

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE
D'HERIADES TRUNCORUM L.
(HYMENOPTERA, APOIDEA, MEGACHILIDAE) (*)**

I. – ASPECT BIOLOGIQUE ET MORPHOLOGIQUE

Maria de Lourdes MACIEL DE ALMEIDA CORREIA (**)

*Laboratoire d'Éthologie et d'Écologie des Insectes, I.N.R.A.
86600 Lusignan*

SUMMARY

STUDY OF THE BIOLOGY OF *HERIADES TRUNCORUM* L (HYM., APOIDEA, MEGACHILIDAE)
1. BIOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL POINT OF VIEW

Two species of *Heriades* (*Heriades truncorum* L. and *Heriades crenulatus* Nyl.) are frequently found in the Lusignan region. The two morphological criteria used to differentiate between them (clypeus shape in the female, lateral pits more or less set apart in the male's tergum VI) are too often subject to variation; the author has established other criteria (labrum and mandibles shape) that allow an unequivocal distinction between both species.

Heriades truncorum L. was chosen for this study as a result of its abundance. In this species the adults emerge in June and are active until the end of October. The larval stages occur successively from September to December; after spinning the cocoons, the insects spend the winter in this stage (4 to 5 months). Development begins again in the middle of April, the pupal stage lasting to mid June. The insects build an average of 8 cells and choose preferentially tubes (nest cavities) 3 mm in diameter. Each female lays from 2 to 16 eggs during its life which averages one month. Females rate slightly more than 28 % of total adult population.

The determination of the number of larval stages is not without difficulties. The author developed a marking technique using gray pollen; after having placed the different larval stages in the proper chronological sequence, each stage is morphologically studied. Having tested different incubation and

(*) Ce travail constitue une partie d'une thèse de Doctorat d'État ès Sciences soutenue le 11 janvier 1979 devant l'Université de Pierre-et-Marie-Curie, Paris VI.

(**) Boursière de la Fondation Calouste Gulbenkian.

feeding temperatures, it was concluded that the higher the temperature, the shorter the duration of those stages. The spinning of the cocoon is quicker in an alternating regimen (29° and 15 °C) than at 30 °C. However, few insects developed to the final stages if a regimen of 12 hours at 29 °C followed by 12 hours at 15 °C was used. The optimal temperature range seems to be 22 to 24 °C, as the mortality rate is minimal (10.5 % and 13.3 %, respectively) whereas the mortality rate is maximal (50 %) when the insects are submitted to a thermoperiod of 24 hours (29-15 °C). One may conclude that either the exposition during 12 hours to 15 °C or the alternating regime result in an abnormal death rate.

RÉSUMÉ

Deux espèces d'*Heriades* (*Heriades truncorum* L. et *Heriades crenulatus* Nyl.) sont fréquentes dans la région de Lusignan. Les deux critères morphologiques qui servaient à les différencier (forme du clypeus chez la femelle, présence de fossettes peu ou très écartées chez le mâle) se montrant fort aléatoires, l'auteur en établit d'autres (forme des labres et des mandibules) permettant la séparation inéquivoque des deux espèces.

Heriades truncorum L. est choisie comme matériel de cette étude en raison de son abondance. Il s'agit d'une espèce monovoltine. Les adultes émergent à partir de juin et sont actifs jusqu'à fin octobre. Les stades larvaires se succèdent de septembre à décembre; après filage du cocon, l'insecte entre en diapause (4 à 5 mois) à l'état de larve âgée. La reprise du développement s'effectue vers la mi-avril, la nymphose s'étalant de la mi-avril à la mi-juin. L'insecte construit en moyenne huit cellules et choisit de préférence des tubes (cavités de nidification) de 3 mm de diamètre. Chaque femelle pond de deux à seize œufs au cours de sa vie qui dure en moyenne un mois. La proportion des femelles est légèrement supérieure à 28 % de l'effectif total.

Afin de dénombrer les mues subies par ces insectes au cours de leur vie larvaire, ce qui comporte un certain nombre de difficultés, l'auteur met au point une technique de marquage à l'aide de pollen gris. Après avoir situé dans le temps les différentes mues larvaires, on étudie morphologiquement chaque stade.

Par la suite et en testant plusieurs régimes thermiques, l'auteur peut conclure que : les phases d'incubation et d'alimentation sont de durée plus courte sous l'influence de températures élevées. Le filage du cocon est plus rapide en régime alterné (29°-15 °C) qu'à 30 °C, mais en thermopériode 29°-15 °C de 24 heures, peu d'individus réussissent à achever leur développement. La température idéale semble être comprise entre 22° et 24 °C, car la mortalité est minimale (respectivement 10,5 % et 13,3 %) alors que chez les insectes mis en thermopériode de 24 heures (29°-15 °C) la mortalité est maximale (50 %). Cela laisse supposer que soit l'exposition de 12 heures à 15 °C, soit l'écart thermique entraîne une mortalité anormale.

INTRODUCTION

Chez les *Megachilidae*, le genre *Heriades* est considéré comme un des plus primitifs de la famille (MICHENER, 1938). Ainsi, l'étude d'une de ces espèces peut élucider les relations phylogéniques au sein de la famille et apporter une contribution à l'étude comparative de la biologie et du comportement des Apoïdes solitaires.

En ce qui concerne la biologie des espèces appartenant à ce genre, peu de travaux ont été réalisés (MATTHEWS, 1965). La seule information détaillée sur la biologie des espèces européennes est donnée par GRANDI (1934). Après un bref aperçu de la biologie de deux espèces : *Heriades truncorum* L. et *Heriades crenulatus* Nyl., il présente une

description de la larve âgée d'*Heriades crenulatus* Nyl. Ces abeilles solitaires nidifient dans le bois et les tiges mortes, les galeries abandonnées d'autres insectes. Généralement elles construisent leur nid en disposant leurs cellules de façon linéaire. Les bouchons et les cloisons sont construits avec des matériaux résineux, auxquels viennent parfois s'ajouter des morceaux de végétaux, sable, petits cailloux ou morceaux de bois (MACIEL CORREIA, 1976 a).

Notre travail sur la biologie d'*Heriades truncorum* L., espèce fréquente dans la région de Lusignan (Vienne), s'est déroulé de 1974 à 1977. Au cours de nos observations en milieu naturel, la présence d'une autre espèce, *Heriades crenulatus* Nyl., a été souvent remarquée. Les deux espèces apparaissent fréquemment associées dans les nichoirs. Elles construisent leurs cellules avec de la résine et présentent des préférences florales identiques. Assez peu distinctes l'une de l'autre, elles ont été longtemps confondues et une étude comparative et détaillée de la morphologie de ces deux espèces s'est révélée nécessaire.

L'étude du développement larvaire des Apoïdes comporte un certain nombre de difficultés qui peuvent, en partie, expliquer l'absence de renseignements détaillés sur cette phase, si importante, de leur cycle biologique. L'obstacle majeur, rencontré dans ce type d'étude, est le dénombrement des mues subies par ces insectes, au cours de leur vie larvaire.

Par l'emploi de techniques adéquates, le nombre des stades larvaires et l'action de la température (constante ou en alternance) sur la durée de vie larvaire sont mis en évidence.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

● La méthode de piégeage

Nous avons employé une méthode de piégeage à l'aide de nichoirs-pièges, méthode qui a déjà été utilisée dans l'étude de bien d'autres *Megachilidae* (TASEI, 1972). Dans le cas particulier des *Heriades*, cette méthode s'est montrée très satisfaisante. Chaque nichoir (10 × 9 × 14 cm) en bois de pin porte trois rangées de trous de diamètre et profondeur différents, où l'on enfonce des tubes (5 cm de longueur) en bambou. Ces tubes servant à la nidification sont sectionnés longitudinalement en deux parties inégales, la plus creuse placée du côté inférieur. Un lien élastique relie ces deux parties.

Les nichoirs-pièges, au nombre de 113 par an, sont transportés aux différents endroits de piégeage et sont fixés à de vieux bâtiments, poteaux ou troncs d'arbres (MACIEL CORREIA, 1976 a) selon les mêmes orientations chaque année. La mise en place de ces dispositifs a lieu environ deux mois avant la première sortie des *Heriades*.

Dès l'apparition des premiers mâles (protérandrie bien nette) qui s'installent dans les tubes de bambou, trois visites hebdomadaires sont effectuées. Elles nous permettent de suivre l'activité des femelles et les différentes étapes de la construction des nids et d'estimer quantitativement l'abondance des insectes en cours de nidification.

Chaque jour les nids terminés sont retirés des nichoirs, numérotés, étiquetés et ramenés au laboratoire pour observation. Le bambou bouché par l'abeille (nid) que l'on a retiré est immédiatement remplacé par un bambou vide.

Les observations en laboratoire effectuées sur chaque nid sont les suivantes :

1. — A l'aide d'un micromètre oculaire, on mesure la longueur de chaque cellule de cloison à cloison, de la provision, ainsi que celle des œufs ou des larves. On mesure l'épaisseur de chaque cloison et du bouchon initial et du bouchon terminal.

2. — On compte le nombre de cellules.

3. — On note la couleur et la consistance des matériaux de construction.

4. — On note le stade de développement de l'occupant de chaque cellule.

Chaque année, un lot est laissé à l'extérieur subissant les conditions naturelles, de façon à être utilisé comme témoin. Les autres nids sont transférés dans des étuves à différentes températures constantes et font l'objet d'une étude sur le développement.

● Techniques d'étude des caractères morphologiques

1. Adultes

Les structures qui méritent une étude détaillée sont celles de la tête, des ailes et de l'extrémité de l'abdomen.

Les exemplaires sont prélevés directement dans les pièges au cours de la saison d'activité de ces insectes. Au laboratoire, ils sont tués au froid et conservés à basse température jusqu'à l'examen. Nous avons observé 14 individus : 8 *Heriades truncorum* L. (5 femelles et 3 mâles) et 6 *Heriades crenulatus* Nyl. (3 femelles et 3 mâles). Après dissection et ramollissement on éclaircit les pièces à la potasse (10 %) puis on les monte sur lame dans du baume du Canada. Les ailes sont désarticulées à sec et montées au baume du Canada, après nettoyage dans du « teepol » (1 %) et dans de l'eau distillée. Les observations et les dessins sont effectués à la loupe binoculaire et au microscope.

2. Stades larvaires

Nous exposons sous ce titre l'ensemble des techniques utilisées en morphologie. Il s'agit d'une adaptation de la méthode de TORCHIO (1975).

Préparation temporaire :

Les caractères spécifiques des larves sont mis en évidence en les éclaircissant dans la solution d'Essig (« Essig's Aphid Fluid ») formée de :

— Acide lactique (85 %)	20 parties
— Phénol (sat. H-O-H)	2 parties
— Acide acétique glacial	4 parties
— Eau distillée	1 partie

Les larves entières sont placées individuellement dans des récipients contenant 25 ml de cette solution. Pendant 15 mn le mélange est chauffé très lentement jusqu'à la température de 85 °C (le chauffage rapide entraînerait une distension de la cuticule, rendant les stigmates indistincts et la segmentation moins nette). On maintient la température de la solution entre 85° et 90 °C pendant 1 heure et ensuite on porte à 90°-95 °C durant 15 mn. Finalement on laisse refroidir à la température ambiante pendant 1 à 2 heures.

