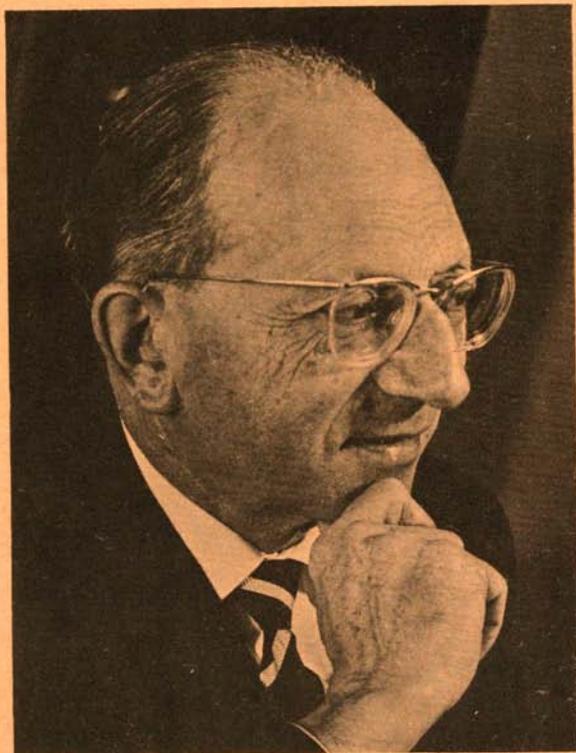


ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

VOL.3 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL ,

VAISON LA ROMAINE 12-14 Sept. 1985



(photo A.DEVEZ)

Pierre-Paul GRASSÉ

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 33-50 (1986)

LA HIERARCHIE CHEZ LES ROPALIDIA
(Hymen., Vespidae, Polistinae)

par

Roger DARCHEN

Station Biologique
24620 - Les Eyzies (France)

Summary: a comparison of hierarchic behaviours of different species of Ropalidia.

R. cincta's hierarchy is characterized by energetic and stereotyped behaviours. Some of them are only displayed by the queens. The equilibrium of the society is well secured by a system of communications which leaves no place to improvisation. On the contrary, R. guttatipennis's population is less constrained by the queen's primacy: the workers often refuse exchanges with the queen and the ones between the workers are more exchanges of equal insects than exchanges of dominant-dominated wasps. The members of the society are less enlisted in the collective tasks by a strict system of communications.

Then we have observed 2 different social structures. At last, we compare our results to the ones obtained by other colleagues on the same genus.

Key-words: wasps, Ropalidia, hierarchy, communication, evolution.

Vers 1970, la lecture des travaux concernant les Ropalidia était vite effectuée. On ne connaissait alors que les publications de ROUBAUD (1916), de PARDI (1948), de DAVIS (1966), d'IWATA (1969), de RICHARDS (1971), de GADGIL (1974) et de DARCHEN (1976). MALYSHEV (1966), EVANS, WEST-EBERHARD (1970), IWATA (1971) et SPRADBERRY (1973) tous, en quelques lignes seulement, nous avait résumé l'essentiel du peu que l'on connaissait en ce domaine. Suffisamment malgré tout pour laisser deviner qu'un champ de recherches sur les Vespides avait été négligé au grand dam de la connaissance de l'évolution sociale de l'ensemble des Vespides.

Les observations de ces dernières années en revanche nous apportent maintenant assez de données pour tenter d'établir un début de synthèse de nos connaissances actuelles sur la hiérarchie entre les individus de ces sociétés.

I - HISTORIQUE.

BEQUAERT (1918) compte 135 espèces de *Ropalidia* de par le monde. VAN DER VECHT (1962) n'en accepte que 90. quoiqu'il en soit, ce n'est pas la demi-douzaine de monographies connues maintenant qui nous permettra d'avoir une réponse exhaustive à la question que nous nous posons ici. Nous ne prétendons que poser des repères de directions pour nos futures observations.

