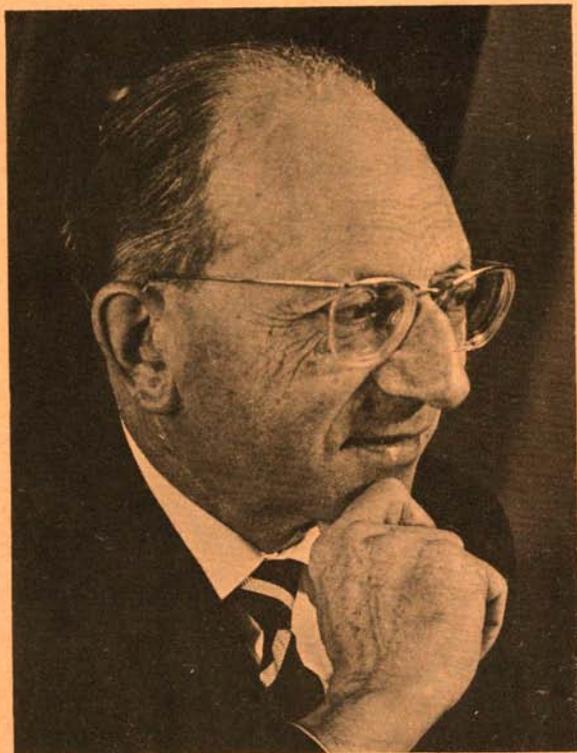


ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux
Section française

VOL.3 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL ,

VAISON LA ROMAINE 12-14 Sept. 1985



(photo A.DEVEZ)

Pierre-Paul GRASSÉ

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 73-82 (1986)

ALTERNANCE DE GENERATIONS
CHEZ EVYLAEUS VILLOSULUS (K.)
(Hym., Halictinae)

par

Cécile PLATEAUX-QUENU et Luc PLATEAUX

Laboratoire d'Evolution

C.N.R.S., U.A 42

105 boulevard Raspail, 75006 Paris (France)

Résumé :

Evylaeus villosulus, espèce solitaire, a engendré, au laboratoire comme dans la nature, deux générations successives alternantes, différentes l'une de l'autre.

Deux caractères permettent, cependant, de considérer cette espèce comme une étape dans l'évolution vers la vie en société :

- la réduction de la proportion de mâles dans le premier couvain
- la présence de femelles d'été statistiquement plus petites que leurs mères et différentes d'elles, sans diapause ni réserves.

Mots-clés :

Evylaeus villosulus, Halictinae, caste, espèce solitaire, génération, vie sociale.

Summary :

Alternating generations in *Evylaeus villosulus* (K.) (Hym., Halictinae).

Evylaeus villosulus is a solitary species which produces two generations a year.

An experimental study was undertaken in the laboratory to make certain that the first generation, made of small summer females and some males, gives birth to the larger autumn females. The result was positive.

The species is solitary, with two alternating annual generations and a nest made of cells isolated at the end of long laterals. Yet, by two characters, it may be regarded as a step in the evolution towards social life :

- the reduction in the proportion of males in the first brood
- the appearance of a first brood of summer females statistically smaller than their mothers and different in various details

of structure and colour, with no dormancy and a reduced fat body.

It looks as if some important characters in assessing the social level took place, here, before any change occurred in the nest structure.

Key words :

Evylaeus villosulus, Halictinae, caste, generation, social and solitary species.

INTRODUCTION

Evylaeus villosulus, espèce annuelle solitaire, groupe ses nids en bourgade (STOECKHERT 1923). Elle comprend, dans la région parisienne, deux générations successives constituées de mâles et de femelles (POURSIN et PLATEAUX-QUENU 1982). Les fondatrices présentent un polymorphisme tout à fait remarquable (PLATEAUX-QUENU et PLATEAUX 1981).

