

# L'ACTION DES TEMPÉRATURES DIFFÉRENTIELLES SUR LA MONOGYNIE FONCTIONNELLE CHEZ LES POLISTES (HYMÉNOPTÈRES VESPIDES)

par

M. Jacques GERVET

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, Paris (France).

## INTRODUCTION

Lorsque, chez les Polistes, des sociétés polygynes se forment, on observe généralement une participation inégale des différents sujets à la ponte sociale. Plus ou moins tôt une femelle se détache du lot et prend le rang de *pondeuse principale*. Les autres individus, appelés *auxiliaires*, cessent de pondre ou, *plus souvent*, ne pondent plus que d'une manière épisodique. Cette différenciation sociale des sujets définit la monogynie *fonctionnelle*. La monogynie fonctionnelle se présente avec une grande constance lorsque la population est faible, mais il n'en va plus de même quand le nombre des sujets grandit. En fait, la société *bigyne* paraît réaliser les conditions optimales de la différenciation monogynique.

La femelle qui occupe le rang de pondeuse principale exerce un contrôle rigoureux sur les œufs pondus : elle détruit les œufs des auxiliaires et ne laisse subsister que les siens. Cette monophagie *différentielle* est un phénomène *absolu*.

L'intolérance d'une femelle vis-à-vis des œufs étrangers est un phénomène *général* ; mais tous les sujets ne l'expriment pas avec la même rigueur. Initialement, les divers membres de la société polygyne peuvent croquer les œufs d'autrui, mais bientôt seule la pondeuse principale conserve ce comportement. Normalement, l'auxiliaire qui a cessé de détruire les œufs étrangers *ne recommence plus* (1).

La monophagie différentielle dépend de la grandeur de la société ; elle devient inconstante — sinon exceptionnelle — quand le nombre des sujets s'élève.

En ce qui regarde les rapports sociaux entre sujets, la pondeuse principale se différencie des auxiliaires (2). En effet, quand elle contacte un autre sujet, elle conserve une attitude active ; elle se dresse et tapote de ses antennes la partie de l'individu qui lui fait face. Au contraire, l'auxiliaire prend une attitude acinétique. De plus, la pondeuse principale est une Guêpe beaucoup moins sociable que l'auxiliaire. Généralement, on associe facilement les auxiliaires de différents nids. Avec les pondeuses principales, on observe de violentes bagarres.

La monogynie fonctionnelle, la monophagie différentielle et les rapports sociaux entre individus se présentent avec une certaine stabilité ; ce qui laisse supposer que la société polygyne tend vers un équilibre social et qu'il existe un mécanisme régulateur analogue à l'*homéostasie* de GRASSÉ (1952).

(1) Il faut souligner cette différence entre le comportement oophagique (arrêt « définitif » de l'auxiliaire et celui de la ponte (arrêt momentané).

(2) La pondeuse principale se différencie donc des auxiliaires sur la base de trois caractères : fécondité apparente, oophagie différentielle et comportement social.

PARDI (1946), frappé par l'attitude de la pondeuse principale, s'est fait le protagoniste d'une théorie basée sur la *Dominance sociale*. S'inspirant des travaux réalisés sur les Vertébrés, notamment ceux d'ALLÉE et son école (1942), il considère la pondeuse principale comme un individu  $\alpha$  dans la hiérarchie sociale. Les effets de cette domination sociale expliqueraient la monogynie fonctionnelle et aussi la division du travail entre membres de la communauté.

DELEURANCE (1946), à la suite d'une observation faite sur *P. bimaculatus* F., avait d'abord envisagé une régulation monogynique par inhibition, éventuellement sous l'effet d'une dominance sociale. Par la suite il a constaté que cette hypothèse ne concordait pas avec les faits expérimentaux et il a critiqué (1952, a) l'interprétation de PARDI. Ses travaux (1950) l'ont conduit à reconnaître trois facteurs importants : les variations individuelles dans la fécondité, le rôle des cellules libres (1) et l'action spécifique exercée par l'œuf, notamment dans l'oophagie différentielle. Sans exclure tout effet de groupe (GRASSÉ, 1946), il pense que ces facteurs jouent un rôle essentiel dans la régulation monogynique. Cette régulation se ferait par voie *indirecte*, et non par le jeu d'une inhibition.

En vue d'éprouver la valeur de cette hypothèse, nous avons entrepris une étude sur ce problème chez *P. gallicus*, à l'aide d'élevages au laboratoire. Nous rapportons ici les résultats d'une première série d'expériences.

### ACTION DES TEMPÉRATURES DIFFÉRENTIELLES

Selon DELEURANCE, l'arrêt de la ponte, ou sa *discontinuité* chez une femelle normale ayant rôle d'auxiliaire, est fondamentalement dû à un phénomène d'*empêchement*, et non pas à une *inhibition*. La pondeuse principale, grâce à la monophagie différentielle, occupe une position privilégiée qui lui procure toute facilité pour déposer ses œufs. Au contraire l'auxiliaire doit se contenter des alvéoles libres qui *peuvent* subsister. Ceci expliquerait qu'en règle générale la monogynie fonctionnelle n'est pas absolue (2). Si cette hypothèse est exacte, il suffirait de laisser constamment à la disposition de l'auxiliaire des cellules libres pour voir celle-ci pondre régulièrement ; on obtiendrait alors une société polygynique *vraie*, telle qu'elle existe généralement au stade initial.

Nous avons donc cherché à égaliser les chances de ponte, par *ralentissement* du métabolisme de la pondeuse principale, en plaçant cette Guêpe la nuit en glacière, à 8° C. L'auxiliaire passe ses nuits au nid. Ainsi, pendant leur période *active*, les Guêpes restent ensemble et les *effets de groupe* s'exercent librement. Afin de tenir compte des variations dans la valeur reproductrice des individus, nous avons exécuté l'expérience en six exemplaires. En outre, on a choisi la société bigyne puisque celle-ci réalise les meilleures conditions de la différenciation monogynique, les expériences étant poursuivies jusqu'à l'éclosion imaginale du premier sujet de la première couvée.

Les résultats détaillés de ces expériences sont condensés dans les tableaux I à VI. Pour chaque société, nous avons enregistré la ponte, l'oophagie des

(1) Une cellule libre est une cellule apte à recevoir un œuf. Toutes les cellules *vides* (sans couvain) ne sont pas des cellules libres.

(2) Elle est d'autant moins stricte que la pondeuse principale est moins féconde.

TABLEAU I  
ÉVOLUTION DE LA PONTE ET DE L'OOPHAGIE : GUÊPES 11 b<sub>1</sub>-54.