Que savons-nous déjà sur la biologie sociale des *Ropalidia*? Deux phénomènes importants sont apparus dans la constitution des sociétés stables qui mèneront à celles des *Polistinae* supérieures comme *Polybia* et *Stelopolybia*: les femelles fécondées et pondueuses, que nous appelons des reines, vivent suffisamment longtemps pour assister à la naissance de leur progéniture et pour se faire aider par elle. Elles vont désormais rester sur le nid) et vaquer aux occupations nécessaires au développement des oeufs et des larves. C'est un pas énorme franchi dans cette évolution sociale. Les femelles des Vespides plus primitifs, quelques *Stenogastrinae*, quelques *Synagris*, des *Eumenidae* se contentaient d'amasser de la nourriture auprès de leur oeufs ou bien de nourrir directement ou indirectement leurs larves et de disparaître avant leur naissance. *Ropalidia* à l'instar des *Belonogaster* et des *Polybia* africains, laisse apparaître au sein de la société un début de formation de castes (certaines ouvrières n'ayant que des ovaires filiformes), de trophallaxie entre tous les individus (adultes et larves) et même d'une certaine division du travail puisque les guêpes les plus dominantes vont moins que les dominées à la récolte de la nourriture et des matériaux de construction.

II _ METHODE DE TRAVAIL.

Les nids observés étaient toujours à portée de main de l'expérimentateur. Les insectes pouvaient être ainsi facilement marqués par une tache de peinture sur le thorax permettant de les individualiser. Cela d'autant plus facilement que les colonies de *Ropalidia* ne comptent guère plus d'une trentaine d'individus.

A l'occasion de ces marquages, deux observations importantes se sont imposées comme règles générales, 1) les mâles, toujours dominés, ne séjournent que peu de temps dans la société. Ils s'évadent sans retour. Ils sont toujours peu nombreux sur le nid, 2) beaucoup de femelles disparaissent aussi au cours des observations, témoin l'absence définitive de plusieurs individus marqués. La prédation par les araignées et les oiseaux ne doit pas être étrangère à ce phénomène.

III - RAPPEL des observations effectuées sur *Ropalidia cincta*.

1) La structure de la colonie.

Le tableau I ci-joint établi d'après 6 colonies nous montre que chacune des colonies observées ne comprend qu'une seule reine fécondée et pondreuse, entourée de mâles rares et de femelles dont les ovaires sont plus ou moins développés mais dont la spermatheque est vide.

Il y a lieu cependant d'apporter plusieurs précisions que ce tableau ne laisse pas apparaître. Outre la reine, les jeunes sociétés (1, 4 et 6) ne possèdent aucune femelle aux ovaires développés. Pourtant, à côté des femelles aux ovaires filiformes, on découvre que certaines ont des ovarioles qui contiennent, dans le germarium ou dans le calice, quelques ovocytes très petits et transparents et des corps jaunes. On le sait, le phénomène est la preuve d'une dégénérescence des ovocytes et des cellules vitellines. La castration provoquée par la reine ne serait pas uniforme sur tous les individus ou bien, comme chez les fourmis ou les abeilles, elle serait progressive, liée à l'âge. Des observations supplémentaires seraient nécessaires pour établir une corrélation possible entre l'âge des ouvrières, la dimension de leurs ovaires et la durée de leur séjour sur le nid. Dans les vieilles colonies (2 et 5), des femelles montrent des ovaires qui peuvent presque atteindre la taille de ceux de la reine féconde et contenir des oeufs et des corps jaunes. Cependant, à part les reines fécondées, nous n'avons jamais vu ces femelles pondre dans des cellules au sein des colonies bien stabilisées.

2) La hiérarchie chez *Ropalidia cincta*.

Ces comportements de dominance apparaissent lors des échanges de nourriture et de matériau de construction ou encore au moment de la trophallaxie entre les individus.