Une étude portant sur la comparaison des deux générations annuelles, celle des fondatrices ayant hiverné, celle des jeunes femelles issues de ces fondatrices et constituant la première génération ou génération estivale, a été effectuée sur la population du campus de Jussieu (Paris) en 1982; elle a donné les résultats suivants (PLATEAUX-QUENU et PLATEAUX 1985) :

- les femelles d'été sont plus petites que les fondatrices de façon très hautement significative;
- les femelles d'été diffèrent des fondatrices par divers caractères de coloration et de structure; ces différences sont toutes au moins hautement significatives :
 - . la coloration de la face ventrale du funicule est plus claire chez les filles que chez les mères;
 - . la couleur du stigma est bien plus claire chez les filles que chez les mères;
 - . le scutum est plus striolé chez les mères, plus lisse chez les filles;
 - . la ponctuation du scutum est plus dense chez les filles que chez les mères;
 - . les filles montrent, à la partie antérieure du scutum, un sillon longitudinal plus profond que celui des mères;
 - . l'aire dorsale du segment médiaire présente des costules plus fréquentes, nombreuses et accentuées chez les mères que chez les filles.

Les femelles de la génération estivale se distinguent donc statistiquement des fondatrices.

Par ailleurs, la première génération comprenait, à Jussieu, à la fin de juillet 1982, 17 % de mâles et 83 % de jeunes femelles, soit environ 1 mâle pour 5 femelles.

Ainsi, l'on observe chez cette espèce, réputée solitaire, des caractères qui accompagnent, normalement, l'apparition de la vie sociale :

- présence de femelles d'été plus petites que leurs mères et statistiquement différentes de celles-ci;
- diminution du nombre des mâles d'été.

Les femelles d'été constituent-elles une caste comparable à celle des ouvrières chez les espèces sociales ou sont-elles à l'origine de la génération suivante ? La dissection de femelles d'été, prises à Jussieu, indiquait des ovaires développés et une spermathèque le plus souvent remplie de spermatozoïdes, ce qui tendait à prouver que les pourvoyeuses étaient aussi reproductrices mais plusieurs problèmes restaient non résolus. Les femelles d'été demeuraient-elles dans le nid natal, lors de leur entrée en activité ? Leur mère était-elle toujours en vie ? Et surtout, était-il possible qu'une génération de petites femelles, aux caractères particuliers, engendre une génération de fondatrices, plus grandes, différentes et destinées à hiverner ? Nous avons cherché à répondre à ces questions.

MATERIEL ET METHODES

Sur le campus de Jussieu, en juillet 1982, les fondatrices et les femelles de première génération récoltaient du pollen simultanément. Cela est dû vraisemblablement au fait que les fondatrices ne démarrent pas toutes à la même date : l'activité de récolte des premières femelles d'été chevauche, pour un temps, celle des fondatrices tardives. La présence simultanée, dans la nature, de femelles des deux générations, la difficulté de les reconnaître (il s'agit d'individus longs de 5 à 6,5 millimètres) et, plus encore, de les suivre et d'étudier leur comportement, nous a incités à tenter un élevage au laboratoire.

Les cages utilisées sont de petite dimension. Le volume de vol est de 70 x 40 x 30 centimètres. Les éléments destinés à la nidification, de 26 x 16 x 1 centimètres, sont remplis de terre enserrée entre des parois vitrées et parcourue par deux cordons en tresse de nylon trempant, par leur extrémité libre, dans un récipient d'eau. Les cages sont éclairées, selon la saison, soit par deux tubes néon de 18 W, soit par deux ampoules de 150 W.

Un bouquet de fleurs fraîches (les Composées jaunes des genres *Taraxacum*, *Picris*, *Hieracium* etc... sont les plus appréciées) est fourni chaque jour, les *villosulus* ne récoltant pas de pollen sur des fleurs artificielles. Un mélange de miel et d'eau remplace le nectar. Le bouquet est saupoudré, dès l'épuisement du pollen naturel qu'il produit, de pollen de *Cedrus atlanticus* et de *Cirsium eriophorum*.

Quelques fondatrices *villosulus*, capturées en mai 1985, sont encagées après avoir été préalablement marquées.

RESULTATS

Plusieurs fondatrices creusent, dès la fin du mois de mai, des nids qu'elles approvisionnent bientôt en pollen. Vers la fin de juin, quelques mâles éclosent, suivis de jeunes femelles, faciles à reconnaître par l'absence de marque.

