

**LE PARASITISME SOCIAL CHEZ LES POLISTES.
DEVELOPPEMENT D'UNE COLONIE DE *POLISTES DOMINULUS*
PARASITEE PAR *SULCOPOLISTES SEMENOWI*. COMPARAISONS AVEC
DEUX ESPECES MEDITERRANEENNES.**

F. MEAD

*Laboratoire d'Ethologie, CNRS- UPR 38
31, chemin Joseph-Aiguier 13402 Marseille, France.*

Résumé : Nous avons étudié en conditions naturelles le déroulement complet d'un nid polygyne de *Polistes dominulus* parasité par une femelle de *Sulcopolistes semenowi*. Deux points ont été abordés : (1) la modification des relations sociales entre les reines hôtes suite à l'arrivée du parasite ; (2) la production de descendance du nid, en précisant celle relative à l'espèce hôte et celle relative à l'espèce parasite. Les données fournies par cette étude jointes à celles effectuées par les différents auteurs permettent de dégager la stratégie reproductrice utilisée par le parasite et d'analyser les variations observées au sein du genre *Sulcopolistes* en relation avec les caractéristiques de l'hôte (caractère monogyne ou polygyne des fondations) ou de l'espèce parasite (période d'entrée du parasite dans le cycle de l'hôte).

Mots-clés : *Vespidae*, *Sulcopolistes*, parasitisme social, relations sociales, production de descendance, stratégie reproductrice.

Summary : Social parasitism in *Polistes*. Development of a *Polistes dominulus* colony parasitized by *Sulcopolistes semenowi*. Comparisons between three mediterranean species.

The development of a polygynous *Polistes dominulus* nest usurped by a *Sulcopolistes semenowi* female was studied under natural conditions during the whole reproductive cycle. The aim of the study was two fold : (1) to determine how the social relationships were affected by the arrival of the parasite ; (2) to assess the offspring production, by determining the respective numbers of offspring produced by the host species and the parasite species. By combining the present data with those published by previous authors, it is possible to draw some conclusions about strategies developed by the various *Sulcopolistes* species, which may depend on some characteristics of the host colony (monogynous or polygynous foundation) as well as on the time when the parasite enters the nest (pre- or post-emergence phase).

Key words : *Vespidae*, *Sulcopolistes*, social parasitism, social relationships, offspring production, reproductive strategy.

INTRODUCTION

Les espèces du genre *Sulcopolistes* sont des parasites sociaux de *Polistes*. Alors que le genre *Polistes* est répandu sur tout le globe, les *Sulcopolistes* ne sont signalés que dans les régions méditerranéennes (GUJGLIA, 1972). Les trois espèces décrites sont les suivantes : *S. atrimandibularis* Z., *S. semenowi* M. et *S. sulcifer* Z. Il s'agit dans les trois cas d'un parasitisme obligatoire et permanent. *S. atrimandibularis* et son hôte *P. biglumis bimaculatus* sont des espèces de haute altitude. *S. semenowi* et *S. sulcifer*, qui parasitent toutes deux les colonies de *P. dominulus*, sont des espèces de plaine ou de basse altitude. *S. semenowi* envahit aussi les nids de *P. nimpha*.

Les recherches sur les Sulcopolistes sont encore peu nombreuses (DE BEAUMONT et MATTHEY, 1945 ; SCHEVEN, 1958, DISTEFANO, 1969 ; DEMOLIN et MARTIN, 1980). Elles ont pris un développement tout récent avec les travaux de CERVO *et al.* (1988, 1990), TURILLAZZI *et al.* (1988, 1990) et LORENZI *et al.* (sous presse) qui analysent les stratégies d'invasion développées dans les différentes espèces parasites.

Le travail que nous présentons ici est l'étude longitudinale d'une colonie de *P. dominulus* usurpée par *S. semenowi*. Nous avons analysé d'une part l'évolution des relations hôte-parasite au cours du séjour du Sulcopoliste dans la colonie, d'autre part l'impact de la présence du parasite sur la production de la colonie usurpée.

