

POTENTIALITES DES OUVRIERES D' *EVYLAEUS ALBIPES* (F.)

(HYMENOPTERA, HALICTINAE)

C. PLATEAUX-QUENU

Laboratoire de Biologie du Comportement, U.R.A. 1293,
 Université de Nancy I, 54506 Vandoeuvre-Les-Nancy, France

Résumé: L'espèce eusociale *Evylaeus albipes* apparaît primitive avec une proportion élevée de mâles en première couvée et un polymorphisme continu de ses castes. On a voulu tester les potentialités des ouvrières en les soustrayant à l'influence de la reine. On a, pour cela, prélevé des nymphes d'ouvrières que l'on a installées dans des nids artificiels. La désocialisation (isolement d'une ouvrière) n'a produit aucun résultat: l'ouvrière s'est nourrie puis enterrée, demeurant inactive. Le groupement de deux nymphes, la plus lourde étant la plus âgée, a produit une société active constituée d'une pondreuse et d'une pourvoyeuse. Le groupement de trois nymphes, la première éclore étant la plus lourde, a produit non seulement une société active mais un pourcentage exceptionnellement élevé de descendants femelles: 73%. On compare ce résultat à celui obtenu chez des espèces proches parentes. On en tire la conclusion que les ouvrières *albipes*, bien qu'elles constituent une caste distincte de celle des reines, semblent encore proches de ces dernières par leur capacité à produire des descendants femelles.

Mots-clés: caste, couvée, désocialisation, *Evylaeus albipes*, *E. calceatus*, *E. duplex*, Halictinae, *Halictus maculatus*, *H. ligatus*, monogynie fonctionnelle, nids artificiels, orphelinage, polymorphisme.

Summary: Potentialities of the workers of *Evylaeus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae).

Evylaeus albipes, an eusocial species, looks rather primitive with a high percentage of males in the first brood and a continuous polymorphism of his castes. The potentialities of the workers have been controlled by withdrawing them from the influence of the queen. Worker pupae were therefore introduced into artificial nests. Isolated workers did not become active: they only fed then remained within their nest. Two worker pupae introduced into a nest, the oldest being the heaviest, produced an active society composed of a dominating egg-laying worker and another worker doing all of the pollen foraging. Three pupae put into a common nest, the oldest being the heaviest, set up an active society which produced an unusual percentage of female offspring: 73%. This result is compared with that obtained in closely related species. It is inferred that the workers of *albipes*, even if they compose a different caste from that of the queens, still come near to the last with their ability to produce female offspring.

Key-words: caste, brood, *Evylaeus albipes*, *E. calceatus*, *E. duplex*, Halictinae, *Halictus maculatus*, *H. ligatus*, functional monogyny, artificial nests, orphan nests, polymorphism.

INTRODUCTION

Evylaeus albipes est une espèce eusociale à deux couvées distinctes (Plateaux-Quénu 1989), la première formée d'ouvrières et de mâles, la seconde constituée de futures fondatrices et de mâles. Après avoir souligné le caractère social de cette espèce, je l'ai comparée à sa proche parente sympatrique *E. calceatus*. *E. albipes* semble plus primitive qu'*E. calceatus*:

- la proportion de mâles y est beaucoup plus élevée en première couvée (de 20 à plus de 50% dans certaines sociétés); - le polymorphisme des castes est continu avec un large recouvrement de taille; ce recouvrement est minime chez *calceatus* dans les mêmes conditions d'élevage (fig.1). La différence de taille entre fondatrices et ouvrières est toutefois hautement significative chez *albipes* avec une probabilité inférieure à un pour mille.

Si le niveau social d'*E. albipes* est inférieur à celui d'*E. calceatus*, si les ouvrières sont morphologiquement proches des fondatrices, peut-être sont-elles moins éloignées physiologiquement de celles-ci, moins engagées dans le processus de la différenciation sociale.

