

PREMIERES OBSERVATIONS SUR LE CARACTERE SOCIAL D'*Evyllaeus albipes* F. (HYMENOPERA, HALICTINAE)

C. PLATEAUX-QUENU

Laboratoire d'Evolution, 105 Bd. Raspail, 75006 Paris, France

Résumé :

E. albipes, dont la biologie est pratiquement inconnue, a été élevée au laboratoire.

Les fondatrices creusent des nids constitués, au printemps, d'un rayon de quelques cellules d'où sortent des mâles et des ouvrières, en été, d'un groupe de cellules plus important produisant des mâles et de futures fondatrices. Ces rayons de cellules sont toujours entourés d'une cavité. L'espèce présente donc, habituellement, deux couvées annuelles distinctes.

Certaines fondatrices s'associent en nids polygynes où s'instaure une hiérarchie, la plus grande femelle devenant la pondeuse principale. Les auxiliaires récoltent du pollen de façon continue, sans interruption, puis sont aidées dans cette tâche par les ouvrières au fur et à mesure de leur émergence. Une société digyne mixte s'est constituée spontanément avec une reine *calceatus* et une auxiliaire *albipes*.

Les femelles, fondatrices et ouvrières, présentent un polymorphisme continu avec un large chevauchement de taille. Les ouvrières s'accouplent. Les mâles sont nombreux dans la couvée de printemps (>50%).

Cette espèce est eusociale. Un caractère important est la réouverture des cellules à couvain fermées sitôt la ponte: *E. albipes* partage cette particularité avec seulement cinq autres espèces eusociales d'*Evyllaeus*.

Mots clés :

Caste, couvée, cycle annuel, *Evyllaeus albipes*, *E. calceatus*, Halictinae, monogynie, nid mixte, niveau social, polygynie, polymorphisme.

Summary :

First observations on the social character of *Evyllaeus albipes* (F.) (Hym., Halictinae).

E. albipes is closely related to the social *E. calceatus* but hitherto its biology has not been studied. We reared the species in the laboratory. In spring, the foundresses dig burrows, provision a small cluster of cells, then close the entrances of their nests. Males and workers emerge soon after and the latter provision a larger brood comb in summer. Both combs are surrounded by a cavity. Males and future foundresses emerge from the summer brood. The species has two broods a year and is eusocial.

The workers of *albipes* are significantly smaller than the foundresses but the size variation is continuous with a large caste overlap. Males are numerous in the first brood (> 50%) and the workers mate.

Some foundresses establish polygynous nests in which a hierarchy soon appears, the larger female becoming the principal egg layer. In these polygynous nests, and even in the digynous ones, the auxiliaries (or auxiliary) are active continuously from spring until summer when they forage simultaneously with the newly emerged workers. In these nests provisioning occurs non-stop from spring until late summer.

An example of a mixed, digynous nest is described, a foundress *calceatus* being associated, in spring, with a foundress *albipes* taking the part of an auxiliary; the brood was produced uninterruptedly, as described above. A few *calceatus* workers emerged (along with numerous males) and soon started collecting pollen together with the *albipes* auxiliary.

Using the characteristics given by PACKER and KNERER (1985), the social level of the species is estimated and compared with that of *calceatus*. One feature deserves emphasis: the reopening of brood cells soon after egg-laying and during larval feeding, a trait known for only five other eusocial *Evylaeus* species so far.

Key words :

Annual cycle, brood, caste, *Evylaeus albipes*, *E. calceatus*, Halictinae, mixed nest, monogyny, polygyny, polymorphism, social level.

INTRODUCTION

Evylaeus albipes est une espèce trans-paléarctique (EBMER 1988), assez commune en France quoique nettement moins abondante que sa proche parente, *E. calceatus*. Elle diffère de celle-ci par la taille, un peu plus réduite, et la forme de la tête, plus longue et étroite.

