

RECHERCHES  
SUR LA  
BIOLOGIE DES SYNAGRIS (Hymén.)  
LE *SYNAGRIS DIDIERI* BUYSS.

par L. VERLAINE

(Avec les planches IV, V et VI)

—

La biologie des *Synagris* n'a été étudiée jusqu'à présent que par E. ROUBAUD. Nous devons à ce savant entomologiste et biologiste de très intéressantes observations sur trois espèces de *Synagris* africaines, les *Synagris calida* L., *sicheliana* SAUSS., et *cornuta* L. D'une étude assez approfondie du comportement de chacune de ces Guêpes solitaires aux différentes saisons du climat africain, puis, de la comparaison du comportement des *Synagris* avec celui des Euménides d'une part et avec celui de certaines Guêpes sociales d'Afrique d'autre part, E. ROUBAUD a tiré des conclusions fort attrayantes, relatives à l'évolution de l'instinct chez les Guêpes solitaires et chez les Guêpes sociales, et au passage de l'instinct des premières à celui des secondes.

Dans le travail qu'il a publié en 1910, ROUBAUD fait la remarque (p. 16) que le groupe des *Synagris*, « très nettement différencié des autres en raison de la forme des mandibules des mâles, s'en distingue aussi complètement » par ses caractères biologiques. « Il est infiniment probable, ajoute-t-il, que le mode d'élevage des larves à la becquée, que nous a montré la *S. cornuta*, se retrouve chez les autres

espèces du même groupe. M. R. DU BUYSSEN (1909) a tout récemment fait connaître un nid de *S. Didieri*, nouvelle espèce du Congo, qui appartient au groupe des *S. cornuta* L. et *Proserpina* GRIB. Or, cette nidification est absolument semblable à celle de *S. cornuta*; d'une des loges, M. DIDIER a extrait une larve qui était isolée dans sa cellule sans aucun débris de chenille d'approvisionnement autour d'elle, comme on en trouve toujours chez les formes qui ne nourrissent pas leurs larves à la becquée. On peut affirmer, à mon sens, et sans hésiter, que cette espèce est biologiquement aussi du même groupe que la *S. cornuta* L. »

C'est tout ce que nous connaissons de la biologie de la *Synagris Didieri* DU BUYSSEN. Elle n'est citée ailleurs, au point de vue systématique et géographique, que par J. BEQUAERT 1918, H. SCHOUTEDEN 1916-1918, et MAIDL 1914.

J'ai eu la bonne fortune, au cours d'un voyage récent au Congo belge, de trouver, sous la toiture de la véranda d'une maison au Jardin d'Eala (Equateur), plusieurs centaines de nids de cette *Synagris*, accolés l'un à l'autre ou enchevêtrés, et formant en tout un bon millier de loges (1). Malgré le peu de temps dont je disposais, j'ai pu faire sur la biologie de cette Guêpe solitaire certaines observations que je crois intéressant de signaler; elles viendront s'ajouter à celles de ROUBAUD sur le groupe, et contribueront, je l'espère, sinon à éclaircir le problème de l'évolution de l'instinct chez ces Hyménoptères, du moins à grossir le nombre des données que nous possédons déjà pour la solution de cette question si intéressante.

#### LA CONSTRUCTION DU NID.

Le nid de *Synagris Didieri* ne diffère guère de celui de *S. cornuta*, dont E. ROUBAUD a donné d'excellentes photographies (1910, pl. 3, fig. 1-4). Les loges ont sensiblement la même taille chez les deux espèces et elles sont normalement juxtaposées en groupes linéaires élégants (fig. 3, pl. V); mais dans des colonies aussi nombreuses et établies dans un endroit aussi restreint que celles dont je parle ici, différents

(1) C'est à M. CORBISIER, Chef de culture au Jardin botanique d'Eala, que je dois cette découverte. Qu'il me soit permis de lui adresser ici mes remerciements les plus vifs et les plus cordiaux pour l'aide bienveillante et avertie qu'il n'a cessé de m'accorder pendant mon séjour à Eala.

nids sont souvent enchevêtrés et agglomérés en plaques successives (ROUBAUD, 1910, pl. 3, fig. 4). Dans ce dernier cas cependant, les loges restent généralement mieux distinctes les unes des autres, dans leur région supérieure surtout, que chez la *S. cornuta*. Le goulot des loges est d'ailleurs plus large et plus grand.

Je n'ai pu établir de combien de loges se compose un nid complet d'une seule femelle de *S. Didieri*. ROUBAUD (1916, p. 14) a observé au Dahomey un nid de *S. calida* formé de 12 loges, mais il considère ce fait comme exceptionnel; il a trouvé d'autres nids composés de 20 loges et plus, mais tous avaient été bâties en collaboration par plusieurs femelles. Chez *S. Didieri*, les nids à quatre, cinq et six loges sont fréquents. Il semble bien cependant que chez cette espèce, de même que chez la *S. cornuta*, le nombre des loges d'un nid ne dépasse pas huit ou dix. Il doit en être ainsi; car, chez ces deux *Synagris* qui nourrissent leurs larves à la becquée et assistent à leur croissance jusqu'à la nymphose, la nidification se prolonge beaucoup plus longtemps, les pontes sont plus espacées et deviennent fatalement moins nombreuses que chez les formes où l'approvisionnement de chaque loge est plus ou moins massif et accéléré, et terminé avant le développement total des larves (1).

Il est un détail dans la construction du nid, sur lequel je voudrais attirer l'attention dès à présent et sur lequel je reviendrai ultérieurement: la première loge de chaque nid est toujours beaucoup plus grosse que celles qui sont bâties dans la suite à côté d'elle; sa capacité atteint généralement le double de la leur (fig. 2, 6, 9, 10, 12, pl. IV et V). J'ai fait la même constatation sur les nids de *S. cornuta* que possède le Musée de Tervueren.

La bande des petites loges construites à côté de la première est accolée indifféremment à sa droite ou à sa gauche; il est pourtant

(1) M. le Dr. SCHOUTEDEN, Conservateur au Musée colonial de Tervueren, a bien voulu mettre à ma disposition les nids de *S. cornuta* des collections de ce Musée. Une partie de ceux-ci, encore accolés à la planche d'un plafond de véranda à laquelle ils étaient suspendus au Congo, forment une plaque massive; une cinquantaine de loges de construction récente, ou surtout ayant été utilisées plusieurs fois, y sont intimement soudées l'une à l'autre, en désordre, orientées en tous sens et parfois superposées. Je n'ai pu y compter le nombre des loges d'un seul nid, mais j'ai vu au Musée de Tervueren un nid de *S. cornuta* formé d'une série linéaire de six loges, provenant de Luluabourg, où il a été récolté par le R. P. CALLEWAERT.

étonnant de constater que la première de ces dispositions est infiniment plus fréquente que la seconde.

Presque tous les nids que j'ai observés se trouvaient solidement fixés à la face inférieure, oblique, du toit de la véranda; tous étaient orientés de telle façon que leur ouverture, tournée vers le mur du fond, se trouvât placée dans un plan vertical parallèle à celui de ce mur; mais les nids encore ouverts, contenant des larves à différents stades de développement étaient munis d'un long et large goulot, fortement recourbé vers le bas, reportant l'ouverture de la loge dans un plan à peu près horizontal (fig. 12, pl. V) ou incliné tout au plus à 45° sur l'horizontale. Je n'ai trouvé que quelques nids attachés à une surface verticale; c'étaient de vieux nids, fermés, contenant des larves ou des nymphes mortes. Les loges étaient privées de goulot; la position du bouchon de fermeture de leur orifice indiquait que celui-ci était sensiblement ramené vers la face antérieure de la loge.

M. H. SCHOUTEDEN a rapporté d'Eala deux planches portant des nids de *S. Didieri*, provenant de la maison où j'ai également trouvé mes Guêpes, mais d'un autre endroit. Sur ces planches, les nids sont complètement enchevêtrés et superposés, et leurs loges sont orientées en tous sens; ce sont de très vieux nids; le vernis dont les nombreuses larves qui ont habité certaines loges ont recouvert la paroi intérieure de celles-ci forme une couche épaisse et très dure.

Les femelles seules participent à l'édification des nids et, pour autant que j'aie pu l'observer, se conduisent exactement comme les *S. cornuta* (ROUBAUD, 1910, p. 8). Elles utilisent de la terre humide qu'elles apportent dans leurs mandibules sous forme de petites boulettes du volume d'un pois de grosseur moyenne.

D'après ROUBAUD, la *S. cornuta* construit les loges de son nid « avec une terre jaune, mélangée d'argile et de sable, prélevée au bord des ruisseaux, dans les endroits humides, et pétrie avec de la salive. Exceptionnellement l'argile choisie est de couleur grise. » (1910, p. 7 et 8).

La *Synagris Didieri* utilise d'ordinaire indifféremment de la terre jaune ou grise. La terre jaune employée contient parfois une très forte proportion de sable. La terre grise est extrêmement fine. La plupart des nids que j'ai trouvés à Eala sont faits en boue grise. Mais bon nombre d'entre eux présentent des stries, dues à l'étalement de

boulettes successives, de différentes couleurs très marquées, depuis le jaune pâle et le brun clair jusqu'au gris-noirâtre et même le rouge vif. Je n'ai pu voir de *Synagris* récoltant la terre, dans les endroits humides où j'ai cependant observé à ce travail des *Pelopaeus clypestræ* nidifiant non loin de mes *Synagris*. Mais j'ai vu de nombreuses Guêpes s'attaquer aux murs en argile séchée de différentes bâtisses, voire même à l'argile cuite et rouge des pavements extérieurs des maisons d'Eala. Les Guêpes déversaient leur salive sur la matière durcie à des endroits qu'elles avaient repérés avec soin, après maints essais, puis y creusaient des trous ronds avec les mandibules. C'est après avoir constaté un grand nombre de perforations dans le soubassement d'une maison, puis dans le mur de celle-ci, et après que je me fus mis en observation pour connaître l'origine de ces perforations, que je découvris ce caractère particulier de l'industrie des *Synagris Didieri*. Il arrive donc à celles-ci de prendre des matériaux de construction fort différents pour bâtir une même loge. Plusieurs nids de ma collection et la plupart de ceux du Musée de Tervueren, témoignent de ce mode de construction avancé, et peu répandu à ma connaissance, si toutefois il a déjà été signalé, chez les Guêpes maçonnnes solitaires (fig. 12, pl. V). Parmi les nids rapportés par M. SCHOUTEDEN d'Eala, il en existe même plusieurs qui ont été clôturés au moyen de chaux prise par les Guêpes aux murs blanchis des habitations.

En examinant les nids de la *S. cornuta* que possède le Musée de Tervueren, j'ai remarqué que cette *Synagris* utilise généralement, elle aussi, des matériaux fort différents pour bâtir ses alvéoles. Certaines cellules présentent des stries jaunes, grises et rouges, et quelques-unes ont été obturées au moyen de chaux; celles-ci proviennent du Mayumbe et ont été récoltées par le Dr. DANIEL. Un beau nid provenant de Luluabourg (Kasaï) et que le Musée doit au R. P. CALLEWAERT est entièrement construit en argile cuite, d'un beau rouge; il forme une série linéaire de loges disposées suivant la verticale et attachée à une tige mince de plante herbacée qu'elle englobe en partie. Ce nid n'a pas été cuit lors d'un feu de brousse, comme cela arrive parfois, car la tige qui le soutient est absolument intacte.

La *Synagris cornuta* se ne borne donc pas comme le signale ROUBAUD à prendre de l'argile au bord des ruisseaux, pour édifier ses

loges; elle est aussi avancée que la *S. Didieri* dans l'art de la construction.

Je crois d'ailleurs difficilement qu'une Guêpe maçonne mélange de la salive avec de la boue, à moins que celle-ci ne soit alors choisie dans des endroits où elle n'est guère humide. Il n'est pas aisé, il faut le reconnaître, de constater la sécrétion de salive sur de la terre déjà noircie par l'humidité.

Lorsqu'un Hyménoptère bâtit ses loges avec de la boue, il n'y mélange généralement pas de salive; mais alors, une fois séché, le nid est très friable et ne supporte pas sans se briser l'effort que l'on fait pour le détacher de son support. FABRE (*Souvenirs entomologiques*, 4<sup>e</sup> série) a constaté la chose chez le Pélopée tourneur, et j'ai moi-même vérifié ce phénomène au Congo chez le *Pelopaeus clypeatus*. Il n'est pas douteux cependant que les *Synagris Didieri* et *cornuta* mélangent de la salive avec la boue, si toutefois elles en utilisent réellement, car tous leur nids, secs, sont extrêmement durs. A part le goulot des loges, celles-ci sont souvent si dures qu'il est très difficile de les écraser entre les doigts et qu'elles résistent même au couteau; mais je suis porté à croire que ces deux espèces de *Synagris* n'emploient pas la boue toute préparée pour leurs constructions.

Les femelles étalement leurs boulettes successives à la façon de la *Synagris cornuta*; négligeant de soigner l'aspect extérieur du nid, qui présente des stries concentriques irrégulières d'une épaisseur variant entre un demi millimètre et deux et demi, elles lissent la paroi intérieure avec grand soin. Pendant toute la construction, elles font preuve d'une grande activité, mais le travail à accomplir est si grand, comparativement à la taille de ces insectes, qu'il faut à ceux-ci deux ou trois jours pour bâtir une loge. On est profondément étonné, lorsque l'on suit attentivement les mouvements d'une femelle au travail, de voir comme elle sait manier sa truelle avec adresse, combien son instinct semble lui donner de présence d'esprit et de clairvoyance, et combien elle paraît posséder la notion des distances entre les différentes parties de l'édifice qu'elle construit petit à petit, et entre ces parties et le support ou les objets environnants. Elle donne aussi l'impression nette quelle a « connaissance » de l'épaisseur qu'il convient de donner aux parois de l'alvéole argileux, au fond de celui-ci, sur les côtés et au goulot. Le volume des loges lui-même est toujours

minitieusement respecté suivant qu'il s'agit d'une première loge, toujours plus grosse que les autres, ou de celles-ci, qui sont toutes semblables. Il est à remarquer aussi que la guêpe sait admirablement adapter son « art » aux circonstances. Une loge nouvelle est accolée à la précédente en économisant la paroi mitoyenne et il lui est donné la forme adéquate aux accidents du substratum, sans qu'il soit jamais nuit à sa capacité.

En outre, la *Synagris Didieri*, comme les *Synagris* étudiées par E. ROUBAUD et de nombreux Hyménoptères observés par d'autres auteurs, utilise souvent de vieux nids vides qu'elle nettoie et qu'elle dote d'un nouveau goulot (fig. 9, 10, 13, pl. V).