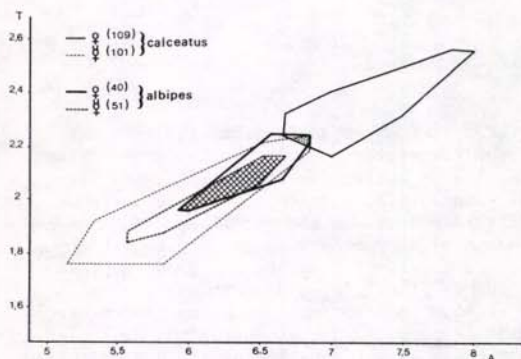


Fig.1.- Variation de taille des deux castes chez *E. albipes* (zone de recouvrement en quadrillé) et *E. calceatus* (zone de recouvrement en pointillé). A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête, en millimètres.

Fig.1.- Size variation in the two castes of *E. albipes* (checkered area: size overlap) and *E. calceatus* (stippled area: size overlap). A, wing length; T, head width, in millimetres.

Mon propos est de tester les potentialités des ouvrières en les soustrayant à l'influence de la reine.

MATERIEL ET METHODES

Je prélève des nymphes ouvrières, filles de fondatrices provenant des Eyzies ayant hiverné 7 mois au réfrigérateur. Je les installe dans des nids artificiels. Ces nids sont modelés dans du sable argileux introduit dans des éléments d'élevage de 9 millimètres d'épaisseur; ils comportent, selon les expériences, 1, 2 ou 3 cellules fermées entourées d'une cavité débouchant dans un conduit unique (fig.2). Chaque cellule, numérotée sur la vitre qui la recouvre, reçoit une nymphe dont le poids et l'âge sont connus. L'ouvrière qui résulte de l'éclosion de cette nymphe se trouve marquée par

sa taille et donc reconnaissable.

Les éléments contenant ces nids artificiels sont placés dans des cages d'élevage d'un volume d'un mètre cube (Plateaux-Quénu 1989). De nombreux mâles volent dans ces cages: ils fécondent les ouvrières dès leurs premières sorties.

La descendance obtenue à partir de ces ouvrières, groupées ou non, est elle-même prélevée au stade nymphe, pesée puis élevée jusqu'au stade imaginal dans des cellules moulées dans un bloc de paraffine ou de plâtre, lui-même placé dans une boîte de Pétri renfermant un coton humecté quotidiennement.

Fig.2.- Schéma d'un nid artificiel à deux cellules.

Fig.2.- Scheme of a two cells artificial nest.



RESULTATS

1°) Désocialisation.

Une nymphe ouvrière isolée est placée dans un nid artificiel à une seule cellule. La nymphe libère un imago qui ouvre sa cellule, sort dans le conduit, ouvre l'entrée du nid, fait un vol d'orientation, se nourrit, couple, remplit de terre la cellule natale et la cavité qui l'entoure. Huit jours plus tard, on ne voit plus voler l'ouvrière. Dans trois expériences similaires, je l'ai retrouvée inactive, dans une logette verticale, tronçon de conduit totalement isolé par de la terre du reste du conduit.

2°) Groupement de deux nymphes ouvrières.

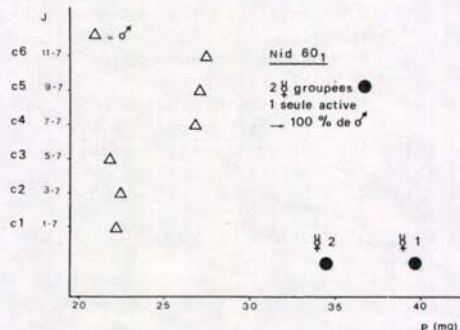


Fig.3.- Nid 60-1. Descendance de deux ouvrières groupées (●); l'♀1 est seule active. P, poids nymphal en milligrammes; J, jours d'approvisionnement précédés par le numéro d'ordre de chaque cellule. Δ=mâle.

Fig.3.- Nest 60-1. Progeny of two grouped workers (●); ♀1 is the only active one. P, pupal weight in milligrammes; J, days of pollen collecting preceded by the number of each cell. Δ=male.

