

Contribution à l'étude éthologique de la grande Scolie à front jaune *Megascolia maculata flavifrons* (F., 1775) (Hymenoptera, Scoliidae) en France méditerranéenne

par Nicolas VEREECKEN* et Jacques CARRIERE**

Résumé

Les Scolies sont des insectes univoltins et xéro-thermophiles à tendance tropicale ou sub-tropicale (Osten, 2000) et sont qualifiées de parasitoïdes *idiobiontes*, ce vocable désignant une stratégie reproductive primitive, développée par certains Hyménoptères solitaires et ectoparasitoïdes. Les larves de Coléoptères lamellicornes constituent l'invariable et exclusive ressource alimentaire des larvules néonates des Scoliidae, et ce sur toute leur aire de distribution, à quelques rares exceptions près. Hyménoptère prédateur et fouisseur, la « grande Scolie à front jaune », *Megascolia maculata* (Drury, 1773), étudiée déjà par Passerini (1840), Fabre (1891) et Berland (1925), est bien connue des naturalistes qui parcourent les milieux à végétation clairsemée du Bassin méditerranéen. Au cours de cette étude, les auteurs se sont penchés sur un aspect du cycle biologique de *M. maculata* qui n'avait plus été abordé avec précision depuis Passerini (1840) et Fabre (1891), à savoir le comportement des femelles gravides lorsqu'elles sont en présence d'une larve-hôte de Coléoptère. Les larves de Coléoptère choisies pour réaliser cette étude sont celles d'*Oryctes nasicornis laevigatus* Heer, connues pour constituer une proie de choix pour *M. maculata* en France méditerranéenne.

Mots-clés : Ethologie, *Megascolia maculata flavifrons*, *Oryctes nasicornis laevigatus*, paralysie.

Introduction

Les Scolies appartiennent aux Scoliidae, une petite famille d'Hyménoptères Aculéates solitaires et cosmopolites. L'ancienne super-famille des Scolioidea (Brothers & Carpenter, 1993) regroupait d'autres familles d'Hyménoptères Aculéates solitaires aux mœurs semblables à celles des Scoliidae. Les Tiphidae, par exemple, regroupent des guêpes solitaires dont la piqûre inoculante entraîne chez leur proie une paralysie temporaire, contrairement à ce qui fut déjà observé chez la plupart des Scoliidae (Williams, 1990). Les Scolies sont des insectes univoltins et xéro-thermophiles à tendance tropicale ou sub-tropicale (Osten, 2000) et sont qualifiées de parasitoïdes

* Faculté universitaire des Sciences agronomiques, Unité de Zoologie générale et appliquée (Prof. E. Haubruge), B-5030 Gembloux (Belgique).

e-mail : nicovereecken@hotmail.com

** Avenue Jean Constans 66, F-34500 Béziers (France).

idiobiontes, ce vocable désignant une stratégie reproductive primitive, développée par certains Hyménoptères solitaires et ectoparasitoïdes. Cette stratégie consiste en une relativement faible production d'œufs et en la recherche d'une larve-hôte, généralement enfouie dans un substrat quelconque, que la femelle paralyse à l'aide de son aiguillon. Suite à la paralysie, la larve-hôte n'est plus capable de se développer ou de se mouvoir (Strand, 2002). Les œufs pondus sur la larve-hôte paralysée par la femelle sont riches en vitellus, ce qui autorise le développement de l'embryon vers les premiers stades larvaires en s'affranchissant de la biologie et du métabolisme de la larve pédotrophique. La recherche de l'hôte occupe la majeure partie du temps des femelles gravides, cette activité leur demandant une quantité d'énergie considérable et nécessitant également une exploration minutieuse des premières couches du sol (Godfray, 1994).

Le développement hypogé des larves de Scoliidæ s'effectue, comme chez les Tiphidae, aux dépens des larves de Coléoptères lamellicornes (Bellmann, 1999 ; Clausen, 1940). Ces dernières constituent l'invariable et exclusive ressource alimentaire des larvules néonates des Scoliidæ, et ce sur toute leur aire de distribution, à quelques rares exceptions près : certaines observations rapportent en effet que des Coléoptères Curculionidae du genre *Rhynchophorus* seraient occasionnellement visés lors de la recherche de proies par les femelles (Clausen, 1940).

Il est généralement admis que les femelles de Scoliidæ ne construisent pas de nid, se contentant de rechercher leurs proies dans le sol, le terreau ou le bois en décomposition, de les paralyser sur place et de pondre leur œuf sur la proie *in situ* (Hamon, 1994).

