

## STRUCTURE DE LA HIERARCHIE DE DOMINANCE CHEZ *BELONOGASTER JUNCEA JUNCEA* (VESPIDAE: POLISTINAE)

TINDO M.<sup>1</sup> et DEJEAN A.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Laboratoire de Zoologie, Université de Yaoundé I, B.P. 812 Yaoundé, Cameroun

<sup>2</sup> Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée (URA CNRS N° 667), Université Paris Nord, 93430, Villetaneuse, France

**Résumé:** Les comportements rentrant en jeu lors de l'établissement de la hiérarchie de dominance qui régit les colonies de la guêpe eusociale primitive *Belonogaster juncea juncea* sont décrits. La fréquence des comportements a été enregistrée individuellement pour chaque guêpe par la méthode de "notation de l'apparition des comportements rares". L'agrippement qui représente 69,8% de tous les actes de dominance observés est le comportement le plus fréquent. La hiérarchie présente une linéarité hautement significative (application du test de linéarité). La femelle dominante initie 81,5% des actes de dominance observés dans les colonies en pré-émergence; 48,8% dans les colonies en post-émergence. L'enregistrement des fréquences hebdomadaires des actes de dominance tout au long du cycle biologique montre que la hiérarchie est stable, tout au moins au premier rang.

**Mots clés:** Vespidae, *Belonogaster*, hiérarchie, dominance.

**Abstract:** Structure of the dominance hierarchy in colonies of *Belonogaster juncea juncea* (Hymenoptera: Vespidae).

Dominance behaviours and the structure of the dominance hierarchy in colonies of *Belonogaster juncea juncea* are described. Among the dominance behaviours recorded, the most frequent is "grappling" which represents 69.8% of the total number of dominance interactions observed. The frequency of these behaviours is recorded for each individual by noting "all occurrences of rare behaviour". The data were submitted to a test that shows the hierarchy's highly significant level of linearity. The  $\alpha$  female shows a higher frequency of dominance interactions and initiates 81.5% and 48.8% of the total dominance interactions observed in pre- and post-emergence colonies, respectively. A weekly record of the frequency of dominance interactions throughout the biological cycle shows that this hierarchy is stable at least at its highest level.

**Key words:** Vespidae, *Belonogaster*, hierarchy, dominance.

### INTRODUCTION

Le rangement de tous les individus d'une colonie selon une échelle de dominance linéaire est couramment pratiqué par les éthologistes pour décrire les relations hiérarchiques dans les groupes. Pour le justifier, ces auteurs soulignent la remarquable linéarité (transitivité) de la hiérarchie de dominance dans les groupes observés. Selon Appleby (1983), cette méthode inflige une distorsion dans les données de départ à cause d'une simplification poussée des

relations de dominance entre les individus. Elle montre seulement l'asymétrie entre les individus, ignorant complètement les interactions inverses et la variation de la fréquence de ces interactions entre les individus pris deux à deux. Il s'impose alors une nécessité d'apprécier à chaque fois la linéarité de la hiérarchie de dominance d'une manière objective avant de conclure à une transitivité quelconque.

La hiérarchie de dominance joue un rôle important dans l'organisation sociale des guêpes. Chez les *Polistes*, il s'établit une hiérarchie de dominance linéaire entre fondatrices associées (Pardi 1948). Il en résulte une division du travail (Gamboa *et al.* 1978; Pratte 1989). Les femelles du premier rang monopolisent la ponte alors que les autres s'occupent du couvain. Dans les colonies en post-émergence, il existe également une hiérarchie linéaire déterminée par l'âge ou l'ordre d'émergence des individus (Litte 1977; Dew et Michener 1981; Hughes et Strassmann 1988, Theraulaz *et al.* 1990, 1992).

Les *Belonogaster* ont également une fondation par association de femelles (Buysson 1909; Roubaud 1916; Pardi et Marino Piccioli 1981; Keeping 1990). Seuls les travaux de Marino Piccioli et Pardi (1970) sur *B. grisea* et de Keeping (1992) sur *B. petiolata* portent sur les interactions entre les fondatrices associées et sur les individus des colonies en post-émergence.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations faites dans les conditions naturelles, portent sur huit associations de deux fondatrices, quinze associations de trois, cinq associations de plus de trois et dix colonies en post-émergence dont le nombre d'individus variait de 9 à 16. Les colonies étudiées étaient fixées sur un mur ou un plafond dans les bâtiments de l'Université de Yaoundé I. Les guêpes reçoivent un marquage de peinture à séchage rapide soit sur le thorax, soit sur les ailes afin d'être reconnues individuellement.

