

LE DEVELOPPEMENT DE LA COLONIE DE *POLISTES*. ESSAI POUR UNE APPROCHE FORMELLE

Jacques GERVET et Françoise MEAD

CNRS- Ethologie, 31 Chemin Joseph-Aiguier, F - 13402 Marseille Cédex 09

Résumé : On a essayé de construire un modèle de développement de la colonie de *Polistes* à partir de deux règles de comportement : la règle des cellules libres (DELEURANCE, 1956) et l'existence d'une oophagie nutritive. Le modèle rend compte de l'impact de l'abondance des proies sur la vie de la colonie, le fonctionnement résultant prenant une valeur adaptative. Il constitue une hypothèse nulle permettant de trouver de nouveaux mécanismes.

Mots-clés : *Polistes, développement colonial, abondance des proies.*

Abstract : **The development of the *Polistes* colony. An attempt of formal approach.**

We tried to build a model for the development of the *Polistes*' colony, on the basis of two already known behavioral rules : the rule of free cells (DELEURANCE, 1956) and the existence of nutritional oophagy. This model allows to describe the effect of the level of prey availability on the life of the colony. It constitutes a null hypothesis that allows to find new mechanisms.

Key words : *Polistes, colonial development, prey availability.*

INTRODUCTION

On a souligné (REEVE, 1991) la plasticité du système reproducteur chez les *Polistes* : nombre de fondatrices, taille du nid, forme de la division du travail... varient fortement dans le genre, voire à l'intérieur d'une espèce. On peut aussi bien insister sur l'homogénéité du comportement : structure du nid, forme des rapports sociaux, activité bâtisseuse. Plutôt que d'opposer ces deux aspects, on a recherché comment quelques règles simples, peu variables, peuvent engendrer des variations adaptatives notables selon les conditions écologiques.

L'étude comporte deux étapes :

- le rappel des règles et le calibrage de leur intervention selon les facteurs écologiques ;
- une étude, par simulation, recherchant comment leur jeu combiné modèle le développement de la colonie.

MATERIEL ET METHODES

Règles de fonctionnement.

Deux règles, déjà reconnues par DELEURANCE (1956) sont prises en compte :

- la règle des cellules libres : un alvéole est ajouté au nid lorsque une guêpe sous

motivation de ponte ne trouve pas d'alvéole prêt à recevoir son oeuf ;
 - l'oophagie nutritive : une larve est, durant les premiers jours de sa vie, nourrie avec des oeufs récemment pondus.

Le jeu de ces règles lie le développement du guêpier à la ponte de la fondatrice : la règle des cellules libres ajuste la construction à la ponte. L'oophagie nutritive, libérant des cellules précédemment occupées, bloque l'accroissement du nid. On néglige, pour le modèle, l'oophagie sans signification alimentaire, qui apparaît dans les colonies polygynes.

Les études expérimentales.

On a agi sur des facteurs écologiques de manière à modifier la mise en jeu de ces règles ; on analyse ensuite les effets en retour sur le développement de la société. Deux modifications ont été opérées :

- un refroidissement ménagé des oeufs, qui retarde leur éclosion et donc la venue de l'oophagie nutritive ;
- une restriction, diversement sévère, de la disponibilité en proies qui retentit sur l'oophagie nutritive, une guêpe détruisant d'autant plus d'oeufs qu'elle a moins de proies à sa disposition.

Les résultats ont permis de construire un modèle général qui peut à la fois décrire le développement du nid selon les conditions écologiques et servir d'hypothèse nulle pour mettre d'autres règles en évidence.

RESULTATS

Modèle de développement de la colonie

Nature des paramètres utilisés

Six paramètres conditionnent le développement de la colonie (Tableau I) :

- cpo : cadence de ponte, nombre moyen d'oeufs pondus chaque jour ;
- do : durée de développement d'un oeuf (de la ponte à l'éclosion) ;
- dl : durée de développement d'une larve (de l'éclosion au filage du cocon) ;
- dop : durée de la phase operculée, du filage du cocon à l'émergence de l'imago ;
- oo : oophagie nutritive, mesurée en nombre d'oeufs détruits pour nourrir une larve (nombre d'oeufs/larves) ;
- ml : mortalité larvaire ; proportion des larves qui meurent avant operculation.

