

FLEXIBILITE SOCIALE CHEZ *EVYLAEUS ALBIPES* (F.)

(HYMENOPTERA, HALICTINAE)

C. PLATEAUX-QUENU

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

Résumé: Les diverses populations d'*Evylaeus albipes* présentent parfois des modes de vie différents. Dans le sud-ouest de la France (Dordogne), l'espèce produit une première couvée d'ouvrières et de mâles, puis une seconde couvée de sexués: futures fondatrices et mâles. Dans l'est de la France (Lorraine), l'espèce apparaît plus tardivement que dans le sud-ouest, avec un décalage d'environ un mois. Elle produit, non des ouvrières, mais directement, telle une espèce solitaire, une couvée unique de fondatrices et de mâles. On suppose qu'*Evylaeus albipes* possède un potentiel social qui s'exprime ou non, selon les conditions écologiques environnantes. On se demande si la sélection favoriserait le caractère solitaire dans les régions à courte saison chaude et le caractère social dans les régions à longue saison chaude.

Mots-clés: eusocialité, forme sociale, forme solitaire, polygynie, potentiel social.

Summary: Social flexibility in *Evylaeus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae).

The various populations of *Evylaeus albipes* may sometimes exhibit different modes of living. In the south-west of France (Dordogne), each foundress produces a first brood composed of workers and males, then a second brood of sexuals: future foundresses and males. In the east of France (Lorraine), the species appears later on, with a delay of one month or so. Each foundress produces directly an only annual brood of future foundresses and males. It is assumed that *Evylaeus albipes* possesses a social potentiality which may or may not be expressed according to the variable environmental conditions. It is wondered if natural selection favours a solitary form in regions with a short warm season and a social form in regions with a long warm season.

Key-words: eusociality, social form, solitary form, polygyny, social potentiality.

INTRODUCTION

Les diverses populations d'*Evylaeus albipes*, espèce paléarctique (EBMER 1988), peuvent présenter des modes de vie différents.

Dans le sud-ouest de la France, en Dordogne (PLATEAUX-QUENU 1989), les fondatrices apparaissent vers la mi-avril. Elles produisent, en juin, une première couvée d'ouvrières et de mâles. Les ouvrières sont statistiquement plus petites que leur mère avec un large recouvrement de taille entre les femelles des deux castes. Elles sont très attractives pour les mâles. Elles entrent rapidement en activité, récoltent du

pollen tandis que leur mère, devenue reine, pond. La seconde couvée, résultant de l'activité commune de la mère et de ses filles, comporte les sexués, mâles et futures fondatrices apparaissant en juillet et en août. Les mâles fécondent les femelles, meurent avant l'automne. Les futures fondatrices se nourrissent, sont fécondées, passent l'hiver dans le nid natal. Ceci constitue un cycle classique d'*Halictine* eusociale annuelle.

Le présent travail concerne la biologie d'une population de l'est de la France (Villers-lès-Nancy) que je compare à celle du sud-ouest.

MATERIEL ET METHODES

Capturées dès leurs premières sorties, en mai et début juin 1991 et 1992, une vingtaine de fondatrices de la population de l'est sont élevées au laboratoire dans les mêmes conditions écologiques que celles du sud-ouest (PLATEAUX-QUENU 1989, 1992): grandes cages avec un volume de vol d'environ un mètre cube et des éléments de nidification remplis de terre de 15 X 37 X 1 cm, flanqués de parois vitrées; petites cages avec un volume de vol de 70 X 40 X 30 cm et des éléments de nidification de 26 X 16 X 1 cm; 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*, *Cirsium eriophorum* et *Salix caprea*); 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.

Des pré-conduits en forme d'Y, excavés dans certains éléments, favorisent la formation de nids polygynes en offrant deux entrées convergeant vers un conduit unique.

RESULTATS

1°) Cycle biologique.

E. albipes apparaît dans l'est de la France plus tardivement que dans le sud-ouest, avec un décalage d'environ un mois. J'ai encagé des fondatrices capturées en mai et début juin lors de leurs premières sorties. Elles sont entrées rapidement en activité. Elles ont produit, un mois plus tard, des femelles et des mâles en proportion sensiblement équivalente. Mais les femelles sont restées inactives, ont été fécondées et, après quelques sorties, ne se sont plus montrées.

J'ai constitué des groupes artificiels de 2 ou 3 nymphes femelles orphelines de première couvée: celles-ci n'ont pas, comme les futures ouvrières du sud-ouest (PLATEAUX-QUENU 1991), évolué en petites sociétés constituées d'une pondeuse et d'une ou de deux pourvoyeuses; elles sont demeurées inactives.

