de caractéristiques individuelles ne règle probablement pas toute la vie sociale chez les *Polistes*. Il est vraisemblable qu'une "Gestalt odeur" se met en place dans les colonies en post-émergence. Les colonies les plus peuplées peuvent regrouper quelques centaines d'individus en fin de période de production.

Par contre, une reconnaissance de type individuelle peut fonctionner dans le cas des petits groupes de fondatrices associées, sans que les limites des capacités de mémorisation soit dépassées. Le support de cette discrimination individuelle pourrait être d'origine olfactive. En effet, les profils d'hydrocarbures cuticulaires de fondatrices de *Polistes dominulus* provenant du même site d'hivernage (donc probablement apparentées) montrent des différences quantitatives dans leurs composants (Bonavita-Cougourdan et coll., 1991). A l'issue d'une Analyse Factorielle des Correspondances, il apparaît que le premier axe de l'analyse sépare les fondatrices de leur progéniture. Par contre, le deuxième axe sépare les trois jeunes colonies (fondatrice et descendance). Ceci indique des différences individuelles, dans le profil cuticulaire des fondatrices, assez importantes pour être visualisées sur un axe représentant 36% de la variance totale. D'autre part, ces différences sont assez stables (donc probablement d'origine génétique) pour être transmises aux descendantes.

En fait, des auteurs ont montré que la reconnaissance individuelle n'est pas nécessaire pour l'instauration d'une échelle de dominance (Drew, 1993). Une structure hiérarchique peut simplement se fonder sur l'asymétrie des capacités de combat. Pourtant,

deux types d'arguments amènent à penser que c'est donc dans les structures hiérarchiques que l'on doit s'attendre à trouver une reconnaissance de type individuel.

D'abord, l'hypothèse d'une mémorisation des caractéristiques individuelles permettant la discrimination des sous-groupes peut-être considérée comme étant la plus économique. En effet, à partir de la discrimination de caractéristiques individuelles, le même système permet d'obtenir à la fois la distinction entre les sous-groupes "familiers" et "non-familiers" d'une part, et entre les sous-groupes "dominants" et "dominés" d'autre part. Par contre, l'hypothèse alternative exige l'intervention de deux systèmes différents pour rendre compte du fonctionnement du groupe hiérarchisé. L'un des systèmes doit assurer l'appartenance au groupe, l'autre permet la régulation des positions hiérarchiques relatives des individus, nécessitant l'intervention d'une variable graduable réglant les rangs hiérarchiques — "modèle corrélationnel" de Chase (1974) —. Les résultats obtenus jusqu'à présent sur les associations de fondatrices de *Polistes* ne confirment pas ces hypothèses alternatives.

D'autre part, dans une perspective évolutive, Barnard et Burk (1979) ont exprimé l'idée que la discrimination d'indices permettant de distinguer plus finement les individus les uns des autres doit permettre un fonctionnement plus efficace de la dominance. Ce meilleur fonctionnement à son tour doit permettre la sélection d'une meilleure capacité à discerner ces différents indices. L'existence des rapports de dominance peut donc avoir été un élément clé pour l'apparition et l'évolution de mécanismes de reconnaissance basés sur des caractères individuels.