La technique de "notation de l'apparition des comportements rares" (Altmann 1974) est utilisée pour enregistrer les comportements sous forme de fréquence. La session d'observation est de 2 heures par individu.

Nous avons utilisé le test de la linéarité de la hiérarchie proposé par Appleby (1983) pour vérifier la linéarité hiérarchique dans les colonies. Après le test, la méthode de linéarisation de Premnath *et al.* (1990) est utilisée pour attribuer le rang hiérarchique à chaque individu. Cette méthode permet de calculer l'indice de dominance ( $I_d$ ) de chaque membre de la colonie selon la formule suivante:

$$I_d = \frac{\sum_{i=1}^n B_i + \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^n b_{ji} + 1}{\sum_{i=1}^n L_i + \sum_{j=1}^p \sum_{i=1}^n l_{ji} + 1}$$

$\sum B_i$  correspond à la somme des fréquences auxquelles le sujet domine les autres membres de la colonie;  $\sum b_{ji}$  est la somme des fréquences auxquelles les individus dominés par le sujet dominant à leur tour les autres membres de la colonie; 1 à m: le nombre total d'individus dominés par le sujet;  $\sum L_i$  est la somme des fréquences auxquelles le sujet est dominé par les autres membres de la colonie;  $\sum l_{ji}$  est la somme des fréquences auxquelles les individus qui dominant le sujet sont à leur tour dominés par les autres membres de la colonie, 1 à p: le nombre total d'individus qui dominant le sujet.

Les travaux de Appleby (1983) dénotent une probabilité élevée de la linéarité de la hiérarchie de dominance dans les petits groupes, sur la base du seul hasard. Un classement strictement linéaire entre 3, 4 et 5 individus a respectivement 75%, 37,5% et 11,7% de chance d'apparaître par hasard. Par conséquent aucun test de linéarité ne sera significatif dans ces groupes. Selon cet auteur, on ne peut tester la significativité statistique de la linéarité (au seuil 5%) que pour des groupes de 6 individus et plus. En conséquence, nous n'avons effectué des tests que pour les colonies en post-émergence, en classant les fondatrices selon une échelle de dominance linéaire, sur la base des séquences d'actes de domination observées.

## RÉSULTATS

### Description des comportements

Nous avons retenu les comportements suivants pour notre analyse de la dominance chez *B. j. juncea*.

#### Comportements de dominance.

- Combat-chute ou "*falling fights*": combat entre deux adultes sur le nid entraînant une chute jusqu'au sol; les deux guêpes se séparent, reviennent sur le nid, reprennent le combat jusqu'à ce que l'une prenne le dessus (West-Eberhard 1969).
- Agrissement: deux guêpes s'agrippent tout en se mordant et tentent de se piquer (Marino Piccioli et Pardi 1970).
- Morsure d'une congénère: utilisation des pièces buccales pour lécher ou mordre une autre femelle sur la tête, le thorax, l'abdomen ou les ailes (West-Eberhard 1969).
- Chasse d'une congénère: déplacement rapide vers une autre femelle, ailes bien dressées.
- Palpation antennaire d'une congénère: palpation antennaire de la tête, du thorax, de l'abdomen ou des ailes d'une autre femelle.

#### Comportements de subordination.

- Soumission: subir un agrippement.
- Acinésie: posture avec antennes et corps plaqués sur le nid après avoir subi un comportement de dominance tel que morsure, chasse ou palpation antennaire (Marino Piccioli et Pardi 1970).
- Évitement: évitement d'une congénère après avoir subi un comportement de dominance (morsure, chasse ou palpation antennaire).

### Fréquence d'apparition des comportements

Ces différents comportements sont adoptés à des fréquences variables. Pour 755 séquences observées, le combat-chute représente 0,9%, l'agrippement 69,8%, la morsure 25,2%, la chasse 1,4% et la palpation antennaire 2,7%.

Pour 18,4% des cas d'agrippement (N = 555) les deux individus impliqués sont présents sur le nid (comme dans tous les cas pour les autres comportements), alors que pour les 81,6% des cas restants, une des deux femelles est sur le nid, l'autre arrive chargée de substances liquides. Les femelles chargées d'autres provisions sont rarement agrippées.

