Le parasitisme social chez les Guêpes et les Bourdons

Autor(en): **Beaumont, Jacques de**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **31 (1958)**

Heft 2: **1858-1958 : Festschrift zur Hundertjahrfeier der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft**

PDF erstellt am: **28.03.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-401339

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
Band XXXI Heft 2 10. Oktober 1958

Le parasitisme social chez les Guêpes et les Bourdons[1]

par

JACQUES DE BEAUMONT
Musée zoologique de Lausanne

Introduction

Les Hyménoptères aculéates sont caractérisés par leur comportement très spécialisé ; ils représentent en particulier le groupe d'insectes où les soins maternels sont les plus évolués. Chez la plupart des espèces qui vivent solitaires, la ♀ fait un nid dans lequel elle emmagasine des provisions pour ses larves. Rappelons simplement ici le Megachile, qui fabrique avec des feuilles découpées d'admirables petits récipients qu'il remplit de miel ou l'Ammophile qui creuse un terrier et amasse pour sa progéniture des chenilles paralysées.

A partir de ce type éthologique très répandu, nous pouvons observer deux tendances évolutives. L'une mène au cleptoparasitisme ; les ♀ ne nidifient plus mais, à la manière des Coucous, déposent leurs œufs dans le nid d'autres espèces et les larves se nourriront des provisions accumulées pour d'autres, dévorant souvent aussi l'œuf ou la larve de l'hôte. Ce comportement est l'équivalent, chez les espèces solitaires, du parasitisme social. Souvent, le lien de parenté entre le parasite et l'hôte est assez étroit pour que l'on puisse reconnaître l'origine phylétique du premier. Dans d'autres cas, l'apparition du parasitisme est beaucoup plus ancienne et la parenté entre les deux partenaires peut être assez éloignée. Le cleptoparasitisme se rencontre dans de nombreux groupes et son origine est nettement polyphylétique.

Chez les nidifiants solitaires, une autre tendance évolutive est apparue à diverses reprises, celle qui aboutit à la vie sociale. Elle est caractérisée par le fait que la ♀ voit s'associer à son activité maternelle les premières de ses filles, qui sont les ouvrières. Sous nos latitudes, on trouve divers intermédiaires entre les espèces solitaires et les espèces sociales dans le genre d'Apidés *Halictus* et l'on rencontre des sociétés

[1] Conférence prononcée au centenaire de la Société entomologique suisse à Zurich, le 13 avril 1958.

relativement simples chez les Guêpes *(Vespa s.l.)*, les Polistes *(Polistes)* parmi les Vespidés, les Bourdons *(Bombus)* parmi les Apidés.

Reprenant notre fil conducteur transformiste, nous observons de nouveau, à partir des sociétés simples, deux voies où s'est engagée à diverses reprises l'évolution : vers une complication progressive de l'état social, aboutissant aux associations de l'Abeille et des Fourmis, et vers le parasitisme social, qui nous occupera maintenant. Dans les régions tempérées, les *Bombus* ont donné naissance aux *Psithyrus*, qui sont leurs parasites ; certaines *Vespa* et *Polistes* sont devenues parasites chez les espèces sociales. Hors de notre propos est le parasitisme social aux formes si variées que l'on observe chez les Fourmis ; on pourra à ce sujet consulter les mises au point de STUMPER (1950).

Evolution annuelle d'une société simple

L'évolution des sociétés simples est très semblable dans ses grandes lignes, qu'il s'agisse des Guêpes, des Polistes ou des Bourdons (fig. 4). Sous nos climats, ces sociétés sont annuelles et, sauf parfois tout au début, monogynes. Au printemps, on voit se réveiller des ♀, fécondées l'automne précédent, et qui ont hiverné dans quelque abri. Ces ♀ fondatrices, que l'on peut nommer des reines, cherchent un endroit propice pour établir leur nid ; elles construisent celui-ci et récoltent ce qu'il faut pour élever leurs premiers descendants ; ceux-ci sont des ♀ à fécondité réduite, des ouvrières, qui ne tardent pas à aider leur mère dans les travaux de construction et d'alimentation des larves. Lorsque les ouvrières sont devenues assez nombreuses, la reine ne sort plus du nid, où son activité est finalement restreinte à la ponte. Vers la fin de l'été, ses œufs donnent naissance à des ♂, ainsi qu'à des ♀ semblables à elle. Après accouplement, les jeunes ♀ s'apprêtent à hiverner, tandis que les autres individus de la colonie périssent. Dans ces sociétés de type relativement primitif, les ouvrières, à la taille et à la fécondité près, sont très semblables aux ♀.