REFERENCES

- Barnard, C.J. et T. Burk, 1979. Dominance hierarchies and the evolution of "individual recognition". *J. Theor. Biol.* 81 : 65-73.
- Barrows, E.M. 1975. Individually distinctive odors in an invertebrate. *Behav. Biol.* 15 : 57-64.
- Bonavita-Cougourdan, A., G. Theraulaz, A.-G. Bagnères, M. Roux, M. Pratte, E. Provost, et J.-L. Clément, 1991. Cuticular hydrocarbons, social organization and ovation development in a polistine wasp: *Polistes dominulus* Christ. *Comp. Biochem. Physiol.* 100B : 667-680.
- Breed, M.D., L. Butter et T.M. Stiller, 1985. Kin discrimination by worker honey bees in genetically mixed groups. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 82 : 3058-3061.
- Buckle, G. et L. Greenberg, 1981. Nestmate recognition in sweat bees (*Lasioglossum zephyrum*): does an individual recognize its own odour or only odours of its nestmates? *Anim. Behav.* 29 : 802-809.
- Caldwell, R.L., 1985. A test of individual recognition in the stomatopod *Gonodactylus festae*. *Anim. Behav.* 33 : 101-106.
- Caldwell, R.L., 1992. Recognition, signalling and reduced aggression between former mates in a stomatopod. *Anim. Behav.* 44 : 11-19.
- Chase, I.D., 1974. Models of hierarchy formation in animal societies. *Behav. Sci.* 19 : 374-383.
- Crozier, R.H. et M.W. Dix, 1979. Analysis of two genetic model for the innate components of colony odour in social Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4 : 217-224.
- Drew, C., 1993. The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour* 125 : 283-313.
- Espelie, K. E. et H. R. Hermann, 1990. Surface lipids of the social wasp *Polistes annularis* (L.) and its nest and nest pedicel. *J. Chem. Ecol.* 16 : 1841-1852.
- 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 et D. W. Pfennig, 1986. The evolution and ontogeny of nestmate recognition in social wasps. *Ann. Rev. Entomol.* 31: 431-454.
- Gervet, J., 1964. Le comportement d'oophagie différentielle chez *Polistes gallicus* L. (Hymen. Vesp.). *Insectes Soc.* 11 : 343-382.
- Gervet, J., L. Blanc, M. Pratte et S. Semenov Tian-Chansky, 1993. Experimentally induced circular dominance relationships in a polygynous *Polistes* (*Polistes dominulus* Christ) wasp colony. *Experientia* 49 : 599-604.
- Johnson, V.R. Jr, 1977. Individual recognition in the banded shrimp *Stenopus hispidus* (Olivie). *Anim. Behav.* 25 : 418-428.
- Meskali, M., A. Bonavita-Cougourdan, E. Provost, A.-G. Bagnères, G. Dusticier and J.-L. Clément, 1995. Mechanism underlying cuticular hydrocarbon homogeneity in the ant *Camponotus vagus* (Scop.) (Hymenoptera: Formicidae): role of postpharyngeal glands. *J. Chem. Ecol.* 21 : 1127-1148.
- Mintzer, A., 1982. Nestmate recognition and incompatibility between colonies of the acacia-ant *Pseudomyrmex ferruginea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10 : 165-168.
- Mintzer, A. et S.B. Vinson, 1985. Kinship and incompatibility between colonies of the acacia ant *Pseudomyrmex ferruginea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17 : 75-78.
- Pardi, L., 1948. Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiol. Zool.* 21 : 1-13.
- Pfennig, D. W., H. K. Reeve et J. S. Shellman, 1983. Learned component of nestmate discrimination in workers of a social wasp, *Polistes fuscatus*. *Anim. Behav.*, 31 : 412-416.
- Pratte, M., 1997. Recognition and social dominance in *Polistes* wasps. *J. Ethol.* 15 : 55-59.
- Pratte, M. et J. Gervet, 1992. Effects of prior residence and previous cohabitation on the *Polistes dominulus* Christ dominance hierarchy. *Ethology* 90 : 72-80.
- Röseler P.-F., I. Röseler et A. Strambi, 1986. Studies of the dominance hierarchy in the paper wasp, *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae). *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* 20 : 283-290.
- Seibt, U., 1973. Sense of smell and pair-bond in *Hymenocera picta* Dana. *Micronesica* 9 : 231-236.
- Singer, T. L. et K. E. Espelie, 1992. Social wasps use nest paper hydrocarbons for nestmates recognition. *Anim. Behav.* 44 : 63-68.
- Soroker, V., C. Vienne et A. Hefetz, 1995. Hydrocarbon dynamics within and between nestmates in *Cataglyphis niger* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Chem. Ecol.* 21 : 365-378.
- Strassman, J. E., 1981. Wasp reproduction and kin selection : reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses. *Florida Entomol.* 64 : 74-88.
- Turillazzi, S., M.T. Marino Piccioli, L. Hervatin et L. Pardi, 1982. Reproduction capacity of single foundress and associated foundress females of *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera Vespidae). *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* 16 : 75-88.
- Vienne C., V. Soroker et A. Hefetz, 1995. Congruency of hydrocarbon patterns in heterospecific groups of ants: transfer and/or biosynthesis. *Insectes Soc.* 42 : 267-277.