

Hydroporus marginatus DFTS. — 1 ex. Orval, 15-8-1931 (R. DE RUETTE).

Nudobius lentus GRAV. — Boitsfort, 8-9-1931, sous l'écorce d'un *Epicea abattu* (VREURICK).

Quedius humeralis STEPH. — Engis, 28-6-1931 (LERUTH).

Bryoporus cernuus GRAV. — var. *merdarius* OLIV. — Elsenborn, 7-8-1931 (G. FAGEL).

Rhopalocera clavigera SCRIBA. — En nombre, Rouge-Cloître, 29-4 et 5-9-1921 et 24-5-1926 (VREURICK) **Fn. n. sp.** Signalé comme très rare par notre éminent membre honoraire M. SAINTE-CLAIRE-DEVILLE qui a bien voulu se charger de la détermination.

Carpophilus dimidiatus F. — Liège, 30-6-1931 (LERUTH). Espèce cosmopolite importée.

Chaetoenema arenacea ALLARD. — 1 ex. Knocke, 27-6-1914 (F. GUILLEAUME) **Fn. n. sp.**

Ceuthorrhynchus viduatus GYLL. — 1 ex. Loën, 13-5-1931 (LERUTH).

— La séance est levée à 18 h.

L'Instinct et l'Intelligence chez les Hyménoptères

XVII. — L'origine des mâles chez les Guêpes

PAR

L. VERLAINE

Il n'est pas possible d'admettre que la reine des Abeilles décide volontairement du sexe de ses œufs.

Toutes les tentatives de réduire l'acte que semble poser délibérément la reine de permettre ou d'empêcher la fécondation de ses œufs, à un pur réflexe déclenché par des irritations périphériques ou intérieures élémentaires ont échoué.

Prétendre, enfin, que la doctrine de l'instinct fournit à ce problème mystérieux la seule solution satisfaisante, c'est se leurrer d'une interprétation hypothétique et expérimentalement invérifiable d'un phénomène qu'on ne connaît pas et qu'on renonce à étudier.

J'avais cru pouvoir expliquer très simplement ce phénomène chez les divers Hyménoptères sociaux, en supposant que la reine fécondée et n'ayant pas encore épuisé sa provision de sperme ne produisait que des œufs fécondés, et que les mâles étaient tous les fils d'ouvrières pondeuses qui apparaissent normalement dans les collectivités assez peuplées et bien nourries, à l'époque précisément où les premiers œufs des mâles y font leur apparition. Cette hypothèse étayée de très nombreux arguments puisés dans une vaste littérature relative à l'éthologie et à la physiologie des Abeilles, des Bourdons, des Guêpes et des Fourmis, exigeait évidemment d'être vérifiée, et j'avais exprimé le désir que de nouvelles recherches fussent entreprises et orientées dans cette voie (1).

(1) VERLAINE, L. — Les reines fécondées des Hyménoptères sociaux peuvent-elles normalement engendrer des mâles? (*Bull. et Ann. Soc. Entom. Belgique*, t. 66, 1926, p. 287-318).

Mais ma proposition n'a provoqué que de violentes protestations de la part des apiculteurs et de quelques biologistes qui jugèrent inutile de tenter la moindre expérience.

Je me suis donc mis à l'œuvre moi-même (1). J'intervertis les reines de plusieurs couples de races différentes et je constatai que la reine déposait réellement des œufs vierges, mais que, d'autre part, un certain nombre d'ouvrières participaient en même temps qu'elle à la génération des mâles. Malgré toutes les précautions prises pour éviter les causes d'erreur, CRÉVECEUR, Ad. (2) ne voulut pas croire à l'existence d'ouvrières pondeuses, ou tout au moins au dépôt de leurs œufs, dans une ruche possédant à sa tête une reine féconde. Il recueillit les avis de quelques apiculteurs et chercha dans la littérature des arguments qui lui parurent suffisamment autorisés pour attribuer les résultats de mes expériences à un défaut d'observation ou bien à des erreurs de méthode. L'hypothèse surtout que j'émis d'un contrôle exercé par la reine sur la ponte de certaines ouvrières lui parurent absolument inadmissible et destinée à subir le sort de ma première supposition. Il estima cependant que de nouvelles expériences étaient indispensables et insista pour qu'elles fussent entreprises sans délai.