Si elles ne construisent pas de nid *sensu stricto*, les femelles n'en demeurent pas moins d'excellentes architectes d'intérieur : pour la construction de la loge nymphale, il semble que les femelles imprègnent des particules de substrat de leurs sécrétions salivaires (Hamon & Soulie, 1994), obtenant de cette manière une pâte malléable qu'elles rassemblent ensuite tout autour de la larve de Coléoptère.

Bien que la paralysie de la larve-hôte de Coléoptère par la femelle ait toujours lieu immédiatement, l'oviposition peut se trouver différée en fonction de l'homogénéité, mais aussi de la qualité du substrat et des conditions microclimatiques. La femelle s'en tient à rechercher un substrat propice au développement de sa progéniture et garantissant une bonne homogénéité des caractéristiques environnementales : les conditions locales n'étant pas constamment adéquates pour le futur développement larvaire, il arrive que les femelles paralysent des vers blancs sans y déposer un quelconque œuf (Williams, 1990).

Il a également été observé que certaines femelles vont jusqu'à déplacer leur proie à l'air libre, pour les enfouir ensuite dans le sol à quelques pas de l'endroit où elles avaient été découvertes (Hamon & Soulie, 1994) ; le nouveau logis permettant de maximiser les chances de bon développement de la larvule.

L'une des plus grandes guêpes d'Europe, la *Megascolia maculata* (Drury, 1773), facilement identifiable par son corps trapu, ses deux bandes jaunes abdominales divisées en deux taches, et par ses pattes robustes et épineuses, est citée de la France méditerranéenne. On distingue communément deux sous-espèces sur le territoire européen : la sous-espèce nominale à pilosité rousse et la sous-espèce *flavifrons* à

pilosité noire (Osten, 2000), qui fait l'objet de cette étude. Hyménoptère prédateur et fouisseur, la « grande Scolie à front jaune », étudiée déjà par Passerini (1840), Fabre (1891) et Berland (1925), est bien connue des naturalistes qui parcourent les milieux à végétation clairsemée du Bassin méditerranéen. C'est dans ces biotopes xérotthermiques, où poussent et fleurissent des Astéracées aux tons bleus violacés, que la probabilité d'observer *M. maculata* en activité est la plus élevée.

Il demeure difficile de dresser un inventaire des larves-hôtes des Scolies, du reste variable selon les biotopes prospectés. Dans le cas qui nous préoccupe, le développement hypogé des larvules de la *M. maculata* s'effectue aux dépens de larves de Coléoptères, principalement de Scarabaeoidea (Bellmann, 1999). Si la proie de choix des femelles de *M. maculata* est incontestablement représentée par la corpulente larve d'*Oryctes nasicornis laevigatus* Heer en région littorale méditerranéenne, d'autres vers blancs appartenant aux Dynastidae, Melolonthidae, Rutelidae et Cetonidae semblent également convenir. Ceci expliquerait les différences morphométriques parfois importantes constatées entre les individus des deux sexes d'une même population (Williams, 1990) (Fig.1). En guise de synthèse des observations personnelles et des données disponibles dans la littérature pour la région prospectée, le Tableau 1 résume le spectre d'hôtes (connus ou supposés) des Scolies citées du territoire français. Nous tenons à préciser que ce tableau est réalisé à titre informatif et que nous sommes conscients de la difficulté d'établir avec certitude une telle synthèse, la détermination des proies jusqu'au niveau spécifique étant souvent aléatoire.

Au cours de cette étude, les auteurs se sont penchés sur un aspect du cycle biologique de *M. maculata* qui n'avait plus été abordé avec précision depuis Passerini (1840) et Fabre (1891), à savoir le comportement des femelles gravides lorsqu'elles sont en présence d'une larve-hôte de Coléoptère. Les larves de Coléoptère choisies pour réaliser cette étude sont celles d'*Oryctes nasicornis laevigatus* Heer, connues pour constituer une proie de choix pour *M. maculata* en France méditerranéenne.

Matériel et méthode

A l'époque des expérimentations sur les scènes de paralysie, l'un d'entre nous (J.C.) disposait d'un lot confortable de larves d'*Oryctes nasicornis laevigatus* Heer de dernier stade, provenant du cordon dunaire de Portiragnes-plage (France, Hérault).