J'ai mesuré, à l'aide des paramètres habituels: largeur de la tête, longueur de l'aile, les descendants femelles obtenus en élevage et d'autres récoltés dans la nature en juillet et en août dans le même biotope que leurs mères (et aisément distinguables de celles-ci par leur pilosité intacte et la couleur grise de leurs ailes). J'ai noté qu'aucune

des femelles-filles prélevées dans la nature ne récoltait de pollen. La figure 1, bas, montre qu'il y a superposition de la taille des mères et des filles, en élevage comme dans la nature. La première couvée de la forme *albipes* de l'est est, en fait, une unique génération. Il s'agit d'une forme solitaire, dépourvue d'ouvrières. La forme sociale (figure 1, haut) montre une différence de taille entre les femelles des deux castes avec une large zone de recouvrement. Ce phénomène peut être illustré à l'aide d'exemples précis. La figure 2 montre que dans la forme sociale:

- la reine est la plus grande femelle de la société (l'examen d'une soixantaine de nids d'élevage n'a pas montré une seule exception à cette règle);
- le mâle ou les mâles ont tendance à apparaître avant les ouvrières; leur nombre est généralement inférieur à celui des ouvrières (20 à 50% de mâles selon les sociétés, PLATEAUX-QUENU 1989 et 1991).

Dans la forme solitaire, en revanche:

- la mère n'est pas forcément la plus grande du nid: elle donne naissance à des filles de taille voisine, éventuellement plus grandes qu'elle;
- l'étude de l'ordre d'émergence, indiqué sur la figure 2 par des chiffres arabes, montre que les sexes alternent - et ceci de façon plus ou moins régulière selon les nids - et que la sex ratio est voisine de 1/1.

2°) Caractéristiques biologiques.

- Réouverture des cellules

Les fondatrices de l'est ferment les cellules

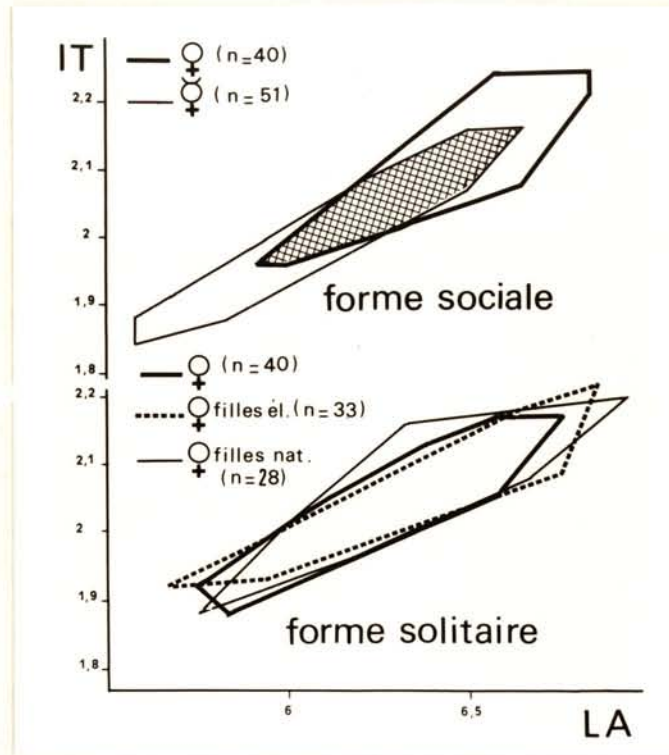


Fig. 1.- Comparaison des formes solitaire (bas) et sociale (haut) d'*E. albipes*. Variation de taille des fondatrices et de leurs filles (1ère couvée). Forme sociale: l'aire de droite représente les fondatrices, l'aire de gauche les ouvrières (zone de recouvrement en quadrillé). Forme solitaire: les aires représentant les fondatrices (—), les filles d'élevage (---) et les filles naturelles (—) sont superposées. LA: longueur de l'aile, IT: largeur de la tête, en millimètres.

Fig. 1.- Comparison between the solitary form (below) and the social one (above) of *E. albipes*. Size variation of foundresses and their daughters (first brood). Social form: the right-hand area represents the foundresses, the left-hand area the workers (checkered area: size overlap). Solitary form: the areas of the foundresses (—), the laboratory reared daughters (---) and the natural daughters (—) are superposed. LA: wing length, IT: head width, in millimetres.