Le comportement des mâles est particulier. A leur sortie du nid, ils effectuent, tout comme les femelles, des vols d'orientation, ce qui n'est pas le cas des autres mâles d'*Halictinae* (à l'exception d'*E. marginatus* qui fait de même). Ils visitent activement les nids voisins ou tout ce qui ressemble à un nid. En fin de matinée, ils disparaissent dans leur nid d'origine de telle sorte qu'aucun mâle n'est visible, en cage, l'après-midi. Une expérience simple a permis de constater cet attachement des mâles au nid natal : une nymphe pigmentée est placée dans une cellule artificielle à 2 centimètres d'un conduit vertical. Le mâle éclôt, est marqué après qu'il ait repéré son nid puis, 28 jours durant, sort et regagne régulièrement son "nid" natal. Ce comportement particulier des mâles donne à penser que, chez *E. villosulus*, comme chez *E. marginatus*, les femelles sont fécondées à l'intérieur des nids. Toutefois, dans le cas de *villosulus*, nous avons observé des copulations de jeunes femelles en cage, sur le sol, le grillage et les fleurs. Chez *marginatus*, la fécondation n'a lieu qu'à l'intérieur des nids puisque les fondatrices ne sortent pas à l'automne (PLATEAUX-QUENU 1959).

Les femelles d'été quittent leur nid, se nourrissent mais ne font pas grand'chose d'autre pendant quinze jours. La température oscille en terre, à 9 centimètres de profondeur, entre 23 et 30 ° C et, sur le sol de la cage, entre 23,5 et 34 ° C. Des ampoules plus puissantes sont alors placées sur la cage d'élevage de manière à augmenter simultanément lumière et chaleur. Ce changement, survenu le 10 juillet, provoque aussitôt une hausse de la température du sol jusqu'à 37 ou 38 ° C. Le 15 juillet, deux femelles d'été commencent à récolter du pollen suivies, bientôt, de quelques autres. Cinq d'entre elles sont suivies quotidiennement jusqu'au 30 juillet. Leur descendance est obtenue, tout au moins en partie, par l'ouverture, dans le courant du mois d'août, des nids contenant le couvain (des pertes sont dues principalement à la moisissure et à certains parasites Nématodes).

Les résultats présentés ici sont partiels et devront être confirmés par des données plus nombreuses. Nous consignons sur un graphique (fig. 1) la taille de tous les individus de première génération et celle de tous ceux de seconde génération obtenus, cette année, en élevage. La différence de taille entre les femelles des générations 1 et 2 est très hautement significative

($t = 6,69$ et $p < 0,001$); nous obtenons un graphique comparable, en ce qui concerne les femelles, à celui des fondatrices de printemps et de leurs filles capturées à Jussieu (fig. 2) malgré la grande différence des effectifs. Cela n'a rien d'étonnant puisque les fondatrices de seconde génération, passant l'hiver en diapause, sont celles qui fondent leur nid au printemps et donnent naissance aux femelles d'été, bouclant ainsi le cycle.

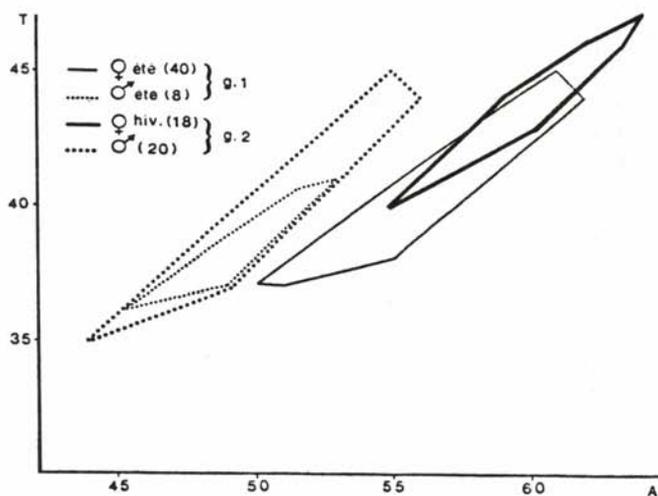


Figure 1 : Descendance totale (première et seconde génération), obtenue en élevage, de fondatrices d'*E. villosulus*.
A : longueur de l'aile (1 unité = $1/12$ mm), T : largeur de la tête (1 unité = $1/25$ mm).