La différence entre les Bourdons d'une part, les Guêpes et les Polistes d'autre part, réside dans le mode et le matériel de construction, cire ou papier, et dans l'alimentation des larves, végétale ou animale.

Le parasitisme social obligatoire

Les espèces que nous allons maintenant étudier vivent obligatoirement aux dépens des espèces sociales. C'est LEPELETIER qui, au début du siècle dernier, a découvert que les Psithyres, très semblables aux Bourdons, se développaient dans les nids de ces derniers. Les principaux travaux consacrés à la biologie des Psithyres sont ceux de HOFFER (1888) et de SLADEN (1912) pour les espèces d'Europe, de PLATH (1922, 1934) pour celles de l'Amérique du Nord. Chez les Guêpes, on connaissait depuis assez longtemps le parasitisme de *V. austriaca*,

mais il a fallu attendre les travaux de BISCHOFF (1931) et de WEYRAUCH (1937) pour être renseigné sur l'éthologie des deux autres espèces de nos contrées, sur lesquelles j'ai également donné (1944) quelques renseignements. Les espèces américaines ont été étudiées par TAYLOR (1939). Les premières observations sur les Polistes parasites sont dues à WEYRAUCH (1937) ; en collaboration avec R. MATTHEY (1945, 1956), j'ai apporté ma contribution à l'étude de ce problème éthologique. Le parasitisme social a aussi été découvert chez des Vespidés sud-américains, les *Mischocyttarus*, par ZIKAN (cité par SAKAGAMI et FUKUSHIMA).

Il est intéressant de noter combien la découverte, non seulement de l'éthologie, mais de l'existence même de certaines de ces espèces a été tardive. Cela est dû à leur grande ressemblance avec leurs hôtes ; seule une étude taxonomique précise pouvait les mettre en évidence.

Dans ses traits généraux, l'évolution annuelle de ces diverses formes parasites est très semblable. Les ♀ fécondées hivernent comme chez les espèces sociales, mais reprennent plus tardivement leur activité ; cela leur permet de trouver, déjà en plein développement, un nid de l'espèce hôte à laquelle elles sont inféodées. Elles y pénètrent, tuent la reine légitime ou tout au moins prennent sa place comme pondeuse. Les ouvrières de l'hôte acceptent le changement de régime et soignent la descendance de la reine usurpatrice, formée de ♂ et de ♀ seulement ; c'est dire qu'elles élèvent leur pires ennemis, tout comme le font certains oiseaux avec les jeunes Coucous. Ce n'est que si l'infestation a été relativement tardive qu'il peut naître dans ces nids quelques sexués de l'espèce hôte. Ainsi se forment des sociétés équilibrées, bien qu'hétérogènes.

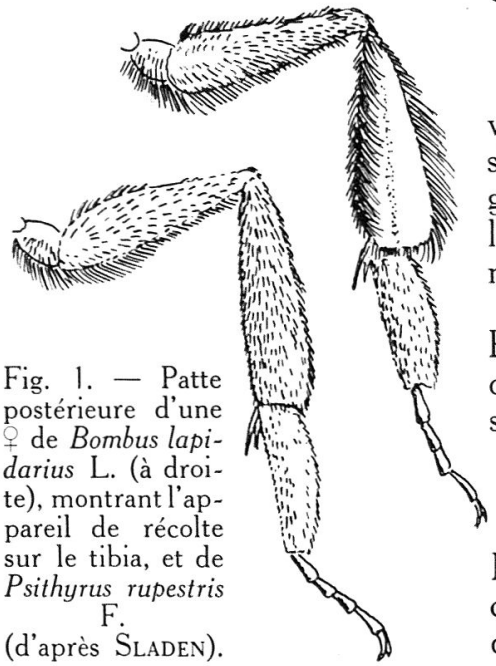


Fig. 1. — Patte postérieure d'une ♀ de *Bombus lapidarius* L. (à droite), montrant l'appareil de récolte sur le tibia, et de *Psithyrus rupestris* F. (d'après SLADEN).