MATERIEL ET METHODES

Des boîtes en bois communiquant avec l'extérieur par des orifices ont été disposées dans le campus du CNRS de façon à permettre la fondation spontanée de Polistes. Une colonie de *P. dominulus* fondée vers le 15 avril fut envahie le 29 mai par une femelle de *S. semenowi*. La colonie était alors en phase de pré-émergence et occupée par 6 fondatrices associées.

Les données comportementales ont été recueillies, pour chaque fondatrice, sur la base des items suivants : durée de présence au nid ; fréquence des activités sociales (activité bâtisseuse, collecte de proies, apport de nourriture liquide, alimentation des larves sans collecte de proie) interactions hôte-parasite.

Les observations ont eu lieu au cours de 3 périodes :
avant l'arrivée du parasite (21-28 mai) : 5 heures d'observation;

pendant le séjour du parasite :

- fin de la période de pré-émergence (30 mai-13 juin) : 10 heures d'observation ;

- début de la période de post-émergence (14-22 juin) : 5 heures d'observation ;

après le départ du parasite : 36 heures d'observation, entre le 23 juin (départ du parasite) et le 2 septembre (fin de la colonie).

Le développement du nid et du couvain fut suivi jusqu'à la dissolution de la colonie. Toutes les guêpes furent marquées à l'émergence, à l'aide d'une pastille numérotée.

RESULTATS

I - Modifications des relations sociales parmi les fondatrices hôtes, en relation avec l'arrivée du parasite.

Fin de la période de pré-émergence. L'arrivée du parasite s'est traduit par une chute du temps de présence au nid pour plusieurs femelles, pouvant aller jusqu'à l'élimination du nid de ces femelles (tableau I a).

La chute de fréquentation du nid fut très importante pour la femelle de rang 1 (-84%), plus faible pour les femelles de rang 2, 4 et 6 (respectivement -20%, -10% et -27%). F6 disparut de la colonie dès le lendemain de l'arrivée du parasite ; F1, F2 et F4 conservèrent une motivation pour la colonie en séjournant une partie du temps au fond de la boîte. Deux femelles (F3 et F5) n'ont pas modifié leurs temps de présence au nid ; elles effectuèrent presque à elles seules les tâches sociales qui assurent la survie du couvain et du parasite.

Début de la période de post-émergence. Seules 3 femelles (F2, F3 et F5) fréquentèrent le nid. Le temps de présence au nid continua à décroître pour F2 (-37%) alors qu'il s'accrût pour F3 (+33%) et resta inchangé pour F5 (tableau I b). La baisse des activités sociales observée chez les fondatrices correspond à l'émergence des premières ouvrières qui prirent le relai de ces activités.

II - Interactions hôte-parasite.

Fin de la période de pré-émergence, lorsque le parasite rencontra seulement les fondatrices. Le parasite a effectué des attaques à l'égard de la plupart des fondatrices qui fréquentèrent le nid. Il s'agit d'une part de poursuites sur tout le gâteau, jusqu'à ce que la femelle hôte quitte le nid. Durant ces attaques, certaines fondatrices se retournent contre le parasite en lui faisant face. Ces affrontements ont été observés seulement avec les femelles F1 et F2. Le parasite exerça d'autre part à l'égard de plusieurs femelles des sollicitations répétées de trophallaxie (tableau II a).

