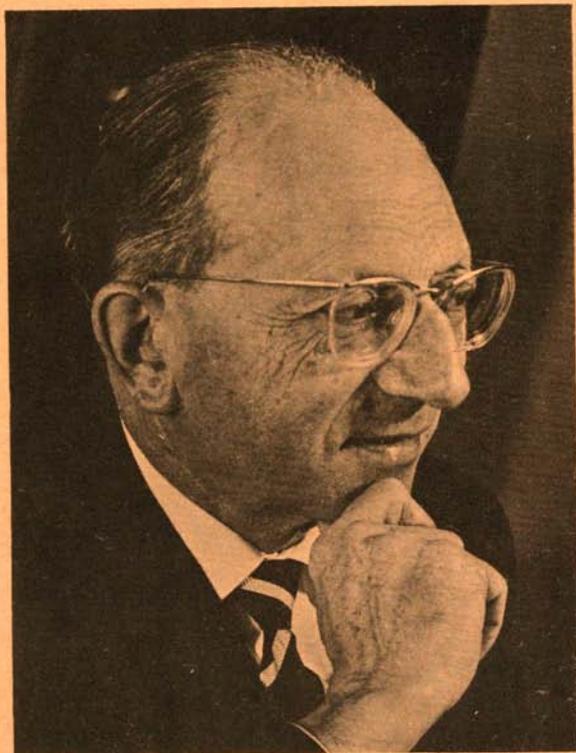


# ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

LES STENOGASTRINAE : UN GROUPE CLE POUR L'ETUDE  
DE L'EVOLUTION DU COMPORTEMENT SOCIAL  
CHEZ LES GUÉPES

par

Stéphano TURILLAZZI

*Dipartimento di Biologia Animale e Genetica  
dell'Università, Via Romana 17,  
50125 Firenze (Italia)*

RESUME

Les Stenogastrinae forment un groupe de Vespidés tropicaux uniquement au Sud-Est asiatique. Encore peu connu du point de vue systématique ce groupe l'est encore moins du point de vue éthologique.

Les affinités systématiques des espèces appartenant aux Stenogastrinae sont controversées ainsi que leur appartenance aux Vespidae.

Chez les Stenogastrinae l'architecture du nid est très particulière et on retrouve soit des espèces qui bâtissent un nid très simple soit des espèces dont le rayon est protégé par un véritable involucre. La dimension des colonies est, en tous les cas, très limitée.

Les espèces étudiées jusqu'à présent montrent des caractéristiques biologiques et éthologiques qui les différencient soit des Vespidae soit des Eumenidae et notamment par le comportement de ponte et par la production d'une substance d'origine abdominale à plusieurs fonctions. Elles s'en différencient également par les méthodes d'élevage du couvain, les méthodes de chasse et le patrouillage en vol des mâles.

L'organisation sociale est assez évoluée et, dans certaines colonies de quelques espèces de Parischnogaster et Liostenogaster on a observé la présence d'une hiérarchie de dominance et une division du travail pour les femelles, cette dernière étant corrélée, dans certains cas, avec la taille de leurs ovaires.

Chez certaines espèces de Stenogastrinae les femelles ont la possibilité de choisir parmi différentes stratégies comportementales selon la situation de la colonie, leur potentiel reproductif et peut-être la disponibilité d'un substrat approprié pour la nidification.

#### SUMMARY

Stenogastrinae wasps: a key group for the study of the evolution of social behaviour in wasps.

The Stenogastrinae are a group of Vespoidea which lives exclusively in South East Asia, whose biology and taxonomy are as yet little known. Their nest architecture varies from very simple to enveloped constructions which always lack a peduncle, and the colony size is usually very limited.

This group presents biological and ethological features that differ from those of Vespidae and Eumenidae, such as the production of an abdominal secretion which has several functions, the manner in which the eggs are laid and brood is cared for, their foraging behaviour and the performance of patrol flights by the males.

The social organization of some Parischnogaster and Liostenogaster species is relatively evolved and presents domination hierarchies correlated to ovarian development. In some species the females adopt different behavioural strategies according to the colony situation, their reproductive potential and - probably - the available nest substrata.

Mots clés: Vespoidea, Stenogastrinae, architecture du nid, biologie, organisation sociale.

Key words: Vespoidea, Stenogastrinae, nest architecture biology, social organization.

Encore assez récemment, la biologie des Stenogastrinae était presque inconnue. Les rares travaux sur ce groupe concernaient presque exclusivement la systématique. L'étude biologique et éthologique était donc souhaitée par tous ceux qui s'intéressaient à l'étude de l'évolution du comportement social des insectes puisqu'ils espéraient en obtenir de précieuses informations sur les étapes qui avaient conduits à l'eusocialité des guêpes (Wilson, 1971; West Eberhard, 1978).

Un programme de recherche sur le groupe a été développé au Département de Biologie Animale et Génétique de l'Université de Florence et au "Centro di Studio per la Faunistica ed Ecologia Tropicali" du C.N.R., et a débuté en 1979.

Ce travail est donc dédié au Professeur Leo Pardi, qui a été le concepteur et l'initiateur de ce programme, à l'occasion de son soixante dixième anniversaire.

Je remercie la Section Française de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux, son Président, le Prof. Roger Darchen et l'organisateur de l'assemblée, le Docteur Guy Demolin, de m'avoir donné le grand honneur d'ouvrir le Congrès annuel de la Société.

#### LA POSITION SYSTEMATIQUE DES STENOGASTRINAE

On trouve les premiers écrits sur les guêpes Stenogastrinae chez Guérin-Meneville (1831) qui a effectué la description de la première espèce connue, Stenogaster fulgipennis, contenue dans le matériel recueilli en Nouvelle Guinée, lors d'une de l'expédition du Coquilley. Van der Vecht (1975) raconte que Guérin (1838) avait changé le nom du genre par Ischnogaster, mais Bequaert (1918) et Dover et Rao (1922) avaient définitivement repris le premier nom.

Le premier auteur qui a traité de leur position systématique a encore été un français, H. de Saussure, dans ses monumentales "Etude sur la famille des Vespides" (1852-1858). En traitant du genre Ischnogaster et de sa place par rapport aux deux tribus des Euméniens et des Vespiciens, il a constaté que "Ce genre est, par tous ses caractères, entièrement intermédiaire entre les deux tribus, et que ses moeurs seules obligent à les classer dans les Guêpes sociales".

Jusqu'en 1927, toutes les espèces décrites ont été classées dans un genre unique, jusqu'à ce que Von Schultes (1927) crée le genre Parischnogaster dans lequel ont été comprises quelques espèces de la Région Orientale. Aujourd'hui on compte environ soixante-dix espèces, réunies en sept genres. Deux, d'entre eux, Stenogaster Guerin et Anischnogaster Van der Vecht avec 17 espèces, sont localisés dans la Papouasie alors que les autres espèces appartenant aux genres Parischnogaster Von Schultes, Metischnogaster Van der Vecht, Holischnogaster Van der Vecht, Liostenogaster Van der Vecht et Eustenogaster Van der Vecht sont réparties dans la Région Orientale de l'Inde méridionale aux Philippines, Célèbes, Sumba et Flores (Van der Vecht, 1972).

La position systématique de ces guêpes est, jusqu'à présent, assez controversée. En effet présentant un certain comportement social, elles sont considérées comme faisant partie de la sous-famille des Vespidae avec les Polistinae et les Vespinae dans la classification de Richards (1962). Cependant, elles montrent de grandes différences morphologiques et comportementales par rapport aux guêpes qui appartiennent aux deux autres sous-familles. Spradbery (1975) fournit un tableau qui, bien qu'il doive être mis à jour en tenant compte des acquisitions récentes, met en évidence les caractéristiques éthologiques uniques de ces guêpes en suggérant l'origine de ce groupe d'un ancien ancêtre vespoïde.

Richards (1971) constatait déjà que les Stenogastrinae étaient très différentes des autres guêpes sociales. Il est donc possible qu'elles soient indépendamment issues d'un ancêtre Eumenide solitaire. Van der Vecht (1977) en compte 8 principales différences morphologiques. En particulier, les Stenogastrinae ne replient pas les ailes dans le sens de la longueur quand elles sont au repos, à la différence de tous les autres Diptoptera, et elles n'ont pas, comme le Vespinae et les Polistinae, des glandules tégumentaires sur le dernier sternite gastral. En revanche, le même auteur met en évidence les ressemblances morphologiques des Stenogastrinae avec les Zéthinae, une sous-famille des Eumenidae. Il en conclue que les Stenogastrinae "are so different from the Polistinae and the Vespinae ... that a taxon consisting of these three groups cannot be regarded as monophyletic". Van der Vecht estime que le

Encore assez récemment, la biologie des Stenogastrinae était presque inconnue. Les rares travaux sur ce groupe concernaient presque exclusivement la systématique. L'étude biologique et éthologique était donc souhaitée par tous ceux qui s'intéressaient à l'étude de l'évolution du comportement social des insectes puisqu'ils espéraient en obtenir de précieuses informations sur les étapes qui avaient conduits à l'eusocialité des guêpes (Wilson, 1971; West Eberhard, 1978).

