

CHAPITRE VII

VIE EN SOCIÉTÉ

I. — GÉNÉRALITÉS SUR LA VIE SOCIALE

La vie sociale a surgi, chez les Insectes, selon deux voies principales :

1° la voie familiale, aboutissant à la formation de sociétés matrifiliales, c'est-à-dire composées d'une mère et de ses descendants, donc d'individus appartenant à deux générations différentes ;

2° la voie polygyne, aboutissant à la formation de sociétés constituées d'individus de même génération, parents ou non parents.

1° *Les sociétés familiales ou matrifiliales*

Totalement inexistantes chez les *Colletidae* et les *Andrenidae*, communes chez les Hyménoptères supérieurs (Bourdons, Mélipones, Abeilles mellifères, Guêpes, Fourmis), des sociétés matrifiliales se sont instaurées chez de nombreuses *Halictinae*.

La famille est à la base de la formation de nombreuses sociétés d'Hyménoptères. Cependant, elle ne suffit pas, à elle seule, à créer une société. Le Masne (1952) pense que l'attraction mutuelle s'exerçant entre tous les individus d'une société est la condition nécessaire à l'établissement d'une véritable communauté d'Insectes. Cette *interattraction* représente une *attraction mutuelle d'animaux l'un par l'autre, sans lien direct avec une fonction biologique déterminée* (Gervet, 1968). Or, pour Gervet, l'interattraction n'est pas le principe essentiel de la vie sociale. Le processus de socialisation se réduirait à deux tendances :

1° TENDANCE À UN ENRICHISSEMENT DU PATRIMOINE ÉTHOLOGIQUE DE L'ESPÈCE EN CONSIGNES INTERINDIVIDUELLES, c'est-à-dire en consignes associant une réponse définie à un stimulus spécifiquement porté par un compagnon ou résultant de son activité.

2° TENDANCE À UNE PLUS GRANDE COHÉSION DU GROUPE ET À LA COORDINATION DES ACTIVITÉS INDIVIDUELLES. — Les consignes apparues au cours de la socialisation assurent une intégration inégalement poussée des activités indivi-

duelles. Quand le niveau d'intégration atteint un certain seuil, un groupement devient social.

Pour Gervet, la vie sociale constitue « une particularité biologique, aussi rigoureusement inscrite dans la constitution organique que le régime alimentaire ». Un programme réactionnel « social » s'inscrit dans la structure éthologique de l'espèce.

L'interattraction ne peut, pour cet auteur, être considérée comme la cause du rassemblement social et l'élément déterminant de la sociabilité. Elle ne constitue pas le principe même de la vie sociale et n'est pas absolument obligatoire.

A l'appui de cette thèse, je citerai l'exemple d'*Evylaeus marginatus*. J'ai cherché à déceler une éventuelle interattraction entre les habitants d'un même nid. Je place, dans un récipient, à l'abri de la lumière, les divers membres d'une même société de cette espèce : ceux-ci n'ont aucune tendance à se grouper en un ou plusieurs amas comme c'est le cas chez les Fourmis et les Termites. La reine n'attire pas les ouvrières et les ouvrières ne s'attirent pas entre elles dans ces conditions. Je répète la même expérience en utilisant un récipient dont le fond est occupé par de la terre : chaque femelle s'enterre isolément en un point quelconque du récipient. On peut penser que l'attraction mutuelle existe mais ne s'exerce qu'à l'intérieur du nid. Comment alors la mettre en évidence ? Il me semble plutôt qu'elle est absente de la société d'*E. marginatus* et ne peut donc être considérée comme un facteur déterminant la sociabilité de cette espèce.

Dans la perspective de Gervet, les divers caractères pris parfois comme critères ou comme conditions de la vie sociale (coexistence des générations successives, parenté des membres du groupe, etc.) ne constituent que des particularités accidentelles du phénomène social. Pour établir, parmi les groupements sociaux, une « échelle de socialisation croissante », on ne doit utiliser que les critères liés au contenu du code éthologique et notamment au nombre de signes sociaux décelables. L'auteur remarque lui-même qu'il subsiste une difficulté pratique à classer un groupement social quand les échanges d'information n'y sont pas connus.

L'idée de Gervet est, certes, très intéressante et mérite de retenir l'attention. Mais, dans les sociétés d'*Halictinae*, les échanges d'information sont très mal connus. C'est pourquoi je me bornerai, provisoirement, à énumérer certaines conditions préalables de la vie en société et certains facteurs de socialisation.

Conditions préalables de la vie en société. — 1° **L'unicité du nid** construit par chaque fondatrice qui s'y fixe et y demeure durant toute sa vie (cf. p. 48).

2° **L'existence synchrone de deux générations consécutives.** — Elle implique une certaine longévité de la reine qui survit à l'éclosion imaginale de ses descendants. Chez les espèces sociales primitives, la reine, peu longève, est rem-

placée par des filles fécondées : celle de *Chloralictus rhytidophorus* Moure (Michener et Lange, 1958, e) comme celle de *Dialictus zephyrus* (Smith) (Batra, 1964) sont ainsi remplacées une ou plusieurs fois au cours de l'été. Le même phénomène peut survenir, de façon facultative, chez *Halictus scabiosae* (Rossi). Il se rencontre chez les espèces sociales primitives, celles-là mêmes dans lesquelles les descendants d'une fondatrice sont produits, non sous forme de couvains distincts, mais continuellement, pendant toute la belle saison (cf. p. 89).

Chez les espèces sociales plus évoluées, où la descendance de la reine est produite sous forme de couvains distincts, la reine subsiste pendant tout l'été. Elle vit donc, au total, un an. La longévité d'une reine d'*E. malachurus* est, d'après Stöckhert (1923), de 12 à 13 mois. En fait, je l'ai constaté à plusieurs reprises pour des Insectes en élevage, une fondatrice peut vivre un peu plus d'une année : c'est le deuxième hiver qui lui est fatal. Une reine d'*E. nigripes*, ayant produit, en élevage, une abondante descendance, a vécu 15 mois. *E. marginatus* représente une exception : la longévité de la reine atteint 5 ou 6 années et peut donc être comparée à celle de l'Abeille mellifique.

3° La tolérance réciproque entre individus femelles de la même espèce. — Précisons que, dans le cas des sociétés matrificiales, cette tolérance s'applique à la reine et aux ouvrières d'une part, aux ouvrières entre elles d'autre part.

Les individus d'une même société monogyne matrificiale manifestent entre eux, chez les *Halictinae*, une parfaite tolérance réciproque. La reine tolère ses filles, les ouvrières, celles-ci tolèrent leur mère et se tolèrent entre elles. Pour savoir si la tolérance de la mère s'étend à des ouvrières d'une autre société, je réalise l'expérience suivante. Le 3 avril 1958, je prélève 5 ouvrières dans un nid de troisième année, le nid *A*, où les travaux de creusement viennent de commencer. Aucun Insecte de *A* n'a encore quitté son nid. Je conserve ces 5 femelles à 15 °C, sans nourriture et à l'obscurité. Le 9 avril, après les avoir marquées, je les introduis dans *B*, nid de troisième année récemment ouvert, dont les habitantes, pas plus que celles de *A*, ne sont encore sorties. Les 5 ouvrières de *A* descendent facilement dans *B*, prennent part aux travaux de creusement et de préparation des cellules dans *B* (j'aperçois leur marque quand, à reculons, elles expulsent des déblais de terre à l'entrée de *B*). Plus tard, les ouvrières marquées participent à l'approvisionnement en pollen de *B* et se comportent exactement comme les autres pourvoyeuses de ce nid. Or, nées dans *A*, elles ont passé l'hiver en compagnie de leur mère, la reine de *A*, et de leurs sœurs. Elles sont parfaitement tolérées par les habitantes d'un nid différent du leur ayant, également, passé l'hiver en compagnie de leur mère et de leurs sœurs.

Michener et Wille (1961) font la même expérience sur *Lasioglossum inconspicuum* : de jeunes ouvrières n'ayant pas encore repéré leur nid sont transférées dans un nid étranger et s'y comportent aussitôt normalement.

Chez une autre espèce, *Evylaeus duplex*, Sakagami et Hayashida (1968)

observ
définit
au ma
de ses
plusie
ouvrièr

C
l'intrus
s'étend
entre r

B
partag
espèce
pura,
d'éclor
nel ; c
rynura
Kerfo
naissan
une te

F
il ne su
encore
se disp
Le rôl
général
de la v

P
une ou
creuser
prépar
Elle ne
sort pa
A l'ép
nid d'o
mière

C
liées au

2°
complé

observent, dans les conditions naturelles, une « translocation » temporaire ou définitive d'ouvrières d'un nid dans un autre nid. Les auteurs lient ce phénomène au manque de mémoire de l'Insecte qui a insuffisamment repéré son nid lors de ses premiers vols. Cette translocation survient cependant, dans certains cas, plusieurs jours après le marquage de l'Insecte. Dans une bourgade, 19 % des ouvrières déménagent ainsi.

Ces trois exemples sont une illustration de l'ouverture d'une société à l'intrusion d'ouvrières provenant d'une autre société et montrent jusqu'où peut s'étendre la tolérance réciproque existant normalement, dans une même société, entre reine et ouvrières d'une part, ouvrières entre elles d'autre part.

Batra (1968) note que l'agressivité se développant parmi les femelles qui partagent un même nid varie selon le degré de socialisation des espèces. Les espèces solitaires seraient les plus agressives. Les jeunes femelles d'*Augochlora pura*, espèce solitaire d'*Halictinae*, sont attaquées par leur mère quand, venant d'éclore, elles quittent leurs cellules ; elles ne demeurent pas dans le nid maternel ; chacune creuse ailleurs son propre terrier. Chez une autre espèce, *Neocorynura fumipennis*, l'une des filles évince du nid sa mère et ses sœurs (Michener, Kerfoot et Ramirez, 1966). Il est évident qu'aucune société ne peut prendre naissance quand les individus, nés dans un même nid, manifestent entre eux une telle intolérance.

Facteurs de socialisation. — 1° **Le nid.** — Pour qu'il se crée une société, il ne suffit pas que mère et descendants se trouvent simultanément en vie, il faut encore que le nid retienne la deuxième génération. En effet, si les descendants se dispersent et creusent chacun un nid nouveau, il ne peut se créer de société. Le rôle joué par le nid, auquel demeurent attachés les Insectes de deuxième génération qui y sont nés, semble être un facteur prépondérant de l'établissement de la vie sociale.

Prenons le cas d'*E. marginatus*. Pour une femelle demeurée vierge, donc une ouvrière, la première activité, après le repos hivernal, est un travail de creusement. Ce travail précède la sortie de l'Insecte. L'ouvrière qui creuse et prépare de nouvelles cellules ne « connaît » pas le nid dans lequel elle se trouve. Elle ne l'a pas repéré puisque, née à la fin de l'été dans un nid fermé, elle ne sort pas avant de passer l'hiver et entreprend, dès l'éveil, un travail souterrain. A l'époque de la sortie, l'ouvrière repère, au moyen d'un vol d'orientation, le nid d'où elle s'échappe et y retourne. Elle adopte le nid repéré lors de sa première sortie, nid qui se trouve être, dans les conditions naturelles, le nid natal.

Chez les autres *Halictinae* sociaux, les ouvrières sont, de la même façon, liées au nid qu'elles repèrent lors de leur première sortie.

2° **Le polymorphisme.** — Les fonctions de la reine et des ouvrières sont complémentaires. A l'apparition de ses filles, la reine, qui avait auparavant

assumé les tâches de bâtisseuse-pourvoyeuse-pondeuse, se spécialise dans la ponte tandis que les ouvrières se consacrent aux travaux suivants : agrandissement du nid, récolte du pollen, entretien des cellules et des conduits. Une division du travail s'instaure. Les individus d'une même société réagissent les uns sur les autres. La reine inhibe le développement ovarien des ouvrières d'autant plus que les castes sont plus nettement différenciées (cf. p. 118).

La reine est, en fait, responsable de toute la descendance femelle d'un nid et d'une partie des mâles. Dans un grand nombre d'espèces, un certain pourcentage d'ouvrières-pondeuses participent à la production des mâles (Knerer et Plateaux-Quénu, 1967, *b*). Ceux-ci constituent des individus de troisième génération, étant fils des filles de la fondatrice. L'inhibition du développement des ovaires des ouvrières par la reine est mise en évidence par des expériences d'orphelinage :

a) Une société d'*Evylaeus nigripes*, constituée d'une reine et de 5 ouvrières, est orphelinée expérimentalement ; aussitôt une ouvrière se différencie en *reine de remplacement* : elle assume la plus grande part de la ponte sociale et demeure au nid.

b) Une société d'*Evylaeus marginatus*, constituée de 77 ouvrières, se trouve être, dans la nature, orpheline. Comme dans le cas précédent, la reine est remplacée dans son rôle de pondeuse, mais, cette fois, par un nombre élevé d'ouvrières : 20 ont des ovaires bien développés. La multiplicité des pondeuses cause une destruction partielle du couvain et donne à l'ensemble du nid un aspect anarchique.

c) Des sociétés orphelines d'*Evylaeus duplex*, expérimentalement induites, donnent un pourcentage d'ouvrières fécondées (59,6 %) et à ovaires développés (65,4 %) nettement supérieur à celui observé dans les nids pourvus d'une reine (4,4 % de filles fécondées et 27 % d'ovaires développés) (Sakagami et Hayashida, 1968). Dans ce cas précis, la reine agit sur ses filles non seulement en inhibant le développement de leurs ovaires mais également en rendant presque impossible leur fécondation.

D'autre part, les ouvrières agissent sur la reine. Dès leur apparition, la reine abandonne une partie des fonctions qu'elle avait préalablement assumées et devient surtout pondeuse.

3° La disparition progressive des mâles d'été. — C'est un facteur de socialisation dans la mesure où elle augmente indirectement le nombre d'ouvrières.

Chez les espèces solitaires, *costulatus*, *nitidus*, *xanthopus*, *leucozonium*, *minutum*, *albipes*, etc. les femelles et les mâles sont produits, dans le premier et unique couvain annuel, en proportions équivalentes.

Chez les *Halictinae* sociaux, la proportion de mâles varie, dans le premier

couvain
chez *H*
gressiv
Halictu
encore
E. mar
qui su

4°
assure
mune.

Ch
fondatr
activité
des cel
quemen

Ch
vités d
pour le
la séqu
activité
exempl
creusé
pondre
cellule
l'exami

couvain, de 50 % à zéro (Knerer et Plateaux-Quénu, 1967, b) ; voisine de 50 % chez *Halictus confusus* et *Augochlorella striata*, elle semble avoir diminué progressivement pour atteindre 10 % environ chez *Evyllaenus duplex*, 4 à 7 % chez *Halictus ligatus*, *H. scabiosae*, *H. maculatus* et *Evyllaenus nigripes* ; plus faible encore chez *E. cinctipes*, *E. malachurus* et *E. pauxillus*, elle devient nulle chez *E. marginatus* (il ne s'agit plus dans ce cas précis de mâles d'été mais de ceux qui surviendraient dans le couvain précédant la production des fondatrices).

4° **La stigmergie.** — Il s'agit d'un mode de coordination des activités qui assure une collaboration indirecte des membres d'une société à une œuvre commune.

Chez les Abeilles primitives, on peut décomposer le comportement d'une fondatrice en un certain nombre d'activités : activité de creusement des cellules, activité d'approvisionnement en pollen, activité de ponte, activité de fermeture des cellules. Chez les Abeilles solitaires, la séquence de ces activités est typiquement :

creusement de la cellule n° 1
 puis
 approvisionnement de la cellule n° 1
 puis
 ponte dans la cellule n° 1
 puis
 fermeture de la cellule n° 1
 puis
 creusement de la cellule n° 2
 puis
 approvisionnement de la cellule n° 2
 puis
 ponte dans la cellule n° 2
 puis
 fermeture de la cellule n° 2
 puis
 creusement de la cellule n° 3, etc.

Chez certaines espèces sociales, *Evyllaenus calceatus* par exemple, les activités de la fondatrice se déroulent exactement dans l'ordre énoncé ci-dessus pour les espèces solitaires (Plateaux-Quénu, 1964). Chez d'autres, par contre, la séquence de ces activités est modifiée. Une certaine dissociation entre les activités d'approvisionnement et de ponte survient chez *E. nigripes*. Dans un exemple précis (Plateaux-Quénu, 1965, b), une fondatrice de cette espèce a creusé et approvisionné en pollen 3 cellules, 1, 2, et 3, avant de commencer à pondre dans 3, puis dans 2, enfin dans 1 ; elle a creusé ensuite une nouvelle cellule 4, a commencé à l'approvisionner en pollen quand j'ai détruit le nid pour l'examiner ; le schéma de comportement est, dans ce cas :

creusement de la cellule n° 1
 puis
 approvisionnement de la cellule n° 1
 puis
 creusement de la cellule n° 2
 puis
 approvisionnement de la cellule n° 2
 puis
 creusement de la cellule n° 3
 puis
 approvisionnement de la cellule n° 3
 puis
 ponte dans la cellule n° 3
 puis
 fermeture de la cellule n° 3
 puis
 ponte dans la cellule n° 2
 puis
 fermeture de la cellule n° 2
 puis
 ponte dans la cellule n° 1
 puis
 fermeture de la cellule n° 1
 puis
 creusement de la cellule n° 4
 puis
 approvisionnement de la cellule n° 4, etc.