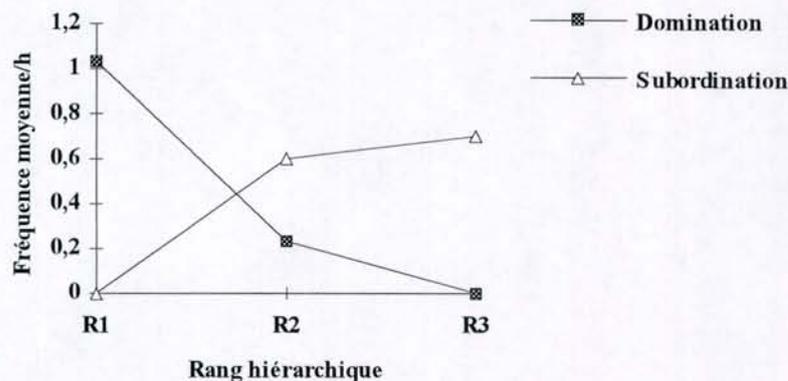
La compilation des séquences de ces différents comportements donne la fréquence de domination ou de subordination pour chaque individu.

### Structure de la hiérarchie de dominance dans les colonies en pré-émergence

La fréquence des actes de domination va de 0 à 2,5 avec une moyenne de  $0,4 \pm 0,35$  par heure et par guêpe (N = 28). Toutes les séquences d'interactions observées montrent une nette asymétrie avec la même femelle qui reste dominante (38 cas).

Dans les associations de plus de 3 femelles, certaines femelles ne montrent pas d'interactions avec les autres, rendant ainsi leur rang hiérarchique difficile à définir. L'illustration de la dynamique des interactions individuelles dans les colonies en pré-émergence est basée sur l'analyse des fréquences d'actes de domination et subordination dans les associations trigynes uniquement.

La figure 1 présente la variation des fréquences moyennes d'actes de domination et de subordination en fonction du rang hiérarchique dans ces associations. Les femelles du premier rang initient 81,5% de toutes les séquences de dominations observées. Les femelles du second rang reçoivent toutes leurs dominations de celles du premier rang. Les femelles du troisième rang reçoivent plus de dominations de celles du second (65%) que de celles du premier rang (35%).



**Figure 1:** Distribution des fréquences moyennes d'actes de domination et de subordination en fonction du rang hiérarchique, dans les fondations trigynes de *B. j. juncea*. La femelle du premier rang initie 81,5% de toutes les séquences de dominations observées.

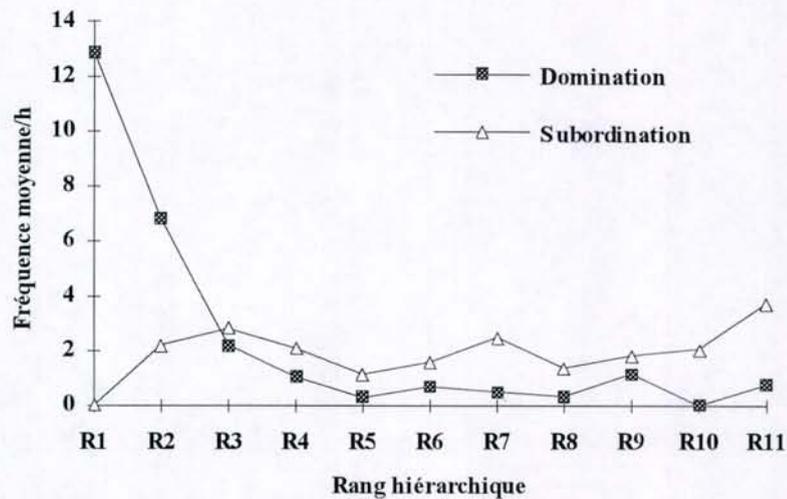
**Figure 1:** The average frequency distributions of dominant and subordinate interactions as a function of hierarchical rank in trigynous foundations of *B. j. juncea*. The highest ranking female initiates 81.5% of all of the domination sequences observed.