Caractéristiques morphologiques des parasites

Cette rapide esquisse éthologique va nous permettre de comprendre la signification des différences morphologiques que l'on observe entre l'hôte et le parasite ; rappelons que, chez ce dernier, il n'y a pas d'ouvrières.

Si nous comparons tout d'abord un Psithyre à un Bourdon, nous notons que tous les caractères généraux sont semblables, indice d'une proche parenté. Il n'est pas toujours facile, au premier abord, de reconnaître auquel des deux genres appartient un ♂. Les ♀ sont plus fortement différenciées ; chez les Bourdons, elles possèdent sur leurs pattes postérieures des

dispositifs leur permettant de récolter du pollen ; ces appareils de récolte manquent aux Psithyres (fig. 1). Ces derniers ont un aiguillon plus fort, un revêtement chitineux plus épais, des membranes articulaires réduites.

Les Guêpes parasites se distinguent des espèces sociales par leur chitinisation plus forte, leurs segments abdominaux plus étroitement emboîtés, leur aiguillon fort et recourbé, leurs mandibules plus puissantes, leur clypéus nettement bidenté (fig. 2). Les Polistes parasites

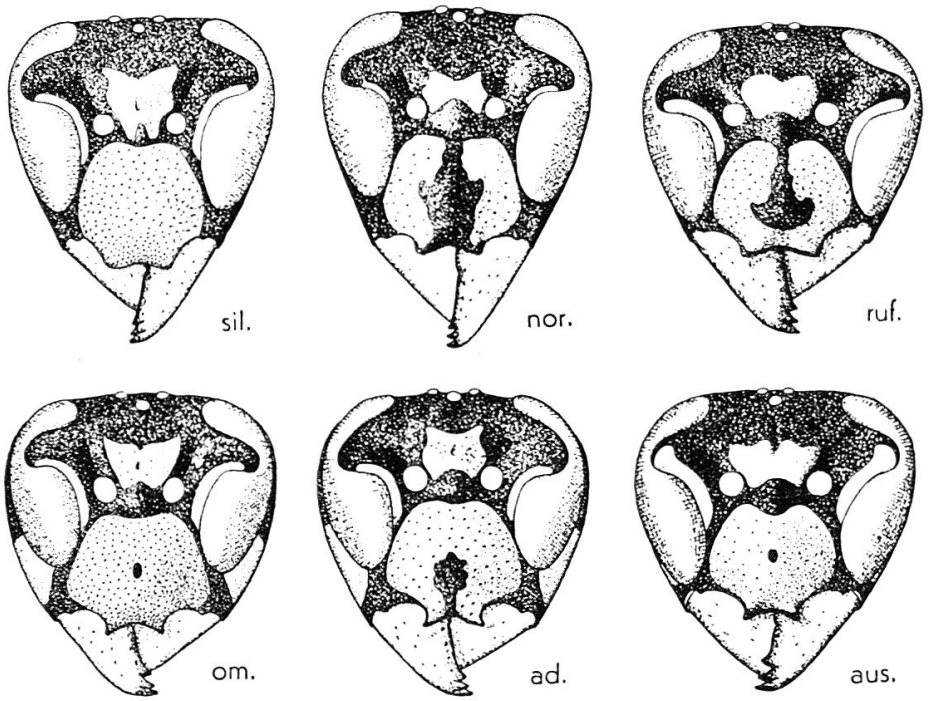


Fig. 2. — Têtes de *Vespa*. En haut, trois espèces sociales : *silvestris* SCOP., *norwegica* F. et *rufa* L., en bas, de trois espèces parasites : *omissa* BISCH., *adulterina* BUYSS. et *austriaca* PANZ. (d'après DE BEAUMONT 1944).

ont une tête plus large dans le bas que les espèces sociales, recelant probablement des muscles plus puissants pour les mandibules, qui sont munies d'une gouttière qui les rend peut être plus résistantes.