Chez *Evylaeus marginatus*, la dissociation entre les activités d'approvisionnement et de ponte est totale. La fondatrice creuse toutes ses cellules avant de les approvisionner en pollen, puis elle approvisionne toutes ses cellules avant de commencer à pondre. Le schéma suivant rend compte de son comportement particulier :

creusement de toutes les cellules
 puis
 approvisionnement de toutes les cellules
 puis
 ponte dans toutes les cellules

(toutes les cellules demeurant ouvertes, il n'y a pas, dans ce cas, d'activité de fermeture).

Or, la rupture de la séquence typique du comportement d'une fondatrice : construction-approvisionnement-ponte-fermeture est nécessaire à l'évolution sociale des *Halictinae*. Dès que deux Abeilles travaillent en commun, l'une doit pouvoir finir ce que l'autre a commencé, l'une doit pouvoir omettre une partie de la séquence typique de comportement quand elle est exécutée par l'autre :

c'est ce qu
 titre, que
 raire, les
 seule Abe
 observe qu
 plusieurs f
 travail. En
 cipent à la
 en faire au
 silis (Vach
 4 pourvoy
 renfermant
 approvision
 tus, l'expé
 même nid,
 et son asp
 leur fourm
 j'examine
 est de cou
 trouve pas
 du 7 juille
 d'Abeille. L
 visionner c

deux femel
 semble fré
 De p
 la séquen
 fermeture,
 situation :
 ses filles.
 une société
 d'été, réco
 depuis plus
 de manière

Dans
 d'une socié
 A cette stir
 stigmergie

« L'un
 sociaux po
 aboutissan

c'est ce qui se produit, en fait, dans les sociétés. Michener (1964) note, à juste titre, que dans une espèce d'*Halictinae*, sociale de façon facultative ou temporaire, les nids sont essentiellement les mêmes, qu'ils soient construits par une seule Abeille ou par plusieurs. Chez *Dialictus zephyrus*, Batra (1964) observe qu'une même cellule peut être creusée, vernie et approvisionnée par plusieurs femelles ; or une seule Abeille de la même espèce peut fournir le même travail. En outre, chez plusieurs espèces sociales, diverses pourvoyeuses participent à la confection d'un même pain d'Abeille ; une seule pourvoyeuse peut en faire autant. Michener et Lange (1958, *d* et *e*), étudiant *Augochloropsis sparsilis* (Vachal) et *Chloralictus rhytidophorus* Moure, voient souvent 2, 3 ou même 4 pourvoyeuses amasser du pollen dans un même nid ; chacun de ces nids ne renfermant qu'un seul pain d'Abeille, les auteurs en concluent : les ouvrières approvisionnent en commun les cellules. Je réalise (1963), sur *Evylaeus calceatus*, l'expérience suivante : j'offre, le 7 juillet, aux quatre pourvoyeuses d'un même nid, du pollen de *Carduus nutans*, remarquable par sa couleur violette et son aspect microscopique particulier ; les jours précédents et suivants, je ne leur fournis que du pollen de *Salix caprea* de couleur crème ; le 12 juillet, j'examine le contenu du nid : un seul pain d'Abeille, porteur d'une petite larve, est de couleur violette et constitué uniquement de pollen de chardon ; je ne trouve pas trace de ce pollen dans les autres pains d'Abeille ; les 4 pourvoyeuses du 7 juillet ont donc pris part *simultanément* à la confection d'un même pain d'Abeille. Batra (1964) voit, chez *Dialictus zephyrus*, jusqu'à 6 femelles approvisionner ensemble une seule cellule. Chez *Evylaeus malachurus*, je vois deux femelles *longulus*, issues du premier couvain, faire de même. Ce phénomène semble fréquent, sinon général, dans les sociétés d'*Halictinae*.

De plus, la même fondatrice qui, dans sa phase solitaire, manifeste la séquence typique de comportement construction-approvisionnement-ponte-fermeture, s'adapte, dès l'éclosion de ses filles, les ouvrières, à une nouvelle situation : elle pond et ferme les cellules construites et approvisionnées par ses filles. Dans certains cas, cela s'est produit au laboratoire, en 1961, pour une société de *calceatus*, c'est la fondatrice qui a inauguré l'approvisionnement d'été, récoltant du pollen pendant quatre jours avant que ses filles, écloses depuis plusieurs jours, ne prennent la relève. Le même phénomène s'est produit, de manière plus rudimentaire, pour une fondatrice d'*Evylaeus nigripes*.

Dans tous ces exemples, qui illustrent l'activité en commun des membres d'une société, on voit que l'Insecte ne guide pas son travail, il est guidé par lui. A cette stimulation d'un type particulier, Grassé (1959, 1967) a donné le nom de *stigmergie* (*stigma*, piqûre ; *ergon*, travail = œuvre stimulante) :

« L'un des principaux, sinon le principal des problèmes que les Insectes sociaux posent au biologiste est celui de la coordination des tâches individuelles aboutissant à une œuvre cohérente, logique, pourrait-on dire, en accord avec les

besoins de la société... La coordination intentionnelle des tâches individuelles est une illusion ; tout se passe dans un rigoureux automatisme... A un certain stimulus qui s'exerce sur lui, (l'Insecte) ⁽¹⁾ répond automatiquement et d'une façon qui se trouve appropriée aux circonstances. Le stimulus, du fait de la réponse qu'il a provoquée, devient autre et déclenche une réaction différente. C'est le mécanisme même de la stigmergie... La stigmergie explique la logique des actions, logique due non pas aux auteurs mais liée aux travaux exécutés qui, en tant que stimuli significatifs dirigent impérieusement les réponses des (Insectes) ⁽²⁾. On comprend du même coup l'exécution par petits morceaux de l'ensemble... Nous devons nous habituer à admettre que le caractère automatique du comportement inné des animaux n'est pas incompatible avec une large et précise régulation de la conduite. »

Conséquences de la socialisation. — 1° **Accroissement de la fécondité de la reine.** — Plus la société est évoluée, plus la fécondité de la reine augmente. La reine de *Chloralictus stultus* (Cresson), espèce à deux couvains annuels, ne produit que 12 individus au plus (Michener, 1958). Le nombre maximal d'individus produits dans un nid d'*Evylaeus duplex* Dalla Torre, espèce à deux couvains annuels, est de 40 (Sakagami et Hayashida, 1960). Les nids d'*Evylaeus malachurus*, espèce à trois couvains annuels, comptent parfois plus de 250 cellules lors de la production finale de mâles et de femelles (Knerer et Plateaux-Quénu, 1967, a). Ceux d'*E. marginatus*, enfin, produisent, la dernière année, un nombre encore plus élevé de descendants : 590 (Plateaux-Quénu, 1959), 676 (Grozdanic, 1956), 897 (Grozdanic, 1966). Il est vrai qu'un certain nombre de mâles sont produits par des ouvrières-pondeuses. Cependant toute la descendance femelle de ces sociétés et sans doute une partie de la descendance mâle proviennent de la reine.

On peut considérer cet accroissement de la fécondité de la reine comme une conséquence de la socialisation dans la mesure où la relève assurée par les ouvrières en divers travaux permet à la reine de réserver à la ponte ses ressources d'énergie et son activité. Mais on peut aussi considérer cet accroissement de fécondité comme un facteur de socialisation puisqu'il permet l'augmentation du nombre des membres de la société.

2° **Economie sur la durée de la diapause des fondatrices.** — Les espèces solitaires donnent naissance à des fondatrices qui éclosent souvent en été et entrent en diapause de bonne heure. Les espèces sociales produisent des ouvrières pendant l'été et des fondatrices plus tardivement. Celles-ci entrent en diapause en automne. La durée totale de la diapause se trouve raccourcie, ce

⁽¹⁾ Dans le texte : « l'ouvrier » car l'auteur parle d'un Terme, *Macrotermes Mülleri*.

⁽²⁾ Dans le texte : « ouvriers ».

qui a l'avantage de ne pas épuiser les réserves de l'Insecte avant son réveil printanier. Les reines produites précocement sont soumises à une épreuve plus rude que les autres. Elles sont aptes à démarrer avant que les circonstances ne s'y prêtent.

2° Les sociétés polygynes

Elles sont constituées d'individus de même génération, parents ou non parents.

Condition préalable. — La seule condition préalable à l'instauration d'une société polygyne est l'existence d'une certaine tolérance réciproque entre des individus qui, cette fois, sont tous de même génération, fécondés et aptes à se reproduire. Certaines espèces, strictement monogynes, se montrent agressives vis-à-vis de tout congénère qui, d'aventure, cherche à s'introduire dans leur nid. Je trouve le 3 avril 1956, à l'époque de la fondation des nids d'*Evylaeus marginatus*, deux femelles fécondées blessées : l'une, sur le dos, remue à peine ; l'autre est paralysée des membres moyen et postérieur gauche ; l'une et l'autre cherchant à s'introduire dans un nid récemment fondé, ont dû recevoir une certaine dose de venin. Dans d'autres espèces, la tolérance relative entre les femelles fécondées permet une association polygynique printanière. Cependant cette association est de durée variable, l'agressivité entre les femelles se développant chez certaines espèces jusqu'à entraîner l'expulsion de certains sujets (cf. p. 136).

Facteurs de socialisation. — Les membres d'une société polygyne s'attirent-ils les uns les autres ou sont-ils plutôt attirés par un nid commun ?

Envisageons, en premier lieu, le cas de sœurs ayant hiverné dans le nid commun. Au printemps, elles demeurent au nid et commencent à s'y activer. Dans ce cas, aucune attraction entre les femelles ne semble intervenir, mais, bien plus, une tolérance réciproque s'exerçant dans le nid natal.

Envisageons, ensuite, le cas de femelles non parentes (cf. p. 133) vivant dans un nid commun. Ces femelles se sont-elles attirées les unes les autres ? Michener (1969) décrit l'installation, dans un talus, d'un nid polygyne de *Pseudogapostemon divaricatus*. Une femelle unique commence à creuser un conduit au fond d'une vaste cavité. Les semaines suivantes, d'autres femelles, errant sur le talus, sont attirées par la même cavité. Bientôt quarante femelles utilisent le même conduit. L'auteur est persuadé, et je le suis aussi, que c'est la cavité, au fond de laquelle le premier Insecte a creusé son conduit, qui a attiré les diverses femelles.

Le cas de *Halictus scabiosae* est frappant. Certaines femelles, cherchant,

au printemps, à fonder un nid nouveau, tentent d'usurper le nid d'une autre. Si celle-ci se trouve au logis, elle chasse, le plus souvent, l'intruse. Dans ce cas précis, c'est encore le nid qui attire une fondatrice en quête de logis et non une compagne souvent hostile. J'ai vu en élevage s'établir une société digyne de femelles non parentes de cette espèce. La tolérance réciproque s'exerçant entre elles a, sans doute, permis cette association provisoire.

Je ne connais pas d'exemple où une interattraction quelconque entre des femelles fécondées d'Abeilles solitaires puisse être invoquée. En revanche, l'attraction exercée par un nid, pour les femelles qui y sont nées, et y demeurent groupées, ou par tout autre nid déjà construit, fût-ce par une femelle d'espèce différente (cf. p. 158) est manifeste.

Conséquences de la socialisation. — La polygynie n'est avantageuse, pour une espèce donnée, que si elle engendre un nombre de descendants, par fondatrice, supérieur à ce qu'il serait si chacune des fondatrices associées fondait son nid isolément. Or, l'élevage montre que, dans certaines espèces, bon nombre de femelles sont de mauvaises fondatrices, peu aptes à fonder seules un nid, ou peu fécondes. On peut supposer que ces mauvaises fondatrices sont associées à de meilleures pondeuses ; peu efficaces à l'état isolé, elles jouent le rôle d'*auxiliaires* dans une société polygyne (cf. p. 134), favorisant ainsi la reproduction des bonnes pondeuses et, d'une façon plus générale, la reproduction de l'espèce.

Une société polygyne démarre, le plus souvent, d'une façon vigoureuse, le nombre d'ouvrières produites dès la première génération étant important. La présence d'auxiliaires permet à l'une des fondatrices associées, la *pondeuse principale*, de jouer, d'emblée, un rôle de reine, se limitant à la ponte et, parfois, à la garde du nid. Cette garde du nid, quand elle existe, assure, dans une certaine mesure, la protection du couvain contre les attaques d'éventuels parasites.

3° Conclusion

Chez les Abeilles primitives, la tolérance réciproque s'exerçant entre individus femelles rend possibles :

- l'association familiale,
- l'association polygynique.

Dans l'association familiale sont impliquées deux générations : une mère et ses filles. La mère doit donc survivre à l'éclosion de ses descendants.

La tolérance réciproque s'exerçant entre reine et ouvrières d'une part, ouvrières entre elles d'autre part est si grande, dans les sociétés évoluées d'*Halic-tinae*, qu'elle s'applique aussi bien à des ouvrières de sociétés différentes.

C'
polymo
tâches
mente
ration i
Da
tuée de
entre fo
interattr
si elles
ne sont
la comp
cause.

Le
même es
Insectes
Hyméno
de caste

— u
guent les

— u
logiquem
les différ
tantes. S
castes.

Poly
portantes
(Knerer e
de six esp
la figure
paramètre
millimètre
exprimés,
variation

C'est le nid qui lie entre eux les divers membres d'une même société. Le polymorphisme différencie de plus en plus les reines des ouvrières dont les tâches sont complémentaires. La disparition progressive des mâles d'été augmente indirectement le nombre d'ouvrières. La stigmergie assure une collaboration indirecte des membres de la société à une œuvre commune.

Dans l'association polygynique, une seule génération est impliquée, constituée de fondatrices sœurs ou non parentes. La tolérance réciproque s'exerçant entre fondatrices est relative et subsiste plus ou moins longtemps. Aucune interattraction ne semble survenir dans le groupement de telles fondatrices : si elles sont sœurs, elles demeurent dans le nid d'hivernage commun ; si elles ne sont pas parentes, elles sont attirées par le nid d'une compagne et non par la compagne elle-même. Dans les deux cas, c'est l'attraction du nid qui est en cause.

II. — POLYMORPHISME SOCIAL

1° Définition et modalités

Le polymorphisme social s'applique à la coexistence, à l'intérieur d'une même espèce, de deux ou plusieurs formes adultes du même sexe. Chez les Insectes sociaux, ces diverses formes constituent des *castes*. Dans le cas des Hyménoptères, le sexe femelle est seul atteint par le polymorphisme. Le terme de caste implique généralement une double notion :

— une notion morphologique : les individus des diverses castes se distinguent les uns des autres par leur aspect extérieur ;

— une notion fonctionnelle : les individus des diverses castes sont physiologiquement distincts ; ils assument des fonctions différentes. Dans certains cas les différences morphologiques entre les castes sont très faibles, voire inexistantes. Seules des différences fonctionnelles caractérisent alors les diverses castes.