On sait fort peu de choses sur la biologie de cette espèce. En 1968, KNERER signale qu'elle ne comporte qu'une seule génération par an, ce qui semble désigner une espèce solitaire; mais en 1980, le même auteur mentionne les ouvrières de cette espèce, peu différentes des reines et le taux élevé, dépassant souvent 50%, de mâles dans la première couvée; ces ouvrières n'étaient pas connues auparavant.

J'élève au laboratoire, depuis de nombreuses années, *E. calceatus*. J'ai entrepris l'étude d'*E. albipes* afin de comparer la biologie et le comportement social de ces espèces voisines.

MATERIEL ET METHODES

En Dordogne, *E. albipes* apparaît au début d'avril un peu plus tardivement qu'*E. calceatus*, mais les deux espèces volent simultanément. Des fondatrices de Dordogne et de la région parisienne, capturées lors de leurs premières sorties, ont été engagées en avril. Une seule fondatrice provenait du Pas-de Calais: capturée à l'automne 1987, elle a passé près de huit mois au réfrigérateur avant d'être introduite en cage au printemps 1988 (nid 27-1, voir plus bas).

Les conditions d'élevage sont les mêmes que pour *E. calceatus*: cages d'un volume d'un mètre cube; éléments de 37 cm de long, 15 cm de

large, 7 mm d'épaisseur, remplis de terre destinée à la nidification, flanqués de parois vitrées; irrigation de la terre assurée par des cordons en nylon trempant dans l'eau par leurs extrémités libres; fleurs fraîches ou artificielles saupoudrées de pollen (*Cedrus atlanticus* et *Cirsium eriophorum*); abreuvoirs contenant du miel dilué; éclairage assuré par des tubes néon de 18 W et des ampoules halogènes de 150 W placés au-dessus du plafond, vitré, de la cage; photopériode conforme à celle de la nature (PLATEAUX-QUENU 1985).

RESULTATS

Ces premières observations m'ont permis de découvrir le cycle annuel de l'espèce et d'en préciser le caractère social.

A. Monogynie.

E. albipes creuse, au printemps, un nid qui ressemble beaucoup à celui de *calceatus*: dans un conduit subvertical se jette un court conduit latéral menant à un rayon de cellules entourées d'une cavité. Le procédé de construction des cellules, un peu plus courtes et plus minces que celles de *calceatus*, est le même que chez cette dernière espèce: la première cellule, ou les cellules constituant un rayon, quel que soit leur nombre, sont entourées d'une voûte complète, agrandie à chaque addition de nouvelle cellule (PLATEAUX-QUENU 1973).

A l'éclosion de la première couvée, le rayon de printemps et la voûte qui l'entoure sont remplis de terre et un nouveau rayon apparaît, plus en profondeur, constitué de cellules plus nombreuses; le nid d'été.

Le nid de printemps comporte de 3 à 12 cellules, renfermant des mâles plus des ouvrières. La fondatrice en complète une, au plus, chaque jour puis ferme l'entrée de son nid. Environ un mois après le creusement de la première cellule, le nid s'ouvre à nouveau et l'approvisionnement d'été en pollen commence rapidement, inauguré, généralement par les ouvrières, parfois aussi par la fondatrice qui cède ce rôle aux ouvrières dès leur entrée en activité; ce nid d'été produira les sexués.

- Exemple 1: nid 20-1. Fondatrice capturée à Thiais (région parisienne) le 30-4-84. Nid creusé le 4-5, approvisionné en pollen du 14-5 au 1-6 (9 cellules), fermé le 2-6, rouvert le 25-6, réapprovisionné par la fondatrice le 2-7 puis uniquement par sa fille à partir du 7-7, retiré de la cage et examiné le 17-7 (fig. 1, gauche): reine à ovaires développés = pondreuse, fille = ouvrière.