L'individu dominant doit se placer dans une position supérieure à celle du dominé. La réalisation de cette condition peut s'effectuer de diverses manières. Cependant, 2 attitudes sont le plus souvent adoptées: elles le sont surtout par la reine ou par une femelle à la suite d'un orphelinage.

La première attitude de dominance, la plus caractéristique, est certainement celle où la reine se précipite sur un individu, lui saute sur le thorax, le déséquilibre au point de l'amener à rester suspendue par les pattes arrière, la supportant ainsi à califourchon sur sa tête et son thorax tournés vers le sol. L'attouchement des antennes cesse alors et les échanges s'amorcent. Cette attitude peut durer plusieurs secondes.

La deuxième attitude, sans être aussi démonstratrice, est tout de même très remarquable. La reine grimpe à cheval sur le thorax de l'une de ses guêpes le plus

agilement et le plus rapidement possible, car dans ce comportement comme dans le précédent, les dominés semblent souvent opposer une résistance active à ces traitements brutaux de la reine.

Tous ces comportements, comme les suivants, sont toujours précédés d'un jeu d'antennes que nous n'avons pu étudier parce que nous ne possédions pas le matériel indispensable pour ce genre de travail.

Il existe encore d'autres attitudes qui sont le signe indiscutable de la dominance d'un individu sur l'autre. Nous renvoyons à une publication antérieure pour leurs descriptions (Darchen, 1978).

3) Le type de hiérarchie dans la société de *Ropalidia cincta*.

Est-ce une hiérarchie linéaire, triangulaire ou complexe? Ce problème qui mériterait une étude en soi. Cependant, nous pouvons déjà répondre en partie à cette question. En bref, il est clair que la hiérarchie des *Ropalidia* est beaucoup plus complexe que celles qui ont été décrites pour les Vespides par divers auteurs.

Le schéma ci-joint résume les résultats de nos observations (fig.1).

4) Les comportements en usage lors de la réalisation de tâches communautaires.

Chez *Ropalidia cincta*, la hiérarchie transparait encore lors du nourrissage des larves et des échanges réciproques entre les larves et les adultes.

Lorsque les nourrices viennent de recevoir de la nourriture solide arrachée à une butineuse et partagée à l'entour, Elles la triturent de façon à obtenir une pâte molle. Puis brusquement, lorsque cette préparation alimentaire est bien élaborée, la reine ou une autre femelle émet de fortes vibrations grâce à un mouvement intense des ailes. Pendant cette émission sonore, le corps de la guêpe est soulevé sur les pattes tendues. Ce signal déclenche, chez les ouvrières, le nourrissage des larves avec la pâte alimentaire qui vient d'être préparée.

Les comportements d'échange de matériaux de construction sont semblables à ceux que nous venons de décrire.

IV - LE COMPORTEMENT DE *ROPALIDIA GUTTATIPENNIS*.

1) La structure de la colonie.

Nous n'avons eu l'occasion d'observer qu'un seul nid de cette espèce pendant plusieurs semaines et d'en disséquer

tous les individus. Le tableau II ci-joint nous donne le résumé de notre analyse.

Comme chez *Ropalidia cincta*, il n'y a qu'une seule reine fécondée au sein de la colonie de *Ropalidia guttatipennis*, de plus on y découvre encore une seule femelle aux ovaires développés mais sans sperme dans la spermatheque et 6 ouvrières aux ovaires filiformes. RICHARDS a pu constater le même phénomène dans l'unique colonie de la même espèce qu'il a disséquée. En revanche, toujours avec *Ropalidia guttatipennis*, ROUBAUD a écrit que, dans les 2 nids qu'il a analysés, il y avait respectivement 4 et 5 femelles aux ovaires développés pour 2 ouvrières. Il ne semble pas avoir recherché l'état des spermatheques. Ce qui est une assez grave lacune.

2) La hiérarchie chez *Ropalidia guttatipennis*.

Il apparait immédiatement que la symbolique de la dominance est beaucoup moins marquée chez *Ropalidia guttatipennis* que chez *Ropalidia cincta*.