A noter que les clichés ont été réalisés à une dizaine de centimètres des organismes photographiés et que le déclenchement du flash n'a pas suscité la fuite des Hyménoptères, trop affairés à leur besogne. La mise au point de l'objectif macro a pu être effectuée pour toute la séquence de photographies sans précipitation aucune et en tenant compte des mouvements incessants tant de la *Megascolia* que de la larve d'*Oryctes*. Une fois la scène de paralysie terminée, les femelles ont été facilement récupérées.

Les clichés des figures 8 et 9 ont été réalisés dans le but d'illustrer la différence de taille entre une larve d'*Oryctes nasicornis* (deuxième stade larvaire) et la femelle de *Megascolia maculata flavifrons* (Fig. 8) et également dans le but de préciser la zone précise du corps de la larve-hôte ciblée par les piqûres inoculantes de la Scolie (Fig. 9). Les clichés des figures 8 et 9 ont été réalisés suite à la découverte d'une population

abondante d'*Oryctes* (environ 150 individus) dans un tas de compost d'un Institut Horticole de la commune de Ghlin, en région montoise (Belgique). Quelques individus ont été prélevés dans ce site qui nous a été indiqué par MM. A. et D. Michez, dans le but d'en réaliser un élevage pour poursuivre les expérimentations sur les paralysies.

Hyménoptères Scoliidae	Noms vernaculaires	Coléoptère(s) hôte(s)
<i>Megascolia maculata</i> (Drury, 1773) (comprenant en France les « sous-espèces » <i>flavifrons</i> (F., 1775) et <i>maculata</i> (Drury, 1773))	La Scolie des jardins La grande Scolie à front jaune La Scolie hémorrhoidale (pour la « sous-espèce » nominale)	<i>Oryctes nasicornis laevigatus</i> Heer <i>Lucanus cervus</i> L. <i>Polyphylla fullo</i> L. <i>Anoxia villosa</i> F.
<i>Megascolia bidens</i> (L.)		<i>Oryctes nasicornis laevigatus</i> Heer <i>Lucanus cervus</i> L. <i>Polyphylla fullo</i> L. <i>Phyllognatus excavatus</i> Forster
<i>Scolia hirta unifasciata</i> (Cyrillo, 1787)	La Scolie à une bande	Données inconnues
<i>Scolia hortorum noveli</i> Hamon, 1992		Données inconnues
<i>Scolia hortorum mendica</i> Klug, 1832		Données inconnues
<i>Scolia sexmaculata sexmaculata</i> (O.F.Müller, 1766)	La Scolie à six taches	<i>Tropinota</i> sp. <i>Oxythyrea funesta</i> Poda <i>Anisoplia agricola</i> Poda <i>Anomala ausonia</i> Erichson
<i>Scolia galbula</i> (Pallas, 1771)		Données inconnues
<i>Scolia fuciformis</i> (Scopoli, 1786)		Données inconnues
<i>Scolia hirta hirta</i> (Schrank, 1781)	La Scolie à deux bandes	<i>Cetonia aurata</i> L. <i>Cetonia floricola</i> Herbst (= <i>Cetonia cuprea</i> F.) <i>Cetonia aeruginosa</i> (Drury) <i>Potosia</i> sp. <i>Netocia</i> sp. <i>Rhizotrogus</i> sp.
<i>Colpa quinquecinta</i> (Fabricius, 1793)		Donnés inconnues
<i>Colpa sexmaculata</i> (Fabricius, 1782)	La Scolie interrompue	<i>Anoxia australis</i> Schönheer <i>Anoxia villosa</i> F.

Tableau 1 : Synopsis du spectre d'hôtes des douze taxons de Scoliidae présents sur le territoire français

La figure 8 fut réalisée à titre essentiellement comparatif et informatif et met en scène la sous-espèce belge nominale d'*Oryctes nasicornis* (L.), dont l'aire de distribution n'atteint jamais celle des deux sous-espèces de *Megascolia maculata* (Drury, 1773) en conditions naturelles. La faible différence de taille entre les larves des sous-espèces belge et franco-méditerranéenne justifie cependant la présence de ces clichés.

Le matériel utilisé lors de cette séance de photographies était composé d'un appareil Nikon F-70 muni d'un objectif macro AF Micro Nikkor 60mm 1:2,8D et d'un flash annulaire de type Sunpack Auto DX 8R Thyristor.



Figure 1 : Illustration du dimorphisme sexuel entre le mâle (à gauche, capture de La Redoute-plage, France, Hérault, du 21.v.1989) et la femelle (à droite, capture de Saint-Thibéry, France, Hérault, 24.vi.1989) de *Magascolia m. flavifrons* (F., 1775). Les deux photographies ont été réalisées au même rapport d'agrandissement (Clichés : J. Carrière).