Il reste certainement beaucoup à faire encore dans ce domaine. Je n'ai pas abandonné mes études sur les Abeilles, mais le moment n'est pas venu d'en exposer les résultats fragmentaires, ni d'apprécier la valeur des critiques dont j'ai été généreusement gratifié. Je me suis, en attendant, appliqué à tenter de résoudre ce problème chez les Guêpes. Voici les expériences que j'ai entreprises, et les quelques faits nouveaux qui s'en dégagent et me paraissent mériter d'être signalés.

* * *

Le 18 août, je capture un petit nid de *Vespa germanica* composé de 8 gâteaux de 6 à 12 centimètres de diamètre. Il contient 674 ouvrières, et pas un seul mâle encore n'y est né.

Je superpose, dans le fond d'une caisse de grandeur convenable, les orifices des alvéoles dirigés vers le haut, les troisième et quatrième gâteaux (numérotés dans l'ordre de leur construction) après en avoir vidé

(1) VERLAINE, L. — L'instinct et l'intelligence chez les Hyménoptères. X. — La reine des Abeilles dispose-t-elle à volonté du sexe de ses œufs ? (*Bull. et Ann. Soc. Entom. Belgique*, t. 69, 1929, p. 224-238).

(2) CRÉVECEUR, Ad. — Y-a-t-il coexistence normale de la reine et d'ouvrières pondeuses dans les ruches d'Abeilles ? (*Bull. et Ann. Soc. Entom. Belgique*, t. 70, 1930, p. 209-215).

toutes les cellules, sauf 100 qui contiennent chacune une grosse larve arrivée à peu près au terme de sa croissance. Je restitue à ces deux gâteaux 574 ouvrières, et je fixe soigneusement au-dessus d'eux une cloison horizontale de toile métallique à fines mailles, de manière à diviser la caisse en deux compartiments. Au-dessus de la toile métallique, je dépose les septième et huitième rayons dépouillés également du couvain qu'ils hébergeaient, à l'exception de 100 larves. Je leur donne la reine et la dernière centaine des ouvrières, puis je ferme et je retourne la caisse.

En examinant les chrysalides et les larves détruites, je trouve 37 larves de mâles assez jeunes encore. La ponte des œufs vierges a donc débuté depuis peu de temps.

Le nid est déposé au jardin. Les ouvrières de la moitié inférieure qui contient la reine peuvent sortir librement. Celles de la moitié supérieure sont retenues prisonnières et copieusement nourries avec de l'eau miellée et du foie de veau. Elles peuvent se donner de l'exercice dans un terrarium d'un demi mètre cube environ. Si des ouvrières pondeuses existent et déposent normalement leurs œufs dans un guêpier qui possède à sa tête une reine féconde et pourvue encore d'une provision de sperme, quelques-unes au moins de ces ouvrières captives pondront immédiatement, et, parmi les autres, certaines ne tarderont pas à acquérir des ovaires fonctionnels, pour autant toutefois que la nourriture qui leur est servie soit suffisamment riche.

Neuf jours après, j'endors le Guêpier à l'éther et j'examine le contenu des gâteaux. Les larves laissées aux ouvrières se sont chrysalidées. Je trouve 66 nymphes d'ouvrières, 27 de reines et 4 de mâles ; 3 larves ont disparu. Tous les alvéoles vidés par moi contiennent des œufs ou des petites larves. Dans une des cellules des gâteaux confiés à la reine et dans 22 des gâteaux de la moitié supérieure du nid, il y a 2 œufs. Il y en a 3 dans cinq alvéoles de ces derniers gâteaux.

Il semble donc que nous soyons en droit de conclure que des ouvrières pondeuses peuvent exister normalement dans la collectivité et y déposer des œufs malgré la présence de la reine. Mais on pourrait objecter que ces ouvrières, séparées de la reine par la toile métallique ignorent son voisinage et se comportent comme si elles étaient orphelines.