La colonie que j'ai observée étant déjà de date ancienne, j'y ai même trouvé peu de constructions nouvelles. C'est ainsi que la fig. 9 montre un ancien nid de sept loges, dont une est occupée par une nymphe agée et vivante, trois par des larves parasitées, et dont les trois dernières sont munies d'un nouveau goulot et habitées par des femelles couvant une jeune larve. Cette prise de possession se fait de façon fort pacifique. Il arrive qu'une femelle s'installe dans la première loge d'un nid qui n'en compte encore que trois (fig. 11, pl. V) ou quatre, dès la sortie de son habitant, sous les yeux de la femelle possédante, sans qu'elle soit aucunement inquiétée par celle-ci.

E. ROUBAUD signale à propos de la *Synagris cornuta* que « chaque fois qu'une nouvelle cellule est construite, elle est rattachée solidement aux précédentes et un gâchis de terre comblant les intervalles vient masquer en partie l'individualité primitive de chacune des loges, et souvent aussi recouvrir les stries du crépissage fondamental. Jamais cependant, ajoute-t-il, l'englobement des cellules diverses n'est aussi complet et ne forme une masse aussi compacte que dans les nids des *Synagris calida* et *sicheliana* (1910, p. 9).

La *Synagris Didieri* se conduit à peu près de la même façon, mais elle semble faire une économie plus grande d'énergie et de matériaux. Il lui arrive de ne recouvrir son nid d'aucun répissage (fig. 13, pl. V); le nid offre alors un aspect des plus élégants. Parfois aussi, elle recouvre ses loges de boue dès la fermeture de la seconde, mais il est intéressant de constater que le crépissage n'est généralement ajouté et surtout qu'il n'est épais, que sur les loges qui contiennent des parasites. Nous reviendrons sur cette question. La figure 11, pl. V montre un de

ces nids formé de trois loges, dont l'intermédiaire contenait un parasite qui ne put s'échapper. La première, la plus grande, qui se vida normalement, était occupée par une femelle étrangère, ce qui se voit aisément au goulot surajouté, et la troisième était habitée par la Guêpe fondatrice; le gâchis est étalé en couche épaisse sur la loge intermédiaire et légèrement sur les deux autres. La figure 15, pl. VI, présente un nid complètement parasité, recouvert d'une masse considérable de boue, valant cinq ou six fois celle qu'il a fallu pour le construire. Les nids de la *S. cornuta* du Musée de Tervueren corroborent les assertions de E. ROUBAUD en ce qui concerne le crépissage ajouté par les femelles aux constructions terminées. Rien que par l'examen de la couche de crépissage qui recouvre les séries linéaires de loges, on peut presque toujours dire à coup sûr s'il s'agit d'un nid de cette espèce ou de la *S. Didieri*. J'ai relevé également une couche de crépissage plus épaisse sur les nids parasités de la *S. cornuta*.

#### LA PONTE.

La *Synagris Didieri* laisse sécher convenablement sa loge lorsqu'elle l'a terminée, pendant un jour au moins. On la voit alors y revenir fréquemment, l'inspecter en tous sens, à l'extérieur et à l'intérieur, y pénétrer directement et à reculon. Puis elle y pond un œuf. Celui-ci est blanc jaunâtre, cylindrique, long de six millimètres environ et épais d'un à un millimètre et demi, comme celui de la *S. cornuta*.

Il est *toujours* suspendu au plafond de la loge par un fil extrêmement tenu, sur lequel il suffit parfois de souffler fortement pour le briser (fig. 1, pl. IV.)

L'existence de ce fil suspenseur de l'œuf a une grande importance au point de vue de la biologie comparée des *Synagris*, voire même de la biologie comparée de ce groupe avec celle des Euménides en général, Hyménoptères prédateurs de chenilles.

L'œuf de la *S. cornuta* est *toujours* simplement déposé sur le fond de la loge; son «chorion présente à l'une de ses extrémités le rudiment d'un filament terminal» que ROUBAUD considère comme le «reste de ce fil suspenseur de l'œuf, qui, chez un grand nombre d'Euménide rattache l'œuf aux parois de sa loge.» (ROUBAUD, 1910, p. 10; pl. 4, fig. 5).

Chez les *Synagris calida* et *sicheliana*, l'œuf est généralement suspendu comme chez notre *S. Didieri*, mais il peut être aussi simplement déposé sur le fond de la loge comme chez la *S. cornuta*, plus souvent chez la seconde que chez la première de ces Guêpes solitaires, et l'un et l'autre de ces procédés de ponte semblent bien avoir, comme ROUBAUD le fait remarquer, un rapport étroit avec le mode d'approvisionnement des larves.

Ici, nous devons quelque peu anticiper sur le chapitre suivant, qui traitera du mode d'approvisionnement.

Les Euménides qui nourrissent leurs larves au moyen de chenilles paralysées et qui comblent rapidement leurs loges d'un approvisionnement massif avant l'éclosion de l'œuf qui y est pondu tout d'abord suspendent celui-ci au moyen d'un fil. C'est le cas de l'*Eumenes tinctor* CHRIST; c'est aussi celui du *Rhynchium marginellum* F. et des *Synagris calida* et *sicheliana*, pendant la saison humide, lorsque les proies sont trouvées facilement. Pendant la saison sèche, lorsque les chenilles deviennent rares, ces trois espèces nourrissent leurs larves au jour le jour, ne leur fournissant jamais qu'une petite provision de chenilles, et elles clôturent la loge après avoir donné à leur progéniture une dernière provision. L'œuf est alors déposé au fond de la loge.

La *Synagris cornuta* est en progrès sur les Guêpes maçonnnes précédentes : elle nourrit ses larves à la becquée, avec des chenilles malaxées, jusqu'à la nymphose, et ne les mure jamais dans leur loge avec la moindre provision; ses œufs ne sont jamais suspendus.

Et ROUBAUD conclut, que « dans le genre *Synagris*, en même temps que l'on assiste à la transformation de l'instinct éducateur du type massif vers le type direct, on voit le rôle du filament suspenseur se réduire » (1916, p. 82). Contrairement à l'avis de FERTON, qui voit dans la suspension de l'œuf un moyen de mettre celui-ci à l'abri de l'humidité de la paroi argileuse de la loge, il est disposé à croire avec FABRE que la signification du fil suspenseur doit être cherchée dans la nécessité, pour les Guêpes, de préserver l'œuf contre les mouvements des chenilles incomplètement paralysées.

Cette interprétation peut se justifier lorsqu'il s'agit d'Insectes aux instincts assez « primitifs », mais « le rôle physiologique du filament suspenseur ne peut... être apprécié : on peut dire seulement qu'il

n'est pas indispensable », comme le reconnaît ROUBAUD (1916, p. 9), chez les *Synagris calida* et *sicheliana*, où les proies sont toujours entières et paralysées, à la saison sèche comme à la saison humide.

La question me paraît tranchée à présent par la révélation que nous fait la *S. Didieri* qui suspend toujours son œuf à un fil et se conduit en cela comme un Euménide primitif, alors qu'elle nourrit ses larves à la becquée et au moyen de morceaux de chenilles, mode d'approvisionnement du type supérieur adopté par la *Synagris cornuta*.

Quant à l'opinion de FERTON, je ne crois pas qu'il faille la retenir non plus; les *Synagris* choisissent toujours un endroit bien sec pour nidifier, et quand un accident mouille le support et que les loges s'imbibent d'humidité, les nymphes et les larves emmurées meurent et pourrissent, et les femelles vont s'établir ailleurs.

Il ne faut pas, je pense, chercher une signification bien spéciale à la pratique de suspendre l'œuf. Certains Insectes, les *Chrysopa* par exemple, suspendent leur œuf à la face inférieure des feuilles et l'utilité de ce procédé n'apparaît nullement; elle ne semble en tous cas offrir aucun caractère de protection.

Jamais je n'ai trouvé plusieurs œufs dans une même loge de la *Synagris Didieri* comme on le constate parfois chez l'*Eumenes tinctor* (ROUBAUD, 1916, p. 8) ou chez le *Sphex maxillosus* F. et l'*Ammophila* sp. étudiés par FERTON (1910, p. 366 et 367).

La *Synagris Didieri*, de même que les trois *Synagris* étudiées par E. ROUBAUD et d'autres Guêpes solitaires, possède incontestablement la « faculté » de régler le moment de la ponte, de la hâter ou de la retarder suivant les circonstances, et elle ne semble nullement forcée de pondre à un moment précis sous la poussée d'une excitation ovarique, comme l'*Eumenes tinctor*.

Le temps consacré à la construction d'une loge peut varier beaucoup, même se réduire quasi à néant, lorsque la femelle se contente d'aménager un ancien nid. La durée de l'approvisionnement peut également varier suivant la facilité de trouver les proies, bien que la *S. Didieri* semble se cantonner dans des régions très humides, où les saisons ce sont guère apparentes : je l'ai trouvée dans toute la province de l'Equateur, partout où je suis allé, mais je ne l'ai pas aperçue ailleurs. C'est surtout le parasitisme des larves qui prolonge parfois

considérablement l'approvisionnement et retarde de beaucoup la ponte d'un nouvel œuf.

ROUBAUD signale le cas d'une femelle de *S. cornuta* qui éleva une même larve parasitée pendant trois mois et demi, sans entreprendre la construction d'une seconde loge, et il conclut « que la *S. cornuta* possède la faculté de régler elle-même sa ponte, ou tout au moins de la retarder d'une façon sensible, au profit de la larve qu'elle soigne » (1910, p. 14).

Il est incontestable que la *S. Didieri* possède au plus haut point cette « faculté ». J'ai trouvé parmi les nids fermés, très nombreux, que j'ai inspectés, un grand nombre de loges contenant des larves mortes attaquées par divers parasites. A en juger par la grosseur de ces larves lorsqu'elles étaient encore à peu près intactes, ou par la grandeur des dépouilles que leurs hôtes avaient laissées, toutes ces larves avaient été nourries par la mère jusqu'à ce qu'elles eussent atteint la grosseur normale des adultes. Or, le parasitisme retarde beaucoup la croissance. C'est un fait indéniable prouvé par l'existence de nids à trois loges dont la seconde contient un parasite et dont la troisième ne renferme encore qu'une jeune larve alors que la première est déjà vide (fig. 11, pl. V), tandis que d'autres nids, placés à côté de ceux-ci, mais intacts, formés de quatre (fig. 2, pl. IV), et même de cinq loges, n'ont pas encore vu naître la jeune Guêpe de la première loge. Le déterminisme de la ponte est donc plus complexe qu'on ne le pense et que ne l'affirme FABRE. Il n'est pas toujours uniquement régi par un instinct brutal et aveugle en rapport avec une excitation ovarique irrésistible, mais par des facteurs d'ordre psychique, variables suivant les circonstances de temps et de lieu, et relatifs à l'état d'avancement des différents actes de l'œuvre reproductrice, sans qu'il soit cependant nécessaire de faire intervenir une intelligence bien lucide ni quelque peu supérieure. DESCY (1919) paraît bien l'avoir démontré par les expériences intéressantes qu'il a fait subir à l'Ammophile des sables.

## L'APPROVISIONNEMENT.

### 1<sup>o</sup> Les proies.

La *Synagris Didieri* donne à ses larves des chenilles assez variées, comme les autres *Synagris* étudiées par ROUBAUD. Je n'ai pas cru

utile de faire déterminer ces chenilles; la plupart d'entre elles me paraissent appartenir à la famille des Sphingides; j'en ai trouvé une portant des poils assez rares, mais longs.

La variété des proies capturées par les *Synagris* n'a rien de particulièrement intéressant. Elle a été signalée chez plusieurs Hyménoptères prédateurs de chenilles, d'Araignées ou d'autres Insectes, Diptères, Coléoptères, Orthoptères, etc., par divers auteurs, et notamment par Ch. FERTON (1911, 1914), chez des *Ammophila*, *Polarus*, *Stizus*, *Oxybelus*, *Bembex*, et je l'ai constatée moi-même au Congo belge, chez le *Pelopaeus clypeatus*.

Il ne peut être question de l'interpréter, chez la *S. Didieri*, comme une négligence de la part de l'insecte. Il semble bien au contraire, qu'elle dénote chez cette Guêpe solitaire une certaine plasticité des « facultés psychiques » qui n'existe pas chez les espèces dites primitives, et qui cadre parfaitement avec la faculté que semble posséder les *Synagris* de régler dans une certaine mesure, à leur guise, voudrait-on pouvoir dire, les différents actes de la nidification.

Il paraît en tous cas certain que, chez ces Hyménoptères, la vue et l'odorat ne sont pas pour leur instinct des instruments « aveugles », mais bien au contraire, des facteurs essentiels de facultés d'association assez étendues.

La *Synagris Didieri* se distingue encore des autres *Synagris* par la façon de préparer ses proies.

Les *Monedula* apportent à leurs larves des proies mortes, sommairement tuées, sans avoir été paralysées au préalable. La plupart des Euménides et spécialement les *Synagris calida* et *sicheliana*, paralysent les chenilles qu'elles capturent à coups d'aiguillon, et les donnent vivantes à leur progéniture. Il faut faire une réserve cependant à l'adresse de *S. sicheliana* dans les nids de laquelle ROUBAUD a trouvé plusieurs fois des chenilles mâchonnées dans la région céphalique. Par là, cette espèce semblerait démontrer qu'elle est en voie d'adopter le mode de préparation des proies de *S. cornuta*.

Celle-ci, en effet, malaxe complètement les chenilles et les réduit en « une pâtée grossière dont les éléments liquides ont en partie disparu » (ROUBAUD, 1916, p. 88). Il serait intéressant de savoir, dit ROUBAUD, comment la *S. cornuta* opère pour capturer ses chenilles, si elle les paralyse avant de les triturer. En tous les cas, c'est la seule

Guêpe solitaire, qui se conduise de cette façon, c'est-à-dire comme les Guêpes sociales, qui nourrissent leur progéniture d'une pâtée formée d'insectes broyés et qui, en outre, reçoivent en retour de leurs larves une sécrétion salivaire dont elles sont très friandes.

E. ROUBAUD trouve qu'il n'est « pas exagéré de penser que ce mode d'alimentation puisse entraîner chez les larves ainsi alimentées une exagération de la sécrétion salivaire destinée à compenser à l'absence des liquides internes chez la proie et à en faciliter l'ingestion ». Et il en conclut que le mode de préparation des proies adopté par la *S. cornuta* pouvait bien être la première étape franchie vers l'*oecotrophobiose* caractéristique de la vie sociale chez les Guêpes.