Après l'éclaircissement, la coloration est faite par l'adjonction, en proportions variables, de fuchsine acide à la solution d'Essig. Les larves et les capsules céphaliques sont alors immergées dans ce liquide pendant des temps variables selon la taille des pièces à colorer. Des résultats satisfaisants ont été obtenus avec des temps de 30 s pour les capsules et 1 mn pour les larves. Après un rinçage abondant dans une nouvelle solution d'Essig, l'observation peut avoir lieu. Les mensurations sont effectuées au curviligne sur les projections de l'image du microscope sur un écran mural.

Dans l'ensemble, cette méthode d'éclaircissement permet une bonne observation des petites pièces. En ce qui concerne les larves des troisième et quatrième stades, on les a conservées dans la solution d'Essig à température ambiante pendant 1 à 2 mois, avant de leur faire subir les différentes étapes déjà décrites. Une meilleure observation de tous les détails est ainsi possible.

● *Techniques employées pour le dénombrement des stades larvaires*

L'expérimentation a été conduite sur des nids de l'élevage en cage et pour effectuer les contrôles, une technique a été mise au point : les œufs venant d'être pondus sont transférés chaque jour, avec leur provision de pollen en étuve après un léger marquage dorsal fait avec du pollen gris. Des contrôles journaliers (trois fois par jour) permettent de noter le moment de l'éclosion et des mues. Les larves sont alors marquées à nouveau avec du pollen gris jusqu'à la défécation ou bien avec des taches minuscules de peinture après défécation. Cette méthode permet de déterminer le nombre de stades larvaires qui caractérisent l'espèce.

● *Techniques pour l'étude de l'action de la température sur le développement embryonnaire et postembryonnaire*

Nous avons tenu dans notre travail à faire une analyse détaillée de l'influence de plusieurs régimes thermiques : températures constantes, températures alternantes, conditions naturelles, sur l'évolution des abeilles au cours des trois phases suivantes : l'incubation de l'œuf, les stades d'alimentation de la larve (L₁, L₂, L₃, L₄), le filage du cocon par le stade L₄.

Tous les nids mis en expérience sont issus de l'élevage en cage; seules sont observées les cellules ayant un volume standard de pollen. Chaque nid est ensuite placé dans un tube en matière plastique transparente et dont les ouvertures sont fermées par une paroi grillagée.

L'élevage est effectué dans des étuves réglées à température constante de 17°, 22°, 24° et 30 °C et température alternante de 29°-15 °C (thermopériode de 24 heures). Les degrés d'hygrométrie sont respectivement de 60, 80, 60 et 45 %. Un lot de témoins est maintenu en conditions naturelles pour faciliter les comparaisons. Toutes les larves sont suivies individuellement toutes les 8 heures de l'incubation à la phase finale du développement. La méthode de contrôle est celle qui a été décrite précédemment.

Pour la comparaison des moyennes nous avons procédé à une analyse de variance selon la méthode exposée par SCHWARTZ (1963).

RÉSULTATS

1. *Éléments de morphologie*

L'étude détaillée et comparative des deux espèces d'*Heriades* (*Heriades truncorum* L. et *Heriades crenulatus* Nyl.) nous a apporté des renseignements importants.

Les deux critères morphologiques qui servaient à les différencier étaient surtout la forme du clypeus chez la femelle : bilobé, pointu chez *Heriades truncorum* L. (fig. 1); crenelé chez *Heriades crenulatus* Nyl. (fig. 4) et la présence de fossettes au 6^e tergite chez le mâle (deux fossettes profondes et peu écartées chez *Heriades truncorum* L.; deux fossettes peu profondes et plus écartées chez *Heriades crenulatus* Nyl.).

Toutefois ces deux critères se sont révélés insuffisants pour les séparer convenablement à cause de leur variabilité. Ainsi, avant d'entreprendre une étude biologique

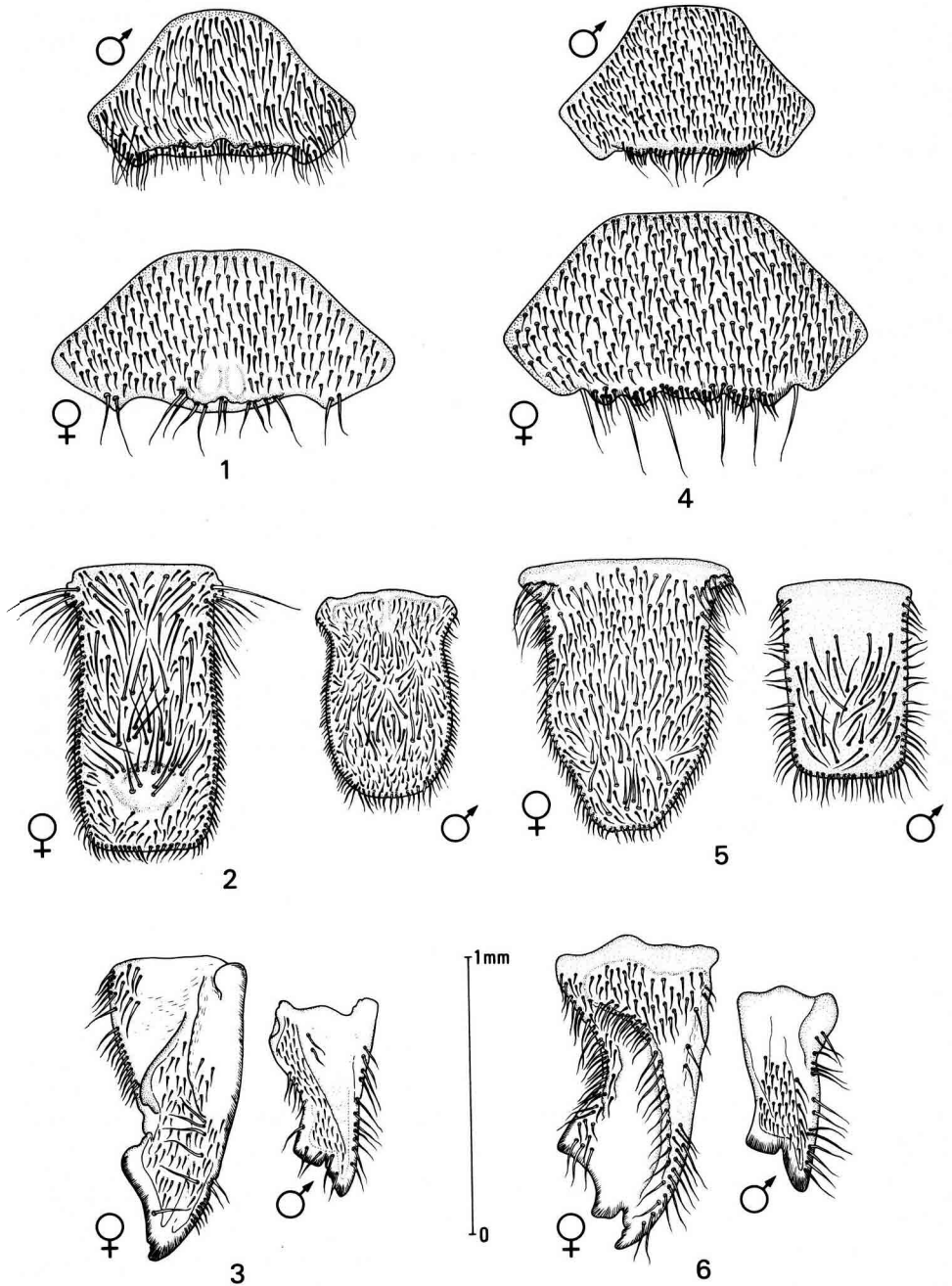


FIG. 1 à 6. — Pièces buccales d'*Heriades truncorum* L. (4-6) et *Heriades crenulatus* Nyl. (1-3)
1 et 4 - Clypeus; 2 et 5 - Labres; 3 et 6 - Mandibules.

ABB. 1-6. — Mundwerkzeuge von *Heriades truncorum* L. (4-6) und *H. crenulatus* Nyl. (1-3)
1 und 4 - Clypeus; 2 und 5 - Labren; 3 und 6 Mandibeln.

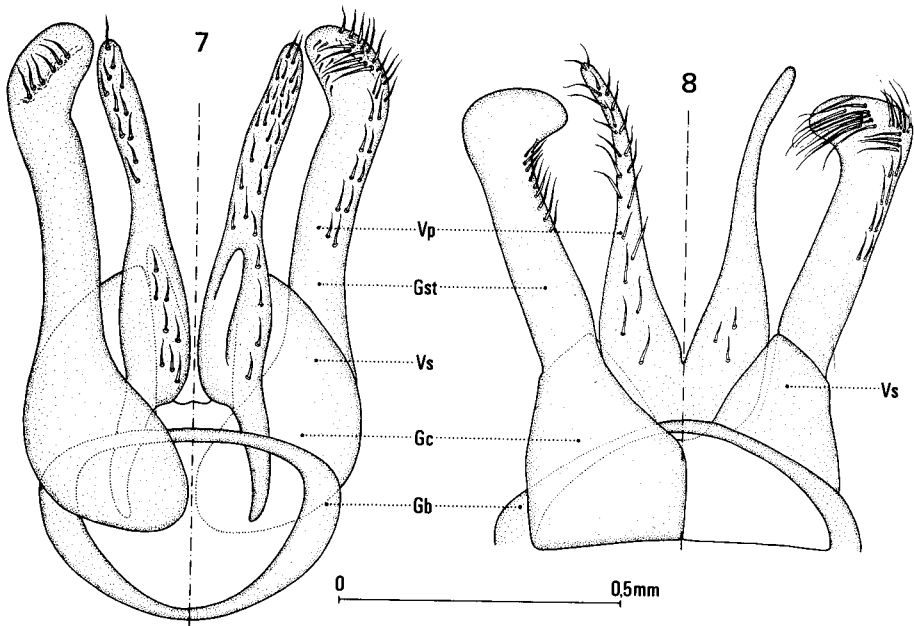


FIG. 7 et 8. — Genitalia des mâles en vue dorsale à gauche et en vue ventrale à droite.

7 - *Heriades truncorum* L.; 8 - *Heriades crenulatus* Nyl.

Gb = gonobase; Gc = gonocoxite; Gst. = gonostyle; Vp = valve du penis; Vs = volsella.

ABB. 7 und 8. — Genitalien der Männchen. Links Dorsalansicht, rechts Ventralansicht.

7 - *Heriades truncorum* L.; 8 - *H. crenulatus* Nyl.

Gb = Gonobase; Gc = Gonocoxit; Gst = Gonostyl; Vp = Valvula des Penis; Vs = Volsella.

détaillée sur *Heriades truncorum* L. il s'est avéré indispensable d'étudier d'autres caractères morphologiques permettant de bien séparer les deux espèces.

Les différences les plus remarquables ont été observées au niveau des labres, des mandibules et des genitalia des mâles, dont la constance a été vérifiée sur de nombreux exemplaires.

Heriades truncorum L.

Heriades crenulatus Nyl.