DATE.	po				aux				CELLULES Vides.
	PONTE.		OOPHAGIE.		PONTE.		OOPHAGIE.		
	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	
13-XII	2	13, 14	0		2	8, 9	0		20
14	1	12	0		2		0		16
15	3	18, 19, 17	1	11+	3	7, 11	0		15
16	2	11, 4	2	4+, 4+	2	4, 4	0		11
17	4	16, 3, 10, 16	1	10+	1	10	0		9
18	2	6, 5	2	5+, 5+	2	5, 5	0		6
20	3	20, 6, 15	0		1	2	0		3
21	2	1, 20	3	22+, 20+, 25+	0		0		3
22	3	19, 4, 25	1	18	0		1	4	5
23	1	7	2	25, 19	2	6, 7	2	7, 7	6
24	3	4, 7, 5	1	6+	0		0		9
27	2	8, 9	1	4	1	3	2	11, 10	9
28	0		0		0		0		12
29	3	4, 14, 16	2	4, 3	1	4	0		12
30	1	16	0		1	3	1	16	13
31	0		1	12	2	6, 12	0		12
2-I	1	12	1	10	2	10, 10	1	10	12
3	0		0		1	12	0		11
4	0		0		0		0		11
5	0		0		2	11, 17	0		11
6	1	20	3	10, 10, 11	2	10, 10	3	14, 16, 20	12
7	1	6	0		1	6	3	17, 6, 6	14
8	0		0		1	17	0		14
10	2	6, 20	1	17	0		1	6	14
11	3	10, 20, 11	1	10	1	10	1	20	14
12	1	11	1	20	1	20	2	11, 20	13
13	0		0		1	20	1	20	12
14	2	20, 25	0		0		0		12
15	1	17	1	17	1	17	0		10
17	0		0		0		0		9
18	1	14	0		1	22	0		8
19	1	13	0		1	19	0		9
20	1	6	1	15	1	15	0		7
21	2	21, 15	0		0		0		8
22	1	18	1	18	1	18	1	6	6
23	2	26, 29	2	28, 30	2	28, 30	0		6
25	2	28, 30	2	28, 30	2	28, 30	0		5
26	1	27	1	33	1	33	0		3
27	2	32, 33	2	32, 31	2	31, 32	0		5
28	2	31, 37	3	31, 35, 36	3	35, 31, 36	0		3
29	1	36	1	35	1	35	0		4
30	0		2	35, 34	3	34, 35, 37	0		5
1-II	3	39, 38, 34	2	35, 38	2	38, 35	0		5
2	1	40	3	40, 35, 35	3	35, 40, 35	0		4
3	2	43, 42	1	35	1	35	0		3
4	1	35	3	35, 44, 35	3	35, 44, 35	0		4
5	2	45, 2	2	2, 45	2	2, 45	0		4

po = pondreuse principale (= femelle  $\alpha$  de PARDI). aux = auxiliaire.

Explications dans le texte. *P. gallicus* (Élevage au laboratoire).

Remarques complémentaires : Le 14-XII, l'auxiliaire pond dans un deuxième nid, voisin ; le 15, un œuf est déposé dans un troisième nid.

Le 17-XII, deux œufs sont pondus dans la même cellule 16.

Le 20-XII, *idem* dans la cellule 6.

Le 21-XII, le nid 11 b<sub>1</sub>-54 est remplacé par le nid 11 a<sub>1</sub>-54.

Le 22-XII, élimination des larves nouveau-nées, po placée à 8° C.

Le 30-XII, larves nouveau-nées laissées.

Le 3-I, deux œufs sont pondus dans la même cellule 12.

Le 18-I, première operculation.

Le 5-II, naissance du premier imago.

TABLEAU II  
ÉVOLUTION DE LA PONTE ET DE L'OOPHAGIE : GUÊPES 11 a<sub>1</sub>-54.

DATE.	po				aux				CELLULES vides.
	PONTE.		OOPHAGIE.		PONTE.		OOPHAGIE.		
	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	
8-XII	2	4, 4	1	4					1
9	2	6, 7	0						0
10	3	3, 6, 5	1	5+	0		0		1
11	1	8	0		0		0		1
13	3	9, 10, 11	0		0		0		0
14	2	12, 16	0		0		0		5
15	3	13, 14, 17	2	14+, 14+	2	14, 14	0		3
16	1	15	1	19+	1	19	0		3
17	3	18, 19, 20	0		0		0		2
18	3	23, 24, 21	0		0		0		3
20	3	25, 22, 2	1	19	0		0		3
21	2	1, 21	0		0		0		1
22	2	22, 23	0		0		0		1
23	2	25, 24	0		1	28	0		4
24	1	26	1	28	0		1	23	2
27	2	7, 13	0		0		2	24, 26	11
28	1	9	1	8+	1	8	0		10
29	1	12	2	12, 22	1	12	0		9
30	1	18	2	18+, 8+	2	18, 8	0		14
31	2	11, 8	1	8+	1	8	0		13
2-I	1	4	1	4	1	4	2	11, 4	11
3	0		2	4, 14	2	4, 14	1	25	13
4	2	4, 11	0		0		0		13
5	1	17	0		1	14	1	17	11
6	1	4	1	4	2	14, 4	3	14, 4, 14	15
7	0		0		1	14	1	14	14
8	2	4, 11	1	4	2	4, 4	3	4, 11, 4	16
10	0		1	4	2	4, 11	2	4, 11	18
11	1	4	2	4, 11	1	4	0		16
12	1	14	0		1	11	0		17
13	1	14	0		1	20	2	14, 20	16
14	1	27	1	27	1	27	0		15
15	1	25	1	25	1	25	1	27	15
17	2	25, 27	1	22	1	22	0		15
18	1	22	1	19	1	19	0		15
19	2	30, 29	1	15	1	15	0		14
20	1	19	0		0		0		11
21	2	17, 21	2	20, 15	2	20, 15	0		11
22	1	6	0		1	32	0		9
23	1	33	2	23, 35	2	35, 23	0		8
25	2	24, 23	2	24, 26	2	24, 26	1	33	10
26	1	33	1	20	1	20	0		9
27	2	20, 32	1	20	1	20	0		8
28	3	28, 26, 31	3	28, 31, 26	3	31, 28, 26	0		4
29	0		1	34	1	34	0		5
30	2	36, 35	2	34, 35	2	34, 35	0		7
1-II	2	41, 34	4	34, 37, 41, 37	4	41, 34, 37, 37	0		5
2	1	37	2	40, 38	2	40, 38	0		7
3	1	1	2	1, 40	2	1, 40	0		7
4	2	38, 40	2	40, 40	3	40, 39, 40	0		6
5	1	43	2	42, 43	2	42, 43	0		5
6	1	44	2	42, 48	2	48, 42	0		6

Remarques complémentaires :  
Le 8-XII, adoption du nid comprenant quatre cellules et trois œufs.  
Le 9-XII, œuf 6 détruit accidentellement.  
Le 10-XII, capture de l'auxiliaire.  
Le 20-XII, élimination des larves nouvelles.