Un programme de recherche sur le groupe a été développé au Département de Biologie Animale et Génétique de l'Université de Florence et au "Centro di Studio per la Faunistica ed Ecologia Tropicali" du C.N.R., et a débuté en 1979.

Ce travail est donc dédié au Professeur Leo Pardi, qui a été le concepteur et l'initiateur de ce programme, à l'occasion de son soixante dixième anniversaire.

Je remercie la Section Française de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux, son Président, le Prof. Roger Darchen et l'organisateur de l'assemblée, le Docteur Guy Demolin, de m'avoir donné le grand honneur d'ouvrir le Congrès annuel de la Société.

#### LA POSITION SYSTEMATIQUE DES STENOASTRINAE

On trouve les premiers écrits sur les guêpes Stenogastrinae chez Guérin-Meneville (1831) qui a effectué la description de la première espèce connue, Stenogaster fulgipennis, contenue dans le matériel recueilli en Nouvelle Guinée, lors d'une de l'expédition du Coquilley. Van der Vecht (1975) raconte que Guérin (1838) avait changé le nom du genre par Ischnogaster, mais Bequaert (1918) et Dover et Rao (1922) avaient définitivement repris le premier nom.

Le premier auteur qui a traité de leur position systématique a encore été un français, H. de Saussure, dans ses monumentales "Etude sur la famille des Vespiés" (1852-1858). En traitant du genre Ischnogaster et de sa place par rapport aux deux tribus des Euméniens et des Vespiens, il a constaté que "Ce genre est, par tous ses caractères, entièrement intermédiaire entre les deux tribus, et que ses moeurs seules obligent à les classer dans les Guêpes sociales".

Jusqu'en 1927, toutes les espèces décrites ont été classées dans un genre unique, jusqu'à ce que Von Schultes (1927) crée le genre Parischnogaster dans lequel ont été comprises quelques espèces de la Région Orientale. Aujourd'hui on compte environ soixante-dix espèces, réunies en sept genres. Deux, d'entre eux, Stenogaster Guerin et Anischnogaster Van der Vecht avec 17 espèces, sont localisés dans la Papouasie alors que les autres espèces appartenant aux genres Parischnogaster Von Schultes, Metischnogaster Van der Vecht, Holischnogaster Van der Vecht, Liostenogaster Van der Vecht et Eustenogaster Van der Vecht sont réparties dans la Région Orientale de l'Inde méridionale aux Philippines, Célèbes, Sumba et Flores (Van der Vecht, 1972).

La position systématique de ces guêpes est, jusqu'à présent, assez controversée. En effet présentant un certain comportement social, elles sont considérées comme faisant partie de la sous-famille des Vespidae avec les Polistinae et les Vespinae dans la classification de Richards (1962). Cependant, elles montrent de grandes différences morphologiques et comportementales par rapport aux guêpes qui appartiennent aux deux autres sous-familles. Spradbery (1975) fournit un tableau qui, bien qu'il doive être mis à jour en tenant compte des acquisitions récentes, met en évidence les caractéristiques éthologiques uniques de ces guêpes en suggérant l'origine de ce groupe d'un ancien ancêtre vespoïde.

Richards (1971) constatait déjà que les Stenogastrinae étaient très différentes des autres guêpes sociales. Il est donc possible qu'elles soient indépendamment issues d'un ancêtre Eumenide solitaire. Van der Vecht (1977) en compte 8 principales différences morphologiques. En particulier, les Stenogastrinae ne replient pas les ailes dans le sens de la longueur quand elles sont au repos, à la différence de tous les autres Diptera, et elles n'ont pas, comme le Vespinae et les Polistinae, des glandules tégumentaires sur le dernier sternite gastral. En revanche, le même auteur met en évidence les ressemblances morphologiques des Stenogastrinae avec les Zéthinae, une sous-famille des Eumenidae. Il en conclut que les Stenogastrinae "are so different from the Polistinae and the Vespinae ... that a taxon consisting of these three groups cannot be regarded as monophyletic". Van der Vecht estime que le

Stenogastrinae puisse être considéré comme une famille distincte, ou comme une sous-famille des Eumenidae. Pardi et Turillazzi sont de cet avis (1982). Enfin le même auteur pense qu'il serait préférable de regrouper de nouveau les guêpes diploptères dans une seule famille comprenant différentes sous-familles.

Des 1918 Boquaert proposait cette solution, qui est aussi adoptée par Carpenter (1982). Le dernier met toutes les guêpes vespoides dans la famille des Vespidae qui est alors composée de six sous-familles, Euparaginae, Masarinae, Eumeninae, Stenogastrinae, Polistinae et Vespinae.

#### ARCHITECTURE DU NID

Les Stenogastrinae habitent la forêt. Toute espèce connue vit dans cette ambiance, du niveau de la mer jusqu'aux forêts du mont Kinabalu, Borneo, à 1600 mètres d'altitude. Les endroits de nidification les plus souvent mentionnés dans la littérature sont les "overhangs of cliffs" existant le long des chemins et des sentiers de la forêt, les rives escarpées des torrents et des fleuves, cavernes, chutes et, en général, les endroits les plus humides et ombragés.

Quelques espèces semblent particulièrement adaptées pour vivre dans les milieux créés par l'homme. Ainsi, les espèces vivant dans les cavernes ou dans les endroits où les conditions climatiques sont très stables, comme celles du groupe auquel appartient Parischnogaster alternata, ou les espèces du genre Liostenogaster, peuvent être découvertes dans les adductions des eaux, sous la voûte des ponts et des galeries et aussi d'autres constructions humaines (Yoshikawa et al., 1969; Ohgushi et Yamane, 1983; Ohgushi et al., 1983; Turillazzi, 1985b). Les nids de Eustenogaster se trouvent aussi bien sur les parois des cavernes qu'au plafond des édifices. P. mellyi nidifie sur les plafonds des cabanes des villages à la périphérie de Bogor (Indonésie) tandis que P. nigricans serrei a élu domicile sur les arbres en pleine ville (Turillazzi, pers. obs.).

Yoshikawa et al. (1969) observent que l'architecture du nid des Stenogastrinae a des caractéristiques si différentes de celles des autres Vespidae au point

que les premiers auteurs les ont utilisés comme indicateurs systématiques. Pagden (1958) séparait les Stenogastrinae, selon la forme du nid, en 4 groupes, Sakagami et Yoshikawa (1967) décrivaient une nouvelle espèce de Eustenogaster (E. caliptodoma) à cause de la forme de son nid si différent de celui de E. micans. Pour la même raison, on séparait Parischnogaster alternata de P. striatula (Yoshikawa et al., 1969). Des japonais et Hansell continuent ces études sur l'architecture des nids.

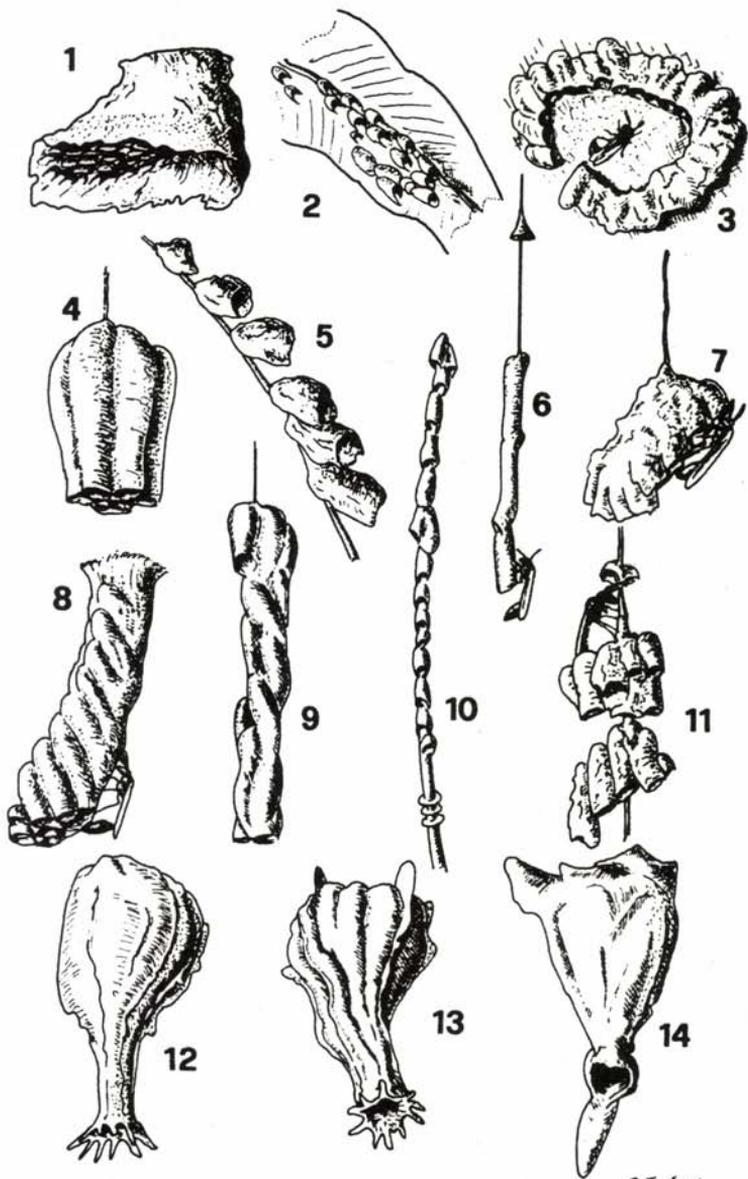
Tous les nids des Stenogastrinae n'ont pas de pédoncule et les substrats d'attache des cellules peuvent être plats ou filiformes. Le matériel de construction peut être de la boue, du végétal mélangé avec des sécrétions salivaires, ou un mélange des deux. On découvre même quelquefois dans ces mortiers de la rouille raclée de vieilles épave en métal, etc. (Turillazzi, pers. obs.).