### Structure de la hiérarchie dans les colonies en post-émergence

La fréquence moyenne d'actes de domination par heure et par guêpe est de  $2,99 \pm 1,97$  (allant de 0 à 32,5; N = 35 individus). A l'exception de 7 cas sur 530 les interactions observées sont asymétriques, la femelle dominante gardant sa position, de sorte qu'il n'y a pas d'ambiguïté dans le statut de dominante ou de subordonnée d'une femelle par rapport à une autre. Nous avons néanmoins appliqué le test d'Appleby à nos résultats, ce qui permet de montrer que pour toutes les colonies testées les triades circulaires (non transitives) ont une probabilité  $P < 10^{-9}$  d'apparaître. Il y a donc une linéarité de la hiérarchie très hautement significative dans les colonies de *B. j. juncea*. Les individus du groupe peuvent donc être classés selon une échelle de dominance linéaire.

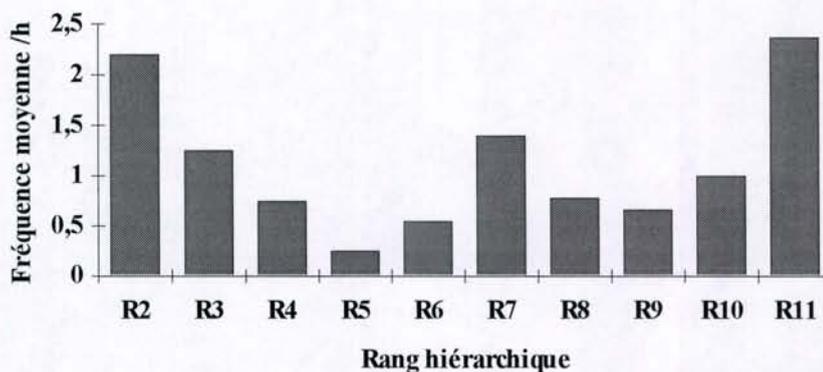
Après le classement des individus, pour illustrer la dynamique de la dominance dans les colonies étudiées, nous avons calculé la fréquence moyenne des actes de domination et de subordination pour chaque rang hiérarchique. La figure 2 illustre la variation des fréquences

moyennes de ces actes en fonction du rang hiérarchique. Les femelles des 3 premiers rangs initient 82,6% de toutes les séquences de domination observées, celles du premier rang en initient 48,8% à elles seules. La figure 3 donne la distribution des fréquences moyennes d'actes de domination adressés aux femelles des rangs sous-jacents par la femelle du premier rang. Les femelles du second rang ne sont dominées que par celles du premier rang. Les individus du troisième rang subissent moins d'actes de domination provenant de ceux du premier rang que de ceux du second rang. Ils reçoivent au total plus d'actes de domination que ceux du



**Figure 2:** Distribution des fréquences moyennes de comportements de domination et de subordination en fonction du rang hiérarchique, dans les colonies en post-émergence. La femelle du premier rang initie 48,7% de toutes les séquences d'actes de domination observées. Celles des 3 premiers rangs initient 82,6%.

**Figure 2:** The average frequency distributions of dominant and subordinate interactions as a function of hierarchical rank in post-emergence colonies. The highest ranking female initiates 48.7% of all of the sequences of dominance interactions observed. Those from the three highest ranks initiate 82.6%.



**Figure 3:** Distribution des fréquences moyennes des actes de domination attribués aux individus de rang sous-jacent par la femelle du premier rang. La femelle du second rang reçoit plus que celle du troisième rang qui reçoit à son tour plus que celle du quatrième rang. Cependant les femelle de rang inférieur en reçoivent aussi considérablement.