Le 21-XII, le nid 11 a<sub>1</sub>-54 est remplacé par le 11 b<sub>1</sub>-54.  
Le 22-XII, po placé à 8° C.  
Le 31-XII, larves nouveau-nées laissées.  
Le 19-I, première operculation.  
Le 22-I, œuf 6 pondu dans le nid 11 a<sub>1</sub>-54.  
Le 6-II, naissance du premier imago.

TABLEAU III

ÉVOLUTION DE LA PONTE ET DE L'OOPHAGIE. GUÊPES 4 b<sub>1</sub>-54.

DATE.	<i>po</i>				<i>aux</i>				CELLULES vides.
	PONTE.		OOPHAGIE.		PONTE.		OOPHAGIE.		
	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	
22-XII	1	7	0		0		0		2
23	1	6	0		0		0		1
24	1	8	0		0		0		0
27	0		0		0		0		0
28	2	9, 10	0		1	11	0		0
29	0		0		1	12	0		1
30	0		0		0		0		0
31	0		0		0		0		0
2-I	0		0		0		0		2
3	1	8	0		0		0		2
4	2	8, 7	1	8	0		3	7, 8, 7	1
5	2	8, 7	1	9	0		2	7, 8	3
6	1	9	1	9	0		0		4
7	2	9, 7	1	9	1	9	0		4
8	2	8, 15	0		1	13	0		4
10	1	8	2	13, 14	1	14	1	8	6
11	2	8, 8	1	8	1	8	3	15, 8, 8	9
12	2	15, 13	1	13	0		0		8
13	2	13, 14	0		0		1	15	8
14	0		0		0		0		6
15	1	15	2	15, 19	2	15, 19	0		5
17	1	21	1	22	1	22	0		4
18	2	22, 20	2	21, 19	2	19, 19	0		4
19	1	19	0		0		1	19	2
20	1	23	1	23	2	23, 23	1	23	4
21	1	21	2	25, 21	2	21, 25	0		6
22	2	28, 27	2	27, 30	2	27, 30	0		9
23	2	30, 25	1	30	1	30	0		8
25	1	31	2	31, 24	3	24, 31, 32	1	32	4
26	1	26	1	26	1	26	0		5
27	2	29, 24	1	34	1	34	0		7
28	1	34	2	32, 35	2	32, 35	0		5
29	1	32	2	33, 33	2	33, 33	0		5
30	1	33	1	33	1	33	0		7
1-II	1	35	2	36, 38	3	38, 37, 36	1	37	3
2	1	38	2	36, 37	3	37, 36, 37	0		7
3	1	45	1	45	3	45, 3, 39	1	3	8
4	2	36, 41	3	36, 41, 39	3	36, 41, 42	0		8
5	1	6	2	39, 40	2	39, 40	0		8

Remarques complémentaires :

Le 22-XII, adoption du nid comprenant sept cellules et cinq œufs.

Le 4-I, premières larves.

Le 11-I, *po* placée à 8° C.

Le 19-I, première operculation.

Le 5-II, naissance du premier imago.

TABLEAU IV

ÉVOLUTION DE LA PONTE ET DE L'OOPHAGIE : GUÊPES 10 b<sub>1</sub>-54.

DATE.	po				aux				CELLULES vides.
	PONTE.		OOPHAGIE.		PONTE.		OOPHAGIE.		
	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	
22-XII	2	5, 7	0		3	3, 6, 2	0		7
23	2	1, 8	0		1	4	0		2
24	2	9, 10	0		1	11	0		0
27	1	12	0		0		0		0
28	0		0		0		0		0
29	0		0		0		0		0
30	0		0		1	13	0		1
31	1	14	0		0		0		0
2-I	0		0		0		0		0
3	3	15, 16, 17	1	15+	1	15	0		0
4	1	17	1	17	0		0		0
5	1	18	1	18	1	18	0		1
6	1	15	3	15, 15, 16	0		0		0
7	1	16	3	15, 13, 14	1	15	2	16, 18	2
8	2	12, 12	3	17, 12, 12	0		0		7
10	2	14, 12	2	14, 11	1	11	0		8
11	0		3	12, 11, 11	2	11, 11	0		7
12	2	9, 12	1	9	1	9	0		8
13	1	11	2	11, 13	2	11, 13	0		6
14	1	13	1	17	1	17	0		6
15	1	14	1	14	1	14	0		5
17	0		1	17	2	15, 17	0		3
18	1	16	0		1	19	0		3
19	2	18, 17	3	18, 17, 17	3	18, 17, 17	0		2
20	0		1	20	1	20	0		2
21	1	21	2	21, 20	2	21, 20	0		3
22	2	20, 22	1	22	1	22	0		3
23	1	24	0		2	18, 25	0		4
25	0		4	25, 22, 25, 23	2	25, 23	0		3
26	1	22	1	25	1	25	0		5
27	1	11	2	25, 25	2	25, 25	0		6
28	1	25	1	25	1	25	0		6
29	2	12, 23	3	12, 23, 27	3	12, 23, 27	0		6
30	1	30	1	27	1	27	0		5
1-II	1	27	1	27	1	27	1	30	5
2	2	26, 19	1	28	1	28	0		5
3	0		1	29	1	29	0		4
4	2	29, 18	1	29	1	29	0		4
5	0		1	31	1	31	0		3
6	2	31, 28	1	28	1	28	0		4

Remarques complémentaires :

Le 22-XII, adoption du nid comprenant neuf cellules et deux œufs.

Le 4-I, premières larves.

Le 11-I, po placée à 8° C.

Le 20-I, premier opercule.

Le 6-II, naissance du premier imago.

TABLEAU V

ÉVOLUTION DE LA PONTE ET DE L'OOPHAGIE : GUÊPES 13 b<sub>2</sub>-54.