Résumons maintenant ce que nous connaissons sur les constructions des différents genre de Stenogastrinae.

De tous les Stenogastrinae, les Liostenogaster construisent en général des nids avec le plus grand nombre de cellules (L. flavolineata a des nids de 50 à 90 cellules). Les nids sont constitués par un seul rayon en boue implanté sur des substrats plats par l'entremise d'une large socle ou sur des substrats filiformes, tels que de petites racines ou de petits rameaux (p. ex. L. nitidipennis, Yoshikawa et al., 1969). Le nid peut avoir une sorte de pseudoinvolucre incomplet formé par des prolongements des parois des cellules sur un côté du rayon chez les L. flavolineata (Fig. 1) (Ohgushi et al., 1983; Turillazzi, pers.). Des espèces édifient des rayons ayant plusieurs rangées de cellules à double couche accrochées à la partie inférieure de grandes feuilles (Fig. 2) (Liostenogaster sp.,

---

Figs. 1-14. - Nids des Stenogastrinae. Liostenogaster flavolineata (Fig. 1); Liostenogaster sp. (Figs. 2, 3); Stenogaster concinna (Fig. 4); Anischnogaster sp. (Fig. 5); Metischnogaster sp. (Fig. 6); Holischnogaster gracilipes (Fig. 7); Parischnogaster alternata (Fig. 8); P. striatula (Fig. 9); P. nigricans serrei (Fig. 10); P. mellyi (Fig. 11); Eustenogaster caliptodoma (Fig. 12); Eustenogaster sp. (Figs. 13, 14).



Yoshikawa et al., 1969), d'autres encore construisent des nids en forme de fer de cheval, constitués par des rangées de cellules (en matériel végétal) parallèles à un substrat plat avec les ouvertures vers le centre de la bâtisse (Fig. 3) (Liostenogaster sp., Yoshikawa et al., 1969; Ohgushi et al., 1983). Les nids peuvent constituer des agglomérations de dizaines d'unités dans des grottes, des cavernes, des tuyaux, etc. (Yoshikawa et al., 1969; Hansell et al., 1982; Ohgushi et al., 1983; Turillazzi, pers. obs.).

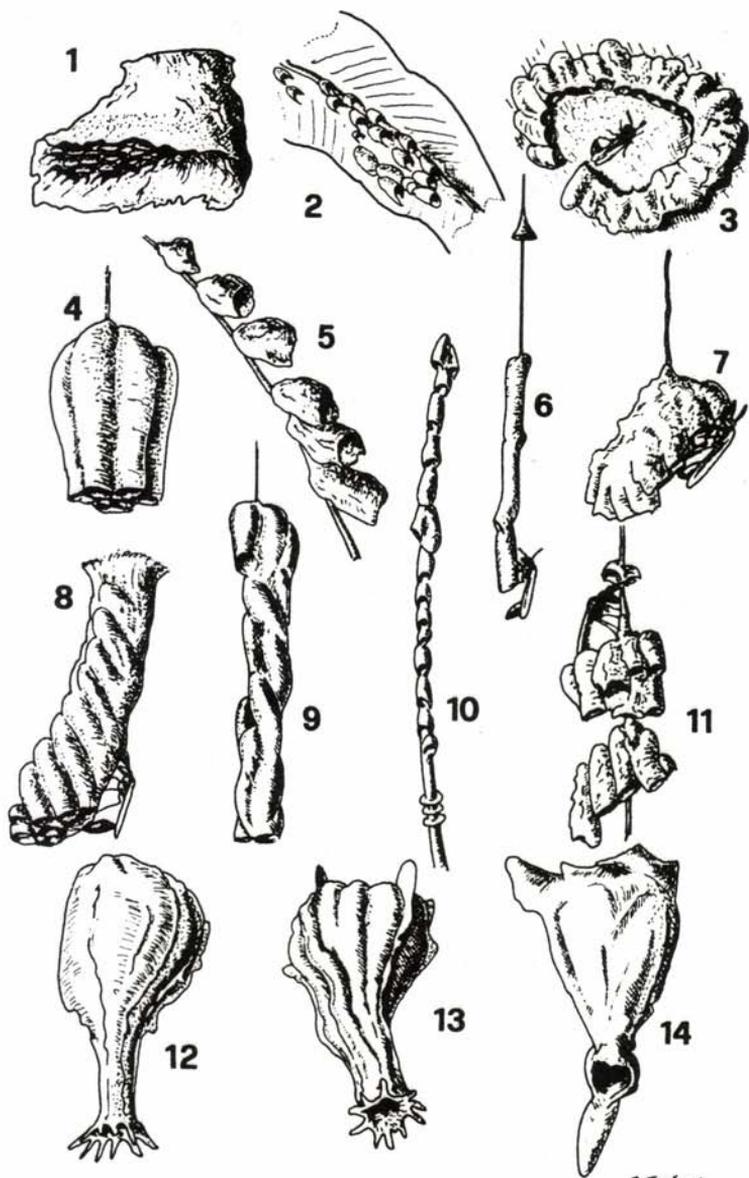
Pour le genre Stenogaster, nous disposons de la description du nid de S. concinna donnée par Spradbery (1975). Les nids ont moins de vingt cellules en boue et ils ressemblent à une cloche dont la partie supérieure est plus large que l'inférieure (Fig. 4). Le substrat est formé de petite racines.

On ne connaît pas grand chose sur les nids des Anischnogaster. Les nids de certaines espèces ont été décrits par Van der Vecht (Van der Vecht, 1972) et ils sont en boue. Les cellules sont disposées sur un substrat filiforme et attachées surtout par la base, sur une ou plusieurs rangées; les parois des cellules sont, pour un seul cas au moins, complètement distinctes (Fig. 5).

Pagden (1962) a décrit le nid de 2 espèces de Metschnogaster (M. cilipennis et M. drewseni). Leur architecture est très particulière et les longues cellules sont rangées avec peu de superpositions des parois le long des champignons Marasmius (Fig. 6).

Hansell (Hansell, sous presse a) va nous donner prochainement la description du nid des Holischnogaster gracilipes. Les guêpes ont les nids suspendus, faits d'un seul rayon fait de débris végétaux, des minces racines à section moyenne d'environ 0.5 mm de diamètre. Les nids peuvent avoir 54 cellules bien que la moyenne du nombre de cellule de plusieurs nids soit 12. Le nid est attaché au bord du substrat et les cellules sont ajoutées surtout du côté opposé (Fig. 7).

Chez les Parischnogaster, on retrouve des nids attachés à des substrats plats. De plus, P. alternata édifie des prolongements des parois à la première cellule. Ils jouent ainsi un rôle de pseudoinvolucre dans lequel s'ouvrent les cellules suivantes (Fig. 8) (Yoshikawa et al., 1969; Ohgushi et Yamane, 1983). Les nids attachés à des substrats filiformes sont très communs



Yoshikawa et al., 1969), d'autres encore construisent des nids en forme de fer de cheval, constitués par des rangées de cellules (en matériel végétal) parallèles à un substrat plat avec les ouvertures vers le centre de la bâtisse (Fig. 3) (Liostenogaster sp., Yoshikawa et al., 1969; Ohgushi et al., 1983). Les nids peuvent constituer des agglomérations de dizaines d'unités dans des grottes, des cavernes, des tuyaux, etc. (Yoshikawa et al., 1969; Hansell et al., 1982; Ohgushi et al., 1983; Turillazzi, pers. obs.).