Je vide toutes les cellules et je remets le tout en place après avoir pratiqué dans la toile métallique des trous capables de laisser passer les ouvrières, mais non pas la reine, et je donne la liberté à la population tout entière du guêpier, mais je ferme la porte de la moitié supérieure

du nid, de manière à forcer toutes les ouvrières à passer par le domaine de la reine pour se rendre à l'extérieur. Je renouvelle mon enquête après deux jours, dans la partie inférieure du nid seulement. Le 7^e gâteau, composé de 446 alvéoles, contient 774 œufs, et le 8^e, formé de 265 cellules, en contient 449, soit pour 711 loges, 1223 œufs, 172 p. c. du nombre normal. J'en compte de 2 à 6 dans certaines cellules.

Les ouvrières pondeuses, cela n'est pas douteux, se sont emparées des gâteaux réservés à la reine.

J'attends trois semaines avant d'ouvrir le nid une dernière fois. Le 18 septembre, les deux gâteaux supérieurs, auxquels les ouvrières seules ont accès, composés ensemble de 1438 alvéoles, hébergent 5487 œufs, soit 381 p. c. du nombre des cellules. Il y en a par conséquent au moins 3 par alvéole. Mais les deux gâteaux inférieurs confiés à la reine, formés de 1043 cellules, ne contiennent que 1066 œufs, soit à peine 1,25 p. c. de trop. La reine a repris le dessus. Elle s'est défendue en détruisant les œufs des ouvrières lorsqu'elle a pu les atteindre, ou bien, sous la seule influence de sa présence, les nourrices ont supprimé les œufs supplémentaires sans faire de distinction entre les siens et ceux de leurs sœurs. Mais on se demande ce que sont devenues les nourrices, car le couvain se réduit à quatre larves de 3 mm. à peine, que j'ai comptées pour des œufs dans les calculs précédents. C'est tout ce que la ponte a donné en 3 semaines. Les ouvrières n'ont d'ailleurs pas mieux traité les larves issues de leurs propres œufs. Mais elles ont respecté ceux-ci. Il est donc vraisemblable que ce ne sont pas des ouvrières qui ont supprimé les œufs supplémentaires dans la partie inférieure du nid, mais que c'est la reine, et, sans doute, a-t-elle préservé les siens. J'insiste sur le fait que l'absence d'élevage ne peut être attribuée à un défaut d'alimentation, car je possède un autre guêpier déposé lui aussi dans le même jardin et qui évolue normalement.

Quoi qu'il en soit, des ouvrières peuvent certainement déposer des œufs dans des alvéoles voisins de ceux qui recueillent la ponte de la reine, et, dans ce cas, un conflit s'établirait entre la reine et ces femelles rabougries qui se comportent comme des petites reines à tous points de vue, puisqu'elles se désintéressent complètement du couvain et limitent leur activité à la ponte. Le contrôle exercé par la reine sur les œufs qui ne sont pas les siens serait plus efficace que celui de ses servantes détournées des fonctions qui leurs sont normalement dévolues.

Mais il est possible que ces phénomènes ne se soient produits que parce que j'ai provoqué brusquement le développement des ovaires chez un grand nombre d'ouvrières, en les nourrissant copieusement

pendant neuf jours et en leur supprimant l'obligation de soigner le couvain. D'autre part, leur isolement se serait prolongé trop longtemps pour qu'elles puissent désormais se défaire d'une habitude qui ne trouve jamais l'occasion de prendre un caractère collectif aussi accentué dans les conditions sociales habituelles. Mais si cette expérience démontre la possibilité de la coexistence d'ouvrières pondeuses et de la reine, elle ne nous apprend rien de la participation que prend celle-ci à la génération des mâles.

Depuis plusieurs années, je cherche à découvrir à peu près en même temps, au début de l'été, un nid de *Vespa germanica* et un nid de *Vespa vulgaris* dans le but d'essayer d'en intervertir les reines. Car si un guêpier de *Vespa vulgaris*, ayant à sa tête une reine de *Vespa germanica* depuis une époque antérieure au dépôt des premiers œufs de mâles n'engendre exclusivement que des mâles de *Vespa vulgaris* ou de *Vespa germanica*, ou bien s'il en produit des deux sortes, il est incontestable que, suivant le cas, ces mâles sont tous des fils d'ouvrières, ou de la reine, ou bien à la fois de celle-là et de celle-ci, et dans des proportions qu'il est aisé d'établir.

Cette année, mes efforts sont enfin récompensés.