DATE.	<i>po</i>				<i>aux</i>				CELLULES vides.
	PONTE.		OOPHAGIE.		PONTE.		OOPHAGIE.		
	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	
3-I	1	12	1	11+	1	11	0		0
4	2	11, 9	1	9+	1	9	1	9+	2
5	4	13, 15, 16, 10	2	14+, 14+	2	14, 14	1	10+	1
6	1	14	0		0		0		1
7	1	17	0		1	18	0		0
8	0		0		0		0		0
10	2	18, 19	2	18, 18	1	18	1	18	1
11	2	18, 18	2	18, 17	2	17, 18	4	19, 17, 18, 18	2
12	1	17	4	17, 12, 15, 14	2	17, 11	5	11, 13, 17, 9, 11	3
13	1	15	3	14, 13, 15	2	14, 13	0		9
14	1	14	1	14	2	13, 14	2	13, 14	9
15	1	14	1	15	2	15, 15	1	15	9
17	0		0		2	15, 12	3	14, 15, 12	9
18	2	10, 9	1	10	2	10, 15	0		9
19	1	12	1	14	1	14	0		7
20	0		2	12, 13	1	13	0		6
21	0		1	13	2	14, 13	0		6
22	0		2	12, 11	2	12, 11	0		6
23	1	17	2	12, 13	2	12, 13	0		5
25	0		0		0		0		5
26	0		2	12, 13	2	12, 13	0		5
27	1	13	2	13, 12	2	13, 12	0		5
28	0		0		1	11	0		4
29	0		1	12	3	12, 20, 22	0		2
30	0		1	12	1	12	1	22	5
1-II	0		1	19	3	12, 19, 23	0		4
2	0		0		2	19, 18	0		5
3	0		0		1	22	0		6
4	0		0		3	27, 24, 26	0		4
5	0		0		2	25, 29	0		3
6	0		0		1	28	0		3
8	0		0		2	30, 32	0		4
9	1	33	0		3	31, 21, 33	1	33	2
10	0		0		2	34, 35	0		2
11	0		0		2	34, 34	3	34, 34, 34	0
12	0		0		2	34, 34	2	34, 34	1
13	0		0		2	34, 34	3	33, 34, 34	2
15	0		0		3	34, 14, 33	0		2

Remarques complémentaires.

Le 3-I, adoption du nid contenant dix cellules et dix œufs.

Le 10-I, premières larves.

Le 11-I, *po* placée à 8° C.

Le 18-I, œuf 15 masqué par un dépôt de miel.

Le 26-I, premier opercule.

Le 2-II, arrêt des passages à 8° C de la *po*.

Le 15-II, naissance du premier imago.

TABLEAU VI

ÉVOLUTION DE LA PONTE ET DE L'OOPHAGIE : GUÊPES 4 a<sub>1</sub>-54.

DATE.	<i>po</i>				<i>aux</i>				CELLULES vides.
	PONTE.		OOPHAGIE.		PONTE.		OOPHAGIE.		
	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	
30-XII	2	1, 4	1	1+	2	3, 1	4	1+, 2+, 3+, 4+	0
31	1	2	0		0		0		1
2-I	0		0		0		0		0
3	0		0		0		0		0
4	0		0		0		0		0
5	0		0		0		0		0
6	0		0		0		0		0
7	2	5, 6	1	5+	2	5, 7	0		0
8	2	8, 9	0		1	10	0		1
10	1	11	0		0		0		1
11	1	12	1	12+	1	12	0		0
12	0		1	13+	1	13	0		0
13	1	6	3	6, 6, 9	4	6, 9, 6, 6	3	6, 9, 6	3
14	1	10	1	11	3	11, 11, 9	3	10, 11, 11	3
15	0		0		0		3	9, 10, 6	2
17	0		0		0		1	12	5
18	1	10	0		1	10	2	8, 10	7
19	0		0		0		1	10	6
20	0		0		3	8, 12, 8	1	8	5
21	0		0		2	10, 10	1	10	5
22	0		0		3	10, 6, 6	3	10, 8, 6	4
23	0		0		1	9	0		7
25	0		0		1	6	0		7
26	0		0		2	8, 10	0		6
27	0		0		2	11, 8	2	8, 8	4
28	0		0		2	8, 8	1	8	5
29	0		0		1	15	0		5
30	0		0		2	14, 14	1	14	3
1-II	0		0		2	14, 16	1	14	4
2	0		0		1	13	1	16	3
3	1	17	0		1	17	1	17	3
4	0		0		0		0		2
5	0		0		2	16, 18	0		2
6	0		0		0		1	16	3
8	0		0		2	16, 6	1	18	4
9	0		0		2	18, 20	1	20	4
11	0		0		0		0		5
12	0		0		1	16	1	16	6

## Remarques complémentaires :

Le 30-XII, adoption du nid comprenant quatre cellules et quatre œufs.

Le 11-I, *po* placée à 8° C.

Le 13-I, premières larves.

Le 25-I, arrêt des passages à 8° C de la *po*.

Le 28-I, premier opercule.

Le 14-II, mort de l'auxiliaire.

Le 15-II, naissance du premier imago.

sujets et le nombre des cellules *vides* au matin. Dans les colonnes *Total* on indique le nombre d'œufs pondus ou détruits. Les colonnes *Détails* permettent de suivre avec précision le détail des phénomènes : chaque œuf pondu ou détruit est représenté par le numéro de l'alvéole. Lorsqu'un œuf étranger est détruit en l'absence de couvain larvaire, il s'agit d'oophagie différentielle ; le numéro correspondant est accompagné d'une croix. Lorsqu'il y a des larves, il *peut* s'agir d'oophagie nutritive (1) : en ces cas incertains, le numéro est en italique. Enfin, quand une femelle détruit son propre œuf (*autophagie*), le numéro n'est accompagné d'aucun signe. Dans la première colonne de chaque tableau figurent les dates journalières ; les jours de repos (2), nous maintenons un écart de température de même ordre entre les deux sujets en les plaçant en chambre froide. Enfin, en *remarques complémentaires*, on indique les modifications intéressant l'expérience.

### 1. — Étude de la ponte.

L'examen des tableaux I à VI montre que les résultats de l'expérience sont conformes à l'opinion de DELEURANCE. Les auxiliaires dont la ponte (avant l'expérience) était faible, ou avait cessé, pondent maintenant avec régularité. Cette constatation nous conduit à l'hypothèse suivante : la division sociale, basée sur la *ponte*, entre pondreuse principale et auxiliaires ne traduirait pas une modification *foncière* des sujets. Cette division est l'effet de *causes immédiates* ; elle ne représente pas un état d'équilibre profond (3). Il ne faut donc pas attacher une importance exagérée au moment de l'arrêt de la ponte chez l'auxiliaire. Cet arrêt n'est pas nécessairement l'effet d'une régression ovarienne.

La lecture des tableaux dégage un autre fait d'une importance *capitale* pour l'interprétation : les variations individuelles dans la valeur reproductrice des femelles. Ainsi les pondreuses principales des nids 13  $b_2$  et 4  $a_1$  54 furent des Guêpes médiocres, à faible fécondité (4). On ne doit pas oublier qu'à la naissance des premiers imagos de la première couvée, et parfois bien avant, de nombreuses femelles sont *déjà épuisées*. Il faut donc interpréter les observations avec prudence et ne pas attribuer à une *régression ovarienne* (par effet social) la stérilité de *toutes* les femelles (5).

