

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 281-291 (1985)

**DUREE DE VIE INDIVIDUELLE CHEZ LE POLISTE -
CONSEQUENCES ECOETHOLOGIQUES.
(Hym., Vespidae)**

par

Jacques GERVET, Michel PRATTE et Danièle GABOURIAUT

Institut de Neurophysiologie et Psychophysiologie
C.N.R.S. - INP 16, 31 chemin J.-Aiguier, BP 71
13277 MARSEILLE CEDEX 9

Résumé : Chez les Polistes, les deux castes femelles ne sont pas morphologiquement discernables et ce fait rend plus difficile l'analyse des caractères de la biologie reproductrice du guêpier.

L'étude systématique de la durée de vie, sur un lot de 2000 guêpes, issues de 20 colonies permet de discerner plusieurs modes dans la distribution des durées : on discerne deux pics principaux dont l'un vers 50 à 60 jours correspondrait aux ouvrières et l'autre, vers 300 à 320 jours aux Reines ; des modes secondaires indiqueraient des crises particulières dans la vie du guêpier. Enfin, les mâles montrent une distribution unimodale, dont le mode correspond à une valeur très voisine de celle qu'on observe dans la population considérée comme représentant les ouvrières.

La répartition des dates de naissance des femelles "à vie longue" et "à vie courte" est peu favorable à l'hypothèse d'un réglage des castes purement lié à la saison. On discute les mécanismes possibles, sur la base de résultats encore incomplets, et de leurs conséquences sur la biologie du guêpier.

Mots-clés : *Vespidae*, *Polistes gallicus*, durée de vie, castes, valeur adaptative.

Summary : The two female castes found in Polistes paper wasp colonies are not morphologically distinguishable, which makes investigations on the adaptative features of a colony's reproductive biology rather difficult.

In a systematic life-span study conducted on a set of 2000 wasps from 26 colonies several modes were found to exist in the life span distribution. Two main peaks were observed : the one occurred around 50-60 days and was assumed to correspond to the workers, and the other around 300-320 days presumably corresponding to the Queens ; the secondary modes observed seem to reflect certain crucial moments in the life of the colony.

Lastly, life-span distribution among the males showed a single mode involving very similar values to those observed in the sub-population thought to correspond to the workers.

The distribution of the dates of birth of long-lived and short-lived females does not support the theory that life-span is regulated purely on the basis of seasonal factors. Possible mechanisms are discussed in relation to the still rather fragmentary data, in terms of their fitness for a colony having an overall annual life span ranging between three and nine months, depending on the latitude.

Key-words : *Vespidae*, *Polistes gallicus*, life-span, castes, fitness.

L'espèce *Polistes gallicus* L. a une distribution latitudinale large : fréquente en Egypte (31°N), elle dépasse légèrement la latitude de Paris (49°N). Parallèlement, la période annuelle d'activité du guêpier varie de 3 à 9 mois selon les conditions climatiques.

Face à une telle variation, la durée de la vie individuelle, et notamment celle des ouvrières, constitue un paramètre important de la vie de guêpier, pouvant par exemple entraîner la nécessité d'un renouvellement des ouvrières au cours d'une même saison. C'est pourquoi on en a tenté une étude plus systématique visant à dégager les conséquences qui en résultent pour la vie du guêpier.

Chez le Poliste gaulois, en outre, les castes ne sont guère discernables extérieurement et la durée de vie individuelle reste le meilleur moyen non destructif de les différencier. Si l'étude de leur déterminisme ne constitue pas notre but premier, le présent travail permettant de dégager les règles différentielles de leur apparition permet d'approcher ce qu'on pourrait appeler la stratégie reproductrice du guêpier.

Méthodes - La durée de vie des femelles a été suivie sur un lot (PRATTE et col., 1984) de guêpiers fondés en élevage à une date plus précoce (15 mars) que dans les conditions naturelles à Marseille ; les descendantes sont mises à hiverner dans la nature.

- La vie des mâles est étudiée sur un lot distinct de guêpiers fondés au laboratoire par des guêpes elles-mêmes nées au laboratoire et dont le taux de fécondation est faible.

1° Durée de vie individuelle.