	Fondatrices	Temps passé (%)			Activités sociales			
		Nid	Boîte	Extérieur	Aliment. larves (sans récolte)	Construction	Collecte de proies	Apport alim. liquide
I	F1	100	0	0	4	0	0	0
	F2	70	0	30	7	8	1	1
	F3	49	0	51	5	1	3	2
	F4	29	0	71	0	0	11	3
	F5	36	0	64	0	0	2	2
	F6	27	0	73	0	0	2	0
II a	F1	16	29	55	0	0	0	0
	F2	50	34	16	1	0	1	1
	F3	53	2	45	1	3	0	3
	F4	19	12	69	0	0	1	3
	F5	39	0	61	2	3	2	7
	F6	0	0	100	0	0	0	0
II b	F1	0	61	39	0	0	0	0
	F2	13	28	59	0	0	0	0
	F3	85	0	15	0	0	1	0
	F4	0	0	100	0	0	0	0
	F5	43	0	57	0	1	1	0
	F6	0	0	100	0	0	0	0

Tableau I. Temps passé au nid, à l'extérieur ou dans la boîte et activités sociales des six fondatrices hôtes :

I. Avant l'arrivée du parasite : 5 heures d'observation (21-28 mai)

II. Durant le séjour du parasite :

a - fin de la période de pré-émergence : 10 heures d'observation (30 mai-13 juin) ;

b - début de la période de post-émergence : 5 heures d'observation (14-22 juin).

Table I. Time spent at the nest, on the outside or in the box, and social activities of the six host foundresses :

I. Before the parasite enters the nest : 5 hours of observation (21th-28th May)

II. During the parasite's stay :

a - end of pre-emergence period : 10 hours of observation (30th May-13th June) ;

b - beginning of post-emergence period : 5 hours of observation (14th-22nd June).

	Fondatrices	Comportements du parasite (nombre et (n/heure de présence au nid))		
		Poursuites	Affrontements	Sollicitations répétées de trophallaxies
a	F1	2 (1,2)	1	4 (2,4)
	F2	13 (2,6)	2	6 (1,2)
	F3	1 (0,2)	0	2 (0,4)
	F4	4 (2,1)	0	3 (1,6)
	F5	0 (0)	0	0 (0)
b	F2	4	0	1
	F3	0	0	0
	F5	0	0	0

Tableau II. Comportements de la femelle parasite à l'égard des fondatrices présentes sur le nid.

a - fin de la période de pré-émergence (30 mai-13 juin) : 10 heures d'observation ;

b - début de la période de post-émergence (14-22 juin) : 5 heures d'observation.

Table II. Behaviours performed by the parasite female towards the host foundresses which frequented the nest.

a - end of pre-emergence period (30th May-13th June) : 10 hours of observation ;

b - beginning of post-emergence period (14th-22nd June) : 5 hours of observation.

Si on tient compte du temps passé au nid par chaque femelle en présence du parasite, on constate que le nombre d'attaques reçues (poursuites et trophallaxies forcées) est approximativement le même pour les femelles F1, F2 et F4. Les femelles F3 et F5 ont été beaucoup moins impliquées par ces attaques, voire pas du tout. Rappelons que ces deux femelles se sont caractérisées aussi par une large participation aux tâches sociales.

Début de la période de post-émergence. Seules les femelles F2, F3 et F5 fréquentèrent le nid et le parasite focalisa toutes ses attaques sur F2 (tableau II b).

Aucune attaque ne fut infligée aux 14 ouvrières qui émergèrent durant le séjour du parasite.

III - Réorganisation sociale après le départ du parasite.

Après un séjour de trois semaines sur le nid du Poliste (29 mai-22 juin), la femelle parasite quitta la colonie. Les fondatrices hôtes présentèrent alors un taux de présence au nid maximum (100%), y compris la femelle F2. Cette femelle exerça à l'égard de F3 de nombreuses scènes de dominance et exigea de fréquentes trophallaxies. Elle devint ainsi sur le nid le nouvel individu α . Le départ du parasite fut suivi aussi par une forte activité de ponte de la part des fondatrices et le nid s'accrut considérablement en taille.

La femelle F2 fréquenta le nid de façon permanente jusqu'au 25 août, jour où elle disparut. Pour les deux autres femelles (F3 et F5) les taux de fréquentation devinrent, en moyenne, plus faibles à partir du début juillet : respectivement 69% et 63%. Ces deux femelles disparurent de la colonie le 11 août.

IV - Production de descendance.