(1) Normalement les jeunes larves sont d'abord nourries avec de la bouillie d'œufs.

(2) Ce sont les dates qui manquent dans la colonne.

(3) Le terme de monogynie serait donc impropre.

(4) Mensurations ovariennes, au dernier jour de l'expérience (grandeur moyenne des derniers ovocytes apparemment non dégénérés de chaque ovariole) :

$$po\ 13\ b_2-54 : 0,337\ mm.$$

$$po\ 4\ a_1-54 : 0,506\ mm.$$

A titre de comparaison *aux.* 13  $b_2$  -54 : 1,275 mm.

(5) Il est incontestable que PARDI a commis cette erreur puisqu'il considère d'origine sociale *toutes* les « régressions » ovariennes des auxiliaires.

## ANALYSE CRITIQUE. RÔLE ÉVENTUEL D'UN « EFFET DE GROUPE ».

Il est évident que le fait de soumettre la pondeuse principale à 8° C chaque nuit n'agit pas seulement sur sa physiologie ovarienne. Le ralentissement de son métabolisme doit retentir sur son comportement. Il n'est donc pas exclu que la persistance de la ponte chez l'auxiliaire provienne, au moins en partie, de causes différentes de celle que nous avons reconnue (la présence de cellules libres). Plus spécialement, il convient d'envisager les *effets de groupe*, et notamment le rôle inhibiteur de la femelle  $\alpha$  (pondeuse principale) sur les ovaires des auxiliaires (théorie de PARDI).

Les passages quotidiens à la glacière des pondeuses principales n'ont apparemment pas modifié le comportement *qualitatif* de ces Guêpes, ni dans le travail, ni dans les rapports sociaux. Dans *toutes* nos expériences la pondeuse principale, selon la terminologie de PARDI, est restée la femelle dominante  $\alpha$ .

Examinons les divers aspects du problème.

a) *Étude de la ponte brute*. — Si un effet de groupe intervient comme facteur de la régulation monogynique, il doit exister une certaine propor-

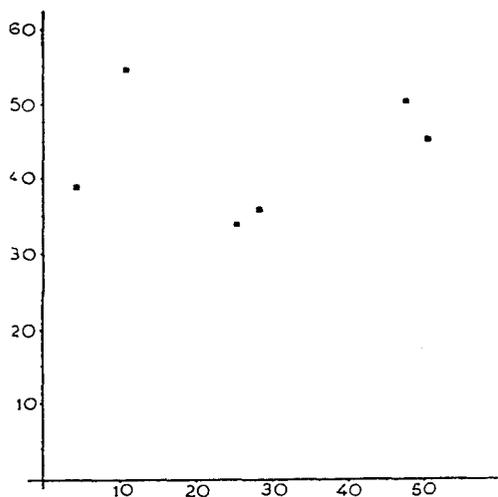


Fig. 1. — Corrélation entre la ponte des pondeuses principales (abscisse) et des auxiliaires (ordonnée).

tionnalité d'effet entre l'action de la pondeuse principale et la réaction de l'auxiliaire. L'examen de la fécondité pour les deux sujets nous procure nécessairement un *indice* mesurant cet effet. Le jeu d'un *effet de groupe* se traduira donc par une corrélation significative entre les pontes des deux sujets. Car plus la pondeuse principale sera féconde, plus l'auxiliaire sera inhibée, et réciproquement. On ne trouve pas trace d'une telle corrélation ; il suffit, pour s'en convaincre, de construire un *diagramme à points* (fig. 1).

Normalement, il existe une corrélation, car plus la pondeuse principale est féconde, moins l'auxiliaire a de chances de disposer de cellules libres. La disparition de cette corrélation dans nos expériences indiquerait qu'un *effet de groupe* n'est pas à l'origine de la monogynie fonctionnelle.

Analysons maintenant les cadences *moyennes* journalières de ponte pour les dix derniers jours de l'expérience (tableau VII). Il paraît évident

TABLEAU VII

CADENCES MOYENNES JOURNALIÈRES DE PONTE  
POUR LES DIX JOURS QUI PRÉCÈDENT L'ÉCLOSION DE LA PREMIÈRE *Guêpe-fille* (ou *fil*s).

Guêpes .....	11 $b_1-54$	11 $a_1-54$	4 $b_1-54$	10 $b_1-54$	13 $b_2-54$	4 $a_1-54$
<i>po</i> .....	1,4	1,5	1,2	1,2	0,1	0,1
<i>aux</i> .....	2,1	2,2	2,1	1,3	2,2	0,9

*po* = pondreuse principale (= femelle  $\alpha$  de PARDI).  
*aux* = auxiliaire.

que les pondreuses principales des nids 13  $b_2$  et 4  $a_1 - 54$  sont des Guêpes anormales, médiocres reproductrices. Leur comportement le confirme : cessant bientôt tout travail, elles ne joueront plus qu'un rôle de figurantes (1). L'auxiliaire 4  $a_1 - 54$ , morte précocement le 14 février, doit être classée, à un moindre degré, avec ces Guêpes. Au contraire (à l'exception peut-être de l'auxiliaire du nid 10  $b_1 - 54$ ), les pondreuses principales et les auxiliaires des autres nids forment deux groupes remarquablement homogènes (2). Cette homogénéité dans les cadences moyennes de ponte a pour cause ceci : *chez les femelles de valeur reproductrice équivalente, la ponte dépend étroitement de l'état du nid*. Comme tous nos nids sont au même stade de leur évolution, nous observons des cadences de ponte identiques. *Cette corrélation entre la fécondité et le nid est une donnée essentielle pour le problème qui nous occupe, car elle procure le moyen d'éprouver d'une manière absolue l'hypothèse d'un effet de groupe réglant la monogynie fonctionnelle*. Or la lecture du tableau VII montre que la cadence moyenne de ponte des auxiliaires *n'est pas influencée par la pondreuse principale*. Que celle-ci ait une cadence variant de 1,5 à 0,1, l'auxiliaire peut présenter la même cadence de ponte. Ceci est contraire à l'hypothèse d'une action inhibitrice exercée sur les ovaires de l'auxiliaire par la pondreuse principale.

b) *Évolution de la ponte*. — On remarque que la ponte chez les Guêpes bonnes reproductrices tend à augmenter (tableau VIII). Ceci correspond à l'évolution biologique normale. On peut cependant se demander si l'évolution de la ponte des auxiliaires, dans notre expérience, ne présenterait pas des particularités en rapport avec la diminution d'une inhibition. Ce problème est notamment évoqué par la constatation suivante : la ponte des auxiliaires augmente proportionnellement beaucoup plus que celle des

(1) Fréquemment, elles délaissaient chaque jour le nid pendant de longues périodes.