- Exemple 2: nid 62b1. Fondatrice capturée à La Mouthe (Dordogne) le 10-4-86. Nid creusé le 14-4, approvisionné en pollen du 29-4 au 10-5 (7 cellules), fermé le 12-5, rouvert le 5-6, réapprovisionné par l'ouvrière 1 le 5-6, les ouvrières 1+2 le 15-6, les ouvrières 1+2+3 le 29-6, retiré de la cage et examiné le 19-7 (fig. 1, droite): reine = pondreuse, filles = ouvrières, ordre d'émergence du début de la seconde couvée: 10 ♂, 1 ♀, 2 ♂, 1 ♀, 1 ♂, 1 ♀, 2 ♂, 7 ♀, 1 ♂, 5 ♀, 2 ♂...

On observe, dans ce nid de seconde couvée, la protérandrie. De plus, une différence très hautement significative ($p = 0,001$) sépare la moyenne des poids nymphaux des femelles ($M = 31,91$ mg, $n = 16$) de celle des mâles ($M = 23,62$ mg, $n = 8$).

- Exemple 3:
nid 27-1. Fondatrice
capturée à Audresselles (Pas-
de-Calais) le 3-9-
87, mise au réfrige-
rateur, à environ
7° C, du 9-9-87 au
28-4-88, puis en-
cagée le 28-4. Nid
creusé le 1-5, ap-
provisionné en
pollen du 8 au 25-
5 (12 cellules),
fermé le 26-5,
ouvert le 3-6,
réapprovisionné
par la fondatrice
les 5 et 7-6 puis
par les ouvrières
à partir du 8-6,
retiré de cage et
examiné le 16-7
(fig. 2).

Dans cet exemple, il convient de remarquer:

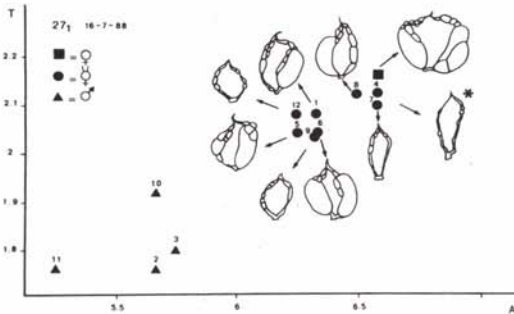


Fig.2.- Taille relative, en millimètres (A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête) de la population de la société estivale 27-1; développement ovarien des femelles. Les chiffres 1, 2, 3... indiquent l'ordre d'apparition des individus de première couvée. L'ouvrière 4* a quitté le nid.

Fig.2.- Relative size, in millimetres (A, wing length; T, head width) of the population of the summer society 27-1; ovarian development of the females. The numbers 1, 2, 3... show the order of emergence of the first brood individuals. Worker 4* abandoned the natal nest.

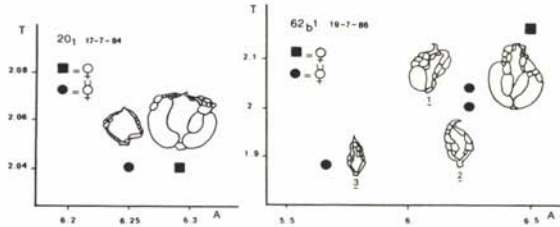


Fig.1.- Taille relative, en millimètres (A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête) et développement ovarien des femelles de deux sociétés estivales. A gauche: nid 20-1; à droite: nid 62b1 avec les ouvrières 1, 2 et 3.

Fig.1.- Relative size, in millimetres (A, wing length; T, head width) and ovarian development of the females in two summer societies. On the left: nest 20-1; on the right: nest 62b1 with the workers 1, 2 and 3.