La *Synagris Didieri* se conduit, comparativement aux autres, d'une façon très spéciale.

Les chenilles qu'elle capture sont d'abord paralysées. J'en ai rapporté plusieurs, trouvées dans les nids ou dérobées aux femelles, à leur retour, qui présentent des piqûres (fig. 18, pl. VI). Celles-ci sont faites un peu partout, au hasard, et parfois la Guêpe s'acharne à un endroit de la peau, qu'elle déchire; mais elles sont moins nombreuses que celles pratiquées par les *Synagris calida* et *sicheliana* (1). Parfois, même assez fréquemment, on cherche en vain les traces des piqûres sur les chenilles, ou plutôt sur les fragments de chenilles apportés par les *S. Didieri* à leurs larves. Mais il est incontestable que ces chenilles ont été paralysées, car les fragments ne sont nullement rétractés; or, une chenille ne peut être coupée en deux, vivante, sans se contracter aussitôt fortement. Il est donc certain que, dans ces cas, la piqûre a été pratiquée sur une portion de la bête qui a disparu. Il est cependant probable que la Guêpe omet parfois, bien que rarement, de paralyser sa proie, car j'aie trouvée dans un nid une chenille préparée de façon toute spéciale, dont je parlerai dans un instant, fortement rétractée et n'offrant aucune trace de coup d'aiguillon (fig. 16, pl. IV). En ce qui concerne les piqûres, la *S. Didieri* semble donc être en régression sur les espèces « inférieures » à elle dans le classement établi par ROUBAUD, et cette constatation tend à prouver que la *S. cornuta* pourrait bien avoir perdu la pratique d'en appliquer à ses proies.

(1) E. ROUBAUD a relevé 23 piqûres sur une chenille capturée par le *S. calida* (1916, pp. 69 et 71).

La chenille paralysée, la *S. Didieri* coupe la région antérieure du corps, à peu près jusqu'à la première paire de fausses-pattes, et la partie postérieure jusqu'à la quatrième paire; elle enlève l'intestin, puis fait rentrer avec soin les lambeaux de peau nue à l'intérieur du petit boudin restant (fig. 17 et 18, pl. VI). Elle apporte ainsi à ses larves une provende de premier choix, un petit boudin succulent, constitué d'aliments riches en graisse et en albumine et débarrassé de tout déchet, car la larve se contente d'en absorber le contenu et délaisse la peau soigneusement nettoyée.

Les petites chenilles sont moins rognées à leurs extrémités que les grosses; parfois aussi, la chenille n'est amputée qu'à l'extrémité antérieure, et alors l'intestin n'est pas extrait mais simplement vidé autant que possible.

Dans le cas de la chenille que je suppose ne pas avoir été piquée, parce qu'elle était rétractée, la *Synagris* avait amputé la tête et la queue, puis elle avait coupé la bête longitudinalement, à gauche et à droite, intérieurement aux deux rangées de fausses-pattes; elle avait alors extrait l'intestin, puis replié avec soin vers l'intérieur les extrémités céphalique et caudale de la peau, et remis en place le lambeau de peau ventrale enlevé; celui-ci, dont les muscles n'avaient pas été paralysés, s'était enroulé sur lui-même, et je le pris d'abord pour l'intestin, dans la dissection que je fis.

Certes, le mode de préparation des proies de la *S. Didieri* constitue une industrie merveilleuse que l'on consent difficilement à expliquer par l'instinct seul et qui est incontestablement supérieur au procédé employé par la *S. cornuta*, puisqu'il fournit aux larves un aliment choisi, aussi riche en sucs qu'en matières solides de première valeur. Le fait d'ôter l'intestin des chenilles rapproche cette *Synagris* de certaines Guêpes présentant les débuts de la vie sociale, de la *Belonogaster junceus* notamment, chez laquelle ROUBAUD a vu les jeunes femelles restant au nid malaxer les chenilles vivantes que leur apportaient les adultes, *en rejetant l'intestin*.

Si, comme ROUBAUD le croit, le fait de nourrir les larves au moyen d'une pâtée grossière, à la façon de la *S. cornuta*, constitue une prédisposition à l'évolution de l'instinct des Guêpes solitaires vers celui des Guêpes sociales, le mode de préparation des proies de la *S. Didieri* est un obstacle indéniable à cette évolution, et, à ce titre, cette

dernière *Synagris* doit être considérée comme inférieure à la *S. cornuta*.

Mais, nous y reviendrons plus tard, je ne suis d'abord nullement convaincu de la pauvreté de l'aliment préparé par la *S. cornuta* et les Guêpes sociales, et ensuite, je ne crois pas davantage que l'on puisse considérer le mode d'alimentation des larves adopté par la *S. cornuta* comme susceptible de provoquer la transformation profonde de l'appareil buccal des larves, qui doit engendrer entre celles-ci et les adultes qui les nourrissent les rapports de symbiose alimentaire caractéristiques de la biologie des Guêpes sociales.

Les *Synagris Didieri* et *cornuta* doivent être considérées, à mon avis, comme deux rameaux différents de la série établie par ROUBAUD, dont la première se serait détachée latéralement, de bonne heure, et, tout en conservant des caractères primitifs (suspension de l'œuf), aurait évolué d'une façon toute spéciale relativement à la préparation des proies ou à d'autres points de vue, tandis que la seconde serait l'aboutissant d'une évolution en ligne droite. Mais ce sont là des hypothèses que l'on peut parfaitement se dispenser d'envisager.

Le nombre des chenilles fournies à une même larve n'a pu être établi par moi. Exceptionnellement, la femelle donne à sa larve plusieurs chenilles à la fois; j'en ai trouvé une seule fois, dans une loge, quatre, mais elles étaient toutes petites, mesurant à peine un demi centimètre. Toujours, la mère nourrit la larve à la becquée et attend qu'elle ait absorbé le contenu d'un boudin avant de lui en apporter un autre.

La taille des chenilles capturées varie avec la grandeur de la larve en s'accroissant jusqu'à ce que les tronçons atteignent un centimètre et demi. Encore un fait qui signale la *S. Diedieri* à l'attention d'une façon particulière. E. ROUBAUD a relevé ce procédé chez l'*Odynerus tropicalis* SAUSS., et il s'en étonne à juste titre, en écrivant : « C'est un discernement du même ordre que celui dont font preuve les Bembex, d'après les observations diverses de FABRE, de WESEMBERG LUND, de BOUVIER, etc. » Et il ajoute : « Chez les *Synagris* à approvisionnement ralenti saisonnier, on n'observe rien d'analogue » (1916, pp. 39 et 40.)

## 2<sup>o</sup> Le mode d'élevage.

Dès l'éclosion de l'œuf, la mère apporte les proies à la jeune larve. Celle-ci est généralement couchée sur le dos, et la mère lui donne la proie, toujours appropriée à sa taille, à la becquée. Le tronçon de chenille est sucé jusqu'à ce qu'il n'en reste plus que la peau qui est alors rejetée par la mère. La larve est toujours emmurée dans sa cellule lorsqu'elle a atteint l'état adulte, et sans aucune provision. Dans aucune loge fermée, et j'en ai examiné beaucoup, je n'ai trouvé de peau de chenille.

Il est probable, comme le suppose ROUBAUD pour la *S. cornuta*, que la *S. Didieri*, elle aussi, a « conscience » du moment où elle doit cesser l'approvisionnement de sa larve, puisqu'elle le continue lorsque celle-ci est parasitée. ROUBAUD a constaté que les larves sont emmurées à jeûn et avides encore de nourriture.

Chez la *S. Didieri*, comme chez la *S. cornuta* et l'*Odynerus tropicalis*, le mode d'approvisionnement direct et à la becquée est fixé; c'est-à-dire qu'il n'est plus déterminé par la saison, ici, la saison humide pendant laquelle les proies sont nombreuses, comme chez les *Synagris calida* et *sicheliana* et d'autres Euménides.

Concernant la nature des proies fournies aux larves, la *S. Didieri* doit probablement se placer entre la *S. sicheliana* qui récolte des chenilles vivantes paralysées mais parfois malaxées dans la région céphalique, et la *S. cornuta* qui mâche ses proies en une pâtee grossière. La préparation curieuse que la *S. Didieri* fait subir aux chenilles qu'elle destine à sa progéniture témoigne cependant de l'existence d'un « instinct » supérieur : elle n'a été observée jusqu'ici, je pense, chez aucun Hyménoptère prédateur, et elle constitue sans conteste pour l'alimentation des larves un procédé qui dépasse de loin en avantages tous ceux que l'on a décrits chez les Guêpes prédatrices. Je n'ai pu voir si les larves rejettent par la bouche un liquide dont s'abreuverait leur mère, comme le font les Guêpes sociales. Cela est cependant fort improbable.

Si, relativement aux rapports nourriciers existant entre la mère et les jeunes, et en dehors de l'approvisionnement direct et à la becquée, rien ne permet de supposer que le comportement de la *S. Diedieri* transite vers celui des Guêpes sociales, j'ai relevé cependant un fait

des plus intéressant, dû probablement à la coexistence d'un grand nombre de nids dans un endroit restreint et qui semble démontrer que la *S. Didieri* pourrait fort bien adopter la vie collective sous une forme primitive. Surveillant un jour les femelles revenant au nid, pour leur dérober leur proie, je ne pus capturer l'une d'elles revenant chargée, mais je la suivis des yeux et la vis entrer dans une loge. J'approchai aussitôt la main de celle-ci, prêt à saisir la Guêpe avec ma pince, à sa sortie, pour en vérifier le sexe. Une fois capturée, je m'apprétais à inspecter sa loge pour en extraire la provende, quand je fus stupéfait d'y trouver une autre femelle, qui saisit l'une des branches de la pince dans ses mandibules et ne la lâcha que quand elle se trouva extraite du nid. La proie avait été recueillie par elle et passée à la larve qu'elle couvait. Dans mon contentement, je me suis malheureusement hâté de tuer les deux Guêpes et de récolter le nid, la larve et la proie, alors que j'aurais dû essayer de vérifier si ce phénomène se serait reproduit; d'autres femelles ne l'ont pas renouvelé devant moi. Mon séjour à Eala touchait alors à sa fin, et j'ai dû abandonner mes recherches.

Généralement, les jeunes nids composés de quatre à cinq loges contiennent dans celles-ci des nymphes et des larves à tous les stades de développement, dans l'ordre de construction des alvéoles (fig. 2, pl. IV). Une loge est clôturée avant que la suivante ne soit commencée. C'est ainsi que se comportent les trois *Synagris* étudiés par ROUBAUD. Celui-ci signale que l'*Odynerus tropicalis* met à profit les loisirs que lui laisse le mode éducateur ralenti, pour *nourrir simultanément plusieurs larves*. « Ici, par conséquent, ajoute-t-il, l'hiatus existant entre les procédés éducateurs fondamentaux des Solitaires et des Sociales se trouve définitivement supprimé » (1916, p. 86).

J'ai trouvé un ancien nid de la *S. Didieri*, formé de cinq loges (fig. 13, pl. V) dont les deux premières étaient munies d'un nouveau goulot. La plus externe contenait une larve de taille moyenne et la seconde une autre, beaucoup plus petite. Malheureusement j'ai constaté la chose la veille de mon départ d'Eala, après avoir arraché le nid, et je n'ai pu dire si ces deux loges étaient occupées par deux mères différentes, ce que je pense bien, car autrement la première loge aurait vraisemblablement dû être plus grosse que l'autre. De nouvelles recherches sont à faire à ce sujet.

Généralement, dans les colonies de *Synagris* que j'ai observées, les groupements linéaires de loges contiennent sans aucun ordre des œufs, des larves ou des nymphes, ou bien sont vides de date récente. Cela tient à l'utilisation fréquente que font ces Guêpes des vieux nids (fig. 9, pl. V).

La *protection de la progéniture* semble poussée assez loin chez la *S. Didieri*. Après avoir pondu son œuf dans une loge fraîchement terminée la femelle quitte peu celle-ci. Il semble qu'elle monte déjà une garde vigilante devant sa progéniture, à ce stade rudimentaire, comme elle le fera incessamment lorsque la larve sera éclosé. Constamment, des jeunes femelles en quête d'un logement tout fait à occuper, ou des mâles à la recherche d'un alvéole abritant une jeune femelle sur le point d'éclore, se promènent sur les loges et tentent d'entrer dans celles qui contiennent une mère gardant son œuf ou sa larve; on voit alors celle-ci se précipiter sur l'intrus et entamer un combat avec lui s'il ne se hâte pas de s'éloigner.

Lorsque la larve est relativement âgée, sa mère a fort à faire pour satisfaire ses exigences; aussi, le temps que celle-ci passe au nids se réduit-il progressivement.

Parlant du culte de la progéniture chez les Hyménoptères solitaires qu'il a étudiés, E. ROUBAUD signale que ce culte, mis en relief par la conduite de la *S. cornuta* qui continua pendant trois mois et demi à nourrir une larve parasitée, ne résiste généralement pas, en saison sèche, à une contrariété même légère. Le bris du goulot de la loge ou le simple fait que l'on touche aux provisions, incite la femelle à vider tout le contenu de la loge et à sacrifier son œuf ou sa larve. En saison humide par contre, la progéniture est respectée. Une *Synagris calida* à qui ROUBAUD avait dérobé onze chenilles sur treize, de retour à son nid, évacua les deux chenilles restantes mais ne toucha pas à l'œuf. Au cours de mes inspections du contenu des loges de la *S. Didieri*, au moyen d'une pince d'anatomie effilée, j'ai souvent brisé le goulot des loges, assez fortement même, extrait puis remis en place des larves et même un œuf que j'avais détaché: les Guêpes, revenues au nid, n'ont généralement montré aucun effarement et ont respecté leur progéniture.

Les mâles ne s'occupent pas de protéger les larves. Ils ne restent pourtant pas étrangers au travail de la « collectivité »: je me sens obli-

gé d'employer ce terme en parlant de la colonie de *Synagris* que j'ai observée, tant les nids étaient mélangés, et pour des raisons que j'exposerai bientôt. On les voit rôder sans cesse, d'un vol lourd, se poser sur les nids, les parcourir, les palper en tous sens, et parfois s'éterniser sur l'un d'eux. Des mœurs analogues ont été constatés par E. ROUBAUD chez les mâles de la *S. cornuta*. Ne prenant aucune part à la protection ni à l'édification des nids, malgré leur armure menaçante, « cependant, écrit ROUBAUD, ils ne restent pas complètement étrangers à ce qui s'y passe, ils les surveillent et les visitent d'une façon quotidienne ». Il a vu un mâle « qui d'un vol lent et raisonnable venait successivement les examiner l'un après l'autre, se dirigeant avec sûreté et sans hésitation vers chacun d'eux comme s'il en connaissait depuis longtemps la place exacte... dédaignant les cellules ouvertes pour palper et examiner de préférence les loges encore murées qui renfermaient des nymphes » (1910, p. 15). A son avis, ce mâle venait surveiller l'éclosion des jeunes femelles.