Les chiffres concernant la seconde génération sont faibles, comparés à ceux de la première : cinq femelles d'été seulement ont, rappelons-le, produit ce couvain. Les femelles d'été ne sont pas toutes entrées en activité, en particulier celles qui peuplaient une cage dont on n'a pas, en temps voulu, augmenté l'éclairage et la température. D'autre part, les cinq femelles d'été concernées n'ont récolté de pollen que du 15 au 30 juillet, date

à laquelle l'expérience a été interrompue : elles seraient, vraisemblablement, restées actives par la suite.

La sex-ratio est, pour la génération d'été, de 8 mâles pour 40 femelles, soit d'1 mâle pour 5 femelles, chiffre semblable à celui trouvé à Jussieu en 1982. Elle est de 20 mâles pour 18 femelles, soit d'environ 1 mâle pour 1 femelle dans la seconde génération.

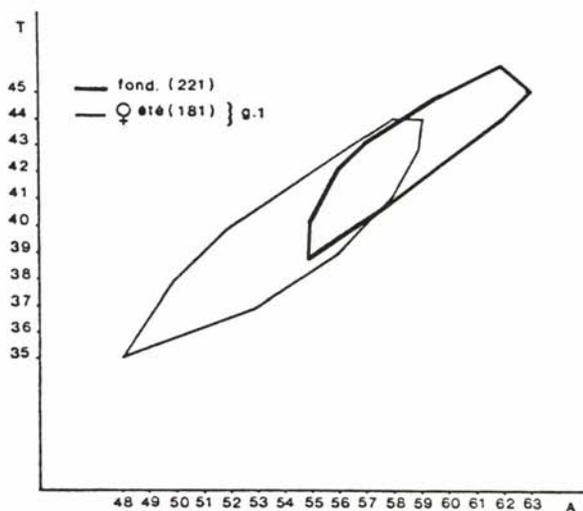


Figure 2 : Variation de taille de fondatrices et de leurs filles capturées à Jussieu (fin juin à fin juillet 1982).
A : longueur de l'aile (1 unité = 1/12 mm), T : longueur de la tête (1 unité = 1/25 mm).

La figure 3 montre les 5 femelles d'été actives et leur descendance mâle et femelle. On perçoit aussitôt la grande différence de taille entre mères et filles.

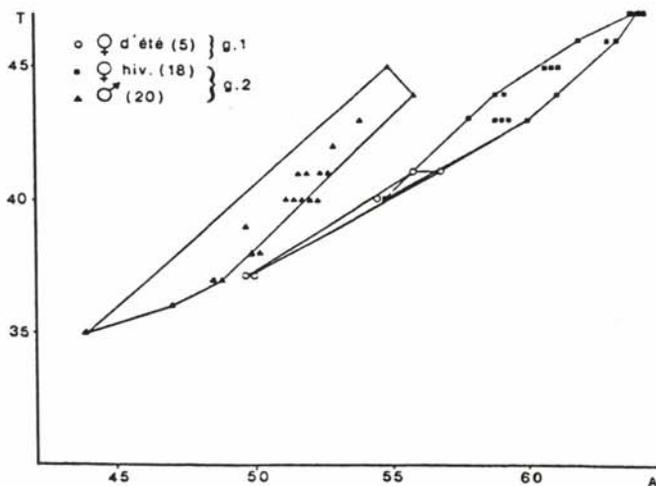


Figure 3 : Descendance de 5 femelles d'été obtenues en élevage. A : longueur de l'aile (1 unité = 1/12 mm), T : largeur de la tête (1 unité = 1/25 mm).