La fig. 1 montre la distribution des durées de vie observées pour un lot de 400 mâles ; on peut la considérer comme unimodale, centrée autour d'un mode correspondant à une durée de vie de 40 à 50 jours.

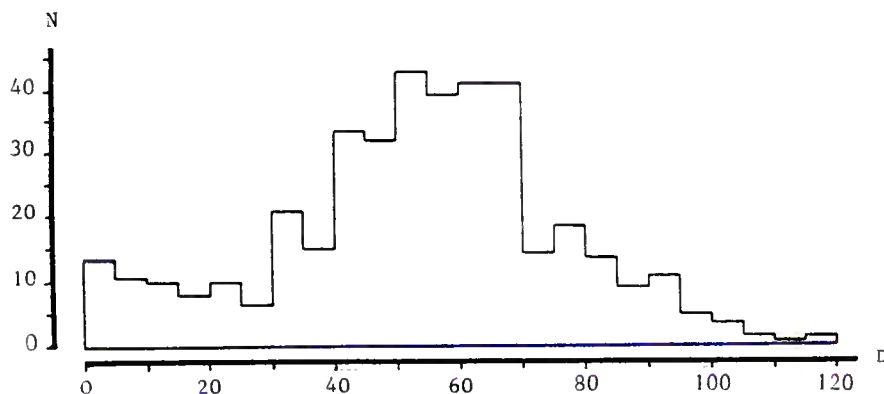


Fig. 1 - Durée de vie dans une population de mâles

LEGENDE : N : effectif
D : durée de vie (exprimée en jours)

Plus complexe paraît la distribution observée pour un lot de 2000 femelles (fig. 2) ; la multimodalité observée invite à une analyse plus précise.

Le premier mode, correspondant à des très faibles durées de vie (0 à 15 jours), résulterait d'un artefact (toxicité du vernis de marquage à la suite d'un changement de fabrication) ; de fait, nous ne l'avons pas retrouvé dans d'autres lots.

Une autre cause de mortalité est clairement liée aux conditions météorologiques : les descendantes remises à hiverner en terrarium ont montré une mortalité importante lors de fortes intempéries survenues entre le 20.XII et le 4.I ; une telle mortalité est sans enjeu pour la différenciation des castes et, pour établir la fig. 3, nous retirons toutes les guêpes mortes entre ces deux dates.

On a voulu, en outre, intégrer dans l'étude de la population la connaissance que l'on a du comportement des animaux. Un certain nombre de guêpes ont participé au travail social peu après leur naissance (récolte de proies ou de matériau de construction) : selon les données classiques on peut les considérer comme des ouvrières. D'autres, après avoir passé l'hiver, ont fondé un nouveau guêpier au printemps : on peut, à coup sûr, les considérer comme des fondatrices-filles.

La fig. 3 indique la distribution des durées de vie observées pour les femelles après suppression des deux catégories de guêpes précitées, dont la mort peut être attribuée à des causes exogènes. On a reporté, en outre, les données comportementales fournies par l'examen des deux traits de comportement cités,

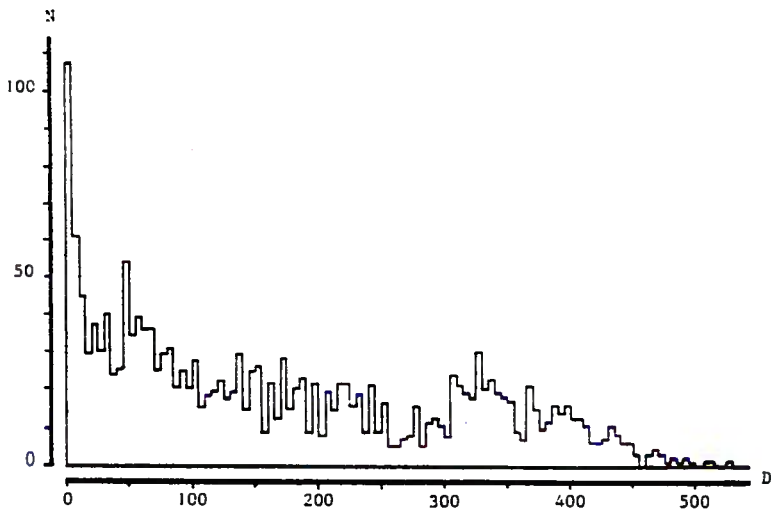


Fig. 2 - Durée de vie dans une population de femelles - Données brutes.