Le 30 juillet, je recueille à Tongres un nid de *Vespa germanica* contenant 623 ouvrières et ni mâles, ni jeunes femelles encore. J'en enferme un tiers dans une caisse avec toute la population; je conserve le reste des gâteaux à part et je transporte le tout à Hamoir où je compte m'installer pour un mois et demi.

Le 2 août, je découvre un nid de *Vespa vulgaris* dans cette localité. Je prépare deux caisses cubiques de 15 cm. de côté, munies chacune d'un triple couvercle à glissière formé, de dedans en dehors, d'une vitre, d'une toile métallique et d'une planchette bien ajustée. Ce couvercle servira de plancher. Il doit permettre d'observer facilement ce qui se passe sur les gâteaux inférieurs du guêpier, et même d'y pratiquer certaines opérations. L'une des faces verticales de la caisse est munie d'une porte à glissière.

Le 7 août, à 10 heures, j'extermine toutes les ouvrières du nid de *Vespa germanica* et j'isole la reine dans un tube avec de la nourriture. Je suspends dans une des caissettes trois fragments de gâteaux dont j'ai complètement vidé tous les alvéoles, sauf 100 du gâteau inférieur qui contiennent de grosses larves, et je place le reste des gâteaux avec ceux que je conserve depuis huit jours, en un endroit chauffé chaque jour à une température moyenne de 30 à 35° C. Les jeunes ouvrières déjà récoltées et celles qui en écloreont seront journellement introduites dans la caisse.

Vers la fin de la matinée, je recueille le nid de *Vespa vulgaris*. Il ne contient encore ni mâles ni femelles. Je détruis ses 734 ouvrières et je le traite exactement comme le précédent.

A 17 heures, j'ai recueilli 343 ouvrières de *Vespa germanica*, nées depuis quatre jours et demi dans une des réserves, et 18 ouvrières de *Vespa vulgaris* écloses depuis le matin dans l'autre réserve.

J'introduis tout d'abord les reines dans les caissettes, en les invertissant, puis je donne à chacune d'elles les jeunes ouvrières de l'autre espèce. Reines et ouvrières se comportent exactement comme si elles avaient toujours vécu ensemble, alors que si j'avais donné les reines à de vieilles ouvrières, celles-ci les auraient immédiatement tuées.

J'ai donc reconstitué deux guêpiers. Le premier, construit en carton jaune, contient 100 larves et quelques jeunes ouvrières de *Vespa vulgaris*, mais une reine de *Vespa germanica*. Le second, au contraire, bâti en papier gris, contient 100 larves et plus de 300 ouvrières de *Vespa germanica* confiées à une reine de *Vespa vulgaris*.

La reine du second guêpier meurt après quelques jours, mais celle du premier restera en vie jusqu'au 30 septembre au moins. Nous allons donc pouvoir constater si les mâles nés dans ce guêpier seront tous du type *vulgaris*, comme les ouvrières, ou du type *germanica*, comme la reine, ou bien en partie des deux espèces.

Du 7 au 21 août, je recueille 343 ouvrières de *Vespa vulgaris* dans la réserve et je les introduis dans le nid. Mais le 21 août, les grosses larves laissées dans le guêpier ont été si mal nourries que sept seulement se sont chrysalidées. Trente-trois d'entre elles ont été expulsées et celles qui restent sont jaunes et ratatinées. J'endors le guêpier à l'éther, j'en extrais les trois gâteaux et je vérifie leur contenu. A part quelques cellules encore vides, toutes sont pourvues d'un œuf ou d'une jeune larve dont quelques-unes atteignent 4 millimètres de longueur. Quatre alvéoles seulement contiennent deux œufs. Je détruis les vieilles larves malades et les chrysalides et je remets les gâteaux en place.

Je déclare formellement avoir vu la reine (*germanica*) et trois fois une ouvrière (*vulgaris*) déposer un œuf dans une cellule, au cours des longues heures que j'ai consacrées à l'observation des gâteaux inférieurs du guêpier presque tous les jours, dans la soirée.

