

FONDATION TETRAGYNE CHEZ *EVYLAEUS CALCEATUS* (SCOPOLI)  
(HYM. HALICTINAE)

par

Cécile PLATEAUX-QUENU

Laboratoire d'Évolution

105, Boulevard Raspail, F-75006 Paris

C.N.R.S., R.C.P. n°317

**Résumé:** Quatre fondatrices d'*Evylaeus calceatus*, non sœurs, ont constitué, en élevage, une société tétragyne dans laquelle deux résultats importants sont apparus: 1°) Une hiérarchie sociale s'est instaurée, sans rapport avec la taille des individus en présence. 2°) Les auxiliaires ont maintenu sans relâche l'activité de récolte qui se poursuivait encore lors de l'éclosion de la première ouvrière.

**Mots-clés:** femelle, auxiliaire, digynie, *Evylaeus calceatus*, *Halictinae*, hiérarchie sociale, monogynie, pondreuse principale, seuil pondéral de discrimination des sexes, tétragynie.

**Summary:** Tetragynous foundation in *Evylaeus calceatus* (Scopoli) (Hym. Halictinae)

Spring foundresses of *Evylaeus calceatus*, introduced in rearing cages, generally establish monogynous societies, seldom digynous ones. This year, such foundresses, which were not sisters, have exceptionally set up a tetragynous society.

Two important results must be emphasized:

1°) A social hierarchy appeared, composed of a queen or egg-layer who never foraged, a poor forager with slightly enlarged ovaries, a more active forager with undeveloped ovaries(\*) This social hierarchy is irrelevant to the size of the individuals, the foundresses above-mentioned respectively holding the following order of size: 2,3,4,1.

2°) The rule is that the foundress of a monogynous society of *E. calceatus* stops working outside the nest after having constructed and provisioned a few cells. Thus the nest remains shut after the spring provisioning phase until, some weeks later, the newly emerged workers start the summer provisioning phase. The same thing happens with a digynous society. In our tetragynous society, the three auxiliaries went on gathering pollen uninterruptedly even when the first worker hatched. They looked exhausted. The number of cells thus constructed was above the one all the four foundresses would have been able to produce by themselves.

**Key-words:** auxiliary female, digyny, *Evylaeus calceatus*, *Halictinae*, social hierarchy, monogyny, tetragyny.

\* a very forager with undeveloped ovaries

## INTRODUCTION

Les fondatrices d'*Evylaeus calceatus* établissent, en élevage, des sociétés le plus souvent monogynes, plus rarement digynes. Dans ces sociétés s'instaure une monogynie fonctionnelle, l'une des fondatrices devenant la pondeuse principale, l'autre ou auxiliaire jouant le rôle d'ouvrière. Cette année, de telles fondatrices ont exceptionnellement constitué une société tétragyne.

Vingt fondatrices capturées à la Mouthe le 8 avril 1983 ont été lâchées, le 11 avril, dans une cage d'un volume d'un mètre cube. La cage contenait 12 éléments identiques de 37 centimètres de long, 15 de large et 6 millimètres d'épaisseur; ces éléments étaient remplis de terre enserrée entre deux parois vitrées permettant l'observation des nids souterrains.

À côté de nombreux nids monogynes, une société tétragyne s'est constituée dès le 15 avril à la suite de la fusion, en profondeur, de deux nids ayant des entrées distinctes. L'approvisionnement en pollen, commencé le 19 avril, a été suivi, au jour le jour, jusqu'à la destruction du nid, le 10 juin, soit durant une période totale de 52 jours. Au cours de cette période, 7 journées, éparées parmi les jours d'activité, n'ont comporté aucune récolte de pollen. Il est donc resté 45 jours de travail effectif. 39 cellules ont été approvisionnées en 45 jours de récolte, la première cellule en 3 jours successifs, les 38 autres, soit en un seul jour pour 34 d'entre elles, soit en deux jours successifs pour 4 d'entre elles. Le numéro d'ordre des cellules a été inscrit sur la vitre qui les recouvrait au fur et à mesure de leur apparition. J'ai interrompu l'observation le jour où la quarantième cellule est apparue.

	N apports pollen	Max. ap. /jour	Moy. ap. /jour	N jours ss apport	% apports	Dev. ov.	Rang social	Rang de taille
♀ verte	0	0	0	45	0 %	+++	I	2
♀ blanche	72	4	1,6	12	18,8 %	++	II	3
♀ orangee	126	7	2,8	5	32,8 %	-	III	4
♀ rouge	186	8	4,1	3	48,4 %	-	IV	1
Total	384		8,5		100 %			

Figure 1.-Hiérarchie sociale des fondatrices d'une société tétragyne.

ap., apports; Dév.ov., développement ovarien.