LEGENDE : cf. fig. 1.

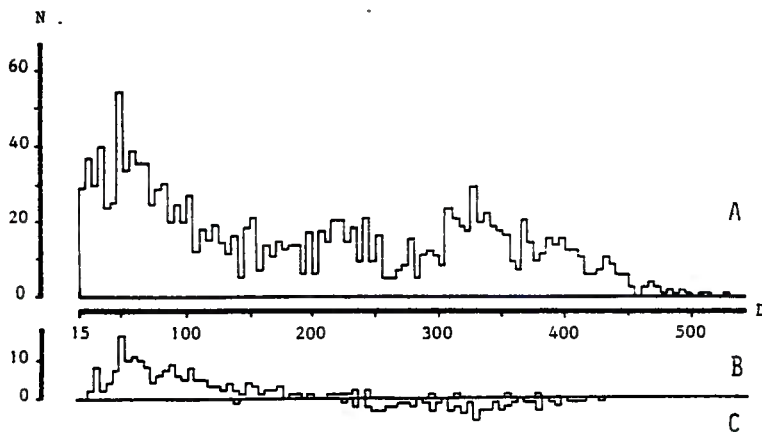


Fig. 3 - Distribution des durées de vie dans une population de femelles. Données corrigées (cf texte)

LEGENDE : A : Ensemble des femelles

B : Ouvrières

C : Fondatrices filles

permettant de définir, à coup sûr, l'appartenance de caste des sujets sur lesquels ils ont été observés. Son examen donne lieu aux remarques suivantes :

- La distribution, une fois éliminés les artefacts, montre deux modes clairement discernables : l'un correspond à une vie de l'ordre de 50 à 60 jours (très voisine de celle des mâles) et l'autre à une durée de l'ordre de 330 à 340 jours. Il y a pourtant une large zone de recouvrement.

- Sur la base des indices éthologiques retenus, les deux castes ont des durées de vie distribuées comme celles des deux sous populations. On peut considérer que celles-ci constituent au niveau de la population globale, la meilleure approximation possible de la distribution des castes dans la descendance.

Toutefois, le recouvrement des durées de vie des deux castes, l'existence d'une sous population intermédiaire importante (morte en hivernage ou en début de conditions estivales), empêche d'attribuer raisonnablement une appartenance de caste à chaque sujet considéré individuellement, au simple examen de sa durée de vie. C'est pourquoi, pour différencier des sous populations qui aient une signification de caste plus homogène, nous avons discerné deux sous populations en ne retenant que les parties des distributions les plus proches des valeurs modales.

- Des guêpes dites "à vie courte", dont la durée de vie a été comprise entre 15 et 100 jours,

- Des guêpes dites "à vie longue", dont la vie a dépassé 260 jours.

Une telle distinction, assez drastique puisqu'elle ne retient qu'environ la moitié du lot initial, vise à différencier des lots plus homogènes, mais cette précision accrue se paie de l'impossibilité d'apprécier précisément les effectifs respectifs totaux des deux castes dans la population considérée.

Sur la base d'une telle distinction, on a pourtant cherché à évaluer la variation, au cours de la vie du guêpier, du taux d'apparition de ces deux types de guêpes.

2° Evolution de la production de descendance au cours de la vie du guêpier.

Pour étudier cette évolution, on a voulu combiner les données concernant vingt six guêpiers ; afin de souligner les paramètres proprement biologiques de la vie sociale, on considère uniformément comme jour 1 celui de la première apparition de descendance pour chaque colonie et, pour chacun des jours successifs, on additionne les valeurs provenant de l'ensemble des nids. Les résultats sont regroupés par période de dix jours. La figure 4 qui donne les valeurs globales d'un certain nombre de paramètres de la production de descendance, fournit une image de la production moyenne dans le lot considéré. Elle donne lieu aux remarques suivantes :

- La production totale de descendance passe par un maximum 50 jours environ après l'apparition imaginaire de la première

descendante ; elle décroît ensuite progressivement et stoppe 110 jours plus tard,

- La production des mâles (PRATTE et col., 1984) montre un premier pic une trentaine de jours après la première naissance, puis chute ; un second pic apparaît en fin de saison. Il semble (loc. cit.) que le premier pic corresponde à des oeufs pondus par la fondatrice, et le second, pour l'essentiel, à des oeufs d'ouvrières. Cette production est, sur la fig. 4, exprimée, pour chaque décade, en pourcentage de la descendance totale. En fin de période, le pourcentage très important correspond pourtant à un effectif faible car la production totale est basse.