La reine existante ou la future reine qui tente de supplanter toutes ses consœurs après un orphelinage se tient à cheval presque uniquement sur la tête de sa consœur. Les 2 insectes ont le corps tourné verticalement vers le bas du rayon mais, à aucun moment, la reine ne se renverse, pattes en l'air, comme chez *Ropalidia cincta*.

Il y a d'autres exemples d'attitude hiérarchique. La dominante se place à côté et dans le même sens que la dominée légèrement couchée tourne sa tête sous celle de la dominante. Il y a alors un échange trophallactique au profit de la dominante.

La dominante peut aussi aborder la dominée. La dominée se trouve donc à ce moment là parallèle au rayon, tête tournée vers le sol. La dominante lui monte sur la tête et le thorax.

Enfin, il peut encore arriver que la plus forte grimpe rapidement par derrière sur la tête et le thorax de la plus faible et se courbe de façon à échanger des produits alimentaires en la prenant par dessous la tête.

Mais la dominance de la reine et des femelles de rangs intermédiaires n'est que relative: les butineuses refusent souvent de partager la nourriture ou le matériau de construction rapportés au nid. Les femelles qui séjournent sur le nid n'acceptent pas toujours l'échange de nourriture. Ces refus sont rares chez *Ropalidia cincta*. En revanche, les femelles acceptent plus volontiers d'effectuer des échanges face à face et horizontaux. Il existe même chez *Ropalidia guttatipennis* un comportement particulier d'échanges, lorsque les 2 individus se dressent face à face presque verticalement sur la paire de pattes arrières. De plus les échanges entre 3 femelles ne sont pas rares.

Au moment d'un l'orphelinage, toutes les tentatives de dominance sont plus fréquentes et plus violentes. Mais, en règle générale, il semble bien que les échanges "égalitaires"

soient plus fréquents et plus variés chez *Ropalidia guttatipennis* que chez *Ropalidia cincta*.

Ajoutons encore que, chez les 2 espèces, la durée du séjour sur le nid est fonction de la situation hiérarchique des individus: la reine ne quitte le nid que pour defequer. Les ouvrières sont presque toujours en voyage. Les dominantes sur le nid se précipitent au devant des butineuses pour essayer d'accaparer le butin.

Enfin, il est important de noter que, dans les 2 espèces principales étudiées ici, les attitudes de dominance entre femelles et mâles reflètent celles qui s'établissent entre les femelles: chez *Ropalidia cincta*, les dominances vigoureuses sont prépondérantes, chez *Ropalidia guttatipennis*, elles sont minoritaires comparées aux attitudes égalitaires.

3) Le type de hiérarchie chez-Ropalidia guttatipennis.

Il est indéfinissable dans la mesure où 1) les individus marqués de ma colonie ont très rapidement disparu du nid, 2) la dominance est beaucoup moins marquée et beaucoup plus rare que chez *Ropalidia cincta*, 3) les refus d'échanges de nourriture, de matériau de construction et de trophallaxie sont fréquents, et 4) les rapports, dits égalitaires, sont monnaie courante. Je ne puis que conclure qu'il y a des comportements de dominance certains et que ces comportements sont le fait de peu d'individus, toujours les mêmes, la reine par exemple ou celle qui la remplacera lors d'un orphelinage expérimental. En effet, dans le nid particulier observé, on assistait qu'à une ou deux attitudes de dominance vigoureuse par heure. C'est peu! Il en était tout autrement lorsqu'une ouvrière essayait de s'imposer comme reine après orphelinage: la plus active cavalcadait sans arrêt sur le nid à la recherche d'individus mâles ou femelles qu'elle pouvait bousculer ou chevaucher.

La hiérarchie chez *Ropalidia guttatipennis* existe donc mais d'une manière diffuse. Dans notre nid, seuls apparaissaient la dominance linéaire de l'individu 2 sur l'individu 4.