	Refroidissement	Raréfaction des proies
Cadence de ponte	*	
Durée du développement de l'oeuf	*	
Durée du développement larvaire	*	*
Durée du développement du stade operculé	*	
Oophagie nutritive		*
Mortalité larvaire		*

Tableau I. Effet de deux facteurs écologiques sur les paramètres de la vie du guêpier.

Table I. Effects of two ecological factors on the parameters of the colony-life.

Schéma général du développement de la colonie

L'utilisation de ces paramètres conduit à un premier schéma de développement du nid, obtenu en donnant à ces paramètres des valeurs proches des valeurs moyennes

observées. Il montre l'apparition de couvées successives d'une taille à peu près constante. La taille du nid plafonne à 32 cellules : la libération de cellules, par émergence d'adultes ou oophagie, est ensuite suffisamment abondante pour permettre l'existence permanente de cellules libres.

Ce modèle permet de repérer quelques indices du développement de la colonie :

- la taille de la couvée larvaire est $(do \times cpo)$;
- le nombre d'imagos filles qui en résulte est $(do \times cpo) (1 - ml)$;
- le nombre d'oeufs détruits par oophagie nutritionnelle pour nourrir une couvée est : $(do \times cpo) \times oo$;
- la durée séparant le début de deux couvées successives est : $do (1 + oo)$. Ces couvées apparaîtront donc aux instants : do ; $do + do (1 + oo)$; $do + 2 do (1 + oo)$;
- la date de l'apparition du premier imago fille, après la première ponte est : $do + dl + dop$.

Ce modèle suggère quatre remarques :

- Le réglage de l'apparition du premier imago fille et celui de l'apparition des couvées successives relèvent de paramètres pour une part indépendants ; de la sorte, l'état du couvain est très variable au moment où apparaissent les premières descendantes.
- Les paramètres pris en compte sont diversement affectés par les facteurs écologiques que nous avons expérimentés. Il en résulte une grande diversité de variantes dans le développement de la colonie.
- L'évolution du nid le conduit à une taille stable, qu'il ne peut dépasser et qui est pourtant bien plus faible que celle de nombreux nids naturels. Des mécanismes complémentaires doivent donc être recherchés.
- Enfin un modèle plus réaliste devrait prendre en compte une variabilité importante, qui tend à amortir les fluctuations de la courbe.

Effet de l'abondance des proies sur le développement de la colonie

Une baisse de la disponibilité en proies provoque un accroissement de l'oophagie nutritionnelle, de la mortalité larvaire et de la durée moyenne de développement des larves. L'effet sur les larves ne s'exerce pas uniformément au sein de la couvée : en cas de disette, les larves les plus grosses sont nourries en priorité. L'accroissement de la durée moyenne du développement larvaire résulte surtout d'une augmentation de la dispersion des valeurs : les premières larves de la couvée ont une durée de développement normale ; les suivantes ont une durée qui s'allonge progressivement. La mortalité larvaire, de même, frappe préférentiellement les larves puînées de chaque couvée.

Les paramètres plus haut définis ont permis de simuler le développement du nid pour deux degrés de manque de proies, ces degrés étant définis par des valeurs paramétriques d'ailleurs raisonnables au regard de l'observation. Les simulations conduisent aux remarques suivantes :

- Le manque de proies tend à accroître la durée entre couvées successives mais pas obligatoirement à réduire le nombre de larves présentes sur le nid en un moment précis : seul un jeûne très sévère, plus que dans les conditions simulées, opèrerait une telle réduction,
- Par contre, il retarde la croissance du nid et baisse sa taille finale: le nid ne dépasse pas 20 cellules dans la situation la plus sévère.
- Enfin, la différence la plus forte concerne le nombre d'imagos produits ; le premier imago apparaît, dans les deux conditions, dans le même délai. Mais le nombre des descendants produits varie fortement : après 70 jours, le nombre d'imagos est respectivement de 19 et 10 descendants dans les conditions de jeûne qui ont été simulées.