En résumé, les parasites possèdent diverses particularités adaptatives ; ils diffèrent de leurs hôtes par l'absence d'outils de travail, la présence d'armes d'attaque plus puissantes, une meilleure protection contre les coups d'aiguillon adverses.

Spécificité parasitaire

D'après les renseignements, à vrai dire peu nombreux, que nous possédons, la spécificité parasitaire semble stricte chez les Vespidés d'Europe. *Vespa austriaca* PANZ. est parasite de *V. rufa* L. ; *V. adulterina* BUYSS. de *V. saxonica* F. ; *V. omissa* BISCH. de *V. silvestris* SCOP. ;

Polistes semenowi MOR. et *sulcifer* ZIMM. de *P. gallicus* L. ; *P. atrimandibularis* ZIMM. de *P. bimaculatus* FOURCR. Mais il peut y avoir une variation géographique ; en Amérique du Nord, *Vespa autriaca* parasite *V. rufa* comme en Europe, mais *V. adulterina* s'attaque à *V. arenaria* F., espèce à vrai dire très voisine de *saxonica*. Au Maroc, *Polistes atrimandibularis* est inféodé à *P. foederatus* KOHL.

Il existe en Europe dix espèces de Psithyres ; certaines semblent attachées à un seul hôte, tandis que d'autres ont été rencontrées dans des nids de divers Bourdons.

Comportement des reines

Le comportement de la reine usurpatrice vis-à-vis de la reine légitime représente le problème central de cette éthologie si particulière.

Chez les *Vespa*, aucune observation directe n'a pu être faite, mais l'on peut cependant assez bien reconstituer les événements. Sur un nid où se trouve déjà une ♀ parasite, il est très rare de trouver aussi la reine légitime. WEYRAUCH a trouvé un tel nid, mais, deux jours plus tard, la ♀ hôte était morte. Il arrive aussi que l'on trouve, dans un nid où trône déjà une usurpatrice, le cadavre de la fondatrice. En tenant compte de ce que nous verrons dans un instant, il paraît évident que, tôt ou tard, et généralement assez vite après son intrusion, la Guêpe parasite tue la reine légitime ; sa structure l'avantage nettement au cours d'un combat et son puissant aiguillon est sans doute l'arme mortelle. WEYRAUCH a une fois trouvé devant un nid infesté les cadavres d'un certain nombre d'ouvrières de l'hôte, ce qui laisse supposer que celles-ci s'étaient fait massacrer en tentant de défendre leur mère. De façon générale, les ouvrières semblent cependant s'accommoder du nouveau régime.

Que se passe-t-il si un nid déjà infesté est envahi par d'autres Guêpes parasites ? J'ai fait une observation qui permet de répondre à cette question. Un nid de *V. silvestris*, découvert aux environs de Lausanne, contenait 13 ouvrières de cette espèce, 3 ♀, dont une mutilée, de l'espèce parasite *omissa* et les cadavres de 6 autres ♀ d'*omissa*, plus ou moins mutilés et plus ou moins desséchés. L'histoire de ce nid peut se reconstituer ainsi : fondé par une ♀ *silvestris*, il a été envahi par une première *omissa*, qui en a pris possession ; puis sont venues encore 8 autres ♀ de l'espèce parasite ; les combats qui se sont déroulés, et où les mandibules ont dû jouer leur rôle, n'en auraient finalement laissé qu'une seule vivante.

Les Polistes parasites sont beaucoup moins agressifs. L'on rencontre fréquemment, même sur des nids qui ont probablement été envahis depuis assez longtemps, les deux reines côte à côte ; cependant, à partir d'un certain moment, on constate que les adultes qui naissent dans ces nids appartiennent tous à l'espèce parasite. Cela suppose, soit l'inhibition de la ponte de l'hôte par une sorte d'« intimidation » ou

par un processus plus physiologique, soit une oophagie différentielle, la reine parasite dévorant les œufs de la reine légitime. Il serait désirable de vérifier ce point en observant en captivité des nids parasités. Rappelons à ce point de vue les intéressantes constatations faites par PARDI et par DELEURANCE (voir en particulier PARDI 1952) sur le comportement réciproque des femelles dans des nids polygynes de *Polistes gallicus*.