(2) La cadence de ponte plus faible de l'auxiliaire 10  $b_1 - 54$  peut être due à l'état du nid, notamment à la présence d'un couvain *abortif* plus précoce (DELEURANCE, 1952, b).

TABLEAU VIII  
ÉVOLUTION DE LA PONTE AU COURS DE L'EXPÉRIENCE.

Guêpes .....	11 <i>b</i> <sub>1</sub> -54		11 <i>a</i> <sub>1</sub> -54		4 <i>b</i> <sub>1</sub> -54		10 <i>b</i> <sub>1</sub> -54		13 <i>b</i> <sub>2</sub> -54		4 <i>a</i> <sub>1</sub> -54	
Périodes .....	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>po</i> .....	21	25	21,5	28,5	13	15	12	13	9	1	3	1
<i>aux</i> .....	19	30	21,5	33,5	11	25	18	15	25	32	23	16

La durée de l'expérience est divisée en deux périodes égales et successives. La période 1 concerne la moitié initiale et la période 2 la moitié terminale. Dans les colonnes correspondantes figurent le total des œufs pondus.

*po* = pondeuse principale (= femelle  $\alpha$  de PARDI).

*aux* = auxiliaire.

pondeuses principales. Pour permettre d'utiles comparaisons (1), malgré les inégalités dans la durée des expériences, nous avons rassemblé dans le tableau IX les données concernant la ponte pendant les vingt-deux derniers jours de l'expérience. Cette période est divisée en deux autres de onze jours. Pour chacune, nous donnons le nombre d'œufs pondus par les différents sujets. Le tableau IX révèle trois faits importants :

1° Malgré l'inégalité dans la *durée* (variant à peu près du simple au double) des expériences, les pontes des auxiliaires et des pondeuses principales normales ont des valeurs voisines pour chaque période et pour chaque type de Guêpe ; leur évolution dans chaque catégorie est comparable.

TABLEAU IX

ÉVOLUTION DE LA PONTE SUR LA BASE DE L'ÉTAT DU NID (NIDS AUX MÊMES STADES).

Guêpes .....	11 <i>b</i> <sub>1</sub> -54		11 <i>a</i> <sub>1</sub> -54		4 <i>b</i> <sub>1</sub> -54		10 <i>b</i> <sub>1</sub> -54		13 <i>b</i> <sub>2</sub> -54		4 <i>a</i> <sub>1</sub> -54	
Périodes .....	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>po</i> .....	12	16	15	16	13	15	10	13	2	1	0	1
<i>aux</i> .....	9	23	13	23	11	25	18	14	20	23	19	11

Les données concernent les vingt-deux jours qui précèdent l'éclosion du premier imago. La période 1 regarde les onze premiers jours et la 2 les onze jours suivants.

Dans les colonnes 1 et 2 figurent la ponte totale, pour chacune des périodes considérées.

*po* = pondeuse principale (= femelle  $\alpha$  de PARDI).

*aux* = auxiliaire.

N. B. — Pour les nids 13 *b*<sub>2</sub> et 4 *a*<sub>1</sub>-54 les pondeuses principales ont respectivement cessé de passer à la glacière au dernier jour et au sixième jour de la première période (cf. tableaux V et VI).

(1) Notamment avoir des nids des mêmes stades.

2° L'absence de corrélation statistique entre les pontes de l'auxiliaire et de la pondeuse principale est évidente.

3° Lorsque l'on a cessé dans les nids 13  $b_2$  et 4  $a_1 - 54$  de soumettre chaque nuit la pondeuse principale à la glacière, la ponte de l'auxiliaire n'a apparemment pas montré de modification.

Ces faits conduisent, comme en  $a$ , à rejeter l'hypothèse d'une influence inhibitrice de la pondeuse principale sur les ovaires de l'auxiliaire. On soulignera que le cas des nids 13  $b_2$  et 4  $a_1 - 54$  est particulièrement significatif. Si l'on admet que la ponte de l'auxiliaire est simplement conditionnée par la présence des cellules libres, l'absence de réaction de sa part est prévisible, puisque l'influence de la glacière sur les ovaires d'une Guêpe devenue à peu près stérile n'entre plus en jeu.

TABLEAU X

CADENCES MOYENNES JOURNALIÈRES DE PONTE  
AVANT DE COMMENCER L'EXPÉRIENCE (1) ET DANS LES DIX DERNIERS JOURS (2).

Guêpes .....	11 $b_1-54$		11 $a_1-54$		4 $b_1-54$		10 $b_1-54$		13 $b_2-54$		4 $a_1-54$	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>po</i> .....	2,4	1,4	2,4	1,5	1,1	1,2	1,1	1,2	1,6	0,1	0,8	0,1
<i>aux</i> .....	1,4	2,1	0,3	2,2	0,3	2,1	0,7	1,3	1	2,2	0,7	0,9

*po* = pondeuse principale (= femelle  $\alpha$  de PARDI).  
*aux* = auxiliaire.

c) *Comparaison de la ponte avant et après l'expérience.* — Dans le tableau X figurent les cadences moyennes journalières de ponte des femelles avant l'expérience et pour les dix derniers jours de celle-ci. On constate, pour les pondeuses principales comme pour les auxiliaires, l'absence de rapport entre les cadences pour les deux périodes. On voit la difficulté pour l'expérimentateur d'évaluer la fécondité réelle d'une femelle, et la source de graves erreurs d'appréciation ; cela tiendrait essentiellement à l'action des cellules libres. Ainsi l'auxiliaire 11  $b_1 - 54$ , pourtant équivalente à l'auxiliaire 11  $a_1 - 54$ , possède une cadence initiale de ponte de 1,4 contre 0,3 pour cette dernière, parce qu'elle se trouvait en présence d'un nid riche en cellules libres, à la différence de 11  $a_1 - 54$ . Dès que l'auxiliaire 11  $b_1 - 54$  fut également réduite à la portion congrue, sa ponte a décliné. Ce phénomène n'est pas limité aux auxiliaires : les pondeuses principales subissent la même loi. Si, le gâteau plein, aucune Guêpe ne se décide à construire, leur ponte s'arrête (cf. tableaux III et VI). Certaines femelles qui n'ont qu'une très faible impulsion de récolte cartonnière d'origine « interne » (DELEURANCE, 1954) remplissent d'œufs les nids qu'on leur offre, puis

s'arrêtent de pondre. Pour avoir une valeur *approchée* de la fécondité réelle d'une Guêpe, il faut lui procurer un nid qui possède un nombre d'alvéoles suffisant. Mais même alors on n'est pas à l'abri d'erreurs, car il n'est pas rare que des femelles deviennent rapidement stériles comme les pondieuses principales des nids 13  $b_2$  et 4  $a_1$  - 54. Le problème se complique encore avec certaines Guêpes : après une éclipse qui peut durer un mois, elles se remettent subitement à pondre.