Le 19 septembre, soit 42 jours après sa reconstitution, je réendors le guêpier qui, depuis ma première inspection, a relativement bien évolué. J'y trouve 207 vieux sujets de l'espèce *vulgaris* que j'y ai introduits, et 193 jeunes ouvrières de l'espèce *germanica*, filles de la reine. Mais en outre j'y recueille 31 beaux mâles du type *vulgaris*,

filles des ouvrières données à la reine, et 43 mâles du type *germanica* enfantés par celle-ci, ses filles n'ayant pas encore eu le temps d'élever des larves issues de leurs propres œufs, si toutefois elles en ont pondu.

J'enlève toutes les vieilles ouvrières de *Vespa vulgaris* qui vraisemblablement n'ont plus d'œufs à pondre. Le 30 septembre, je renouvelle mon enquête. Je ne trouve plus un seul mâle de *Vespa vulgaris*, mais 21 nouveaux mâles de *Vespa germanica* et 74 femelles magnifiques de cette espèce. Le nombre des ouvrières est tombé à 90. La reine vit toujours.

L'expérience est terminée. Je place les gâteaux en couveuse, à une température voisine de 30° C. pour en obtenir les dernières éclosions. Le 15 octobre, j'en ai retiré 18 mâles et 20 ouvrières de *Vespa germanica*.

Comme chez les Abeilles, la reine du guêpier engendre donc des mâles, mais des ouvrières pondeuses s'associent à elle normalement dans l'accomplissement de cette tâche. Et leur rôle est au moins aussi important que celui de la reine, car il est raisonnable d'admettre que si, jusqu'au 19 septembre, les ouvrières de *Vespa vulgaris* n'ont produit que 75 p. c. seulement des mâles engendrés par la reine de *Vespa germanica*, c'est que, depuis le 26 août, je ne leur ai plus adjoint aucune jeune sœur capable d'acquiescer le pouvoir de déposer des œufs, et que, bien avant cette date, toutes celles qui étaient devenues des pondeuses avaient épuisé le contenu de leurs ovaires minuscules. Si j'avais pu laisser du couvain dans les gâteaux, ou continuer à introduire chaque jour de nouvelles ouvrières de *Vespa vulgaris* dans le guêpier, la production des mâles de cette espèce se serait certainement prolongée et aurait atteint en importance, peut-être même dépassé, celle des mâles de *Vespa germanica* engendrés par la reine.

Cette fois, il n'est plus possible de m'objecter que les races utilisées ne sont pas pures. Car, il ne s'agit plus ici de races différentes, mais d'espèces.

J'ai montré (1) qu'il est assez rarement possible de se baser sur la forme des dessins jaunes et noirs des deux espèces pour les distinguer l'une de l'autre, et que ces deux Guêpes paraissent se comporter comme des hybrides. Mais j'ai attiré l'attention sur le fait que les reines sont presque toujours d'un type très pur, et que les mâles, malgré toutes les transitions qu'ils présentent entre eux, possèdent une petite diffé-

(1) VERLAINE, L. — Sur la précarité des caractères distinctifs des *Vespa vulgaris* L. et *germanica* F. et sa signification biologique. (Bull. et Ann. Soc. ent. Belgique, t. 65, 1925, p. 315-349).

rence de structure des genitalia, parfaitement visible à la loupe et absolument constante dans chaque guêpier. C'est sur ce caractère que je me suis basé pour déterminer l'espèce des mâles nés dans mon guêpier.

On ne pourra plus prétendre non plus que si j'ai trouvé des mâles de *Vespa vulgaris* dans un nid dont les ouvrières sont de cette espèce et la reine une *Vespa germanica*, c'est qu'ils s'y sont introduits. J'en ai extrait moi-même de leur cellule au moment où ils en découpaient l'opercule, tout comme dans ma recherche sur les Abeilles.

Et la démonstration est faite, je pense, de la destruction des œufs supplémentaires, du rôle de la reine ou de l'influence de sa présence dans l'exécution de cette opération indispensable.

Peut-être, cependant, croira-t-on pouvoir affirmer que si les ouvrières de *Vespa vulgaris* sont devenues pondeuses et ont déposé leurs œufs dans des alvéoles, c'est parce que la reine étant d'une espèce étrangère, elles se sont comportées comme si elles étaient orphelines. Je ne pourrais évidemment rien opposer à cette objection.