Il n'est pas douteux que c'est bien là la raison principale des allées et venues des mâles des *S. cornuta* et *Didieri* : j'en donnerai bientôt la preuve; mais les mâles de la *S. Didieri* jouent aussi un rôle très important dans la destruction de certains parasites et, en ce sens, contribuent à protéger l'espèce contre de nombreux ennemis que le mode d'approvisionnement direct et à la becquée favorise singulièrement, malgré la sollicitude des mères vis-à-vis de leur progéniture.

J'ai trouvé dans les loges des nids que j'ai examinés un certain nombre de parasites que je n'ai pas encore pu faire déterminer. Ils feront l'objet d'une note ultérieure s'ils présentent de l'intérêt. Ce sont notamment un magnifique Coléoptère Rhipiphoride, probablement le *Macrosiagon* trouvé par ROUBAUD chez ses *Synagris*, un grand Ichneumonide qui paraît être un *Osprynchotus*, un *Anthrax*, un petit Chalcidide, et un curieux Acarien, le *Pediculoides ventricosus*, apporté sans doute par la mère avec ses proies.

Le rôle joué par les mâles dans la lutte contre ces parasites n'apparaîtra nettement que lorsque j'aurai parlé de l'ouverture des loges pour la sortie des Guêpes nées dans celles-ci; pour le moment, je me bornerai à signaler qu'ayant constaté la conduite bizarre d'un mâle posé sur la grosse loge d'un nid, j'examinai celle-ci de près et je ne fus pas peu étonné de m'apercevoir qu'elle avait le fond largement

perforé. L'ayant enlevée, j'y trouvai un *Osprynchotus* encore frais, mais mort, dans sa coque soyeuse; celle-ci avait été perforée près du couvercle argileux de la loge, qui était lui-même légèrement troué; mais le parasite avait été surpris dans sa besogne par le mâle de *Synagris* qui, après avoir déchiré sa coque, lui avait arraché l'abdomen, l'extrémité des ailes et plusieurs pattes (fig. 6, pl. IV). Il est regrettable que je n'aie pu assister à cette opération, voir perforer la paroi de la loge par le mâle, mais il semble que cette pratique ne soit pas rare chez la *S. Didieri*. J'ai signalé antérieurement le fait que les femelles ne recouvrent généralement d'une couche épaisse de gâchis que les loges parasitées; or, presque toujours, ces loges parasitées, et rien que celles-là, offrent dans la couche d'argile surajoutée plusieurs perforations profondes (fig. 11, pl. V); certaines loges des nids de *S. cornuta* du Musée de Tervueren, parasitées et couvertes d'une couche plus épaisse de crépissage, présentent également dans celle-ci des trous arrondis plus ou moins nombreux. Je n'ai pu voir si ce sont les femelles ou les mâles qui pratiquent ces perforations, mais les deux constatations précédentes m'incitent à croire que ce sont ces derniers, sous forme de sondages, et non pas celles-là, dans le but de se procurer sur place l'argile nécessaire à la construction de nouvelles loges. Certains mâles sont d'ailleurs habitués à perforer les couvercles des loges pour aider les jeunes femelles à sortir. D'autre part, il n'y a rien d'extraordinaire à ce que les mâles de *Synagris* connaissent et pourchassent les parasites. Ce fait a été signalé par maints auteurs chez différents Hyménoptères, par Ch. FERTON notamment (1905, 1921), chez l'*Osmia rufohirta* et l'*Odynerus parvulus*.

#### LE DÉTERMINISME DU SEXE.

Dès le début de ce travail j'ai attiré l'attention sur le fait que la première loge de chaque nid est toujours beaucoup plus grosse que les autres et de capacité double. Or, cette loge contient toujours un mâle, dont la taille est, comme on le sait, plus forte que celle de la femelle (fig. 2, pl. IV).

ROUBAUD (1916, p. 128), parlant de la date de l'apparition des mâles dans les nids d'une Guêpe sociale congolaise, la *Belonogaster junceus* constate que les premiers adultes sortis du nid sont habituellement

des femelles et il ajoute : « Je n'ai observé qu'une seule fois la présence d'un mâle nouvellement éclos dans un nid formé par une femelle solitaire. Cette observation prouve en fin de compte qu'une femelle isolée peut produire des mâles. Le plus habituellement les mâles ne font leur apparition que dans les guêpiers populeux. Ils sont, comme DU BUYSSON l'a fait justement remarquer, le produit des pontes terminales, suivant la grande loi qui régit la déterminisme du sexe chez les Guêpes solitaires. »

Je trouve ce cas unique d'une exception présentée par la *Belonogaster juncus* à la grande loi du déterminisme du sexe chez les Hyménoptères sociaux, extrêmement intéressant, et le fait que ma *Synagris* fait toujours exception à cette règle me paraît infiniment plus intéressant encore. Que devient, en effet, le déterminisme du sexe chez ces Insectes ?

Il semble bien, à l'heure actuelle, que l'on ne puisse plus expliquer exclusivement le déterminisme du sexe mâle, chez les Abeilles, par la parthénogénèse des œufs qui doivent donner naissance aux faux-bourdons (CUÉNOT, 1909). Si cependant la théorie de DZIERZON était applicable à la *Synagris Didieri*, il faudrait admettre que le réceptacle séminal des femelles, irrité peut-être par l'apport du sperme, resterait contracté pendant un certain temps qui équivaudrait à la durée de l'élevage de la première larve !... Ou bien il faudrait accorder aux femelles la faculté de décider volontairement du sexe des œufs qu'elles pondent.

Pour FABRE, cette dernière supposition exprime une réalité indiscutable chez le Chalicodome des galets, certaines Osmies et Anthidies (*Souvenirs entomologiques*, 3<sup>me</sup> série). FABRE a en effet constaté que le sexe du Chalicodome des galets est toujours lié au volume de la cellule, les grandes loges contenant des femelles et les petites des mâles, à l'encontre de ce qui se passe chez la *S. Didieri*, et il a fait la remarque que quand une mère de Chalicodome utilise de vieux nids dont les loges lui sont livrées, grandes et petites, au hasard des éclosions, toujours encore les grandes produisent des femelles et les petites des mâles. Le même phénomène se produit chez certaines Osmies et chez certaines Anthidies. Chez celles-ci même, il revêt un caractère des plus curieux; les Anthidies étudiées par FABRE nidifient à l'intérieur des coquilles d'*Helix*, où elles construisent deux loges seulement,

celle du fond étant généralement plus petite que la plus proche de l'ouverture. Or sur douze de ces nids dont le contenu fut examiné six renfermaient des insectes des deux sexes, les mâles se trouvant dans les loges les plus petites.

FABRE conclut de ces observations que la répartition des sexes, régulière dans les nids de construction normale, peut être remplacée par une répartition irrégulière, en harmonie avec le nombre et la capacité des chambres qu'il s'agit de combler, et que, par suite, le sexe est entièrement à la disposition de la mère.

Que se passe-t-il chez la *Synagris Didieri* quand elle utilise des vieux nids ? La même chose que chez les Hyménoptères étudiés par FABRE, dans certains cas du moins, sinon toujours, puisque toutes les grandes loges que j'ai inspectées contenaient des mâles et toutes les petites des femelles.

Je ne pourrais cependant affirmer que la *Synagris* est capable, comme la *Chalicodoma*, de pondre alternativement des œufs de sexe différent. Il semble bien, au contraire, que chez elle l'unique œuf qui donnera naissance à un mâle et qui sera suivi de quelques œufs seulement produisant toujours des femelles doivent absolument être pondus au début de la nidification. C'est ce que paraît bien prouver la fig. 10, pl. V, où l'on voit un ancien nid formé d'une grosse loge portant sur son flanc droit la série des petites et où la grosse loge a été occupée par une seconde mère; celle-ci y a nourri un mâle, après quoi elle a commencé à construire, sur la gauche, une première loge de petite taille qui fournira une femelle. Mais je n'oserais rien affirmer, car rien ne prouve que cette femelle qui a pris la possession de la grosse loge vide en est au début de la nidification, ce qui me paraît pourtant fort probable. D'autre part, dans quelles loges les femelles du nid de la fig. 9, pl. V, ont elles pondu l'œuf qui donnera naissance à un mâle ? Dans une colonie aussi ancienne et aussi nombreuse que celle que j'ai observée, la question devrait être étudiée avec beaucoup de soin, et expérimentalement.

De cet ensemble de faits, nous devons retenir qu'il existe une corrélation étroite entre le volume de la loge et le sexe de l'insecte que celle-ci abritera.

La femelle sait-elle vraiment qu'elle doit pondre un œuf mâle

et qu'il faut à celui-ci une grosse loge?... on le croirait volontiers, mais qui le prouvera?...

Le déterminisme du sexe paraît bien dépendre d'elle seule, ou tout au moins d'un état physiologique particulier; l'intervention de la volonté semble ici très improbable; elle est même, à mon avis, scientifiquement invraisemblable. Au lieu de chercher les facteurs du déterminisme du sexe mâle dans la parthénogénèse servie par la volonté des femelles, ne pourrait-on tout aussi bien les chercher tout à la fois dans une énergie juvénile qui pousse les femelles à bâtir une grosse loge au début de la nidification, et dans l'abondance de la nourriture donnée aux larves que cette grosse loge hébergera?... On ne peut guère s'engager dans cette voie, car alors, une alimentation riche produirait des mâles chez les *Synagris*, et des femelles chez les *Chalidocomes*, les *Osmies* et les *Anthidies*. Il n'est cependant pas indispensable que le sexe ait le même déterminisme chez tous les insectes, et nous savons que ce problème est loin d'être éclairci.

D'autre part, on sait que chez les *Synagris cornuta* les appendices mandibulaires des mâles varient énormément de grandeur suivant les individus; qu'ils peuvent même faire totalement défaut. Les mâles de la *S. Didieri* présentent une variété aussi grande de la puissance de leurs cornes. Or, le degré de développement de ces caractères sexuels secondaires est lié à la grandeur de l'insecte, et la taille de celui-ci est sans aucun doute déterminée par l'alimentation. Dès lors, dans quelles loges naissent les petits mâles, qui ne se distinguent des femelles, extérieurement, que par le crochet terminal des antennes?... S'ils naissent dans de petites loges, l'insuffisance de l'alimentation n'atteindrait chez eux que les caractères sexuels secondaires, sans influencer le sexe, pour autant toutefois qu'ils soient pourvus de glandes sexuelles normales. Mais il est fort possible que tout en provenant de petites loges, ces mâles anormaux dérivent d'un premier œuf qu'une mère aurait pondu « par mégarde » dans une petite loge appropriée par elle. Ce serait le cas dans le nid représenté fig. 13, pl. V, si, comme je le suppose, les deux loges munies d'un nouveau goulot étaient occupées par la même Guêpe, et dans le nid de la fig. 9.

Quoi qu'il en soit, des recherches fort intéressantes sont à faire au sujet du déterminisme du sexe chez les *Synagris Didieri* et *cornuta*. Il faudrait notamment étudier le rôle possible de l'alimentation des larves

en remplaçant la larve d'une grande loge par celle d'une petite loge et inversement ; et si les femelles ne se prêtaient pas à ce subterfuge, on pourrait aisément nourrir soi-même les larves jusqu'à ce qu'elles aient atteint la taille qu'elles acquièrent normalement dans les grandes et les petites loges. Bien entendu, une seule expérience ne serait pas démonstrative ; il faudrait la répéter le plus de fois possible. Il faudrait également pouvoir vérifier avec soin le sexe d'un grand nombre de Guêpes provenant de petites loges, pour voir si celles-ci contiennent parfois des mâles, et tâcher de vérifier, dans le cas où ce phénomène se produirait, si ces mâles sont issus d'un premier œuf ou d'un autre.

On pourrait encore capturer des jeunes femelles fécondées au moment où elles commencent à construire leur première loge, et essayer de les tenir en captivité pendant un laps de temps équivalent à celui que nécessite l'élevage de la première larve, puis, après les avoir marquées, les lâcher à l'endroit où on les a prises, et vérifier le sexe de leur premier rejeton, pour savoir si, le sexe mâle étant dû à la parthénogénèse du premier œuf, celle-ci a une cause purement physiologique et passagère. Dans le même but, on pourrait également détruire la première cellule bâtie par une femelle, un peu avant que celle-ci ne la clôture, pour voir si la Guêpe a conscience de la nécessité d'engendrer tout d'abord un mâle, et si en conséquence, elle rebâtira une grosse loge, contenant un mâle ou bien une femelle, ou si elle se contentera d'en construire une petite, d'où sortira une femelle ou un petit mâle anormal.

#### LA FERMETURE DU NID.

« Lorsque la larve... a terminé sa croissance, écrit E. ROUBAUD à propos de la *S. cornuta*, l'insecte recouvre l'orifice d'un opercule de terre dont il emprunte souvent les matériaux aux parois du goulot d'entrée, de telle sorte que l'ouverture se trouve reportée à l'extrémité du grand axe de la loge » (1910, p. 9). Ensuite la larve tapisse la paroi intérieure de la cellule d'un tissage de soie.

La *Synagris Didieri* opère de la même façon dans la plupart des cas. La fig. 10, pl. V, montre une vieille loge en argile grise appropriée par une Guêpe qui lui fit un nouveau goulot en argile jaune et démolit partiellement celui-ci pour murer la larve arrivée au terme de sa

croissance, avant de commencer la construction de la seconde loge. Il faut rappeler ici ce que j'ai dit précédemment des femelles de *S. Didieri* et *cornuta* qui clôturèrent leurs nids avec de la chaux.

Lorsqu'on inspecte le bouchon des loges, de l'intérieur, on constate pourtant bien souvent que la couche de soie qui le tapisse au lieu d'être irrégulière puisqu'elle a été étalée sur une surface bosselée, est au contraire absolument plane et lisse, comme si elle avait été tendue tout d'abord par la larve, à l'orifice béant de la loge, et recouverte d'argile après coup par la mère.