En ce qui concerne les Psithyres, les auteurs ne sont pas unanimes dans leurs conclusions, ce qui provient sans doute en partie du fait qu'ils ont étudié des espèces différentes. On peut constater soit des combats mortels entre la ♀ de Psithyre et celle du Bourdon, qui ne tourneraient peut-être pas toujours à l'avantage du premier, soit au contraire une tolérance permettant aux deux reines de vivre plus de deux mois sur le même nid ; mais, dans ce dernier cas, tout comme chez les Polistes la ♀ hôte à partir d'un certain moment n'a plus de descendance. PLATH a noté comment le Psithyre semble parfois s'imposer aux ouvrières en les molestant.

Origine des parasites sociaux

La similitude des caractères morphologiques fondamentaux entre le parasite et l'hôte ne peut résulter que de leur parenté et il est évident que les espèces parasites sont issues des espèces sociales. C'est chez les *Vespa* que nous allons à ce point de vue faire les constatations les plus intéressantes. Les divers représentants de ce genre, sociaux et parasites, forment un ensemble très homogène. Nous avons signalé les particularités qui distinguent les espèces parasites ; mais ce sont là des caractères adaptifs, qui ont pu se réaliser à diverses reprises par évolution parallèle, et ne signifient pas que les 3 *Vespa* parasites sont plus étroitement apparentées entre elles qu'elles ne le sont avec d'autres espèces.

Si l'on veut tenter de reconstituer la phylogénie du genre *Vespa*, il faut prendre en considération d'autres caractères, qui semblent plus fondamentaux. Ainsi, d'après la forme de la tête, l'on peut reconnaître tout d'abord trois groupes, considérés d'ailleurs comme des genres par bien des auteurs. L'étude de l'armature génitale en particulier permet de préciser les parentés et l'on aboutit finalement à un arbre phylétique qui paraît vraisemblable (fig. 3). Il nous montre que, à l'intérieur du genre, l'origine du parasitisme est polyphylétique et probablement assez récente. *V. austriaca* est très proche de *V. rufa* qu'elle parasite et elle en est peut-être issue ; il en est de même de *V. adulterina* vis-à-vis de V. *saxonica*. L'origine de *V. omissa*, parasite de *V. silvestris*, est probablement plus ancienne ; par son armature génitale, l'espèce est plus proche du groupe *norwegica-adulterina* que de son hôte. Quoi qu'il en soit, ces constatations sont très instructives, car elles nous

montrent que, lorsque le parasitisme est d'origine relativement récente, il y a une étroite parenté entre les deux partenaires.

Une telle reconstitution phylétique ne paraît pas possible pour les *Polistes* parasites et les *Psithyrus*.