On souligne que la date précise du premier pic varie quelque peu d'un nid à l'autre, ce qui tend à le rendre moins aigu au niveau de l'ensemble de la population.

- La production des femelles, non figurée, serait bien sûr, avec les conventions adoptées, symétrique de celle des mâles. Mais ce que nous voulions indiquer c'est la variation des productions respectives des guêpes "à vie courte" et "à vie longue" ; la figure montre la variation des proportions respectives (en %) de ces deux types de guêpes parmi l'ensemble des femelles produites au cours de la même période de dix jours.

On note que le poids relatif de ces deux catégories de femelles varie fortement au cours de l'évolution du guêpier : la première décade n'a donné naissance qu'à des guêpes "à vie courte" dont la proportion dans la descendance baisse ensuite régulièrement ; à l'inverse des guêpes "à vie longue" apparaissent dès la seconde décade, et leur proportion augmente régulièrement au cours de l'été.

Sur le plan biologique, deux points se dégagent de ces remarques :

- Les mâles produits au cours du premier pic apparaissent à une phase où la production de "femelles à vie longue" est faible. Leur durée de vie, montrée par la fig. 1, ne leur permet pas de rester en vie jusqu'à la période d'apparition maximale des "guêpes à vie longue", potentiellement fondatrices filles.

Il en résulte que la fécondation de celles-ci résulterait plus particulièrement des mâles apparus en fin de la vie du guêpier et pour la plupart descendant d'ouvrières.

- Si les "guêpes à vie courte" sont produits avant les "guêpes à vie longue", ce qui est l'ordre classiquement observé pour l'apparition des ouvrières et des fondatrices filles, on ne note pas de passage brusque d'un type de production à l'autre le type de succession classiquement discerné par divers auteurs, liant le passage à une date fixe, éventuellement liée à une variation de la durée du jour, ne rend pas compte des résultats ici observés.

Les conditions de notre élevage ne mimant pas parfaitement celles de la nature (en ce qui concerne notamment la variation de la durée du jour), il n'est pas assuré, en toute rigueur, que le chevauchement

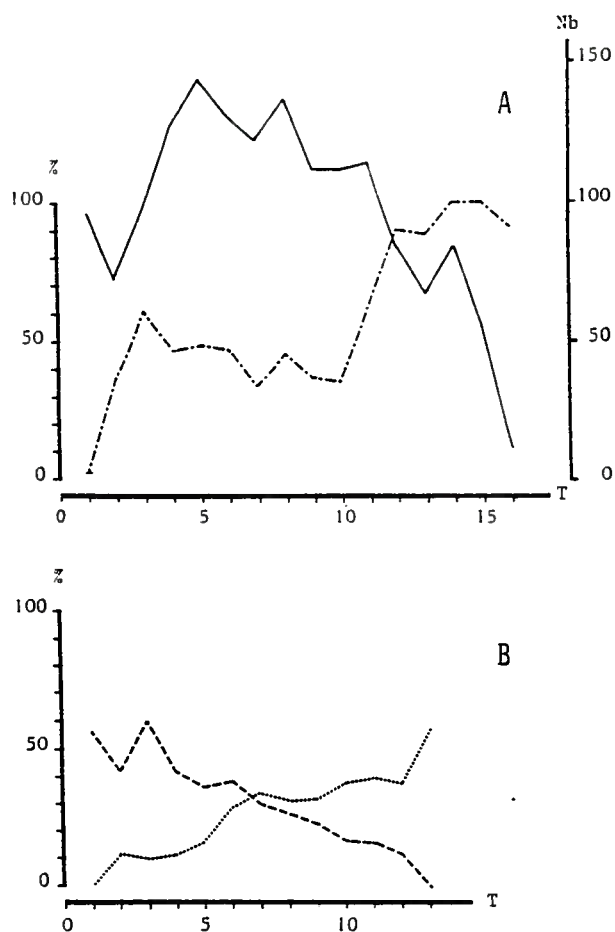


Fig. 4 - Production de descendance dans un lot de 26 guépriers (par périodes de dix jours).