Un autre phénomène expérimental mériterait d'être reproduit. En effet, 1h30 après le retrait de la reine α (2) de la société, j'ai tenté de la réintroduire alors que la reine β (4) faisait déjà une campagne ardente pour prendre la tête de la petite société. Après 3 ou 4 minutes de "surprise", due à la reconnaissance de son ancienne reine, caractérisée par un repos dans sa cavalcade, la future reine (β) attaqua l'intruse du moment. Le combat ne dura que quelques secondes car la femelle α vaincue quitta le nid au profit de l'ex-femelle β qui reprit son manège de dominance.

4) Les comportements en usage lors de la réalisation des tâches communautaires.

Toutes les manifestations comportementales décrites

pour *Ropalidia cincta* lors des échanges entre adultes et larves sont réduites ou inexistantes chez *Ropalidia guttatipennis*. Lors des régurgitations ou des nourrissements des adultes aux larves, les femelles ne synchronisent pas leurs mouvements par des battements d'ailes intenses: chaque individu opère de manière individuelle. Les très faibles signaux sonores émis quelquefois par les femelles qui récoltent le liquide qui sourd de la bouche des larves ne sont plus recruteurs pour les autres ouvrières qui travaillent alors quand bon leur chante.

5) Conclusions.

Ainsi concordent toutes nos observations sur les 2 espèces de *Ropalidia*. La société de *Ropalidia cincta* est très structurée, la hiérarchie y est nettement affirmée par des attitudes énergiques sinon violentes dont certaines sont propres à la reine, la bonne marche de la colonie est assurée par un système de communication assez complexe qui laisse peu de place à l'improvisation. En revanche, dans une population de *Ropalidia guttatipennis*, la primauté de la reine, sans être véritablement contestée, est moins contraignante pour les subordonnés qui peuvent refuser facilement un échange de nourriture ou de fibres végétales. Les échanges entre ouvrières s'accompagnent plutôt de comportements d'individus hiérarchiquement égaux qui ne sont pas embrigadés dans des tâches collectives synchronisées par un strict système de communication.

En bref, nous avons bien 2 structures sociales qui mériteraient encore d'être analysées finement.

V - LES SOCIÉTÉS D'AUTRES ESPÈCES DE *ROPALIDIA*.

Sur la centaine d'espèces de *Ropalidia* reconnues, 7 ou 8 ont été étudiées. C'est-à-dire qu'il existe encore pas mal de travail pour les prochains vespидologues.

1) La structure des sociétés

Le tableau III ci-joint résume les observations obtenues à la suite de dissections des ovaires des individus des colonies de 3 espèces.

La grosse différence qui apparaît immédiatement entre ce tableau et le précédent est la fréquence des sociétés polygynes aux Indes et au Japon.

Malheureusement, les observations des différents travaux cités dans ce tableau pèchent par 2 graves défauts, 1) les auteurs nous laissent dans l'ignorance sur l'état des ovaires et des spermatheques des femelles: ces détails importants nous auraient éclairés sur les comportements des différents individus des sociétés, 2) on aurait aimé connaître le devenir des oeufs pondus par les femelles non-dominantes. Ne sont-ils pas mangés ultérieurement par la femelle α qui marquerait ainsi une nouvelle fois sa primauté? J'ai observé ce phénomène sur un gros nid de Poliste africain.

2) La hiérarchie chez ces espèces.

GADAGKAR ET JOSHI distinguent 3 groupes d'individus chez *Ropalidia cyathiformis* en fonction de leur occupation principale dans le nid, celui des guerrières, celui des nourrices et celui des butineuses. Chacun d'entre eux est caractérisé par des comportements de dominance assez nombreux. Ils citent les suivants: l'escalade du dominé pour s'installer sur la tête et mordre les appendices situés autour de la bouche, la fixation sur la tête du dominé pendant plusieurs minutes, la fixation près d'un individu pour saisir la patte ou une antenne, la course en direction des subordonnées et la morsure d'un appendice du corps. Or, les femelles pondueuses font toujours partie du groupe dominant des guerrières. Ce sont elles surtout qui manifestent le comportement que nous venons de décrire. Elles s'absentent peu du nid. En revanche, les nourrices sont plus calmes et, étonnement, c'est au milieu d'elles que les guêpes trouveront leur reine de remplacement si cela s'avère nécessaire au cours de la vie de la société. Enfin, les butineuses passent presque tout leur temps à l'extérieur du nid à la recherche de la nourriture.