- Labre présentant des protubérances
♂ : 2 dans la zone postérieure (fig. 2)
♀ : 1 dans la zone antérieure
- Zone médiane des mandibules portant une dent interne (fig. 3)
- L'édéage atteint à peine l'extrémité du gonostyle (fig. 7)

- Labre sans protubérances (fig. 5)
- Zone médiane des mandibules uniquement ornée de poils (fig. 6)
- L'édéage dépasse légèrement le gonostyle (fig. 8)

Comme nous l'avons signalé (MACIEL CORREIA, 1976 a) le dimorphisme sexuel est net. La morphologie des pièces buccales révèle d'autres différences significatives. En effet, les mandibules des femelles sont tridentées et celles des mâles sont bidentées. Chez *Heriades truncorum* L. et *Heriades crenulatus* Nyl. l'hamuli des ailes postérieures est formé respectivement de 9 et 8 crochets chez les mâles, de 10 et 9 crochets chez les femelles.

2. Cycle biologique annuel

Heriades truncorum L. est une espèce monovoltine (MACIEL CORREIA, 1976 a). Dans la région de Lusignan, les adultes émergent à partir de juin et sont actifs jusqu'à la fin d'octobre (fig. 9).

Le développement est discontinu; après l'éclosion, les stades larvaires se succèdent et s'alimentent aux dépens de la provision de pollen. Après filage du cocon, l'insecte entre en diapause à l'état de larve âgée ou prénymphe. Cette diapause peut durer de 4 à

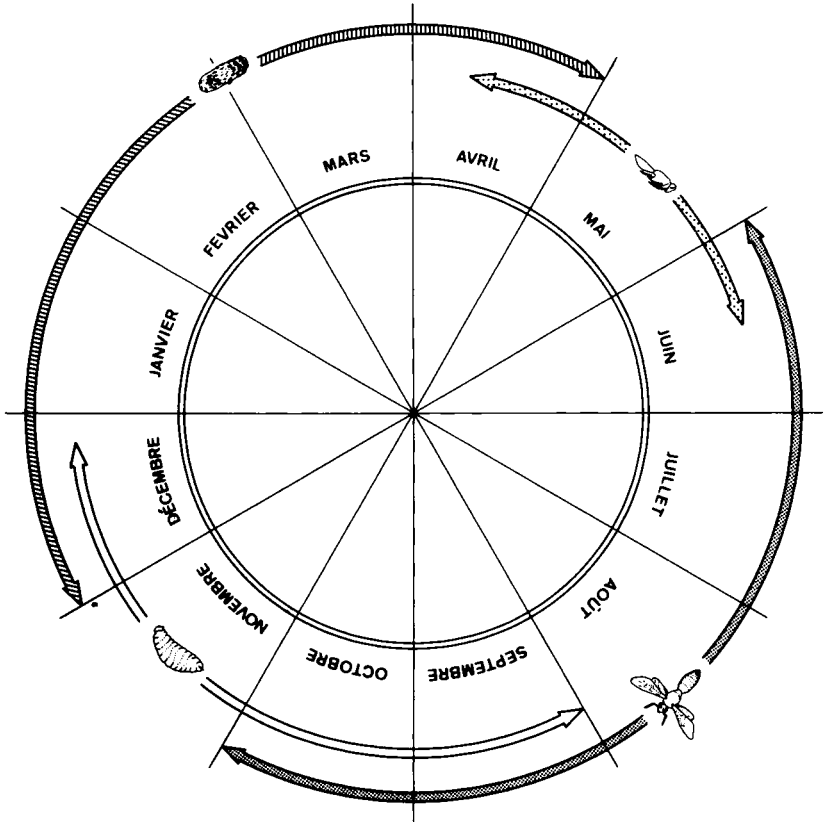


FIG. 9. — Cycle biologique annuel d'*Heriades truncorum* L.
 ABB. 9. — Biologischer Jahreszyklus von *Heriades truncorum* L.

5 mois. La reprise du développement s'effectue vers la mi-avril; les larves se nymphosent en 20-30 jours si la température est de 29 °C. Dans certains nids, les adultes émergent tous le même jour. Plus fréquemment l'émergence des adultes d'un même nid se fait d'une manière échelonnée. Cet échelonnement est probablement lié à la construction des cellules du nid souvent elle-même échelonnée sur 5 à 15 jours.

Ces abeilles, comme d'ailleurs toutes les abeilles solitaires, ont la particularité de construire et d'approvisionner leur propre nid, indépendamment, sans aucune aide de la part d'autres individus de l'espèce. Le nid (fig. 10) est construit dans une cavité préexistante à l'intérieur de laquelle la femelle aménage progressivement de 1 à 6 cellules disposées linéairement et séparées par des cloisons très fines. Les nids ont la particularité d'être bouchés et cloisonnés avec des produits résineux de couleur et consistance variées (MACIEL CORREIA, 1977). Les bords latéraux de la cellule sont aussi tapissés de résine. On note fréquemment la présence d'une cellule vestibulaire ou loge vide en arrière du bouchon terminal. La femelle effectue alternativement deux types d'opérations bien distinctes : la construction des bouchons (initiaux et terminaux) et des cloisons et l'approvisionnement en pollen des cellules. Dans chaque cellule, un seul œuf est pondu au sommet de la provision.

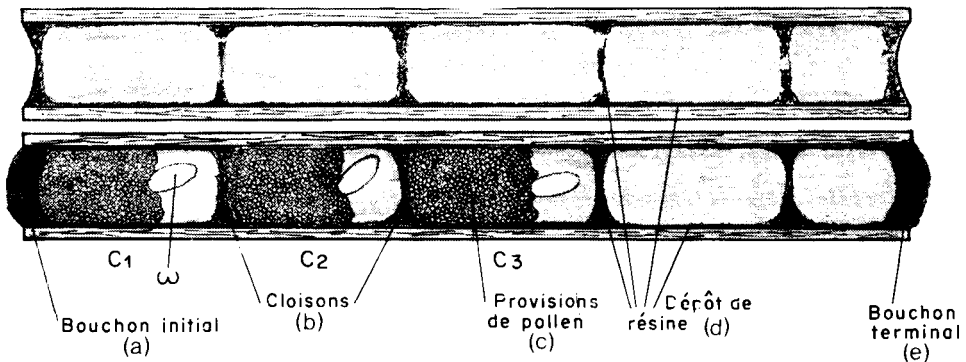


FIG. 10. — Nid d'*Heriades truncorum* L. - Vue d'ensemble.

Le tube de nidification a 5 cm de longueur; son diamètre intérieur est de 3 mm.

- | | |
|--------------------------|--|
| a = bouchon initial | e = bouchon terminal |
| b = cloisons | C ₁ = première cellule construite |
| c = provisions de pollen | W = œuf |
| d = dépôt de résine | |

ABB. 10. — Nest von *Heriades truncorum* L. - Gesamtansicht.

Die Niströhre ist 5 cm lang; ihr Innendurchmesser beträgt 3 mm.

- | | |
|-------------------|---------------------------------------|
| a = Grundpfropf | e = Endpfropf |
| b = Scheidewände | C ₁ = zuerst gebaute Zelle |
| c = Pollenvorräte | W = Ei |
| d = Harzdepot | |

Sur la figure 11 nous présentons une série de mesures de l'épaisseur des bouchons et des cloisons prises sur des nids de diamètre identique (3 mm). L'épaisseur du bouchon initial varie de 1,3 à 3 mm, celle du bouchon terminal de 1,7 à 3,4 mm et celle de



FIG. 11. — Longueur de 24 bouchons initiaux, 18 bouchons terminaux et 53 cloisons d'*Heriades truncorum* L.

Verticalement : épaisseur en mm.

Horizontalement : nombre d'observations.

—— bouchon initial
 bouchon terminal
 - - - - cloison

ABB. 11. — Länge von 24 Grundpfropfen, 18 Endpfropfen und 53 Scheidewänden von *Heriades truncorum* L.

—— Grundpfropf
 Endpfropf
 - - - - Scheidewände

la cloison de 0,4 à 0,8 mm. La variation de la longueur des provisions prises également sur des nids de 3 mm de diamètre est représentée par l'histogramme de la figure 12. Les longueurs les plus fréquentes se situent entre 4 et 6 mm. La taille des cellules varie de 5 à 11 mm. Le calcul des moyennes ci-dessous fait ressortir que les bouchons sont nettement plus épais que les cloisons (Tabl. 1). Il n'apparaît pas de différence significative entre les longueurs des cellules construites à divers niveaux dans des tubes de diamètre identique (Tabl. 2). Le nombre de cellules construites dans un seul nid, en partie fonction de la longueur et du diamètre des tubes proposés, varie de 1 à 8.

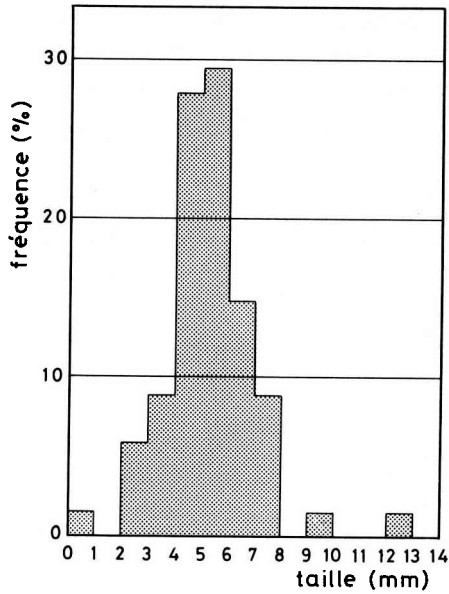


FIG. 12. — Histogramme de fréquence de la taille des provisions polliniques d'*Heriades truncorum* L.

Verticalement : fréquence (%).
 Horizontalement : taille (mm).

ABB. 12. — Häufigkeitshistogramm der Grösse der Pollenvorräte von *Heriades truncorum* L.

Vertical : Häufigkeiten (%).
 Horizontal : Grösse (mm).

TABL. 1. — Épaisseur des cloisons et bouchons et longueur des provisions d'*Heriades truncorum* L.

TAB. 1. — Dicke der Scheidewände und Pfropfen und Länge der Vorräte von *Heriades truncorum* L.

	Nombre d'observations Anzahl d. Beobachtungen	Moyenne Mittel (mm)	Écart type Streuung (mm)
Bouchon initial Grundpfropf	24	2,3	1,5
Bouchon terminal Endpfropf	18	2,7	0,9
Cloison Scheidewand	53	0,8	0,4
Provisions Vorräte	68	5,4	1,7

TABL. 2. — *Dimensions des cellules chez Heriades truncorum L.*
 TAB. 2. — *Dimensionen der Zellen von H. truncorum L.*

	Nombre d'observations Anzahl d. Beobachtungen	Moyenne Mittel (mm)	Écart type Streuung (mm)
C ₁	21	8,8	2,7
C ₂	20	8,5	1,8
C ₃	11	7,9	2,2
C ₄	3	8,7	1,2
C ₅	2	8,2	1,3
Ensemble des cellules Gesamtzahl der Zellen	57	8,5	2,2

3. Développement embryonnaire et postembryonnaire

L'étude du développement larvaire des Apoïdes comporte un certain nombre de difficultés qui peuvent, en partie, expliquer l'absence de renseignements détaillés sur cette phase, si importante, de leur cycle biologique. L'obstacle majeur, rencontré dans ce type d'étude, est le dénombrement des mues subies par ces insectes au cours de leur vie larvaire. Après la mise au point de techniques permettant d'une part le dénombrement des mues, d'autre part leur éclaircissement, les caractères spécifiques de chaque larve sont mis en évidence.