D'autre part, il arrive souvent, lorsque la larve est parasitée, que la femelle ne clôture pas sa loge; celle-ci est alors simplement fermée par l'opercule de soie agglutinée, très dur, fabriqué par la larve. J'ai relevé le même phénomène sur une loge de *S. cornuta*, de la collection du Musée de Tervueren : cette loge contenait une grosse larve, desséchée et collée à sa paroi.

La fig. 5, pl. IV, montre une cellule de ce genre contenant une larve desséchée et la peau de la nymphe ainsi que l'*imago* d'un *Anthrax* mort. La fig. 8, pl. IV, représente une loge où la construction de l'opercule par la larve est à son début. On voit nettement sur cet exemplaire que la larve commence son tissage par la fermeture de l'orifice, et que ce n'est qu'ensuite qu'elle recouvre de soie les parois de sa cellule. Peut être, dans ce cas-ci, la larve était-elle aussi parasitée, ce que je n'ai pu vérifier.

Chez la *Synagris Didieri*, la fermeture de la loge n'est donc pas uniquement décidée par la femelle, mais bien aussi par la larve, et il en est de même chez la *S. cornuta*. Il est fort possible que la femelle soit guidée par certaines manifestations de la larve adulte, relatives à la sécrétion de soie, pour cesser l'approvisionnement et fixer le couvercle; mais on pourrait admettre également, pour expliquer la fermeture de certains nids, parasités, par le seul opercule de soie, que les larves de ces nids abandonnées par leur mère se sont décidées à se chrysalider, après un certain temps de privation de nourriture, comme le font les chenilles en captivité, lorsqu'elles sont mal nourries.

Quoi qu'il en soit, ces faits prouvent tout d'abord que la femelle de *S. Didieri*, comme celle de *S. cornuta*, se rend compte de l'époque à laquelle elle peut cesser l'alimentation de ses larves, la durée de cette partie du travail de la nidification variant avec les larves suces-

sives d'un même nid, suivant le sexe, la grandeur des loges, les conditions climatériques et l'abondance ou la pénurie des proies, suivant aussi que la larve est parasitée ou non. Faut-il pour comprendre cette « clairvoyance » doter la Guêpe d'un « sens spécial » dont ROUBAUD (1910, p. 14) éprouve le besoin de supposer l'existence? Je ne le pense pas. Trop de facteurs extrêmement simples peuvent être invoqués qui sont capables de renseigner la femelle sur la nécessité de clore la cellule ou d'abandonner purement et simplement l'élevage d'une larve condamnée à périr.

Ces faits prouvent encore que la femelle de *S. Didieri* se rend compte jusqu'à un certain point, de l'état de santé de ses larves et a « connaissance » de l'existence des parasites qui les minent. Mais ici, on peut relever de grandes différences individuelles dans le degré de développement de cette « faculté ». Bien que les larves trouvées dans les loges parasitées soient généralement de taille adulte ou à peu près, il est incontestable que certaines femelles s'aperçoivent assez vite de l'inutilité de leurs efforts, tandis que d'autres s'éternisent à continuer en pure perte leur approvisionnement. On constate aussi assez souvent chez la femelle de la *S. Didieri*, qui par ailleurs semble posséder une bonne dose de discernement, des « erreurs » grossières dans les moyens qu'elle emploie pour lutter contre les parasites. C'est ainsi que les femelles accumulent fréquemment un épais crépissage sur les loges contenant les parasites, mais oublient tout d'abord d'en boucher l'orifice; or, nous allons voir que la plupart du temps, les parasites ne peuvent s'échapper d'une loge clôturée au moyen d'argile par la mère. Il leur arrive même de ne pouvoir percer l'opercule de soie. (fig. 5, pl. IV).

#### OUVERTURE DU NID POUR LA SORTIE DES JEUNES.

D'après E. ROUBAUD, la *S. cornuta* fraîchement éclosé humecte de sa salive l'opercule de terre qui l'emprisonne et celui-ci se ramollissant aussitôt par imbibition, cède immédiatement sous la poussée de la Guêpe captive.

Chez la *S. Didieri*, la sortie de la jeune Guêpe n'est pas aussi simple. Lorsqu'une jeune femelle se décide à se frayer un passage dans l'opercule de sa cellule pour sortir de celle-ci, elle déverse effecti-

vement sa salive sur le couvercle, mais sa salive n'est pas capable de ramollir l'épais et dur tissage de soie agglomérée et la couche de terre qui le recouvre, au point de faire céder le couvercle sous une simple pression. Si l'on examine les bavures d'un orifice nouvellement ouvert, on constate toujours que l'opercule de soie a été coupé par lambeaux à la périphérie tout d'abord, puis, probablement, déchiqueté. La terre elle-même est enlevée par petits morceaux et raclée avec soin.

Frappé par le grand nombre d'adultes et surtout de parasites trouvés par moi morts dans leur loge, j'en vins à me demander si les jeunes *Synagris* ne devaient pas être parfois aidées de l'extérieur pour sortir de leur prison, et, me doutant que la sollicitude trop évidente des mâles pour certaines loges contenant des femelles pouvaient pousser certains de ceux-là à aider celles-ci à enlever le couvercle de leur cellule, j'accordai toute mon attention aux allées et venues des mâles.

Quelle ne fut pas ma stupeur de constater, un matin de très bonne heure, qu'un gros mâle venait de déposer une goutte de salive sur le couvercle d'une loge, sur laquelle il se livrait à toutes sortes de torsions depuis un bon quart d'heure! Fatigué de la position inconfortable où je me trouvais, perché au haut d'une échelle, je descendis afin de déplacer celle-ci tout en me reposant quelque-peu; mais quand je repris mon poste d'observation, le couvercle de la loge était à peu près enlevé et le mâle, la tête enfouie dans l'orifice, palpait la tête de la jeune femelle avec ces antennes. J'enlevai le nid et capturai le mâle; à l'intérieur de la loge qui cependant était orientée l'orifice vers le haut, il n'y avait que quelques tout petits morceaux de terre.

Deux fois encore, j'ai vu un mâle noircir d'une goutte de salive le couvercle gris-jaunâtre d'une loge contenant une jeune femelle. Mais, dans ces deux cas encore, je n'ai pu voir si le mâle participait au déblaiement de l'argile de fermeture : les deux loges étaient posées trop loin de moi, et je ne disposais que d'une échelle simple, à poser contre le mur. Mais j'ai trouvé parmi les nids du Musée de Tervueren, une loge qui avait été bouchée par la femelle, d'abord avec de l'argile, puis avec de la chaux : cette loge contenait des parasites; son couvercle présentait en son centre une perforation incomplète, faite de l'extérieur

et mettant à nu la couche d'argile; celle-ci, fortement amincie, offrait deux petits trous ronds pratiqués sans doute par les parasites.

Il me paraît donc incontestable que le mâle de la *S. Didieri* prend une part active à l'ouverture des loges. D'ailleurs, en plus des faits précités, d'autres arguments encore viennent le prouver.

Les bavures des orifices montrent souvent très nettement que l'enlèvement de la terre s'est fait de l'extérieur (fig. 14, loge 1). Lorsqu'il reste au bord de l'orifice un morceau de l'opercule de soie, au lieu d'être rejeté à l'extérieur, il est ramené à l'intérieur de la loge et toujours bien nettoyé (fig. 3, pl. IV, loges *a* et *b*).

Sauf lorsqu'il ne possède que de très petites cornes sur les mandibules, il est absolument impossible au mâle de sortir de sa cellule sans être aidé de l'extérieur. Lorsqu'il se trouve dans sa loge, un gros mâle a les mandibules ramenées sur la face ventrale du thorax par les grandes cornes qu'elles portent; il est incapable d'atteindre les parois de sa loge avec les mandibules, surtout au bout pointu de sa prison ovalaire, et ne peut par conséquent pas déverser sa salive sur l'opercule. C'est ce que montre parfaitement la fig. 4, pl. IV. Parfois cependant, au prix d'efforts inouïs, un mâle, parvient à se tasser au fond de sa loge, et à atteindre l'opercule avec l'extrémité de ses cornes; mais il a beau essayer de l'entamer, la pointe de ses cornes glisse sur la laque de l'enduit soyeux, sans pouvoir y pénétrer. J'ai observé ces phénomènes dans de grosses loges que j'avais ouvertes par le côté; les mâles qu'elles contenaient, poussés sans doute par l'instinct, ne cherchaient à sortir par le grand orifice que j'avais pratiqué que si, au cours de leurs mouvements, leur tête s'y engageait par hasard.

J'ai mis en boîte douze grosses loges contenant des mâles éclos, et j'ai simplement fermé avec un morceau de papier gommé l'orifice que j'y avais pratiqué pour en vérifier le contenu. Un seul mâle, de taille un peu inférieure à la moyenne, a su s'échapper; je l'ai aussitôt extrait de la boîte afin qu'il n'aide pas les autres à sortir, et tous ceux-ci sont morts dans leur cellule.

La fig. 14, pl. V, montre une loge à mâle que j'ai trouvée à moitié ouverte. On remarquera (*a*) le grand lambeau de l'opercule de soie déchiré, rentré à l'intérieur, et la position du mâle qui n'a certes pas pu exécuter cette besogne (*b*, cornes des mandibules).

Les parasites, eux aussi, meurent souvent dans les loges, n'ayant pu un sortir. Pourtant les *Osprynchotus* possèdent de bonnes mandibules, et les nymphes des *Anthrax*, qui se meuvent énergiquement au moment de l'éclosion, sont munies à l'extrémité céphalique et à la queue de pointes très dures et acérées. Les pointes de la queue lui servent à se hisser sur les parois de la loge, et celles de la tête, grâce aux contorsions de l'animal, à forer dans le couvercle un trou par lequel la nymphe sortira jusqu'à mi-corps. J'ai trouvé sur la face intérieure du couvercle d'une loge, de laquelle un *Anthrax* était parvenu à s'échapper, les ébauches de deux perforations. La fig. 7, pl. IV, montre une loge de laquelle émerge une nymphe de ce Diptère parasite. Or, le nombre des loges contenant des *Osprynchotus*, des *Anthrax*, des *Macrosiagon*, et des Chalcidides morts, est souvent considérable à côté des quelques cellules qui ont pu être ouvertes par ces insectes.

D'autre part, il existe des loges, grandes ouvertes, contenant la dépouille d'un parasite, alors qu'il eut suffi à celui-ci d'un tout petit orifice pour sortir, témoin la loge *b* de la fig. 3, pl. IV, qui contient le cocon d'un *Osprynchotus*. Dans ce cas l'adulte de *Synagris*, qui a ouvert la loge aurait commis ce que nous appelons une « erreur », à moins qu'il ne se soit emparé du parasite au passage, pour le gruger.

Il faudrait peut-être chercher la cause de la participation active et si curieuse des mâles à la vie du nid dans le fait que ces mâles, naissant avant les femelles dans les endroits où les nids sont isolés ou peu nombreux, sont condamnés à l'inaction pendant un temps relativement long, et qu'alors l'instinct sexuel les pousse à rechercher les jeunes femelles écloses dans leur loge.

Par le comportement des mâles, le *S. Didieri* se distingue encore des autres Hyménoptères ravisseurs et solitaires, et peut-être aussi, des autres *Synagris*. Je dis peut-être, car, pour moi, les mâles de la *S. cornuta* ont des mœurs au moins partiellement identiques à celles de la *S. Didieri*. Les nids de la *S. cornuta* du Musée de Tervueren, m'ont en effet révélé que les larves de cette espèce ne sortent pas de leur loge par le procédé si simple indiqué par ROUBAUD. Les loges présentent en effet très souvent des lambeaux d'opercule nettoyés de l'argile qui les recouvrait, coupés circulairement ou déchiquetés,

et les bavures des orifices montrent parfois nettement que l'ouverture fut faite au moins en partie de l'extérieur. Je rappelle en outre que certaines loges de ces nids, parasitées et couvertes d'une couche de crépissage quelque peu exagérée, présentent dans celle-ci plusieurs trous ronds qui pourraient être interprétés comme le résultat de sondages opérés par des mâles.

### INTELLIGENCE ET INSTINCT.

Les observations et expériences nombreuses et méthodiques faites par E. ROUBAUD sur le grand nombre d'Hyménoptères prédateurs, solitaires et sociaux, qu'il a étudiés constituent sans conteste la démonstration la plus évidente que nous possédions jusqu'ici de l'indépendance mutuelle des actes de construction et d'« éducation » chez la plupart de ces organismes, sinon chez tous.

« Les différents actes qui concourent aux manifestations diverses de l'instinct maternel (construction, ponte et approvisionnement) écrit ROUBAUD (1911, p. 477), ne sont pas fixés dans une succession absolument invariable, mais peuvent admettre dans leur succession même, comme dans leur mode, certaines variations *volontaires* et *intelligentes* » (1). Et cette constatation l'amène à donner plus tard (1916, p. 80), de l'instinct de ces Hyménoptères, la définition suivante : « L'instinct nous apparaît ainsi comme le produit complexe d'influence physiologiques agissant sur des habitudes acquises, et d'interventions plus élevées, de nature psychique, permettant la coordination *rationnelle* (1) des différents actes nécessaires à la vie de l'espèce. »

Sans accepter pour le moment, par simple raison de prudence, le caractère *rationnel*, *intelligent* et *volontaire* qu'E. ROUBAUD accorde à la coordination des actes et à l'adaption étonnante de certains d'entre eux à des circonstances actuelles et accidentelles, je me déclare pour le reste, absolument partisan de cette définition de l'instinct, pour autant toutefois que l'auteur veuille bien y introduire de façon plus explicite qu'en parlant d'*habitudes acquises*, la notion des influences extérieures dont le rôle important a été si admirablement démontré

---

(1) C'est moi qui souligne.

par lui dans son grand ouvrage de 1916, et reconnu d'ailleurs partiellement lorsqu'il écrit (p. 73) : « Certaines de ces modifications sont imposées par les conditions physiologiques de l'insecte *aux prises avec les difficultés du climat ou de la saison* » (1); et j'aimerais aussi le voir exprimer l'interaction indéniable qui existe entre la physiologie et la psychologie de l'insecte, d'une part, et les influences variées de l'ambiance, d'autre part, en les termes si précis qu'il a employés précédemment (1911, p. 479), lorsqu'il considère l'instinct maternel des Guêpes « comme la résultante d'un équilibre actuel. »

Bien qu'étant à peu près d'accord avec ROUBAUD, même en ce qui concerne l'intelligence, et aussi, mais à un degré moindre, la volonté, chez ces insectes, je n'oserais pourtant pas m'engager à sa suite, à propos de la *Synagris Didieri*, dans la voie périlleuse qu'il a prise, et attribuer à de l'intelligence ou tout au moins à un discernement remarquable, toutes les modifications apportées « spontanément » par les Hyménoptères solitaires qu'il a étudiés, à l'ordre ou à la durée des actes qui composent chez eux l'œuvre de la reproduction, comme il l'a fait pour les *Synagris calida* et *sicheliana* (1916, p. 6), la *Synagris cornuta* (1916, p. 74), l'*Odynerus tropicalis* (1916, p. 39), et le *Rhynchum anceps* (1916, p. 29 et 30).