La production de descendance a comporté 3 phases, sans aucun recouvrement (fig.1):

- production de l'espèce hôte, composée de 2 mâles et 44 femelles, dont les 3/4 ont participé aux tâches sociales ;

- production de l'espèce parasite, composée de 30 *Sulcopolistes* mâles et femelles, les mâles émergeant majoritairement avant les femelles ;

- à nouveau production de l'espèce hôte, comportant 46 mâles et 46 femelles dont le profil comportemental a correspondu à celui de futures femelles reproductrices (absence de participation aux tâches sociales).

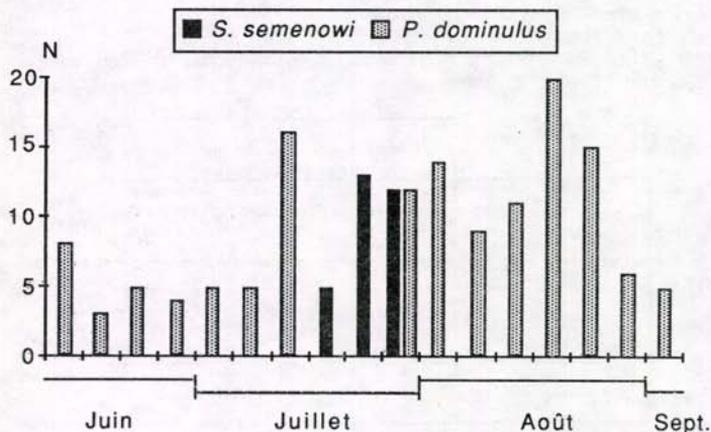


Fig. 1. Distribution par périodes de cinq jours des émergences correspondant aux espèces hôte et parasite.

Fig. 1. Distribution in 5-day periods of the emergences corresponding to the host species production and that of the parasite species.

CONCLUSIONS

L'invasion d'une colonie de *P. dominulus*, en phase de pré-émergence, par une femelle de *S. semenowi* s'est traduit par une baisse de fréquentation du nid chez plusieurs femelles, notamment chez l' α , pouvant aller jusqu'à l'élimination du nid de ces femelles. Sur les 6 fondatrices présentes avant l'arrivée du parasite, deux (F3 et F5) ne modifièrent pas leur temps de présence au nid ou même l'accrurent ; ces deux femelles accomplirent presque à elles seules les tâches sociales nécessaires à la survie du couvain et du parasite.

Des résultats semblables ont été obtenus par DEMOLIN et MARTIN (1980) sur un cas d'invasion d'un nid digyne de *P. nimpha* par *S. semenowi* (avec focalisation des attaques du parasite sur la femelle α qui, après blessure, quitta le nid 11 jours plus tard). DISTEFANO (1969) observa aussi, dans deux cas d'usurpation de *P. dominulus* par *S. sulcifer*, l'élimination de la plupart des fondatrices associées ; enfin dans un travail portant sur les premiers moments de l'usurpation par *S. sulcifer*, TURILLAZZI *et al.* (1990) ont indiqué aussi une baisse importante de la fréquentation du nid chez la femelle α , tandis que remonte celle de la femelle β dans les nids digynes ou celle de la femelle γ dans les nids trigynes. Dans tous les cas étudiés, les femelles de *S. sulcifer* et *S. semenowi* ont envahi les nids hôte soit en fin de pré-émergence soit en début de post-émergence.

Le parasitisme social de *S. atrimandibularis* diffère beaucoup de celui présenté par *S. sulcifer* et *S. semenowi*. La femelle parasite envahit passivement les fondations monogynes de *P. biglumis bimaculatus* et l'usurpation a toujours lieu en phase de pré-émergence (CERVO *et al.* 1990). Selon cet auteur le moment de l'invasion est, pour cette espèce de haute montagne, bien adapté au cycle reproducteur très court de l'espèce hôte ; et le maintien de l'unique femelle hôte sur le nid, après l'entrée du parasite, apparaît nécessaire à la survie du nid et du parasite.