Polymorphisme morphologique. — 1° **Taille.** — Après avoir fait d'importantes récoltes de populations d'*Halictinae* dans les champs et au nid, nous (Knerer et Plateaux-Quénu, 1966, *b*) avons mesuré le degré de polymorphisme de six espèces communes de cette sous-famille. Nos résultats sont résumés dans la figure 82, 1 à 6. La variation de taille des femelles y est étudiée sur deux paramètres : la longueur de l'aile et la largeur de l'abdomen, évaluées en millimètres. Ces diagrammes indiquent clairement deux types de polymorphisme exprimés, l'un par une variation continue (fig. 82, 1, 2, 3 et 4), l'autre par une variation discontinue (fig. 82, 5). La variation continue est unimodale chez

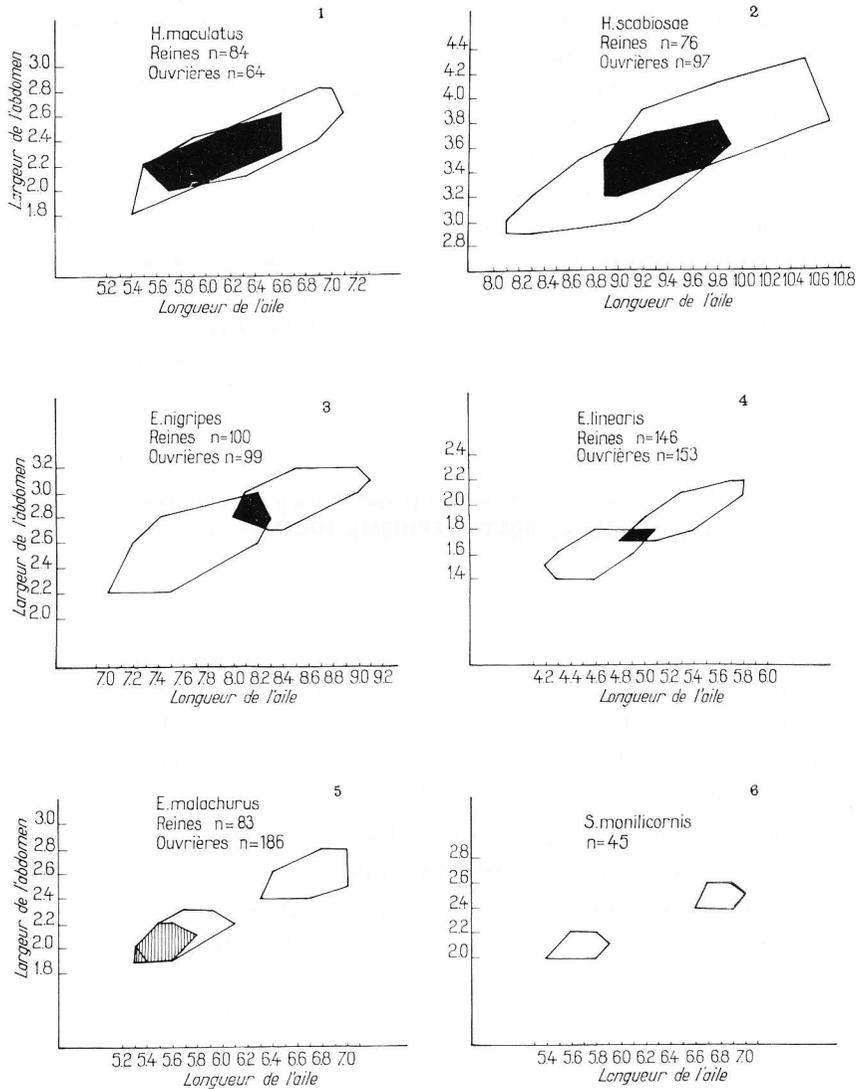


FIG. 82. — Variation de taille des femelles chez six espèces d'*Halictinae*. Les aires de gauche représentent les ouvrières, les aires de droite les reines. 1 et 2, variation continue unimodale de *Halictus maculatus* et de *H. scabiosae*. 3 et 4, variation continue bimodale d'*Evylaeus nigripes* et d'*E. linearis*; 5, variation discontinue d'*Evylaeus malachurus* (le premier couvain est indiqué en hachures); 6, bimodalité de taille de *Sphecodes monilicornis* (d'après G. KNERER et C. PLATEAUX-QUÉNU).

Halictus maculatus et *H. scabiosae*, elle est bimodale chez *Evylaeus nigripes* et *E. linearis*. Chez les deux premières espèces, il est difficile de distinguer les reines des ouvrières parmi les femelles récoltées dans la nature; chez les deux

derni
tinue
des o
U
des c
Halic
elles
nuelle
diapa
des f
femel
genre
quabl
et *E.*
de pe
churu
légère
toujou
de tai
Cette
le rap
conso
ponte
dévor

C
tingue
queme

a
et d'o
rences
(nid d
renfer
taille,
étaient
moind

b)
sur un
On vo
deux c
mesur

dernières, cette distinction est aisée. Chez *E. malachurus*, à variation discontinue, *a fortiori* bimodale, il ne se produit aucun chevauchement entre la taille des ouvrières et celle des reines (fig. 82, 5).

Une telle variation, continue ou discontinue, tient, en partie, à la différence des cycles biologiques des deux genres *Halictus* et *Evyllaes*. Les femelles de *Halictus* peuvent fonder leur nid au cours d'une longue période printanière ; elles produisent ensuite des femelles d'été et des mâles de façon presque continue ; enfin un pourcentage élevé de femelles sont fécondées et entrent en diapause (Knerer et Plateaux-Quénu, 1966, *b*). Chez *H. ligatus*, la taille moyenne des femelles d'été s'accroît progressivement pendant la belle saison, les grandes femelles devenant soit ouvrières soit reines (Knerer et Atwood, 1966). Dans le genre *Evyllaes*, au contraire, les phases d'approvisionnement sont souvent remarquablement synchronisées et entrecoupées de périodes d'inactivité. *E. linearis* et *E. nigripes* n'ont que deux couvains annuels : celui de printemps produit de petites femelles, celui d'été de grands mâles et de futures fondatrices. *E. malachurus* produit un couvain supplémentaire d'ouvrières *longulus* de taille moyenne légèrement supérieure à celle des ouvrières issues du premier couvain mais toujours inférieure à celle des fondatrices. La figure 82, 6 montre la bimodalité de taille des femelles de *Sphcodes monilicornis* (K.), parasite d'*E. malachurus*. Cette bimodalité n'implique pas l'existence d'un système de caste mais souligne le rapport entre la quantité de nourriture et la taille du corps. Les larves, en effet, consomment les provisions mises à leur disposition dans les cellules avant la ponte. Le volume d'un pain d'Abeille détermine la taille de l'Insecte qui le dévore.

CAS PARTICULIER : *EVYLLAEUS MARGINATUS*. — Cette espèce sociale se distingue de ses sœurs en ce que reines et ouvrières, qui diffèrent physiologiquement (voir plus bas), sont morphologiquement identiques.

a) *Anatomie comparée*. — J'ai comparé entre eux les appendices de reines et d'ouvrières : pièce buccales, antennes, pattes, ailes sans y trouver de différences. J'ai disséqué 100 futures ouvrières (nid jeune) et 100 futures fondatrices (nid de dernière année) au moment de leur éclosion : les unes et les autres renfermaient un corps gras abondant, leurs spermathèques étaient de la même taille, leurs ovaires de la même longueur et dans le même état : les ovarioles étaient filiformes et on ne pouvait y déceler, après dissection et coloration, la moindre trace d'ovocytes (fig. 83, A et B).

b) *Etude comparative de la taille des reines et des ouvrières*. — J'ai consigné sur un histogramme les tailles de 514 ouvrières, sur un autre celles de 207 reines. On voit (fig. 84) que les valeurs extrêmes sont sensiblement les mêmes dans les deux cas. Pour comparer les castes dans des états homologues, j'ai, en outre, mesuré les femelles écloses dans un nid de dernière année (= futures fonda-

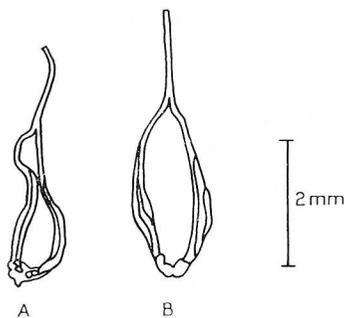


FIG. 83. — Ovaires d'*Evylaeus marginatus* après l'éclosion imaginale. A, fondatrice ; B, ouvrière.

trices) et les femelles écloses dans un nid d'un an plus jeune (= futures ouvrières). Les mesures ont été faites juste après l'éclosion imaginale, donc en période de repos ovarien. Les histogrammes obtenus sont très semblables (fig. 85) et montrent que, pour des populations équivalentes, les tailles élevées ne sont pas plus fréquentes, par rapport aux tailles moyennes, dans les nids de dernière année que dans les nids d'un an plus jeunes.

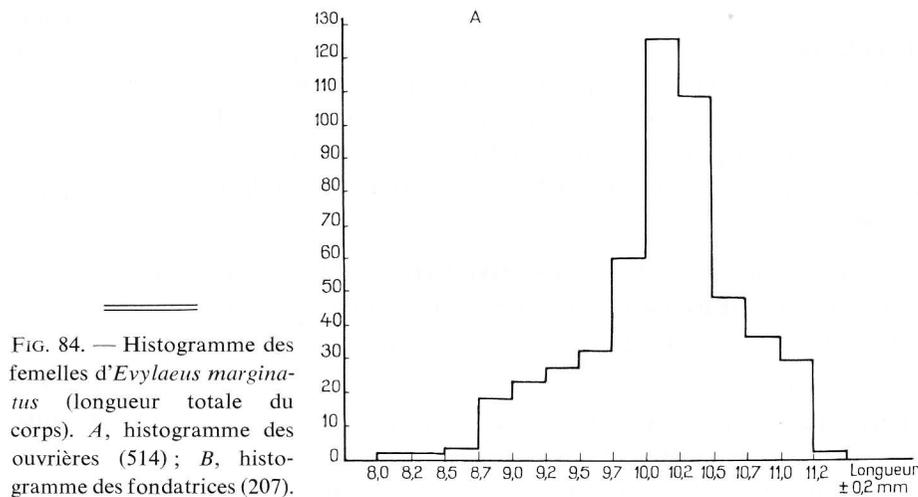


FIG. 84. — Histogramme des femelles d'*Evylaeus marginatus* (longueur totale du corps). A, histogramme des ouvrières (514) ; B, histogramme des fondatrices (207).

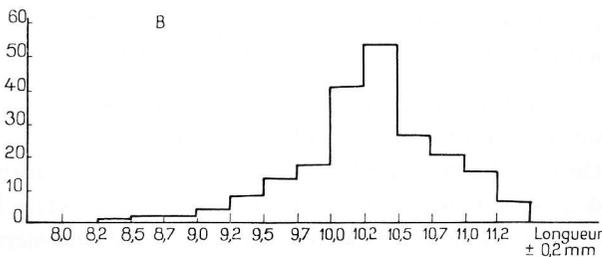
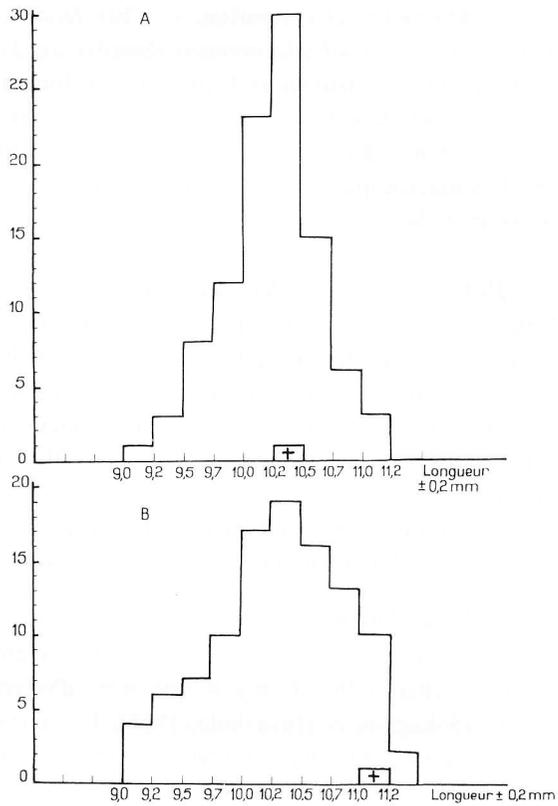


FIG. 85. —
ouvrière
marginatus
(104) ; B,
datrices
année (104)
gramme,
t

Re
morpho



FIG. 85. — A, histogramme des ouvrières d'un nid d'*Evylaeus marginatus* de quatrième année (104); B, histogramme des fondatrices d'un nid de dernière année (101). Sur chaque histogramme, la croix indique la taille de la reine.



Reines et ouvrières sont donc, statistiquement, de même taille. Elles sont morphologiquement identiques (fig. 86).

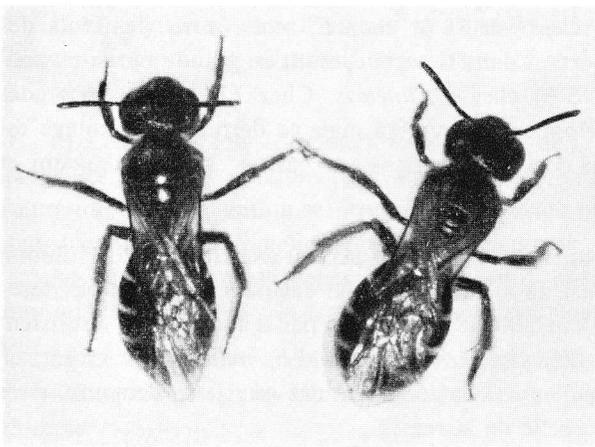


FIG. 86. — Femelles d'*Evylaeus marginatus* (grossissement 4). A gauche, une reine; à droite, une ouvrière, sa fille (cliché L. PLATEAUX).

2° **Allométrie et coloration.** — Chez *Halictus scabiosae* (Rossi), en Europe (Quénu, 1957), *Seladonia aerarius* (Smith), au Japon (Sakagami et Fukushima, 1961), *Halictus latisignatus* Cameron, en Inde (Sakagami et Wain, 1966), les reines, grosses femelles, sont macrocéphales, les ouvrières, petites, sont microcéphales. Chez *S. aerarius*, de plus, les mandibules, le labre, les pattes des femelles macrocéphales sont de couleur sombre, ceux des femelles microcéphales de couleur claire.

Polymorphisme physiologique (Knerer et Plateaux-Quénu, 1966, b). — Reines et ouvrières assument des fonctions différentes, les premières se consacrant à la ponte, les secondes au creusement du nid, à la récolte du pollen et à l'élevage du couvain. Les reines sont essentiellement fécondables, fécondes et longèves, les ouvrières sont généralement infécondables, infécondes et à courte durée de vie. Les premières, à la différence des secondes, subissent une diapause avant d'entrer en activité. Les choses ne se présentent toutefois pas, dans la nature, de façon aussi schématique et l'on perçoit, à l'intérieur du groupe des *Halictinae*, une évolution des castes sur le plan physiologique.

1° **Fécondation.** — Chez *Halictus maculatus* et *H. scabiosae* les femelles d'été peuvent s'accoupler : plus de 50 % d'entre elles sont fécondées dans certains échantillons. Il n'y a que 8 % d'ouvrières fécondées chez *Evylaeus duplex* (Sakagami et Hayashida, 1968), 1 % chez *E. nigripes*, au début de l'été ; les ouvrières sont toutes vierges, au même moment, chez *E. malachurus* et *E. linearis*.

2° **Fécondité.** — La reine inhibe incomplètement le développement ovarien de ses ouvrières chez *Halictus maculatus* et *H. scabiosae*. Parmi les femelles d'été disséquées, 81 % montrent un développement des ovaires chez *H. maculatus*, 48 % chez *H. scabiosae*, 61 % chez *Evylaeus nigripes* (mais ici, une grande proportion d'ovocytes sont résorbés), 32 % chez *E. malachurus* (les œufs des ouvrières jouent un rôle important dans la société, étant en grande partie responsables du couvain mâle) et 5 % chez *E. linearis*. Chez *E. duplex*, 20 % des ouvrières présentent un développement ovarien mais ce dernier pourcentage est très variable selon la saison de l'année, dépassant parfois 35 % (Sakagami et Hayashida, 1968).

3° **Longévité.** — Si la longévité de la reine s'accroît avec le degré d'évolution des espèces (cf. p. 89), il en est de même pour celle des ouvrières. Les ouvrières de *Halictus ligatus* sont très rapidement remplacées par d'autres et ne subsistent qu'environ 10 jours. Celles d'*Evylaeus nigripes* et d'*E. malachurus* vivent, en élevage, jusqu'à 3 et parfois 5 mois. La longévité des ouvrières demeure, dans tous les cas, très inférieure à celle de la reine.

En conclusion, dans toutes les espèces énumérées ci-dessus, la différenciation physiologique des castes est grossièrement parallèle à leur évolution morphologique.

4° Cas particulier : *Evylaeus marginatus*. — Dépourvue de tout polymorphisme morphologique (cf. p. 115), cette espèce sociale montre des castes nettement différenciées sur le plan physiologique. Je traiterai d'abord des ressemblances physiologiques entre reines et ouvrières, puis des différences.