C'est que, tout d'abord, je pris énormément en cette matière, parce que je la crois indispensable, la prudence extrême d'un FERTON, qui n'hésite pas à nier l'intervention de l'intelligence dans l'adaption si remarquable des actes du *Pompilus vagans* aux circonstances lorsqu'il chasse les *Nesemia* par des procédés très différents suivant le genre de vie adopté par celles-ci aux différentes saisons (1897), d'un FERTON qui préfère considérer comme des *erreurs de l'instinct*! certaines variations exceptionnelles (1905, p. 62, et 1920, p. 363), craignant de compromettre la valeur de ses observations en anthropomorphisant ses sujets d'expérience et qui, au cours de ses travaux si nombreux, ne consent à faire qu'une seule concession à l'intelligence, lorsqu'il accepte de considérer un exemple typique de modification de l'ordre habituel des travaux chez les *Pompilus*, comme une simple diminution de « la profondeur de l'abîme qui sépare l'instinct de l'intelligence » (1891, p. 14). C'est que, ensuite, il faut bien l'avouer, nous sommes encore

---

(1) C'est moi qui souligne.

très mal documentés pour disséquer sur les facultés psychiques quelque peu supérieures des Insectes; en outre, ce n'est pas par la simple observation de la vie normale de ceux-ci, dont le déterminisme extrêmement complexe nous échappe presque toujours, que nous résoudrons le problème de l'instinct et de l'intelligence chez eux, mais par la méthode expérimentale, qui seule peut mettre en œuvre un certain nombre de facteurs indiscutablement connus. Or la méthode expérimentale n'a guère été employée jusqu'ici. ROUBAUD est certainement celui qui en a fait, avec succès, l'usage le plus large, mais de nouvelles recherches, nombreuses, sont indispensables.

Le temps m'a manqué pour étudier la *Synagris Didieri* par la méthode expérimentale, mais dans un prochain travail, j'exposerai les nombreuses expériences que j'ai fait subir, les nombreux problèmes que j'ai fait résoudre à une autre Guêpe solitaire du Congo, le *Pelopaeus clypeatus*, et il y aura alors, je pense, dans le compte-rendu de ces expériences, matière suffisante pour amorcer une discussion sérieuse sur le déterminisme psychique de l'instinct et sur l'intelligence. Pour le moment, je crois préférable de me borner à citer simplement les faits relevés dans la biologie de la *S. Didieri*, qui constituent des preuves indiscutables et nouvelles, à ajouter aux autres, peu nombreuses encore, de l'indépendance des différents actes de l'instinct de reproduction, sans discuter la nature du déterminisme des modifications apportées par cette Guêpe à l'ordre de ses travaux. Je me permettrai cependant de faire quelques réflexions sur le caractère de « spontanéité » que semblent présenter certains actes ou certaines variations de ces actes et sur la faculté d'« attention » que la *S. Didieri* paraît posséder à un certain degré.

1<sup>o</sup> Chez la *Synagris Didieri*, la durée de certains actes et, par suite, la période de temps séparant l'accomplissement et le renouvellement d'un même acte peuvent être modifiées.

Le moment de la ponte peut être retardé chez des Guêpes qui élèvent des larves parasitées; il peut être hâté chez celles qui utilisent un vieux nid après avoir bouché le précédent ou même après avoir omis de le clôturer.

La durée de l'approvisionnement peut varier beaucoup suivant les conditions atmosphériques ou suivant que les larves sont ou non parasitées.

La construction du *nid* peut être réduite à celle du *goulot*.

Le *crépissage* peut être réduit à presque rien ou être considérablement augmenté.

2<sup>o</sup> *L'un ou l'autre ou plusieurs des actes de l'instinct maternel, ou certains détails de ces actes peuvent ne pas être accomplis.*

Il est éminemment probable que, dans certains cas, la Guêpe *ne pique pas* ses chenilles avant de leur faire subir ses savantes préparations.

Le *crépissage* final du *nid* peut être totalement omis.

Le *couvercle* peut ne pas être posé sur la loge à la fin de l'approvisionnement. Il est probable aussi que, parfois, une Guêpe trouvant à sa disposition un *vieux nid encore muni du goulot*, l'utilise tel quel. Dans ces cas, un des quatre actes fondamentaux de l'instinct maternel est supprimé.

Le hasard peut faire qu'une *Guêpe n'ayant pas bouché sa loge utilise directement une autre loge avec ou sans goulot*. Il lui arrive alors de sauter deux des quatre actes consécutifs de l'instinct de reproduction.

Dans le cas de l'association de deux femelles pour la nutrition d'une même larve, la femelle jouant le rôle d'ouvrière n'accomplit plus que *le seul acte de l'approvisionnement*, les trois autres étant supprimés.

3<sup>o</sup> Si réellement la *Synagris Didieri*, comme l'*Odynerus tropicalis*, peut approvisionner simultanément plusieurs loges de son *nid*, elle *intervertit l'ordre des quatre actes de l'œuvre de reproduction* lorsque, la première larve étant suffisamment grosse, elle interrompt l'approvisionnement pour fermer sa loge, ou bien lorsqu'elle se décide à bâtir une nouvelle cellule, avant d'avoir achevé l'élevage de la larve que contient la précédente.

Il est à remarquer que de grandes différences individuelles semblent bien exister dans la faculté que possèdent les *S. Didieri* de modifier leur comportement suivant les circonstances.

Il est à remarquer aussi que ces modifications du comportement habituel offrent généralement un caractère étonnant *d'adaptation à la réalisation de la destinée de l'espèce*, qu'elles paraissent accomplies par l'insecte *spontanément*, c'est-à-dire, au moins partiellement, à la suite d'un travail psychique d'association et non pas uniquement en réponse fatale à l'intervention de facteurs psychiques ou de facteurs localisées dans l'ambiance.

Le travail d'association déterminant l'adaption des actes à un but nettement défini dans des circonstances variées, apparaît indiscutablement dans certains détails du comportement, tels que : 1<sup>o</sup> dans *le choix des chenilles*, dont la taille est toujours proportionnée à celle des larves; — 2<sup>o</sup> dans *les différentes modalités de la préparation des proies*, où les instruments de travail (pattes, aiguillon, mandibules, antennes) n'accomplissent jamais le même travail, sur un objet qui varie beaucoup et ainsi, d'une capture à l'autre, procure des excitations pouvant être très différentes; — 3<sup>o</sup> dans *l'utilisation de matériaux différents* pour la construction d'une même loge, et dans *la préparation même de ces matériaux*, alors que FERTON a montré tant de fois combien l'instinct qui guide l'insecte dans le choix des matériaux de construction varie peu chez la même espèce, lorsqu'elle habite des régions différentes; — 4<sup>o</sup> dans *l'orientation des nids*, qui est généralement la même pour toutes les loges d'un nid, malgré les accidents du support, et dans *la construction elle-même des cellules neuves ou l'appropriation des anciennes*.

L'appropriation par les femelles d'anciennes loges auxquelles elles adaptent un nouveau goulot semble bien, en outre, être une preuve que le *déterminisme instinctif, aveugle, selon FABRE, de chacun des quatre actes fondamentaux de l'instinct maternel chez les Guêpes solitaires peut être supplanté par des facteurs actuels qui mettent en action les organes sensoriels de ces insectes et qui font intervenir des facultés psychiques d'association*. Il en est de même lorsque les femelles ne clôturent pas une loge contenant une larve parasitée, ou lorsqu'elles recouvrent d'un crépissage épais une de ces loges, alors qu'elles ne sont pas habituées à ce travail.

En outre, je ne peux croire que l'on puisse trouver uniquement dans la physiologie de l'insecte ou dans les influences de son ambiance *les facteurs qui incitent les mâles à désoperculer les cellules contenant des femelles fraîchement écloses*, et à forer des trous dans le crépissage qui recouvre les loges parasitées ou dans la paroi de celles-ci, pour s'attaquer aux hôtes nuisibles qu'elles hébergent. L'instinct seul ne pourrait qu'inciter les mâles, en les avertissant par l'odorat de la présence des femelles ou des parasites, à attendre ceux-ci à la sortie des loges qu'ils occupent.

On a différentes fois fait intervenir l'*attention* pour expliquer certains faits du comportement des Hyménoptères ravisseurs. Ch. FERTON notamment y fait appel lorsqu'il constate que le *Sphex subfuscatus* DHLB. commet peu d'erreurs quand il traîne vers son nid un gros Criquet (1910, p. 177). E. RABAUD aussi, lorsqu'il étudie les agissements du Pompile en chasse ou porteur d'une Araignée, et chez lequel tous les actes autres que celui du moment sont inhibés; mais il a soin d'écrire le mot entre guillemets, et d'ajouter: « il reste à trouver l'origine de l'inhibition, à savoir si elle provoque ce que j'appelle « attention » à défaut d'un terme meilleur, ou si c'est de l'« attention » que dérive l'inhibition » (1909, p. 174). Dans tous les cas où l'on a cru pouvoir relever des manifestations de l'*attention* chez les Hyménoptères ravisseurs, c'est d'une *attention soutenue très exclusive* que l'on a parlé, d'une attention où l'animal reste littéralement hypnotisé par la pré-occupation « mentale » du moment.

Ce n'est évidemment pas de cette attention là, aveugle et obstinée, que M. GUYAU a écrit qu'elle est « tout le secret de l'entraînement intellectuel » (1913). Ce n'est pas elle non plus, certainement, ou bien alors elle doit être singulièrement éduquée, que l'on est tenté d'accorder à la *Synagris Didieri*, dans maintes circonstances, mais une *attention appliquée simultanément à plusieurs objets, permettant à l'animal d'utiliser plusieurs procédés pour atteindre son but, ou bien encore une attention donnant l'impression bien nette que, dans le cerveau de la bête, éclosent simultanément ou alternativement, et à des intervalles de temps très courts, les représentations des différents actes de l'instinct de reproduction, de telle sorte que la bête puisse se détourner momentanément d'une occupation quelconque pour revenir à la précédente ou entamer prématurément la suivante, mais toujours à propos*; bref, une attention clairvoyante et non pas celle dont on a parlé jusqu'ici et qui semble bien être le facteur essentiel de l'aveuglement de l'instinct.

La première forme de l'*attention clairvoyante* se manifeste indiscutablement dans les faits suivants; préparation de proies variées, par divers procédés; capture de proies d'espèces différentes et de tailles différentes suivant la grosseur des larves à nourrir; choix de l'emplacement du nid, orientation et construction du nid sur un support très accidenté. Elle se manifeste surtout dans le fait que les

*S. Didieri* vont chercher des matériaux de construction bien différents et à des endroits variés, pour construire une même loge.

La seconde forme de l'attention *clairvoyante* apparaît lorsque la femelle abandonne la larve parasitée sans fermer le loge, quand elle recouvre celle-ci d'un épais crépissage; elle se révèle encore chez les mâles lorsqu'ils trouvent, eux qui ne participent jamais au travail de la construction, au moment où ils devraient être aveuglés par l'attraction sexuelle, le moyen d'ouvrir les loges contenant des jeunes femelles, ou bien lorsqu'ils s'attaquent résolument aux parois des cellules habitées par des parasites.

Qu'on ne me fasse pas dire ce que je n'ai pas dit! Je n'ai rien affirmé mais simplement constaté une apparence qui offre bien l'aspect d'une réalité, l'impression nette de l'existence d'une activité « réfléchie » rompant par intermittence l'enchaînement fatal et inconscient des manifestations instinctives. Cette question ne peut être élucidée que par des expériences nouvelles, nombreuses, variées et appliquées à beaucoup d'espèces différentes.

Quelle place faut-il accorder à l'instinct nidificateur de la *Synagris Didieri*, dans la série évolutive des différentes formes que revêt cet instinct, chez les Hyménoptères prédateurs, solitaires et sociaux?

Il n'est pas possible de situer les *Synagris Didieri* dans la série des trois *Synagris* établie par ROUBAUD d'après la biologie de ces Guêpes.

Notre *Synagris* est inférieur aux autres, même aux *Synagris calida* et *sicheliana*, par le fait qu'elle suspend son œuf à un fil, alors qu'elle a adopté le mode d'approvisionnement ralenti, à la becquée, de la *S. cornuta*.

Elle est inférieure à celle-ci et se place entre elle et la *S. sicheliana* en ce qui concerne les piqûres qu'elle fait aux chenilles, si, comme c'est probable, la *S. cornuta* ne pique plus ses chenilles avant de les triturer.

Mais elle est supérieure, et de loin, pour beaucoup de raisons : l'emploi alternatif de différentes sortes de matériaux de construction l'économie faite du crépissage, la capture de chenilles différentes suivant la grosseur des larves.

Elle est encore supérieure si réellement elle élève parfois plusieurs larves simultanément; et elle le serait encore par les mœurs si curieuses

des mâles, s'il était démontré que les autres *Synagris* et notamment la *S. cornuta* ne présentent pas ces caractères spéciaux.

Est-elle supérieure ou inférieure à la *S. cornuta* par la préparation qu'elle fait subir à ses proies? Si l'on n'envisage que l'intérêt des larves et de l'espèce il semble incontestable que le petit boudin succulent fourni par la *S. Didieri* à ses larves constitue un aliment de loin supérieur à la « pâtée grossière » préparée par la *S. cornuta*; le travail lui-même de la préparation de cette provende si spéciale exige de la bête qui l'exécute, à un haut degré, les qualités psychiques dont j'ai signalé l'existence possible sinon probable.

Mais si l'on se place au point de vue de l'évolution de l'instinct des Guêpes solitaires vers celui des Guêpes sociales; si, avec ROUBAUD, on admet que la nourriture plus ou moins privée de suc, préparée par le *S. cornuta*, est de nature à provoquer une exagération des sécrétions buccales des larves et, par suite, l'apparition des rapports d'œcotrophobiose entre celles-ci et les adultes qui les nourrissent, rapports caractéristiques des Guêpes sociales, même des moins évoluées (*Belonogaster*) — le mode de préparation des proies place la *S. Didieri* en infériorité vis-à-vis de la *S. cornuta*.