Résultats : Détail du comportement des femelles gravides de *Megascolia maculata flavifrons* (F., 1775) lors de la paralysie de la larve-hôte du Coléoptère lamellicorne *Oryctes nasicornis laevigatus* Heer

Les femelles de *M. maculata flavifrons* utilisées furent capturées à Saint-Thibéry (France, Hérault) et mises en contact avec les larves de Coléoptères, d'abord sous une cloche de verre, et ensuite à l'air libre. L'attaque des femelles fut immédiate et la paralysie intervint après un temps variable, de 3 à 5 minutes selon la résistance des différentes larves exposées. Lors des observations de cette confrontation, pas une seule larve d'*Oryctes* n'a pu éviter l'attaque : toutes ont été paralysées de façon définitive. La présence dans cet article de la séquence photographique s'impose afin de confirmer les difficultés rencontrées par la femelle de *M. m. flavifrons* à atteindre les ganglions nerveux. Les photographies ont été réalisées avec un angle constant : les contorsions de la larve de Coléoptère témoignent d'une nette réaction de défense suite aux assauts répétés de la Scolie.

La larve de l'*Oryctes* adopte une posture de défense dès sa mise en contact avec la femelle de l'Hyménoptère. Chevauchée par la Scolie, la larve se recourbe en tore, cette conformation lui assurant une meilleure protection de sa face ventrale, où se concentrent les ganglions nerveux (Figure 2 de la planche photographique). A chaque mouvement ou assaut de la Scolie, le ver blanc se contracte et se recroqueville davantage. Pour perturber l'*Oryctes* et pour le faire changer de position, la Scolie pratique des morsures mandibulaires dans l'épais tégument adipeux du ver blanc sans toutefois le perforer (Figure 2).

Planche 1. (Fig. 2 à 7, de gauche à droite et de haut en bas) Illustrations de la séquence de paralysie de la larve d'*Oryctes nasicornis laevigatus* Heer par la femelle de *Megascolia maculata flavifrons* (F., 1775)



Planche 2 (Figs. 8 à 10)



Figure 8 : Illustration de la taille relative des deux protagonistes



Figure 9 : Zone de la face ventrale de la larve du Coléoptère visée par la Scolie

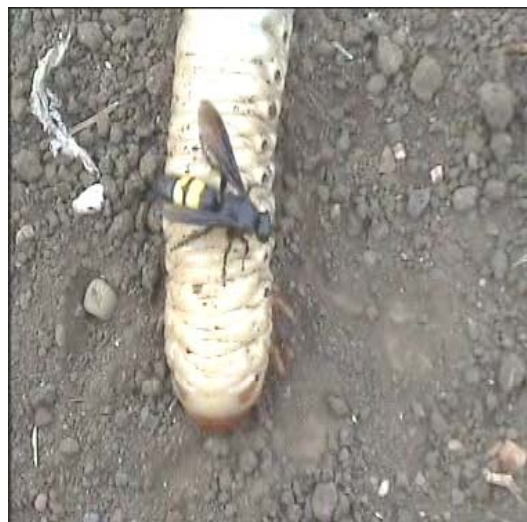


Figure 10 : Rencontre entre une femelle de *Scolia hirta hirta* et la larve d'*Oryctes nasicornis*. La Scolie à deux bandes ne s'est montrée que très faiblement sensible à la présence de la larve du Coléoptère et, après un chevauchement qui dura quelques secondes, elle prit la fuite sans amorcer aucune tentative d'attaque ou de paralysie. Cette confrontation a été organisée au lieu-dit du Mont Ramus, entre les communes de Bessan et de Saint-Thibéry (France, Hérault) le 14.vii.2003.

Par la suite (Figures 3 à 5), la Scolie pratique des piqûres sèches non-inoculantes, au même titre que les Viperidae. Une étude récente de l'envenimation de leurs proies par morsures (Chauvard, 1995) rapporte qu'environ 30% des morsures sont de nature non-inoculante. Chez les Viperidae comme chez les Scolies, ces piqûres « sèches » ont pour but principal de provoquer chez la proie un réflexe moteur, de manière à la déloger d'une position de défense ou à la calmer pour la rendre moins résistante. La Scolie dispose donc de deux techniques pour provoquer un réflexe moteur chez sa proie : les morsures mandibulaires d'une part et les piqûres sèches non-inoculantes d'autre part.