Trois fondatrices ont pris part, simultanément, à la récolte du pollen, se comportant comme les ouvrières d'une société estivale (fig.1). Elles ont participé à l'approvisionnement du nid de manière inégale: la femelle blanche pour 18,8%(72 apports sur 384), la femelle orangée pour 32,8 % (126 apports sur 384), la femelle rouge pour 48,4 % (186 apports sur 384) soit presque pour la moitié. La quatrième fondatrice, marquée en vert, demeurait constamment au nid: je ne l'ai vue sortir et se nourrir de pollen qu'une seule fois, le 28 avril

vers 13 heures; elle apparaissait fréquemment à l'entrée du nid et s'affairait auprès des cellules. Si celle-ci n'a pas contribué à la récolte du pollen (% apports = 0%, N jours sans approx. = 45), la femelle blanche s'est abstenue de toute récolte pendant 12 jours, la femelle orangée pendant 5 jours, la femelle rouge pendant 3 jours.

Le comportement de la femelle blanche était particulier. Sortie de bonne heure, en même temps que ses compagnes, elle passait des heures inactive, posée sur une paroi de la cage puis elle volait longuement en cage pour se poser de nouveau; le maximum de ses apports quotidiens de pollen a été de 4, la moyenne des apports par jour de 1,6. La femelle orangée s'est montrée plus active, le maximum de ses apports quotidiens étant de 7 et la moyenne des apports par jour de 2,8. La femelle rouge s'est montrée la plus "ouvrière" de la société sur le plan de l'activité, avec un maximum d'apports quotidiens de 3 et une moyenne de 4,1 apports par jour.

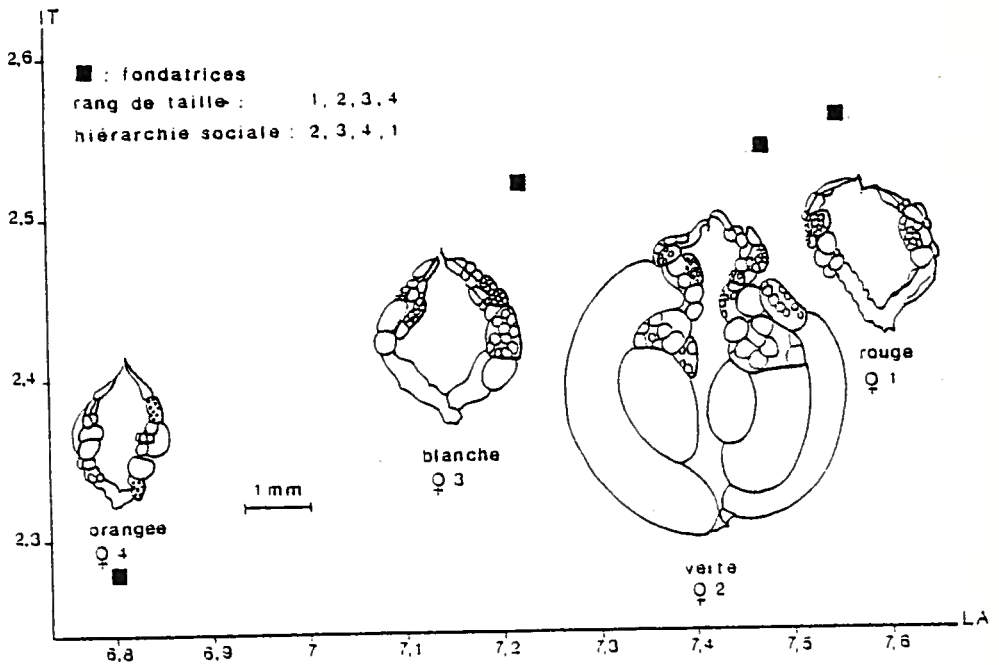


Figure 2.- Taille relative, en millimètres (IT, largeur de la tête; LA, longueur de l'aile) et développement ovarien des fondatrices formant une société tétragyne.

Ces fondatrices ont toutes été disséquées le 10 juin, dès la confection de la quarantième cellule (fig. 2). La femelle verte montrait des ovaires bien développés avec un ovocyte mûr et plusieurs de belle taille; son corps gras était, de plus, très abondant. La femelle blanche contenait aussi du corps gras, mais en moindre abondance; elle avait des ovaires un peu épaissis avec des corps jaunes bien visibles. Les femelles orangée et rouge ne renfermaient presque pas de corps gras; leurs ovaires étaient non développés et sans trace de corps jaunes.