Seulement, bien que je sois convaincu de la possibilité de l'hérédité de certains caractères acquis d'origine fonctionnelle, je pense que la transmission des variations de ce genre est si rare que l'on risque beaucoup en recourant à elle pour expliquer l'apparition du caractère essentiel des mœurs des Guêpes sociales. Et puis, je n'admet pas nullement que la « pâtée grossière » servie par les Guêpes à leurs larves soit privée de sucs au point qu'elle doive engendrer un excès de sécrétion salivaire. Bien au contraire : les Guêpes ont soin de choisir les meilleurs morceaux des mouches qu'elles capturent, et la *Belonogaster juncus*, ROUBAUD nous l'apprend lui-même, retire l'intestin de ses chenilles avant de les mâchonner. La meilleure preuve que si la pâtée des larves de la *S. cornuta* est grossière, elle ne l'est qu'en apparence, c'est qu'elle suffit, à elle seule, pour nourrir parfaitement ces larves. D'autre part, la pâtée préparée par les Guêpes sociales pour leur progéniture suffit, elle aussi, pour alimenter ces larves, même pour les alimenter surabondamment, puisque celles-ci y trouvent non seulement de quoi s'accroître rapidement mais de quoi rendre, sous forme de sécrétion buccale, une grande partie des produits de

la digestion, tout au moins les produits liquides. Il faudrait alors admettre que les Guêpes sociales, après avoir employé un procédé d'alimentation défectueux pendant assez longtemps pour qu'il ait pu modifier définitivement l'appareil buccal des larves, se soient mises à perfectionner leur mode d'approvisionnement, et que ce perfectionnement, d'un déterminisme d'ailleurs inconcevable, n'ait pas provoqué chez les larves la régression du caractère corrélatif de son absence, ce qui, logiquement, ne paraît pas pouvoir être admis. Et puis, pour que l'appauprissement de l'alimentation provoque l'évolution de l'appareil salivaire, il faut qu'il soit assez accentué, et l'on conçoit difficilement qu'il ne provoque pas en même temps une atrophie des glandes génitales déterminant l'apparition des neutres.

Pour moi, les facteurs de l'acquisition des caractères spéciaux de la bouche par les larves des Guêpes sociales ne doivent pas être recherchés dans une modification de l'alimentation de ces larves par les adultes, mais plutôt dans une variation des caractères spécifiques par mutation, ce qui veut dire par une variation dont les causes sont inconnues, mais indépendantes du fonctionnement. Il est d'ailleurs vain d'émettre des hypothèses invérifiables à leur sujet.

Certes, la *S. Didieri*, comme la *S. cornuta*, présente déjà dans sa biologie certains caractères de la vie sociale et d'autres qui la prédisposent à adopter la vie collective ; elle en présente même plus que la *S. cornuta*. Mais il n'est point indispensable que, si ces Guêpes doivent constituer des collectivités, celles-ci soient organisées exactement comme celles de la *Belonogaster junceus* et des autres Vespidés sociaux. A mon avis, la *S. Didieri* doit être considérée, au point de vue biologique, comme un aboutissant du groupe des Guêpes solitaires, et la *S. cornuta* comme un autre. La première serait un rameau détaché de très bonne heure de la souche des *Synagris*, tandis que la seconde couronnerait une longue évolution de l'instinct chez ces Hyménoptères. Leurs premiers pas dans la voie de l'acquisition des mœurs sociales sont évidents, mais ils ne nous permettent pas jusqu'ici de préjuger en aucune façon de ce qu'ils produiront.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

BEQUAERT (J.). — A Revision of the Vespidae of the Belgian Congo (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. XXXIX, 1918).

- BOUVIER (E. L.). — Les habitudes des Bembex, Monographie biologique (*Année psychologique*, 1900).
- Id. — Habitudes et métamorphoses des Insectes (*Bibliothèque de Philosophie scientifique*, 1921).
- BUYSSON (R. du). — Hyménoptères nouveaux (*Rev. d'Entom.*, 1909, pp. 207-219).
- CUÉNOT (L.). — Les mâles d'Abeilles proviennent-ils toujours d'œufs parthénogénétiques? (*Bull. Scient. Fr. Belg.*, 1909, vol. XLIII, p. 1).
- DESCY (A.). — Instinct et intelligence. Expériences sur l'Ammophile (*Ann. Soc. Entom. Belg.*, 1919, vol. LIX, p. 86).
- FABRE (J. H.). — Souvenirs entomologiques, 1<sup>re</sup>, 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> séries. — Paris 1984 et suiv.
- FERTON (Ch.). — Notes pour servir à l'histoire de l'instinct des Pompilides (*Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 1891, vol. XLIV).
- Id. — Nouvelles observations sur l'instinct des Pompilides (*Ibid.*, 1897, vol. LII.)
- Id. — Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. (*Ann. Soc. Entom. France*), 1905, vol. LXXIV, p. 56 (3<sup>e</sup> série); — 1910, vol. LXXIX, p. 145 (6<sup>e</sup> série); — 1911, vol. LXXX, p. 351 (7<sup>e</sup> série); — 1914, vol. LXXXIII, p. 81 (8<sup>e</sup> série); — 1921, vol. LXXXIX, p. 329 (9<sup>e</sup> série).
- GUYAU (M.). — Education et hérédité, 13<sup>me</sup> édition. — Paris, 1913 (Alcan).
- MAIDL. (Fr.). — Monographie der Gattung *Synagris* (Denkschr. Math. Naturw. Klasse Akad. Wiss. Wien, XCI, pp. 215-333, pl. I-V, 1914).
- RABAUD (Et.). — Notes critiques sur les Pompilides (*Bull. Scient. Fr. Belg.*, 1909, p. 171).
- Id. — Reconnaissance du nid et des lieux chez les insectes (*Journ. de Psychol.*, 1920, XVII, p. 477).
- ROUBAUD (E.). — Gradation et perfectionnement de l'instinct chez les Guêpes solitaires d'Afrique du genre *Synagris* (*C. R. Acad. Sc. Paris*, 1908).
- Id. — Aperçu biologique sur les Guêpes sociales d'Afrique des genres *Icaria* et *Belonogaster* (*Ibid.*, 1910).

ID. — Nouvelles recherches sur les Guêpes solitaires d'Afrique (*Ibid.*, 1911).

ID. — Recherches sur la biologie des *Synagris*. Evolution de l'instinct chez les Guêpes solitaires (*Ann. Soc. Entom. France*, 1910, vol. LXXIX, p. 1).

ID. — Recherches biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique (*Ann. Sci. Natur.*, *Zool.*, 1916, X<sup>me</sup> série, tome I).

SCHOUTEDEN (H.). — Sur quelques *Synagris* du Congo belge (*Rev. Zool. Afric.*, 1916, vol. V, p. 91).

---

## EXPLICATION DES PLANCHES.

### PLANCHE IV.

- Fig. 1. — Loge contenant un œuf suspendu par un fil.
2. — Nid de quatre loges; la première, à droite, plus grande, contient une nymphe de mâle.
3. — Orifices des loges *a* et *b* montrant que celles-ci ont été ouvertes de l'extérieur.
4. — Une loge contenant un mâle. L'opercule ne peut être atteint que par les cornes des mandibules.
5. — Loge parasitée (*Anthrax*) fermée seulement par l'opercule de soie tissé par la larve.
6. — Loge parasitée (*Opsynchotus*) dans le fond de laquelle un mâle a pratiqué un orifice par où il a dévoré une partie du parasite.
7. — Nymphe d'*Anthrax* ayant perforé l'opercule de la loge avant l'éclosion.
8. — En *a*, commencement de l'opercule de soie tissé par la larve.

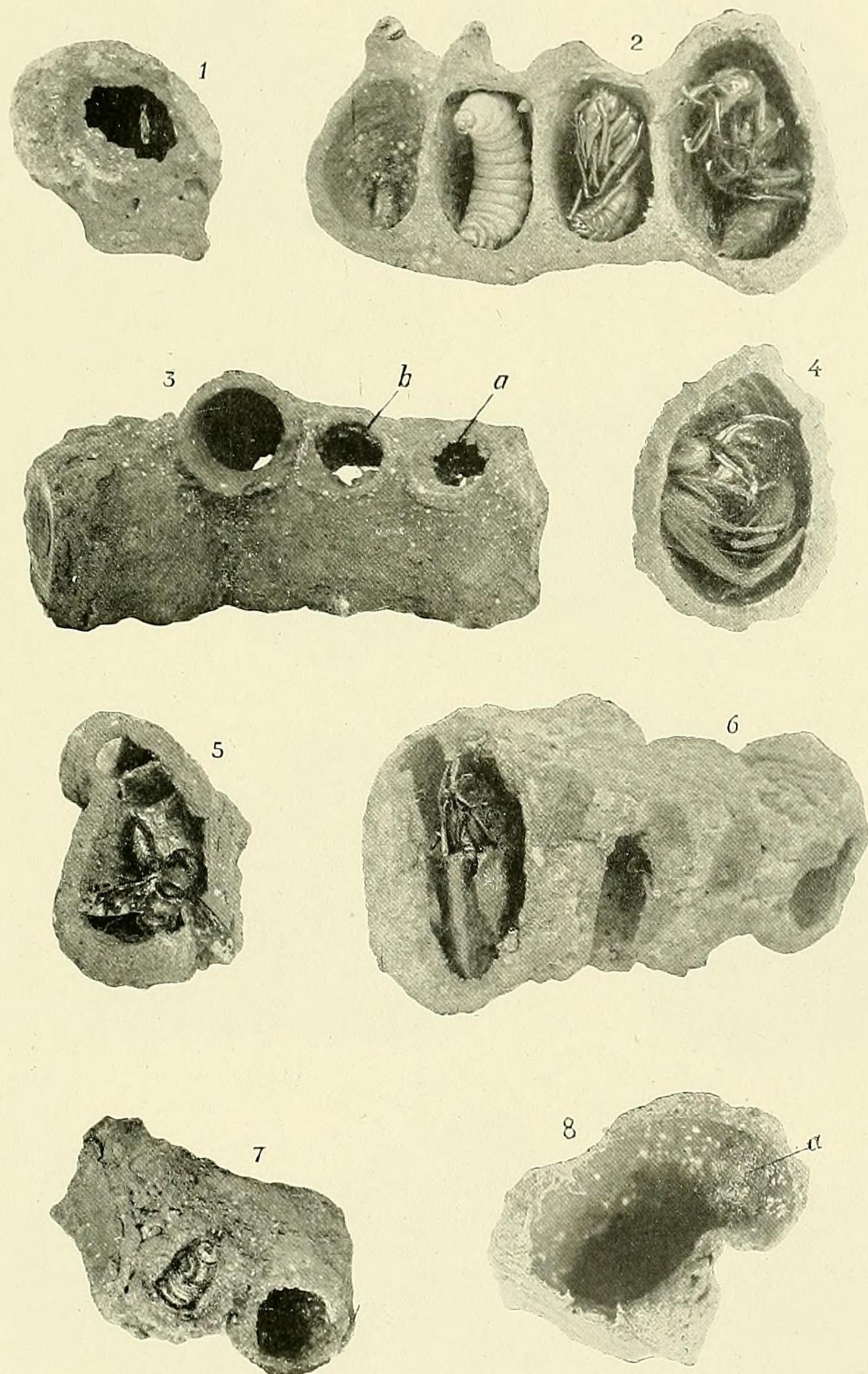
PLANCHE V.

- Fig. 9. — Vieux nid utilisé par trois femelles.
10. — Vieux nid dont une femelle a utilisé la grosse loge, puis a commencé à bâtir une nouvelle loge à côté d'elle.
11. — Vieux nid dont la loge médiane est parasitée; crépissage épais; quatre trous de sondage.
12. — Première loge d'un nid. Stries différemment colorées prouvant l'emploi de matériaux différentes.
13. — Bande de cinq loges dont les deux premières ont été réemployées.
14. — Un mâle dont sa loge ouverte; en *a*, un lambeau de l'opercule de soie refoulé vers l'intérieur; en *b*, les cornes mandibulaires du mâle.

PLANCHE VI.

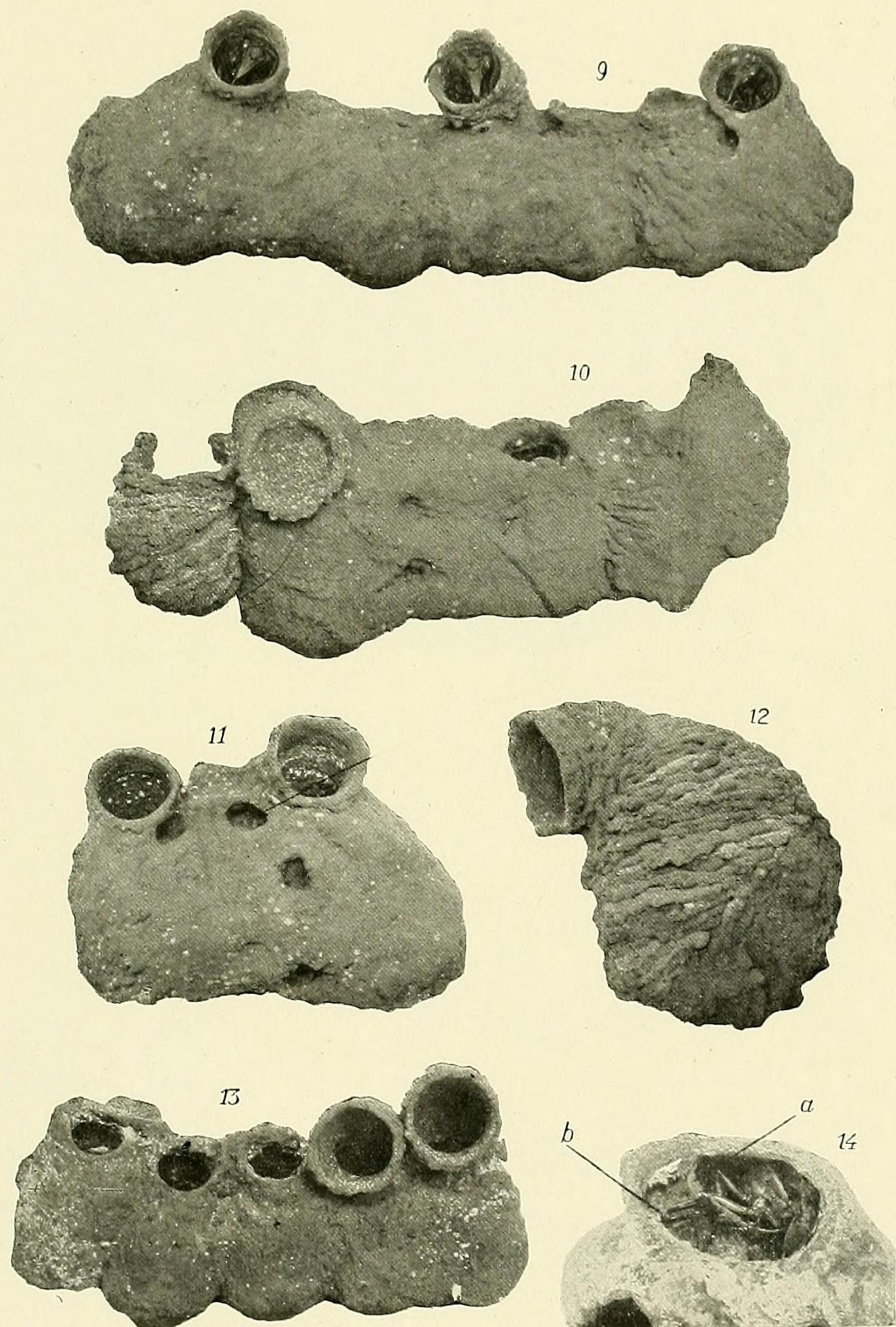
- Fig. 15. — Un nid entièrement parasité recouvert d'argile.
16. — Chenille ouverte ventralement.
17. — Chenille dont les deux extrémités ont été enlevées par une Guêpe femelle.
18. — La même, montrant les piqûres.
-





VERLAINE. — Biologie des *Synagris*. — I.