Au bout de quelques instants, l'Hyménoptère pratique une séquence de piqûres préparatoires inoculantes, notamment au niveau de la poche rectale ou de la face ventrale, afin de limiter progressivement l'ardeur défensive du ver blanc. Lorsque l'*Oryctes* se détend et arrête ses contorsions, s'offre à la Scolie l'occasion de sortir son aiguillon et d'infliger à sa proie une piqûre, qu'on nommera ici « piqûre définitive », qui mènera à la paralysie complète et irréversible (Figures 6 et 7).

L'assaut final de la Scolie cible plus particulièrement la zone de la face ventrale comprise entre les deuxième et troisième paires de pattes de la larve de Coléoptère (Figure 8). Chez la plupart des espèces, l'œuf semble être placé perpendiculairement sur la ligne médiane de la face ventrale, au niveau du 3^e ou du 4^e sternite abdominal (Clausen, 1940).

Aucune ponte n'a été observée à l'issue de la paralysie totale et irréversible de la larve d'*Oryctes*. Plusieurs hypothèses sont susceptibles d'apporter une explication à ce phénomène : selon toute vraisemblance, la ponte n'a pas eu lieu parce que les conditions environnementales ne s'y prêtaient pas ou parce que la Scolie répond à la présence d'une larve d'*Oryctes* par la manifestation évidente de son instinct de tueur (dans ce cas, la période de ponte aurait déjà pris fin, et la femelle aurait adopté un comportement floricole).

Conclusions et perspectives

Comme nous avons pu le constater, la relation liant les Scolies aux larves-hôtes de Coléoptères lamellicornes ne se limite pas à certains taxons, l'instinct des Hyménoptères pouvant être dévié.

La spécificité du mode opératoire de la paralysie et de l'oviposition des Scolidae est doublement liée à l'anatomie de leurs proies et au régime alimentaire de leurs larves. S'il semble *a priori* évident qu'il existe des variations comportementales de paralysie et d'oviposition entre les différentes espèces de Scolidae, il n'en demeure pas moins qu'il existe également une variabilité comportementale entre les individus appartenant à une même espèce (Williams, 1990). Ces affirmations corroborent les observations réalisées par Clausen (1940), qui, en fonction de l'espèce de Scolie considérée, mit en évidence la différence de position relative des œufs déposés sur les larves pédotrophiques de Coléoptères. Il n'existe cependant à ce jour aucun rapport d'observations en conditions naturelles qui puisse confirmer ces hypothèses chez les Scolies françaises.

Bien que la période de l'année pendant laquelle furent réalisées les observations comportementales de la *M. maculata* coïncide parfaitement avec la période pendant laquelle se déroule l'oviposition dans la nature, il semble important de préciser que les Scolies que l'on voit évoluer de juillet à septembre acquièrent progressivement une tendance floricole : la ponte a alors déjà eu lieu, comme en attestent les pelotes de terre incrustées dans les épines des pattes postérieures et médianes. De même, les amas de pollen emmêlés dans les poils abdominaux ou thoraciques et les déchirures visibles sur le bord des ailes constituent d'autres arguments en faveur d'une copulation, à terre, dès l'émergence (observation personnelle).

Fabre et Ferton ont longtemps émis des avis divergents quant au nombre de piqûres infligées par la Scolie à la larve-hôte : il semble important de relativiser le débat et de signaler le fait que le nombre de coups de dard infligés (avec ou sans décharge de venin) dépend de l'état de défense, de vigueur, de santé de la larve de Coléoptère lamellicorne, c'est-à-dire de son aptitude à résister aux assauts répétés de la Scolie. Il nous semble donc hasardeux d'attribuer à chaque Scolie un nombre déterminé d'assauts lors de l'attaque de leur larve-hôte de Coléoptère.

Abstract

Contribution to the ethological study of the French scoliid wasp (scarab-hunter wasp) *Megascolia maculata flavifrons* (F., 1775) (Hymenoptera, Scoliidae) in the French Mediterranean area

Scoliid wasps are solitary and cosmopolitan Hymenoptera Aculeata belonging to the little family Scoliidae. One of Europe's largest wasps, *Megascolia maculata* (Drury, 1773), is well-known for frequenting the Mediterranean basin's vegetation. This eco-ethological study carried out in southern France on the scoliid wasp *M. maculata* has allowed the authors to get some more data concerning one particular aspect of the *Megascolia maculata flavifrons* (F., 1775) life cycle, as to know the way this Scoliid wasp is paralyzing its host, a scarab beetle larvae (namely *Oryctes nasicornis laevigatus* Heer). This part of the Scoliid wasp life cycle hasn't been investigated with precision since Passerini's (1840) and Fabre's (1891) experiments. The different steps leading to the complete paralyzing of their prey are detailed and illustrated in this paper. Finally, a synthetic table has been created, showing the known (or supposed) white grubs hosts for every French scoliid wasp.