La figure 4 montre la descendance d'une femelle d'été précise dont on a prélevé le couvain à l'état de nymphes : les 8 femelles obtenues sont, à l'évidence, de taille nettement supérieure à celle de leur mère.

Il semble ainsi prouvé que les femelles qui hiverneront sont produites par les femelles d'été. La dissection précoce de plusieurs femelles d'été nous a montré un très faible développement du tissu adipeux. En revanche, la dissection de toutes les femelles de seconde génération a révélé un tissu adipeux abondant et parsemé d'inclusions blanches.

Sur le plan du comportement, les fondatrices, qui récoltent au printemps, ne travaillent généralement pas quotidiennement, mais assez irrégulièrement, demeurant parfois inactives 2, 3 ou 4 journées successives après une matinée de récolte, malgré la stabilité des conditions écologiques environnantes. En outre,

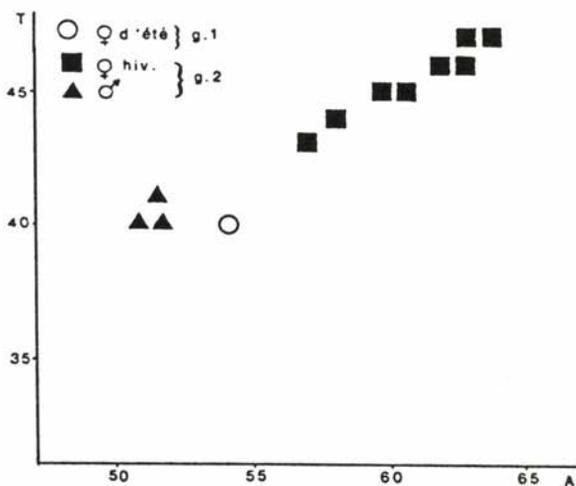


Figure 4 : Descendance d'une femelle d'été marquée obtenue en élevage.

A : longueur de l'aile (1 unité = 1/12 mm), T : largeur de la tête (1 unité = 1/25 mm).

elles font peu d'apports de pollen en une matinée puisqu'elles confectionnent des pains d'abeille plutôt petits. Les femelles d'été se montrent, au contraire, très actives et récoltent du pollen chaque jour. Elles font plus de voyages de récolte que leurs mères, étant plus petites et constituant des pains d'abeille plus gros. Pour les mères, comme pour les filles, une seule cellule est construite et approvisionnée par jour de récolte.

Les femelles d'été ont creusé, pour la plupart, des nids nouveaux, distincts de leurs nids d'origine. Deux d'entre elles ont approvisionné successivement deux nids différents, abandonnant le premier sans raison apparente puisque le couvain s'y trouvait en bon état. Nous avons, d'ailleurs, observé sur le campus de Jussieu l'apparition de nids nouveaux, sous forme de tas de déblais frais, en juillet 1982.

Le chevauchement qui existe, dans la nature, entre la

période de récolte des fondatrices et celle de leurs filles a été perçu, en élevage, dans un cas précis, mais plus aucune fondatrice de printemps n'a été retrouvée en vie, au mois d'août, lors de l'examen des nids renfermant le second couvain.

DISCUSSION

Les femelles d'été ne constituent pas une véritable caste puisque, comme des fondatrices, elles produisent, à elles seules, la génération suivante. L'élevage n'a donné aucune fondatrice fille d'une fondatrice ayant hiverné.

E. villosulus présente donc une alternance de générations, les petites femelles issues des grandes et les grandes des petites, ce qui constitue un fait exceptionnel dans l'histoire des *Halictinae*.