1° **RESSEMBLANCES ENTRE REINES ET OUVRIÈRES.** — *a)* Les pains d'Abeille mis à la disposition des futures reines sont identiques à ceux qui sont offerts aux ouvrières, tout au moins en ce qui concerne la taille et la nature du pollen. Rien ne nous donne à penser que les fondatrices reçoivent, pendant la vie larvaire, comme c'est le cas pour les reines d'Abeille, une nourriture particulière.

b) Le développement post-embryonnaire, suivi au moyen d'élevages depuis le stade larve mûre jusqu'à l'éclosion imaginale, se fait exactement à la même vitesse chez les futures ouvrières et les futures reines.

c) Ouvrières et reines sont produites à la même époque de l'année. Aucun facteur climatique ne peut donc intervenir dans leur différenciation.

d) Après l'éclosion imaginale, futures reines, comme futures ouvrières passent l'hiver en diapause. Qu'elles éclosent dans des nids jeunes ou des nids vieux, les femelles, qui atteignent l'état imaginal à partir du mois d'août, demeurent dans leurs cellules et y passent l'hiver, inactives et privées de nourriture. Chez les autres espèces d'*Evylaeus*, la diapause demeure un critère fondamental permettant de distinguer les reines des ouvrières : les reines passent l'hiver au repos, les ouvrières entrent en activité sitôt après leur éclosion.

2° **DIFFÉRENCES ENTRE REINES ET OUVRIÈRES.** — Trois différences physiologiques importantes subsistent, cependant, entre fondatrices et ouvrières chez *E. marginatus*.

a) Les reines sont fécondées, les ouvrières ne le sont jamais, et pour cause : les mâles ne sont produits que dans les nids âgés qui, seuls, s'ouvrent à l'automne. La fécondation se produit exclusivement dans les nids ouverts. Seules sont fécondées les femelles produites en même temps que les mâles. Les femelles des nids plus jeunes sont au repos dans des nids bouchés quand apparaissent les mâles : la fécondation n'a donc pas lieu dans ce cas.

b) Les reines ont une longévité très supérieure à celle des ouvrières. Elles vivent 5 ou 6 années ; les ouvrières ne subsistent qu'une seule année ou, au plus, 15 mois.

c) Les reines, seules, subissent normalement un accroissement et un développement considérable de leurs ovaires et pondent. Dans un nid jeune, en effet, la reine est seule pondreuse ; les ovaires des ouvrières restent à l'état de repos. Dans les sociétés à forte population qui ne produisent, à l'automne, que des femelles, c'est-à-dire dans les nids d'avant-dernière année, je n'ai jamais observé, chez les ouvrières, de développement ovarien.

Différences de comportement des castes. — Dans le genre *Halictus*, les castes étant mal définies, il n'est pas toujours aisé d'observer des différences de comportement entre les descendants d'une fondatrice. Dans le genre *Evylaeus*, les reines et les ouvrières, plus ou moins bien différenciées morphologiquement et physiologiquement, se comportent de manière différente.

1° **Activité.** — Sitôt après leur éclosion, les ouvrières se nourrissent, puis entreprennent des travaux de creusement et de réfection dans le nid natal. Très vite, elles s'élancent à la récolte du pollen. Cependant, chez certaines espèces comme *E. nigripes*, des ouvrières isolées construisent volontiers leur propre nid dans la nature comme au laboratoire (Plateaux-Quénu, 1965, *a*, Knerer et Plateaux-Quénu, 1970).

Les futures fondatrices ont un rythme tout différent : peu actives, elles effectuent de courtes sorties pour se nourrir puis rentrent dans l'abri d'hiver où elles demeurent. Elles n'entrent en activité qu'après avoir subi une diapause⁽¹⁾ : c'est un point fondamental qui les distingue des ouvrières.

2° **Attirance sexuelle.** — En règle générale, les ouvrières attirent peu les mâles quoique des copulations, ou des tentatives de copulation, surviennent parfois. Beaucoup d'ouvrières cherchent à se débarrasser des mâles qui les poursuivent. Le pourcentage d'ouvrières fécondées demeure faible (cf. p. 118). Dès qu'une future fondatrice circule en cage, elle est littéralement assaillie par les mâles. Elle accepte la copulation qui survient à plusieurs reprises. En élevage, une future reine d'*E. malachurus*, quittant le nid pour la première fois, copule 4 fois dans la même matinée. Les jours suivants, assaillie de nouveau par les mâles, elle copule encore à plusieurs reprises.

Quand, d'aventure, une future fondatrice est produite dans le premier couvain, parmi les ouvrières, on la reconnaît aussitôt à son comportement même si rien ne la distingue extérieurement de ses compagnes. Une fondatrice d'*E. nigripes*, ayant fondé et approvisionné normalement son nid en cage, donne naissance à 4 femelles d'été et à 1 mâle. Trois de ces femelles, marquées respectivement en rouge, jaune et rose, entrent rapidement en activité tandis que la dernière, marquée en bleu, physiquement semblable à ses compagnes, plus

(1) Ceci est valable pour nos espèces paléarctiques (cf. p. 83).

petite
différen
sort qu
la cage
demeur

3°

les rein
ouvrière
entrent
même t
compor
demeur
comme
nid B,
emplac
approvi

II

détermi
couvain
de plus
ouvrière
de ces e
D'autres
façon pe
bimodal
tinue (*E*

C'e

le dévor
poids d
semble
de la rei
d'enviro
les Insec
recte sur
du genre
climatiqu
chez plu

petite même que l'ouvrière rouge, manifeste un comportement radicalement différent du leur : elle ne creuse de nouvelles cellules ni n'amasse de pollen mais sort quotidiennement, passe de longues heures immobile, posée sur le grillage de la cage, jusqu'au jour où, fécondée par l'unique mâle de la cage, son frère, elle demeure constamment au nid, en état de diapause.

3° **Cas particulier : *Evylaeus marginatus*.** — Sitôt après l'éclosion imaginale, les reines sont fécondées, leurs nids étant ouverts à l'automne, tandis que les ouvrières demeurent vierges, leurs nids restant clos. Les unes et les autres entrent ensuite en diapause. Cette diapause de femelles vierges est un phénomène tout à fait original au sein des Insectes sociaux. Après la diapause, les comportements des deux castes divergent. L'ouvrière, née dans un nid *A*, y demeure, y construit de nouvelles cellules puis sort, s'alimente sur les fleurs et commence la récolte du pollen qu'elle stocke dans *A*. La reine, née dans un nid *B*, quitte *B*, s'alimente sur les fleurs puis cherche, aux environs de *B*, un emplacement favorable à la construction d'un terrier ; enfin elle creuse puis approvisionne son nid nouveau *C*.

2° *Déterminisme des castes*

Il faut reconnaître, avec humilité, qu'on ignore tout du mécanisme du déterminisme des castes chez les *Halictinae*. Les espèces qui produisent du couvain de façon continue donnent naissance, au cours de l'été, à des femelles de plus en plus grandes, les premières pouvant être considérées comme des ouvrières, les dernières s'accouplant et devenant fondatrices. Le polymorphisme de ces espèces s'exprime par une variation continue unimodale (fig. 82, 1 et 2). D'autres espèces, en particulier du genre *Evylaeus*, produisent du couvain de façon périodique. Leur polymorphisme se traduit soit par une variation continue bimodale (*E. nigripes* et *E. linearis*, fig. 82, 3 et 4), soit par une variation discontinue (*E. malachurus*, fig. 82, 5).

C'est le volume du pain d'Abeille qui détermine la taille de l'Insecte qui le dévore. Il faudrait savoir quel est le mécanisme déclencheur responsable du poids du pollen fourni aux larves. La différence de poids des pains d'Abeille semble être à la source des castes, l'ouvrière étant une variante sous-alimentée de la reine, femelle normale et fertile (Knerer et Atwood, 1966). Or des facteurs d'environnement, et spécialement certaines photopériodes auxquelles sont soumis les Insectes pendant la récolte du pollen pourraient exercer une influence indirecte sur le développement de la caste. Dans la nature, les reines et les ouvrières du genre *Evylaeus* n'éclosent pas à la même saison. Il est possible qu'un facteur climatique intervienne dans leur différenciation. Ce phénomène se retrouve chez plusieurs sociétés annuelles et pérennes (Fourmis, Termites) et donne à

penser que la production des sexués dépend en partie des conditions auxquelles est soumise la société. Chez la Fourmi *Eciton* (Schneirla, 1949), une couvée unique, formée de tous les sexués, apparaît, en relation avec le commencement de la saison sèche.

De plus, des régimes expérimentaux appliqués à diverses espèces d'*Evy-laeus* ont produit des ouvrières à taille de reine et des reines à taille d'ouvrière, ou encore une génération de mâles et de femelles là où l'on s'attendait à voir éclore des ouvrières (Knerer et Plateaux-Quénu, 1970). Voici quelques exemples de ces situations :

Evy-laeus nigripes — Une fondatrice donne naissance, en élevage, à quatre femelles d'été et un mâle. Trois des femelles d'été se mettent aussitôt au travail, creusent, récoltent. La quatrième sort mais demeure inactive ; elle est fécondée par l'unique mâle de la cage et, à dater de ce jour, reste au nid. C'est une fondatrice née prématurément parmi les ouvrières.

Evy-laeus calceatus — J'observe, à deux reprises, le même phénomène. Dans un cas, une fondatrice produit 8 femelles d'été et un mâle. Sept de ces femelles se comportent en ouvrières, la huitième en future fondatrice.

Halictus scabiosae — Dans la nature, la fondatrice produit tout d'abord des femelles d'été plus petites que leur mère et quelques mâles. Or, en élevage, un total de 23 fondatrices n'a donné que des mâles. Deux femelles habitant un même nid et prenant part toutes deux, parfois simultanément, à la récolte du pollen, produisent 9 grosses femelles et quelques rares mâles. Dans un autre exemple, une fondatrice isolée amasse dans son nid, pendant cinq jours, 8, 8, 8, 7 et 7 charges de pollen. Soudain, une autre fondatrice, attirée par le nid de la première, y entre et y fait, chaque matin, de fréquentes visites sans y demeurer constamment ; elle n'y dépose jamais de pollen. Le jour même où ces visites commencent, le nombre d'apports quotidiens de pollen, par la première fondatrice, s'accroît : pendant 7 jours, celle-ci amasse dans son nid 11, 14, 11, 12, 15, 11 et 10 charges de pollen. Cinq mâles éclosent d'abord, provenant des pains d'Abeille confectionnés par la fondatrice isolée, puis 7 grosses femelles issues des 7 derniers pains d'Abeille. La présence continue d'une compagne, ou ses simples visites, influencent certainement l'activité d'approvisionnement d'une fondatrice, fait que nous avons constaté à plusieurs reprises (Knerer et Plateaux-Quénu, 1967, b). Dans un seul exemple, une fondatrice isolée produit deux femelles de petite taille, d'apparence ouvrière, puis meurt. Elevée dans la même cage, donc soumise aux mêmes conditions d'environnement, une autre fondatrice ne donne que des mâles. Dans ce cas précis, le problème de la détermination du sexe se trouve mêlé à celui de la détermination des castes. Chez les *Apoidea*, en général, les œufs non fécondés (haploïdes) produisent des mâles tandis que les œufs fécondés (diploïdes) donnent des femelles. C'est la règle de Dzierzon. Ce

que l'on
tion sem
seuil spé
Che
situé, ap
le mécan
les larves

Cas

effet, un
ment par
savoir si
aux circo

1° I

a) FÉCON
un nid d
déterrer à
ouvrières
j'y retrou

Don
si elles
ouvert et

b) L
plus de
plus long
corrélati

c) F
des ouv
ouvrières
une raiso
quelques

(1) L
nids de d
âgées d'un
de l'année
que les jeu
il restait, d
dont 6 féco

que l'on ignore, c'est comment un œuf est pondu haploïde ou diploïde. La situation semble parallèle à celle du déterminisme des castes. Dans les deux cas, un seuil spécifique induirait le déclenchement du mécanisme.

Chez les *Halictinae*, le déterminisme des castes semble épigénétique et se situe, apparemment, au stade larvaire. Il reste beaucoup à faire pour élucider le mécanisme de ce déterminisme et transformer, à volonté et en temps voulu, les larves promises à une caste en individus de l'autre caste.

Cas particulier : *Evylaeus marginatus*. — Cette espèce constitue, en effet, un cas isolé parmi les Insectes sociaux. Les castes s'y distinguent uniquement par leur physiologie et leur comportement (cf. p. 119 et 121). J'ai cherché à savoir si ces différences entre castes étaient innées ou, au contraire, acquises grâce aux circonstances biologiques auxquelles étaient soumis les adultes.

1° Les différences physiologiques entre les castes sont-elles innées ? —

a) FÉCONDATION. — Les ouvrières sont-elles fécondables ? Je repère à l'automne un nid de dernière année, ouvert, d'où s'échappent des mâles : le nid *B*. Je déterre à la même époque un nid jeune, fermé, le nid *A*. J'y prélève 10 futures ouvrières, je les marque et les introduis dans *B*. Un mois plus tard je déterre *B* : j'y retrouve 9 femelles marquées dont 5 fécondées.

Donc : *de futures ouvrières écloses dans un nid fermé peuvent être fécondées si elles sont artificiellement placées, après l'éclosion imaginale, dans un nid ouvert et de ce fait visité par les mâles* (1).

b) LONGÉVITÉ. — Dans les nids de dernière année, quelques ouvrières, en plus de la reine, prennent part à la ponte. Or ces ouvrières-pondeuses vivent plus longtemps que leurs sœurs à ovaires atrophiés, suggérant l'hypothèse d'une *corrélation entre fécondité et longévité*.

c) FÉCONDITÉ. — La reine n'inhibe-t-elle pas le développement des ovaires des ouvrières ? Cela expliquerait l'absence de développement ovarien des ouvrières dans les nids jeunes. Dans les nids de dernière année, la reine, pour une raison inconnue, n'inhiberait plus également la ponte de toutes les ouvrières : quelques-unes d'entre elles seraient alors capables de produire des œufs mâles.

(1) La fécondation de vieilles ouvrières peut, de plus, se réaliser spontanément dans les nids de dernière année. Il arrive qu'il y subsiste, à l'automne, quelques vieilles ouvrières âgées d'un peu plus d'une année (elles sont écloses au cours des mois d'août et de septembre de l'année précédente). Or, certaines de ces vieilles ouvrières sont fécondées en même temps que les jeunes femelles, futures fondatrices, écloses dans le même nid. Le 30 octobre 1957, il restait, dans un nid de dernière année ouvert depuis le 19 septembre, 9 vieilles ouvrières dont 6 fécondées.

Je déterre, par hasard, en juillet 1956, un nid orphelin. Il renferme 77 ouvrières : 12 ont des ovaires très longs et développés, porteurs de multiples ovocytes mûrs (fig. 87, A) ; 8 montrent des ovaires moins longs mais porteurs d'un ou de plusieurs ovocytes mûrs (fig. 87, B) ; 17 présentent un développement ovarien très faible ; 40 sont des ouvrières normales, à ovaires courts et non développés (fig. 87, C).

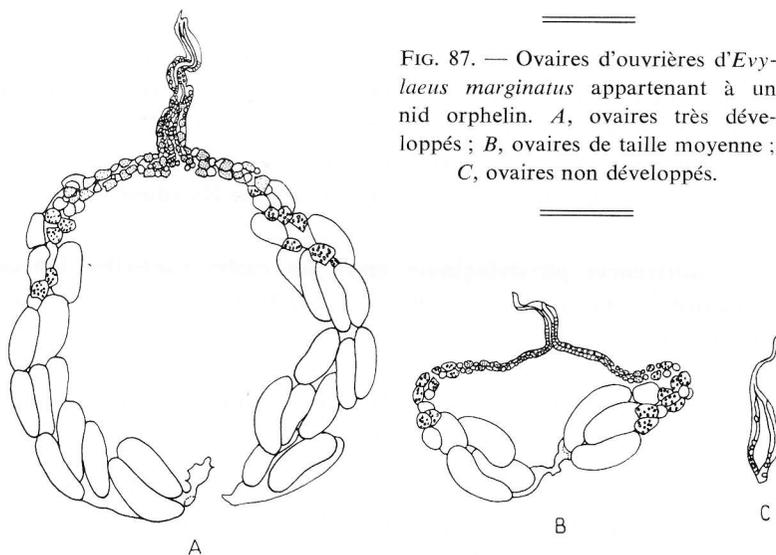


FIG. 87. — Ovaires d'ouvrières d'*Epylaeus marginatus* appartenant à un nid orphelin. A, ovaires très développés ; B, ovaires de taille moyenne ; C, ovaires non développés.

Les ouvrières sont donc capables, tout comme les reines, de subir un accroissement considérable et rapide de leurs ovaires et de devenir pondueuses. Cela nous donne à penser que la reproduction des ouvrières serait normalement inhibée par la reine.

Les différences physiologiques entre les castes ne sont donc pas innées.

2° Les différences physiologiques entre les castes sont-elles dues aux circonstances biologiques auxquelles sont soumis les adultes ? — Dans ce cas, une ouvrière placée, dès l'éclosion imaginale, dans les conditions mêmes où se trouve placée une reine, devrait alors se comporter en reine. Nous avons vu p. 121 en quoi consistent les différences de comportement des deux castes chez l'espèce considérée.