Key-words : Scoliid wasp, *Megascolia maculata flavifrons*, *Oryctes nasicornis laevigatus*, ethology, paralysis.

Remerciements

Nous tenons à remercier M. A. Foucart (CIRAD Montpellier) pour son accueil amical et sa sympathie, ainsi que pour les spécimens français et brésiliens qu'il a eu la gentillesse de nous faire parvenir. De même, nous tenons à faire part de notre gratitude envers MM. A. et D. Michez pour nous avoir indiqué la localisation d'un site de la commune de Ghlin (région montoise, Belgique) où abondaient les larves d'*Oryctes nasicornis nasicornis*.

Nous tenons également à remercier le Pr. C. Gaspar, qui dirigeait l'Unité de Zoologie générale et appliquée de la F.u.S.a.Gx. (Gembloux, Belgique), pour nous avoir autorisé l'accès à son service et au conservatoire entomologique.

Enfin, pour leur disponibilité, leurs conseils avisés et la relecture des manuscrits, nous tenons à manifester toute notre reconnaissance envers le Dr. S. Patiny (F.u.S.a.Gx, Gembloux, Belgique), le Dr. Y. Barbier, D. Michez (U.M.H.-Mons, Belgique), P. Servigne, N. Pieret, ainsi que tous les membres de l'Unité de Zoologie générale et appliquée de la F.u.S.a.Gx. (Gembloux, Belgique).

Bibliographie

- BELLMANN, H., 1999.- *Guide des abeilles, bourdons, guêpes et fourmis d'Europe*. Ed. Delachaux et Niestlé, Lausanne, 336 pp.
- BROTHERS, D.J. & CARPENTER, J.M., 1993.- Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea. *Journal of Hymenopteran Research*, **2** : 227-304.
- CARRIERE, J., 1979.- La récolte de larves d'*Oryctes nasicornis* (L.) sur le littoral méditerranéen. *Bulletin des Sciences Naturelles*, **21** : p. 5.
- CARRIERE, J., 1985.- Les scolies de Saint-Martin-de-Crau (Bouches-du-Rhône) (Quelques réflexions à propos de *Scolia flavifrons* F.). *Bulletin des Sciences Naturelles*, **47** : p. 20.
- CARRIERE, J., 1990.- Quelques notes étho-écologiques sur *Megascolia flavifrons* (F. 1775) en Languedoc (Hymenoptera, Scoliidæ) – *Bulletin des Sciences Naturelles*, **65** : 16-18.
- CHAUVARD, S., 1995.- Combattre les venins (Reptiles). *Impact médecin Hebdo*, **284** (9 juin 1995) : p. 19.
- CLAUSEN, C.P., 1940.- Entomophagous insects (1st Edition) – *McGraw-Hill Publ. in the Zoological Sciences* : pp. 293; 302-307; 548-557.
- FABRE, J.-H., 1891.- *Souvenirs entomologiques* (Troisième série) (Scolies pp. 1-69) - Ed. Ch. Delagrave, Paris, 434 pp.
- GODFRAY, H.C.J., 1994.- *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton : Princeton University Press.
- HAMON, J. & SOULIE, E., 1994.- Transport d'une proie par *Scolia sexmaculata* (O.F. Muller, 1766) (Hymenoptera: Scoliidæ). *L'Entomologiste*, **4** : 251-252.
- OSTEN, T., 2000.- Die Scoliidæ des Mittelmeer-Gebietes und angrenzender Regionen (Hymenoptera), Ein Bestimmungsschlüssel. *Linzer biologische Beiträge*, **32(2)** : 537-593.
- STRAND, M.R., 2002.- The interactions between larval stages parasitoid and their hosts. In : E.E. Lewis, J.F. Campbell and M.V.K. Sukhdeo (eds) *The Behavioral Ecology of Parasites*, *CAB International* : pp. 129-152.
- WILLIAMS, J. R., 1990.- Observations on Mauritian Scoliidæ/Tiphiidæ, April 1989-March 1990. *Mauritian Sugar Industry Research Institute*, 30 pp. (rapport non publié)