Chaque stade présente des caractères morphologiques distincts au niveau du *corps* et de la *capsule céphalique*.

Comme nous l'avons déjà signalé (MACIEL CORREIA, 1976), l'œuf légèrement incurvé est normalement déposé dans un creux de la provision et seule la partie postérieure est accrochée à la masse pollinique; la partie antérieure, orientée vers la sortie du tube, reste libre. La longueur de l'œuf varie de 1,6 à 1,7 mm pour les mâles, et de 2 à 2,5 pour les femelles. Après une période variant de 24 à 48 heures, l'ébauche embryonnaire commence à s'esquisser. L'embryon devient de plus en plus visible, et 3 à 4 jours après la ponte l'éclosion a lieu. En moyenne, la larve éclot au bout de 76 heures. A l'extrémité postérieure, on observe le rejet de la cuticule embryonnaire. Cette exuvie qui se différencie des suivantes par sa forme cylindrique reste intacte, à l'exception de la partie où s'effectue la rupture; elle recouvre l'extrémité du premier stade larvaire (L₁).

Premier stade larvaire

Il est extrêmement difficile de faire la distinction entre l'embryon en phase avancée et la larve récemment éclos. La méthode de marquage à l'aide de particules de pollen gris, et des contrôles très réguliers et fréquents (toutes les 6 heures) permettent de préciser les phénomènes. Dès l'éclosion, la L₁ toute blanche, commence à se courber vers les provisions. Elle mange presque continuellement jusqu'à la mue. Parfois, la larve s'arrête de manger et reprend alors une position presque verticale. Son développement, à température constante de 22 °C, dure en moyenne 2 jours. La longueur totale des L₁ peut varier de 1,9 à 2,5 mm et les caractères morphologiques les plus évidents de ce stade sont :

— Un *Corps* (fig. 13) non pigmenté à segmentation bien nette. Les stigmates et les trachées sont difficiles à apercevoir.

— Une *Capsule céphalique* (fig. 14) presque aussi longue que large. Elle mesure environ 0,4 mm. La région labro-clypéale est assez proéminente et la suture labroclypéale très arquée. Les pièces buccales, en contact direct avec la masse pollinique, sont transparentes. L'extrémité des mandibules présente une légère pigmentation. La suture subgénale s'esquisse déjà.

Deuxième stade larvaire

Le deuxième stade larvaire est très semblable au premier. A température constante de 22 °C, ce stade dure en moyenne 42 heures. Sa longueur totale peut varier de 2,3 à 2,8 mm, et les caractères morphologiques à remarquer sont :

— Un *Corps* (fig. 13) également non pigmenté mais à segmentation plus évidente. Toutefois la séparation entre les segments thoraciques et abdominaux n'est pas nette.

— Une *Capsule céphalique* (fig. 14) bien distincte du corps, presque circulaire, mesurant de 0,45 à 0,49 mm de diamètre. Les papilles antennaires aussi longues que larges sont bien évidentes. La région clypéale est peu distincte et la suture épistomale pratiquement invisible. La suture labroclypéale est fortement arquée. Le bord antérieur du labre est légèrement crénelé et poilu. Les mandibules sont formées de deux dents pointues et à peine sclérifiées. Les maxilles arrondies et saillantes recouvrent en partie le labium qui présente déjà une certaine pilosité.

Troisième stade larvaire

Le troisième stade larvaire est très différent des précédents et à 22 °C dure en moyenne 3,5 jours. Ce stade larvaire ingère rapidement une grande quantité de pollen, creusant une profonde cavité dans la masse pollinique; son corps s'étire et prend une forme très arquée. Sa longueur totale varie de 3 à 3,6 mm et les caractères morphologiques qui différencient ce stade larvaire sont assez remarquables :

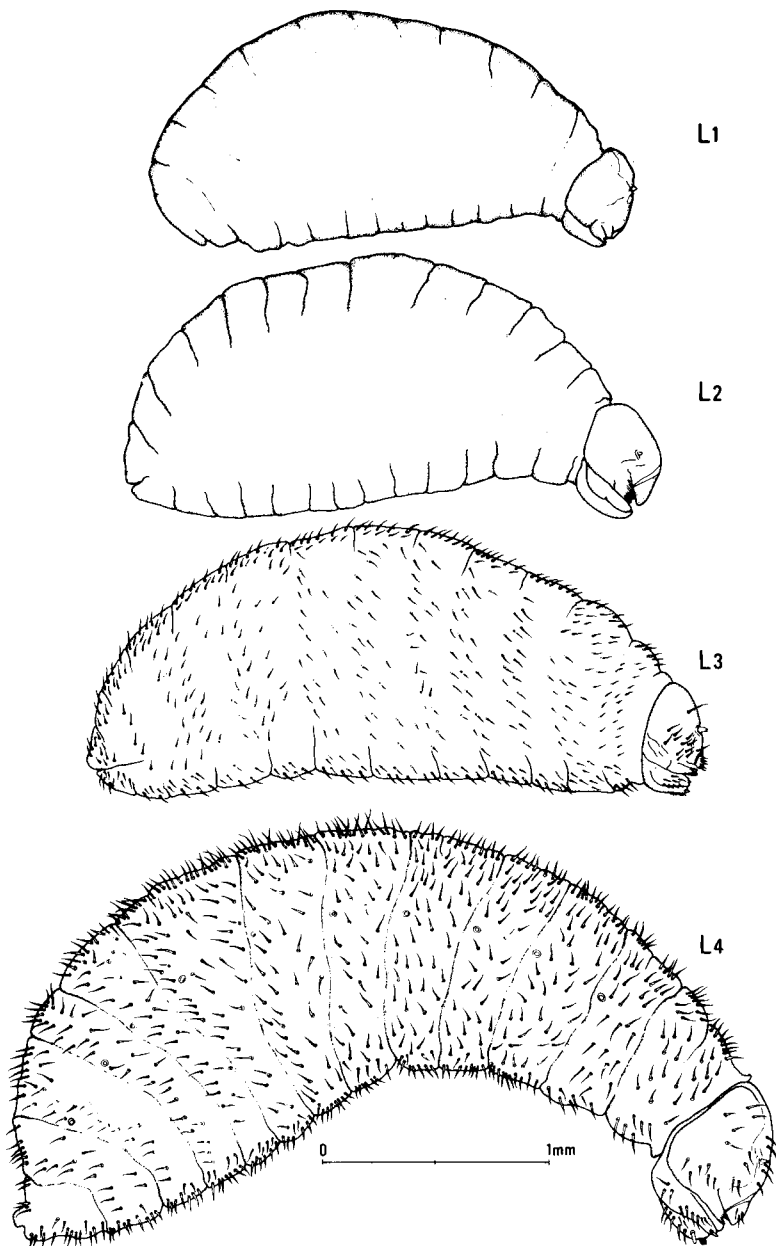


FIG. 13. — *Heriades truncorum* L. *Vues latérales des stades larvaires.*

L₁ - Premier stade larvaire; L₂ - Deuxième stade larvaire;
L₃ - Troisième stade larvaire; L₄ - Quatrième stade larvaire.

ABB. 13. — *Heriades truncorum* L.: *Seitenansichten der Larvenstadien.*
L₁ Erstes Larvenstadium; L₂, L₃, L₄ Zweites, Drittes, Viertes Larvenstadium.

– Un *Corps* (fig. 13) non pigmenté mais densément poilu. La séparation entre les trois segments thoraciques et les neuf abdominaux commence à se différencier. La partie antérieure est plus étroite que la partie postérieure.

– Une *Capsule céphalique* (fig. 14) distincte du corps, plus longue que large, mesurant de 0,6 à 0,7 mm de diamètre. Les papilles antennaires sont environ deux fois plus longues que larges. Au-dessous, un pli pourvu de longues soies est bien visible. Les mandibules, robustes, sont fortement sclérifiées à leur extrémité. Sur leur surface externe une touffe de huit soies est présente. Les maxilles, très développées et bien ornées de longues soies, portent sur leur partie médiane les palpes maxillaires. Ceux-ci sont trois fois plus longs que larges. Le labium est assez développé; équidistants de l'ouverture salivaire se trouvent les palpes labiaux, deux fois plus longs que larges.

Quatrième stade larvaire

Un ou deux jours après avoir subi la troisième mue, la larve commence à expulser les boulettes fécales. Au début de la défécation, la larve se détache de la provision et généralement mange les exuvies aussitôt après. Elle devient très mobile, change fréquemment de position effaçant les marques de pollen gris ou de peinture. D'après nos observations sur larves montées dans la glycérine et le comptage d'exuvies après coloration à la fuchsine, il nous semble pouvoir conclure qu'il n'existe aucun stade supplémentaire. Ainsi, nous considérons ce stade comme étant le dernier de la phase alimentaire. Il dure en moyenne 12 jours à température constante de 22 °C. Cette larve qui grandit et grossit très rapidement est très vorace. Nous en avons observé quelques-unes qui avaient percé la fine cloison et qui se nourrissaient de la provision suivante. Sa longueur totale varie de 5,3 à 6,3 mm. Ce stade à pilosité très abondante possède des caractéristiques morphologiques bien spécifiques :

– Un *Corps* (fig. 13) non pigmenté, fortement incurvé, très élancé antérieurement, et fortement dilaté postérieurement. Les trois segments thoraciques ainsi que leurs deux paires de stigmates sont distincts des neuf abdominaux portant leurs huit paires de stigmates. Caractère de diagnose de l'espèce : les stigmates présentent une entrée vestibulaire presque au même niveau que la paroi du corps. L'ouverture trachéale primaire est large et entourée d'un anneau assez épais.

– Une *Capsule céphalique* (fig. 14) non pigmentée et ornée de longues soies épar- ses, plus longue que large. Son diamètre varie de 1 à 1,25 mm. Les papilles antennaires en forme de cône présentent trois légères protubérances à l'apex. La suture épistomale est absente; par contre la suture labroclypéale est profondément arquée et légèrement effilée dans sa partie médiane. Les mandibules, bidentées et puissantes, sont sclérifiées à leur extrémité. Elles cachent en partie le labre légèrement sinueux et portant de longues soies. Les maxilles, globuleuses, portent en position subapicale les palpes maxillaires, et latéralement six longues soies. Le labium, qui forme la partie inférieure de la capsule, ne présente aucun signe de segmentation. Sa partie apicale est pourvue d'une longue

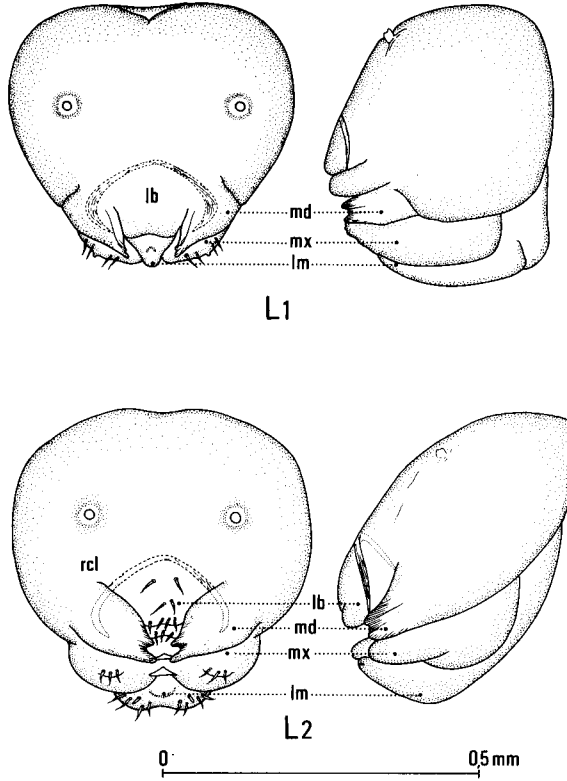


FIG. 14. — *Heriades truncorum* L. Vues frontales et latérales des capsules céphaliques.