L'activité de récolte des quatre fondatrices, nulle pour la femelle verte, de plus en plus importante pour les femelles blanche, orangée et rouge, se montre en corrélation négative avec l'état ovarien (fig. 1). Le rang social est figuré en chiffres romains: I est la pondeuse principale, II, III, IV sont des auxiliaires jouant le rôle d'ouvrières.

Examinant la taille des fondatrices en présence (fig. 2), j'ai noté une dissociation entre celle-ci et la hiérarchie sociale, la reine (I) se trouvant être la deuxième par la taille, l'ouvrière blanche (II) la troisième, l'ouvrière orangée (III), de beaucoup la plus petite, la quatrième par la taille; enfin, paradoxalement, l'ouvrière rouge, la plus grande de toutes, se trouvait être la dernière dans la hiérarchie sociale (IV) donc la plus "ouvrière".

Cette disposition particulière, avec les phénomènes de dominance sociale qu'elle soutend, pourrait s'expliquer par l'ordre d'installation des fondatrices dans le nid commun, la plus anciennement implantée étant la reine tandis que les fondatrices surajoutées deviendraient, au fur et à mesure de leur arrivée, des auxiliaires occupant les divers rangs dans la hiérarchie sociale.

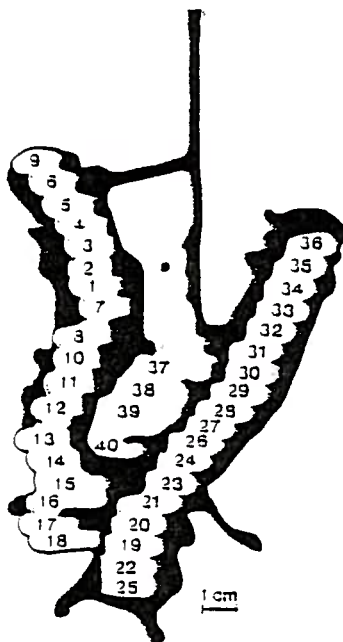
Par ailleurs, *Evyllaëus calceatus* présente normalement, comme la plupart des espèces eusociales, une activité de récolte discontinue: elle est visible d'une part au printemps lorsque les fondatrices garnissent de pollen les cellules destinées aux ouvrières accompagnées de quelques petits mâles, d'autre part en été quand les ouvrières nouvellement écloses amassent du pollen dans les cellules destinées aux sexués. Entre ces deux périodes d'activité s'intercale une phase de repos pendant laquelle les nids sont fermés et totalement silencieux. Cette phase de repos dure au minimum trois semaines.

Le maximum de cellules obtenues jusqu'alors en élevage dans un nid digyne est de 11, pour la couvée de printemps. J'ai donc pensé que les fondatrices de la société tétragyne complèteraient une vingtaine de cellules au plus puis fermeraient leur nid jusqu'à l'éclosion des premières ouvrières. Il n'en a rien été. Quand la cellule 30 est apparue, le 28 mai, soit 37 jours après le démarrage de la récolte, j'ai profité d'un moment opportun, où les trois pourvoyeuses se trouvaient simultanément hors du nid, pour prélever l'élément contenant le nid, l'ouvrir, vider de leur contenu les 14 premières cellules et mettre en élevage le couvain qu'elles abritaient. Je désirais, en effet, connaître le sexe et le poids de chaque nymphe incluse

dans sa cellule préalablement numérotée, avant l'éclosion imaginaire. L'ouvrière habitant la cellule 1, prélevée le 28 mai à l'état de nymphe pigmentée, est éclosée en élevage le 30 mai, soit deux jours plus tard.

Après mon intervention, j'ai refermé le nid à l'aide d'une vitre et remis en place l'élément dans la cage. Or l'approvisionnement s'est poursuivi, jour après jour, jusqu'à ce que je l'interrompe définitivement, le 10 juin, après l'apparition de la quarantième cellule (Fig. 3).

Figure 3.- Nid tétragyne comprenant 40 cellules.



La première ouvrière, si je ne l'avais retirée de sa cellule à l'état de nymphe pigmentée le 28 mai, serait éclosée dans un nid ouvert et en cours d'approvisionnement ce que je n'ai jamais observé auparavant chez *E. calceatus* ni chez aucun *Eurylaeus*. Les premières ouvrières écloses auraient vraisemblablement pris le relais de l'approvisionnement en pollen et se seraient peu à peu substituées aux auxiliaires. L'approvisionnement de printemps et celui d'été se seraient donc succédés sans interruption (1).

J'ai arrêté l'expérience après l'apparition de la cellule 40 mais je ne sais, au juste, combien de cellules les fondatrices auraient construites et complétées par la suite.