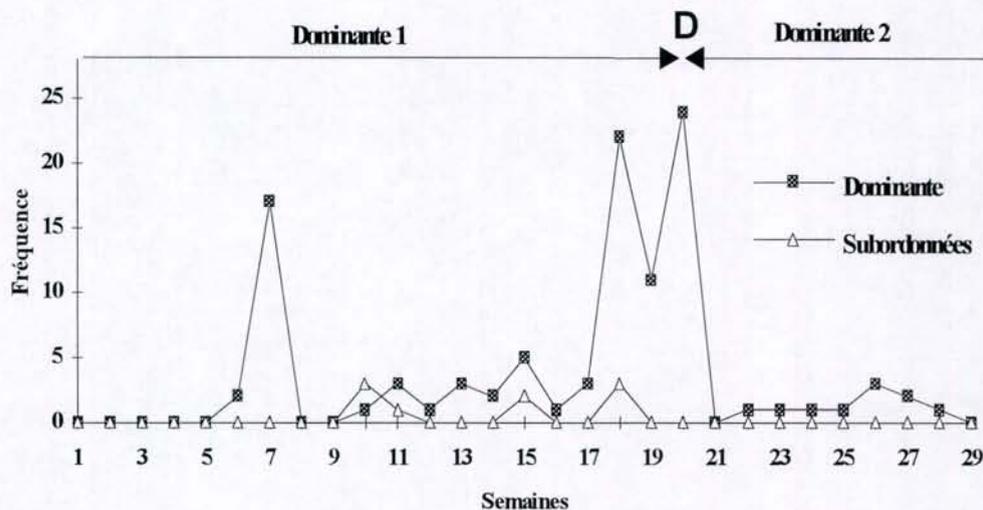
**Figure 3:** The average frequency distributions of dominance interactions attributed to individuals from the next-lowest rank by the highest ranking female. The second-highest ranking female received more interactions than the third highest ranking female who, in her turn, receives more than the fourth highest-ranking female. Nonetheless, lower-ranking females also receive a considerable number.

quatrième rang. Cependant les femelles de rang inférieur peuvent recevoir de nombreux actes de domination provenant de celles du premier rang (exemple: R7 et R11; Fig. 3).

### Stabilité de la hiérarchie

Pour l'étude de la variation du comportement des individus avec l'âge, la fréquence des actes de domination adoptés par les femelles dominantes et les ouvrières a été enregistrée dans 4 colonies durant 29 semaines.

La figure 4 présente la variation hebdomadaire de la fréquence de ces actes observés dans la colonie N° FN00. La femelle dominante commence à dominer les ouvrières 2 jours après leur émergence (premier pic). La fréquence des actes de domination initiés par la dominante est presque toujours supérieure à celle des actes initiés par les ouvrières (Fig. 4, une exception: semaine 10). Cette fréquence augmente considérablement pendant les semaines qui précèdent l'orphelinage (17<sup>ème</sup> et 19<sup>ème</sup> semaines) et chute immédiatement après (20<sup>ème</sup> semaine). C'est pendant cette période que nous avons observé le comportement de "combat-chute".



**Figure 4:** Variation hebdomadaire de la fréquence des comportements d'agressivité au cours du développement de la colonie N° FN00. La fondatrice dominante commence à dominer les ouvrières environ 2 jours après leur émergence (5<sup>ème</sup> semaine). Cette fréquence s'accroît considérablement pendant les semaines qui précèdent l'orphelinage de la colonie (17<sup>ème</sup> et 19<sup>ème</sup> semaines) et chute immédiatement après.

**Figure 4:** Weekly variation in the frequency of aggressive behaviours during the development of Colony N° FN00. The dominant foundress begins to dominate workers some two days after their emergence (fifth week). This frequency increases considerably during the weeks preceding the queen's departure from the colony (seventeenth and nineteenth weeks) and decreases sharply immediately thereafter.

## DISCUSSION

Les comportements d'agressivité sont fréquents chez les guêpes sociales et forment une partie importante de leur organisation sociale. Ces comportements largement décrits, sont moins agressifs chez les *Stenogastrinae* (Turillazzi et Pardi 1982; Turillazzi 1986) et les *Ropalidia* (Gadagkar et Joshi 1982, Darchen 1986) que chez les *Mischocyttarus* (Litte 1979; Gorton 1978) et les *Polistes* (Pardi 1942; 1946; 1948; West-Eberhard 1969) chez qui ils peuvent être très agressifs entraînant des "combat-chutes" ("*falling fights*").

Chez les *Belonogaster* (Marino Piccioli et Pardi 1970, Keeping 1992) ces comportements sont globalement identiques à ceux des *Polistes*. Les comportements de dominance définis par ces auteurs sont identiques à ceux que nous avons observés chez *B. j. juncea*, mais le "combat-chute", qui peut conduire parfois à la mort d'une des deux adversaires (obs. pers.), n'est signalé ni chez *B. grisea* ni chez *B. petiolata*.

Ce comportement n'est observé que pendant les semaines qui précèdent la disparition de la femelle dominante ou juste après, lorsque les autres femelles se battent pour la remplacer. Il serait donc impliqué dans l'établissement de la hiérarchie et non dans son maintien qui fait appel aux autres types de comportements, moins agressifs.