On peut penser, par contre, que les comportements agressifs observés chez *S. sulcifer* et *S. semenowi* ont pu se développer en relation avec deux caractéristiques de l'espèce hôte : (1) la polygynie, très fréquente dans la région méditerranéenne ; (2) la durée plus longue du cycle de reproduction dans les espèces de plaine, qui autorise le parasite à envahir les nids jusque dans la période de post-émergence, lorsque les premières ouvrières ont déjà émergé. Ces deux conditions amènent la population des nids à être plus nombreuse au moment où les parasites pénètrent dans les nids.

L'étude longitudinale, que nous avons effectuée sur un cas d'usurpation d'un nid de *P. dominulus* par *S. semenowi*, a mis en évidence la possibilité d'une reprise du développement de la colonie hôte après le départ du parasite, avec production d'individus reproducteurs. La reproduction des colonies hôtes a pu être observée chez certaines Vespidae, notamment dans les colonies de *Dolichovespula arenaria* parasitées par *D. arctica* (JEANNE, 1977) ainsi que chez les Bourdons (FISHER, 1988).

REFERENCES

- DE BEAUMONT J., MATTHEY R., 1945 - Observations sur les Polistes parasites de la Suisse. *Bulletin de la Société Vaudoise de Sciences Naturelles de Lausanne*, 62, 439-454.
- CERVO R., LORENZI M.C., TURILLAZZI S., 1988 - Sulcopolistes : usurpazione e controllo contemporaneo di piu colonie di Polistes (Hymenoptera, Vespidae). *Atti XV Congr. naz. ital. Ent., L'Aquila*, 1079-1080.
- CERVO R., LORENZI M.C., TURILLAZZI S., 1990 - On the strategies of host nest invasion in three species of Sulcopolistes, social parasites of Polistes wasps. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 6, 69-74.
- DEMOLIN G., MARTIN J.C., 1980 - Biologie de *Sulcopolistes semenowi* (Morawitz) parasite de *Polistes nimpha* (Christ), Hymenoptera Vespidae. *Biologie-Ecologie méditerranéenne*, 7, 181-182.
- DISTEFANO S.L., 1969 - Osservazioni su *Sulcopolistes sulcifer* (Zimmerman) parassita sociale di *Polistes gallicus* (L.) (Hym. Vesp.). *Bollettino dell' Accademia di Gioenia Catania*, 9, 662-678.
- FISHER R.M., 1988 - Observations on the behaviours of three european cuckoo bumble bee

- species (Psithyrus). *Insectes Sociaux* , 35 , 341-354.
- GUIGLIA D., 1972 - Les Guêpes sociales (Hymenoptera Vespidae) d'Europe occidentale et septentrionale. *Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen* , 6, Masson Paris : 181 p.
- JEANNE R.L., 1977 - Behavior of the obligate social parasite *Vespula arctica* (Hymenoptera : Vespidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* , 50 , 541-557.
- LORENZI M.C., CERVO R., TURILLAZZI S. - Colonial cycle of *Sulcopolistes atrimandibularis*, social parasite of *Polistes biglumis bimaculatus* (Hymenoptera, Vespidae). *Ethology Ecology & Evolution* : in press.
- SCHEVEN J., 1958 - Beitrag zur Biologie der Schmarotzerfeldwespen *Sulcopolistes atrimandibularis* Zimm., *S. semenowi* Morawitz und *S. sulcifer* Zimm. *Insectes Sociaux* , 5, 409-437.
- TURILLAZZI S., ROSSI R. , 1988 - Recent studies on the behaviour of *Sulcopolistes sulcifer* (Zimmermann) (Hymenoptera Vespidae). *Monitore zool. ital.* (NS) 22 : 552.
- TURILLAZZI S., R. CERVO & I. CAVALLARI 1990 - Invasion of the nest of *Polistes dominulus* by the social parasite *Sulcopolistes sulcifer* (Hymen., Vesp.). *Ethology* 84 : 47-59.