Les mêmes auteurs ont découvert des castes semblables chez *Ropalidia marginata* mais, ici, ce sont les nourrices qui restent le plus sur le nid. Les guerrières ont plutôt tendance à s'affronter entre elles qu'à s'attaquer aux autres castes. Les comportements de dominance ressemblent assez à ceux de l'espèce précédente.

Enfin, KOJIMA décrit 2 types de comportement hiérarchique. Il y a d'abord le "pecking" que je traduis par "petite menace" durant lequel l'insecte se précipite soudainement vers la tête ou le thorax du dominé et s'arrête brusquement pour ne le toucher qu'avec l'extrémité de ses antennes. Généralement, le dominé se retire. Il y a aussi le "mounting" ou escalade du dominé par le dominant qui lèche le corps de son rival sans le mordre. Ces 2 comportements sont exprimés avant tout par la reine en face de ses subordonnées, et quelquefois seulement par les dominées entre elles. Enfin, comme ITO, KOJIMA décrit un comportement qu'il ne classe pas parmi ceux de dominance, le "baiser" ou le partage de la nourriture.

3) Le type de hiérarchie des sociétés.

En général, les différents auteurs n'ont particulièrement pas attaché une grosse importance à ce problème. GADAGKAR et JOSHI nous donnent des schémas hiérarchiques résumant leurs observations sur 2 espèces de *Ropalidia*, *marginata* et *cyathiformis*.

Dans la colonie de *Ropalidia cyathiformis* étudiée, 5 femelles sur 10 pondent mais 2 surtout dominent toutes les autres par une plus grande production d'oeufs. La hiérarchie est plutôt linéaire. Il en est de même chez *Ropalidia marginata* qui fonde aussi des sociétés polygynes.

En revanche, la hiérarchie de *Ropalidia fasciata*, qui fonde des sociétés monogynes, ressemble assez à celle de *Ropalidia cincta*, en ce sens que le statut de la reine, dans une colonie bien établie, est stable, tandis que celui des subordonnées est plutôt flexible.

VI - DISCUSSION ET CONCLUSION.

Nous avons observé 2 types de colonies du même genre assez différents. Leurs biologies sont semblables mais les divers comportements souvent comparables diffèrent par l'intensité et la fréquence de leur réalisation: chez *Ropalidia cincta*, les attitudes de dominance ou de soumission se manifestent plus souvent que chez *Ropalidia guttatipennis*; certaines sont même très spécifiques. En revanche, chez cette dernière, les individus de la société semblent plus libres de leurs mouvements, plus libre de refuser ou d'accepter un échange ou un don. Le travail des membres de la société de *Ropalidia cincta* est orchestré par tout un rituel sonore, vibratoire et gestuel, celui des membres de la société *Ropalidia guttatipennis* est laissé au gré des circonstances, le retour d'une butineuse chargée de nourriture ou d'une butineuse ramenant de la pâte de bois, la nécessité d'allonger une cellule ou de nourrir quelques larves affamées, le besoin du liquide sécrété et distribué par les larves des cellules.

On voit déjà tout ce que nous apporterait les nouvelles monographies concernant les *Ropalidia* qui, nous le savons maintenant, fondent des sociétés par une association de femelles multiples, ou par une seule reine et même par essaimage.