Il faut d'ailleurs noter que les pourvoyeuses les plus actives, à savoir les femelles orangée et rouge, ont manifesté dès les alentours du 10 mai, soit une vingtaine de jours après le début de la récolte, date à laquelle elles auraient dû normale-

(1) -Un phénomène analogue est signalé par KNERER (1980) chez deux *Halictus*: *légatus* et *maculatus*.

ment cesser l'approvisionnement, des signes manifestes de "fatigue", traînant dans la cage, restant longtemps immobiles sur les fleurs, volant mal et, pour la femelle rouge, faisant une partie de ses voyages de récolte en marchant et non au vol (à tel point que j'avais disposé à même le sol un petit tas de pollen où elle allait s'approvisionner).

La figure 4 indique le couvain produit dans cette société. Habituellement, quelques mâles sont produits les premiers, sur de petits pains d'abeille, suivis par des ouvrières nettement plus nombreuses. Ici, les mâles et les ouvrières alternent. L'infestation du couvain par les Nématodes ne m'a, hélas, pas permis d'obtenir, à l'état de nymphes, le couvain au complet mais seulement un bon tiers de ce couvain (14 nymphes vivantes sur 39 cellules approvisionnées). Le poids moyen des ouvrières est de 32,43 mg, celui des mâles de 26,26 mg. Je constate une fois de plus qu'il existe ici, comme dans chaque société, un seuil pondéral de discrimination des sexes. Ce seuil apparaît nettement sur le graphique où un mâle et une ouvrière pèsent exactement le même poids (29,6 mg) et se trouvent ainsi à cheval sur ce seuil.

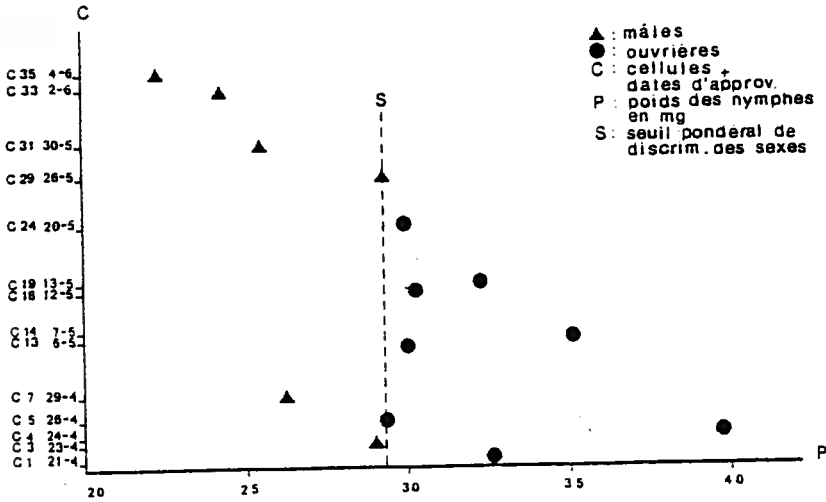


Figure 4.- Première couvée (sexe et poids des nymphes) de la société tétragyne.

Puisque je connais le nombre d'apports de pollen constituant chaque pain d'abeille, je puis, sans grand risque d'erreur, connaître le sexe des nymphes non recensées. Du début de la récolte (19 avril) jusqu'au jour de ma première intervention

dans le nid (28 mai) qui correspond, à deux jours près, à l'éclosion de la première ouvrière, 29 cellules ont été complétées qui auraient contenu 6 mâles et 23 ouvrières, soit un peu plus de 20% de mâles. Le couvain effectivement élevé me montre en effet que, pour un total de 6 à 8 apports de pollen, (\*) j'obtiens une ouvrière. Ce chiffre de 23 ouvrières est considérable et permet de pressentir l'ampleur de la société estivale qui aurait résulté d'une telle association. Dans cette estimation, je laisse volontairement de côté les nymphes produites après mon intervention du 28 mai, pensant que l'éclosion d'une première ouvrière dans le nid d'origine aurait pu modifier le processus d'approvisionnement et la caste des individus à éclore.

Dans l'examen de cette société tétragyne, formée de fondatrices non soeurs, deux résultats sont donc apparus:

I Une hiérarchie sociale s'est instaurée, apparemment sans rapport avec la taille des individus en présence.

II L'activité de récolte, normalement discontinuée, s'est poursuivie de façon continue au moins jusqu'à l'éclosion de la première ouvrière. Le nombre de cellules ainsi complétées est supérieur à celui que l'ensemble des fondatrices auraient pu produire en solitaires.

\* j'obtiens un mâle tandis que pour un total de 9 à 13 apports,

#### Références

- KNERER G., 1980.- Biologie und socialverhalten von Bienenarten der Gattung *Halictus* Latreille (Hymenoptera; Halictidae). *Zool. Jahrb. Syst., Ok. u. Geo. d. t.*, 107, 511-536.