* * *

Mais nous ne savons encore rien des facteurs qui provoquent la non-fécondation des œufs de mâles déposés par la reine. Cette question reste donc à élucider. Sans doute conviendrait-il de commencer à chercher la solution de ce problème en essayant d'établir l'époque à laquelle la ponte des œufs vierges débute, et si elle se produit brusquement, en une seule fois, ou bien par périodes plus ou moins nombreuses.

Des très nombreux guêpiers que j'ai recueillis jusqu'ici, à divers moments de l'année, j'en ai spécialement étudié une bonne centaine dans le but de savoir si les trois castes qui constituent une collectivité complète apparaissent régulièrement, au cours de l'évolution sociale, dans un ordre de succession déterminé, invariable. Il résulte de cette étude que les guêpiers dans lesquels apparaissent successivement des gâteaux de trois sortes, hébergeant les premiers des ouvrières, les seconds des mâles et les derniers des reines, sont plutôt rares. Dans certains nids, les mâles apparaissent après les reines. Dans d'autres, il n'y a pas de mâles ou bien les ouvrières n'élèvent pas de reines. J'en ai trouvé, fin septembre, dans lesquels tous les gâteaux, constitués de petites cellules, contenaient quelques chrysalides éparpillées de mâles et de femelles. L'élevage des ouvrières n'est jamais interrompu. Celui des femelles n'empêche pas non plus la production de mâles. L'époque à laquelle ceux-ci font leur apparition varie énormément, dans la même espèce, d'un nid à l'autre, avec l'importance de la population, les con-

ditions atmosphériques et la situation du guêpier, mais elle n'est pas conditionnée par l'existence de gâteaux formés d'alvéoles de grandeur moyenne.

D'autre part, on trouve assez souvent dans les guêpiers de la fin du mois d'août et surtout de septembre, des gâteaux entiers, des zones circulaires ou des arcs de cercles de cellules contenant toutes les chrysalides ou des larves de mâles, ce qui semble démontrer que la ponte des œufs vierges débute brusquement et qu'elle se prolonge sans interruption pendant longtemps. Mais cela n'est pas certain. J'ai donc cru intéressant de chercher à mettre cette question au point, en procédant de la manière suivante.

Je détache d'un petit nid de *Vespa germanica*, découvert le 20 juillet, le gâteau inférieur de quatre centimètres de diamètre, et je l'enferme, avec la reine et les 226 ouvrières de la colonie, dans une boîte spécialement construite de façon à forcer les Guêpes à construire un grand gâteau unique au lieu de plusieurs superposés. Cette boîte peut être agrandie à volonté. Il est possible d'observer tout ce qui se passe sur le gâteau et même d'en extraire des individus récemment éclos sans recourir à l'anesthésie.

Du 23 juillet au 31 août, les ouvrières construisent sous le grand rayon les ébauches de 26 gâteaux de quelques alvéoles dans lesquels 63 œufs sont déposés. Je détruis ces gâteaux au fur et à mesure de leur apparition. Ces 63 œufs échappent donc à mon enquête.

Le premier mâle naît le 9 août ; je l'enlève et je détruirai journellement tous ceux qui éclore à l'avenir. Pendant 32 jours, du 9 août au 9 septembre, j'en recueille 54, de 1 à 4 par jour très régulièrement, sauf au début, les 10, 12, 13, 15 et 16 août et le 3 septembre. Je note également chaque jour d'éclosion de 1 à 13 ouvrières, sauf le 25 août, soit en tout 111.

Je suis obligé de suspendre mes observations le 10 septembre, mais nous savons par l'expérience précédente que la production simultanée des mâles et des femelles, ouvrières et reines, se prolonge normalement et régulièrement jusqu'au moment de la désorganisation du guêpier.

Un fait est donc acquis. La ponte des œufs vierges débute soudainement, et, après quelques jours de mise en train, se continue sans arrêt, sans cependant interrompre le dépôt d'œufs fécondés. Quelle part la reine y prend-elle ? Pour le savoir, il faudrait pouvoir combiner cette dernière opération avec l'intervention des reines de deux nids d'espèces différentes. L'expérience mérite réellement d'être tentée. Sans doute, ne résoudra-t-elle pas encore le problème, mais les inconnues seront réduites au minimum.