LEGENDE :

Nb : Effectif total de la descendance produite durant chaque décade

T : Temps. Nombre de décades écoulées depuis l'apparition de la première descendante.

A ——— : Descendance totale

----- : Proportion des mâles (en %) produits parmi la descendance totale ($\times 100$)

B : ----- : Proportion des femelles à vie courte

..... : Proportion des femelles à vie longue.

des périodes de production des deux castes soit aussi important que celui qu'indique la figure 4. L'existence de deux sous populations distinctes et l'ordre de leur apparition montrent toutefois que le déroulement des phénomènes ne diffère pas fondamentalement d'une condition à l'autre.

3° - Différences entre guêpiers et conséquences écoéthologiques.

L'évolution moyenne montrée par la fig. 4 recouvre en fait, d'une colonie à l'autre, des situations très variées, notamment en ce qui concerne les effectifs des deux types de femelles ; leur confrontation ne vise pas tant à mettre en évidence une variabilité, que l'on peut évidemment s'attendre à trouver dans tout processus biologique, mais à suggérer une interprétation fonctionnelle grâce à l'examen simultané de divers paramètres de l'évolution du guêpier.

Comme indice de la composition de la descendance femelle, nous prenons la proportion (exprimée en %) des "guêpes à vie courte" (15 à 100 jours) ; cette proportion, en effet, est moins affectée par les causes aléatoires de mortalité en cours de diapause que la proportion des "guêpes à vie longue".

Cette proportion varie fortement (de 9.5 à 60% de la descendance femelle) d'un guêpier à l'autre, ce qui suggère, réciproquement, une contribution très différente à la production de Reines susceptibles de fonder les colonies de l'année suivante ; pour rechercher les corrélats de ce qui semble a priori une différence de capacité reproductrice on a voulu comparer deux lots, de cinq guêpiers chacun, fort différents à cet égard : l'un contient les cinq guêpiers ayant eu la plus forte proportion (37 à 60%) de guêpes à vie courte parmi la descendance femelle produite et l'autre les cinq guêpiers ayant, par contre, donné la plus faible proportion (9.5 à 15%) de guêpes à vie courte parmi la descendance femelle.

Le Tableau I compare d'un lot à l'autre un certain nombre de paramètres concernant aussi bien le déroulement de la vie du guêpier que la production de descendance. Pour chacun d'eux on indique la valeur médiane correspondant à chaque lot, et les deux lots sont comparés au moyen du test de MANN-WHITNEY. Le tableau note (+) les cas où les deux lots diffèrent au seuil de $P = 0.05$ (le signe +/- indique que cette limite est approchée sans être atteinte).

A. Déroutement de la vie du guêpier (dates médianes)

Lot	Fondation	Première Emergence	Orphelinage	Dernière Emergence mâle	Dernière Emergence femelle
15-100 fort	18/03	24/04	21/06	22/09	28/07
15-100 faible	23/03	6/05	18/10	14/09	30/08
M - W	-	-	+	-	+

B. Production de descendance (valeurs médianes)

Lot	Male + Femelle	Mâle	Femelle	SR male/femelle	Femelle (15-100)	Femelle (>260)
15-100 fort	177	132	70	1.89	26	5
15-100 faible	123	34	96	0.35	12	16
M - W	+	+	-	+	+	-

TABLEAU I

Confrontation de guêpiers ayant donné respectivement des fortes et faibles proportions de femelles "à vie courte" (15 à 60 jours).

LEGENDE : 15-100 fort : Lot des guêpiers ayant donné une forte proportion de femelles à vie courte,

15-100 faible : Lot des guêpiers ayant donné une faible proportion de femelles à vie courte,

M et W : comparaison de deux lots à l'aide du test de Mann-Whitney,

+ : les deux lots diffèrent au seuil de $P = 0.05$

- : les deux lots ne diffèrent pas au seuil de $P = 0.05$

SR Male/Femelle : Sex ratio de la descendance ; le nombre des mâles étant placé en numérateur,

Femelle (15-100) : Effectif des guêpes "à vie courte" produites par le guêpier (valeur médiane de chaque lot)

Femelle (>260) : Effectif des guêpes "à vie longue"

Deux remarques se dégagent :

- Les deux lots de guêpiers sont à peu près contemporains : dates de fondation et d'apparition de la première descendante sont voisines, de même que la date d'apparition du dernier descendant mâle. La population est donc relativement homogène en ce qui concerne la vie des guêpiers.