A. Nid 60-1 avec ♀1 > ♀2.

Les ouvrières éclosent à un jour d'intervalle, l'♀1 le 23-VI, l'♀2 le 24-VI. L'♀1 approvisionne six cellules du ler au 11-VII puis ferme son nid. J'ouvre ensuite le nid complet: c'est un rayon de six cellules contenant uniquement du couvain mâle (fig.3). Je dissèque l'♀1 (fig.4): ses ovaires sont déve-loppés. L'♀2 est retrouvée, bien en vie mais inactive, dans une logette isolée à quelque distance du fond du conduit.

L'♀1 a dû être stimulée, lors de son entrée en activité, par la présence d'une compagne. Elle a complété six cellules, comme une fondatrice mais n'a engendré que des mâles bien qu'elle ait été fécondée.

Fig.4.- Nid 60-1. Etat ovarien des $\text{H}1$ (pondeuse) et 2 (inactive et isolée). A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête, en millimètres.

Fig.4.- Nest 60-1. Ovaries of $\text{H}1$ (egg-layer) and $\text{H}2$ (inactive and isolated). A, wing length; T, head width, in millimetres.

B. Nid 63-1 avec $\text{H}1 > \text{H}2$.

Les ouvrières éclosent à un jour d'intervalle. Six jours après l'éclosion de la première, l' $\text{H}2$, la plus petite, récolte du pollen quotidiennement avec un jour de repos de temps à autre. L' $\text{H}1$ ne sort qu'à deux reprises pour se nourrir.

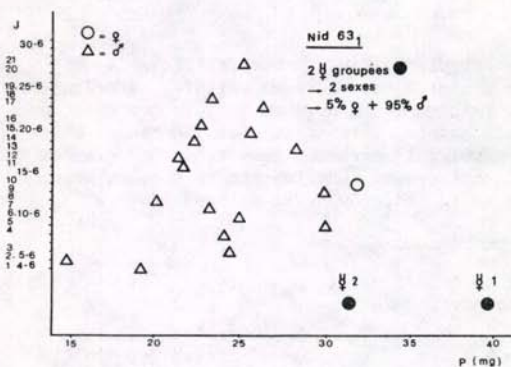
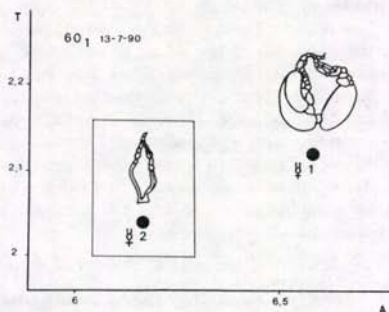


Fig.5.- Nid 63-1. Descendance de deux ouvrières groupées (●), $\text{H}1 > \text{H}2$. P, poids nymphal en milligrammes; J, jours d'approvisionnement précédés par le numéro d'ordre de chaque cellule. ○ = femelle; △ = mâle.

Fig.5.- Nest 63-1. Progeny of two grouped workers (●), $\text{H}1 > \text{H}2$. P, pupal weight in milligrammes; J, days of pollen collecting preceded by the number of each cell. ○ = female; △ = male.

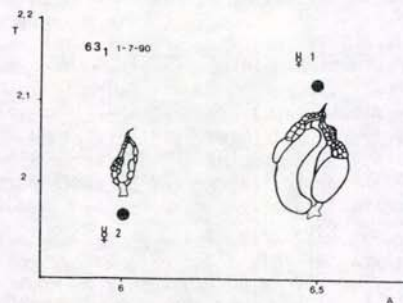
Fig.6.- Nid 63-1. Etat ovarien des $\text{H}1$ (pondeuse) et 2 (pourvoyeuse). A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête, en millimètres.

Fig.6.- Nest 63-1. Ovaries of $\text{H}1$ (laying eggs) and $\text{H}2$ (gathering pollen). A, wing length; T, head width, in millimetres.

L' $\text{H}1$ ne sort qu'à deux reprises pour se nourrir.

J'interrompt l'approvisionnement du nid pour en examiner la population avant les premières éclosions imaginaires. J'y trouve 18 descendants mâles et une seule femelle en position 10 (fig.5).