. la très brève fermeture du nid sitôt l'approvisionnement de printemps (26-5 au 3-6 = 8 jours);

. la grande taille des ouvrières apparues, avec leurs frères, dans l'ordre suivant: ♀, ♂, ♂, ♀, ♀, ♀, ♀, ♀, ♀, ♂, ♂, ♀;

. le développement ovarien, imparfaitement inhibé par la reine, d'un certain nombre d'entre elles;

. le cas de l'ouvrière 4*, la plus grande de toutes, ayant participé à l'approvisionnement du nid commun le 16-6 puis quitté ce nid le 21-6, fondé un nid nouveau et complété une cellule (l'adulte issu de cette ponte n'a

malheureusement pu être obtenu);

. le cas de deux ouvrières, 7 et 9 qui n'ont pas participé à la récolte;
 . le fait que deux cellules, au lieu d'une, ont été complétées en un jour dès que quatre pourvoyeuses travaillaient simultanément.

Dans ces trois exemples, on voit qu'*E. albipes* est une espèce eusociale comportant un nombre variable d'ouvrières; les périodes d'activité à l'extérieur du nid: printemps pour les fondatrices, été pour les ouvrières, sont séparées par une phase d'apparente inactivité, les nids demeurant alors fermés. Le couvain est produit de façon périodique, l'espèce présentant deux couvées annuelles distinctes.

B. Polygynie.

Des sociétés polygynes se constituent facilement dès que l'on introduit, simultanément ou successivement, plusieurs fondatrices dans une même cage. Capturées dans la nature, de telles fondatrices sont vraisemblablement non soeurs.

a) Digynie.

Exemple: nid 23-1. Deux fondatrices capturées à Thiais (région parisienne) le 18-5-84. Nid creusé en 23-1 par ♀ blanche le 23-5, autre nid creusé dans l'élément voisin 24-1 par ♀ jaune le même jour, cohabitation des deux ♀ en 23-1 le 28-5, récolte du pollen par ♀ blanche, éclosoison de quelques mâles, puis le 2-7 de 1'♂ 1, le 19-7 de 1'♂ 2, le 23-7 de 1'♂ 3, début de la récolte par 1'♂ 1 avec ♀ blanche le 15-7, retrait et examen du nid le 25-7 (fig. 3): ♀ blanche = auxiliaire, ♀ jaune = reine.

Dans cet exemple, ainsi que dans deux autres identiques, l'auxiliaire blanche est encore active, aidée par l'ouvrière 1, quand j'examine le nid. Elle a approvisionné seule le nid du 28-5 au 14-7, puis en compagnie de la première ouvrière à partir du 15-7. Le nid ne se ferme pas: les approvisionnements de printemps et d'été ne font qu'un, le couvain est produit de façon continue comme le montrerait une espèce solitaire. J'ignore quand et comment apparaissent les sexués dans ce cas.

b) Trigynie.

Exemple: nid 35-1. Réunion spontanée dans un nid commun de trois fondatrices non soeurs capturées à La Mouthe (Dordogne) début avril 1988; approvisionnement du nid par ♀ jaune et ♀ rouge début mai, aidées par

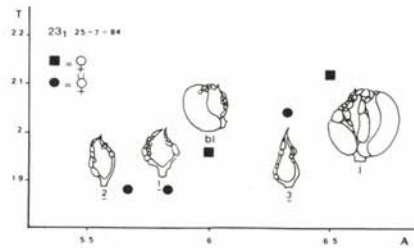


Fig.3.- Taille relative, en millimètres (A, longueur de l'aile, T, largeur de la tête) et développement ovarien des femelles de la société digyne 23-1. bl: blanche (auxiliaire); j: jaune (reine); 1, 2, 3: ouvrières.

Fig.3.- Relative size, in millimetres (A, wing length; T, head width) and ovarian development of the females in the digynous society 23-1. bl: white (auxiliary); j: yellow (queen); 1, 2, 3: workers.

les ♂ 1 le 21-6 et 2 le 25-6; examen du nid le 23-7 (fig. 4): ♀ jaune et ♀ rouge = auxiliaires, ♀ blanche = pondreuse (la plus grande des trois).