En bref, autant d'espèces étudiées autant de diversités comportementales. Mais, parmi toutes les espèces observées, il semble bien que, jusqu'ici, ce soit *Ropalidia cincta* qui nous montre une structure de la société réglée par tout un code assez rigide de comportements. La lecture des travaux étrangers, mes propres observations sur d'autres espèces n'auraient pu laisser imaginer l'existence de tels rapports entre les individus du genre *Ropalidia*. Une nouvelle fois encore, notre analyse nous invite à emmagasiner davantage de données sur ce groupe clé des Vespides.

Résumé: On propose ici une comparaison des comportements de dominance de différentes espèces de Ropalidia. La société de R. cincta est très structurée, la hiérarchie y est nettement affirmée par des attitudes énergiques sinon violentes dont certaines sont propres à la reine, la bonne marche de la société est assurée par un système de communication assez complexe qui laisse peu de place à l'improvisation.

En revanche, dans une population de R. guttatipennis, la primauté de la reine est moins contraignante pour les subordonnées qui peuvent refuser facilement un échange de nourriture ou de fibres végétales. Les échanges entre ouvrières s'accompagnent plutôt de comportements d'individus hiérarchiquement égaux qui ne sont pas embrigadés dans des tâches collectives synchronisées par un strict système de communication.

En bref, nous avons bien 2 structures sociales assez différentes.

Nous comparons enfin nos observations à celles qui ont été obtenues avec d'autres espèces de Ropalidia par d'autres collègues.

II

BIBLIOGRAPHIE

- BEQUAERT J., 1918 - A revision of the Vespidae of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo expedition with a list of Ethiopian diplopterous wasps. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 39, 1, 1-384.
- DARCHEN R., 1976 - Ropalidia cincta, guêpe sociale de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). (Hym. Vespidae). Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.), 12, 4, 579-601.
- DAVIS T.A., 1966 - Observations on Ropalidia variegata (Smith). (Hym. : Vespidae). Entom. News, 75, 10, 271-277.
- DAVIS T.A., 1966 - Nest structure of a social wasp varying with siting leaves. Nature, 210, 5039, 966-967.
- EVANS, H.E. ; WEST-EBERHARD, M.J., 1980 - The wasps. Ann. Arbor. Univ. Michig. Press, pp 265.
- GADAGKAR R. ; GADGIL M. , 1980 - Observations on population ecology and sociobiology of the paper wasp Ropalidia marginata marginata (Lep.), (Fam. Vespidae). In : Symposium Ecol. Anim. Pop., Zool. Survey India, pp. 12.
- GADAGKAR R., 1980 - Dominance hierarchy and division of labour in the social wasp Ropalidia marginata (Lep.) (Hym. : Vespidae). Current Sc., 49, 20, 772-775.

12

- GADAGKAR R., JOSHI N.V., 1982 - Behaviour of the Indian social wasp Ropalidia cyathiformis on a nest of separate combs (Hym. : Vespidae). J. Zool. Lond., 198, 27-37.
- GADAGKAR R. ; GADGIL M. ; JOSHI N.V. ; MAHABAL A.S., 1982 - Observations on the natural history and population ecology of the social wasp Ropalidia marginata (Lep.) from Peninsular India (Hym. : Vespidae). Proc. Ind. Acad. Sci. (Anim. Sci.), 91, 6, 539-552.
- GADAGKAR R. ; JOSHI N.V., 1982 - A comparative study of social structure in colonies of Ropalidia. In : Biology of Social Insects, Westview Press/Boulder, Colorado, 187-191.
- GADAGKAR R. ; JOSHI N.V., 1983 - Quantitative ethology of social wasps : time-activity budgets and caste differentiation in Ropalidia marginata (Lep.) (Hym. : Vespidae). Anim. Behav., 31, 26-31.
- GADAGKAR R. ; JOSHI N.V., 1984 - Social organisation in the Indian Wasp Ropalidia cyathiformis (Fab.) (Hym. : Vespidae). Z. Tierpsychol., 64, 15-32.
- GADAGKAR R. ; JOSHI N.V., 1985 - Colony fission in a social wasp. Current Science, 20, 542, 57-62.
- GADGIL M. ; MAHABAL A., 1984 - Caste differentiation in the paper wasp Ropalidia marginata (Lep.). Current Sci., 43, 15, 482.