Pour le genre Stenogaster, nous disposons de la description du nid de S. concinna donnée par Spradbery (1975). Les nids ont moins de vingt cellules en boue et ils ressemblent à une cloche dont la partie supérieure est plus large que l'inférieure (Fig. 4). Le substrat est formé de petite racines.

On ne connaît pas grand chose sur les nids des Anischnogaster. Les nids de certaines espèces ont été décrits par Van der Vecht (Van der Vecht, 1972) et ils sont en boue. Les cellules sont disposées sur un substrat filiforme et attachées surtout par la base, sur une ou plusieurs rangées; les parois des cellules sont, pour un seul cas au moins, complètement distinctes (Fig. 5).

Pagden (1962) a décrit le nid de 2 espèces de Metschnogaster (M. cilipennis et M. drewseni). Leur architecture est très particulière et les longues cellules sont rangées avec peu de superpositions des parois le long des champignons Marasmius (Fig. 6).

Hansell (Hansell, sous presse a) va nous donner prochainement la description du nid des Holischnogaster gracilipes. Les guêpes ont les nids suspendus, faits d'un seul rayon fait de débris végétaux, des minces racines à section moyenne d'environ 0.5 mm de diamètre. Les nids peuvent avoir 54 cellules bien que la moyenne du nombre de cellule de plusieurs nids soit 12. Le nid est attaché au bord du substrat et les cellules sont ajoutées surtout du côté opposé (Fig. 7).

Chez les Parischnogaster, on retrouve des nids attachés à des substrats plats. De plus, P. alternata édifie des prolongements des parois à la première cellule. Ils jouent ainsi un rôle de pseudoinvolucre dans lequel s'ouvrent les cellules suivantes (Fig. 8) (Yoshikawa et al., 1969; Ohgushi et Yamane, 1983). Les nids attachés à des substrats filiformes sont très communs

et on les retrouve chez le groupe mellyi et le groupe jacobsoni mais aussi P. striatula construit ses nids avec les cellules disposés en spirale en les attachant à des minces racines ou champignons (Fig. 9). P. mellyi (Hansell, 1981; Turillazzi, pers. obs.) réunit plusieurs cellules en rayons surposés, en utilisant des substrats très minces (Fig. 11). P. nigricans serrei (Turillazzi, in prep.) dispose une rangée de cellules sur des substrats avec un diamètre supérieur en disposant sur ceux-ci une barrière à fourmis constituée d'une substance visqueuse pour défendre la rangée des cellules (Fig. 10). Le nid de P. jacobsoni est semblable à celui de P. nigricans serrei. Chez quelques Parischnogaster les cellules sont disposées sur le côté inférieur des feuilles et la barrière à fourmis est fixée sur le pétiole des feuilles.

Les expressions les plus hautes de l'architecture des Stenogastrinae on les retrouve chez les espèces du genre Eustenogaster (Figs. 12-14) (Williams, 1919; Pagden, 1958; Yoshikawa et al., 1969; Krombein, 1976; Ohgushi et al., 1983, sous presse; Turillazzi, pers. obs.). Tout nid est constitué par un seul rayon avec un maximum de 20-30 cellules, entourées par un involucre en forme de poire avec une ouverture infère. Chez toutes les espèces, sauf E. caliptodoma (Fig. 12), l'involucre est, en réalité, un pseudoinvolucre constitué là encore par des prolongements des parois des cellules externes du rayon. Les nids sont installés soit sur des substrats plats, soit sur des substrats filiformes.

Chez tous les Stenogastrinae la résistance du matériel est assez faible comparée à celle d'autres guêpes sociales. C'est probablement un facteur qui a limité la constitution de colonies de grandes dimensions (Hansell, 1985). La quantité de liant qui cimente le matériel doit être très réduite ou peut être même inexistante (Ohgushi et al., 1983, pour Llostnogaster flavolineata).

Ohgushi et al. (1983) ont essayé de classer et de tracer les chemins de l'évolution probable des différentes formes de nids construits par ces guêpes (cf. aussi Jeanne, 1975, pour les autres Vespides sociaux), en tenant compte, comme facteurs de pression sélective puissante la prédation des fourmis et des espèces du genre Vespa (les guêpes de ce genre sont certainement les plus importantes prédatrices des nids de Stenogastrinae)

(Williams, 1919; Pagden, 1958; Hansell, 1981; Turillazzi et Pardi, 1982). Selon les auteurs japonais, ces facteurs sélectifs auraient favorisé le choix des milieux, comme les parois humides et glissantes des grottes, qui limitent la possibilité de prédation des fourmis. Hansell (1985a) pense que la construction des nids en boue exceptionnellement dure, fait par quelques espèces de Liostenogaster serait le signe d'une évolution vers une défense plus efficace contre les guêpes Vespa.

Après la découverte et l'utilisation de matériel plus léger et toujours sous la pression sélective précitée, quelques espèces ont pu ainsi coloniser des milieux plus ouverts et moins humides en suspendant les nids à des fils très minces et en réunissant les cellules pour constituer des amas très camouflés ou même en disposant les cellules sur des substrats filiformes plus gros mais défendus par des barrages visqueux (Parischnogaster). Cela a de toute façon, entraîne la réduction des dimensions des colonies. En effet, les grandes colonies auraient perdu les caractéristiques mimétiques qui appartiennent aux colonies les plus petites et le poids des ensembles constitués par les insectes et leur nid n'auraient pu être soutenu par les faibles substrats.

A l'intérieur de chaque genre, l'évolution de nouvelles formes et de nouvelles architectures s'est probablement poursuivie indépendamment.

Il semble que la construction de barrières à fourmis constituées d'une substance d'origine abdominale se soient développées chez le genre Parischnogaster et nous la retrouvons aussi chez Eustenogaster hauxwelli. En revanche, celles que l'on retrouve chez les Metischnogaster sont édifiées avec le même matériau que celui du nid. Chez quelques espèces du genre Parischnogaster et chez Holischnogaster gracilipes, en plus, le matériel des vieilles cellules est utilisé pour la construction des nouvelles comme chez Belonogaster (Marino Piccioli et Pardi, 1978). Ajoutons enfin que chez une espèce de Liostenogaster (Ohgushi et al., 1983) deux différents stades larvaires peuvent occuper en même temps la même cellule. Il en est ainsi dans deux sous-genres de Polistes, Nygmopolistes et Megapolistes (Yamane et Okazawa, 1977).

Pour terminer, notons le, Pardi et Turillazzi (1982) observent que l'architecture est souvent très hautement spécifique et peut représenter un caractère systémati-

que précieux à condition de se rappeler qu'il existe quelquefois une grande variabilité intraspécifique à l'intérieur d'une même espèce en différents lieux. Ainsi, d'après les deux auteurs précédents P. mellyi construit des nids en forme de rayon à Java et à Bali alors qu'en Thaïlande (Hansell, 1981) cette espèce façonne ses cellules en ligne.

#### CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES

Les Stenogastrinae ont toujours étonné leurs observateurs par le nombre des comportements vraiment caractéristiques et particuliers qu'elles présentent. Déjà Williams avait observé leur vol silencieux et plané, très précis pour se déplacer dans l'enchevêtrement du milieu forestier et leur habitude de ramasser des mouches et d'autres petits insectes, en les arrachant des toiles d'araignées (Williams, 1828). Le même auteur avait constaté le premier que les oeufs et les petites larves étaient pourvues d'une substance gélatineuse qui probablement devait servir de nourriture (Williams, 1919) et avait avancé l'hypothèse qu'elle serait d'origine végétale. Pagden (1958) aussi a constaté l'existence de cette même substance et a supposé qu'elle était d'origine animale (insectes régurgités). En revanche, Iwata (1967) puis Spradbery (1975), ont émis l'hypothèse qu'elle était sécrétée par les guêpes elles mêmes. En fait Jacobson (1935) avait déjà vu et décrit la production abdominale de cette substance par les femelles. Il lui attribuait une valeur trophique et pensait même que les barrières à fourmis du nid étaient simplement des réserves de nourriture larvaire.

Hansell (1982), Turillazzi et Pardi (1982), Sakagami et Yamane (1983) ont décrit avec précision le comportement de production de cette substance chez P. mellyi et P. nigricans serrei: la guêpe plie son abdomen ventralement et recueille, en s'aidant avec de ses pattes antérieures et de ses pièces buccales, une pelote de sécrétion au fur et à mesure qu'elle est émise au bout de l'abdomen. Ces auteurs ont observé que la substance n'est pas seulement donnée aux oeufs et aux larves les plus petites, mais qu'elle est recueillie, tout de suite, avant et après la déposition de l'oeuf.