d) *Facteurs indirects de la monogynie fonctionnelle d'après PARDI.* — L'auteur admet qu'à côté des effets inhibiteurs de la domination sociale de la femelle  $\alpha$  sur les ovaires des auxiliaires interviennent des facteurs de régulation indirects (liés d'ailleurs à la position  $\alpha$  dans la hiérarchie sociale). Il cite notamment :

- 1° les avantages trophiques que retirerait la pondieuse principale de sa domination ;
- 2° la permanence sur le nid de cette femelle « conductrice » ;
- 3° la castration, due au travail, des auxiliaires.

Pour le premier point, il est difficile de juger avec *certitude*. Nous remarquons cependant que les échanges trophallactiques sont relativement rares entre Guêpes *normales*, et que leurs contacts sont loin de correspondre, par leur fréquence, à l'image qu'en donne l'auteur. Il est par ailleurs surprenant que l'énorme quantité d'œufs croqués par les pondieuses principales ne retentisse en aucune manière visible sur leur fécondité. L'avantage trophique de la femelle  $\alpha$  est donc une affirmation qui demande vérification. On peut en douter pour la raison suivante : comment se fait-il que la fécondité d'auxiliaires qui ont affaire à des pondieuses principales actives comme en 11  $a_1$  et 11  $b_1$  - 54, reste aussi forte que celle d'auxiliaires comme en 13  $b_2$  - 54, et à un degré moindre 4  $a_1$  - 54, qui n'ont à côté d'elle qu'une femelle médiocre, la plupart du temps absente ou inactive ? « Avantages » ou « désavantages » trophiques, tout cela est valable du point de vue de l'hypothèse, mais reste à démontrer.

Au sujet de la permanence au nid de la femelle  $\alpha$ , laquelle se réserverait par préférence les activités qui n'exigent pas son absence, nous constatons (cf. également DELEURANCE, 1955) que cette image ne concorde pas avec nos observations. La femelle  $\alpha$  peut s'absenter beaucoup plus fréquemment du nid que l'auxiliaire et travailler bien davantage.

Finalement, le rôle de la castration due au travail nous laisse sceptique. Constatons simplement ces deux faits :

- 1° En plaçant chaque nuit notre pondieuse principale à 8° C, nous ralentissons son métabolisme. Cette Guêpe travaillera donc *quantitativement* moins que l'auxiliaire. Nous aboutissons alors à ce résultat, *paradoxal* pour cette hypothèse, que l'auxiliaire, surchargée du manque au travail de la pondieuse principale, va continuer de pondre et développera sa ponte, alors que si nous n'avions pas ralenti le métabolisme de la pondieuse principale, mieux secondée par celle-ci... elle aurait pratiquement cessé de pondre.

2° Si l'on compare les pontes des auxiliaires (tableau VII) en présence d'une pondreuse principale active ou réduite à l'état de figurante, on ne constate aucune corrélation avec le travail qu'avaient à fournir les Guêpes.

e) *La « dominance » sociale et l'état ovarien.* — Selon PARDI, le rang occupé par la Guêpe dans la hiérarchie sociale est une *fonction* de l'état de ses ovaires. Si l'on considère trois Guêpes ayant respectivement les positions  $\alpha$ ,  $\lambda$  et  $\omega$ , le sujet  $\alpha$  possède des ovaires beaucoup plus développés que l'individu  $\lambda$ ; celui-ci possède des ovaires plus développés que le sujet  $\omega$ . En réalité, le phénomène n'est pas aussi simple. En première approximation, on peut penser qu'il existe une *corrélation* entre l'état des ovaires (observés par dissection) et la position de la Guêpe dans la hiérarchie sociale (1). Mais tout le problème consiste à *interpréter* cette corrélation. Nous laisserons de côté cette question et nous insisterons seulement sur ceci : il est *inexact* de prétendre que la position sociale actuelle d'une Guêpe soit un indice *sûr* de l'état de ses ovaires, notamment de leur grandeur. Ce fait apparaît à la lecture du tableau VII : à la fin de l'expérience, l'auxiliaire, bien que restée la Guêpe *subordonnée* selon la terminologie de PARDI, est *toujours* la femelle la plus féconde. Dans le nid 13  $b_2$  - 54 cette fécondité est vingt-deux fois plus grande que celle de la femelle  $\alpha$  (2).

Du fait de cette constatation, on ne peut malheureusement tirer aucune conclusion *certaine* des expériences très intéressantes faites par PARDI et CAVALCANTI en 1951. Leur *contrôle* de l'état ovarien de la Guêpe isolée est en effet basé sur la *seule* position hiérarchique occupée. Rien ne prouve que les ovaires de ces Guêpes, observés neuf jours après le début de l'expérience, *se soient réellement ainsi développés*. Ceci est d'autant plus douteux que, selon DELEURANCE (3), le fait que ces femelles construisaient des *nouvelles* cellules apporte de fortes présomptions en faveur d'un état ovarien développé, avec présence d'œufs mûrs.

PARDI admet que dans certains cas les ovaires d'un sujet  $\beta$  peuvent être plus développés que ceux d'un individu  $\alpha$ . Mais alors la Guêpe  $\beta$  « lutte pour conquérir la position  $\alpha$  ». Nous n'avons observé, dans toutes ces expériences, aucun changement d'attitude significatif, chez les auxiliaires, qui correspond à cette affirmation.

En définitive, si nous admettons qu'il existe normalement une corrélation entre l'état ovarien et la « dominance » sociale, la signification et le rôle de cette « dominance » restent encore obscurs.