Dans cet exemple, comme dans le précédent, on observe une division du travail et, par ailleurs, un chevauchement net entre la taille des fondatrices et celle des ouvrières.

c) Nid mixte.

C'est un cas particulier de société digyne qui s'est constituée spontanément dans une cage contenant des fondatrices des deux espèces provenant l'une (*calceatus*) de l'élevage 1987, l'autre (*albipes*) de La Mouthe (Dordogne).

Exemple: nid 34-1. Nid creusé le 18-4-88, approvisionné en pollen par ♀ *albipes* à partir du 27-4 aidée par ♂ *calceatus* 1 dès le 27-5 († 28-6, non disséquée), ♂ *calceatus* 2 le 10-6, ♂ *calceatus* 3 le 21-6 et ♂ *calceatus* 4 le 30-6; nid retiré de la cage et examiné le 23-7 (fig. 5): ♀ blanche = auxiliaire *albipes*, ♀ rouge = reine *calceatus*.

L'existence et le fonctionnement de ce nid mixte suggère quelques remarques: - l'architecture semblable du nid et la taille voisine des cellules permet une cohabitation entre espèces différentes; - une tolérance interspécifique doit s'exercer dans le cas présent;

34-1. bl: *albipes* blanche (auxiliaire); r: *calceatus* rouge (reine); 1, 2, 3, 4: ouvrières *calceatus* avec leur date d'entrée en activité.

Fig.5.- Relative size, in millimetres (A, wing length; T, head width) and ovarian development of the females in the mixed digynous society 34-1. bl: white *albipes* (auxiliary); r: red *calceatus* (queen); 1, 2, 3, 4: *calceatus* workers with the date of their first collecting trip.

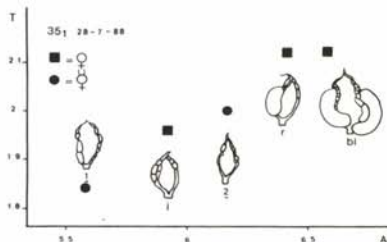


Fig.4.- Taille relative, en millimètres (A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête) et développement ovarien des femelles de la société trigyne 35-1. bl: blanche (reine); j: jaune (auxiliaire); r: rouge (auxiliaire); 1, 2: ouvrières.

Fig.4.- Relative size, in millimetres (A, wing length; T, head width) and ovarian development of the females in the trigynous society 35-1. bl: white (queen); j: yellow (auxiliary); r: red (auxiliary); 1, 2: workers.

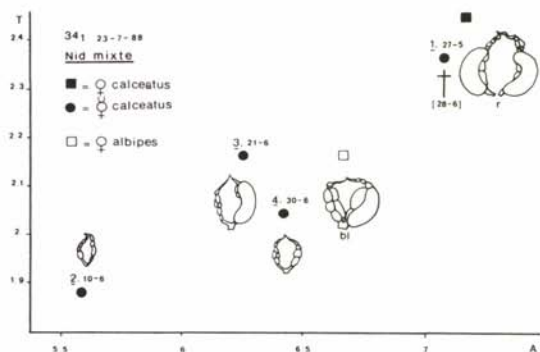


Fig.5.- Taille relative, en millimètres (A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête) et développement ovarien de la société mixte digyne

- les ouvrières appartiennent toutes à l'espèce *calceatus* comme la multitude de mâles produits avant, parmi et après elles;
- j'ai observé directement, à travers une vitre, l'auxiliaire *albipes* et les ouvrières *calceatus* garnissant, le même jour, une même cellule: il y a bien travail en commun des deux espèces;
- le couvain recueilli le 23 juillet comprenait des mâles et une quinzaine de femelles, tous de l'espèce *calceatus*; au total, environ 65 cellules ont été complétées dans ce nid;
- cette digynie mixte a entraîné une activité continue de la société, l'auxiliaire étant une *albipes* imposant le rythme propre à toute auxiliaire de son espèce; une auxiliaire *calceatus*, placée dans la même situation, aurait complété une douzaine de cellules au plus (PLATEAUX-QUENU 1984), puis serait restée dans le nid fermé jusqu'à l'éclosion des premières ouvrières pour reprendre éventuellement, avec ces dernières, son activité de pourvoyeuse;
- ici encore, la reine (*calceatus*) est plus grande que l'auxiliaire (*albipes*): la pondreuse principale a dominé l'auxiliaire qui n'a pu se reproduire.