Le comportement de ponte chez les Stenogastrinae est vraiment unique parmi toutes les Vespoidea (Turillazzi, in press ). Chez les Parischnogaster la guêpe recueille un peu de substance qu'elle garde dans ses pièces buccales, puis elle courbe de nouveau son abdomen vers sa bouche afin de fixer son oeuf qu'elle pond sur la substance sur son côté concave. La guêpe peut ainsi manoeuvrer son oeuf sans le toucher directement avec les pièces buccales et le déposer sur le fond de la cellule. L'oeuf est fixé dans la cellule grâce à une sécrétion visqueuse qui se trouve sur son côté convexe. La guêpe recueille ensuite un peu de substance abdominale qu'elle met sur le côté concave de l'oeuf.

Tous les auteurs précédents, excepté Hansell (1982), n'avaient pas mis en doute la fonction trophique de cette substance dont la production est confirmée dans cinq genres (Hansell, 1982). Mais quelques observations récentes (Turillazzi, 1985c) indiquent que la fonction trophique est très improbable, au moins chez Parischnogaster, pour les différentes raisons suivantes: 1) sa composition protéique est nulle ou presque nulle, 2) elle n'est consommée ni par les adultes ni par les espèces de fourmis qui l'ont goûtée, 3) les larves se nourrissent avec des gouttes de liquide régurgité par les adultes et avec de la nourriture solide, 4) on ne voit pas de raisons valables pour qu'une nourriture soit fournie au moins une semaine avant l'éclosion de l'oeuf chez des espèces où les adultes prennent toujours soin du couvain. La substance a, au contraire, d'autres fonctions importantes: 1) elle est utilisée par les femelles, comme on a vu, pour manoeuvrer l'oeuf, 2) elle devient le substrat sur lequel la jeune larve, qui sort complètement du chorion, peut se placer, bouger et se nourrir, en adhérant au fond de la cellule et 3) le support sur lequel sont entassés les réserves de nourriture liquide (et parfois solide pour quelques espèces) de la colonie. Chez quelques Parischnogaster, la substance est probablement identique à celle qui est utilisée pour construire les barrières à fourmi des nids.

Les barrières à fourmis, on l'a vu, sont des barrages de matériaux visqueux qui, chez quelques espèces de Stenogastrinae, sont disposés sur le support du nid entre la rangée des cellules et le point d'attache du support de façon à isoler les cellules du reste du substrat. Si le dernier a deux points d'attache, les bar-

rages sont construits de chaque côté des rangées de cellules. D'après des expériences conduites en nature, on a vu que ces barrières sont efficaces contre les fourmis. Seules quelques grosses espèces peuvent les franchir avec une certaine difficulté. La barrière chez P. nigricans serrei est placée, tout de suite, après la construction de la première cellule et elle est développée et renouvelée tous les jours au point d'acquiescer des formes typiques en relation avec la section du substrat, sur lequel se trouve le nid: les supports les plus minces présentent des barrières à la forme d'anneaux continus alors que les substrats plus larges entraînent la construction d'anneaux mamelonnée. Cette barrière est édiflée surtout l'après-midi et le soir. Chez Parischnogaster nigricans serrei (Turillazzi et Pardi, 1981) la substance sort en très petites gouttes au bout de l'abdomen des femelles et est recueillie par les pattes postérieures, passée très vite aux médianes et, ensuite, appliquée avec les pièces buccales sur les strates préexistantes de la substance sur le substrats.

Bien que les mouvements de récolte de la substance de la barrière et de la substance gélatineuse utilisée pour les oeufs soient un peu différents les uns des autres, je suis porté à croire que les deux substances recueillies sont au moins pour une bonne partie, identiques et viennent, toutes les deux, de la glande du Dufour (cf. Hansell, 1982).

Du côté des larves et des nymphes, on découvre encore des comportements très caractéristiques propres aux Stenogastrinae. Les larves, encore petites, s'attachent à la masse de substance gélatineuse qui est accrue et renouvelée de temps en temps par les femelles adultes; elles s'enroulent ensuite en anneau ventralement dans la cellule, en se poussant contre les parois avec le dos. Les adultes, apportant la nourriture, chatouillent la partie ventrale de la larve. L'anneau s'ouvre légèrement et accueille la masse de nourriture qui est ensuite consommée lentement. La nourriture, qui n'est pas encore consommée, dans un deuxième temps, peut être reprise par les adultes pour leur propre consommation, ou transférée aux autres larves. Comme la nourriture est imbibée de sécrétions larvaires (il paraît humide), les adultes accomplissent probablement une sorte de trophallaxie indirecte larve-adulte.

Hansell (1982) et Turillazzi (1985d) ont montré que a) les stades larvaires sont seulement au nombre de quatre, alors que les Vespinae, les Polistinae et les Eumenidae en ont cinq, b) les larves de Stenogastrinae ne filent pas un cocon complet et c) la cellule est operculée par les adultes chez quelques espèces tandis que chez d'autres elle est seulement partiellement fermée (Eustenogaster et Stenogaster, quelques Parischnogaster) lorsque la larve est mûre.

La position de la nymphe recourbée sur elle-même avec la pointe de son abdomen touchant presque les pièces buccales, est très typique des Stenogastrinae. Le sac péritrophique larvaire est expulsé tout près l'ouverture alvéolaire. Les adultes extraient facilement le meconium larvaire si la cellule est ouverte. Chez les espèces où les cellules sont fermées, les opercules sont percés et refermés après l'extraction. Cette élimination du sac péritrophique par les adultes se trouve aussi chez quelques Polistinae du nouveau et vieux monde (Ropalidia, Van der Vecht, 1962; Belonogaster, Marino Piccioli, 1966; Parapolybia et Polybioides, Jeanne, 1980), mais elle est effectuée du côté postérieur de la cellule à l'endroit où la larve émet le sac fécal. On ne sait si le meconium est éliminé pour des raisons hygiéniques (cf. les genres cités plus haut) ou pour permettre simplement la sortie de l'imago.

Les mâles sont souvent en concurrence avec la couvain lorsqu'ils agressent les butineuses pour leur arracher la nourriture qu'elles rapportent, pour voler aux larves dans les cellules la nourriture qu'elles n'ont pas encore consommée, ou pour manger les oeufs. Ils sont tolérés quelques jours sur les nids et sont chassés violemment par les femelles (Turillazzi, pers. obs. sur P. mellyi). Ils peuvent alors aller former des groupements unisexuels. Ceux-ci ont été observés chez Eustenogaster micans (Williams, 1919), Stenogaster concinna et Anischnogaster iridipennis (Spradbery, 1975), Parischnogaster mellyi (Turillazzi, 1983 a et b) et Holischnogaster gracilipes (Hansell, in press b). Les mâles de quelques genres et espèces patrouillent en des endroits bien définis de la forêt. Ce comportement a été décrit pour la première fois par Pagden (1962) chez Metischnogaster cilipennis et M. drewseni. Chez P. mellyi et P. nigricans serrei ce comportement est effectué pendant des heures déterminées de la journée, heures différen-

tes pour les deux espèces. Les mâles, en vol plané, restent immobiles en des points bien déterminés et visibles du paysage, et decouvrent, de temps en temps, trois bandes blanches qu'ils portent sur leurs tergites abdominales. Si un autre mâle arrive au même endroit, cette exhibition est prolongée et les deux mâles se jettent l'un sur l'autre, l'un ou-dessus, l'autre, au-dessous, jusqu'à ce que l'un d'entre eux abandonne et parte chercher une autre place. Si l'exhibition continue au-delà d'un certain temps, le vol des deux protagonistes se transforme en un duel aérien ascendant avec des chocs violents (Turillazzi, 1983 a et b). L'exhibition des bandes clanches est, peut être, associées à l'émission de quelques sécrétions. En effet, sur le troisième tergite gastral, situé au-dessus de ceux qui ont les bandes blanches, débouchent plusieurs glandules, dont la structure particulière a été décrite par Turillazzi et Caltoni (1983). Ce comportement est peut être une composante du comportement de reproduction de ces espèces. Rappelons à ce sujet que chez Metischnogaster (Pagden, 1962), chez Parischnogaster nigricans serrei (Turillazzi, 1983a) et chez P. mellyi (Turillazzi, pers. obs.) les accouplements, ou essais d'accouplement, ont été observés seulement pendant le vol des mâles.