13

- HOOK A.N. ; HOWARD E.E. , 1982 - Observation on the nesting behaviour of three species of Ropalidia Guérin-Méneville (Hym. : Vespidae). J. Aust. Ent. Soc., 21, 271-275.
- IWATA K., 1969 - On the nidification of Ropalidia (Anthrencida) taiwana Koshunensis son an in Formosa (Hym. : Vespidae). Kontyû, 37, 4, 367-372.
- IWATA K., 1969 - Nidification habits of Ropalidia and Parapolybia. Kontyû, 37, 4, 437-443.
- IWATA K., 1971 - Evolution of nistinct. Comparative ethology of Hymenotera. Amerind. Publ. co., New Delhy, New York, pp 535.
- KOJIMA J., 1984 - Construction of multiple independant combs in Ropalidia fasciata (Hym. : Vespidae). Jap. J. Ecol., 34, 233-234.
- KOJIMA J., 1984 - Division of labor and dominance interaction among co-foundresses on pre-emergence colonies of Ropalidia fasciata (Hym. : Vespidae). Biol. Mag., 22, 27-35.
- MALYSHEV S.I., 1966 - Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution. Methuen, pp. 319.
- PARDI L., 1948 - Dominance order in Polistes wasps. Physiol. Zool., 21, 1, 1-13.
- RICHARDS O.W., 1969 - The biology of some W. african social wasps (Hym. : Vespidae), Polistinae). Estr. Mem. Soc. Entomol. Italy, 48, 79-93.

I4

- RICHARDS O.W., 1971 - The biology of the social wasps (Hym. : Vespidae). Biol. Rev., 46, 483-528.
- ROUBAUD E., 1916 - Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et sociales d'Afrique. Ann. Sc. Nat., 10, 1, pp 157.
- SPRADBERY J.P., 1973 - Wasps. Sidgwick et Jackson, London, pp 408.
- VAN DER VECHT J. 1962 - The Indo-Australian species of the genus Ropalidia (Icaria) (Hym. : Vespidae). Zool. Verh., Leiden, 57, 1-72.

Tableau I - Analyse de la population et du développement ovarien des femelles de 6 colonies

Numéro du nid	Date	♀			♂	Nymphes	Larves	Oeufs
		Ovaires développés. Spermathèque pleine Nbre d'individus	Ovaires développés. Spermathèque vide. Nbre d'individus	Ovaires peu ou pas développés. Spermathèque vide. Nbre d'individus	Nombre d'individus	Nombre	Nombre	Nombre
1	18/10/69	1	0	3	0	0	19	23
2	18/10/69	1	4	14	0	17	62	50
3	19/12/69	1	0	0	0	0	0	0
4	25/01/70	1	0	0	0	2	1	0
5	28/04/72	1	3	9	5	33	68	55
6	30/08/74	1	0	2	0	6	6	7

Tableau II - Structure des colonies de R. guttatipennis observée par divers auteurs.

Auteurs	Structure de la colonie
Darchen	1 seule ♀ et plusieurs ouvrières
Richards	1 seule ♀ et plusieurs ouvrières
Roubaud	Plusieurs reines

Tableau III - Structure des colonies de différentes espèces de Ropalidia.

Auteurs	Espèces	Structure de la colonie
Gadgil Gadagkar	<i>R. marginata</i>	1 ou plusieurs ♀ dans le nid (3 à 4 est commun) Plusieurs peuvent pondre. Ensuite ?
Gadagkar	<i>R. cyatiformis</i>	Plusieurs ♀ dans le nid Plusieurs peuvent pondre. Ensuite ?
Itô	<i>R. fasciata</i>	Fondation des colonies par une seule reine ou plusieurs. Ensuite ?