Dans le cas présent, une société s'est constituée avec l' $\text{H}1$, la première et la plus grande, jouant le rôle de pondreuse, l' $\text{H}2$, la plus petite, celui de pourvoyeuse (fig.6). Elle ressemble à une société digygne. Elle n'en diffère que par la faible production de couvain femelle: 5% dans le cas présent.



C. Nid 65-1 avec ♀1 ~ ♀2.

Deux nymphes ouvrières de poids sensiblement égal ($n\text{♀}1 = 33\text{mg}$, $n\text{♀}2 = 33,7\text{mg}$) parviennent le même jour à l'état imaginal, la première quelques heures avant la seconde; elles sont marquées, pour être reconnues, la première en blanc, la seconde en rouge et placées dans les cellules d'un nid artificiel après une légère anesthésie. Six jours plus tard, elles approvisionnent toutes deux, simultanément, la cellule 1. Le surlendemain, l'ouvrière rouge (♀2) devient pourvoyeuse, l'ouvrière blanche (♀1) pondreuse; la division du travail s'est instaurée. J'interromps l'approvisionnement du nid pour examiner la population: les ovaires des ouvrières groupées sont l'un développé (♀1), l'autre non développé (♀2) tout comme ceux de la figure 6. La descendance comprend, à ce jour, 5♂ et 2♀ (fig.7).

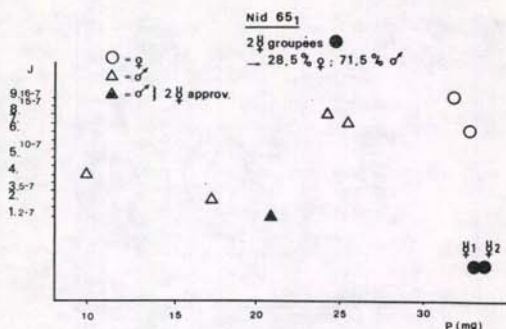


Fig.7.- Nid 65-1. Descendance de deux ouvrières groupées (●), ♀1 ~ ♀2. P, poids nymphal en milligrammes; J, jours d'approvisionnement précédés par le numéro d'ordre de chaque cellule. ○=femelle; △ et ▲=mâle.

Fig.7.- Nest 65-1. Progeny of two grouped workers (●), ♀1 ~ ♀2. P, pupal weight in milligrams; J, days of pollen collecting preceded by the number of each cell. ○=female; △ and ▲=male.

L'approvisionnement du nid pour examiner la population: les ovaires des ouvrières groupées sont l'un développé (♀1), l'autre non développé (♀2) tout comme ceux de la figure 6. La descendance comprend, à ce jour, 5♂ et 2♀ (fig.7).

3°) Groupement de trois nymphes ouvrières.

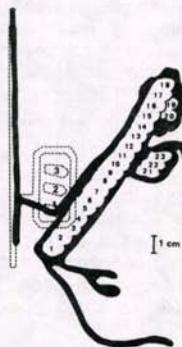
Nid 64-1 avec ♀1 > ♀2 > ♀3.

L'♀1 éclôt le 10 juin, l'♀2 le 14, l'♀3 le 18. Dès le 21 juin, l'♀3, marquée en rouge, approvisionne une cellule par jour en sautant un jour de temps en temps. L'♀2, marquée en vert, participe à l'approvisionnement de 7 des 22 cellules complétées dans ce nid.

J'examine le nid avant les premières éclosions imaginaires, le jour où l'ouvrière rouge approvisionne la cellule 23 (fig.8). L'examen des ovaires des 3♀ (fig.9) montre une différenciation très nette en pondreuse (♀1), pourvoyeuse principale (♀3), seconde pourvoyeuse (♀2). Dans cet exemple (fig.10), le nombre de jours d'approvisionnement varie en sens inverse du développement ovarien et de celui du tissu adipeux et dans le même sens que le rang social et le rang de taille.

Fig.8.- Nid 64-1 à 23 cellules. En pointillé: nid artificiel d'origine.

Fig.8.- Nest 64-1 with 23 cells. Dotted line: initial artificial nest with 3 cells.