Le nid est typiquement celui d'une espèce solitaire (PLATEAUX-QUENU et PLATEAUX 1981) : les cellules sont reliées au conduit principal par d'étroits conduits latéraux pouvant dépasser 2 centimètres de long, remplis de terre sitôt la ponte et devenant, de ce fait, imperceptibles; ces conduits ne sont jamais rouverts et interdisent toute communication entre la pondreuse et son couvain. Certains auteurs ont insisté sur l'importance de la structure du nid dans l'évolution de la vie en société, permettant ou interdisant les rapports entre mère et couvain (KNERER 1969, SAKAGAMI 1980). KNERER pense que, chez les *Halictinae*, la réduction graduelle des conduits latéraux menant aux cellules, jointe à la concentration des cellules, a abouti, par une série d'étapes, à la formation de nids en rayon entouré d'une galerie. Cette structure particulière favorise les rapports sociaux et, de la sorte, se trouverait en corrélation avec l'état social de l'espèce. Il existe une exception célèbre à cette règle : *Halictus quadricinctus* qui, malgré son beau nid en rayon, a des moeurs solitaires. La situation inverse n'était apparemment pas connue : la mise en place de caractères accompagnant habituellement la vie sociale chez une espèce à nid de type très primitif, interdisant tout contact entre mère et couvain. C'est le cas d'*E. villosulus*.

Cette espèce peut donc être considérée comme solitaire, la seconde génération étant issue de la première et le nid étant de type primitif; cependant, par les caractères suivants, elle semble amorcer une évolution vers la vie en société :

- diminution de la proportion de mâles dans le couvain d'été;
- production de femelles d'été plus petites que leurs mères et différentes d'elles, sans diapause ni réserves.

D'après PACKER et KNERER (1985), qui analysent l'évolution sociale du sous-genre *Evylaeus*, six caractères sont de grande importance dans l'accession à la vie en société, le premier

étant la réduction de la proportion de mâles dans le premier couvain, le cinquième l'accroissement de la différence de taille entre reine et ouvrières. A condition de remplacer le mot "ouvrière" par celui de "femelle d'été", *E. villosulus* présente ces deux caractères. L'espèce *E. marginatus*, qui montre une absence totale de mâles dans les couvées d'ouvrières, a accédé à la vie sociale sans qu'aucune différenciation morphologique n'affecte ses castes, diversifiées après l'éclosion imaginale (PLATEAUX-QUENU 1959).

E. villosulus pourrait donc être regardée comme une étape éventuelle dans une voie évolutive de type original où, dans un nid de schéma très primitif, une différenciation morphologique des femelles d'été, assortie d'une sex-ratio d'1 mâle pour 5 femelles, a pris place avant toute apparition d'une division du travail.

Ce nouvel exemple conforte l'idée que l'évolution emprunte, chez les *Halictinae*, des chemins divers.

REFERENCES

- KNERER G., 1969.- Synergistic evolution of halictine nest architecture and social behavior. *Can. J. Zool.*, 47, 925-930.
- PACKER L. et KNERER G., 1985.- Social evolution and its correlates in bees of the subgenus *Evylla* (Hymenoptera; Halictidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17, 143-149.
- PLATEAUX-QUENU C., 1959.- Un nouveau type de société d'Insectes : *Halictus marginatus* Brullé (Hym., Apoidea). *Ann. Biol.*, 35, 325-345.
- PLATEAUX-QUENU C. et PLATEAUX L., 1981.- La variation individuelle d'*Evylla villosulus* (K.), espèce solitaire (Hym., Halictinae). I. Fondatrices de printemps. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, Paris, 13ème série, 3, 249-258. 1985.- La variation individuelle d'*Evylla villosulus* (K.), espèce solitaire (Hym., Halictinae). Comparaison des fondatrices de printemps et de leurs filles appartenant à la première génération. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 2, 293-302.
- POURSIN J.M. et PLATEAUX-QUENU C., 1982.- Niches écologiques de quelques *Halictinae*. Comparaison des cycles annuels. *Apidologie*, 13, 215-226.
- SAKAGAMI Sh.F., 1980.- Bionomics of the Halictine Bees in Northern Japan. I. *Halictus (Halictus) tsingtouensis* (Hymenoptera, Halictidae), with Notes on the Number of Origins of Eusociality. *Kontyû*, Tokyo, 48, 526-536.
- STOECKHERT E., 1923.- Ueber Entwicklung und Lebensweise des Biengattung *Halictus* Latr. und ihrer Schmarotzer. Die Biologie der Gattung *Halictus* Latr. *Konowia Vienna*, 2, 48-64, 145-165, 216-247.