La seule différence repérée concerne une forte différence dans la date de l'orphelinage, et donc (la parthénogenèse semblant purement arrhénotoque) dans la fin de la production de descendance femelle. Les nids ayant produit une forte proportion de femelles à vie courte sont des nids précocement orphelins (dès la fin juin).

- La descendance totale (mâles et femelles considérés ensemble) est plus forte pour les nids à forte proportion de femelles à vie courte, donc à orphelinage précoce : la mort prématurée de la Reine s'accompagne d'un accroissement de la descendance totale ! Evidemment cet accroissement correspond à la production de mâles.

Par contre, la différence entre les productions de femelles des deux lots n'atteint pas le seuil de signification, bien que la différence entre les valeurs médianes soit notable. Il en résulte évidemment une importante différence concernant le sex ratio de la descendance, déséquilibré en faveur du sexe mâle pour les guêpiers précocement orphelins et produisant surtout des femelles à vie courte, plus fortement déséquilibré encore, mais en faveur du sexe femelle, pour les guêpiers produisant peu de femelles à vie courte et ayant conservé longtemps la fondatrice.

Plusieurs hypothèses, actuellement à l'épreuve, pourraient expliquer ce lien entre orphelinage précoce et production préférentielle de femelles à vie courte, mais le point que nous soulignons est qu'il en résulte une dualité fonctionnelle, équivalent à deux conduites reproductrices différentes :

- Certains guêpiers éliminent rapidement leur Reine fondatrice et donnent principalement une descendance mâle. Dans la population considérée, ces guêpiers sont les principaux responsables du second pic de production de mâles montré par la fig. 4. Par contre, une part relativement importante de leur descendance femelle est formée de guêpes à vie courte, sans doute de caste ouvrière.

- D'autres conservent leur Reine pratiquement jusqu'à la fin de la vie du guêpier et donnent une descendance principalement femelle. Les guêpes à vie courte en constituent une part plus restreinte (la descendance totale à élever étant d'ailleurs moins abondante) en sorte que l'on peut supposer que la plus grande part de l'investissement femelle porte sur la production de fondatrices filles qui contribueront directement à la production de la génération suivante.

Conclusion - Ces données, jointes aux résultats précédemment exposés (PRATTE et col., 1984) suggèrent deux éléments de la stratégie reproductrice de l'espèce, que nous présentons ici sous forme d'hypothèses, plusieurs points restant à contrôler

- Les mâles assurant la reproduction auraient une origine variable selon la latitude ; lorsque la fondation est précoce, c'est-à-dire dans la partie méridionale de l'aire de répartition, ils proviendraient pour l'essentiel de la ponte des ouvrières. Par contre, dans les zones plus septentrionales où la vie du guêpier est plus brève, l'essentiel des accouplements serait assuré par des mâles provenant d'oeufs pondus par la fondatrice avant même la première émergence.

- Dans les cas de fondation précoce, certains nids, plus rapidement orphelins, produiraient l'essentiel de la descendance mâle alors que d'autres garderaient leur Reine et produiraient la plus grande part des sexués femelles. Le sex ratio des reproducteurs résulterait donc d'un processus complexe où interviendrait le taux d'orphelinage.

Références

- KHALIFA, A., 1953.- Biological observations on *P. gallicus* L. and *P. foederatus* Koch, with special reference to stylopisation. *Bull. Soc. Fouad I, Entomol.* , 37, 371-404.
- PRATTE, M., GERVET, J. et SEMENOFF T.C., S., 1984. - L'évolution de la production de descendance dans le guêpier de Poliste (*P.gallicus* L.). *Ins. Soc*, 31, 34-50.
- WEST, M.J., 1969. - The social biology of Polistine wasps. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* , 140, 1-101.