Je réalise l'expérience suivante. Treize futures ouvrières, écloses en août 1958, sont prélevées dans A, nid de troisième année, marquées et introduites le 6 octobre 1958 dans B, nid de dernière année, ouvert, d'où s'échappent des mâles ; elles demeurent dans B tout l'hiver, en compagnie des jeunes reines

écloses
manifes
d'entre
le 2 avr
ensuite
un an a
toutes l
dance ;
Les 4 fé

Ap
typique
en tous
féconde
a passé
restée d
serait m

Dan
naissent
renciées,
dation i
particul
veau, et
développ

Con

récente,
génétique
caractère
gène ou
essentiell
prouvé c
possible
chez les
tidae for
autre (N
progressi

Dans
détermin

1° da
(Bier, 19

éclores dans ce nid. Ces 13 femelles marquées, destinées à devenir ouvrières, manifestent, au printemps 1959, un comportement typique de fondatrices. L'une d'entre elles, marquées d'un point rouge à l'abdomen, creuse sous mes yeux, le 2 avril 1959, un terrier, le nid C, à une distance d'un mètre de B. Je la vois ensuite y amasser du pollen. Le 12 avril 1960, je déterre C, creusé par l'Insecte un an auparavant. J'y trouve la femelle rouge et 4 femelles-filles. Je les dissèque toutes les 5. La femelle rouge est fécondée, renferme du corps gras en abondance ; ses ovaires présentent un fort épaissement au niveau du germarium. Les 4 femelles-filles sont vierges et ont des ovaires à l'état de repos.

Après avoir manifesté, en fondant un nid nouveau, un comportement typique de fondatrice, la femelle rouge est donc devenue par la suite une reine en tous points comparable à celle d'un nid de deuxième année : fécondée, féconde et longève (elle est âgée de 20 mois au moment du déterrage du nid et a passé au repos deux hivers successifs : 1958-1959 et 1959-1960). Si elle était restée dans le nid A, âgé de trois ans, elle serait demeurée vierge, stérile et serait morte, comme une ouvrière, au bout d'un an.

Dans ce cas précis, la détermination semble imaginaire. Les femelles naissent morphologiquement et physiologiquement semblables et ne sont différenciées, fonctionnellement, que plus tard. Dans cette différenciation, la *fécondation* interviendrait de façon prépondérante. Elle induirait le comportement particulier des reines : abandon du nid d'origine, construction d'un nid nouveau, etc. De plus, l'*inhibition* exercée par la reine sur ses filles empêcherait le développement de leurs ovaires et diminuerait leur longévité.

Conclusion sur le déterminisme des castes. — Jusqu'à une époque récente, un débat sur la différenciation des castes opposait ceux qui la voulaient génétique à ceux qui la disaient épigénétique. Dans l'hypothèse génétique, les caractères différentiels des castes découlent directement de la présence d'un gène ou d'un ensemble de gènes. Le polymorphisme traduit alors une différence essentielle, irréversible entre les diverses castes. On ne connaît pas d'exemple prouvé de déterminisme génétique des castes chez les Hyménoptères. Il est possible qu'une évolution vers un déterminisme génétique des castes soit apparue chez les Termites supérieurs, car il est connu que quelques espèces de *Termitidae* forment leurs soldats à partir d'un sexe et leurs ouvriers à partir d'un autre (Noirot, 1954 et 1955). Un mécanisme génétique pourrait se substituer progressivement à un déterminisme épigénétique.

Dans l'hypothèse épigénétique, les caractères différentiels des castes sont déterminés :

1° dans l'œuf (influence cytoplasmique) : c'est le cas de *Formica rufa* (Bier, 1952, 1954) ;

2° au stade larvaire : c'est le cas de l'Abeille mellifique (les larves de reines reçoivent en abondance de la gelée royale tandis que les larves d'ouvrières sont rationnées au bout de 3 jours : la gelée royale est alors diluée avec du miel et du pollen), des Guêpes, de certaines Fourmis, de certaines *Meliponidae*, des Termites inférieurs ;

3° encore plus tardivement : chez les Termites supérieurs, il semble que tout individu encore capable de muer ait conservé la potentialité soldat qu'il peut réaliser avec plus ou moins de facilité (Noirot, 1955).

Dans tous ces cas d'épigenèse, le polymorphisme ne traduit pas de différence essentielle entre les diverses castes. On peut, expérimentalement, jouer sur ce polymorphisme et transformer, en temps voulu, les individus d'une caste en individus d'une autre caste.

Intégrons dans ce schéma le cas des *Halictinae* sociales. Celles qui appartiennent au type *linearis-malachurus* prennent place aux côtés de la grande majorité des Insectes sociaux : ceux dont les castes sont déterminées au stade larvaire. *Evylaeus marginatus* trouve place tout à la fin de ce schéma : la détermination des castes se produit encore plus tardivement que chez les Termites supérieurs puisqu'elle ne survient qu'après l'éclosion imaginale : c'est un cas d'épigenèse tardive, le seul actuellement connu.

3° Conclusion sur le polymorphisme

Passons en revue les diverses sociétés d'Insectes : Bourdons, Guêpes, Abeilles, Fourmis, Termites. Le polymorphisme y est de règle. Particulièrement développé chez les Fourmis et les Termites, il est peu accentué chez certaines Guêpes (exemple : *Polistes*), certains Bourdons, quelques *Halictinae* où il ne se traduit que par une légère différence de taille entre reines et ouvrières.

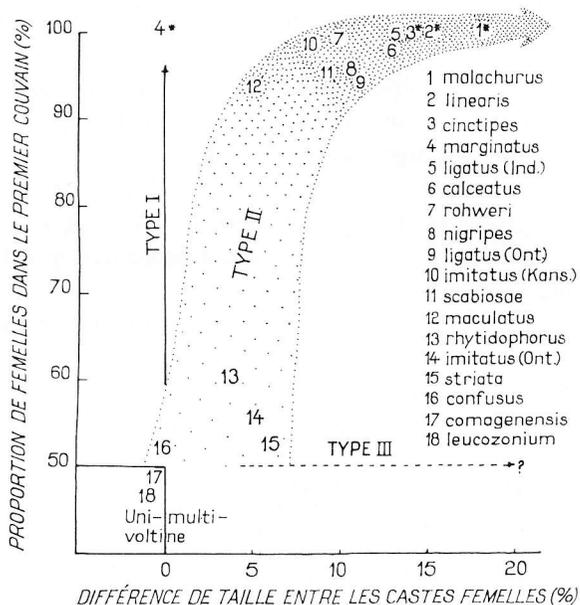
Dans les sociétés d'*Halictinae*, le polymorphisme semble évoluer de façon grossièrement parallèle à la vie sociale. En d'autres termes, à un polymorphisme plus accentué correspond souvent une vie sociale plus évoluée. Deux critères : la diminution progressive des mâles d'été dans le premier couvain et la différenciation de plus en plus poussée des femelles en deux castes distinctes nous aideront à évaluer le degré de socialisation des diverses espèces d'*Halictinae* (Knerer et Plateaux-Quénu, 1967, *b*). Portons en abscisses la différence de taille entre les castes, en ordonnées la proportion de femelles dans le premier couvain (fig. 88). Les diverses espèces, dans leur évolution de l'état solitaire vers l'état social, s'ordonnent selon deux voies principales schématisées par les types I et II. Le type II embrasse la plupart des espèces : la différenciation des castes, de plus en plus poussée, se combine à la diminution progressive des mâles d'été. Le type I est illustré par la seule espèce pérenne *Evylaeus marginatus* :

FIG. 88
phiqu
sociali
nae. C
de tête
cellule
elles s
risque
C

aucun
ne dit
d'une
tissen
il pro
couva

A
divers
« gar
tête, c
gardé
reclue
simult
de la
peut é
à la r
arrivé
II
à l'en

FIG. 88. — Représentation graphique des divers degrés de socialisation chez les *Halictinae*. On remarquera la position de tête des espèces laissant leurs cellules à couvain ouvertes : elles sont marquées d'un astérisque (d'après G. KNERER et C. PLATEAUX-QUÉNU).



aucun mâle n'apparaît dans les quatre premiers couvains mais les castes ne diffèrent que physiologiquement : cette espèce n'a pas évolué dans le sens d'une différenciation polymorphique des castes et représenterait, ainsi, l'aboutissement d'une voie évolutive originale. Quant au type III, il est hypothétique : il produirait autant de mâles que d'ouvrières non reproductrices dans le premier couvain : une telle déperdition d'effectif rendrait son existence précaire.

4° Portière

Au problème des castes peut être rattaché celui de la portière. Chez diverses *Halictidae*, on signale la présence d'une « portière », encore appelée « gardienne », « concierge » ou « sentinelle ». Il s'agit d'une femelle qui, de sa tête, obstrue l'orifice d'entrée d'un nid. Lorsque les pourvoyeuses d'un nid ainsi gardé veulent en sortir ou y rentrer, la portière, d'un mouvement rapide, se recule (le conduit s'élargit en retrait de l'orifice d'entrée et permet le passage simultané de deux femelles) puis reprend son poste. Fabre (1903) nous donne de la portière de *Halictus zebrus* (= *scabiosae*) une description imagée : « Que peut être cet obturateur qui, descendant ou montant dans le cylindre du puits à la manière d'un piston, ouvre et clôt le logis à chaque départ, à chaque arrivée ? C'est un Halicte, devenu concierge de l'établissement ».

Il ne faut pas prendre pour une portière n'importe quelle femelle postée à l'entrée d'un nid : souvent, avant de prendre son vol, une ouvrière demeure

un certain temps immobile, dans l'ouverture de son terrier ; bientôt elle s'envole et n'est remplacée par aucune autre à moins que la suivante ne fasse de même, donnant à l'observateur l'illusion d'un nid gardé. Pour s'assurer que l'on a bien affaire à une gardienne, il suffit d'agiter à l'entrée du nid un objet quelconque, une tige ou un brin d'herbe : la portière bondit vers l'objet, l'attaque, le saisit dans ses mandibules en faisant parfois entendre un bourdonnement. La gardienne de *Halictus scabiosae* est si agressive que, lorsqu'elle a mordu le brin d'herbe, on peut, en retirant brusquement celui-ci, extirper l'Insecte de son nid.

Si les *Halictinae* de nos pays gardent leur nid en le bouchant avec la tête, plusieurs espèces néarctiques se retournent, en cas de danger, et bloquent l'entrée du nid avec la partie postérieure dorsale de l'abdomen (exemples : *Halictus ligatus*, *Evylaeus cinctipes*, *Dialictus imitatus* et *D. rohweri*, Knerer, 1969, a).

Quel est le rôle de cette portière ? — 1° ELLE INTERDIT L'ACCÈS DU NID AUX INTRUS. — Ceux-ci peuvent être :

— *des individus de son espèce* : fondatrices cherchant à creuser, ou mieux à usurper un nid ; ouvrières d'été qui « se trompent » de nid et cherchent à pénétrer dans celui de la voisine ⁽¹⁾ ;

— *des individus d'une autre espèce mais de même genre* : les femelles qui, au printemps, sont sur le point de fonder un nid, ont tendance à utiliser d'anciennes galeries ou même des nids déjà creusés ; dans les cages d'élevage, je fore, à l'aide d'une aiguille à tricoter, une galerie là où je désire voir une femelle bâtir son nid ;

— *des individus d'un autre genre* : ce sont, en général, des parasites comme les *Sphecodes* qui, finalement, malgré la défense des gardiennes, obtiennent gain de cause.

2° ELLE JOUE PARFOIS UN RÔLE DANS LA VENTILATION DU NID. — Ordway (1964) signale, chez *Augochlorella striata*, un comportement particulier : après l'invasion d'un nid par un *Sphecodes pimpinellae*, la portière ventile, avec ses ailes, à l'entrée du terrier. Elle fait de même, en été, à la fin des journées chaudes et humides ou à la suite d'une averse. Après une longue période de sécheresse, l'auteur verse de l'eau à la surface du sol et dans l'entrée du nid : la plupart des Abeilles quittent aussitôt le nid ; l'une d'entre elles y demeure et se met à ventiler vigoureusement.

⁽¹⁾ Chez *Dialictus versatus*, les gardiennes laissent entrer les ouvrières provenant de nids étrangers ; celles-ci déposent même parfois leur charge de pollen dans un nid étranger (MICHENER, 1966). Cette tolérance des gardiennes vis-à-vis d'individus d'une autre société est rare.

Qu
en mêm
Dans u
garde le
de leur
Quénu,
la pond
garde n
Da
d'été, ta
d'Evyla

L'e
existent
capitata
tère soc
et Lin
abrite un
si le ni
espèce s
suis en
Lasioglo
scabiosa
monogy
le garde
et attenc
pour se
se bat p
à lui dé
qu'à cer
sae, nou
avec d'a
ne le fai
linearis
et non p
contraire
peuplés,
marginat
et la plu
Vie
penser, à

Qui est la portière ? — Dans quelques espèces, c'est la reine qui assume, en même temps que la plus grande partie de la ponte sociale, la garde du nid. Dans une fondation polygyne de *Halictus scabiosae*, la pondreuse principale garde le nid ; mais si farouche est sa défense qu'elle en vient à interdire l'accès de leur propre nid aux auxiliaires chargées de pollen (Knerer et Plateaux-Quénu, 1966, c) ; plus tard, quand apparaissent les premières femelles d'été, la pondreuse principale garde le nid (Quénu, 1957) puis, au cours de l'été, la garde n'est assurée que de manière tout à fait irrégulière.

Dans d'autres espèces la garde est assumée, après l'éclosion des femelles d'été, tantôt par la reine, tantôt par les ouvrières qui se relaient : c'est le cas d'*Evyllaes malachurus*.

L'existence d'une portière est-elle liée à l'état social ? — Les portières existent chez diverses espèces d'*Halictinae* et chez une *Nomiinae* : *Nomia capitata* (Batra, 1966, b). Leur présence a souvent été considérée comme un critère social. D'après Michener et Lange (1958, c), Michener et Wille (1961) et Lin (1964), les *Halictinae* non sociales — espèces chez lesquelles le nid abrite un seul adulte — ne gardent pas leur nid, de même que les espèces sociales si le nid ne renferme qu'une seule Abeille ; d'autre part, il n'existe aucune espèce sociale qui ne garde son nid quand il renferme plus d'un individu. Je suis en désaccord avec ces auteurs. Certaines *Halictinae* non sociales, comme *Lasiglossum leucozonium* Schrank, défendent âprement leur nid. *Halictus scabiosae*, espèce sociale, occupant seule son nid au printemps (les fondations monogynes existent dans cette espèce et s'obtiennent facilement en élevage), le garde visiblement : elle veille à l'entrée de son terrier, les antennes dressées et attend parfois des heures que ses voisins aient terminé leurs allées et venues pour se risquer à l'extérieur ; elle attaque le brin d'herbe qu'on lui présente ; elle se bat parfois férocement avec une fondatrice qui se trompe de nid ou cherche à lui dérober le sien. En outre, plusieurs espèces sociales ne gardent leur nid qu'à certaines périodes (Knerer et Plateaux-Quénu, 1966, c) : *Halictus scabiosae*, nous l'avons vu, garde son nid constamment au printemps quand elle forme, avec d'autres fondatrices, une société polygyne, mais, au cours de l'été, elle ne le fait que de façon irrégulière ; de même, la pondreuse principale d'*Evyllaes linearis* garde son nid, au printemps, durant la période d'approvisionnement et non pendant la récolte d'été ; *Halictus ligatus* et *Evyllaes bimaculatus*, au contraire, laissent au printemps leurs nids sans garde, même s'ils sont très peuplés, mais défendent, en été, leurs sociétés matrifiliales. Enfin *Evyllaes marginatus* qui représente actuellement la société d'*Halictinae* la plus peuplée et la plus longèvements ne garde jamais son nid (Plateaux-Quénu, 1959).

Vie sociale et garde du nid semblent relativement indépendants. Je ne puis penser, à la suite de Lin (1964), que la vie sociale ait surgi comme une adap-

tation née du besoin, pour les femelles d'un nid, de se défendre contre les parasites, selon le mécanisme suivant : le groupement des nids en bourgade, en accroissant considérablement la pression des parasites et des prédateurs, aurait d'une part favorisé la formation de sociétés en permettant aux femelles d'entrer dans les nids voisins, d'autre part contribué à sélectionner les sociétés comportant des gardiennes. Cette vue me paraît simpliste et en désaccord avec la réalité. Lorsqu'un Sphécode attaque un nid d'Halicte, il est généralement vainqueur, par conséquent l'existence d'une gardienne ne saurait être un facteur de sélection augmentant la résistance aux parasites.