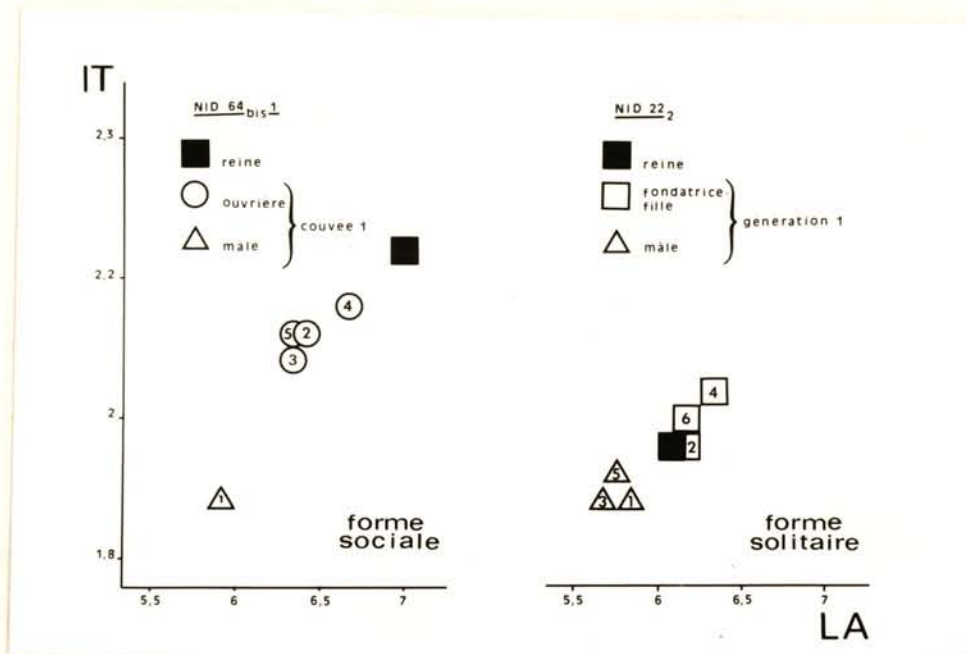


Fig. 2.- Population de deux nids d'*E. albipes*, l'un de la forme sociale (à gauche), l'autre de la forme solitaire (à droite) à l'éclosion de la première couvée. Les chiffres indiquent l'ordre d'émergence des adultes. LA: longueur de l'aile, LT: largeur de la tête, en millimètres.

Fig. 2.- Population of two nests of *E. albipes*, one belonging to the social form (on the left hand), the other to the solitary form (on the right hand), after the emergence of the first brood. The numbers indicate the order of emergence of the adults. LA: wing length, LT: head width, in millimetres.

à couvain sitôt l'oeuf pondu sur le pain d'abeille puis les rouvrent périodiquement, inspectent le couvain et referment les cellules de l'extérieur.

- Polygynie

Les fondatrices de l'est ont tendance à s'associer en nids polygynes. 11 fondatrices introduites dans une cage à 5 éléments d'élevage ont donné 5 nids monogynes et 2 nids trigynes. 12 fondatrices introduites dans une cage à 8 éléments ont donné 4 nids monogynes, 2 nids digynes et un nid tétragyne, laissant un élément inoccupé.

Donc: des nids polygynes se forment spontanément lorsqu'on introduit, dans une même cage, plusieurs spécimens de la forme solitaire. La présence de pré-conduits en forme d'Y facilite cette formation.

Dans tous ces nids polygynes, sans exception, l'une des femelles, la plus grande, se différencie en pondreuse, l'autre ou les autres jouant le rôle de pourvoyeuses: une monogynie fonctionnelle (PARDI 1943-1946, DELEURANCE 1950, GERVET 1956) apparaît. La polygynie s'assortit donc obligatoirement de semisocialité *sensu* MICHENER (1969).

- Présence de fondatrices âgées de 2 ans

Certaines fondatrices de la forme solitaire, ayant passé en diapause deux hivers successifs, peuvent manifester une activité au cours de leur deuxième année de vie. L'une d'entre elles est devenue la pon-

deuse principale d'une société trigyne incluant deux autres jeunes fondatrices, les auxiliaires (PLATEAUX-QUENU 1992, fig.7): c'est un cas de "delayed eusociality" ou d'eusocialité différée telle qu'elle a été définie par SAKAGAMI et MAETA (1989) travaillant sur *Ceratina*. Dans un autre exemple, une vieille fondatrice est devenue auxiliaire, travaillant avec deux autres jeunes auxiliaires et une jeune pondreuse, la plus grande du groupe tétragyne. Une vieille fondatrice, comme une jeune, s'adapte à la situation présente, devenant pondreuse ou auxiliaire selon qu'elle est, ou non, la plus grande du groupe.