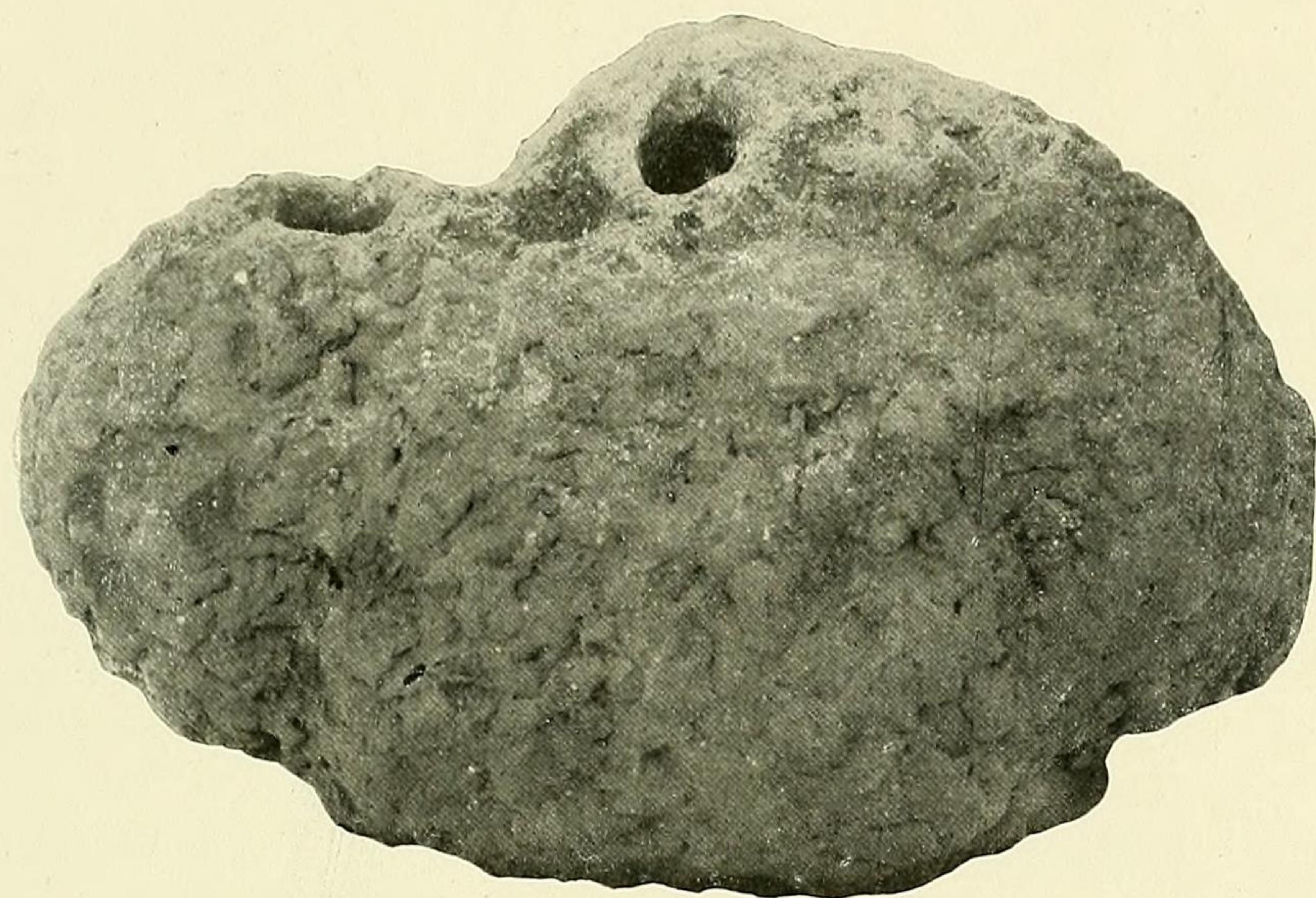




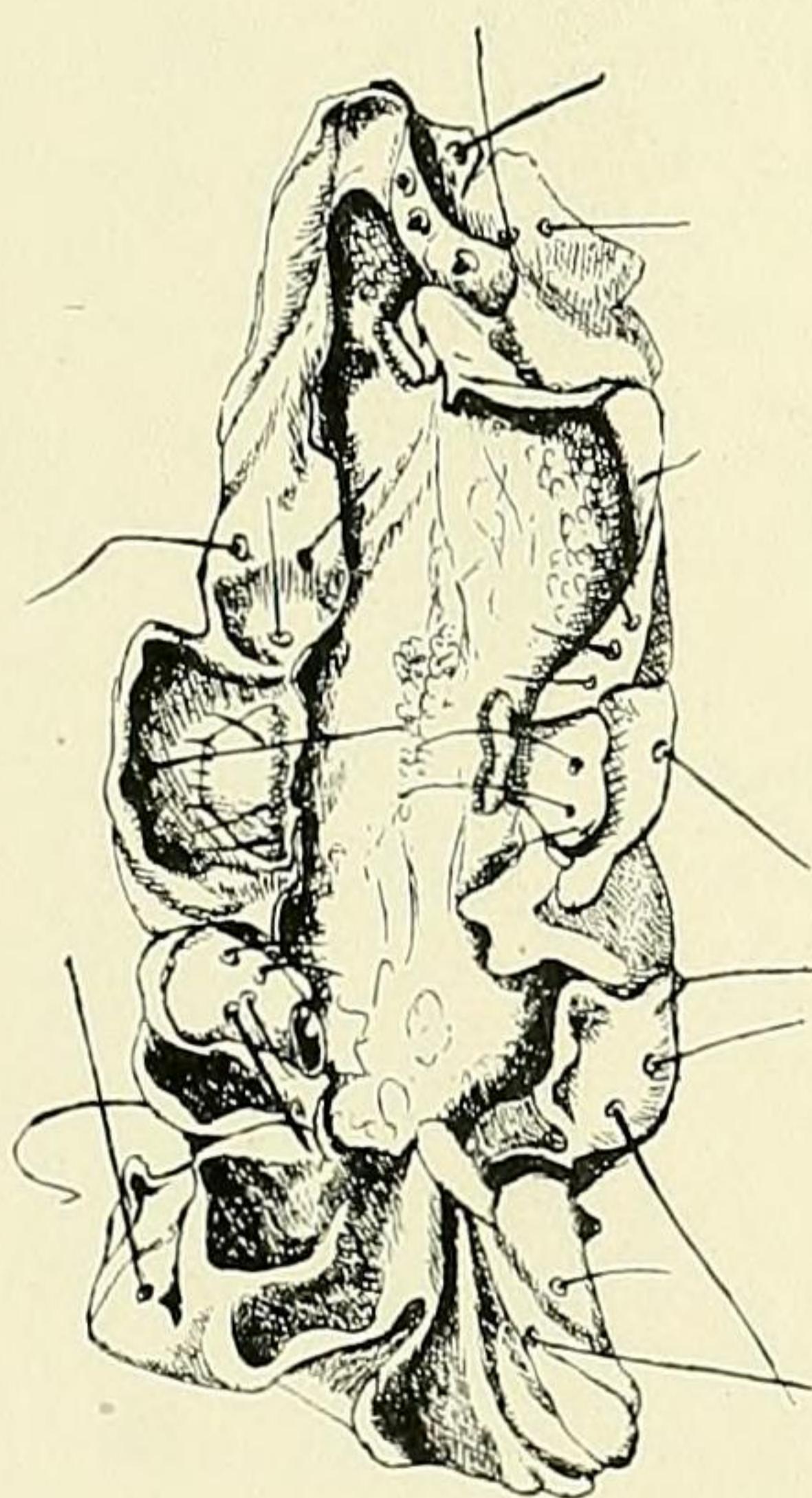
VERLAINE. — Biologie des *Synagris*. — II.



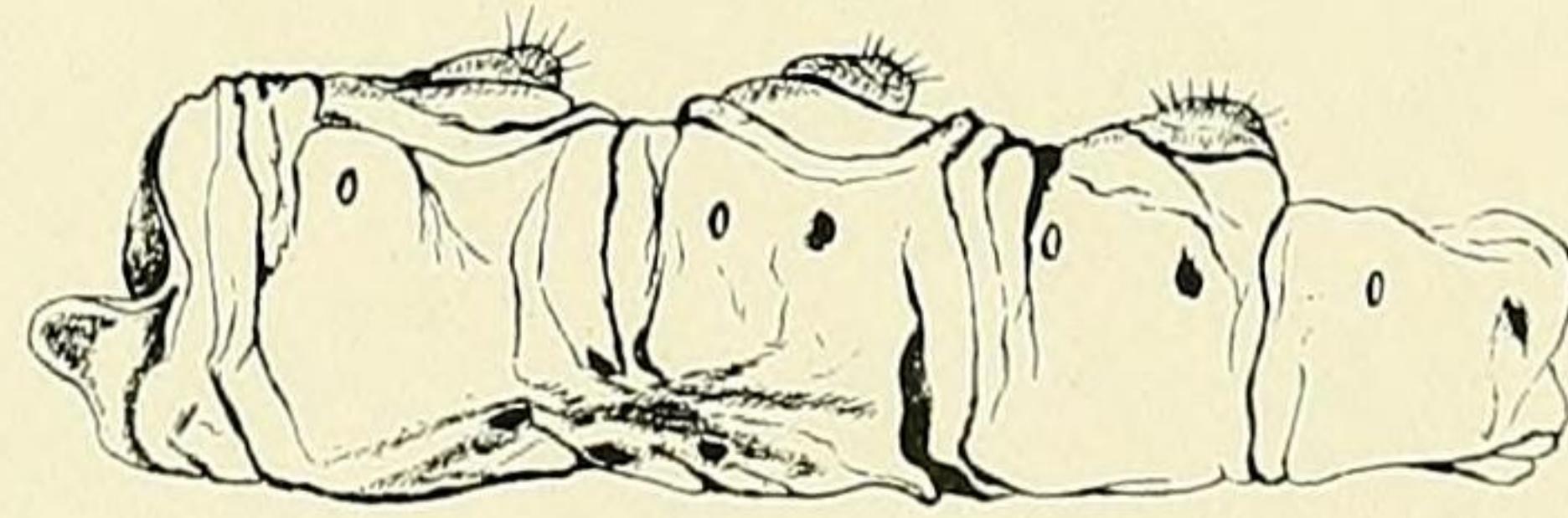
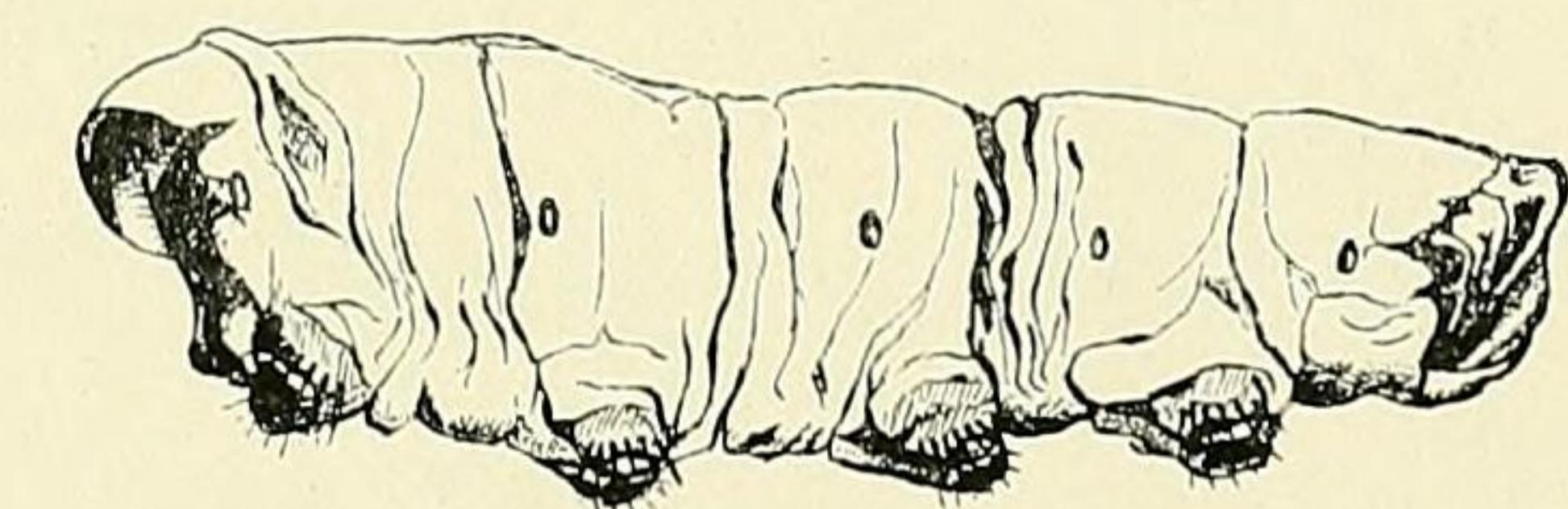
15



16



17



18

VERLAINE. — Biologie des *Synagris*. — III.