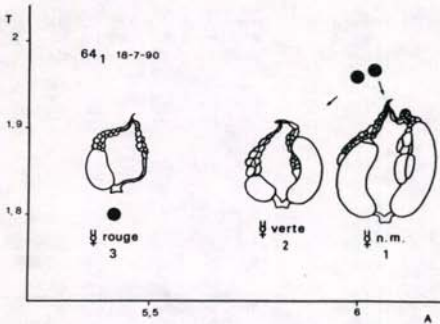


Fig. 9.- Nid 64-1. Etat ovarien des trois ouvrières groupées (●), ♀1 > ♀2 > ♀3. A, longueur de l'aile; T, largeur de la tête.

Fig. 9.- Nest 64-1. Ovaries of the three grouped workers (●), ♀1 > ♀2 > ♀3. A, wing length; T, head width, in millimetres.

Quant à la descendance obtenue dans une telle société (fig. 11), elle comporte 6♂ et 16♀ soit 27% de mâles et 73% de femelles: le pourcentage de femelles ainsi obtenues est donc très élevé. Il n'existe aucun chevauchement de poids entre les nymphes des deux sexes.

Dans ce cas, la société a fonctionné comme une société trigyne, avec une pondéuse et deux pourvoyeuses, et produit un nombre important de descendants femelles.

Deux expériences réalisées avec ♀1 < ♀2 n'ont donné aucun résultat pas plus qu'un essai à 3♀, avec ♀1 < ♀2 < ♀3.

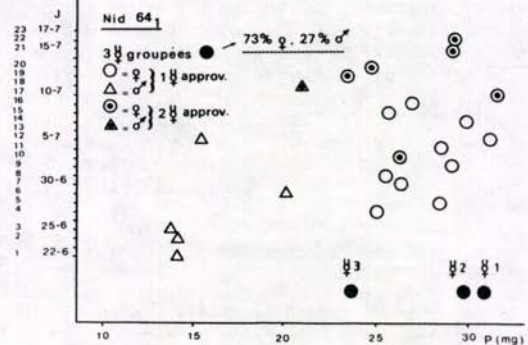
Fig. 10.- Nid 64-1. Hiérarchie sociale dans un groupe de trois ouvrières. →

Fig. 10.- Nest 64-1. Social hierarchy in a group of three workers. →

Nid 64 ₁	nombre jours approx.	% jours approx.	dév ^{nt} ovarien	tissu adipeux	rang social	rang taille
♀ n.m. 1	0	0%	+++	+++	I	1
♀ verte 2	7	32%	++	++	II	2
♀ rouge 3	22	100%	+	+	III	3
TOTAL	22	Hiérarchie sociale: groupe de 3 ♀.				

Fig. 11.- Nid 64-1. Descendance de trois ouvrières groupées (●). P, poids nymphal en milligrammes; J, jours d'approvisionnement précédés par le numéro d'ordre de chaque cellule. O et ⊙ = femelles; Δ et ▲ = mâles.

Fig. 11.- Nest 64-1. Progeny of three grouped workers (●). P, pupal weight in milligrammes; J, days of pollen collecting preceded by the number of each cell. O and ⊙ = females; Δ and ▲ = males.



DISCUSSION

Quelques auteurs ont décrit des expériences de même type chez des *Halictinae* à deux couvées distinctes.

- Dans le genre *Halictus*, Knerer (1980) a observé la descendance de sociétés orphelines d'ouvrières chez deux espèces qui montrent un large chevauchement de taille entre les castes. Avec 2 ♀ groupées d'*H. maculatus* et 3 ♀ d'*H. ligatus*, il n'a obtenu que des descendants mâles (16 mâles dans ce dernier cas).

- Dans le genre *Evylaeus*, Sakagami et Hayashida (1968), étudiant *E. duplex*, espèce affine d'*E. calceatus*, ont été frappés par le très faible pourcentage de descendants femelles produits par des ouvrières provenant de nymphes orphelines, isolées ou groupées. 1 ♀ isolée a produit 2 ♂ ; 5 nids à 2 ♀ groupées ont produit respectivement 1, 2, 3, 4 et 4 ♂ . Les auteurs ne relatent aucun cas d'association de 3 ♀ et passent ensuite à des groupes d'ouvrières plus nombreuses (4 à 9 ♀, 10 à 20 ♀, 100 ♀, ayant produit au total 13,7% de femelles).