DISCUSSION

E. albipes est, fondamentalement, une espèce eusociale comprenant une première couvée d'ouvrières et de mâles, une seconde couvée de futures fondatrices et de mâles. Les femelles, fondatrices et ouvrières, présentent un polymorphisme continu (fig. 6) avec un large recouvrement de taille. La différence de taille entre fondatrices ($n = 40$) et ouvrières ($n = 51$) est très hautement significative avec une probabilité inférieure à un pour mille.

PACKER et KNERER (1985) ont fait, sur un groupe restreint d'*Evy-laeus*, incluant *calceatus*, une analyse multivariée de divers caractères biologiques pour tenter de classer les espèces selon leur niveau social relatif.

Le niveau social d'*albipes* peut être testé à l'aide de ces caractères, énumérés ci-dessous par ordre d'importance décroissante:

Fig. 6.- Variation de taille de fondatrices et de leur descendance: ouvrières et mâles. A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête, en millimètres.

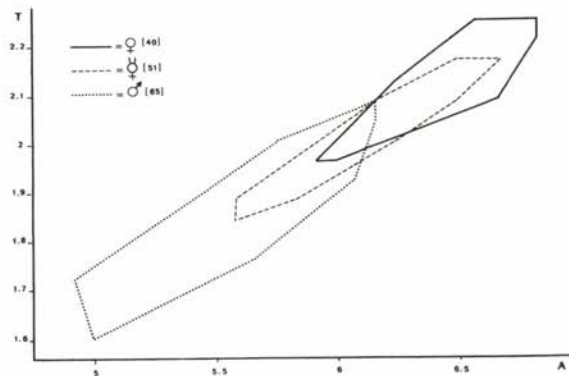


Fig. 6.- Variation in size of foundresses and their progeny: workers and males. A, wing length; T, head width (in millimetres).

1. Réduction de la proportion de mâles dans la première couvée. Si le nid 27-1 (fig. 2), comportant 12 cellules, produit 1/3 de mâles, d'autres nids en comptent plus de 50 %. Les mâles *albipes* sont nombreux en première couvée.
2. Réduction de la proportion d'ouvrières fécondées. Les ouvrières d'*albipes*, comme les fondatrices, sont fortement attractives, dès leur émergence, pour les nombreux mâles présents dans la cage et sont très vite fécondées.
3. Réduction de la proportion d'ouvrières ayant les ovaires développés. Si les ouvrières sont peu nombreuses (fig. 1, 3 et 4), leur développement ovarien est nul ou faible. Le seul exemple de société incluant 8 ouvrières (fig. 2) montre un certain développement ovarien chez 4 d'entre elles; en outre la plus grande quitte la société et fonde son propre nid ailleurs.
4. Accroissement du nombre moyen d'ouvrières. Ce nombre semble relativement faible chez *albipes*: 1 à 8 à ce jour.
5. Accroissement de la différence de taille entre reine et ouvrières. Cette différence est, ici, très hautement significative mais avec un large chevauchement de taille entre les castes (fig. 6).
6. Contact accru entre les adultes et le couvain qui se développe. Fermées sitôt la ponte, les cellules sont rouvertes et inspectées. La fondatrice, au printemps, la fondatrice et les ouvrières, en été, rouvrent les cellules complétées, y entrent, y demeurent quelques minutes, en sortent à reculons et les referment aussitôt. Ces visites commencent très vite après la ponte et semblent fréquentes auprès du couvain jeune. Les fèces restent collées au plafond des cellules comme chez *calceatus*. Ce contact, tantôt permanent, tantôt périodique, entre adultes et couvain n'est signalé, par ailleurs, que chez cinq autres espèces eusociales d'*Evylaeus*: *marginatus* (PLATEAUX-QUENU 1959), *cinctipes*, *malachurus*, *linearis* (KNERER et PLATEAUX-QUENU 1966, KNERER 1983) et *calceatus* (PLATEAUX-QUENU 1973). BATRA observe cette particularité chez d'autres *Halictinae* sociales: *Lasioglossum zephyrum* (1964), *L. versatum* et *Halictus rubicundus* (1968), KNERER (1980*) chez *H. ligatus*.