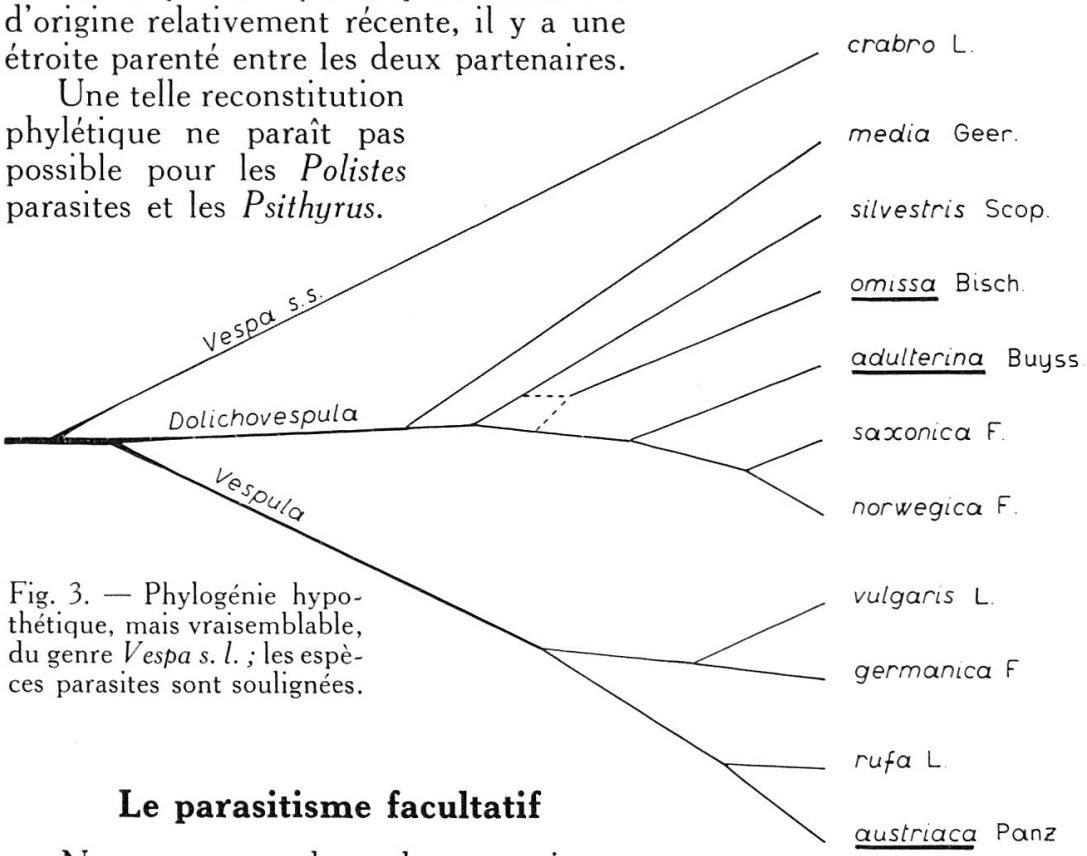


Fig. 3. — Phylogénie hypothétique, mais vraisemblable, du genre *Vespa s. l.* ; les espèces parasites sont soulignées.

Le parasitisme facultatif

Nous pouvons donc dans certains cas tracer avec une grande vraisemblance une ligne phylétique allant d'une forme sociale à une forme parasite. Nous pouvons encore nous demander comment se sont ainsi modifiées les habitudes et la morphologie ; le passage s'est-il fait brusquement ou progressivement ?

On connaît actuellement, chez les Guêpes, les Polistes et les Bourdons, un assez grand nombre de cas de parasitisme facultatif, qui pourraient représenter des étapes vers le parasitisme obligatoire. Cette éthologie particulière est caractérisée par le fait que, dans une même espèce, certaines reines se comportent comme des espèces sociales en fondant elles-mêmes leur nid, tandis que d'autres envahissent un nid déjà en pleine évolution et s'y substituent à la reine légitime. Ces reines parasites donnent naissance à des ouvrières qui remplacent progressivement celles de l'hôte lorsque celles-ci meurent et, finalement, la colonie ne se distingue plus de celles qui sont régulièrement fondées par d'autres femelles de la même espèce. Ce parasitisme est donc non seulement facultatif, mais aussi temporaire (tant qu'il y a des ouvrières de l'hôte, qui travaillent pour l'usurpatrice) ; il suppose une grande plasticité du comportement.

Chez certaines espèces, ce parasitisme facultatif est intraspécifique ; le parasite et l'hôte appartenant à la même espèce, ces cas ne peuvent généralement être mis en évidence que par l'observation continue d'une

colonie. JANET (1903), par exemple, a constaté chez *Vespa crabro* L. la substitution violente de la reine légitime par une reine étrangère de la même espèce, qui a pris possession du nid et a été adoptée par les ouvrières. YOSHIKAWA (1955) a observé un fait analogue chez un *Polistes* japonais et plusieurs cas semblables sont connus chez les Bourdons. D'après SLADEN, la pénétration, dans un nid de *B. terrestris* d'une deuxième reine amènerait un combat à mort.