J'ai fait moi-même des expériences de même type sur *E. calceatus* (Plateaux-Quénu 1974, 1979 + résultats non publiés), proche parente d'*E. albipes*, et constaté le faible pourcentage d'ouvrières produites dans des groupes formés de 2 à 6 ♀ : 11% de femelles.

Ces premières expériences effectuées sur *E. albipes* entraînent les conclusions suivantes:

- les ouvrières isolées ne semblent pas entrer en activité;
- les groupes de 2 ou 3 ouvrières entrent facilement et rapidement en activité;
- les ouvrières groupées par 2 et 3 peuvent former des sociétés dans lesquelles s'instaure une monogynie fonctionnelle assortie d'une division du travail;
- voici la descendance des sociétés d'ouvrières concernées par cette étude:
 - . nid 60-1, 2♀ (1 seule active = pondreuse + pourvoyeuse)
→ 100% ♂ (n=6) (nid complet)
 - . nid 63-1, 2♀ (2 actives = 1 pondreuse + 1 pourvoyeuse)
→ 5% ♀ (n=1) + 95% ♂ (n=18) (nid incomplet)
 - . nid 65-1, 2♀ (2 actives = 1 pondreuse + 1 pourvoyeuse)
→ 28,5% ♀ (n=2) + 71,5% ♂ (n=5) (nid incomplet)
 - . nid 64-1, 3♀ (3 actives = 1 pondreuse + 2 pourvoyeuses)
→ 73% ♀ (n=16) + 27% ♂ (n=6) (nid incomplet);
 cette descendance de 3 ♀ groupées comporte un nombre exceptionnellement élevé de femelles;

- comme dans le cas des nids polygynes, les ouvrières groupées par 2 ou plus fonctionnent de façon permanente ce qui occulte la production discontinue du couvain en couvées séparées par une période de repos;

- dans l'instauration de la dominance sociale, il semble qu'il existe un conflit entre rang d'éclosion et rang de taille et qu'une société se constitue d'autant plus facilement que la première ouvrière éclore est la plus grande.

Les ouvrières d'*E. albipes* semblent moins différenciées, physiologiquement, que celles d'espèces affines. Elles seraient encore proches des fondatrices par leur capacité à produire, quand elles sont groupées à l'état de nymphes, des descendants femelles. Elles seraient, apparemment, peu "ouvrières".

Reste à connaître la caste des descendants femelles d'ouvrières ainsi obtenus. Si c'étaient de futures fondatrices, les ouvrières d'*albipes* seraient, potentiellement, une génération d'été et non une couvée, tel un résidu de la situation solitaire à deux générations successives. Si c'étaient des ouvrières, sans doute entreraient-elles en activité dans le nid natal et garniraient-elles en pollen de nouvelles cellules dans lesquelles leur mère pondrait; celle-ci deviendrait alors, telle une fondatrice, la mère de deux couvées successives. Pour résoudre ce problème, il me faut suivre le devenir des descendants d'ouvrières en les laissant poursuivre leur cycle dans le nid natal.

REFERENCES

- KNERER G., 1980.- Biologie und Sozialverhalten von Bienenarten der Gattung *Halictus* Latreille (Hymenoptera; Halictidae). *Zool. Jb. Syst.*, 107, 511-536.
- PLATEAUX-QUENU C., 1974.- Comportement de sociétés orphelines d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae). *Ins. Soc.*, XXI, n°1, 5-12. 1979.- Qui remplace la reine dans un groupe d'ouvrières orphelines d'*Evylaeus calceatus* (Scop.) (Hym., Halictinae) ? *Ann. Sc. nat. Zool.*, Paris, 13ème série, 1, 213-218. 1989.- Premières observations sur le caractère social d'*Evylaeus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, 5, 335-344.
- SAKAGAMI Sh. F. et HAYASHIDA K., 1968.- Bionomics and sociology of the summer matrifilial phase in the social Halictine bee, *Lasioglossum duplex*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, VI, Zoologie, 16, n°3, 413-513.