L₁ - Premier stade larvaire; L₂ - Deuxième stade larvaire;

L₃ - Troisième stade larvaire; L₄ - Quatrième stade larvaire.

a = ébauche antennaire; *lb* = labre; *lm* = labium; *md* = mandibule; *mx* = maxille; *os* = ouverture salivaire; *rcl* = région clypeale; *s* = suture labro-clypeale.

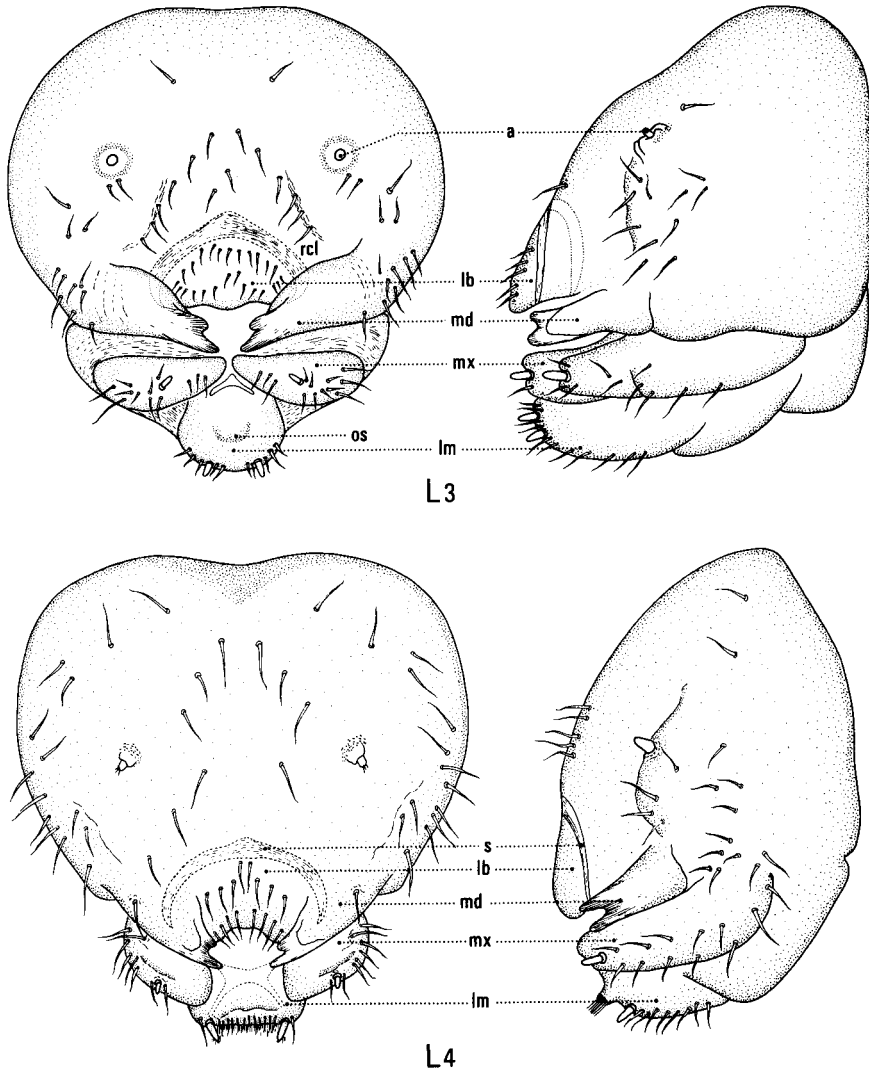


ABB. 14. — *Heriades truncorum* L. : Frontal — und Lateralansichten der Kopfkapsel.
 L₁, L₂, L₃, L₄ 1. - 4. Larvenstadium;
 a = Antennenanlage; lb = Labrum; im = Labium; md = Mandibel; mx = Maxille; os = Öffnung des Speichelganges; rcl = Clypealregion; s = Labro-Clypealnaht.

bordure soyeuse et d'une paire de tubercules situés de chaque côté, au-dessous de l'ouverture salivaire. Celle-ci a la forme d'une fente transversale.

Après la dernière mue la larve de quatrième stade rejette ses excréments au sommet de la cellule. Cette larve après avoir absorbé la presque totalité des provisions, commence à tisser un cocon comme chez tous les *Megachilidae*. Il a la forme cylindrique aux bords arrondis (MACIEL CORREIA, 1976 a) : sa taille varie entre 5 et 5,8 mm pour ceux qui contiendront des mâles et entre 6,6 et 7,9 mm pour ceux qui contiendront des femelles. La larve commence à filer le cocon, en moyenne 19 jours après l'incubation. Le filage du cocon, à température constante de 22 °C, dure en moyenne 10,5 jours (variant entre 9 et 14 jours). Afin d'observer le comportement de la larve pendant cette phase, quelques cocons ont été ouverts. Dans tous les cas ils ont été entièrement réparés.

La larve reste alors immobile pendant un certain temps qui varie de 20 à 36 heures; les mandibules ont à peine quelques mouvements de fermeture et d'ouverture. Toutefois, aucune activité de filage n'est observée. Son corps devient plus opaque, moins gonflé et la segmentation s'accroît. La larve acquiert l'immobilité prénymphale; la partie antérieure qui se trouve orientée vers la sortie du tube s'infléchit sur la partie postérieure et elle prend la forme d'un demi-cercle (photo 1).

La durée totale du développement larvaire à la température de 22 °C est en moyenne de 29 jours, variant de 39 à 55 jours. Dans les conditions naturelles ce développement dure en moyenne 45 jours.

La diapause s'installe à ce stade qui résiste aux fluctuations thermiques et aux moisissures.

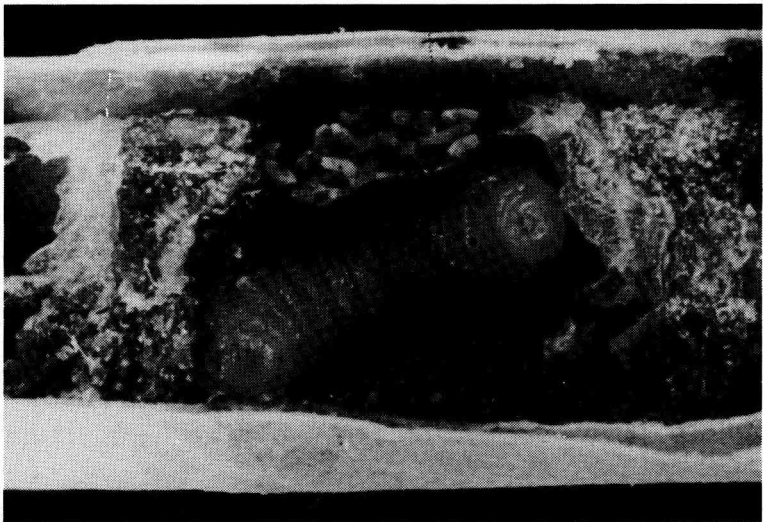


PHOTO 1. — Larve âgée ayant filé son cocon (prénympe) dans sa position d'hibernation ($\times 15$).
 PHOTO 1. — Alte Larve nach Spinnen des Kokons (Pränympe) in ihrer Überwinterungsstellung ($15 \times$).

4. *Influence de la température (constante ou alternante) sur la durée des développements embryonnaire et larvaire*

La température influe dans de larges proportions sur la durée de l'incubation et de la vie larvaire, sur la longueur de la vie imaginaire et peut-être sur la fécondité. Le degré hygrométrique a une influence sur le cycle biologique et il est logique de penser que des fluctuations importantes de ce facteur peuvent retentir également sur la durée de la vie larvaire.

Il apparaît donc indispensable pour comparer valablement le cycle biologique à des conditions de température différentes, de placer chaque lot à observer dans des conditions d'élevage constantes. Nous avons comparé l'action de différents régimes thermiques sur la rapidité du développement :

- 1) – 17 °C constants;
- 2) – 22 °C constants;
- 3) – 24 °C constants;
- 4) – 12 heures à 29 °C alternant avec 12 heures à 15 °C;
- 5) – conditions naturelles (sous abri aéré).

Les lots 1, 2, 3, 4 en étuve sont dans une ambiance à 60-70 % d'humidité relative.

Pour chacune des expériences et pour chaque stade, nous donnons la durée minimum et la durée maximum observées, ainsi que la moyenne calculée sur l'ensemble des insectes ayant subi les mêmes conditions. Les résultats obtenus au cours de nos contrôles portent sur 92 individus et sont consignés dans le tableau 3.

La durée totale de développement augmente lorsque la température baisse; la durée maximale du développement est obtenue à 17 °C (44,4 jours). Nous observons une exception : pour la température de 22 °C, le développement est plus court qu'à 24 °C. Cette anomalie est due uniquement à une durée de filage du cocon très courte (10,4 jours à 22 °C, alors qu'à 24 °C elle est de 15,1 jours).

La mortalité paraît minimale vers 22° et 24 °C (respectivement 10,5 % et 13,3 %). Elle est maximale dans le lot exposé aux températures alternées 29°-15 °C (50 %). On peut supposer que soit l'exposition de 12 heures à 15 °C, soit l'écart thermique entraîne une mortalité anormale.

Les phases d'incubation et d'alimentation sont de durée plus courte sous l'influence de températures élevées. Le filage du cocon est plus rapide à 29°-15 °C qu'à 30 °C, mais pour cette thermopériode, on remarque une variabilité assez importante et peu d'individus réussissent à achever leur développement (fig. 15 et 16).

L'analyse de variance nous ayant montré que la durée des stades de développement diffère significativement selon les températures d'élevage, nous avons entrepris pour chaque stade la comparaison systématique 2 à 2 (grâce au test de « *t* » à 5 %) des durées de développement lors des différents traitements.

TABLE 3. — Action de la température sur le développement et la mortalité.
Témoin = lot élevé en conditions naturelles (température variant de 15 à 20 °C).

** = Hautement significatif au seuil de ‰

*** = Très hautement significatif au seuil de ‰

La moyenne totale est effectuée à partir du nombre total des observations et non des moyennes des observations.

Développement (jours) Entwicklung (Tage)	Nbre d'observ. Zahl d. Beob.	17 °C			Nbre d'observ. Zahl d. Beob.	22 °C			Nbre d'observ. Zahl d. Beob.	24 °C		
		Durée Dauer				Durée Dauer				Durée Dauer		
		Min.	Max.	Moy. x		Min.	Max.	Moy. x		Min.	Max.	Moy. x
Œufs	13	1	12	5,6	11	2	6	3,6	12	1	9	3,4
Eier												
L ₁	13	2	7	3,8	18	1	4	2,0	13	0,5	2	1,1
L ₂	12	2	6	4,1	19	1	2	1,7	13	1	3	1,5
L ₃	12	2	7	5,0	19	1	10	3,2	13	1	4	2,3
L ₄	21	4	20	12,4	19	2	19	12,1	16	6	19	10,5
Filage cocon Kokonspinnen	18	7	30	12,1	19	2	32	10,4	15	5	42	15,1
Total Gesamt				44,4				29,4				36,9
Taux de mortalité (%) Mortalitätsrate (%)				22,2				10,5				13,3

TAB. 3. — Einfluss der Temperatur auf Entwicklung und Mortalität.