Le parasitisme facultatif peut aussi être interspécifique et l'on voit alors certaines ♀ d'une espèce pénétrer dans le nid d'une forme voisine et remplacer, parfois après l'avoir tuée, la reine légitime. Ainsi, *Bombus terrestris* peut envahir aussi les nids de l'espèce voisine *lucorum* L. Un comportement de ce genre a été mis en évidence par SAKAGAMI et FUKUSHIMA (1957) chez *Vespa dybowskii* ANDRÉ qui, au Japon, parasite facultativement *V. crabro*. D'après TAYLOR (1929), *V. squamosa* serait peut-être en Amérique un parasite occasionnel.

Si nous comparons le parasitisme de ce type avec le parasitisme obligatoire et permanent que nous avons précédemment étudié (fig. 4), nous constatons qu'il s'en distingue par le fait qu'il est facultatif et temporaire et que les ouvrières du parasite sont conservées. Entre ces deux types pourrait exister le parasitisme obligatoire et temporaire, dans lequel les ♀ d'une espèce auraient définitivement perdu la faculté de créer seules de nouvelles colonies, mais posséderaient encore des

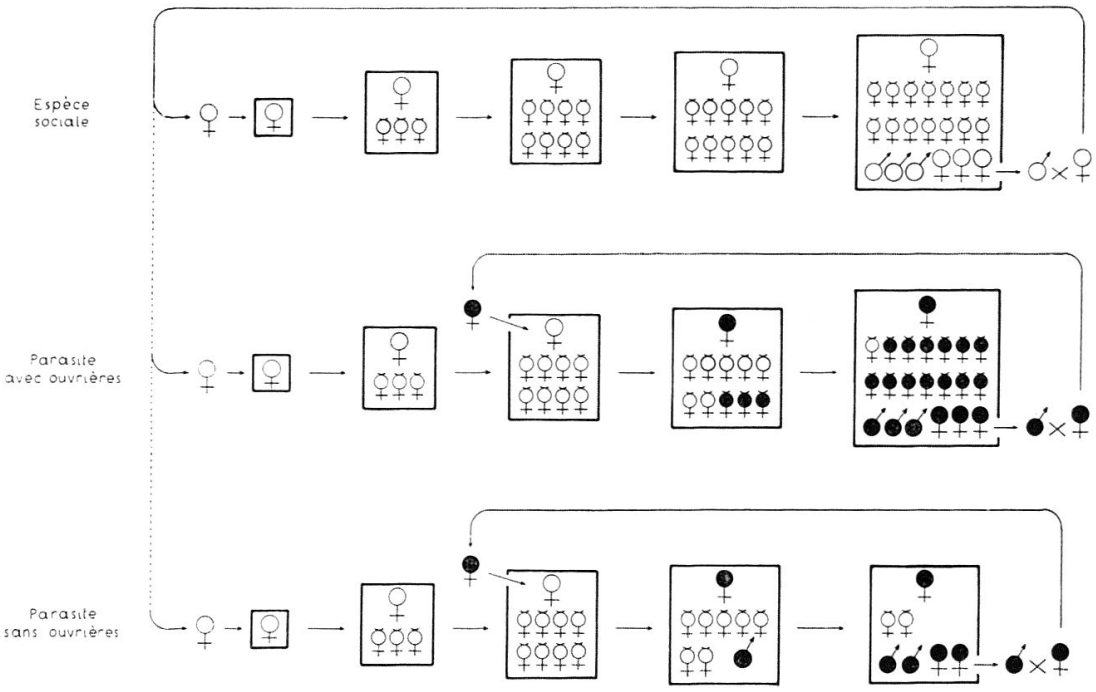


Fig. 4. — Schéma représentant l'évolution annuelle. En haut : chez une espèce sociale (Guêpe, Poliste ou Bourdon) ; au milieu : chez une espèces sociale, envahie par une espèce parasite qui possède ses propres ouvrières (parasitisme temporaire, qui, dans les cas actuellement connus, est facultatif) ; en bas : chez une espèce sociale envahie par une espèce parasite sans ouvrière (parasitisme permanent obligatoire).

ouvrières ; inconnue chez les Guêpes et les Bourdons, cette éthologie existe chez certaines Fourmis.