DISCUSSION

E. albipes présente, selon l'endroit où elle se trouve, une forme solitaire et une forme sociale. La forme solitaire semble être assez largement répandue. Sa présence a été constatée dans l'est de la France (Lorraine, Vosges), au mont Ventoux (collection DESMIER de CHENON), en Suisse vers Le Brassus, au nord de l'Allemagne (communication personnelle de von der HEIDE), en Autriche (courbes phénologiques d'EBMER 1971). La forme sociale n'a été observée, à ce jour, que dans le sud-ouest de la France et en région parisienne. Il semblerait, mais cela reste à confirmer, que la forme solitaire soit plus répandue que la forme sociale. La situation inverse caractérise l'espèce voisine, *E. calceatus* qui, elle, est sociale dans l'est de la France et dont la forme solitaire n'est signalée qu'au mont Yokotsu, au Japon (SAKAGAMI et MUNAKATA 1972).

Résumons, à l'aide du tableau I, les principaux caractères des formes solitaire et sociale faisant apparaître la surprenante flexibilité sociale de l'espèce.

EVYLAEUS ALBIPES	
FORME SOCIALE	FORME SOLITAIRE
$\text{♀} \rightarrow \text{♀♀} + \text{♂♂} = \text{lère couvée}$ $\text{♀} + \text{♀♀} \rightarrow \text{♀♀} + \text{♂♂} = \text{2ème couvée}$	$\text{♀} \rightarrow \text{♀♀} + \text{♂♂} = \text{lère couvée}$ $= \text{couvée unique}$
<hr style="width: 80%; margin: 0 auto;"/> eusocialité immédiate inspection des cellules	inspection des cellules
<i>facultatif:</i> polygynie avec semisocialité eusocialité différée ?	<i>facultatif:</i> polygynie avec semisocialité eusocialité différée

Tableau I.- Caractéristiques biologiques comparées des formes sociale et solitaire d'*E. albipes*.

Table I.- Comparative biological characteristics of the social and solitary forms of *E. albipes*.

L'eusocialité immédiate correspond à la "non-delayed eusociality" de SAKAGAMI et MAETA (1989). La forme solitaire est totalement dépour-

vue d'ouvrières. L'eusocialité différée, "delayed eusociality" des auteurs précités, n'a pas été démontrée chez la forme sociale d'*E. albipes*. Cependant la capture, en Dordogne, au printemps, de quelques spécimens aux ailes usées parmi les jeunes fondatrices laisse supposer que certains sujets sont capables, comme ceux de la forme solitaire, d'hiverner à deux reprises.

L'inspection des cellules à couvain nécessite leur ouverture. Or l'ouverture des cellules, soit périodique, soit constante, est en corrélation avec le niveau social dans le sous-genre *Evyllaenus* (PACKER et KNERER 1985). Les espèces qui rouvrent les cellules ou les laissent ouvertes présentent le niveau social le plus avancé; toutes sont eusociales; on en dénombre six: *albipes* (PLATEAUX-QUENU 1989), *calceatus* (PLATEAUX-QUENU 1973), *linearis*, *cinctipes* (espèce américaine), *malachurus* (KNERER et PLATEAUX-QUENU 1966, KNERER 1983) et *marginatus* (PLATEAUX-QUENU 1959). Or les fondatrices de la forme solitaire d'*E. albipes* pratiquent, tout comme celles de la forme sociale, la réouverture des cellules et l'inspection du couvain.

Par ailleurs, les fondatrices de l'une et l'autre forme ont tendance à se grouper en nids polygynes. Dans la forme sociale, la semisocialité évoluée, en été, en eusocialité où deux générations, la mère et les auxiliaires d'une part, les ouvrières d'autre part, se trouvent impliquées. Dans la forme solitaire, la semisocialité n'est évidemment pas suivie d'eusocialité puisque la première couvée est unique. Ceci constitue un phénomène rare chez *Evyllaenus*. *E. comagenensis* (PACKER et al. 1989, BATRA 1990) représente le seul exemple connu pour avoir, au printemps, des nids polygynes n'évoluant pas en sociétés estivales eusociales. D'après PACKER (1991), la combinaison semisocialité printanière-eusocialité estivale dérive d'une condition ancestrale à fondation monogyne. Si la semisocialité non suivie d'eusocialité était pléiosomorphe, elle serait fréquente; or elle est rare. *Evyllaenus* ne semble pas avoir emprunté la route semisociale dans son évolution vers l'eusocialité. En revanche une route directe, depuis un ancêtre solitaire jusqu'à l'eusocialité a pu survenir sans étapes intermédiaires (MICHENER 1985). Les formes solitaire et sociale d'*E. albipes*, décrites dans ce travail, semblent étayer ce point de vue.