Contrairement à *B. petiolata* chez qui le comportement d'agrippement n'intervient que dans 6,2% des cas dans la définition de la structure de la hiérarchie (Marino Piccioli et Pardi 1970), chez *B. j. juncea* il représente 69,6% des cas. Le maintien de la hiérarchie chez *B. j. juncea* serait plus fort que chez les autres *Belonogaster* car ce comportement est le plus agressif après le combat-chute. Toutefois, nous avons vu que 81,6% des 555 cas d'agrippement correspondent à l'arrivée d'une ouvrière approvisionneuse chargée de substances sucrées. Il pourrait s'agir de trophallaxies (comportement de "kiss") dont Itô (1985) souligne l'ambiguïté.

Dans les associations de 3 fondatrices de *B. j. juncea*, les femelles peuvent être classées selon une échelle de dominance linéaire ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , ...) comme celle définie par Pardi (1942). Mais dans les associations de plus de 3 femelles cette structure est difficile à définir à cause de la passivité de certaines d'entre elles. Chez *B. petiolata* les associations peuvent atteindre 16 femelles. La hiérarchie linéaire n'est observable qu'entre les 3 ou 4 premières femelles de l'association (Keeping 1992).

Dans les colonies en post-émergence la hiérarchie de dominance est significativement linéaire (test de Appleby 1983), c'est à dire qu'il y a une faible probabilité d'avoir des triades circulaires. Ce résultat est en parfait accord avec ceux de Marino Piccioli et Pardi (1970) chez *B. grisea* et de Keeping (1992) chez *B. petiolata*.

La corrélation entre l'ordre d'émergence des femelles et leur rang hiérarchique a été établie chez plusieurs espèces de *Polistes* (Litte 1977; Theraulaz *et al.* 1990, 1992). Ainsi l'ordre d'émergence est utilisé par ces auteurs pour attribuer le rang hiérarchique aux individus. Nos observations ayant porté sur des colonies préalablement établies (individus d'âge non connu), ce paramètre n'a pas été testé et nous avons utilisé l'indice de dominance pour classer les individus (cela évite en outre les inversions assez fréquentes entre la hiérarchie et l'ordre d'apparition des individus).

Nos résultats sont voisins de ceux de Marino Piccioli et Pardi (1970) qui montrent que chez *B. grisea*, la fréquence d'actes de domination adressée par la femelle  $\alpha$  aux subordonnées décroît avec le rang hiérarchique, la femelle  $\beta$  recevant plus d'actes que les autres. Les femelles  $\alpha$  de *B. j. juncea* adressent elles aussi plus d'actes de dominance vers les femelles de deuxième rang qu'à celles du troisième rang etc., mais les femelles des rangs inférieurs peuvent également recevoir beaucoup d'actes de domination de la part de la femelle  $\alpha$  (Fig. 3).

Chez *B. grisea* la hiérarchie est instable, les femelles changent de position hiérarchique avec le temps (Marino Piccioli et Pardi 1970). Ce n'est pas le cas chez *B. petiolata* où la hiérarchie est stable une fois établie (Keeping 1992).

Chez *B. j. juncea* des observations tout au long du cycle biologique montrent que la hiérarchie est stable, tout au moins au premier rang. L'augmentation de la fréquence des comportements d'agressivité pendant les semaines qui précèdent l'orphelinage pourrait déclencher le départ de la dominante. Des travaux futurs permettront de chercher le devenir des dominantes, car nous avons observé 2 cas où la dominante a fait plusieurs tentatives de retour, sans succès.