Le comportement de gardienne, apparu chez de nombreuses espèces, ne semble pas lié à l'état social.

III. — POLYGYNIE

Les sociétés polygynes sont constituées (cf. p. 111) d'individus féconds de même génération, parents ou non parents.

1° Exemples

Quelques Abeilles primitives utilisent, en commun, un même nid.

Andrenidae. — *Panurgus* sp. : Lepeletier (1841) voit 8 à 10 femelles chargées de pollen entourer l'entrée d'un nid.

— *Panurgus calcaratus* Scop : Stöckhert (1923) voit plusieurs femelles utiliser une entrée de nid commune.

— *Andrena* sp. : Verhoeff (1892) fait la même constatation que l'auteur précédent et pense que, comme dans le cas de *Panurgus*, il y a « mise en société occasionnelle », les individus qui se trouvent réunis ne provenant pas de la même mère ou, s'ils en proviennent, leur mère n'étant pas la fondatrice de la communauté. A cette notion, l'auteur oppose celle de « mise en société héréditaire » : une société vraie groupe des individus issus d'une même mère qui les a maintenus réunis et rendus familiers les uns avec les autres.

— *Andrena bucephala* : Perkins (1919) voit des douzaines de femelles entrer dans un même nid, chargées de pollen.

— *Andrena ferox* (Yarrow et Guichard, 1941).

— *Andrena erythronii* Robertson (Michener et Rettenmeyer, 1956) : après des périodes de sécheresse, une femelle, au lieu de creuser le sol dur, pénètre dans le sol meuble qui remplit le conduit d'un nid préexistant ; les auteurs ont

vu ainsi deux femelles utiliser simultanément un nid ; chacune construisait ses propres conduits latéraux et ses cellules au fond du conduit.

— *Perdita opuntiae* Cockerell (*Panurginae*) : Custer (1928) trouve 11 femelles dans un seul nid.

— *Perdita lingualis* Cockerell : Michener (1963) compte 7, 7 et 10 femelles dans trois nids différents de cette espèce ; il dissèque 10 femelles rentrant au nid avec du pollen et 10 revenant sans pollen ; les premières, fécondées, ont des ovaires développés portant un ou plusieurs œufs prêts à être pondus ; les dernières, souvent vierges, ont des ovaires minces ou seulement un ou deux ovocytes développés ; l'auteur interprète ainsi ces faits : les premières femelles écloses sortent et rentrent mais ne transportent pas encore de pollen ; les plus âgées sont fécondées, transportent du pollen et pondent ; il n'existe aucune caste dans ce cas précis : chaque femelle construit et approvisionne ses cellules à l'intérieur du nid commun.

Halictidae. — 1° **Nomiinae.** — *Nomia capitata* et *Nomia oxybeloides* Smith (Batra, 1966, b) : des Abeilles sœurs vivent dans un même nid et, de plus, approvisionnent ensemble les mêmes cellules ; les sœurs butinent et pondent des œufs simultanément.

Une évolution vers un début de comportement social a pu se faire dans le genre *Nomia* car chez *Nomia punctulata* Dalla Torre, espèce normalement solitaire, deux femelles peuvent cohabiter (Hirashima, 1961) et chez *Nomia australica* Smith il arrive que trois femelles partagent le même nid (Rayment, 1956). Cependant, dans ces deux derniers exemples, chaque femelle construit et approvisionne en pollen un rayon de cellules qui lui est propre et y pond ses œufs.

Chez *Nomia capitata* et *N. oxybeloides*, le type de reproduction caractéristique des Abeilles solitaires persiste mais les femelles partagent un rayon de cellules et approvisionnent en commun les mêmes cellules.

2° **Halictinae.** — La polygynie est signalée depuis longtemps chez les *Halictinae*. Fabre (1879-1880) observe dans les nids printaniers d'*Evylaeus calceatus* jusqu'à 6 femelles ; Vleugel (1960) confirme ces observations ; Stöckert (1923) trouve parfois 2 ou 3 femelles d'*E. malachurus* et jusqu'à 6 femelles de *Halictus maculatus* dans un même nid ; Michener et Lange (1958, e) voient parfois 2 et même 3 femelles de *Chloralictus rhytidophorus* Moure cohabiter dans un même nid ; ils trouvent (1958, a) jusqu'à 40 femelles de *Pseudagapostemon divaricatus* dans un seul nid, chacune construisant et approvisionnant ses propres cellules ; Michener et Wille (1961) observent la polygynie chez *Dialictus imitatus*, Sakagami et Munakata (1966) chez *Lasioglossum pallidulum* ; j'ai trouvé, en 1961, de nombreux nids polygynes d'*Halictus scabiosae*, contenant

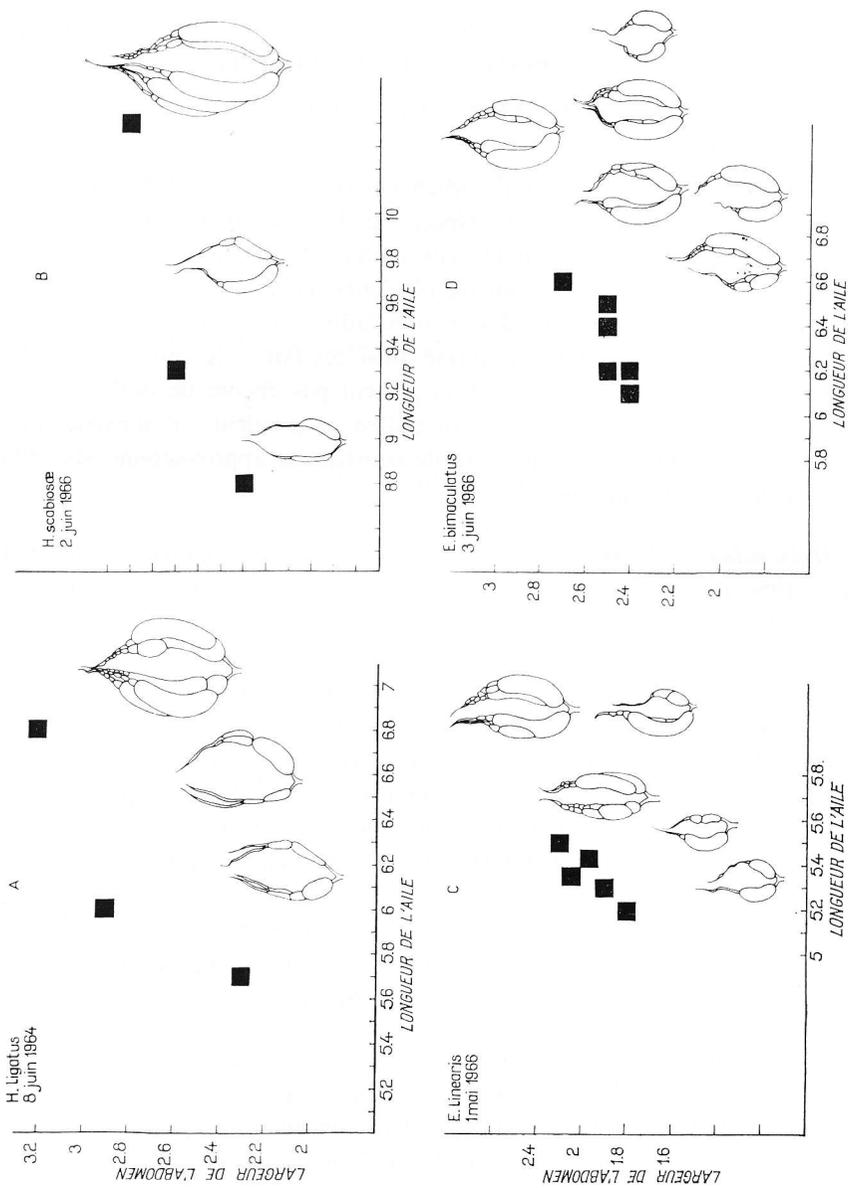


FIG. 89. — Taille relative et développement ovarien de fondatrices formant, au printemps, des sociétés polygynes. A, *Halictus ligatus*; B, *H. scabiosae*; C, *Evyllaesus linearis*; D, *E. bimaculatus* (d'après G. KNERER et C. PLATEAUX-QUÉNU).

jusqu
striat
E. in
polyg

nid n
E. in
I
ralem
polyg
d'*E.*
le nic
sortie

B
Halic
et Pl
taines
tuées
C
paren
(Mich
U
est re
(avan
rejoin
nature
trava

L
primi
de ni
prop
que le

jusqu'à 5 fondatrices ; Ordway (1966) voit 1 à 6 femelles d'*Augochlorella striata* commencer, au printemps, un nid nouveau ; enfin *Evyllaesus bimaculatus*, *E. interruptus*, *E. nigripes*, *E. linearis*, *Halictus ligatus* sont autant d'espèces polygynes (Knerer et Plateaux-Quénu, 1966, c).

2° Divers types de sociétés polygynes

Les sociétés polygynes sont de deux sortes :

A. Les unes sont constituées de sœurs ayant hiverné en commun dans le nid natal. Exemples : *Halictus maculatus*, *H. scabiosae*, *Evyllaesus bimaculatus*, *E. interruptus*, *E. nigripes* et *E. linearis*.

Les femelles hivernant dans des abris autres que le nid natal fondent généralement des nids monogynes. On ne peut cependant lier de façon stricte la polygynie à l'hivernage en commun : je n'ai trouvé que des nids monogynes d'*E. marginatus*, or les fondatrices demeurent constamment en commun dans le nid natal depuis leur éclosion imaginale, à l'automne, jusqu'à leur première sortie, au printemps suivant.

B. Les autres ne sont pas constituées de sœurs. Plus de 60 % des nids de *Halictus ligatus*, étudiés près de Toronto, contenaient de 2 à 7 femelles (Knerer et Plateaux-Quénu, 1966, c) ; or Knerer a retrouvé dans des nids étrangers certaines femelles préalablement marquées, formant ainsi des sociétés non constituées de sœurs semblables à celles décrites par Vleugel (1960) chez *E. calceatus*.

Chez *Pseudagapostemon divaricatus*, des femelles provenant de divers nids parentaux, 40 dans un exemple précis, peuvent se réunir dans un seul nid (Michener, 1969).

Une femelle de *Halictus rubicundus*, ayant nidifié en cage le 26 avril 1966, est rejointe par une deuxième femelle le 3 mai, puis par une troisième le 15 mai (avant la maturation du couvain). Dans deux autres nids, une seconde femelle rejoint la première avant l'éclosion du couvain. Ceci montre que, dans la nature, un nid peut être occupé par deux ou plusieurs femelles non parentes, travaillant en commun (Batra, 1968).

3° Evolution des sociétés polygynes

Les *Andrenidae* qui cohabitent dans un même nid et certaines *Halictidae* primitives se comporteraient en Insectes solitaires. Elles utiliseraient une entrée de nid commune mais chaque femelle construirait et approvisionnerait ses propres cellules et y pondrait ses œufs. Michener et Lange (1958, a) observent que les 40 femelles constituant une société de *Pseudagapostemon divaricatus* ont

toutes des ovaires développés ; de plus, le nombre de cellules approvisionnées en pollen dans le nid commun est égal au nombre de femelles occupant le nid. Un nid d'*Evyllaesus bimaculatus* déterré aux Eyzies renferme 6 femelles qui prennent part simultanément à la récolte du pollen et dont les ovaires sont tous sensiblement dans le même état (fig. 89, D).

Dans ces exemples, les femelles groupées sont équivalentes. Il n'en va pas toujours ainsi.

Michener et Lange (1958, e) dissèquent les individus présents dans 12 nids polygynes de *Chloralictus rhytidophorus* et notent le fait suivant : dans un seul cas, les deux femelles du nid ont des ovaires développés ; dans tous les autres exemples, une seule femelle est pondreuse.

Dans certaines sociétés polygynes printanières d'*Halictinae*, qu'elles soient formées, ou non, de sœurs, chaque femelle ne s'adonne pas, successivement, aux diverses activités : approvisionnement, ponte et garde du nid ; on observe une participation inégale des Abeilles à la ponte sociale. Chez *Halictus ligatus* et *H. scabiosae*, où les fondatrices présentent toute une gamme de tailles, il semble que la plus grande femelle devienne la *pondeuse principale*, les autres, appelées *auxiliaires*, se faisant pourvoyeuses (fig. 89, A et B). Les variations de taille sont moins prononcées parmi les fondatrices d'*Evyllaesus* ; corrélativement, on observe un plus grand développement ovarien des auxiliaires : sans doute le plus grand nombre de cellules approvisionnées requiert-il la participation de certaines auxiliaires à la ponte. Dans le cas d'*E. linearis* (fig. 89, C), c'est encore la plus grande femelle qui demeure au nid. Par contre, dans un certain nid d'*E. nigripes* (fig. 90), la pondreuse principale est de taille légèrement inférieure à celle d'une de ses auxiliaires.

Ainsi, les sociétés polygynes d'*Halictinae* les plus évoluées peuvent être comparées à celles de *Polistes gallicus* qui ont été particulièrement étudiées. Deleurance (1950) et Gervet (1956) ont observé, dans les sociétés de ce Poliste, une participation inégale des différents sujets à la ponte sociale. Cette fonction tend à n'être conservée que par une seule Guêpe : la pondreuse principale ; les autres Guêpes, appelées auxiliaires, jouent alors le rôle d'ouvrières, cessant de pondre ou ne le faisant que d'une manière épisodique. Cette différenciation sociale définit la *monogynie fonctionnelle*. La régulation monogynique est le résultat d'un effet de groupe où interviennent des phénomènes de dominance sociale (Gervet, 1956).

Mais qu'est-ce qu'un effet de groupe ? C'est un effet « lié à la réception par l'individu de certains stimuli qui émanent de ses semblables » (Grassé, 1946). « L'effet de groupe dépend avant tout de la stimulation qu'exerce l'individu sur son semblable et, inversement, le groupe sur l'individu pris isolément » (Grassé, 1958). On ne peut donc invoquer l'effet de groupe qu'aux conditions suivantes (Gervet, 1965) :

s'exer

entraîn
tionneprofon
group
exercéP
une d
identie
lations
tionna
popula

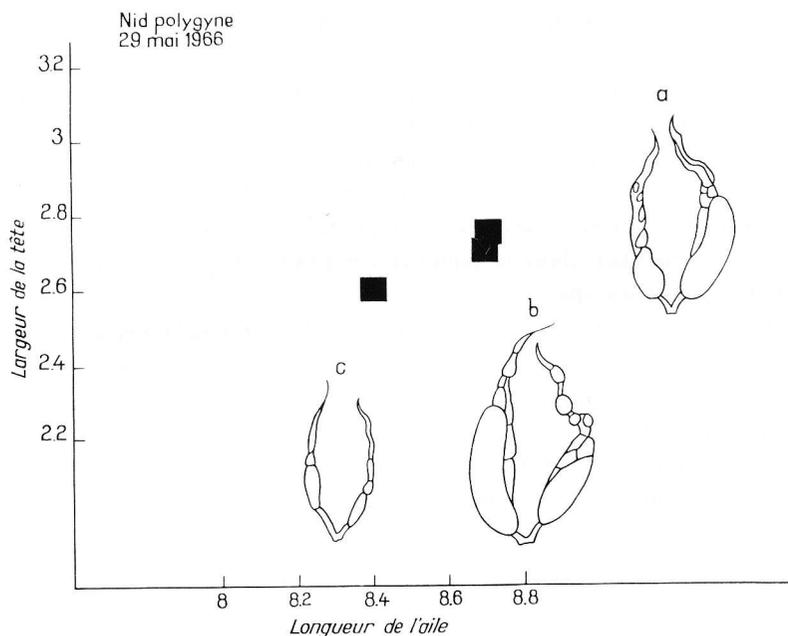


FIG. 90. — Nid polygyne d'*Evylaeus nigripes* déterré dans la nature. *a* et *c*, pourvoyeuses marquées respectivement en rouge et jaune ; *b*, reine fonctionnelle, non marquée (d'après C. PLATEAUX-QUÉNU et G. KNERER).

— L'effet constaté est déterminé par la réception de stimuli. L'influence s'exerce par voie sensorielle périphérique à l'exclusion de tout autre mécanisme.

— L'agent médiateur est constitué spécifiquement par des « semblables ».

— L'effet ne se borne pas à l'évocation d'une *réponse immédiate* : il entraîne également un changement profond de l'animal touchant son état réactionnel, voire sa physiologie.