L'architecture du nid, sa défense (la portière est absente chez *albipes*) et la polygynie ne semblent pas, aux auteurs précités, être reliés au niveau social. L'absence de relation entre polygynie et niveau social implique que la route semisociale vers l'eusocialité n'a pas été suivie par le genre *Evylaeus* qui a dû emprunter une voie directe.

Comparons, enfin, les espèces proches parentes *albipes* et *calceatus*.

- Ressemblances. Plusieurs caractères sont communs à ces deux espèces sympatriques:
 - . morphologie extérieure, genitalia mâles de formes voisines (DO PHAM et al. 1984)
 - . architecture et construction du nid
 - . cycle du nid monogyne
 - . durée de développement du couvain: environ un mois depuis l'oeuf jusqu'à l'imago
 - . absence de portière
 - . accouplement des ouvrières (avec, en outre, chez *albipes*, des coups d'antenne du mâle sur la tête de la femelle) et fécondation de celles-

ci (100 % d'ouvrières fécondées en cage et 85 % dans la nature du 10 au 30 juillet 1984 chez *calceatus* (PLATEAUX-QUENU 1985), 100 % d'ouvrières fécondées en cage chez *albipes*)

- . formation de groupes de sommeil de mâles: connus chez *calceatus* de longue date (TORKA 1913, SCHREMMER 1955), ils se forment chaque soir chez *albipes* en un point de la cage, les mâles se trouvant en contact les uns avec les autres par les antennes ou les pattes
- . polygynie fréquente en élevage
- . réouverture et inspection des cellules à couvain.

- Différences.

- . différences écologiques atténuant la concurrence entre les deux espèces:
 - .. préférence d'*albipes* pour les renoncules, de *calceatus* pour les composées
 - .. décalage dans les heures de récolte: le matin tôt puis l'après-midi chez *albipes*, uniquement le matin et de façon continue chez *calceatus*, en élevage
 - . proportion beaucoup plus élevée de mâles en première couvée chez *albipes* (>50 %) que chez *calceatus* (18 % dans 22 sociétés, avec 0 % dans 14 d'entre elles (PLATEAUX-QUENU et PLATEAUX 1980))
 - . polymorphisme continu des castes avec large recouvrement de taille chez *albipes* mais minime recouvrement chez *calceatus* dans les mêmes conditions d'élevage (PLATEAUX-QUENU et PLATEAUX 1979)
 - . approvisionnement en pollen continu en digynie chez *albipes* et non chez *calceatus* où le phénomène n'apparaît qu'en tétragnie (PLATEAUX-QUENU 1984)
 - . polygynie chez *albipes*: pondreuse principale = la plus grande femelle, polygynie chez *calceatus*: pondreuse principale = la première installée au nid, quelle que soit sa taille (PLATEAUX-QUENU 1984)
 - . abandon du nid natal 27-1 par une grande ouvrière *albipes* qui fonde ailleurs son propre nid: phénomène inconnu chez *calceatus*.

Ces différences indiquent, pour *albipes*, un niveau social inférieur à celui de *calceatus*, les caractères les plus primitifs demeurant l'abondance des mâles en première couvée et le polymorphisme moins marqué des castes.