Influence du couvain sur la ponte

En fait, la cadence de ponte ne reste pas constante au cours de la saison. On a notamment montré (GERVET, 1964) que le couvain exerce une influence stimulante sur la ponte à partir du cinquième jour qui suit la première operculation (Tableau II).

Cette influence exige un couvain abondant. Au niveau du modèle, on systématise ce

constat en posant que la cadence de ponte double quand le nombre d'opercules atteint 10, et se stabilise à cette valeur.

		Périodes (en jours)						
		Avant E	-5 à op	op à +5	+5 à +10	+10 à +20	+20 à +30	+30 à +40
cadence de ponte	P	2,2	1,8	2,9	4,2	3,9	4,3	4,3
	F	2,3	1,3	1,5	1,7	1,7	1,6	2
M. & W.		n. s.	n.s.	<0,02	<0,02	<0,02	<0,02	<0,02

Tableau II. Evolution de la cadence de ponte selon l'état de développement du couvain.

E : première éclosion ; *op* : première operculation ;

M. & W. : Mann & Whitney

Table II. Development of the egg-laying ratio depending on the stage of the colony.

E : first hatching ; *op* : first operculation ; *M. & W.* : Mann et Whitney

Cette nouvelle règle accroît fortement la différence entre les lots ; en effet la sous-alimentation retarde le moment où l'importance du couvain atteint 10 opercules. Dans l'hypothèse la plus sévère du modèle théorique, ce nombre n'est même jamais atteint, de sorte que la cadence de ponte ne montre pas l'accroissement correspondant. En utilisant cette règle, on a analysé la variation du nombre de cellules à la fois pour un nid normalement alimenté et pour un nid fortement sous-alimenté ; 70 jours après la première ponte, le nid sous-alimenté stagne à 20 cellules alors que le nid bien nourri atteint une situation d'équilibre à près de 80 cellules. Une telle valeur limite est fréquente, mais il arrive aussi qu'on relève des valeurs bien supérieures, liées à d'autres mécanismes, non examinés ici. On note simplement que les règles utilisées suffisent pour entraîner une différence de taille allant du simple au quadruple.

Production de descendance et conséquences éco-éthologiques

		Nombre de jours écoulés depuis la première cellule											
		34	38	42	46	50	54	58	62	66	70	74	78
Imagos / larves	P	0,2	0,6	1	1,6	2,7	1,5	1,6	2	2,7	5,3	4	2,6
	FI	0,3	0,6	0,5	0,5	0,6	0,9	1	0,7	0,8	1	1,3	1,7
	FII	0,2	0,3	0,4	0,4	0,3	0,3	0,3	0,4	0,4	0,7	0,8	1,3

Tableau III. Rapport du nombre d'imagos au nombre de larves présentes sur le nid.

Evolution théorique dans 3 conditions différentes de disponibilité en proies.

P : proies abondantes ; *FI, FII* : 2 situations définies de sous-alimentation.

Table III. Ratio between the number of imagos and the number of larvae.

Theoretical variation under three different conditions of prey-availability.

P : abundant preys ; *FI, FII* : 2 situations of prey-scarcity.

Dans les divers schémas théoriques le nombre de larves tend à être du même ordre, mais celui des imagos produits diffère fortement. De ce fait, à un niveau écoéthologique on peut estimer que la charge de travail dévolue à chacun de ces imagos varie.

On a examiné, dans trois conditions théoriques, comment varie le rapport du nombre d'imagos déjà émergés au nombre de larves : quand les proies sont abondantes, ce rapport atteint 1 dès le 42ème jour après la première ponte, alors que cette valeur n'est durablement atteinte que vers les jours 70 à 78 dans les deux situations de sous-alimentation étudiées (Tableau III).

Il est probable qu'une telle différence a un effet sur le devenir des imagos. On sait (SOLIS et STRASSMANN, 1990, MEAD et GABOURIAUT, 1992) que l'importance du couvain larvaire est susceptible d'affecter le devenir des imagos nouvellement émergés. On peut supposer qu'une guêpe qui est fortement incitée au travail par la demande larvaire tend à devenir une ouvrière, alors qu'une autre, moins fortement incitée, abandonne la colonie et, soustraite à l'influence du couvain, a plus de chances de devenir une fondatrice au printemps suivant voire, peut être, au cours de la même saison de reproduction.