## RÉFÉRENCES

- ALTMANN, J., 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* **49**, 227-265.
- APPLEBY, M. C., 1983. The probability of linearity in hierarchies. *Anim. Behav.* **31**, 600-608.
- BUYSSON R. DU, 1909. Monographie des Vespides du genre *Belonogaster*. *Ann. Soc. Entomol. France* **78**, 199-270.
- DARCHEN, R., 1986. La hiérarchie chez les *Ropalidia* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) *Actes Coll. Ins. Soc.* **3**, 33-50.
- DEW, H. E. et C. D. MICHENER, 1981. Division of labor among workers of *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae): laboratory foraging activities. *Ins. Soc.* **28**, 87-101.
- GADAGKAR, R. et N. V. JOSHI, 1982. Behaviour of the Indian social wasp *Ropalidia cyathiformis* on a nest of separate combs (Hymenoptera: Vespidae). *J. Zool., London* **198**, 27-37.
- GAMBOA, G. J., B. D. HEACOCK et S. L. WILTJER, 1978. Division of labor and subordinate longevity in foundress associations of the paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae). *J. Kans. Ent. Soc.* **51**, 343-352.
- GORTON, R. E., 1978. Observations on the nesting behaviour of *Mischocyttarus immarginatus* (Rich.) (Vespidae, Hymenoptera) in a dry forest in Costa Rica. *Ins. Soc.* **25**, 197-204.
- HUGHES, C. R. et J. E. STRASSMANN, 1988. Age is more important than size in determining dominance among workers in the primitively eusocial wasp, *Polistes instabilis*. *Behaviour* **107**, 1-14.
- ITÔ, Y., 1985. A comparison of intracolony aggressive behaviours among five species of polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Z. Tierpsychol.* **68**, 152-167.
- KEEPING, M. G., 1990. Colony foundation and Nestmate recognition in the social wasp, *Belonogaster petiolata*. *Ethology*, **85**, 1-12.
- KEEPING, M. G., 1992. Social organisation and division of labour in colonies of the polistine wasp, *Belonogaster petiolata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **31**, 211-224.

- LITTE, M., 1977. Behavioral ecology of the social wasp, *Mischocyttarus mexicanus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **2**, 229-246.
- LITTE, M., 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: social and nesting biology of a Polistine wasp. *Z. Tierpsychol.* **50**, 282-312.
- MARINO PICCIOLI, M. T. et L. PARDI, 1970. Studi sulla biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). I. Sull'etogramma di *Belonogaster griseus* (Fab.) [sic.]. *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* **3**, 197-225.
- PARDI, L., 1942. Ricerche sui Polistini. V. La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.). *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna* **14**, 1-106.
- PARDI, L., 1946. Ricerche sui Polistini. VII. La "dominazione" e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* (L.). *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna* **15**, 25-84.
- PARDI L., 1948. Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiol. Zool.* **21** : 1-13.
- PARDI, L. et M. T. MARINO PICCIOLI, 1981. Studies on the biology of *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). 4. On caste differences in *Belonogaster griseus* (Fab.) [sic.] and the position of this genus among social wasps. *Monit. Zool. Ital. (N.S.)* **14**, 131-146.
- PRATTE, M., 1989. Foundress association in the paper wasp *Polistes dominulus* (Christ.) (Hymenoptera: Vespidae). Effects of dominance hierarchy on the division of labour. *Behaviour* **111**, 208-219.
- PREMNATH, S., K. CHANDRASHEKARA, S. CHANDRAN et P. GADAGKAR, 1990. Constructing dominance hierarchies in a primitively eusocial wasp. In *Social Ins. and the Environment* proc. XIth Internat. Congr. I.U.S.S.I. Bangalore. G. K. Veeresh, B. Mallik and C. A. Viraktamath (eds.) Oxford and I.B.H. publishing C.O., New Dehli. pp.80.
- ROUBAUD, E., 1916. Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et sociales d'Afrique. La genèse de la vie sociale et l'évolution de l'instinct maternel chez les vespides. *Ann. Sci. Nat. Zool. (Ser. 10)* **1**, 1-160.
- THERAULAZ, G., M. PRATTE et J. GERVET, 1990. Behavioural profiles in *Polistes dominulus* (Christ.) wasp societies: a quantitative study. *Behaviour* **113**, 223-250.
- THERAULAZ, G., J. GERVET, B. THON, M. PRATTE et S. SEMENOFF-TIAN-CHANSKI, 1992. The dynamics of colony organisation in the primitively eusocial wasp *Polistes dominulus* Christ. *Ethology*, **91**, 177-202.
- TURILLAZZI, S., 1986. Colony composition and social behaviour of *Parischnogaster alternata* Sakagami (Hymenoptera: Stenogastrinae). *Monit. Zool. Ital. (N. S.)* **20**, 333-347.
- TURILLAZZI, S. et L. PARDI, 1982. Social behaviour of *Parischnogaster nigricans serrei* (Hymenoptera: vespoidea) in Java. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **75**, 657-664.
- WEST-EBERHARD, M. J., 1969. The social biology of Polistine wasps. *Musc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* **140**, 1-101.