## ÉTUDE DE L'OOPHAGIE

Nous traiterons dans un travail ultérieur du problème détaillé de l'oophagie et de son rôle dans la monogynie fonctionnelle. Pour le moment, signalons les points suivants :

- (1) Lorsque la population comprend un *petit* nombre d'individus.
- (2) Cf. également note 4, page 167.
- (3) Communication personnelle.

a) Bien qu'il soit en toute rigueur impossible de séparer l'oophagie *différentielle* de l'oophagie *nutritielle* lorsque du couvain est présent, les tableaux I à VI montrent nettement que l'oophagie persistante des pondeuses principales *normales* est essentiellement de nature différentielle (1). La *monophagie* différentielle se sépare donc nettement de la monogynie fonctionnelle par sa *stabilité*. Il est beaucoup plus rare de voir apparaître, ou réapparaître, de l'oophagie différentielle chez une auxiliaire, que d'assister à la reprise de la ponte.

b) L'oophagie différentielle est liée au fonctionnement ovarien (2). Ceci nous explique son *extinction* chez les pondeuses principales des nids 13  $b_2$  - 54 et 4  $a_1$  - 54.

c) Il existe un gradient *temporel* précis dans l'oophagie différentielle. Les œufs étrangers sont d'autant plus rapidement détruits qu'ils sont plus récents. En général, la destruction affecte les œufs âgés de moins de vingt-quatre heures. Ce phénomène est bien visible sur les tableaux I à VI. Il joue un rôle *très important* dans le mécanisme de la monophagie différentielle.

d) Le comportement oophagique différentiel est influencé par la présence et la *persistance* des œufs pondus par la Guêpe.

Ces deux derniers facteurs sont vraisemblablement essentiels dans la *stabilité* de la monophagie différentielle.

e) La destruction systématique de ses œufs ne paraît pas affecter la ponte de l'auxiliaire. Il ne semble pas que l'on doive envisager l'intervention d'un phénomène de *frustration* pour expliquer la monogynie fonctionnelle.

f) L'oophagie différentielle ne paraît pas influencer la fécondité.

g) L'intervention d'un *effet de groupe*, notamment d'une dominance sociale, ne semble pas plus en cause que dans la monogynie fonctionnelle.

### CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les résultats de notre étude, sur *P. gallicus* L., indiquent que dans la société polygyne la monogynie fonctionnelle est un phénomène *relatif*, qui mettrait essentiellement en jeu, non pas une inhibition, mais un facteur d'empêchement (absence d'alvéoles aptes à recevoir un œuf). La monophagie différentielle présente un caractère beaucoup plus stable. L'absence d'inhibition ovarienne et le rôle joué par l'oophagie différentielle montrent que la véritable signification *biologique* de la différenciation sociale observée entre les membres d'une association polygynique est, non pas une seule pondeuse dans la société, mais une seule *mère*, c'est-à-dire une descendance *pure*.

(1) Normalement, l'oophagie nutritielle s'arrête dès que les larves ont quelques jours d'âge.

(2) DELEURANCE a observé sa cessation chez des pondeuses principales *ovariectomisées*.

**Summary.**

By a first experimentation, I take 6 two-females nests, in which differential oophagy is already established or is being established. The experiment consists in putting during the night the principal layer (=oophagic) in an enclosure at 6° while the auxiliary remains in the nest during the same time.

As soon as the experiment begins, as might be expected, we note a diminution in the laying of this wasp which is in the ice-box. In the same time, the laying of the auxiliary is increasing without the "relations of dominance" being changed in any manner. The differential oophagy also shows no change, perhaps rather we may observe in one nest, after one month of experimentation, a slight diminution in the oophagic condition.

"The obtained results depend particularly upon the total time during which each of the two wasps remains in the nest."

It appears also that the effect of group has no predominate part. The development of the fecundity of the auxiliaries seems to be bound to the superabundance of free cells, created by the diminution of laying in the principal layer.

**Zusammenfassung.**

In einer ersten Versuchsreihe wurden 6 Polistes-Nester mit 2 Weibchen verwendet, bei denen die differentielle Oophagie bereits eingesetzt hatte oder gerade begann. Das Experiment bestand darin, daß die Haupteierlegerin (das eierfressende dominierende Weibchen) jeweils während der Nacht vom Nest abgetrennt und bei 6° C eingeschlossen wurde. Das Hilfsweibchen verblieb während dieser Zeit im Nest. Dies führte erwartungsgemäß gleich nach Versuchsbeginn zu einer Verringerung der Eiablage bei der nächtlich gekühlten Wespe. Gleichzeitig nimmt die Eiablagezahl des Hilfsweibchens zu, ohne daß sich jedoch die Dominanz-Beziehungen verändern. Die differenzielle Oophagie veränderte sich ebenfalls nicht, wengleich in einem der beobachteten Nester nach Ablauf eines Versuchsmonat eine geringe Verminderung der Oophagie eintrat. Weitere Versuche haben zum Ziel eine Reihe von Faktoren auszuschließen. Ein Gruppen-Effekt scheint keine besondere Rolle zu spielen. Die Determination des Geschehens scheint an einen Überschuß freier (unbelegter) Zellen gebunden zu sein, der durch die Verminderung der Ablagezahl des Hauptweibchens entsteht.

**BIBLIOGRAPHIE.**

1942. ALLEE (W. C.). — Social dominance and subordination among vertebrates (*Biol. Symposia*, **8**, 139-162).
1946. DELEURANCE (E. P.). — Une régulation sociale à base sensorielle périphérique : l'inhibition de la ponte des ouvrières chez les Polistes (Hyménoptères-Vespides) (*C. R. Ac. Sc.*, **223**, 871-872). — 1950. Sur le mécanisme de la monogynie fonctionnelle chez les Polistes (Hyménoptères-Vespides) (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, **230**, 782-784). — 1952, a. Discussion in PARDI. Dominazione e gerarchia in alcuni Invertebrati. Structures et physiologie des Sociétés animales (*Coll. Int.*, C.N.R.S., Paris, 190-192). — 1952, b. Étude du cycle biologique du couvain chez Polistes. Les phases « couvain normal » et « couvain abortif » (*Behaviour*, **4** [2], 104-115). — 1954. Étude de l'activité bâtisseuse d'origine « interne » chez les Polistes (Hyménoptères-Vespides) (*Coll. Int. sur l'Instinct*, Paris, Fondation Singer-Polignac [sous presse]). — 1955. Contribution à l'étude biologique des Polistes (Hyménoptères-Vespides). I. L'activité bâtisseuse (*Thèse*, Paris [à paraître]).

1952. GRASSÉ (P. P.). — La régulation sociale chez les Isoptères et les Hyménoptères. Structure et physiologie des sociétés animales (*Coll. Int., C. N. R. S.*, Paris, 323-331). — 1946. Sociétés animales et effet de groupe (*Experientia*, **2**, 77-82).
1946. PARDI (L.). — Ricerche sui Polistini. VII. La Dominazione e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* L. (*Boll. Istit. Ent. Bologna*, **16**, 25-48).
1951. PARDI (L.), CAVALCANTI (M.). — Esperienze sul meccanismo della monoginia funzionale in *Polistes gallicus* L. (Hyménoptères-Vespides) (*Boll. di Zoologica*, **18**, 247-252).
-