On peut fort bien supposer une ligne évolutive allant de la vie sociale au parasitisme obligatoire et permanent (sans ouvrières) par l'intermédiaire du parasitisme facultatif et temporaire et du parasitisme obligatoire et temporaire ; une transformation parallèle et progressive des caractères morphologiques assurerait toujours davantage la suprématie du parasite sur l'hôte.

Cette phylogénie est logique, mais restera naturellement toujours hypothétique ; il est fort possible que le parasitisme obligatoire et permanent soit parfois apparu plus brusquement. La très proche parenté du parasite et de l'hôte chez les *Vespa* montre en tout cas que la transformation a dû être relativement rapide.

Faire un pas de plus et nous demander comment une telle évolution peut s'expliquer dans le cadre des théories transformistes, dans celui du néo-darwinisme en particulier, nous conduirait sur un terrain où l'hypothèse jouerait un rôle encore plus grand, et nous nous arrêterons avant d'entreprendre ce voyage !

TRAVAUX CITÉS

DE BEAUMONT, J., 1944. *Les Guêpes (Vespa L. s. l.) de la Suisse.* Bull. Soc. vaudoise Sc. nat., 62, p. 329–362.

— (en collaboration avec R. MATTHEY) 1945. *Observations sur les Polistes parasites de la Suisse.* Ibid., p. 439–454.

— 1956. *Hyménoptères récoltés par une mission suisse au Maroc (1957). Vespinae, Polistinae.* Bull. Soc. Sc. nat. phys. Maroc, 35 (1955), p. 217–221.

BISCHOFF, H., 1931. *Zur Kenntnis der Gattung Pseudovespa.* Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde Berlin (1930), p. 329–346.

HOFFER, E., 1888. *Die Schmarotzerhummeln Steiermarks, Lebensgeschichte und Beschreibung derselben.* Mitt. naturw. Ver. Steierm., 25, p. 82–158.

JANET, C., 1903. *Observations sur les Guêpes.* Paris, Naud, 85 pp.

PARDI, L., 1952. *Dominazione e gerarchia in alcuni Invertebrati.* in : *Structure et physiologie des Sociétés animales.* Colloques intern. C.N.R.S., 34, p. 183–197.

PLATH, O. E., 1922. *Notes on Psithyrus, with records of two new american hosts.* Biol. Bull., 43, p. 23–44.

— 1934. *Bumblebees and their ways.* New York, Macmillan, 201 pp.

SAKAGAMI, S. F. et FUKUSHIMA, K., 1957. *Vespa dybowskii André as a facultative temporary social parasite.* Insect. soc., 4, p. 1–12.

SLADEN, F. W. L., 1912. *The Humble-bee, its life-history and how to domesticate it.* London, Macmillan, 283 pp.

STUMPER, R., 1950. *Etudes myrmécologiques X. La myrmécobiose.* Bull. Soc. Natural. Luxemb., N. S., n° 44, p. 1–14.

— 1950. *Les associations complexes des Fourmis. Commensalisme, symbiose et parasitisme.* Bull. biol. Fr. Belg., 84, p. 376-399.

TAYLOR, L. H., 1939. *Observations on social parasitism in the genus Vespula Thomson.* Ann. ent. Soc. Amer., 32, p. 304–315.

WEYRAUCH, W., 1937. *Zur Systematik und Biologie der Kukukswespen, Pseudovespa, Pseudovespula und Pseudopolistes.* Zool. Jahrb. (Syst.), 70, p. 243–290.

— 1938. *Nachtrag zu meiner Arbeit über Pseudovespinen und Pseudopolistinen.* Zool. Anz., 121, p. 33–37.

YOSHIKAWA, K., 1955. *A polistine colony usurped by a foreign queen. Ecological studies of Polistes wasps II.* Insect. soc., 2, p. 255–260.

ZIKAN, J. F., 1949. *O gênero Mischocyttarus Saussure (Hym. Vespidae) com a descrição de 82 especies novas.* Bol. Parq. nacion. Itatiáia, 1, p. 1–251.