Kontrolle = eine Gruppe, die unter natürlichen Bedingungen aufgezogen wurde (variable Temperatur zwischen 15-20 °C)

** = hoch signifikativ auf dem Niveau von ‰

*** = sehr hoch signifikativ auf dem Niveau von ‰

Das Gesamtmittel wurde aus der Gesamtzahl der Beobachtungen berechnet und nicht aus den Mittelwerten der Beobachtungen.

Zahl d. Beob.	30 °C			Nbre d'observ. Zahl d. Beob.	29-15 °C			Nbre d'observ. Zahl d. Beob.	Témoïn Durée Kontrolle Dauer			Valeur de F Wert von F
	Durée Dauer				Durée Dauer				Durée Kontrolle Dauer			
	Min.	Max.	Moy. x		Min.	Max.	Moy. x		Min.	Max.	Moy. x	
9	1	3	2	8	1	9	3,6	23	2	9,5	5,4	4,22**
0	0,5	1,5	0,8	9	0,5	2	1,1	23	1	3	1,4	7,93***
1	0,5	1,5	0,8	10	1	2	1,3	23	1	7	2,5	13,52***
1	1	2	1,2	11	2	4	2,7	23	1	7,2	3,8	9,02***
2	4	12	6,9	10	8	23	17,4	21	7,5	22	16,2	10,22***
0	4	16	9,2	8	4	16	7,5	20	9	24	15,1	3,30**
			20,3				33,6				44,8	
			16,6				50				15	

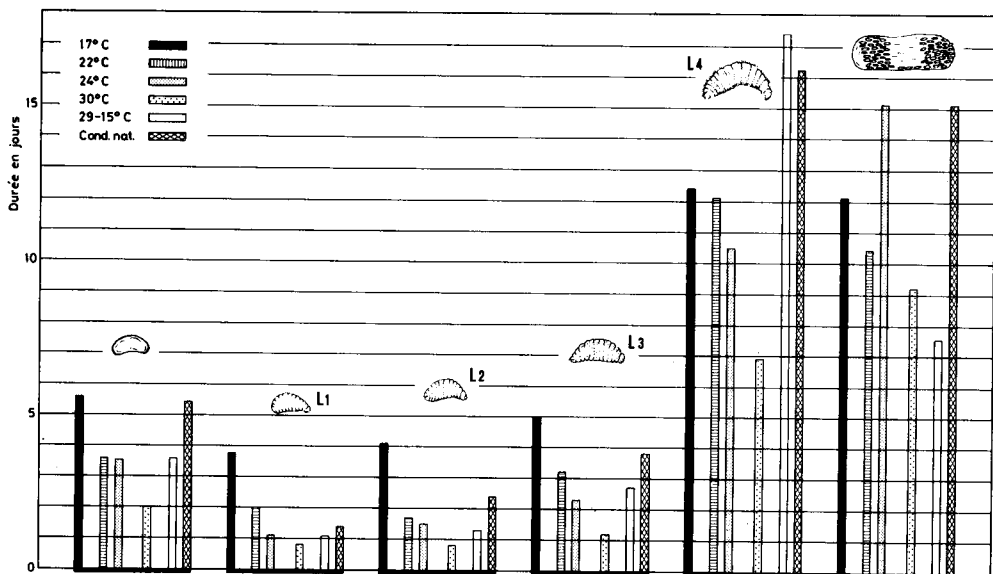


FIG. 15. — Action de la température sur la durée des développements embryonnaire et larvaire.
Verticalement : Durée en jours.

ABB. 15. — Einfluss der Temperatur auf die Entwicklungsdauer von Embryonen und Larven.
Vertikal : Dauer in Tagen

La comparaison individuelle a montré que :

- Les durées d'incubation des lots témoin et 17° sont supérieures à celles des lots 30°-24° et 22°.

- La durée de développement de la L₁ du lot 17° est supérieure à celle des L₁ de tous les autres lots. Chez le témoin la L₁ se développe plus rapidement que dans tous les autres lots.

- Chez les lots témoin et 17° le développement de la L₂ est plus lent que chez les lots 29-15, 24 et 22. Chez les lots 22, 17 et témoin, il est plus lent qu'à 30°; chez le lot 17, il est plus lent que chez le témoin.

- Chez le lot 17° le développement de la L₃ est plus lent que chez les lots 29-15 et 22°. Chez les lots témoin et 17° il est plus lent que chez le lot 24° et chez les lots 29-15, 22°, 17° et témoin il est plus lent que chez le lot 30.

- Chez le lot 29-15 le développement de la L₄ est plus lent que chez les lots 30°, 24°, 22° et 17°.

- Chez le lot témoin le filage du cocon est plus lent que chez les lots 29-15, 30° et 22°.

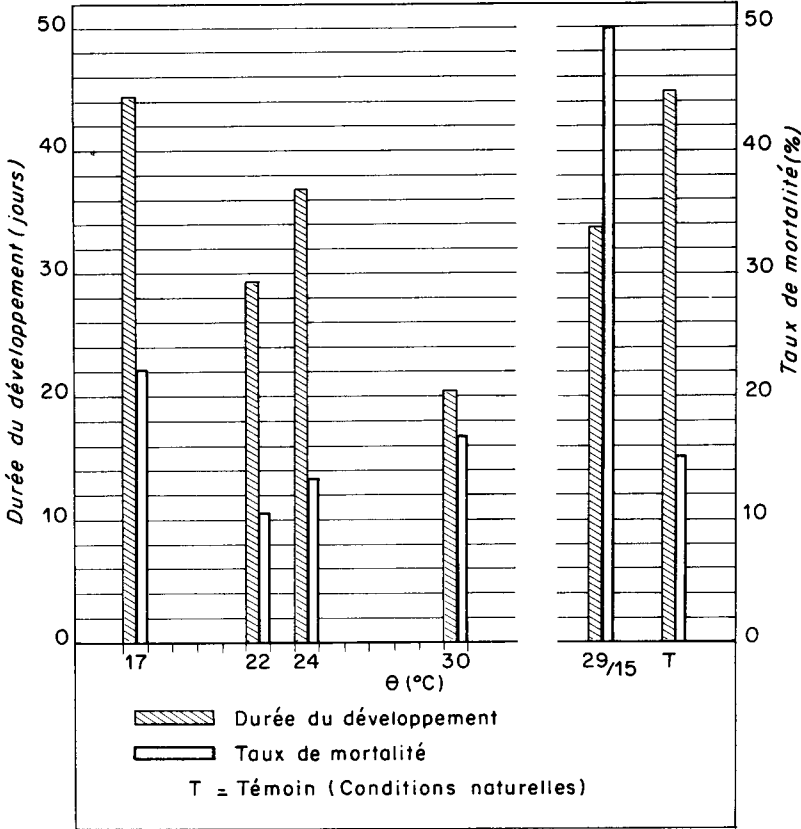


FIG. 16. — Durée moyenne du développement total et taux de mortalité sous différentes conditions thermiques.

$$\text{Taux de mortalité} = \frac{\text{nombre de morts}}{\text{nombre de cocons filés}} \times 100$$

Verticalement : { Durée du développement (jours)
Taux de mortalité (%)

- : durée du développement
- : taux de mortalité
- T : témoin (conditions naturelles)

ABB. 16. — Mittlere Dauer der Gesamtentwicklung und Mortalitätsrate unter verschiedenen Temperaturverhältnissen.

$$\text{Mortalitätsrate} = \frac{\text{Zahl der Toten}}{\text{Zahl der gesponnenen Kokons}} \times 100$$

Vertikal : { Entwicklungsdauer (in Tagen)
Mortalitätsrate (%)

- : Entwicklungsdauer
- : Mortalitätsrate
- T : Kontrolle (natürliche Verhältnisse)

5. Sex ratio et répartition des sexes dans les cellules

L'examen périodique des nids est effectué pendant 4 années et 84 nids au total sont observés afin de connaître la proportion des sexes.

Les résultats (Tabl. 4) montrent une nette protérandrie : le sex ratio obtenu sur les 155 individus normaux est de 71,6 % de mâles et 28,4 % de femelles.

Sur un total de 225 cellules observées, nous trouvons 68,8 % d'individus viables (49,5 % de mâles, 19,5 % de femelles) et 31,2 % de pertes pour des causes diverses.

Tabl. 4. — Séquence de femelles et de mâles d'*Heriades truncorum* L. dans les nids observés.
 TAB.4. — Reihenfolge der Weibchen und der Männchen von *Heriades truncorum* L. in den beobachteten Nestern.

Nombre de nids observés Zahl d. beob. Nester	Succession de cellules Folge der Nester								Total mâles Summe d. ♂♂	Total femelles Summe d. ♀♀
	C ₁	C ₂	C ₃	C ₄	C ₅	C ₆	C ₇	C ₈		
1									4	1
1									4	2
4									12	—
1									4	—
2									4	—
2									8	—
3									6	—
2									2	—
12									12	—
7									7	—
1									2	—
1									1	—
1									2	1
1									1	1
1									1	1
1									—	1
7									—	7
1									—	2
1									1	1
3									3	6
4									8	4
1									2	1
2									4	2
6									—	6
8									8	8
5									5	—
5									10	—
84	Total									
	Cellules observées..... 225								111	44
	Beob. Zellen (Summe)								71,6 %	28,4 %

+ insectes avortés pendant le développement.
 + Während der Entwicklung eingegangen.

La répartition des sexes dans chacun des 84 nids examinés est reportée sur le tableau 4. Dans beaucoup de nids tous les insectes sont de même sexe, soit mâle, soit femelle. Le stimulus qui induit la ponte sexuée par séquence n'a pas été étudié. D'après GERBER (1969), les femelles de *Megachile rotundata* contractent de manière rythmique leur abdomen pendant la ponte. Lorsqu'elles pondent des œufs femelles, il y a une pause, un arrêt dans les contractions pendant quelques secondes, quand l'œuf est sorti du corps aux deux tiers. Ensuite les contractions continuent jusqu'à la ponte. Lorsque les œufs donnent des mâles, aucune pause n'est observée pendant l'oviposition. Il n'a cependant pas pu déterminer le stimulus qui détermine cette pause qui serait probablement associée à la longueur du nid.

Nous constatons également que les œufs femelles sont généralement déposés dans les premières cellules. Les autres cellules situées vers la sortie des nids sont plutôt occupées par des mâles qui se développent plus rapidement que les femelles. Très rarement l'ordre est inversé : au long de nos observations uniquement deux femelles ont pondu des œufs femelles à la sortie du tube. Des 49 œufs pondus dans la première cellule, 30 donnent des femelles (61,2 %) et 19 donnent des mâles (38,8 %). Dans les autres cellules (C_2 , C_3 , C_4), c'est l'inverse qui se produit avec respectivement 19,6 %, 8,8 % et 6,2 % de femelles; 80,4 %, 91,2 % et 93,7 % de mâles (Tabl. 5).

TABL. 5. — Occupation des cellules par les mâles et les femelles.