Les mâles de Liostenogaster, volant aussi en patrouille, semblent marquer leurs perchoirs de repos avec des frottements de leurs tergites abdominaux (Turillazzi et Samuel, in prep.). Chez d'autres guêpes sociales, les mâles marquent aussi des perchoirs de leur environnement. Le comportement est commun chez différentes espèces de Polistes (Turillazzi et Cervo, 1982) et de Mischocyttarus (Jeanne et Castellon Bermudez, 1980).

## ORGANISATION SOCIALE

Williams considérait que certaines espèces de Stenogastrinae étaient sociales et d'autres non. Cette considération était dictée surtout par le nombre des animaux observés sur les nids des différentes espèces étudiées par Williams aux Philippines, mais les observations sur le comportement social de ces guêpes étaient très limitées dans les travaux des premiers auteurs. La seule interaction rapportée par Williams se réfère à un échange de nourriture parmi les femelles des Liostenogaster

varipinctus (Williams, 1928). Pagden en rapporte une autre entre deux femelles de Metischnogaster cilipennis (Pagden, 1962). Iwata (1967) a observé d'autres chez ses guêpes mais n'a donné aucune observation éthologique. Bref, même avec les informations de Yoshikawa et autres (1969) on connaît peu de choses sur le comportement et l'organisation sociale des Stenogastrinae.

Les chercheurs japonais ont regardé une espèce non identifiée de Parischnogaster (peut être du groupe jacobsoni) et P. striatula. Chez la première espèce, quelques heures d'observation sur une colonie composée de six femelles, ont permis de relever la présence d'une division du travail et des interactions démontrant l'existence d'une hiérarchie de dominance du type linéaire semblable à celui décrit chez les Polistes (Pardi, 1942). A la dissection les femelles ont montré des dimensions ovariennes en corrélation avec leur degré hiérarchique. Des six femelles, seules celles qui étaient nées depuis peu de temps n'étaient pas fécondées. La femelle dominante était celle qui avait les ovaires les plus grands, mais la deuxième femelle dans la hiérarchie aurait pu pondre. Chez P. striatula les auteurs japonais n'ont pas trouvé de hiérarchies mais ont observé un échange incessant des individus entre les colonies voisines. Ils en ont conclu que chaque femelle pouvait prendre soins de plusieurs nids. Ces remarques n'ont toutefois pas été confirmées par Hansell qui a travaillé avec la même espèce (Hansell, 1984).

Spradbery (1975) a un peu étudié les colonies de Stenogaster concinna. Selon lui, S. concinna se trouve à un stade subsocial. Les nids sont fondés par une seule fondatrice dont les filles restent quelques temps sur le nid. Il ne nous donne aucune précision sur l'aide apportée à la mère par les filles. Il nous dit malgré tout quelque part qu'il n'existe pas de soins parentaux coopératifs.

Les premières observations un peu plus précises sur l'organisation sociale ont été faites sur des espèces très communes nidifiant près des hommes tels que P. mellyi (Hansell, 1982, 1983; Sakagami et Yamane, 1983; Yamane et al., 1983) et P. nigricans serrei (Pardi et Turillazzi, 1981; Turillazzi et Pardi, 1982; Turillazzi, 1982, 1985a). Chez des colonies de P. mellyi, Hansell (1983) découvre une "senior female" grâce au

pourcentage (presque 100%) de temps qu'elle passe sur le nid et à sa position de repos, au-dessus de toutes les autres femelles. Sa seule activité externe semble être celle de recueillir du matériel pour la construction du nid. Malgré tout, Hansell, ne relève aucune hiérarchie de dominance lineaire, et aucune femelle dominante. Les interactions parmi les autres femelles du nid sont rares et très douces et il paraît donc improbable qu'une femelle puisse arriver à inhiber le développement ovarien des autres avec des comportements agressifs.

Yamane et Sakagami (1983) confirment la plupart des observations de Hansell, mais ils font remarquer toutes les pontes observées ont été accomplies par les femelles alpha et qu'on a jamais vu prendre les autres femelles.

Chez P. nigricans serrei, Turillazzi et Pardi (1982) retrouvent une situation comparable à celle trouvée par Yoshikawa et al. (1969). Il y a une hiérarchie essentiellement lineaire en corrélation avec le degré de développement ovarien des femelles et une division du travail liée avec les positions hiérarchiques. Les agressions consistent souvent en rapides mouvements en direction des subalternes suivis quelquefois par de faibles coups des antennes sur la tête de l'individu subordonné qui se couche légèrement et régurgite une goutte de liquide qui est sucée par le dominant. La femelle alpha reste presque toujours sur le nid, patrouille et défend le nid, même contre les femelles étrangères de la même espèce mais d'une autre colonie. Les femelles du rang inférieur sont souvent absentes du nid et recueillent de la nourriture et du matériel de construction. Les femelles sont presque toutes fécondées entre le vingtième et le cinquantième jour après l'éclosion (Turillazzi, 1985a). Leurs ovaires se développent avec l'âge. Comme chez P. mellyi (Yamane et al., 1984) les jeunes femelles peuvent choisir 1) de rester sur le nid de la mère en qualité de subordonnée aidant la femelle alpha, 2) de fonder un nouveau nid, 3) d'usurper un nid déjà commencé, 4) de s'unir à un autre colonie (Turillazzi, 1985a). Une fois, Turillazzi et Pardi (1982) ont observé la disparition et le remplacement d'une femelle alpha. La femelle qui l'a succédée la suivait immédiatement dans la hiérarchie. L'augmentation du développement ovarien de la femelle alpha, en corrélation avec l'augmentation du développement de la colonie (Turillazzi,

1985a), laisse penser que la femelle alpha est favorisée par l'aide apportée par ses filles, ou par d'autres femelles associées. Plus la colonie devient puissante et plus les individus de rang élevé sont à même de pondre. Il est probable que les premières filles ont tendance à rester dans la colonie parce qu'elles ont la possibilité de remplacer leur mère morte accidentellement. En revanche, les femelles nées dans une colonie mûre préfèrent probablement créer une nouvelle colonie ou usurper un nid au stade juvénile. Ce dernier phénomène est particulièrement commun et j'ai eu l'occasion de constater que les femelles usurpatrices suppriment, habituellement, les oeufs et les petites larves, mais elles laissent vivre et élèvent les larves les plus grosses. Elles ne touchent pas aux cellules operculées (P. mellyi, Turillazzi, pers. obs.). Il faudrait poursuivre ces observations.

Récemment j'ai eu la possibilité d'étudier des bourgades de colonies de Parischnogaster alternata en Malaisie. Les nids sont alors parfois très près les uns des autres (moins que 20 centimètres). Elles peuvent comprendre une cinquantaine de nids sur une surface de environ dix mètres carrés, accrochés à un édifice cimenté. Chez cette espèce, contrairement à toutes les autres espèces de Parischnogaster étudiées jusqu'à maintenant, une ou plusieurs femelles, rejoignent alors la fondatrice à un stade précoce du développement de la colonie, au moment de la construction de la première ou deuxième cellule (fondation associative du nid) (Turillazzi, 1985b). Parmi les femelles associées les interactions sont très peu nombreuses et il est impossible de découvrir une hiérarchie de dominance, ou une division bien définie du travail. Les associations sont peut être défensives en face des prédateurs (vue aussi la forme particulière du nid qui le rend sans défense aux premiers stades du développement), ou en force des femelles non apparentés de la même espèce (cf. la théorie de Gamboa, 1978). Nous on ne connait pas quelle est la contribution à la ponte et l'avenir de chacune de ces femelles associées. Il est intéressant de noter que la pourcentage des femelles fécondées et à même de pondre chez les colonies les plus mûres est plus important que chez d'autres espèces (Yoshikawa et al., 1969; Turillazzi, sous presse). Nous pouvons nous rendre compte de l'importance du phénomène, en comparant les porcen-

tages des femelles fécondées (FF) et qui peuvent pondre (PEL) retrouvées chez P. alternata (FF = 84.7%, PEL = 51.4%; N = 144) et P. nigricans serrei (FF = 61.7 %, PEL = 37%; N = 230) ( $P < 0.001$  et  $P < 0.01$ ;  $X^2$  test). Après l'émergence des premiers images, les interactions entre les femelles sont très faibles et rares en comparaison de celles qui ont relevées chez P. mellyi. Au contraire les jeunes individus peuvent être assez actifs dans leurs quêtes d'échange trophallactiques avec des individus plus âgées. L'individuation d'une femelle leader cause des problèmes aussi, parce que la division du travail est seulement touchée. Il y a des femelles qui ne abandonnent jamais le nid et d'autres qui s'occupent de l'approvisionnement, mais cela ne paraît pas être en relation avec les dimensions ovariennes: les femelles plus âgées ainsi que les plus jeunes passent beaucoup de temps sur le nid alors que les femelles qui sont d'un âge moyen vont fourrager.