— L'effet de groupe représenterait donc, en résumé, *une modification profonde et réciproque de la physiologie ou de l'état réactionnel d'animaux groupés, en réponse à des stimulations mutuelles de même type, spécifiquement exercées par leurs semblables.*

Par sa seule intervention, l'effet de groupe se montre incapable de *créer* une différenciation dans un groupe. Si, par contre, les individus ne sont pas identiques, cet effet peut accentuer les différences et être à l'origine de *régulations sociales*. Mais qu'entend-on par régulation sociale ? « La société fonctionnant comme un tout, tend constamment à maintenir son équilibre de population ou à le rétablir s'il a été rompu, à avoir présentes en son sein toutes

les castes et à conserver entre elles certaines proportions numériques » (Grassé, 1952).

Dans le cas d'une société polygyne d'*Halictinae*, on se trouve en présence d'un groupe homogène, constitué d'individus semblables : des fondatrices fécondées. Les Insectes groupés ne demeurent pas identiques : ils sont diversifiés dans leur physiologie et leur comportement. Il apparaît entre eux une différenciation qui prend valeur de régulation sociale. Des modifications surviennent, en particulier, dans la ponte des individus et peuvent traduire l'existence d'un effet de groupe.

Notons enfin que Batra (1968) décrit, chez *Halictus rubicundus*, un combat faisant penser à une scène de dominance : une fondatrice occupée à pétrir un pain d'Abeille abandonne sa tâche à 3 reprises en 15 minutes pour attaquer la compagne qui s'approche d'elle ; la femelle attaquée se retire alors à l'extrémité du conduit et prend une position de défense, bourdonnant bruyamment ; l'attaquante mord sa compagne au cours d'un combat.

4° Durée des sociétés polygyne

Stöckert (1923) signale que les sociétés polygyne d'*Evylaeus malachurus* se dissolvent à l'éclosion de la première couvée d'ouvrières ; il ne trouve plus jamais, à cette date, qu'une seule fondatrice par nid. Il fait la même remarque au sujet de *Halictus maculatus*.

Chez *Halictus scabiosae*, l'agressivité de la pondeuse principale s'accroît peu à peu et aboutit à l'expulsion de toutes les auxiliaires avant l'éclosion des premières ouvrières ; les nids deviennent alors monogyne.

Chez *E. linearis*, au contraire, le nombre de fondatrices ne décroît pas après la fermeture des nids approvisionnés en pollen : on trouve, dans chaque terrier, jusqu'à 6 femelles, les ovaires au repos et l'estomac rempli de miel, attendant, au début de l'été, l'éclosion des ouvrières.

Les sociétés printanières de *Halictus ligatus* ne se dissolvent pas dès l'apparition des femelles d'été mais se transforment harmonieusement en sociétés matrifiliales (Knerer et Plateaux-Quénu, 1966, c). Près de Toronto, Knerer marque, le 9 juin 1964, l'une en vert, l'autre en blanc, deux pourvoyeuses de cette espèce au moment où elles quittent leur nid : elles font toutes les deux de 5 à 8 trajets quotidiens vers les champs les 11, 14, 16, 21, 23, 24 et 25 juin. Il ne voit plus la verte après cette date mais la blanche récolte du pollen le 3 et le 6 juillet en même temps que les nouvelles ouvrières ; une troisième femelle, très grosse, reste dans le nid et ne le quitte qu'une seule fois, le 14 juin, pour y retourner au bout de 22 minutes sans avoir récolté de pollen. Le nid, déterré le 13 août, renferme la grosse femelle : c'est la pondeuse principale.

L
selon
plus d
rôle d
près d
1966,

POURCENTAGE

FIG
pri
d'A
On
raff

C
que pl
dans u
est, ch
de nid
constru
sociale
« group
nidifiem
nid cor

5° *Fréquence des nids polygynes*

La polygynie semble facultative et varie selon les espèces. Elle varie aussi selon les localités : dans une bourgade d'*Evylaeus linearis* située près de Paris, plus de 70 % des pourvoyeuses ont des ovaires filiformes qui trahissent leur rôle d'auxiliaires (fig. 91). Plus de 60 % des nids de *Halictus ligatus*, étudiés près de Toronto, contiennent de 2 à 7 femelles (Knerer et Plateaux-Quénu, 1966, c).

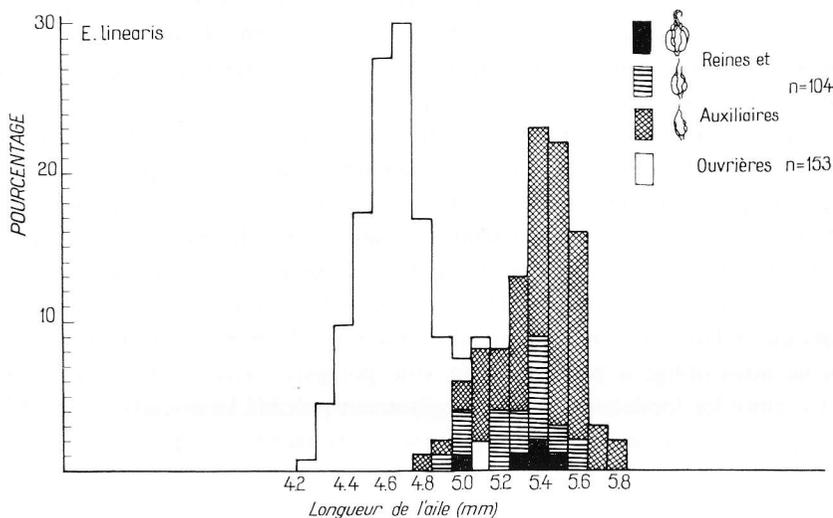


FIG. 91. — Développement ovarien de femelles d'*Evylaeus linearis* capturées au printemps lors de la première phase d'approvisionnement. Le grand nombre d'Abeilles (fécondées) non pondueuses traduit l'abondance des nids polygynes. On a ajouté à cette figure un échantillonnage de tailles d'ouvrières faisant apparaître la bimodalité des deux castes (d'après G. KNERER et C. PLATEAUX-QUÉNU).

6° *Conclusion sur la polygynie*

Chez de nombreux Insectes sociaux : Fourmis, Apoïdes, Guêpes, il arrive que plusieurs femelles fécondées cohabitent de façon temporaire ou permanente dans un seul nid. Chez les Abeilles primitives, la polygynie est fréquente. Elle est, chez certaines, un simple groupement de femelles qui utilisent une entrée de nid commune mais se comportent en Insectes solitaires, chaque femelle construisant et approvisionnant ses propres cellules. Faut-il attribuer une valeur sociale à de tels groupements ? Michener (1969) répond par l'affirmative ; ces « groupes communaux » surviendraient fréquemment parmi les Insectes qui nidifient en bourgades car ceux-ci ont d'autant plus de chances d'utiliser un nid commun qu'ils se trouvent en plus grand nombre sur un espace restreint ;

le seul groupement des nids en bourgades constituerait, pour cet auteur, un premier pas évolutif vers la vie en société. Pour le même auteur, *Nomia capitata* serait « quasi sociale », plus d'une Abeille travaillant à une cellule donnée.

Chez les *Halictinae* plus évolués, une différenciation sociale, pouvant traduire l'existence d'un effet de groupe, s'instaure parmi les membres de la société polygyne, les uns se consacrant à la ponte, les autres à la récolte du pollen. C'est le stade « semi-social » de Michener. Pour lui, toutes les Abeilles, à l'exception de l'Abeille mellifique et du groupe *Allodape-Exoneura* (*Xylocopinae*) auraient suivi ce processus semi-social et seraient issues de sociétés polygynes formées d'Abeilles pas nécessairement parentes (cf. p. 86). Je pense que certaines sociétés d'Abeilles primitives ont pu, en effet, suivre cette voie, la voie polygyne. Mais d'autres, les sociétés d'*Halictinae* chez lesquelles deux générations sont impliquées et qui, pour certaines d'entre elles, laissent leurs cellules à couvain ouvertes, semblent avoir suivi la voie matrifiliale caractérisée par l'instauration puis l'intensification des rapports entre les adultes et leur couvain. Toutes nos sociétés polygynes d'*Halictinae* paléarctiques se transforment, tôt ou tard, en sociétés monogynes matrifiliales. La polygynie semble n'être qu'un stade transitoire et facultatif des débuts d'une société. Elle s'établit grâce à la tolérance réciproque relative s'exerçant entre des individus fécondés et l'attraction du nid. Rien ne nous oblige à penser que la voie polygyne, avec large tolérance réciproque entre les fondatrices, ait nécessairement précédé l'association matrifiliale, d'origine monogynique.

IV. — ORPHELINAGE

Une société est dite orpheline lorsqu'elle se trouve, accidentellement ou expérimentalement, privée de reine. Je n'envisagerai pas ici les cas où, la société étant de type très primitif, et les castes peu ou mal définies, la mort d'une reine est un phénomène normal suivi du remplacement de celle-ci par une fille fécondée. Chez *Chloralictus rhytidophorus* (Michener et Lange, 1958, e), *Dialictus zephyrus* (Batra, 1964), la reine, dont la durée de vie est courte, se trouve ainsi remplacée une ou plusieurs fois au cours de l'été.

Dans les sociétés plus évoluées, la reine subsiste pendant l'été et vit, normalement, un an. Sa disparition prématurée entraîne un certain nombre de conséquences. Voici d'abord l'exemple d'une petite société estivale, celle d'*Evylaeus nigripes*, comprenant essentiellement une reine et quelques ouvrières, ses filles (Plateaux-Quénu et Knerer, 1968). Nous n'avons jamais trouvé plus d'un mâle par nid ; plusieurs sociétés n'en contiennent aucun. La proportion de mâles dans le premier couvain atteint, nous l'avons vu (cf. p. 107), 4 à 7 %. Le but est d'orpheliner expérimentalement une telle société. La difficulté consiste à capturer la reine au moment voulu. Celle-ci demeure constamment au

nid après l'approvisionnement en pollen de ses cellules de printemps et jusqu'à l'éclosion imaginale de sa descendance. Le nid est d'ailleurs fermé pendant cette période. Lorsqu'il s'ouvre à l'éclosion des ouvrières, la reine effectue une sortie de durée variable au cours de laquelle elle se nourrit abondamment, puis elle rentre au nid et y demeure pratiquement constamment (sur 27 jours d'observation continue, je l'ai vue sortir et se nourrir à nouveau une seule fois, 1965, *a*) tandis que ses filles s'adonnent à la récolte du pollen.

La société qui nous intéresse ici (nid *A*) naît d'une fondatrice, marquée en rouge. Capturée dans la nature le 23 mai, celle-ci nidifie, en élevage, le 31 mai. Elle récolte du pollen du 5 au 15 juin, ferme son nid à cette date. Le 7 juillet, un petit orifice circulaire apparaît à l'emplacement du nid. Aucun mâle ne s'en échappe. Des ouvrières en sortent : l'une d'entre elles commence à y emmagasiner du pollen dès le 11 juillet. Le 13 juillet surgit, à son tour, la reine. Elle se nourrit copieusement puis concentre le nectar. C'est alors qu'elle est capturée et retirée de la cage d'élevage. L'approvisionnement du nid en pollen se poursuit normalement par la suite. On marque les ouvrières au fur et à mesure de leur sortie respectivement en vert, jaune, rose, rouge et bleu. Quatre d'entre elles prennent part quotidiennement et simultanément à l'approvisionnement en pollen du nid natal. Seule l'ouvrière jaune, marquée le 12 juillet, ne se montre plus à dater de ce jour.

Le 28 juillet, le nid *A* est examiné et sa population disséquée (fig. 92). La plus grande ouvrière, marquée en jaune, joue le rôle de reine de remplacement : son développement ovarien, plus important que celui de ses sœurs, dénonce son rôle de pondreuse ; son comportement est celui d'une reine : après une première sortie, le 12 juillet, au cours de laquelle elle s'alimente abondamment, elle demeure constamment au nid ; bien plus, comme le font les reines, elle visite à plusieurs reprises les cellules en cours d'approvisionnement avant d'y déposer ses œufs⁽¹⁾. Le nid contient du couvain à divers stades de développement, depuis les œufs jusqu'aux prénymphe ; deux cellules contiennent du pollen en vrac non encore constitué en un pain d'Abeille.

Dans un autre exemple (nid *B*), un orphelinage survient spontanément, confirmant le résultat expérimental précédemment décrit. La reine meurt discrètement. Deux ouvrières approvisionnent le nid en pollen. Le jour du déterrement du nid, nous y trouvons une troisième ouvrière, à peine plus grande que ses sœurs (fig. 92), jouant le rôle de reine et présentant le développement ovarien le plus important.

Enfin, dans un troisième nid (nid *C*), un orphelinage se produit, à nouveau, spontanément. A la suite de conditions défavorables, une seule ouvrière éclôt dans ce nid. Elle entre en activité, assumant, comme une fondatrice, les travaux de pourvoyeuse et de pondreuse (fig. 92).

(1) Le nid, creusé entre deux vitres, permet ces observations.

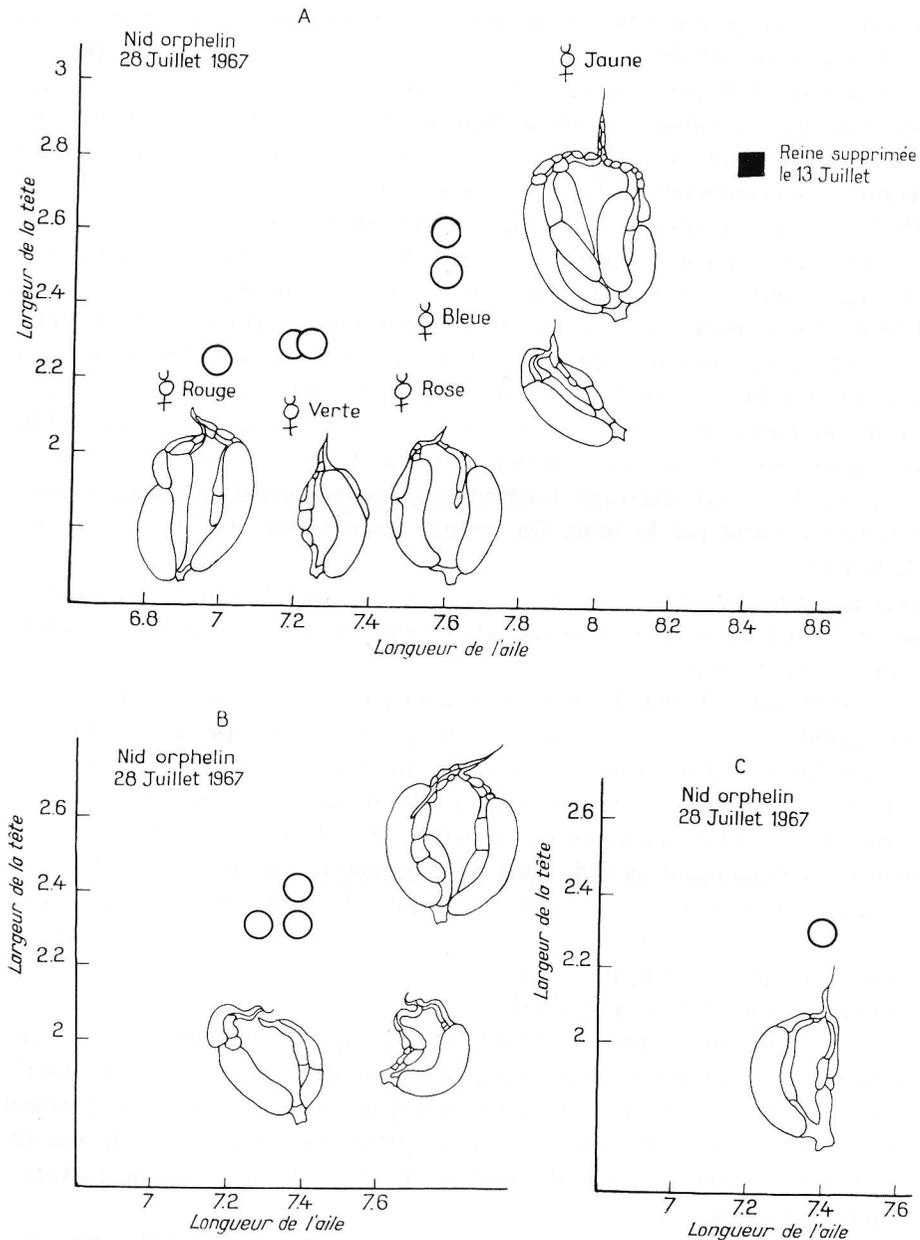


FIG. 92. — Taille relative (en millimètres) et développement ovarien des femelles d'*Evylaeus nigripes* habitant divers nids. Les carrés noirs représentent les fondatrices fécondées, les cercles les ouvrières vierges. Nid A, orphelinage expérimental ; nid B, orphelinage naturel ; nid C, orphelinage naturel (une seule ouvrière survit dans ce nid) (d'après C. PLATEAUX-QUÉNU et G. KNERER).