E. albipes ne semble pas être socialement fixée. Elle a conservé une adaptabilité à des climats qui ne lui permettent pas d'être eusociale. Cette adaptation est-elle écologique, donc réversible au niveau des individus? L'espèce posséderait un potentiel social qui s'exprimerait plus ou moins selon les conditions écologiques environnantes. Cette adaptation est-elle le résultat d'une sélection qui favoriserait le caractère solitaire dans les régions à courte saison chaude et le caractère social dans les régions à longue saison chaude?

Des expériences ultérieures seront entreprises pour tenter de répondre aux questions suivantes:

- peut-on "solitariser" expérimentalement la forme sociale?
- peut-on "socialiser" expérimentalement la forme solitaire?

REFERENCES

- BATRA S.W.T., 1990.- Bionomics of *Evyllaenus comagenensis* (Knerer and Atwood) (Halictidae), a facultatively polygynous univoltine, boreal halictine bee. *Proc. Ent. Soc. Washington*, 92, 725-731.
- DELEURANCE E.P., 1950.- Sur le mécanisme de la monogynie fonctionnelle chez les Polistes (Hym. Vesp.). *C. R. Acad. Sc.*, 230, 782-784.
- EBMER A.W., 1971.- Die Bienen des Genus *Halictus* Latr. S. L. im Großraum von Linz (Hymenoptera, Apidae). *Nat. Jb. Linz*, 63-156.
- 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.
- GERVET J., 1956.- L'action des températures différentielles sur la monogynie fonctionnelle chez les Polistes (Hym. Vesp.). *Ins. Soc.*, 3, n°1, 159-177.
- KNERER G., 1983.- The biology and social behavior of *Evyllaenus 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.*, 263, 1622-1625.
- MICHENER C.D., 1969.- Comparative social behavior of bees. *An. Rev. Entomol.*, 14, 299-342.
- MICHENER C.D., 1985.- From solitary to eusocial: need there be a series of intervening species? *Fortschr. Zool.*, 31, 293-305.
- PACKER L., 1991.- The evolution of social behavior and nest architecture in sweat bees of the subgenus *Evyllaenus* (Hymenoptera: Halictidae): a phylogenetic approach. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29, 153-160.
- PACKER L., JESSOME V., LOCKERBIE C., SAMPSON B., 1989.- The phenology and social biology of four sweat bees in a marginal environment: Cape Breton Island. *Can. J. Zool.*, 67, 2871-2877.
- PACKER L. et KNERER G., 1985.- Social evolution and its correlates in bees of the subgenus *Evyllaenus* (Hymenoptera; Halictidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17, 143-149.
- PARDI L., 1943-1946.- La "Dominazione" e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* L. *Boll. Ist. Entom. Univ. Bologna*, 15, 25-84.
- PLATEAUX-QUENU C., 1959.- Un nouveau type de société d'Insectes: *Halictus marginatus* Brullé. *An. Biol.*, 35, 9-10-11-12, 325-345.
- PLATEAUX-QUENU C., 1973.- Construction et évolution annuelle d'un nid d'*Evyllaenus 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.
- PLATEAUX-QUENU C., 1989.- Premières observations sur le caractère social d'*Evyllaenus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, 5, 335-344.
- PLATEAUX-QUENU C., 1991.- Potentialités des ouvrières d'*Evyllaenus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, 7, 103-110.

PLATEAUX-QUENU C., 1992.- Comparative biological data in two closely related eusocial species: *Evyllaenus calceatus* (Scop.) and *Evyllaenus albipes* (F.) (Hym., Halictinae). *Ins. Soc.*, 39, n°4, sous presse.

SAKAGAMI S.F. et MAETA Y., 1989.- Compatibility and incompatibility of solitary life with eusociality in two normally solitary bees *Ceratina japonica* and *Ceratina okinawana* (Hymenoptera, Apoidea), with notes on the incipient phase of eusociality. *Jpn. J. Ent.*, 57, 417-439.

SAKAGAMI S.F. et MUNAKATA M., 1972.- Distribution and bionomics of a transpalaeartic eusocial halictine bee, *Lasioglossum (Evyllaenus) calceatum*, in northern Japan, with reference to its solitary life cycle at high altitude. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Series VI, Zool.*, 18, n°3, 411-439.