Plusieurs femelles de Liostenogaster flavolineata (Hansell et al., 1982) semblent fonder ensemble de nouvelles colonies. Les auteurs parlent ici de hiérarchies linéaires de dominance à trois niveaux avec une femelle alpha dominante reconnaissable par son comportement, son séjour permanent sur son nid et son rôle de pondeuse.

Il existerait une division de travail chez Holischnogaster gracilipes (Hansell, sous presse). On sait encore qu'une ou deux femelles peuvent pondre ensemble. En revanche, on ignore s'il existe une hiérarchie de dominance.

Chez les espèces étudiées jusqu'à maintenant, on retrouve des colonies composées d'un nombre de femelles supérieur à sept ou huit unités (accompagnées par un nombre différent de mâles). Le nombre de femelles retrouvées dans un nid de Eustenogaster (Williams, 1919; Krombein, 1976; Ohgushi et al., 1983; Turillazzi, pers. obs.) ne dépasse jamais les quatre. Bien que des espèces de ce genre n'aient pas été encore étudiées finement, Hansell (in litteris), en se référant à E. caliptodoma, parle de "very mild and polite interactions" parmi les femelles présentes dans le même nid.

Toutes les colonies de Stenogastrinae (sauf celles de S. concinna) connues jusqu'ici ont donc atteint l'eusocialité puisqu'elles satisfont les trois conditions (Wilson, 1971) d'avoir des chevauchements de générations, des soins coopératifs de la progéniture et une plus ou

moins nette division du travail. Elles sont au niveau évolutif que West Eberhard (1978) a donné comme "a rudimentary-caste-containing stage". A l'intérieur du même genre Parischnogaster, nous retrouvons des espèces ayant une organisation sociale apparemment plus ou moins développée. Il semble que P. alternata forme les colonies les plus primitives avec plusieurs femelles équipotentielles du point de vue reproductif. P. mellyi présente des colonies où la suprématie d'une seule femelle (senior) sur toutes les autres (probablement ses descendants) est assez nette et, parfois, une hiérarchie de dominance linéaire est reconnaissable. Chez P. nigricans serrei, on relève facilement, pendant les interactions entre les différentes femelles, des rituels de dominance-soumission qui sont assez semblables à ceux qu'on connaît déjà chez d'autres insectes sociaux. L'organisation sociale de Liostenogaster flavolineata est comparable à celle de P. nigricans.

Tant chez L. flavolineata (Hansell et al., 1982) que chez P. nigricans serrei (Turillazzi, 1985a), la succession des femelles différentes à la conduite de la colonie est une chose très commune. Chez P. nigricans les femelles aux ovaires plus développés s'accouplent avant celles qui ont de petits ovaires. Ce phénomène est peut être une première condition pour l'apparition d'ouvrières stériles lorsque la période de virginité se prolonge longtemps.

Il paraît certainement intéressant, selon moi, le polyéthisme temporel qu'on retrouve chez toutes les espèces et la possibilité pour les différents individus de suivre des stratégies différentes, selon, évidemment, la situation coloniale, son propre potentiel reproductif ou aussi la disponibilité des endroits de nidification.

#### CONCLUSION

Comme nous venons de le voir les connaissances que nous avons sur les Stenogastrinae sont encore très limitées. Ces guêpes sont nettement différenciées par rapport aux autres guêpes sociales soit du point de vue morphologique, du point de vue biologique et du comportement. Elles présentent une morphologie et un compor-

tement uniques en ce qui concerne les larves, une production d'une sécrétion caractéristique ayant différentes fonctions, des types particuliers d'architecture du nid, des méthodes de chasse et d'organisation sociale. Les caractéristiques biologiques et comportementales aussi développées que celles des autres guêpes sociales, surtout pour ce qui concerne les soins des couvains et l'organisation sociale, doivent être considérées comme des convergences et/ou des parallélismes atteints séparément (Pardi et Turillazzi, 1982). Celles-là comprennent l'approvisionnement progressif des larves, une probable trophallaxie larve-adulte, l'extraction de la périthrophie larvaire, la formation de hiérarchies de dominance avec des rituels plus ou moins évidents et la division du travail. Les dimensions coloniales réduites, le mimétisme des nids avec le milieu, les habitudes peu agressives de toute les espèces et les méthodes de chasse peuvent être considérés comme des adaptations particulières au milieu forestier et au mode d'action des prédateurs.

A l'intérieur du groupe, nous retrouvons plusieurs degrés d'organisation sociale, mais on n'a pas encore découvert d'espèce totalement solitaire, d'espèce ayant des castes évidentes même simplement au niveau du comportement, ou d'espèce n'ayant qu'une seule femelle ponduse à l'intérieur des colonies adultes. Bien qu'il soit encore prématuré de faire des hypothèses sur l'origine de la socialité dans ce groupe, les grandes bourgades de nids et la fondation de colonies près de celles des parents, qu'on retrouve chez Parischnogaster, Liostenogaster, et Stenogaster permettraient d'imaginer que les Stenogastrinae auraient suivi la voie évolutive allant de l'agrégation de plusieurs femelles sur un seul nid à la fondation aplométrotique. Parmi tous ces sept genres, Eustenogaster serait, peut être, la plus énigmatique, à cause de son niveau social très primitif et de l'architecture très évoluée de son nid. La possibilité, pour chaque nouveau né, de suivre des stratégies différentes de comportement selon les facteurs contingents, et le poliéthisme temporel atteint par quelques individus, paraît caractéristique. Tous les chercheurs sont d'accord pour retenir que les Stenogastrinae ont évolués indépendamment des autres guêpes et que les connaissances acquises pour ce groupe peuvent nous faire

penser que l'hypothèse de la "polyginous family" de West Eberhard (1978) est actuellement la plus valable pour expliquer l'évolution social suivie par ces guêpes.

Remerciements. - Je remercie Monsieur le Professeur Roger Darchen pour la revision du texte.

#### REFERENCES

- Bequaert, J. 1918. A revision of the Vespidae of the Belgian Congo. Bull. Am. Mus. nat. Hist. 39: 1-384.
- Carpenter, J.M. 1982. The phylogenetic relationship and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). Systematic Entomology 7: 11-38.
- Dover, C. and H. Srinivasa Rao 1922. A note on the Dipteropterous wasps in the collection of the Indian Museum. J. Proc. Asiat. Soc. Beng. (N.S.) 18: 235-249.
- Gamboa, G.J. 1978. Intraspecific defense: Advantage of social cooperation among paper wasp foundresses. Sciences 199: 1463-1465.
- Guerin Meneville, F.C. 1831-1838. Crustacees, Arachnides et Insectes. In Duperrey, L.J. "Voyage autour du Monde sur la Coquille (1822-25)". Zoologie 2 (2), Div. 1. Paris.
- Hansell, M.H. 1977. Social behaviour of a three wasp colony: Stenogastrinae Vespidae. In: Universität Bielefeld (W. Germany), Edit. Proc. XV Int. Ethol. Conf., Bielefeld. 23-31, Aug. 1977 (Section II, Contributed papers, Abstract p. 30).
- Hansell, M.H. 1981. Nest construction in the subsocial wasp Parischnogaster mellyi (Saussure) (Stenogastrinae Hymenoptera). Insectes Soc. 28: 208-216.
- Hansell, M.H. 1982. Brood development in the subsocial wasp Parischnogaster mellyi (Saussure) (Stenogastrinae Hymenoptera). Insectes Soc. 29: 3-14.
- Hansell, M.H. 1983. Social behaviour and colony size in the wasp Parischnogaster mellyi (Saussure), (Stenogastrinae (Hymenoptera, Vespidae). Proc. Konin. Neder. Akad. Wetens. Ser. C 86 (2): 167-178.
- Hansell, M.H. 1984. Colony membership in the wasp Parischnogaster striatula (Stenogastrinae). Animal Behaviour 30: 1258-1259.