DISCUSSION

Le modèle ne rend pas compte de tous les avatars possibles de la vie d'une société. Ce que nous voudrions souligner, c'est à quel point un seul facteur écologique, ici une baisse de l'abondance des proies, peut produire des conséquences variées sur la vie ultérieure de la société : taille du nid, nombre d'adultes, taille du couvain... Ces caractéristiques sont engendrées par quelques règles, dont les conséquences s'enchaînent : oophagie nutritive réglant le nombre d'oeufs, qui règle le nombre de cellules libres, qui règle la construction de nouvelles cellules...

La figure 1 montre diverses conséquences du degré d'abondance des proies :

- La rareté des proies entraîne une forte oophagie nutritive (retardant la naissance ultérieure de larves) et une notable mortalité larvaire, diminuant d'autant la production de nymphes et d'imagos. Par contre, la priorité donnée à l'alimentation des plus grosses larves fait que les premiers imagos apparaissent dans des délais normaux, bien qu'en petit nombre.

- Quand les proies sont abondantes, et donc les larves bien nourries, il y a peu d'oophagie nutritive et de mortalité larvaire. L'abondance des nymphes qui en résulte exerce une action stimulante sur la ponte, qui quelques semaines plus tard accroît l'abondance du couvain larvaire.

Ces différences retentissent sur le rapport Nombre d'imagos / Nombre de larves :

- Quand les proies sont abondantes, le nombre d'Imagos produits devient rapidement important, nettement plus que celui des larves à nourrir ; en élevage, on observe alors que de nombreux imagos filles restent inactifs, voire abandonnent le nid : il se peut que certains d'entre eux prennent alors la caste de fondatrice.

- Par contre, quand les proies sont rares, le nombre d'imagos produits est faible ; le rapport imagos/larves augmente plus lentement et, partant, l'incitation à travailler reste forte : les imagos deviennent des ouvrières. Si cette raréfaction est plus poussée encore, il arrive que les larves soient si peu nombreuses, lors de l'apparition des imagos, que leur pouvoir attractif est faible. La société se dissout alors et les imagos se dispersent, pouvant éventuellement devenir des fondatrices.

En fait, ces diverses conséquences ont une valeur adaptative :

- Un couvain larvaire bien nourri donne naissance à des imagos en surabondance par rapport aux besoins alimentaires. L'orientation de certains d'entre eux vers la caste de fondatrice, accroît le potentiel reproducteur de la reproductrice, dans une situation où un surplus d'ouvrières s'avère inutile.

- Par contre, une raréfaction des proies entraîne à la fois la réduction de l'investissement à un petit nombre de descendants et la spécialisation de tous ceux-ci dans l'approvisionnement, de telle manière qu'est exploité de manière optimale un environnement pauvre, pour, en fin de saison, fournir néanmoins quelques reproductrices.