Une étude ultérieure permettra de mettre en lumière les potentialités des ouvrières *albipes* qui, déjà, me paraissent moins différenciées physiologiquement que celles de leur proche parente, *E. calceatus*.

REMERCIEMENTS. Je tiens à remercier vivement le père A.W. EBMER qui a déterminé tous les spécimens du nid mixte 34-1 présentant, pour moi, quelque ambiguïté.

REFERENCES

- BATRA S.W.T., 1964.- Behavior of the social bee *Lasioglossum zephyrum* within the nest (Hymenoptera: Halictidae). *Ins. Soc.* 11, 159-185.
- 1968.- Behavior of some social and solitary bees within their nests. *J. Kans. Ent. Soc.*, 41, n° 1, 120-133.
- DO PHAM T.T., PLATEAUX-QUENU C. et PLATEAUX L., 1984.- Etude comparative des genitalia mâles de quelques Halictinae (Hymenoptera). Répercussion éventuelle sur la classification. *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 20 (1), 3-46.

- EBMER A.W., 1988.- Kritische Liste der nicht-parasitischen *Halictidae* Oesterreichs mit Berücksichtigung aller mitteleuropäischen Arten (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Halictidae). *Linzer biol. Beitr.* 20/2, 527-711.
- KNERER G., 1968.- Zur Bienenfauna Niederösterreichs: Die Unterfamilie Halictinae. *Sond. aus. Zool. Anz.*, Bd 181, Heft 1/2, 82-117. 1980.- Evolution of Halictine castes. *Naturwiss.* 67, 133-135. 1980*.- Biologie und Sozialverhalten von Bienenarten der Gattung *Halictus* Latreille (Hymenoptera; Halictidae). *Zool. Jb. Syst.* 107, 511-536. 1983.- The biology and social behavior of *Evylaeus linearis* (Schenck) (Apoidea, Halictinae). *Zool. Anz.*, Jena 211, 3/4, 177-186.
- KNERER G. et PLATEAUX-QUENU C., 1966.- Sur l'importance de l'ouverture des cellules à couvain dans l'évolution des Halictinae (Insectes Hyménoptères) sociaux. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 263, 1622-1625.
- PACKER L. et KNERER G., 1985.- Social evolution and its correlates in bees of the subgenus *Evylaeus* (Hymenoptera; Halictidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17, 143-149.
- PLATEAUX-QUENU C., 1959.- Un nouveau type de société d'Insectes: *Halictus marginatus* Brullé. *Ann. Biol.*, 35, 9-10-11-12, 325-345. 1973.- Construction et évolution annuelle d'un nid d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae) avec quelques considérations sur la division du travail dans les sociétés monogynes et digynes. *Ins. Soc.*, 20, n° 3, 297-320. 1984.- Fondation tétragyne chez *Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, 1, 225-231. 1985.- Seconde couvée d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae). Les fondatrices sont-elles seules capables d'engendrer des fondatrices? *Ann. Sc. Nat. Zool.*, Paris, 13ème série, 7, 13-21.
- PLATEAUX-QUENU C. et PLATEAUX L., 1979.- Action de la température sur la taille des ouvrières d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae). *Ann. Sc. Nat. Zool.*, Paris, 13ème série, 1, 63-67. 1980.- Analyse des constituants mâles et femelles de la première couvée chez *Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae). *Ann. Sc. Nat. Zool.*, Paris, 13ème série, 2, 209-214.
- TORKA V., 1913.- Die Bienen der Provinz Posen. Abteilung der deutschen Gesellschaft für Kunst und Wissenschaft in Posen. *Posen Zs. D. Ges. Wiss. natw. Abt.*, 20, 97-181.
- SCHREMMER F., 1955.- Beobachtungen über die Nachtruhe bei Hymenopteren, insbesondere die Männchenschlafgesellschaften von *Halictus*. *Osterr. Zool. Z.*, 6, n° 1-2, 70-89.