- Hansell, M.H. 1985. The nest material of Stenogastrinae (Hymenoptera, Vespidae) and its effect on the evolution of social behaviour and nest design. Actes des Colloques Insectes Sociaux 2: 57-63.
- Hansell, M.H. (in press a). The structure of the nest of the stenogastrine wasp Holischnogaster gracilipes (Van der Vecht).
- Hansell, M.H. (in press b). Colony biology of the stenogastrine wasp Holischnogaster gracilipes (Van der Vecht) on Mount Kinabalu.
- Hansell, M.H., C. Samuel and J.I. Furtado 1982. Liostenogaster flavolineata: social life in the small colonies of an Asian tropical wasp. In: The biology of Social Insects. M. Breed, C. D. Michener and H. E. Evans editors. Westview Press, Boulder Colorado, XII+420 pp.: 192-195.
- Iwata, K. 1967. Report on the fundamental research on the biological control of Insect pest in Thailand. II. The report on the bionomics of Aculeate Wasps - bionomics of subsocial wasps of Stenogastrinae (Hymenoptera Vespidae). Nat. Life S.E. Asia, Tokyo 5: 259-293.
- Jacobson, E. 1935. Aanteekeningen over Stenogastrinae. Entomol. Meded. Ned. Indie 1: 15-19.
- Jeanne, R.L. 1975. The adaptiveness of social wasps nest architecture. Q. Rev. Biol. 50: 267-287.
- Jeanne, R.L. 1980. Observações sobre limpeza e reutilização de células em ninhos de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae). Boletim do Museo Paraense Emilio Goeldi (N.S.) 101: 1-8.
- Jeanne, R.L. and E.G. Castellon Bermudez 1980. Reproductive behavior of a male neotropical social wasp, Mischocyttarus drewseni (Hymenoptera Vespida). J. Kansas Entomol. Soc. 53: 271-276.
- Marino Piccioli, M.T. 1968. The extraction of the larval peritrophic sac by the adults in Belonogaster (Hymenoptera, Vespoidea). Monitore zool. ital. (N.S.) Suppl. 2: 203-206.
- Marino Piccioli, M.T. and L. Pardi 1978. Studies on the biology of Belonogaster (Hymenoptera, Vespidae). 3. The nest of Belonogaster griseus (Fab.). Monitore zool. ital. (N.S.) Suppl. 13: 179-228.
- Ohgushi, R., S.F. Sakagami, S. Yamane and N.D. Abbas 1983. Nest architecture and related notes of stenogastrine wasps in the Province of Sumatera Barat,

- Indonesia (Hymenoptera, Vespidae). Sci. Rep. Kanazawa Univ. 28: 27-58.
- Ohgushi, R. and S. Yamane 1983. Supplementary notes on the nest architecture and biology of some Parischnogaster species in Sumatera Barat (Hymenoptera, Vespidae). Sci. Rep. Kanazawa Univ. 28: 69-78.
- Ohgushi, R., S. Yamane and N.D. Abbas (in press). Descriptions of 5 types (including subtypes) and redescription of a type of stenogastrine nests collected in Sumatera Barat, Indonesia with some biological notes (Hymenoptera, Vespidae).
- Pagden, H.T. 1958. Some Malayan social wasps. Malay Nat. J. 12: 131-148.
- Pagden, H.T. 1962. More about Stenogaster. Malay Nat. J. 16: 95-102.
- Pardi, L. 1942. Ricerche sui Polistini. V. La poliginia iniziale in Polistes gallicus (L.). Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna 14: 1-106.
- Pardi, L. and S. Turillazzi 1982. Biologia delle Stenogastrinae (Hymenoptera, Vespoidea). Atti Accad. Naz. Entomol. anno XXX: 1-21.
- Richards, O.W. 1962. A revisional study of the Masarid wasps (Hymenoptera Vespidae). British Museum Nat. History, London.
- Richards, O.W. 1971. The biology of social wasps (Hymenoptera, Vespidae). Biological Reviews 46: 483-528.
- Sakagami, Sh. F., and S. Yamane 1983. Behavior inventory of Parischnogaster mellyi. In: Ecological Study on Social Insects in Central Sumatra with special reference to Wasps and Bees. Sumatra Nature Study (Entomology): 12-18.
- Sakagami, S.F. and K. Yoshikawa 1968. A new ethospecies of Stenogaster from Sarawak, with a comment on the value of ethological characters in animal taxonomy. Annotationes Zoologicae Japonenses 41 (2): 77-84.
- Saussure, H.F. de 1852-1858. Etudes sur la famille des Vespides, Vol. 1-3. V. Masson, Paris, and J. Cherbuliez, Geneva.
- Spradbery, J.P. 1975. The biology of Stenogaster concinna Van der Vecht with comments on the phylogeny of the Stenogastrinae (Hymenoptera Vespidae). J. Austr. Entomol. Soc. 14: 309-318.
- Turillazzi, S. 1982. Some aspects of the biology and

- social behavior of Parischnogaster nigricans serrei (Hymenoptera, Stenogastrinae). In: The biology of Social Insects. M. Breed, C.D. Michener and H.E. Evans ed. Westview Press, Boulder Colorado: 222.
- Turillazzi, S. 1983a. Patrolling behaviour in males of Parischnogaster nigricans serrei (Du Buysson) and P. mellyi (Saussure) (Hymenoptera Stenogastrinae). Accad. Naz. Lincei Rc. (Cl. Sci. Fis. Mat. Nat.) LXXII: 153-157.
- Turillazzi, S. 1983b. Extranidal behaviour in Parischnogaster nigricans serrei (Du Buysson) (Hymenoptera Stenogastrinae). Z. Tierpsychol. 63: 27-36.
- Turillazzi, S. 1985a. Colonial cycle in Parischnogaster nigricans serrei (Du Buysson) in West Java (Hymenoptera Stenogastrinae). Insectes Soc. 32: 43-60.
- Turillazzi, S. 1985b. Associative nest foundation in the wasp Parischnogaster alternata. Naturwissenschaften 72: 100-102.
- Turillazzi, S. 1985b. Function and characteristics of the abdominal substance by wasps of the genus Parischnogaster (Hymenoptera Stenogastrinae). Monitore zool. ital. (N.S.) 19: 91-99.
- Turillazzi, S. 1985d. Brood rearing behaviour and larval development in Parischnogaster nigricans serrei (Du Buysson) (Hymenoptera Stenogastrinae). Insectes soc. 32: 117-127.
- Turillazzi, S. (in press). Egg deposition in the genus Parischnogaster (Hymenoptera Stenogastrinae). J. Kansas Entomol. Soc.
- Turillazzi, S. and C. Calloni 1983. Tegumental glands in the third gastral tergites of male Parischnogaster nigricans serrei (du Buysson) and P. mellyi (Saussure) (Hymenoptera Stenogastrinae). Insectes Soc. 30: 455-460.
- Turillazzi, S. and R. Cervo 1982. Territorial behaviour in males of Polistes nimpha (Christ) (Hymenoptera, Vespidae). Z. Tierpsychol. 58: 174-180.
- Turillazzi, S. and L. Pardi 1981. Ant guards on nests of Parischnogaster nigricans serrei (Du Buysson) (Stenogastrinae). Monitore zool. ital. (N.S.) 15: 1-7.
- Turillazzi, S. and L. Pardi 1982. Social behavior of Parischnogaster nigricans serrei (Du Buysson) (Hymenoptera Vespidae) in Java. Ann. Entomol. Soc.

- Am. 75: 657-664.
- Van der Vecht, J. 1962. The Indo-Australian species of the genus Ropalidia (Icaria) (Hymenoptera Vespidae) (Second part). Zool. Verh., Leiden 57: 1-72, 8 pl.
- Van der Vecht, J. 1972. A review of the new genus Anischnogaster in the Papuan Region (Hymenoptera Vespidae). Zool. Meded., Leiden 47: 240-256, 1 pl.
- Van der Vecht, J. 1975. A review of the genus Stenogaster Guerin (Hymenoptera: Vespoidea). J. Aust. Entomol. Soc. 14: 283-308.
- Van der Vecht, J. 1977. Studies of oriental Stenogastrinae (Hymenoptera: Vespoidea). Tijdschrift v. Entomologie 120: 55-75.
- Von Schultess, A. 1927. Fauna Sumatrensis, Vespidae. Supplta ent. 16: 81-92.
- Williams, F.X. 1919. Philippines wasps studies. II. Description of new species and life history studies. Bull. Exp. Stn Hawaii Sugar Plrs' Ass. (Ent.) 14: 19-186.
- Williams, F.X. 1928. Studies in tropical wasps. Their hosts and associates. Bull. Exp. Stn Hawaii Sugar Plrs' Ass. (Ent.) 19: 152-175, 33 plts.
- Wilson, E.O. 1971. The insect societies. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachussets.
- West Eberhard, M.J. 1978. Polygyny and the evolution of social behaviour in wasps. J. Kansas entomol. Soc. 51: 832-856.
- Yamane, S. and T. Ozakawa 1977. Some biological observations on a paper wasp, Polistes (Megapolistes) tepidus malayanus Cameron (Hymenoptera, Vespidae) in New Guinea. Kontyu, Tokyo 45: 283-299.
- Yamane, S., S.F. Sakagami and R. Ohgushi 1983. Multiple behavioural options in a primitively social wasp, Parischnogaster mellyi. Insectes Soc. 30: 412-415.
- Yoshikawa, K., R. Ohgushi and S.F. Sakagami 1969. Preliminary report on entomology of the Osaka City University 5th Expedition to Southeast Asia, 1966. Nat. Life S.E. Asia, Tokyo VI: 153-182, 75 plates.