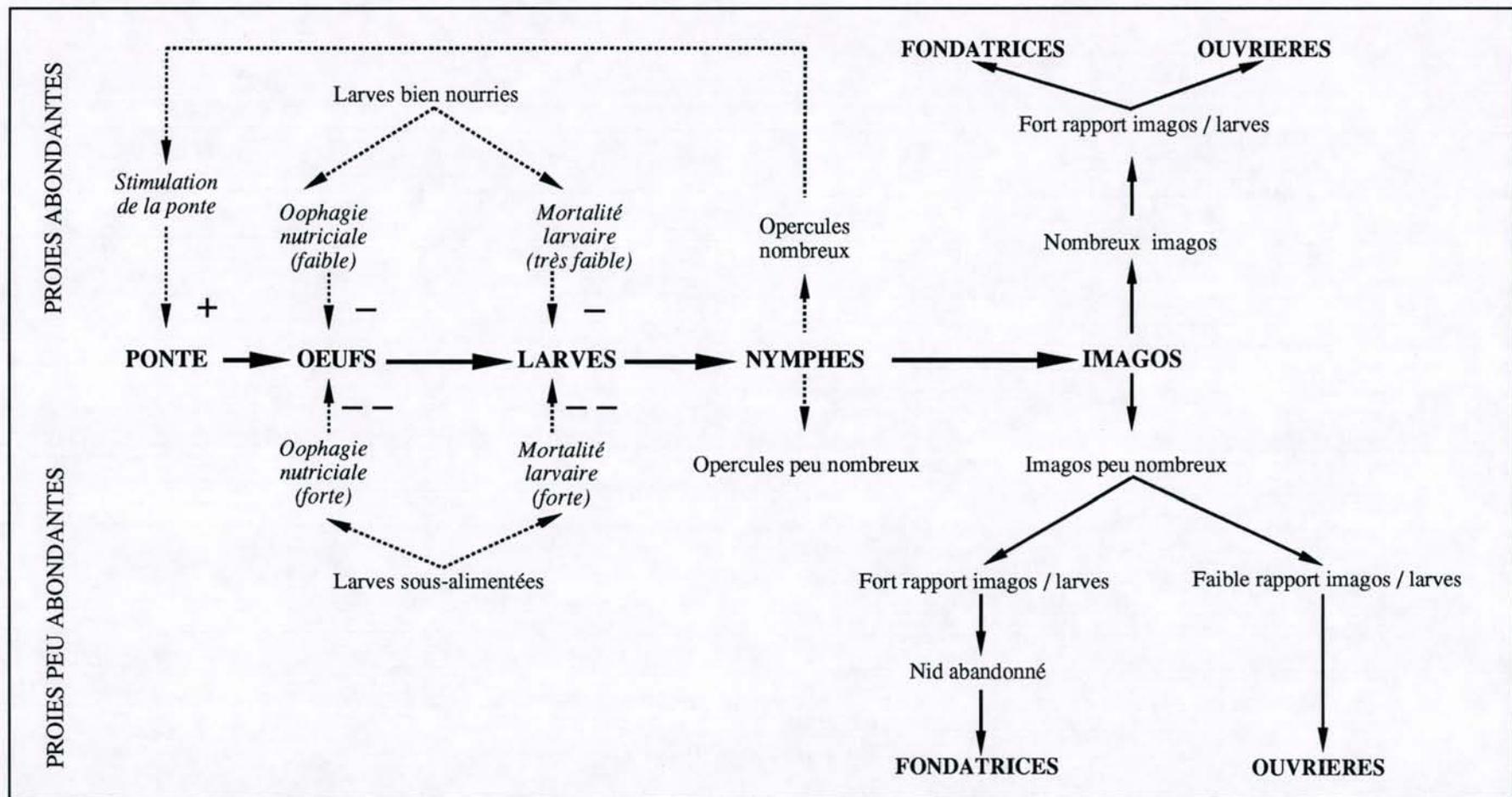


Fig. 1. Ensemble des processus liant la production des descendantes au degré d'abondance des proies.
 Set of processes binding offspring production to the level of prey availability.

- Enfin, une raréfaction plus forte encore des proies conduit à une dissolution précoce de la colonie : la dispersion des futures fondatrices permet d'attendre des périodes éventuellement plus favorables pour une nouvelle fondation.

REFERENCES

- DELEURANCE Ed.-Ph., 1956. Analyse du comportement bâtisseur chez *Polistes* (Hymen. Vesp.). L'activité bâisseuse d'origine interne. In : *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'Homme*. Paris, Masson, p.105-150.
- GERVET J., 1964. La ponte et sa régulation dans la société polygyne de *Polistes gallicus* L (Hymen. Vesp.). *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 12ème s., **6**, 601-778.
- MEAD F. et GABOURIAUT D., 1992. Post eclosion sensitivity to social context in *Polistes dominulus* Christ females. *Ins. Soc.* (sous presse)
- REEVE H.K., 1991. *Polistes*. In : Ross K.R. et Matthews R.W. (eds) : *The social Biology of Wasps*, Ithaca and London, Comstock Publishing Associates, p.99-148.
- SOLIS C.R. et STRASSMANN J.E., 1990. Presence of brood affects differentiation in the social wasp *Polistes exclamans* V. (Hymen. Vesp.). *Functional Ecology*, **4**, 539-541.