TABL. 5. — Besatz der Zellen mit Männchen und Weibchen.

Ordre de la cellule Reihenfolge d. Zelle	Femelles		Mâles		Total individus Insgesamt
	Nbre Zahl	%	Nbre Zahl	%	
C_1	30	61,22	19	38,77	49
C_2	9	19,56	37	80,43	46
C_3	3	8,82	31	91,17	34
C_4	1	6,25	15	93,75	16

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

De cette étude, il ressort que la différenciation d'*Heriades truncorum* L. et *Heriades crenulatus* Nyl. est facilitée par l'examen des pièces buccales (forme et dimensions du clypeus, du labre et des mandibules) et de la morphologie génitale du mâle (forme et dimensions de l'édéage).

Ces abeilles, comme d'ailleurs toutes les abeilles solitaires, édifient leur propre nid, sans aucune aide de la part d'autres individus de l'espèce. Ainsi, chaque individu vit

dans un nid qui lui est propre et agit indépendamment des individus de la même espèce sans se soucier de leur présence jusqu'à un certain point. Chez *Heriades truncorum* L., entre la dernière cellule et le bouchon terminal la femelle laisse souvent une loge vide. WILLIAMS (1974) signale aussi la présence d'un espace vide laissé au fond de la cavité, et généralement, un autre espace, désigné par le terme de cellule vestibulaire est laissé derrière le bouchon terminal. Ces espaces serviraient, selon les auteurs, à la protection contre les parasites, mais il semble bien que ce soit une conception très anthropomorphique car les ennemis naturels s'introduisent souvent dans les cellules avant leur fermeture. Chez *Heriades truncorum* L. nous avons remarqué la présence d'un « vestibule » deux fois plus long que la cellule. Ce fait a déjà été signalé par FISCHER (1955) chez *Heriades variolosus* Cress., et selon lui, le vestibule servirait à l'aération. Nous pensons que cette loge pourrait avoir un rôle dans l'isolation thermique.

Les nids, constitués de 1 à 6 cellules juxtaposées de façon linéaire, sont obturés par un bouchon terminal fait de plusieurs morceaux de résine agglomérés. L'insecte construit en moyenne 8 cellules dans sa vie qui dure environ un mois. Le nombre d'œufs pondus par une femelle peut atteindre 16. La proportion des femelles est légèrement supérieure à 28 % de l'effectif total.

L'œuf éclôt dans sa cellule au bout de 3 à 4 jours. Par la mise au point d'une méthode de marquage des larves à l'aide du pollen de couleur foncée et de peinture, à partir de la défécation de la larve, nous avons pu situer dans le temps les mues larvaires, étudier la morphologie de chaque stade d'une part, et d'autre part aborder l'action de différents traitements thermiques sur chacun d'eux.

La larve mue trois fois, ce qui est fréquent chez les *Megachilidae*, elle se nourrit des réserves de nectar et de pollen. Après la dernière mue la larve de quatrième stade rejette ses excréments au sommet de la cellule. Cette larve après avoir absorbé une certaine quantité de provisions, commence à tisser, puis recommence à manger et enfin termine le tissage. Elle tisse un cocon soyeux, fin et opaque (comme tous les Apoïdes). Dès cet instant, la larve âgée, ou prénymphe, entre en diapause et reste à l'état de prénymphe pour passer l'hiver et se transformer en nymphe puis en adulte l'été suivant. *Heriades truncorum* L. est une espèce strictement monovoltine.

En ce qui concerne la sex ratio, au sein de la famille des *Megachilidae* les mâles sont toujours plus nombreux que les femelles. Pour *Osmia lignaria* Say, TORCHIO (1976) donne une proportion des sexes de 2,4 mâles pour 1 femelle. Par contre, chez *Osmia lignaria propinqua* Cress., PHILLIPS (1978) trouve 1,8 mâle pour 1 femelle. Chez *Megachile pacifica* (TASEI, communication personnelle) ce nombre de mâles varie de 1 à 3 pour 1 femelle. Chez *Heriades truncorum*, on trouve en moyenne 71,6 % de mâles et 28,4 % de femelles, et nous constatons une nette protérandrie (une à deux semaines). Pour KAPYLA (1978) il y a chez cette espèce autant de mâles que de femelles et la protérandrie n'est pas évidente. Les femelles sont habituellement situées dans les premières cellules construites, alors que les mâles se trouvent dans les dernières. Des 49 œufs pondus dans la première cellule, 61,2 % sont des femelles et 38,8 % sont des mâles. Dans

les deuxième, troisième et quatrième cellules, la proportion de femelles est selon l'ordre de la cellule, respectivement de 19,6 %, 8,8 % et 6,2 % pour 80,4 %, 91,2 % et 93,7 % de mâles. Ce phénomène est signalé chez beaucoup d'autres espèces appartenant à la même famille des *Megachilidae*. PHILLIPS et KLOSTER-MEYER (1978) signalent chez *Osmia lignaria propinqua* que ce sont les cellules plus grandes et plus abondamment approvisionnées qui contiennent des femelles. La longueur des cellules décroît de l'intérieur vers l'extérieur des nids. RAU (1937) note également une grande fréquence de femelles dans les premières cellules chez *Osmia*, et comme FABRE (1915), il soutient que ces insectes peuvent « choisir » le sexe de leur progéniture. Toutefois, chez *Anthidium manicatum*, comme les mâles sont plus grands que les femelles, c'est l'inverse qu'on observe; les cellules contenant des mâles sont plus spacieuses et plus abondamment approvisionnées. Selon WILLIAMS (1974), le diamètre du tube peut influencer le sexe des œufs pondus. Notamment, *Osmia rufa* pond des œufs évoluant vers des mâles ou des femelles dans des tubes de 7 mm, mais uniquement des mâles dans des tubes de 5 mm. Néanmoins, le diamètre du tube n'est pas à lui seul un facteur déterminant.

Les problèmes posés par la morphologie comparée des larves d'Apoïdes sont d'un très grand intérêt. On a de la difficulté à suivre les stades larvaires, aussi le nombre d'espèces de *Megachilidae* dont les stades larvaires sont étudiés avec précision, est très restreint. La plupart des travaux effectués sur la morphologie larvaire des *Apoidea* concernent uniquement le dernier stade. En comparant au niveau de ce stade, nos observations avec celles qui ont été effectuées par GRANDI (1934 a) sur *Heriades crenulatus* Nyl. et par MATTHEWS (1965) sur *Heriades carinata* Cress. nous retrouvons certains caractères génériques déjà signalés par MICHENER (1953) tels que :

- Partie postérieure du corps plus gonflée que la partie antérieure — forme typique chez les *Megachilidae*.
- Papilles antennaires et palpes maxillaires et labiaux allongés.
- Suture labroclypéale fortement arquée.
- Ouverture salivaire transversale et terminée apicalement par une bordure légèrement sclérifiée.

D'après MICHENER (1953), la famille des *Megachilidae* présente des caractères larvaires très homogènes. A propos des observations effectuées par GRANDI (1934), MICHENER signale comme primitives les caractéristiques suivantes : le corps pourvu de soies abondantes, les papilles antennaires distinctes, les palpes maxillaires et labiaux longs, l'ouverture salivaire transversale et pourvue d'un rebord.

De l'ensemble de nos observations, il ressort aussi que chez tous les stades, la partie postérieure du corps est plus volumineuse que l'antérieure. Toutefois la présence de poils est uniquement remarquée à partir du troisième stade. La capsule céphalique est presque circulaire chez les deux premiers stades, plus longue que large chez les autres. Les papilles antennaires sont longues; à peine aussi longues que larges chez les larves des troisième et quatrième stades.

La suture labroclypéale arquée se montre surélevée au milieu. Elle sépare la région clypéale du labre, grosse projection de la partie inférieure du clypéus. Les pièces buccales saillantes et d'apparence charnue sont bien développées. Le labre, légèrement bilobé caractérise l'espèce. Il est fortement bilobé chez *H. carinata* Cress., très étroit et crénelé chez *H. crenulatus* Nyl.

Les mandibules bien développées sont bidentées. Les maxilles recouvrant en partie le labium portent, dans leur région subapicale, les palpes maxillaires. Ceux-ci sont unisegmentés; presque aussi longs que larges chez les larves des premier et deuxième stades, plus longs que larges chez les larves des troisième et quatrième stades.

Le labium qui se développe progressivement atteint, dans les deux derniers stades, un développement considérable. En vue latérale, on observe les deux portions : le prementum terminé par une paire de tubercules qui représentent les palpes labiaux et le postmentum. Sa forme est cependant différente : allongée, arrondie ou rectangulaire. A partir du deuxième stade et sur la marge apicale, sont visibles deux tubercules situés de chaque côté. Ces structures considérées homologues des palpes labiaux sont chez *Heriades truncorum* plus longues que larges.

L'appareil buccal des larves, tout comme leur capsule céphalique, a subi de profondes modifications. Chez les *Megachilidae*, les diverses transformations de ces parties ont abouti à la réalisation d'un ensemble coordonné du point de vue fonctionnel. Le régime alimentaire commun des larves étudiées donne à leur appareil buccal des caractéristiques communes. Les composants de cet appareil ont suivi le même sens de transformation.

La tête des larves a été considérée comme présentant des caractères phylétiques de grande valeur (HINTON, 1948). Toutefois, les derniers segments abdominaux ont aussi attiré l'attention d'auteurs qui, comme MAULIK (1933), pensent que ces segments conserveraient des caractères plus typiques que la tête. Van EMDEN (1957) par contre, estime que des caractères phylogéniques importants peuvent se trouver sur toutes les parties du corps.

Un aperçu général des variations de la tête des larves des *Apoidea* montre que celle-ci tend à garder des caractères phylétiques remarquables. Il nous semble que c'est donc dans la tête qu'il est plus indiqué de chercher les caractères qui permettent de situer les *Heriades* par rapport aux autres *Megachilidae*. La comparaison des capsules céphaliques des trois espèces d'*Heriades* — *Heriades crenulatus* Nyl. (GRANDI, 1934 a), *Heriades carinata* Cress. (MATTHEWS, 1965) et *Heriades truncorum* L. montre en effet une homogénéité de structure de la tête des larves à l'intérieur du genre.

La connaissance morphologique des formes immatures, œuf, larve, nymphe des insectes a souvent été utilisée avec plus ou moins de bonheur, pour résoudre des problèmes de phylogénie. Les larves des holométaboles diffèrent des imagos correspondants par leur morphologie et leur biologie. Certains auteurs ont été conduits à affirmer que la phylogénie d'un groupe ne peut être déduite qu'après examen à la fois des caractères imaginaires et larvaires (HENNING, 1948-1952).

Il est évident qu'une comparaison interspécifique et intergénérique basée sur une étude larvaire approfondie permettrait d'éclaircir certaines liaisons phylétiques. La connaissance des caractères larvaires associés aux caractères des adultes et à la biologie de l'espèce fournit de nouvelles bases pour la systématique des *Apoidea*.

L'influence de la température au cours du développement (incubation, phase alimentaire et filage du cocon) est analysée sur plusieurs lots. D'une manière générale, chez un certain nombre d'Apoïdes étudiés, les températures élevées raccourcissent le développement embryonnaire et larvaire et les températures basses l'allongent. Toutefois, chaque espèce possède un optimum de température pour son développement.