U
même
(fig. 92)
approv
nids or
et B, c
chiffres

Euf
Larv su
Gros de

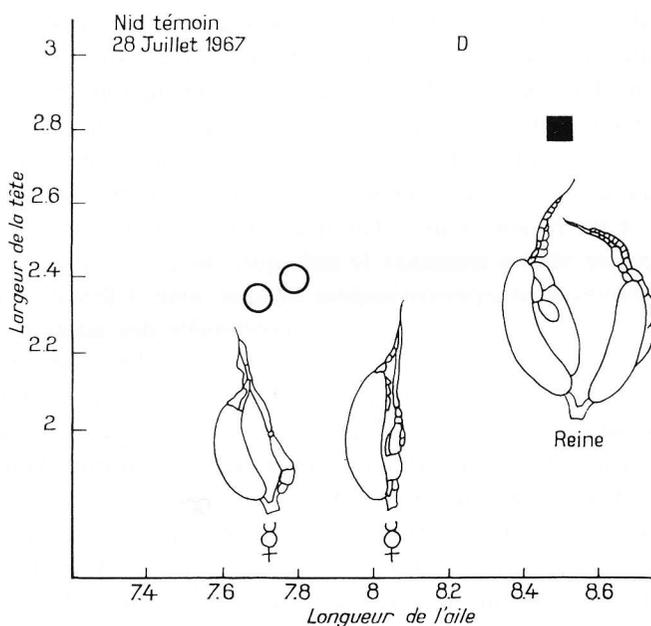


FIG. 92 (suite). — Nid *D*, nid témoin normal contenant une reine et deux ouvrières (d'après C. PLATEAU-QUÉNU et G. KNERER).

Un nid normal (nid *D*), contenant une reine et deux ouvrières, examiné en même temps que ces trois nids orphelins, nous sert de point de comparaison (fig. 92). A l'examen de ce nid, nous sommes surpris de trouver dans les cellules approvisionnées en pollen des pains d'Abeille beaucoup plus gros que ceux des nids orphelins. Nous pesons, dans ce nid normal et dans les nids orphelins *A* et *B*, du couvain parvenu au même stade de développement et obtenons les chiffres suivants (en grammes) :

	<i>Nid avec reine</i> <i>D</i> (témoin)	<i>Nid orphelin</i> <i>A</i>	<i>Nid orphelin</i> <i>B</i>
Œuf sur pain d'Abeille	0,132	0,054 0,031 0,046	0,070
Larve petite-moyenne sur pain d'Abeille	0,141	0,054	0,064 0,075
Grosse larve avec un reste de pain d'Abeille	0,154		0,078 0,079

Ces chiffres sont éloquentes. Le contenu d'une cellule pèse environ deux fois plus lourd dans les nids contenant une reine que dans les nids privés de reine. Un autre fait corrobore le précédent : dans les nids pourvus d'une reine, la moyenne des apports quotidiens étant de 15⁽¹⁾, un seul œuf est pondu chaque jour ; dans les nids orphelins, contenant plusieurs pourvoyeuses, le nombre d'apports quotidiens restant le même, deux œufs sont pondus, en moyenne, chaque jour. Cela revient à dire, fait que nous avons observé directement à travers les parois vitrées enserrant le nid, que, dans les nids orphelins, deux cellules différentes sont approvisionnées chaque jour. Elles le sont, en fait, simultanément. Le 25 juillet, l'observation continuelle des allées et venues des pourvoyeuses du nid orphelin *A* nous apprend que deux ouvrières, rose et verte, assument l'approvisionnement en pollen d'une certaine cellule *a* tandis que les deux autres, bleue et rouge, garnissent une cellule *b*. Pas une seule fois, au cours de la matinée, le programme n'est modifié. Bien plus, l'ouvrière verte s'étant d'abord approchée de *b*, rebrousse chemin avec sa charge de pollen qu'elle dépose finalement en *a*. Il arrive que verte et rose regagnent le nid l'une derrière l'autre. Rose tente, de toutes ses forces, d'entrer dans *a* déjà occupée par verte. Elle n'y parvient que lorsque verte quitte les lieux. Le 28 juillet, une nouvelle observation des allées et venues des ouvrières nous apprend que ce sont encore les deux mêmes, rose et verte, qui garnissent une cellule commune *c* tandis que bleue et rouge s'occupent de *d*. Cela ne veut pas dire que ces couples d'ouvrières soient toujours ainsi associés : deux journées d'observation sont insuffisantes pour le démontrer. Il semble cependant que chaque ouvrière soit fidèle, pendant la journée, à la cellule qu'elle a commencé à approvisionner.

Les conséquences d'un orphelinage chez *Evylaeus nigripes* sont donc les suivantes :

1° Une ouvrière se différencie en *reine de remplacement*, assumant la plus grande part de la ponte sociale, demeurant au nid. Dans deux cas précis, cette ouvrière se trouve être la plus grande de la société.

2° La taille des pains d'Abeille est réduite : elle est environ deux fois plus petite que dans les sociétés normales ; le nombre d'apports quotidiens de pollen restant le même que dans les sociétés pourvues d'une reine, il y a deux fois plus d'œufs pondus dans un temps donné.

3° La descendance d'une telle reine de remplacement ne peut être que mâle, celle-ci n'étant pas fécondée⁽²⁾.

La reine de remplacement, en l'occurrence l'ouvrière jaune, est compa-

(1) Bien entendu, le pollen est fourni, chaque jour, à volonté et les conditions d'élevage demeurent constantes.

(2) Nous n'avons trouvé, dans la nature, au début de l'été, que 1 % d'ouvrières fécondées chez cette espèce (KNERER et PLATEAUX-QUÉNU, 1966 *b*).

rable à la « fausse reine » observée par Sakagami chez *Apis mellifica* et *Apis cerana* (Sakagami, 1958). Il s'agit d'une ouvrière qui joue, dans la ruche orpheline, le rôle de reine. Elle est entourée d'une cour royale, ne s'adonne à aucune tâche d'ouvrière, assume, dans le cas d'*Apis cerana*, la plus grande partie de la ponte sociale et limite la tendance à pondre des autres ouvrières du nid. Une fausse reine ne peut produire de descendants femelles. L'auteur interprète l'apparition de ces reines de substitution comme une réponse destinée à reproduire la différenciation reine-ouvrière nécessaire à l'équilibre harmonieux de la ruche. C'est donc, dans l'esprit de l'auteur, une régulation sociale (cf. p. 135).

Les conséquences de l'orphelinage, sur un nid contenant un grand nombre de sujets peuvent être quelque peu différentes. Je déterre, le 13 juillet 1956, un nid d'*Evylaeus marginatus*, nid vieux car fréquenté, au printemps, par de nombreuses pouvoyeuses. Ce nid se trouve, par hasard, être orphelin (1959). Je dissèque les 77 femelles qui en composent la population totale, au moment du déterrage : toutes sont vierges. La reine a dû mourir récemment : les ouvrières présentes dans le nid proviennent d'œufs pondus par elle au cours de l'été précédent. Parmi ces ouvrières :

— 12 présentent un allongement considérable de leurs ovaires qui portent des œufs mûrs en grande quantité (fig. 87, A) ;

— 8 autres montrent des ovaires beaucoup moins longs que les précédents mais contenant, cependant, un ou plusieurs œufs mûrs (fig. 87, B) ;

— 17 présentent un développement ovarien très faible ;

— la majorité des ouvrières du nid, soit 40, sont des ouvrières normales ; leurs ovaires sont à l'état de repos, courts et non développés (fig. 87, C).

Ce nid orphelin est énorme. Il compte 590 cellules. Dix sont vides, 580 renferment du couvain. Parmi celles-ci :

— 221 contiennent des pains d'Abeille ne portant pas d'œuf ;

— 156 des œufs ;

— 40 de toutes petites larves (= œufs juste éclos) ;

— 39 de petites larves ayant entamé le pain d'Abeille ;

— 76 des larves de toutes tailles en train de dévorer le pain d'Abeille ;

— 36 de grosses larves ayant consommé toute la nourriture mise à leur disposition ;

— 125 des prénymphe.

Il convient de remarquer, tout d'abord, l'énorme quantité d'œufs frais qui se trouvent simultanément dans le nid (156) par rapport à la très faible proportion de toutes petites larves (40) ; ensuite, l'énorme proportion de pains d'Abeille ne portant pas d'œuf (221) à une période de l'année où la ponte doit normalement tirer à sa fin. En outre, la surface de plusieurs des pains d'Abeille porte une empreinte punctiforme ou légèrement arquée correspondant à celle laissée par la toute jeune larve qui a entamé sa nourriture. Cette empreinte est visible,

non seulement sur un certain nombre de pains d'Abeille ne portant pas d'œuf (84, sur un total de 221), mais aussi sur plusieurs autres pourvus d'un œuf (57 sur 156), d'une toute petite larve (8 sur 40) ou d'une petite larve (2 sur 39). Un même pain d'Abeille porte parfois 2 ou même 3 de ces empreintes.

De plus, alors que l'œuf est pondu normalement sur la face supérieure du pain d'Abeille, légèrement aplatie et concave, il se trouve que plusieurs pains d'Abeille ont été retournés de 90°, face convexe à la partie supérieure, face concave vers le sol ; l'œuf est déposé sur la face convexe tandis que la face concave porte une empreinte.

Que peut-on conclure de tous ces désordres ? Il semble que la multiplicité des pondeuses ait amené une destruction du couvain. Chaque femelle détruit les œufs qu'elle n'a pas pondus elle-même et les remplace par ses propres œufs. Cela expliquerait l'énorme quantité d'œufs pondus et la faible proportion de toutes petites larves et de stades plus avancés qui ont pu échapper à la destruction par les différentes pondeuses. La présence d'empreintes doubles ou même triples sur un seul pain d'Abeille serait un indice de la destruction successive d'œufs pondus par des femelles différentes. La position aberrante d'un œuf sur la face convexe d'un pain d'Abeille portant une empreinte sur la face concave implique une destruction de l'œuf primitif, un retournement du pain d'Abeille, une nouvelle ponte.

Comme dans l'exemple précédent, la reine a été remplacée, dans son rôle de pondeuse, mais, cette fois, par un assez grand nombre d'ouvrières. La multiplicité des pondeuses a, elle-même, causé la destruction du couvain et donné à l'ensemble du nid un aspect anarchique.

Ce qui apparaît clairement dans cet exemple, c'est que la reine inhibe, normalement, le développement des ovaires des ouvrières. Cette inhibition semble totale pendant les premières années d'existence d'un nid ; elle s'affaiblit quand le nid atteint sa dernière année : quelques ouvrières, nous l'avons vu (p. 123), sont alors capables de pondre des œufs mâles.

Sakagami et Hayashida (1968) viennent d'étudier les conséquences de l'orphelinage chez *Evylaeus duplex*. Ils emploient, pour cela, une technique particulière. Au lieu d'orpheliner expérimentalement une société établie en un point précis, ils utilisent, en le modifiant légèrement, un procédé déjà employé par Noll (1931). Après avoir déterré un nid pendant la période d'inaction suivant la phase active printanière, ils en extraient les rayons de cellules (c), les placent dans une cavité forée dans le sol (a), les coiffent d'un pot de fleurs renversé (d) puis recouvrent le tout de terre jusqu'au niveau de la surface du sol. Au lieu d'utiliser des rayons de cellules, les auteurs emploient, de préférence, des nymphes enveloppées dans du papier paraffiné, ce qui leur permet de reconnaître leur sexe. Un conduit de 10 centimètres est percé à la base (f) tandis que l'orifice basal du pot de fleurs est relié à la surface du sol par un conduit

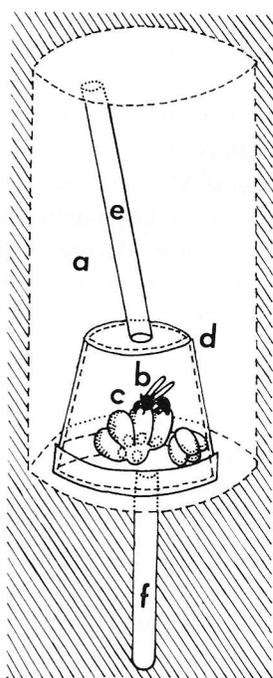
vertica
auteur
vont c
suivan
faible
près p
implan
Dans c
fécond
à celu
fécond
fécond
dans u

FIG. 93.
a, cavité
rayon de
e, condu

La
seuleme
dation.
La
ficielle :
les auter

vertical (*e*) (fig. 93). Les inconvénients d'une telle méthode sont signalés par les auteurs eux-mêmes : il y a dispersion d'un nombre considérable de filles qui vont creuser, ailleurs, leurs propres terriers. Les résultats obtenus sont les suivants. Les implants constitués d'une ou de deux filles donnent un nombre très faible de descendants. Le pourcentage de descendants produits s'accroît à peu près parallèlement à l'augmentation du nombre d'individus constituant les implants (ou plus exactement de ceux qui *demeurent* dans le nid artificiel). Dans de tels nids orphelins expérimentalement induits, le pourcentage de filles fécondées (59,6 %) et à ovaires développés (65,4 %) est nettement supérieur à celui que l'on observe dans les nids pourvus d'une reine : 4,4 % de filles fécondées et 27 % d'ovaires développés. En dépit du nombre élevé de filles fécondées et à ovaires développés, le pourcentage de couvain femelle produit dans un nid orphelin reste faible : de l'ordre de 13,7 %.

FIG. 93. — Nids orphelins expérimentaux d'*Evylaeus duplex*.
a, cavité creusée dans le sol ; *b*, première fille éclosée ; *c*, rayon de cellules transplantées ; *d*, pot de fleur renversé ;
e, conduit supérieur ; *f*, conduit inférieur (d'après S. F. SAKAGAMI et K. HAYASHIDA).



La mère exerce donc une inhibition sur ses filles : inhibition qui agit non seulement sur le développement ovarien des filles mais aussi sur leur fécondation.

La méthode employée par ces auteurs présente l'inconvénient d'être artificielle : elle modifie le nid, lien social fondamental chez les *Halictinae*. D'ailleurs les auteurs s'intéressent davantage à la productivité du nid orphelin, qui est, au

total, très faible qu'à la régulation sociale qui peut s'y instaurer : état physiologique et comportement des divers membres de la société, différenciation éventuelle d'une pondreuse principale demeurant au nid et de pourvoyeuses récoltant au dehors.

Remarque sur l'oophagie. — L'absence de reine, dans un nid âgé d'*Evy-laeus marginatus*, entraîne un état de désordre qui se manifeste, principalement, par la destruction du couvain. Chaque femelle détruit les œufs étrangers et les remplace par ses propres œufs. Comment détruit-elle ces œufs ? Vraisemblablement, elle les dévore.

L'oophagie est connue chez les Fourmis, les Bourdons, les Guêpes *Polistes* et le genre *Melipona*. On sait très peu de chose sur l'oophagie chez les Abeilles primitives. Depuis quelques années, toutefois, on sait que ce phénomène survient chez quelques *Halictinae* sociales. Batra (1964) l'observe directement à travers les parois vitrées enserrant un nid de *Dialictus zephyrus*. Tandis qu'une femelle *A* achève de préparer un pain d'Abeille avant d'y déposer son œuf, une autre, *B*, postée dans le conduit du nid, la guette, pénétrant de temps à autre dans la cellule occupée par sa sœur. Dès que *A* bouche la cellule dans laquelle elle vient de pondre, *B* la rouvre, dévore l'œuf qui s'y trouve, pétrit le pain d'Abeille pendant cinq minutes, pond puis quitte la cellule ; elle y revient au bout d'une minute pour la boucher. Dans un autre cas, une Abeille ouvre une cellule, dévore un œuf âgé de 2 jours, le remplace par son propre œuf. L'auteur interprète ce phénomène de la façon suivante : dans le nid observé, le nombre de pains d'Abeille est faible en regard de celui des pondreuses.

Batra (1968) observe l'oophagie à trois reprises chez *Dialictus versatus*.

Conclusion. — Les sociétés polygynes nous ont donné l'occasion d'aborder les notions d'*effet de groupe* et de *régulation sociale* (cf. p. 134). On peut établir un parallèle entre les sociétés polygynes et les sociétés estivales orphelines. Les unes et les autres représentent des groupes homogènes, constitués d'individus semblables : fondatrices fécondées dans le premier cas, ouvrières vierges dans le second. Les Insectes groupés ne demeurent pas identiques : ils sont atteints dans leur physiologie et leur comportement. Il apparaît entre eux une différenciation qui prend valeur de régulation sociale. Des modifications surviennent dans la ponte des individus, parfois aussi dans leur fécondation et semblent traduire l'existence d'un effet de groupe. La société orpheline tend à rétablir un équilibre rompu.