Chez *Heriades truncorum* la durée maximale (44,4 jours) de développement de l'œuf jusqu'au filage du cocon se situe à 17 °C, la durée minimale (20,3 jours) à 30 °C. Cependant le seuil de température optimale semble être compris entre 22° et 24 °C, avec un taux de mortalité assez bas (10,5 à 13,3 %). TASEI (1973) signale qu'à une température de 21 °C, les développements de l'œuf jusqu'à la mue imaginale d'*Osmia cornuta* Latr. et d'*Osmia rufa* L. sont respectivement de 19 et 14 semaines.

Le nombre de stades larvaires est le même chez les deux genres, *Osmia* et *Heriades*. La durée des trois premiers stades larvaires est relativement courte (1 à 5 jours), celle du quatrième stade est plus longue chez les Osmies (82 jours chez *O. cornuta*, 50 jours chez *O. rufa*, 12 jours chez *H. truncorum*).

Pour *Megachile pacifica* Panz, selon TASEI (1978) et BOHART (non publié) la température idéale pour le développement pendant la période estivale se situe entre 28° et 31 °C. La durée du développement à cette température est de 11 à 13 jours.

En conclusion, il nous semble que pour *Heriades truncorum* L., du moins pour le développement de prédiapause, la température idéale se situe entre 22° et 24 °C. Il n'est cependant pas exclu que cette température, après la période d'hibernation, soit toujours optimale. Ainsi, il se pourrait que le niveau thermique exigé soit différent au cours d'une autre séquence du cycle biologique de l'insecte.

Les phénomènes réglant la diapause hivernale, mode de levée de cette diapause, principaux facteurs (longueur de l'hibernation, température et humidité relative appliquées aux prénymphe sortant de cette hibernation) susceptibles d'agir sur les délais d'émergence seraient d'autres points à étudier et à approfondir.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. LECOMTE pour la proposition de ce sujet et ses conseils enrichissants.

M. LOUVEAUX (Directeur de Recherches à l'I.N.R.A., Bures-sur-Yvette) ainsi que M. TASEI (Chargé de Recherches à l'I.N.R.A., Lusignan) pour l'intérêt et leur appui tout au long de notre étude.

M. CARRÉ, auteur des photographies.

M. BRANCO pour son aide lors de l'acheminement de ce travail.

Reçu pour publication en juillet 1980.

Eingegangen in Juli 1980. :

ZUSAMMENFASSUNG

BEITRAG ZUR UNTERSUCHUNG DER BIOLOGIE VON *HERIADES TRUNCORUM*
(HYM; APOIDEA; MEGACHILIDAE)
I. BIOLOGISCHER UND MORPHOLOGISCHER ASPEKT

Zwei Arten von *Heriades* (*H. truncorum* L. und *H. crenulatus* NYL.), die in der Gegend von Lusignan häufig vorkommen, werden oft verwechselt. Da die zwei morphologischen Kriterien, die zu ihrer Unterscheidung benutzt wurden (Form des Clypeus bei dem Weibchen, Vorkommen von kleinen Vertiefungen mit geringem oder grossem Abstand voneinander am 6. Tergit des Männchens) sich als sehr unsicher erwiesen hat, hat die Autorin andere morphologische Merkmale untersucht, wie die Labren und die Mandibeln (Abb. 1-6).

Heriades truncorum L. wurde wegen seiner grossen Häufigkeit als Objekt für diese Untersuchung ausgewählt. Es handelt sich um eine Art mit nur einer Generation im Jahr (monovoltin). Die adulten Tiere schlüpfen ab Juni und bleiben bis Ende Oktober aktiv. Die Entwicklung erfolgt diskontinuierlich; nach dem Ausschlüpfen folgen die Larvenstadien aufeinander, wobei die Ernährung aus den Pollenvorräten erfolgt. Nach Spinnen des Kokons tritt das Tier im Zustand einer alten Larve in eine Diapause ein, die 4-5 Monate dauern kann. Die Wiederaufnahme der Entwicklung erfolgt um Mitte April; die Larven verpuppen sich innerhalb von 20-30 Tagen, falls die Temperatur um etwa 29 °C liegt (Abb. 9).

Die Nester, bestehend aus 1-6 aneinander gereihten Zellen, sind am Ende durch einen Pfropfen verschlossen, der durch aneinandergeliebte Stücke von Harz gebildet wird (Abb. 10). Das Tier baut im Mittel 8 Zellen und wählt mit Vorliebe Röhren (Nisthöhlen) von 3 mm Durchmesser.

Jedes Weibchen legt im Lauf seines Lebens, das im Mittel 1 Monat dauert, 2-16 Eier. Der Anteil der Weibchen liegt geringfügig über 28 % der Gesamtzahl.

Im allgemeinen ergeben die Eier in der ersten Zelle Weibchen; aus 49 Eiern schlüpften 61,2 % Weibchen und 38,8 % Männchen. In den übrigen Zellen (C₂, C₃, C₄) ergeben sich die umgekehrten Verhältnisse; hier sind aus 145 Eiern 29,66 % Weibchen und 70,34 % Männchen geschlüpft (Tab. 4 u. 5).

Um die Häutungen zu bestimmen, welche die Tiere während ihrer Larvenzeit durchmachen, hat die Autorin zur Überwindung einer Anzahl von Schwierigkeiten schliesslich eine Markierungstechnik mit Hilfe von grauem Pollen entwickelt. Sobald die verschiedenen Larvenstadien zeitlich fixiert sind, wurde jedes Stadium morphologisch untersucht (Abb. 13 u. 14).

Nach Durchführung von Versuchsserien bei unterschiedlichen Temperaturen gelangt der Autor in der Folge zu den nachstehenden Feststellungen: Die Phasen der Inkubation und der Ernährung sind unter dem Einfluss einer erhöhten Temperatur verkürzt. Das Spinnen des Kokons vollzieht sich rascher bei einem alternierenden Temperaturregime (29° und 15 °C) als bei konstant 30 °C, aber bei einer Thermoperiode von 29° - 15 °C in 24 h gelingt es nur wenigen Individuen, ihre Entwicklung zu vollenden. Die ideale Temperatur scheint zwischen 22° und 24 °C zu liegen, denn die Mortalität ist minimal (10,5 % bzw. 13,3 %); die Tiere hingegen, die einer Thermoperiode in 24 h zwischen 29-15 °C unterworfen wurden, zeigten eine maximale Mortalität von 50 %. Dies führt zu der Annahme, dass sowohl dann, wenn man die Tiere für 12 h einer Temperatur von 15 °C aussetzt oder wenn man sie unter wechselnden Temperaturverhältnissen hält, eine abnormale Mortalität eintritt (Abb. 15 u. 16).

BIBLIOGRAPHIE

- ASSUNÇÃO DINIZ M. de, 1961. — Claves para la identificación de los géneros de Apidos de la Península Iberica. *Graellsia*, **19**, 113-159.
- BOHART G.-E.. — Non publié.
- ENDEM (Van) F. I., 1957. — The taxonomic significance of the characters of immature insects. *Ann. Rev. Entom.*, **2**, 1-91.

- FISCHER R. L., 1955. — A nest of *Heriades variolosus* (Cress.) (Hymenoptera, Megachilidae). *Canad. Ent.*, **87**, 33-36.
- GERBER H. S., 1969. — Factors affecting the sex ratio and nesting behaviour of *Megachile rotundata* F. (Hymenoptera, Megachilidae). Ph. D. Washington St. Univ.
- GERBER H. S., KLOSTERMEYER E. C., 1972. — Factors affecting the sex ratio and nesting behavior of the alfalfa leafcutter bee. *Washington Exp. Stat. Tech. Bull.*, **73**, 1-11.
- GRANDI G., 1934. — Contributi alla conoscenza degli imenotteri melliteri predatori. XIII. *Boll. Lab. Entom. Inst. Sup. Agr. Bologna*, **7**, 1-144.
- HACKWELL G. A., STEPHEN W. P., 1966. — Eclosion and duration of larval development in the alkali bee, *Nomia melanderi* Cockerell (Hymenoptera, Apoidea). *Pan Pacific. Entomol.*, **42**, 196-200.
- HENNIG W., 1948-1952. — *Die Larvenformen der Dipteren*, Berlin (3 vol.).
- HINTON H. E., 1948. — On the origin and function of the pupal stage. *Trans. R. Entom. Soc., London*, **99**, 1-395.
- KÄPYLÄ M., 1978. — Bionomics of five wood-nesting solitary species of bees (Hymenoptera, Megachilidae), with emphasis on flower relationship. *Biol. Res. from Univ. of Jyväskylä.*, 1-89.
- MACIEL de A. CORREIA M., 1976. — a) Notes sur la biologie d'*Heriades truncorum* L. (Hymenoptera, Megachilidae). *Apidologie*, **7** (2), 169-187.
- MACIEL de A. CORREIA M., 1976. — b) Fluctuations de populations naturelles chez les genres *Chelostoma* et *Heriades* (Hymenoptera, Megachilidae). *Apidologie*, **7** (2), 189-195.
- MACIEL de A. CORREIA M., 1977. — Sur l'origine des résines employées par *Heriades truncorum* L. (Hymenoptera, Megachilidae) pour la construction de ses nids. *Apidologie*, **8** (2), 101-109.
- MAULIK S., 1933. — On the structure of larvae of Hispine Beetles. III. *Proc. Zool. Soc., London*.
- MATTHEWS R. W., 1965. — The biology of *Heriades carinata* Cress (Hymenoptera, Megachilidae). Thesis Ph. D. Contrib. Amer. Ent. Inst., **1** (3), 1-33.
- MICHENER C. D., 1938. — American bees of the Genus *Heriades*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **31**, 514-531.
- MICHENER C. D., 1944. — Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees (Hymenoptera). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **82** (6), 151-326.
- MICHENER C. D., 1953. — Comparative Morphological and Systematic studies of Bee larvae with a key to the families of Hymenopterous Larvae. *Univ. Kans. Sci. Bull.*, **35**. Part II (8), 987-1102.
- MICHENER C. D., 1953. — The Biology of a Leafcutter Bee (*Megachile brevis*) and its Associates. *The Univ. Kans. Sci. Bull.*, **35**. Part III (16) 1659-1748.
- PHILLIPS J. K., KLOSTERMEYER E. C., 1978. — Nesting behavior of *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera, Megachilidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, **51** (1), 91-108.
- RAU P., 1937. — The life history of *Osmia lignaria* and *O. cordata*, with notes on *O. conjuncta*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **30** (2), 324-343.
- SCHWARTZ D., 1963. — *Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes*. Édit. Méd. Flammarion, Paris.
- TASEI J. N., MASURE M.-M., 1978. — Sur quelques facteurs influençant le développement de *Megachile pacifica* Panz. (Hymenoptera, Megachilidae). *Apidologie*, **9** (4) 273-290.
- TORCHIO P. F. et D. M., 1975. — Larvae of the Apidae (Hymenoptera, Apoidea). Part. I. Apini, Apis. *Agr. Exp. Stat. Res. Report.*, **20**, 1-36.
- TORCHIO P. F., 1976. — Use of *Osmia lignaria* Say (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) as a pollinator in an apple and fruit orchard. *J. Kansas Ent. Soc.*, **49** (4), 475-484.
- WILLIAMS I. H., 1974. — Solitary bees in Britain. Ilford (G.-B.) *Central Assoc. of beekeepers*, 1-12.